

**ВЛИЯНИЕ ВУЛКАНИЧЕСКОГО ПЕПЛА НА ДИНАМИКУ
ЧИСЛЕННОСТИ ЦИКЛОПОВ *CYCLOPS SCUTIFER* В ОЗЕРЕ
КУРИЛЬСКОЕ (КАМЧАТКА)**

В.И. Островский, Н.Н. Семенченко

Институт биологии моря ДВО РАН, г. Владивосток

Многие исследователи отмечали, что после выпадения вулканического пепла увеличиваются биомасса фитопланктона и зоопланктона, темп роста рыб и их выживаемость (Куренков, 1967, 1988; Лепская, 1986, 1988; Носова, 1986, 1988; Дубынин, Бугаев, 1988; Миловская, 1988; Бугаев, 1995; Barsdate, Dugdale, 1972; Mathisen, Pое, 1978; и др.). Единого мнения о причинах отмеченных эффектов пока нет (Куренков, 1988; Уколова, 1988) однако, большинство исследователей полагают, что наблюдаемые изменения происходят вследствие фертилизации водоема вулканическим пеплом.

Вулканический пепел практически не содержит биогенных элементов. Более того, в его состав входят токсические вещества, ингибирующие рост первичной продукции (Куренков, 1988; Уколова, 1988). В таком случае, оправданием существования гипотезы о фертилизационном воздействии пепла может служить лишь отсутствие других гипотез, с помощью которых можно объяснить динамику биомассы планктона, изменчивость темпов роста и урожайности рыб.

Цель настоящей работы – выявить роль пеплопада в динамике численности циклопов *Cyclops scutifer* в оз. Курильское.

Материал и методика

Обработаны литературные сведения по динамике численности циклопов (концентрация копеподитов I–VI стадий), температуры воды, численности производителей нерки *Oncorhynchus nerka* в оз. Курильское, приведенные в работе В.Ф. Бугаева (1995, табл. 89, табл. 3–6 и 14 приложений). Данные по популяционной плодовитости (абсолютное количество икринок всех половозрелых самок) нерки оз. Курильское и выживаемости икры в нерестовых буграх (1941–1954 гг.) приведены в работе Т.В. Егоровой с соавторами (1961, табл. 5).

Потребителем зоопланктона в оз. Курильское является практически исключительно разновозрастная молодь нерки, которая, как правило, живет в озере 2 года, а затем мигрирует в море. Численность циклопов минимальна во время миграции молоди в море. После завершения миграции она постепенно восстанавливается. По мере откочевки в пелагиаль сеголетков и роста молоди всех возрастных групп (0+, 1+ и 2+ лет) численность циклопов вновь снижается до минимума в мае или июне следующего года. В каче-

стве характеристики численности циклопов мы использовали сведения об их концентрации в том месяце, в котором их было меньше.

Вследствие большой глубины озера (более 300 м) изменчивость температуры воды зимой и весной низкая. По этой причине наибольшее влияние на весеннюю концентрацию циклопов в данном году должна оказывать летне-осенняя температура воды в предшествующем году, которую и использовали в качестве факториальной переменной. Степень прогрева воды характеризовали как разность между максимальной температурой воды на поверхности и максимальной температурой воды на глубине 40 м. Минимальное значение этой переменной близко к нулю. Это позволяет описывать различные зависимости от степени прогрева воды с меньшим числом коэффициентов.

В работе применены методы множественного нелинейного регрессионного и дисперсионного анализов (Афифи, Эйзен, 1982; Поллард, 1982). Статистические расчеты, подбор значений коэффициентов и построение графиков осуществляли с помощью пакета прикладных программ SYSTAT (Wilkinson, 1988).

Результаты и обсуждение

Вывод о наличии влияния пеплопада на численность циклопов, как и о влиянии любого воздействия при отсутствии контроля и повторностей, можно сделать лишь в том случае, если изменчивость зависимой переменной предсказуема. По этой причине, для достижения поставленной цели необходимо построить модель, удовлетворительно имитирующую динамику численности циклопов до извержения вулкана (1981 г.), составить прогноз на следующий период, сравнить рассчитанные и эмпирические значения результативного признака.

Динамика численности популяций животных зависит от рождаемости, смертности, эмиграции и иммиграции. Последними двумя составляющими динамики численности популяции зоопланктона можно пренебречь. Изменчивость температуры воды на больших глубинах (более 100 м), где в основном и обитают половозрелые циклопы, низкая, поэтому размножение этого вида рачков в оз. Курильское происходит круглый год (Носова, 1968, 1970). Предположим, что рождаемость циклопов постоянна. Если данное предположение не лишено оснований, тогда межгодовая изменчивость численности этого вида рачков должна быть объяснима единственной переменной – смертностью.

Динамику численности планктонных ракообразных невозможно интерпретировать вне рассмотрения взаимоотношений типа «хищник–жертва» (Дубынин, Бугаев, 1988; Носова, 1988; Базаркина, Травина, 1994; и др.). Это позволяет предположить, что их смертность, в основном, зависит от количества и состава консументов. Абсолютная численность молоди нерки в водоеме не известна, но известна численность производителей, заходящих на нерест. Для отдельных лет известна популяционная плодовитость и выживаемость икры в грунте (рис. 1). Зависимость доли выживших икринок (S) от популяционной плодовитости (E , млрд. шт.) удовлетворительно аппроксимируется уравнением:

$$S = h \exp(-E/j) \quad (1).$$

Значение коэффициента $h=0,469$ (стандартная ошибка $\pm 0,042$), коэффициента $j=2,440$ ($\pm 0,387$). Гипотеза о равенстве значений коэффициентов 0 отвергается с вероятностью более 99% ($F=115$).

Выживаемость икры нерки в грунте относительно низкая. При отсутствии влияния компенсаторной смертности ($E=0$) она составляет около 47% (значение коэффициента h). Сила влияния (R^2) популяционной плодовитости на выживаемость икры равняется 90,6%. Таким образом, условия инкубации икры нерки оз. Курильское относительно стабильные. Эта стабильность должна приводить к устойчивой связи численности личинок с популяционной плодовитостью.

Умножив выживаемость икры, сглаженную по уравнению 1, на абсолютное количество икринок можно рассчитать численность личинок, то есть, начальную численность поколения рыб (N_0):

$$N_0 = ES = hE \exp(-E/j) \quad (2).$$

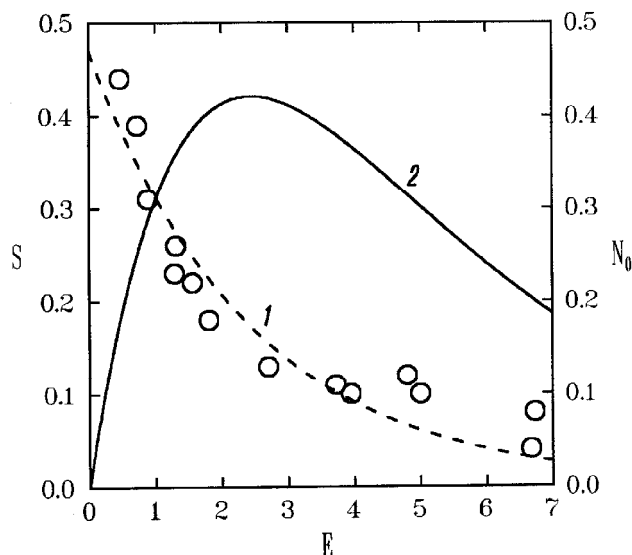


Рис. 1. Зависимость доли выживших икринок (S, 1) и численности личинок ($N_0 \times 10^9$ экз., 2) нерки оз. Курильское от популяционной плодовитости ($E \times 10^9$ экз.)

При значениях коэффициентов h и $j > 0$ графиком данной функции (рис. 1) является унимодальная выпуклая кривая Рикера (Рикер, 1979). Коэффициент корреляции между популяционной плодовитостью и численностью родителей нерки (запас) практически равен 1, поэтому величину E можно использовать в качестве меры запаса (P). Причины уменьшения выживаемости икры, наблюдаемого с ростом запаса, известны (Подлесных, Сахапов, 1993; Подлесных, Пашенко, 1997; и др.), поэтому мы не будем останавливаться на их рассмотрении.

Предположим, что количество циклопов, съедаемых рыбами одного поколения, пропорционально численности поколения. Тогда, при прочих равных условиях, количество выживших циклопов (C) должно быть обратно пропорционально численности хищников, т. е.,

$$C = a(1 - bP \exp(-P/c)) \quad (3),$$

где: a – теоретический максимум численности выживших циклопов при численности производителей нерки (P) равной 0; b – коэффициент, характеризующий скорость снижения численности циклопов с ростом запаса; c – значение P , при котором численность выживших циклопов минимальна. При положительных значениях коэффициентов графиком регрессии 3 является V-образная кривая.

В начале каждого лета (T_0) в озере одновременно могут нагуливаться потомки рыб, отнерестившихся 1, 2, 3 и 4 года назад (T_1, T_2, T_3 и T_4). Потомки первых, сеголетки, не могут существенно влиять на численность пелагических ракообразных, поскольку они еще не мигрировали в пелагиаль озера. Доля рыб с возрастом смолтификации 3+ лет (потомки от нереста в T_4 году) обычно мала и их влиянием можно было бы пренебречь. Однако от количества двухгодовалой молодежи этой же генерации, мигрирующей в море в предшествующем (T_1) году, зависело количество циклопов, доживающих до половозрелого состояния и, соответственно, количество рачков в T_0 году.

Таким образом, численность выживших циклопов должна зависеть от численности и потребности в корме потомков нерки трех смежных генераций и, естественно, от численности их родителей. Парные сравнения рядов численности родителей, отнерестившихся 2, 3 и 4 года назад (P_2, P_3 и P_4 соответственно) показали, что корреляция между данными переменными относительно низкая. Наиболее тесная связь выявлена между P_2 и P_3 ($R=0,412, P>0,05$). То есть, эти переменные можно рассматривать как независимые факторы.

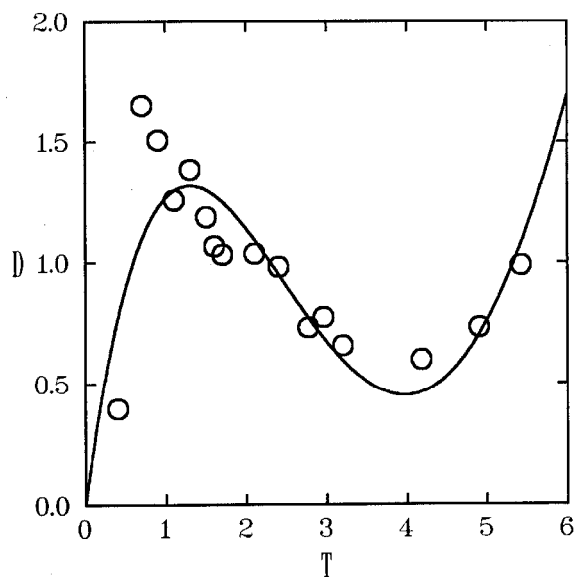


Рис. 2. Кратность отклонений эмпирических значений концентрации циклопов от рассчитанных по уравнению 4 (D) в связи с влиянием температуры воды (Т, °С). Объяснения см. в тексте

С помощью пошагового регрессионного анализа данных для первого («дофертилизационного») периода установлено, что влияние численности родителей, отнерестившихся 2 и 3 года назад, на концентрацию циклопов в данном году, действительно, наиболее хорошо аппроксимируется V-образными функциями. Влияние численности родителей, отнерестившихся 4 года назад, на зависимую переменную удовлетворительно описывается уравнением гиперболы.

Таким образом, связь концентрации циклопов с численностью производителей нерки трех смежных поколений можно описать уравнением:

$$C = a(1 - bP_2 \exp(-P_2/c))(1 - dP_3 \exp(-P_3/e))/P_4 \quad (4),$$

где: С – минимальная концентрация копепоидов всех стадий в мае–июне данного года (экз./л); P_2 , P_3 и P_4 – численность производителей нерки отнерестившихся 2, 3 и 4 года назад (млн экз.); а, b, c, d, e – коэффициенты. Значения всех подобранных коэффициентов, в пределах 95% доверительных интервалов, устойчивы, модель значима с вероятностью более 99%. Сила влияния факториальных переменных на результативный признак, составила 82,2% (табл.).

Отклонения модельных значений концентрации циклопов от эмпирических зависят от степени прогрева воды в предшествующем году (рис. 2). Зависимость удовлетворительно аппроксимируется уравнением:

$$D = a(1 - fT \exp(-T/g))T \quad (5),$$

где: D – отношение эмпирических значений концентрации циклопов к рассчитанным по уравнению 4; Т – разность максимальной температуры воды на поверхности и на глубине 40 м (°С); а, f и g коэффициенты. Сила влияния данного фактора на зависимую переменную (кратность отклонений от линии регрессии) составляет 61,9% (табл.).

Плодовитость циклопов не зависит от температуры воды (Иванова, 1985) поэтому, вероятно, уравнение 5 отражает два аспекта. Первый – связь количества потребляемого рыбами корма с температурой воды. Данная связь, в графическом представлении, имеет форму купола (Brett, Higgs, 1970) и, в первом приближении, может быть аппроксимирована уравнением, аналогичным уравнению 2. Следовательно, связь количества выживших циклопов с этим фактором можно описать уравнением, аналогичным уравнению 3.

Второй аспект – зависимость скорости соматического роста ракообразных от температуры воды. Увеличение скорости роста приводит к сокращению сроков развития и, соответственно, к увеличению вероятности дожить до половозрелого состояния и оставить потомство. Данную зависимость аппроксимировали степенной функцией, но оказалось, что показатель степени достоверно не отличается от 1. Это, вероятно, свидетельствует о том, что изменчивость температуры воды не выходит за пределы температурного оптимума для циклопов (Иванова, 1985).

Значения коэффициентов (М), их стандартных ошибок (\pm) и результаты дисперсионного анализа уравнений описывающих связь весенних концентраций циклопов в оз. Курильское с численностью родителей нерки и температурой воды

Коэффициент	Уравнение							
	4		5		6		6*	
	М	\pm	М	\pm	М	\pm	М	\pm
a	13,470	5,282	2,484	0,229	34,684	6,639	35,895	5,817
b	1,516	0,606	-	-	2,010	0,207	1,745	0,135
c	1,490	0,619	-	-	1,131	0,099	1,327	0,091
d	3,297	0,412	-	-	3,385	0,275	3,794	0,321
e	0,657	0,077	-	-	0,599	0,040	0,583	0,059
f	-	-	0,623	0,030	0,615	0,024	0,586	0,040
g	-	-	4,168	0,170	4,206	0,161	4,387	0,256
Дисперсионный анализ								
D _z : k _z	8,348:11		0,676:13		1,342:9		14,225:17	
D _y : k _y	46,872:15		1,772:15		46,872:15		79,863:23	
F	12,69		10,54		50,89		13,07	
R ² (%)	82,20		61,90		97,10		82,20	

Таким образом, зависимость плотности популяции жертвы в данном году от численности родителей нерки трех смежных генераций и степени прогрева воды в предшествующем году можно описать уравнением:

$$C = a(1 - bP_2 \exp(-P_2/c))(1 - dP_3 \exp(-P_3/e))/P_4(1 - fT \exp(-T/g))T \quad (6).$$

Модель обладает хорошими прогностическими свойствами: сила влияния рассмотренных факторов в первом периоде составляет 97,1%. Уравнение значимо с вероятностью более 99% (табл.). Величина коэффициента корреляции между эмпирическими и модельными значениями концентраций циклопов равняется 0,985.

При постоянных значениях P_4 и T (не равных 0) зависимость численности циклопов от P_2 и P_3 , согласно уравнению 6, описывается чашеобразной поверхностью (рис. 3). При построении данного графика значения P_4 и T приняты равными 1. Наибольшая численность потомков нерки максимальна (рис. 1), а весенние концентрации циклопов, соответственно, минимальны (рис. 3), при средних значениях запаса.

Изменчивость численности циклопов до извержения вулкана практически полностью объяснима влиянием рассмотренных факторов. Менее 3% вариации результативного признака приходится на влияние неучтенных факторов, неадекватность модели (Поллард, 1982) и ошибки измерений. Полученные результаты позволяют предположить, что при отсутствии существенных изменений в экосистеме после пеплопада, «прогнозируемые» концентрации циклопов не должны отличаться от эмпирических. То есть, модельные значения плотности популяции жертвы можно использовать в качестве контроля при оценке последствий вулканического пеплопада – «эксперимента» поставленного природой.

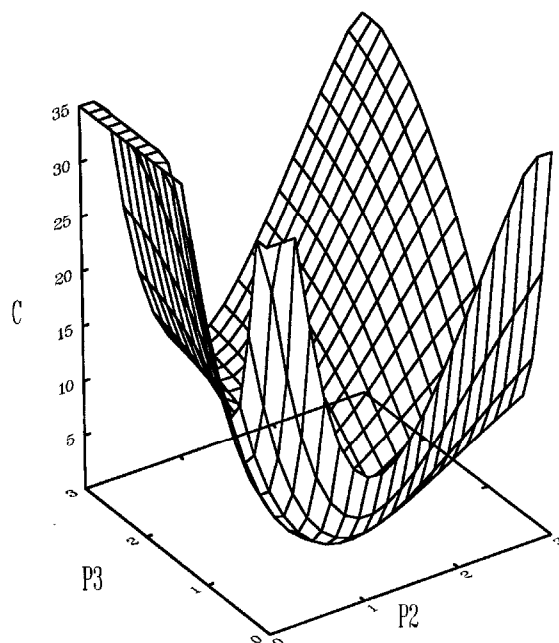


Рис. 3. Модельная зависимость концентрации циклопов (C , экз./л) от численности производителей нерки отнерестившихся 2 ($P_2 \times 10^6$ экз.), и 3 ($P_3 \times 10^6$ экз.) года назад. Объяснения см. в тексте

До извержения вулкана модельные (C_1) и эмпирические (C) значения концентраций циклопов были практически одинаковыми (рис. 4). В первые годы после пеплопада (1982–1985 гг.) численность циклопов в озере стала значительно больше расчетной. Доля вариации зависимой переменной, объясняемая влиянием учтенных факторов составляет лишь 28,9% ($F=1,15$; $P>0,05$), если модель 6 применять к данным за оба периода. Следовательно, после и, вероятно, вследствие выпадения вулканического пепла, условия жизни рассматриваемого вида рачков действительно изменились.

Одновременно с пеплопадом (1981 г.) в озеро начали вносить минеральные удобрения. Однако, первичная продукция планктона в 1982 г. осталась на прежнем уровне (Лепская, 1988). Отсутствие желаемого эффекта, вероятно, вызвано применением труднорастворимых удобрений и низким содержанием биогенов в пепле (Уколова, 1988). Следовательно, резкое увеличение численности популяции циклопов во втором периоде, по сравнению с контролем, нельзя объяснить фертилизацией водоема.

Даже при наличии фертилизационного эффекта вывод о том, что именно он явился причиной увеличения концентраций зоопланктона можно сделать лишь тогда, когда это увеличение нельзя объяснить влиянием других факторов. Численность популяции циклопов в первом периоде наиболее сильно зависела от потребности в пище молоди нерки, поэтому логично предположить, что резкое увеличение концентрации рачков, относительно нормы, вызвано неучтенным в модели ослаблением пресса хищника. Для того, чтобы понять возможные причины этого явления рассмотрим литературные данные.

На акваторию озера и водосборный бассейн в 1981 г. выпало около 300 тыс. т вулканического пепла (Куренков, 1988). С пеплом в озеро было внесено не более 1 т фосфора и еще меньше азота. Ход продукционных процессов был заторможен поступлением в воду свободной серной кислоты (320 т) соединений хлора (320 т) и фтора (16 т) (Уколова, 1988). «После проливных дождей... вулканический пепел был смыт в реки, впадающие в озеро, изменив ее химический состав... Производители уже находившиеся на нерестилищах, скатились в озеро... рыбы созревали до входа в реку и погибали до нереста. Предполагается, что погибло 300-400 тыс. рыб...» (Мацак, 1989; стр. 94).

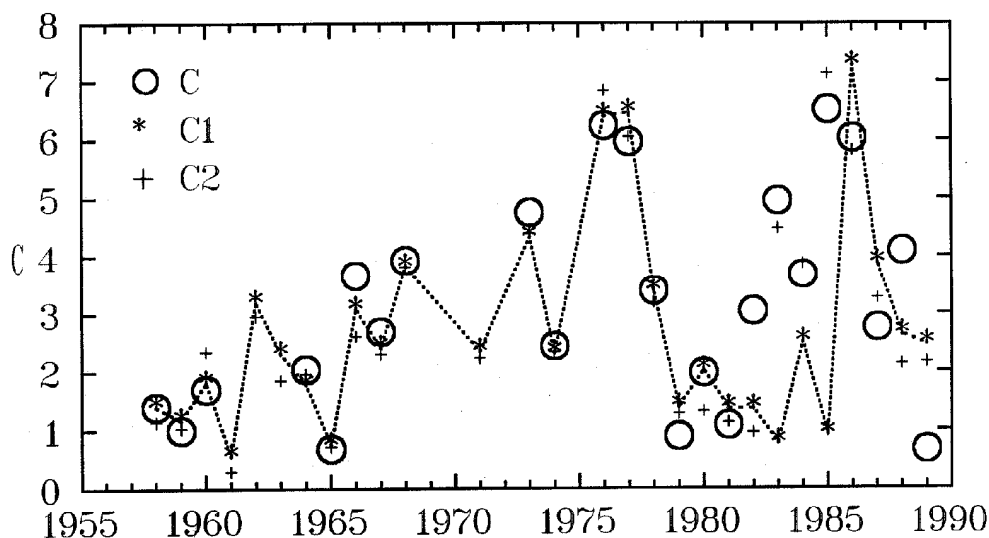


Рис. 4. Динамика эмпирических (С, экз./л) и модельных (С1, С2, экз./л) значений концентрации циклопов. Объяснения см. в тексте

Таким образом, численность потомков нерки (генерация 1981 г.) была значительно меньше, чем можно было ожидать, исходя из численности производителей и допущения стабильной связи запаса с численностью личинок. Можно ли пониженной численностью потомков единственной генерации объяснить повышенную численность циклопов в 1982–1985 гг.? Наличие модели позволяет провести простой вычислительный эксперимент. Для имитации пониженной численности потомков поколения 1981 г. запас приняли равным 0,1 млн экз. Подставив это значение вместо фактического (1,25 млн экз.) установили, что модель б становится пригодной для удовлетворительного описания всех данных (оба периода). При этом детерминация модели увеличивается с 28,9% до 82,2%, а значения коэффициентов остаются практически такими же как в первом периоде (табл., уравнения 6 и 6*).

Сравнение эмпирических (С) и рассчитанных, соответственно принятыми условиями эксперимента, значений концентраций циклопов (С2) показывает, что пониженной численностью поколения нерки 1981 г. можно объяснить повышенную численность популяции жертвы в 1983–1985 гг. (рис. 4), но не в 1982 г. Однако необходимо учесть, что пеплопад не только нарушил условия нереста нерки, но и снизил выживаемость сеголетков (Куренков, 1988), т. е. поколения 1980 г. Если численность генераций нерки 1980 и 1981 гг. была пониженной, тогда пониженной была и плотность одновременно нагуливающих рыб в 1981–1984 гг. По этой причине, численность выживших циклопов в 1982–1985 гг. была выше, чем при такой же численности производителей нерки и температуре воды в первом периоде.

Таким образом, результаты исследования и анализ литературных данных свидетельствуют о том, что отклонения эмпирических значений концентрации циклопов от модельных можно объяснить без привлечения гипотезы о фертилизации водоема вулканическим пеплом. Более вероятно, что наблюдаемое явление вызвано отрицательным влиянием токсических соединений, содержащихся в пепле, на численность популяции хищника. Предлагаемая нами трактовка влияния пепла на экосистему позволяет объяснить причину очевидного противоречия между низким содержанием биогенов, высоким содержанием токсических соединений в пепле и наблюдаемым «фертилизационным» эффектом в естественных условиях, а также причину отсутствия эффекта в экспериментах Голдмана (Goldman, 1960; 1961) который исследовал непосредственное влияние вулканического пепла на продукцию водорослей.

Литература

- Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ. М.: Мир, 1982. 488 с.
- Базаркина Л.А., Травина Т.Н. Воздействие рыб-планктофагов на популяции пелагических ракообразных в озере Азабачьем // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб. СПб.: ГосНИОРХ, 1994. С. 16–17.
- Бугаев В.Ф. Азиатская нерка. М.: Колос, 1995. 464 с.
- Дубынин В.А., Бугаев В.Ф. Изменчивость качественных показателей смолтов нерки в связи с фертилизацией // Фертилизация лососевых озер Камчатки. Владивосток: ТИНРО, 1988. С. 83–107.
- Егорова Т.В., Крогиус Ф.В., Куренков И.И., Семко Р.С. Причины колебаний численности красной р. Озерной // Вопр. ихтиол. 1961. Т. 1, вып. 3(20). С. 439–447.
- Иванова М.Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: ЗИН АН СССР, 1985. 222 с.
- Куренков И.И. Изменение биологической продуктивности озера под влиянием вулканического пеплопада // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. М.: Наука, 1967. С. 127–130.
- Куренков И.И. Озеро Курильское и работы по его фертилизации // Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. Владивосток: ТИНРО, 1988. С. 20–25.
- Лепская Е.В. Фитопланктон Курильского озера в связи с проблемой фертилизации // Комплексные исследования озера Курильского. Владивосток: ДВГУ, 1986. С. 67–71.
- Лепская Е.В. Фитопланктон озера Курильского в эксперименте по фертилизации водоема // Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. Владивосток: ТИНРО, 1988. С. 34–38.
- Мацак Е.А. Генетический анализ популяции нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) озера Курильского (Камчатка) // Генетика в аквакультуре. Л.: Наука, 1989. С. 50–57.
- Миловская Л.В. Влияние фертилизации на популяционные показатели и продукцию *Daphnia longiremis* Sars. в озере Курильском // Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. Владивосток: ТИНРО, 1988. С. 50–57.
- Носова И.А. Вертикальное распределение зоопланктона оз. Курильское // Изв. ТИНРО. 1968. Т. 64. С. 151–167.
- Носова И.А. Данные по биологии размножения и развитию *Cyclops scutifer* Sars оз. Курильское // Изв. ТИНРО. 1970. Т. 78. С. 171–185.
- Носова И.А. Межгодовые изменения в пелагическом планктоне озера Курильского // Комплексные исследования озера Курильского. Владивосток: ДВГУ, 1986. С. 83–97.
- Носова И.А. Биология и динамика численности *Daphnia longiremis* Sars. в озере Курильском // Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. Владивосток: ТИНРО, 1988. С. 38–50.
- Подлесных А.В., Сахапов З.И. Влияние плотности посадки на эндокринные изменения производителей нерки и выживаемость их потомства // Биол. моря. 1993. № 3. С. 68–76.
- Подлесных А.В., Пащенко С.В. Эффективность воспроизводства эпигенетических групп нерки *Oncorhynchus nerka* в зависимости от плотности нерестовых скоплений // Биол. моря. 1997. Т. 23. № 6. С. 370–375.
- Поллард Дж. Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика, 1982. 344 с.
- Рикер У.Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1979. 424 с.
- Уколова Т.К. Гидрохимический режим озера Курильского в связи с его фертилизацией // Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. Владивосток: ТИНРО, 1988. С. 25–33.
- Barsdate R.T., Dugdale R.S. Effects of volcanic ashfalls on chemical and sediment characteristics of two alaskan lakes // J. Fish. Res. Board of Can. 1972. V. 29. P. 229–236.
- Brett J.B., Higgs D. Effect of temperature on the rate of gastric digestion in fingerlings sockeye salmon // J. Fish. Res. Board of Can. 1970. V. 27, N 10. P. 1767–1779.
- Goldman Ch.R. Primary productivity and limiting factors in three lakes on the Alaska Peninsula // Ecol. Monogr. 1960. V. 30. P. 207–230.
- Goldman Ch.R. Primary productivity and limiting factors // Verh. Int. Ver. Limnol. 1961. N 1. P. 120–124.
- Mathisen O.A., Poe P.H. Effect of volcanic ash deposits on sockeye salmon lakes // Verh. Int. Ver. Limnol. 1978. V. 20. P. 175–172.
- Wilkinson L. SYSTAT: The System for Statistics. Evanston. SYSTAT Inc., 1988.