

**СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ  
ЗООПЛАНКТОННЫХ ОРГАНИЗМОВ В ОЗЕРЕ ДАЛЬНЕЕ  
(КАМЧАТКА)**

**Н.М. Вецлер**

*Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии  
(КамчатНИРО), ул. Набережная, 18, Петропавловск-Камчатский, 683000,  
Россия. E-mail: vetsler@kamniro.ru*

Представлены сезонные изменения вертикального распределения зоопланктона в оз. Дальнее в период усиления пресса молоди нерки. Установлено, что планктонные организмы в течение года обитают во всех слоях озера от поверхности до дна. Рассмотрены основные факторы, влияющие на изменения видового состава и количества зоопланктона с глубиной. Установлено, что определяющим в концентрации гидробионтов в определенных слоях воды является пищевой фактор. Колебания температуры воды, в большей степени, оказывают влияние на вертикальное распределение коловраток. Показано, что ракообразные, в основном, сосредоточены в слоях ниже 30 м, повышение их численности в верхних горизонтах происходит только в период летней стратификации.

**SEASONAL DYNAMICS OF VERTICAL DISTRIBUTION  
OF ZOOPLANKTON ORGANIZMS IN THE DALNEYE LAKE  
(KAMCHATKA)**

**N.M. Vetsler**

*Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO), Naberedznaya, 18,  
Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia. E-mail: vetsler@kamniro.ru*

Seasonal dynamics of vertical distribution of zooplankton in the lake Dalneye have been demonstrated for the period of increasing pressure of juvenile sockeye salmon. The zooplankton organisms have found inhabiting all strata of the lake from the surface to the bottom round the year. Principle factors to influence composition of species or zooplankton density by depths have been analyzed. The factor of food has demonstrated determining concentration of hydrobionts in certain strata of water. The fluctuations of water temperature mostly influence vertical distribution of rotifers. It has been demonstrated that crustaceans get aggregated mainly in the strata lower 30 m, and their abundance can grow in the upper strata only during summer stratification.

Оз. Дальнее – нерестово-выростной водоем, в котором происходит естественное воспроизводство одного из стад тихоокеанского лосося – нерки (*Oncorhynchus nerka* Walb.). В пелагиали озера молодь нерки нагуливается до ската в море и питается в этот период планктонными ракообразными (Марковцев, 1972; Тиллер, 1978; Крогиус и др., 1987). Основными возрастными группами покатной молоди нерки являются годовики и двухгодовики. Трехгодовики составляют около 20% общей численности покатников (Погодаев, 1995). Выживаемость и качественные показатели роста молоди в пресноводный период, определяющие кратность возврата половозрелых рыб на нерест (Крогиус, 1961; Koenings et al., 1991), зависят от кормовых условий в озере, количества, состава и распределения ра-

кообразных. Определение плотности планктонных организмов, значительно меняющейся в течение года как по вертикали, так и по акватории, имеет большое практическое значение, поскольку эффективность питания потребителей непосредственно связана с численностью жертв (Ивлев, 1977). С распределением зоопланктона, изменением его концентрации с глубиной тесно связаны круговорот веществ и энергии в водоеме и вертикальные миграции молоди нерки (Крогиус, 1974; Погодаев, 1987).

Увеличение численности половозрелой нерки, заходящей на нерест во второй половине 1980-х гг., и как следствие резкое усиление пресса ее молоди на зоопланктон оказалось сильным дестабилизирующим фактором, приведшим к структурной перестройке планктонного сообщества оз. Дальнее (Вецлер, 1992; Вецлер, Погодаев, 2004). Из состава зоопланктона исчез наиболее крупный вид ракообразных – *Leptodiptomus angustilobus* Sars, значительно снизилась численность *Cyclops scutifer* Sars и *Daphnia longiremis* Sars. Размерная структура зоопланктонного комплекса сдвинулась в сторону преобладания мелких видов: в озере возросла роль коловраток и мелкого ветвистоусого рачка *Bosmina longirostris* (O.F. Müller).

Цель настоящей работы – проследить особенности вертикального распределения зоопланктонных организмов в оз. Дальнее в период усиления пресса молоди нерки и определить основные факторы, влияющие на концентрацию гидробионтов в определенных слоях воды водоема.

### Материал и методика

Оз. Дальнее находится на юго-востоке п-ова Камчатка в бассейне р. Паратунка, впадающей в Авачинскую губу. По морфометрическим показателям озеро относится к водоемам средней величины. Его длина – 2,5; средняя ширина – 0,54 км, площадь зеркала – 1,36 км<sup>2</sup>, средняя глубина – 31,5 м. Максимальная глубина (60,5 м) находится в центральной части озера (Крогиус и др., 1987). Озеро ежегодно покрывается льдом. Ледостав в среднем длится 167 дней (декабрь–май). Дважды в год (в июне и ноябре) в водоеме происходит перемешивание водных масс. Прямая температурная стратификация устанавливается обычно в середине июля, обратная – в январе–феврале.

Для исследования вертикальной структуры зоопланктонного сообщества в 1988 г. пробы зоопланктона собирали на 6–10 станциях, расположенных в пелагиали по продольному профилю озера. Планктонные съемки проводили в соответствии с сезонными изменениями гидрологического режима озера: 9 июня — во время весенней гомотермии, 18 июля – в период установления прямой температурной стратификации, 1 сентября – при заглублении металимниона, 22 ноября – во время осенней гомотермии. Пробы планктона отбирали по слоям при помощи замыкающейся сети Джеди (диаметр входного отверстия 18 см, газ № 64). В подледный период фракционные сборы планктона проводили на станции в центральной части пелагиали озера. Зимой и в периоды весенней и осенней гомотермии пробы отбирали через 5 или 10 м. С 5-метровым интервалом облавливали поверхностные (0–10 м) и придонные (40–55 м) слои озера. 18 июля и 1 сентября слои для отбора проб выбирали с учетом температурной стратификации водной толщи. Послойный облов зоопланктона осуществляли в эпи-, мета- и гипolimнионе, расположение которых определяли предварительным измерением температуры воды. Толщина облавливаемого слоя колебалась от 3 до 15 м. Пробы планктона отбирали в дневное время (обычно с 10 до 12 ч). Объем собранного материала составил 185 проб.

### Результаты и их обсуждение

Основными группами зоопланктонного сообщества оз. Дальнее являются ракообразные и коловратки. В 1988 г. в водоеме из Copepoda развивались *Cyclops scutifer* Sars,

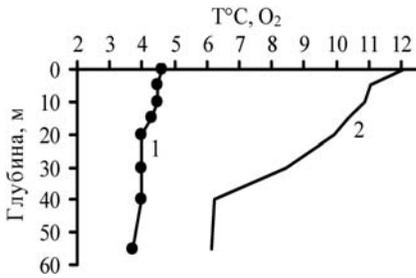


Рис. 1. Вертикальное распределение температуры воды и концентрации кислорода в пелагиали оз. Дальнее 9 июня 1988 г. 1 – температура воды (Т°С), 2 – концентрация кислорода (О<sub>2</sub>, мг/л).

годаря чему происходит выравнивание температуры по вертикали (рис. 1). Исследования вертикальной структуры зоопланктонного сообщества в период весенней гомотермии показали, что науплиусы *C. scutifer* довольно равномерно распределялись в слое 5–50 м, с небольшим повышением концентрации вверху и внизу водной толщи. Копеподиты (III–V стадии) и взрослые особи циклопов в основном были приурочены к придонным слоям озера с максимумом численности в слое 50–55 м. *D. longiremis* находилась в слое 5–30 м, основная часть популяции концентрировалась в слое 15–25 м (рис. 2).

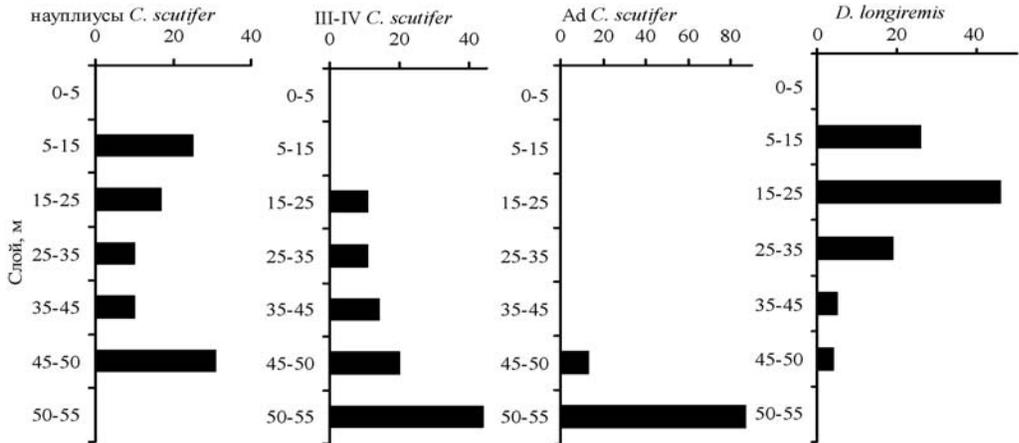


Рис. 2. Вертикальное распределение ракообразных 9 июня 1988 г. По оси ординат – глубина, м; по оси абсцисс – количество планктеров, % от суммы всех встреченных организмов данного вида и стадии развития, IV–V и Ad – копеподиты старших стадий и взрослые особи *C. scutifer*

Наиболее массовыми формами ротаторного планктона в весенний период были *K. longispina*, *K. cochlearis* и *A. priodonta*. В меньшем количестве в планктоне в это время встречались *P. platyptera*, *F. terminalis*, *B. hudsoni* и *K. quadrata*. Доминирующие по численности коловратки и *F. terminalis* концентрировались в основном в верхнем 15-метровом слое воды (рис. 3). Максимальная плотность *Bipalpus* была сосредоточена в верхнем, наиболее аэрированном, слое 0–5 м. *Polyarthra* встречалась от поверхности до глубины 55 м, основная часть популяции обитала в слое 5–35 м. У *K. quadrata* происходило расслоение в распределении популяции: часть коловраток встречалась в слое 0–15 м, другая – концентрировалась в нижних слоях озера. Пик ее численности находился в слое 5–15 м (рис. 4).

из Cladocera – *Daphnia longiremis* Sars и *Bosmina longirostris* (O.F. Müller). Из коловраток наиболее многочисленными были *Asplanchna priodonta* Gosse, *Bipalpus hudsoni* Jmhof., *Kellicottia longispina* Kellicott, *Filinia terminalis* Plate, *Keratella cochlearis* Gosse, *K. quadrata* Müller, *Polyarthra platyptera* Burckh.

В соответствии с сезонными особенностями гидрологии пелагиали водоема в вертикальном распределении зоопланктона оз. Дальнее были выделены пять основных фаз.

**I весенняя фаза.** После разрушения льда совместное воздействие конвекции и ветра обеспечивают весеннюю циркуляцию озерных вод, бла-

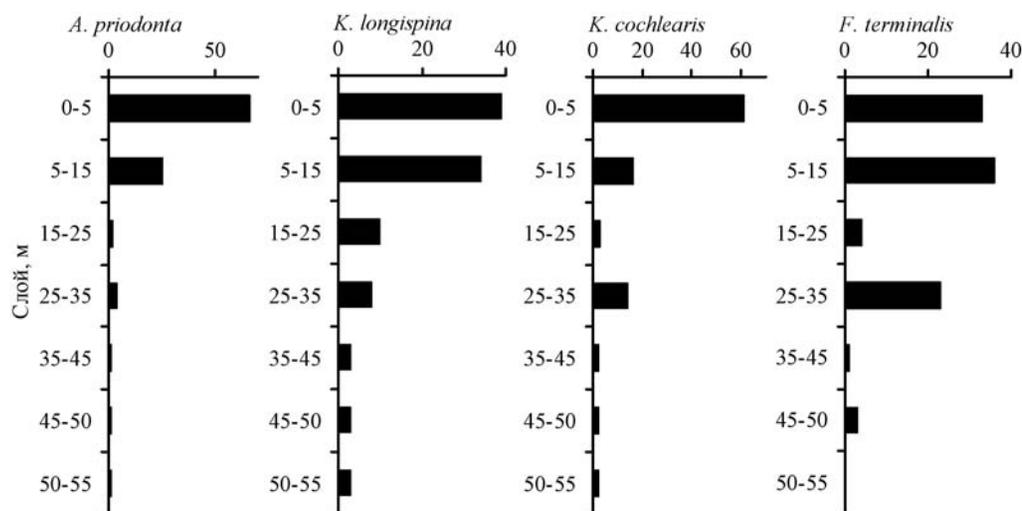


Рис. 3. Вертикальное распределение *Asplanchna priodonta*, *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis* и *Filinia terminalis* 9 июня 1988 г. По оси ординат – глубина, м; по оси абсцисс – количество планктонов, % от суммы всех встреченных организмов данного вида

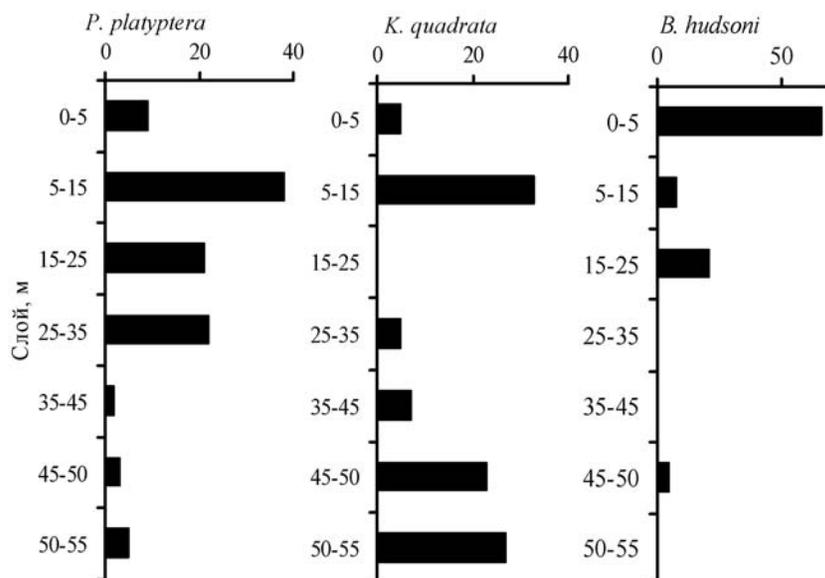


Рис. 4. Вертикальное распределение *Polyarthra platyptera*, *Keratella quadrata* и *Bipalpus hudsoni* 9 июня 1988 г. По оси ординат – глубина, м; по оси абсцисс – количество планктонов, % от суммы всех встреченных организмов данного вида

Вертикальное распределение зоопланктона в весенний период, вероятно, было обусловлено его скоплением в слоях максимальной концентрации пищи. Для большинства видов – это слой развития диатомовых водорослей, простейших и бактерий (0–20 м) (Сорокин и др., 1974; Павельева, 1984). Распределение зоопланктонных организмов также было тесно связано с освещенностью в слоях водной толщи. Одним из важнейших факторов, определяющих подводную освещенность, является прозрачность (Китаев, 1984). В начале июня прозрачность воды в озере составляла 2,5 м, т.е. нижняя граница фотиче-

ского слоя находилась на глубине 5 м (Федоров, 1979). По данным Е.Г. Погодаева (1993), в июне 1988 г. в пелагиали озера нагуливалось около 80 тыс. экз. молоди нерки. В условиях высокой численности нагуливающих рыб и усиления их пресса на зоопланктон ракообразные избегали наиболее освещенный слой озера и распределялись на глубинах ниже 5 м. Крупные рачки (копеподиты старших стадий и взрослые особи циклопов) были сосредоточены в дисфотической и афотической зоне, что является приспособлением для избегания выедания рыбами-планктофагами. У коловраток, менее поедаемых рыбой, реакция избегания рыб отсутствует, поэтому центром их обитания, напротив, является верхний слой 0–5 м.

В работе Б.П. Кожевникова (1968), посвященной суточным вертикальным миграциям зоопланктона оз. Дальнее, было представлено распределение только у науплиусов *Sopropoda* и двух видов коловраток: *K. longispina* и *K. cochlearis*. Численность других видов ракообразных и коловраток в июне 1963 г. была очень низкой, и их миграции автору не удалось проследить. Характер вертикального распределения науплиусов *S. scutifer*, *K. longispina* и *K. cochlearis* в июне 1988 г. согласуется с данными, полученными Б.П. Кожевниковым.

Нахождение копеподитов старших стадий и взрослых особей *C. scutifer* в период весенней гомотермии в глубинных слоях оз. Курильское отмечала И.А. Носова (1968), изучавшая вертикальное распределение зоопланктона в этом водоеме. По ее мнению, это связано с термическим перемешиванием и выравниванием физико-химических характеристик озерных вод.

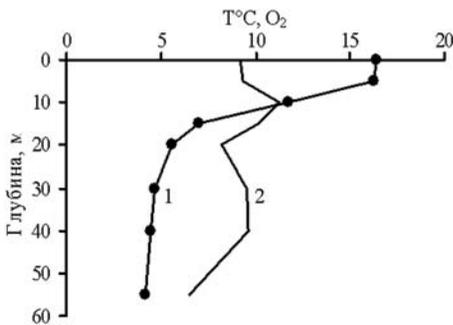


Рис. 5. Вертикальное распределение температуры воды и концентрации кислорода в пелагиали оз. Дальнее 18 июля 1988 г. 1 — температура воды (T°C), 2 — концентрация кислорода (O<sub>2</sub>, мг/л)

**II летняя фаза.** В летний период происходит температурное расслоение водной толщи и интенсивное «цветение» диатомовых водорослей. По данным Е.Б. Павельевой (1974), максимум численности фитопланктона в середине лета находится в металимнионе. Это подтверждается и данными о повышенном содержании кислорода в слое термоклина (рис. 5). Вертикальное распределение большинства видов зоопланктона в этот период было приурочено к слою максимальной концентрации фитопланктона. В металимнионе концентрировалась основная масса дафний, босмин, науплиусов циклопов и коловраток.

Слой термоклина был основным местом обитания *C. scutifer*, *D. longispina* и большинства видов коловраток в оз. Сиверское (Маркевич и др., 1982). Металимниальный максимум дафний, связанный с трофическими условиями, отмечали также В.М. Рылов (1941, цит. по: Крохин, 1948) и Е.М. Крохин (1948). По данным Вольтерека (Woltereck, 1932), в озерах США и Канады распределение *D. longiremis* зависит от температуры воды и содержания кислорода. Этот вид отсутствует в эпителимнионе, где для него, как холодноводной формы, температура воды слишком высока, и может обитать в мета- и гиполимнионе при условии достаточного содержания кислорода. Подобное распределение дафний было отмечено и в оз. Дальнее (рис. 5, 6).

*B. longirostris* и *D. longiremis* в оз. Дальнее довольно четко были разграничены пространственно. Первый вид концентрировался у верхней границы металимниона, второй — в его центре (рис. 6).

Глубже других ракообразных, заселяя значительную толщу вод гиполимниона, располагались копеподиты и взрослые особи *C. scutifer* (рис. 7). Приуроченность этого вида в период летней стратификации к глубинным слоям была отмечена во многих

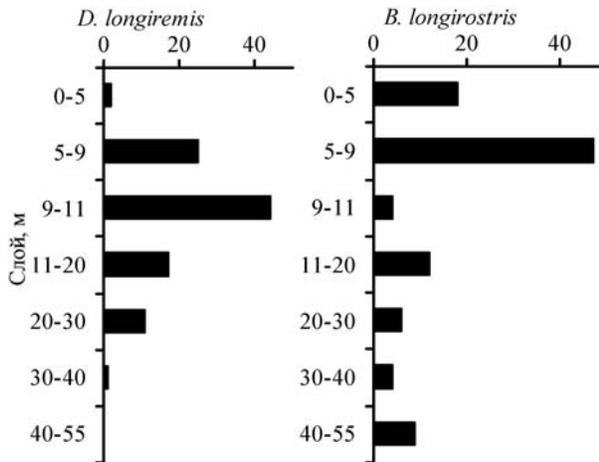


Рис. 6. Вертикальное распределение ветвистоусых рачков 18 июля 1988 г. По оси ординат – глубина, м; по оси абсцисс – количество планктонов, % от суммы всех встреченных организмов данного вида

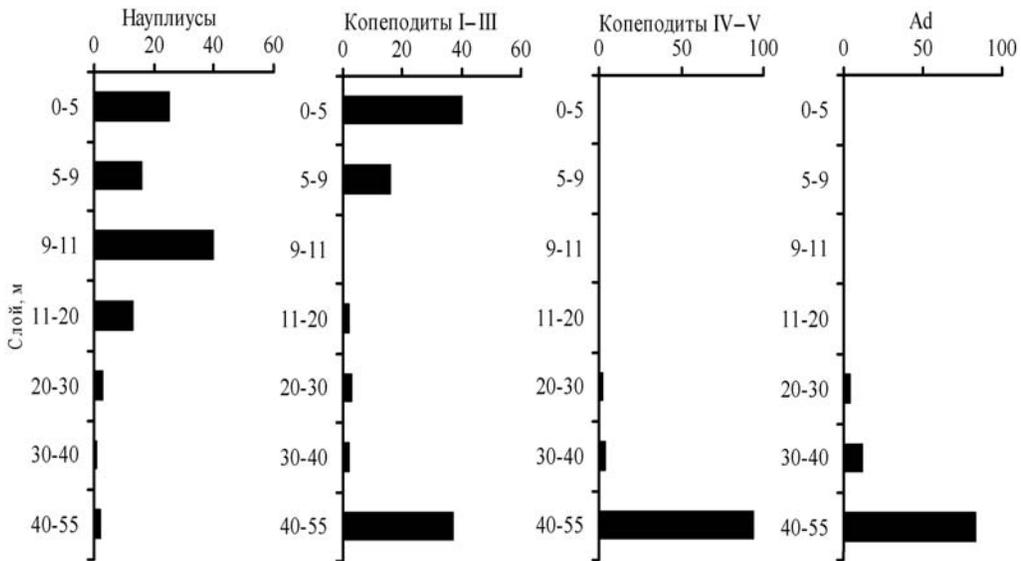


Рис. 7. Вертикальное распределение *C. scutifer* 18 июля 1988 г. По оси ординат – глубина, м; по оси абсцисс – количество планктонов, % от суммы всех встреченных организмов данного вида и стадии развития, I-III, IV-V и Ad – копеподиты и взрослые особи *C. scutifer*

озерах Камчатки и северо-запада Европы (Носова, 1968; Белоусова, 1968; Ривьер, 1982; Halvorsen, Elgmork, 1976).

Максимальная плотность *A. priodonta*, *K. cochlearis*, *P. platyptera* и *K. quadrata* была сконцентрирована в металимнионе. Значительная часть популяции *K. cochlearis* находилась также в эпилимнионе, температура которого превышала 16°C. *K. longispina*, напротив, избегала слой максимальной температуры и довольно равномерно распределялась в мета- и гиполимнионе (рис. 8).

*F. terminalis* вела себя как холодноводный вид: отсутствовала в эпилимнионе, максимум его численности находился в слое 20–30 м (рис. 8). Приуроченность этого вида к гиполимниону озера была отмечена Б.П. Кожевниковым (1968). Связь вертикального распределения *Filinia* со слоями низкой температуры воды в летнее время известна и для других озер (Мешкова, 1953; Носова, 1968).

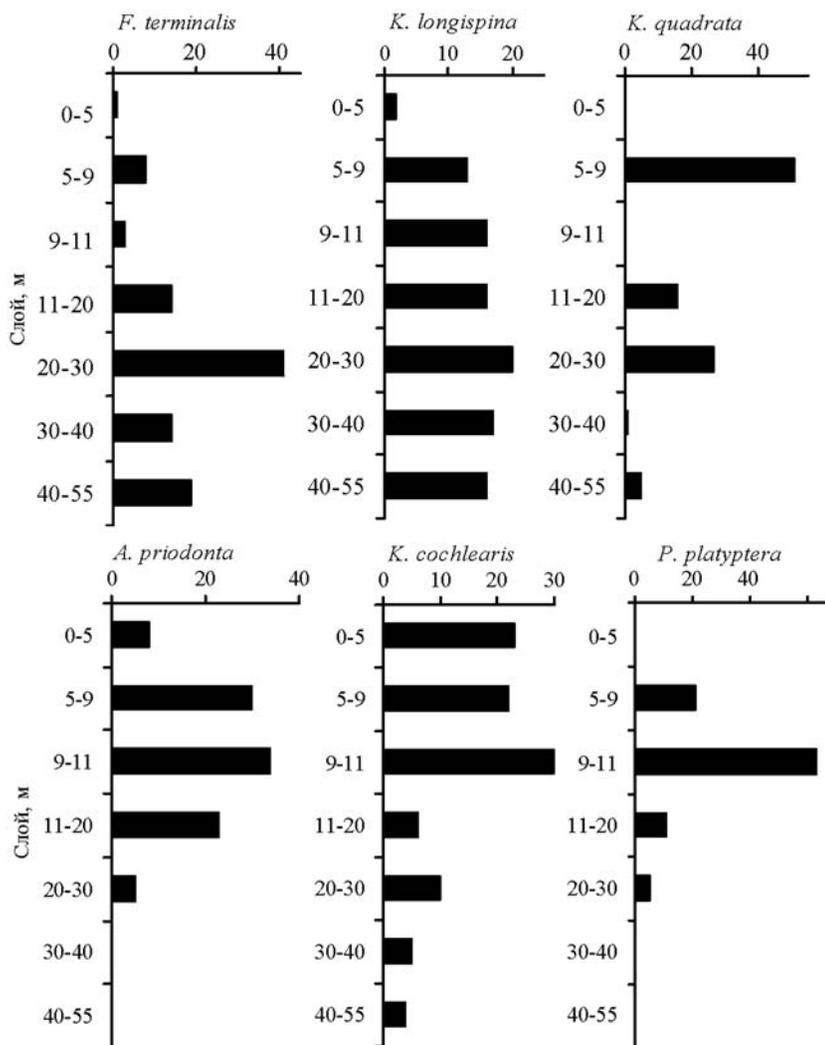


Рис. 8. Вертикальное распределение коловраток 18 июля 1988 г. По оси ординат – глубина, м; по оси абсцисс – количество планктеров, % от суммы всех встреченных организмов данного вида

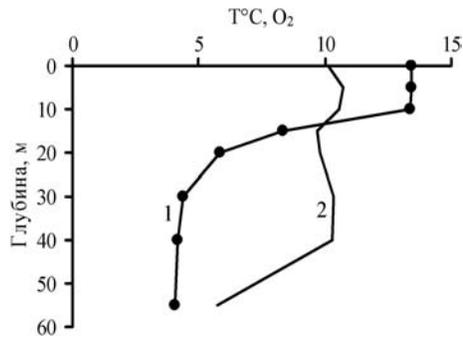
В июле, после ската более 30 тыс. шт. годовиков, численность нагуливающейся в озере молоди нерки сократилась вдвое. Прозрачность воды в озере возросла до 5 м, а мощность фотического слоя – до 10 м. Трофический фактор являлся определяющим в вертикальном распределении *Bosmina*, *Daphnia*, науплиусов и младших копепоидов циклопов в летний период. Освещенность не влияла на их концентрацию в слоях водной толщи (рис. 6, 7). Приуроченность к афотическому слою была отмечена только у наиболее выедаемых молодью нерки крупных рачков: копепоидов старших стадий и взрослых циклопов.

Сопоставление данных распределения зоопланктона по вертикали летом 1988 г. с результатами, полученными для некоторых видов в 1930-е (Крохин, 1948) и в 1960-е гг. (Кожевников, 1968; Сорокин, Павельева, 1972), не выявило существенных различий. Особенностью вертикальной структуры зоопланктонного сообщества в летний период является преимущественное распределение гидробионтов в слое термоклина. Приуроченность планктонных организмов к металимниону связана с благоприятными трофическими, кислородными и температурными условиями в этом слое. Термическое

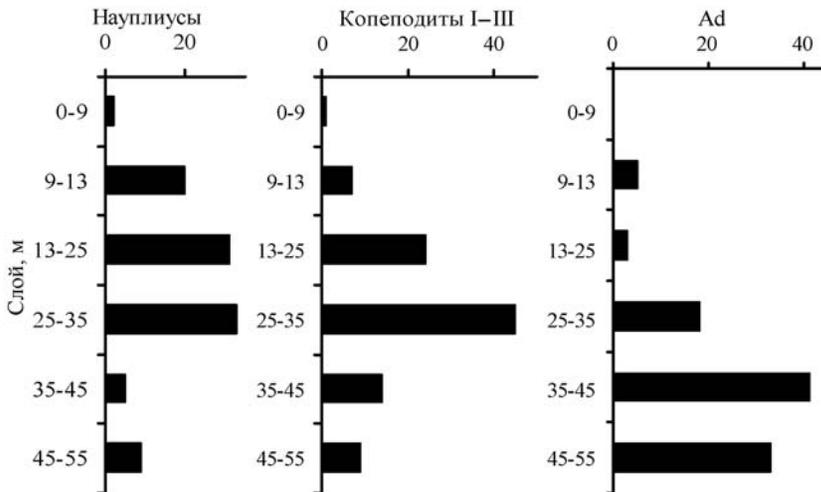
расслоение водной массы и формирование слоя повышенной концентрации пищи влияет на структуру всей экосистемы озера и приводит к образованию слоистого распределения зоопланктона в пределах всего озера.

**III позднелетняя фаза.** В конце августа – начале сентября в озере происходило заглубление металимниона (рис. 9), обеднение вод эпилимниона биогенными элементами и снижение продукции фитопланктона (Сорокин, Павельева, 1972). Численность зоопланктона в этот период значительно увеличилась за счет появления в планктоне многочисленной молодежи *C. scutifer* и интенсивного размножения ветвистоусых рачков и коловраток.

В позднелетнюю фазу науплиусы и копеподиты (I–III стадий) *C. scutifer* концентрировались в металимнионе и в верхней части гиполимниона, максимум их численности был приурочен к слою 25–35 м. Взрослые циклопы, как и в предыдущие фазы, преимущественно предпочитали глубинные слои озера (рис. 10). Приуроченность циклопов к нижним слоям озера связана с холодноводностью вида (Носова, 1970; Куренков, 1975) и возможностью обитания в условиях пониженного содержания кислорода (Ривьер, 1988). Концентрация рачков в придонных слоях озера совпадает с зоной аккумуляции пищевых объектов (простейших, коловраток, детрита и остатков отмерших планктеров). Известно, что *C. scutifer* является факультативным хищником (Крохин, 1969; Куренков, 1978; Павельева, Сорокин, 1971) и может переходить на копро- и некрофагию (Маркевич, 1982). Пребывание циклопов в светлое время суток в глубоких слоях озера также является важным приспособлением для снижения выедания рыбами-планктофагами (Nilssen, 1977; Gliwicz, Rowan, 1984).



**Рис. 9.** Вертикальное распределение температуры воды и концентрации кислорода в пелагиали оз. Дальнее 1 сентября 1988 г. 1 – температура воды (T°C), 2 – концентрация кислорода (O₂, мг/л)



**Рис. 10.** Вертикальное распределение *C. scutifer* 1 сентября 1988 г. По оси ординат – глубина, м; по оси абсцисс – количество планктеров, % от суммы всех встреченных организмов данного вида и стадии развития, I–III – копеподиты младших стадий, Ad – взрослые особи *C. scutifer*

При сходстве зон обитания ветвистоусых рачков максимумы их численности находились на разных глубинах. Пик численности *B. longirostris* был приурочен к эпилимниону, *D. longiremis* – к верхней границе металимниона. Яйценосные дафнии преимущественно

концентрировались в слое 25–35 м, а особи без яиц – у верхней границы термоклина. Яйценозные самки распределялись в более глубоких слоях в целях избегания контактов с позвоночными хищниками. Экспериментально доказано, что яйценозные особи выедаются интенсивнее, чем дафнии того же размера без яиц (Bohl, 1982; Koufopanou, Bell, 1984). Самки с яйцами и без яиц в популяции *B. longirostris* не имели различий в распределении по вертикали и предпочитали верхнюю, наиболее прогретую область эпилимниона (рис. 11).

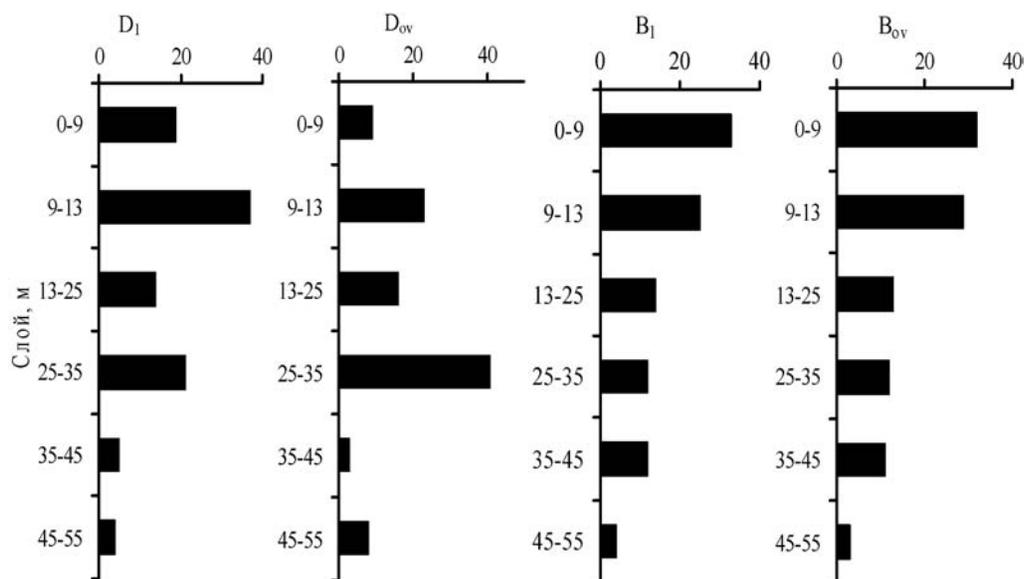


Рис. 11. Вертикальное распределение ветвистоусых рачков 1 сентября 1988 г. По оси ординат – глубина, м; по оси абсцисс – количество планктонов, % от суммы всех встреченных организмов данного вида, D<sub>ov</sub> – яйценозные самки *D. longiremis*, D<sub>1</sub> – дафнии без яиц; B<sub>ov</sub> – яйценозные самки *B. longirostris*, B<sub>1</sub> – босмины без яиц

В августе–сентябре происходит рост интенсивности питания дальнеозерских рыб-планктофагов (Крохин, 1957). По данным Е.Г. Погодаева (1993) в этот период 1988 г. в пелагиали озера нагуливалось около 40 тыс. экз. молоди нерки. Основная часть ракообразных (дафнии, науплиусы и младшие копепоиды циклопов), чтобы избежать выедания, концентрировалась в дисфотической зоне (глубже 10 м). Взрослые циклопы, являясь предпочтительной пищей молоди нерки (Тиллер, 1978), были сосредоточены в наиболее темной – афотической зоне озера.

Вертикальное распределение мелких видов зоопланктона (босмины и коловраток) в позднелетнюю фазу не было связано с освещенностью и в большей степени определялось термическими условиями (рис. 9, 11, 12). Максимумы численности теплолюбивых коловраток находились в эпилимнионе (*B. hudsoni* и *P. platyptera*) или в верхней части металимниона (*A. priodonta* и *K. cochlearis*), при этом слои концентрации хищных видов и их потенциальных жертв полностью совпадали. Известно, что *B. hudsoni* питается коловратками р. *Polyartra* (Pouillot, 1965; Матвеева, 1983), а *Asplanchna*, наряду с другими кормовыми объектами, может потреблять *K. cochlearis* (Крылов, 1989; Матвеева, 1990; Hofmann, 1983).

В глубинных слоях озера концентрировались *F. terminalis*, *K. longispina* и *K. quadrata* (рис. 13). Приуроченность этих коловраток к гиполимниону, по-видимому, связана с предпочтением ими более низких температур. Глубинное распространение *K. quadrata* также наблюдали в озерах Глубокое (Щербаков, 1957), Байкал (Кожов, 1962), Курильское (Носова, 1968). *K. longispina*, по мнению А.П. Щербакова (1957), следует отнести к видам

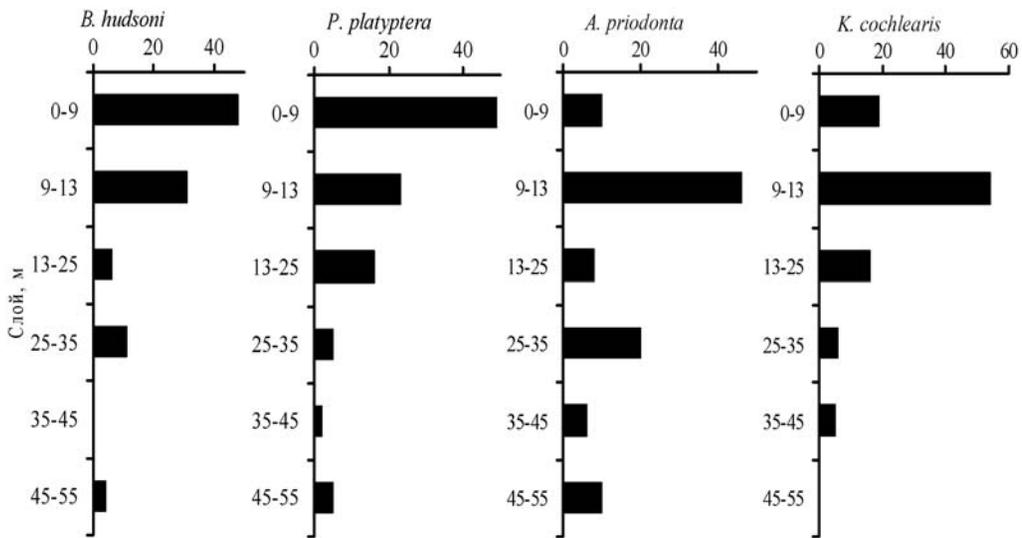


Рис. 12. Вертикальное распределение теплолюбивых коловраток 1 сентября 1988 г. По оси ординат – глубина, м; по оси абсцисс – количество планктонов, % от суммы всех встреченных организмов данного вида

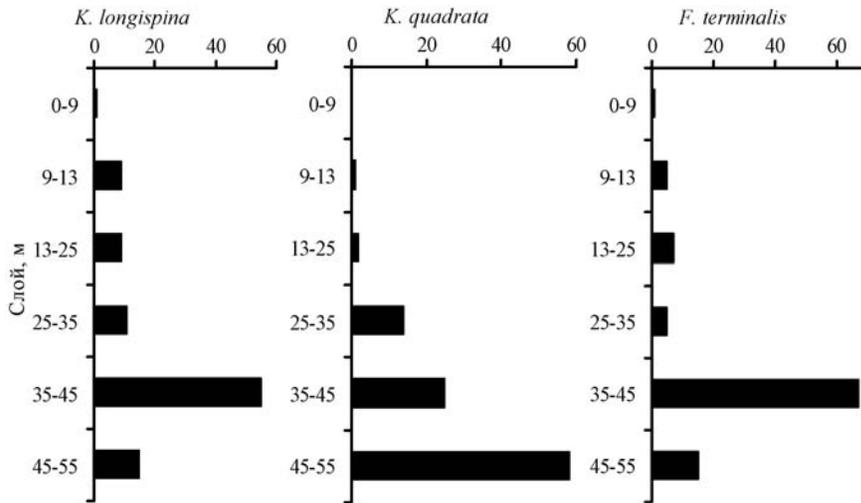


Рис. 13. Вертикальное распределение холодолобивых коловраток 1 сентября 1988 г. По оси ординат – глубина, м; по оси абсцисс – количество планктонов, % от суммы всех встреченных организмов данного вида

с изменчивым вертикальным распределением. Этот вид в оз. Дальнее, так же как и в оз. Глубокое (Щербаков, 1957; Матвеева, 1983), распределяется либо в мета-, либо в гипolimнионе.

Картина дневного распределения у большинства видов зоопланктона в осенний период 1988 г. соответствует наблюдаемой Б.П. Кожевниковым (1968) в сентябре 1962 г. Некоторые различия обнаружены в распределении *D. longiremis* и науплиусов *C. scutifer*, что, очевидно, связано с различиями в дифференциации возрастных групп дафний и объединением им молоди двух видов (*C. scutifer* и *L. angustilobus*) в группу «науплиусы *Copepoda*».

**IV осенняя фаза.** Постепенное охлаждение поверхностных вод приводит к полной осенней циркуляции и выравниванию температуры по всей толще воды (рис. 14). Вслед за

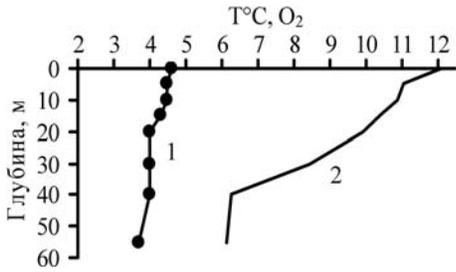


Рис. 14. Вертикальное распределение температуры воды и концентрации кислорода в пелагиали оз. Дальнее 22 ноября 1988 г. 1 – температура воды ( $T^{\circ}\text{C}$ ), 2 – концентрация кислорода ( $\text{O}_2$ , мг/л)

Копеподиты (III–V стадии) и взрослые особи циклопов для снижения выедания обитали в темных зонах озера: дисфотической и афотической (в слоях ниже 25 м). Пик численности старших копеподитов находился в слое 40–45 м, взрослых особей — в придонных слоях озера (рис. 15).

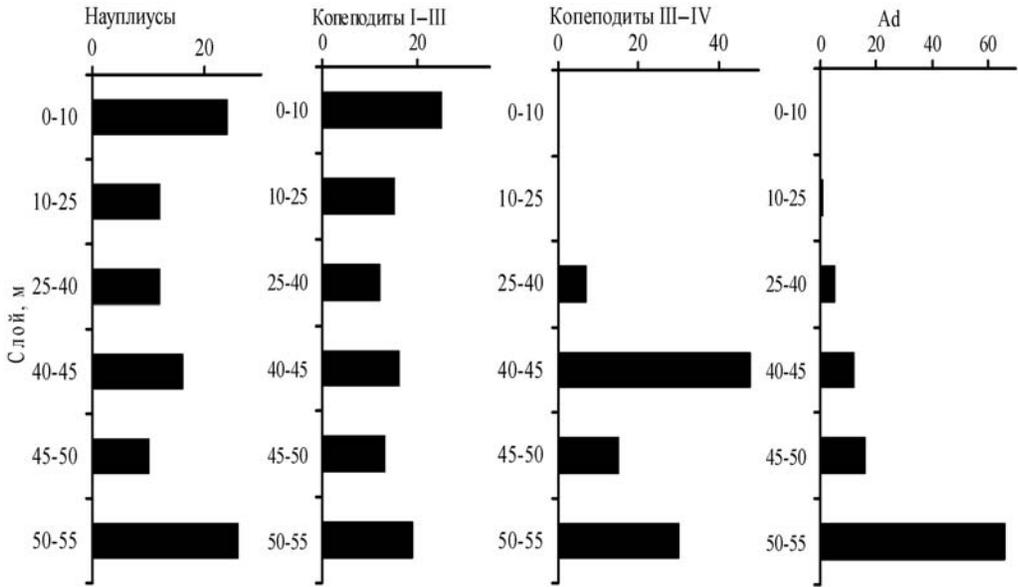


Рис. 15. Вертикальное распределение *C. scutifer* 22 ноября 1988 г. По оси ординат – глубина, м; по оси абсцисс – количество планктеров, % от суммы всех встреченных организмов данного вида и стадии развития, I–III и IV–V – копеподиты *C. scutifer*, Ad – взрослые особи

*D. longiremis* встречалась во всех слоях озера, но наибольшая ее плотность, как и старших копеподитов *C. scutifer*, была сосредоточена в афотическом слое (40–45 м). Босмина и коловратки, слабо поедаемые рыбой, обитали в наиболее освещенных слоях озера. Пик численности *B. longirostris* находился в верхнем 10-метровом слое (рис. 16). Максимумы численности *K. longispina* и *K. cochlearis* также были сосредоточены в поверхностных слоях озера. *A. priodonta* и *F. terminalis* распределялись во всей толще воды, но основная их масса концентрировалась в слое 0–10 м (рис. 17).

Вертикальная структура зоопланктонного сообщества в осеннюю фазу определялась подводной освещенностью, интенсивным развитием водорослей в верхних слоях и однородностью температурных условий в озере. *B. longirostris* и коловратки были сосредото-

новым поступлением биогенных элементов в эвфотический слой при перемешивании озерных вод наступает осенний максимум развития фитопланктона (Крогиус и др., 1987). Общее количество зоопланктона в это время уменьшилось за счет снижения численности у большинства видов коловраток и босмины. Количество кормового планктона, напротив, несколько возросло, главным образом за счет роста численности *D. longiremis*.

В осеннюю фазу науплиусы и младшие копеподиты *C. scutifer* были распределены довольно равномерно, с некоторым возрастанием численности вверху и внизу водной толщи.

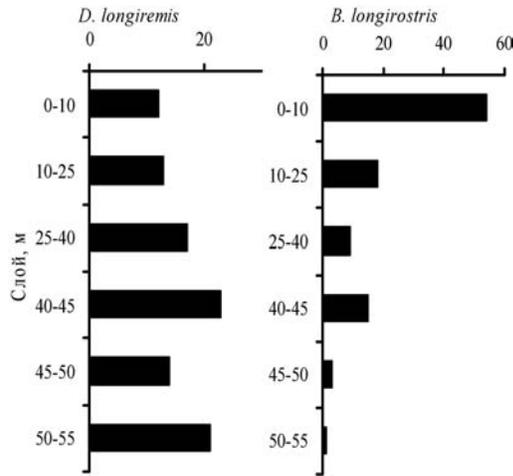


Рис. 16. Вертикальное распределение ветвистоусых рачков 22 ноября 1988 г. По оси ординат – глубина, м; по оси абсцисс – количество планктеров, % от суммы всех встреченных организмов данного вида

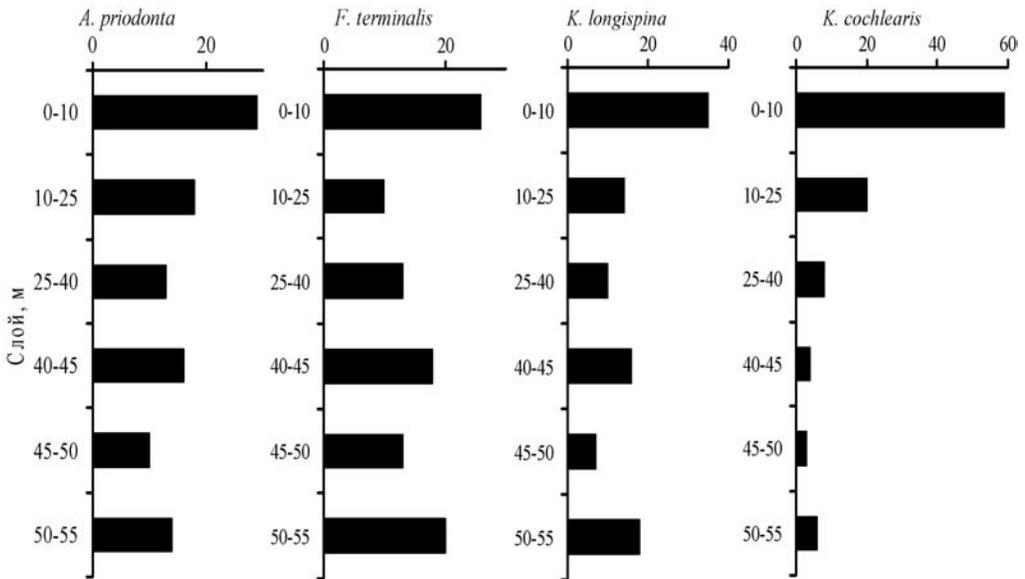


Рис. 17. Вертикальное распределение коловраток 22 ноября 1988 г. По оси ординат – глубина, м; по оси абсцисс – количество планктеров, % от суммы всех встреченных организмов данного вида

ны в слоях концентрации фитопланктона. *D. longiremis*, науплиусы и младшие копеподиты *C. scutifer* достаточно равномерно были распределены в толще воды. Наиболее крупные ракообразные: копеподиты (III–V стадии) и взрослые особи циклопов были сосредоточены в наименее освещенных слоях озера.

**В зимняя фаза.** Осенняя вертикальная гомотермия в подледный период сменяется обратной стратификацией, когда температура понижается от дна до поверхности (рис. 18). Зимой в планктоне наиболее многочисленны ракообразные. Большинство коловраток и босмина к этому времени заканчивают цикл своего развития и «выпадают» из планктона.

В зимнюю фазу *C. scutifer* распределялся в верхнем слое 0–10 м и вблизи дна. Такое расслоение было отмечено у науплиусов и копеподитов всех стадий, в то время как взрослые особи циклопов заселяли только глубинные слои озера (рис. 19).

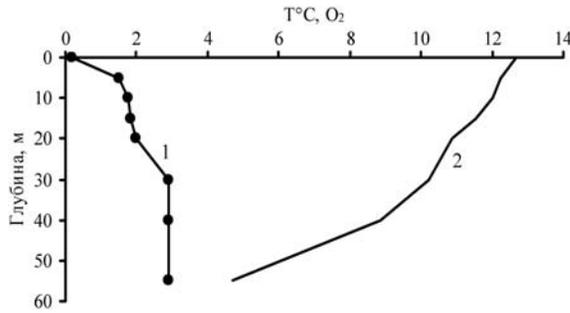


Рис. 18. Вертикальное распределение температуры воды и концентрации кислорода в пелагиали оз. Дальнее 27 января 1988 г. 1 – температура воды (Т°С), 2 – концентрация кислорода (O<sub>2</sub>, мг/л)

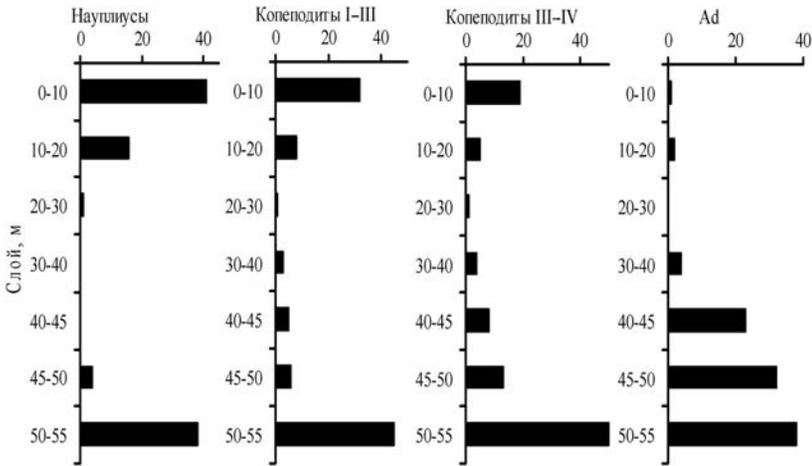


Рис. 19. Вертикальное распределение *C. scutifer* 31 января 1988 г. По оси ординат – глубина, м; по оси абсцисс – количество планктеров, % от суммы всех встреченных организмов данного вида и стадии развития, I–III и IV–V – копеподиты *C. scutifer*, Ad – взрослые особи

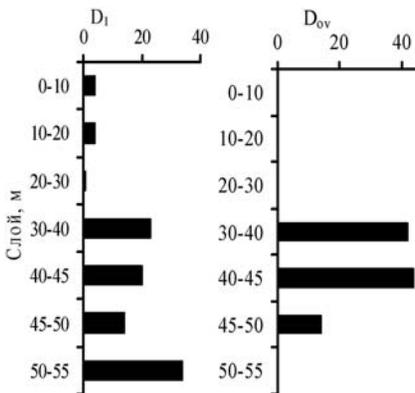


Рис. 20. Вертикальное распределение ветвистоусых рачков 31 января 1988 г. По оси ординат – глубина, м; по оси абсцисс – количество планктеров, % от суммы всех встреченных организмов данного вида

*D. longiremis* обитает в слоях ниже 30 м. Основная масса яйценосных дафний держится в слое 30–45 м, максимум численности самок без яиц находится в придонном слое (рис. 20).

Из коловраток в зимний период доминирует *K. longispina*, в меньшем количестве встречаются *A. priodonta*, *F. terminalis* и *K. cochlearis*. В распределении *Asplanchna* также прослеживается расслоение на две, почти равные по численности, части, расположенные в полярных слоях водной толщи – у поверхности и вблизи дна. *K. longispina* и *K. cochlearis* образуют плотные подледные скопления, *F. terminalis*, напротив, распределяется в глубинных слоях озера с максимумом в слое 45–50 м (рис. 21).

Таким образом, большинство видов зоопланктона зимой обитает в глубинных слоях озера или сосредоточено в двух противоположных

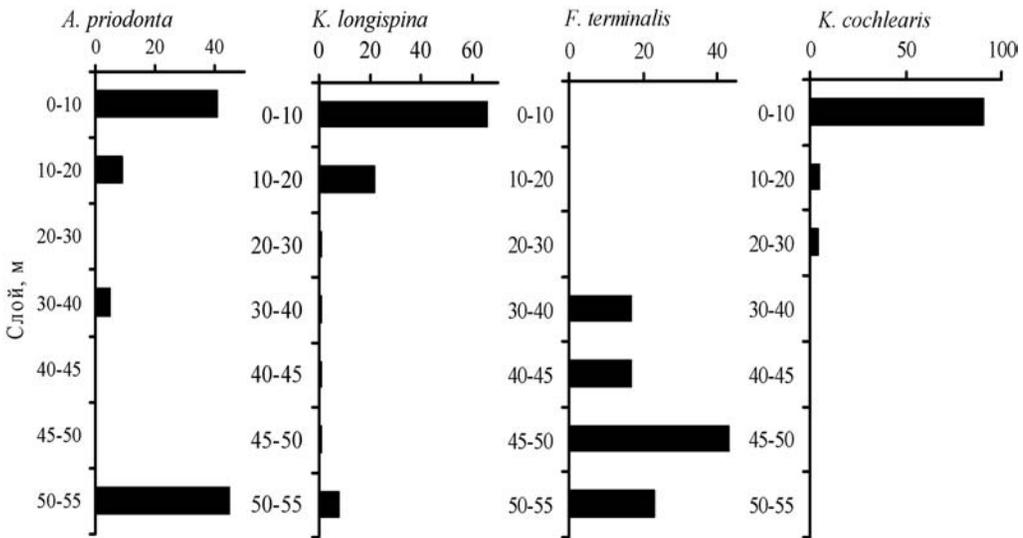


Рис. 21. Вертикальное распределение коловраток 31 января 1988 г. По оси ординат – глубина, м; по оси абсцисс – количество планктеров, % от суммы всех встреченных организмов данного вида

горизонтах водной толщи: подледном и придонном. Подобное распределение ракообразных и коловраток в зимний период было отмечено И.К. Ривьер (1988) в водоемах северо-запада России. Приуроченность зоопланктона к верхнему горизонту, по ее данным, связана с вегетацией фитопланктона у нижней кромки льда и подледным скоплением бактерий, глубинное распределение – с концентрацией пищевых объектов в нижних слоях водоема.

### Заключение

Во все сезоны года оз. Дальнее характеризуется неоднородностью распределения зоопланктона по вертикали. Основными факторами, определяющими сосредоточение гидробионтов в определенных слоях воды, является пища, температура, освещенность и концентрация кислорода. Достаточно высокое содержание кислорода в воде озера не ограничивает распределение гидробионтов по глубине. Зоопланктонные организмы расселены во всех слоях озера от поверхности до дна. Кормовой зоопланктон в основном сосредоточен в наиболее темных слоях озера (ниже 30 м), что, очевидно, служит важным приспособлением для снижения выедания рыбами-планктофагами. Мелкие зоопланктонные организмы, менее поедаемые рыбой, предпочитают освещенные, богатые фитопланктоном, наиболее аэрированные верхние слои озера. Повышение численности ракообразных в поверхностных горизонтах происходит в период летней стратификации, за счет роста численности ветвистоусых рачков и концентрации их в эпи- и металимнионе, что при усилении интенсивности питания молоди нерки значительно снижает ее энергетические затраты на поиск пищи. Оптимальное соотношение пищевых, температурных и кислородных условий в металимнионе в летнюю фазу обеспечивает максимальное скопление зоопланктона в этом слое.

В зимний период зоопланктон сосредоточен в двух полярных слоях водной толщи и избегает область перепада температур. Наиболее тесную связь с изменениями температурного режима водоема в течение года демонстрируют коловратки. *A. priodonta*, *P. platiptera*, *K. cochlearis* и *B. hudsoni* предпочитают наиболее теплые слои озера. *K. quadrata*, *K. longispina* и *F. terminalis* находятся в верхних горизонтах зимой и в периоды гомотермии, летом концентрируются в основном в более холодных водах гипolimниона.

## Литература

- Белюсова С.П. 1968. Суточные миграции планктонных ракообразных в оз. Азабачьем // Изв. ТИНРО. Т. 61. С. 169–179.
- Вецлер Н.М. 1992. Изменение структуры зоопланктонного сообщества при увеличении численности красной в озере Дальнем (Камчатка) // Экология. № 6. С. 56–61.
- Вецлер Н.М., Погодаев Е.Г. 2004. Состояние экосистемы озера Дальнего (прошлое, настоящее, будущее). Многолетняя динамика пелагических ракообразных // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 7. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 44–50.
- Ивлев В.С. 1977. Экспериментальная экология питания рыб. Киев: Наукова думка. 250 с.
- Китаев С.П. 1984. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М.: Наука. 206 с.
- Кожевников Б.П. 1968. К вопросу о суточных вертикальных миграциях зоопланктона оз. Дальнего // Изв. ТИНРО. Т. 64. С. 139–150.
- Кожов М.М. 1962. Биология озера Байкал. М: Изд-во АН СССР. 315 с.
- Крогиус Ф.В. 1961. О связи темпа роста и численности красной // Тр. совещ. ихтиол. комиссии АН СССР. Вып. 13. С. 132–147.
- Крогиус Ф.В. 1974. Значение вертикальных миграций в энергетическом балансе молоди красной в оз. Дальнем // Изв. ТИНРО. Т. 90. С. 39–48.
- 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. ...д-ра биол. наук. Петропавловск-Камчатский. 286 с.
- Крохин Е.М. 1957. Определение суточных пищевых рационов молоди красной и трехиглой колюшки респираторным методом // Изв. ТИНРО. Т. 44. С. 97–110.
- Крохин Е.М. 1969. Энергетические потоки в экосистеме пелагиали оз. Дальнего (Камчатка) // Докл. АН СССР. Т. 189, № 5. С. 1118–1121.
- Крылов П.И. 1989. Питание пресноводного хищного зоопланктона // Итоги науки и техники. Сер. «Общ. экология. Биоценология. Гидробиология». М.: Изд-во ВИНТИ. Т. 7. 145 с.
- Куренков И.И. 1975. Структура популяций *Cyclops scutifer* Sars в озерах Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 97. С. 147–156.
- Куренков И.И. 1978. Структура популяций и продукция пелагических ракообразных в двух мезотрофных озерах Камчатки // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. Т. 22. С. 208–215.
- Маркевич Г.И. 1982. Суточная динамика вертикального распределения массовых форм зоопланктона в оз. Сиверском // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Вып. 45(48). С. 100–122.
- Маркевич Г.И., Минеева Н.М., Быкова Л.П., Корнева Л.Г., Корнева Е.А., Жаворонкова О.Д. 1982. Вертикальная структура планктона оз. Сиверского и ее суточная динамика // Экол. исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л.: Наука. С. 127–149.
- Марковцев В.Г. 1972. Питание и пищевые отношения молоди красной и трехиглой колюшки озера Дальнего // Изв. ТИНРО. Т. 82. С. 227–233.
- Матвеева Л.К. 1983. Сезонная динамика численности и вертикальное распределение планктонных коловраток // Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. М.: Наука. С. 37–61.
- Матвеева Л.К. 1990. Анализ содержимого желудков *Asplanchna priodonta* Gosse и оценка ее пресса на популяцию *Keratella cochlearis* (Gosse) озера Глубокого // Коловратки: материалы III всес. симпоз. Л.: Зоол. ин-т РАН. С. 45–49.
- Мешикова Т.М. 1953. Зоопланктон озера Севан // Тр. Севанской гидробиол. станции. Т. 13. С. 5–170.
- Носова И.А. 1968. Вертикальное распределение зоопланктона Курильского озера // Изв. ТИНРО. Т. 64. С. 151–167.
- Носова И.А. 1970. Данные по биологии размножения и развития *Cyclops scutifer* Sars озера Курильского. // Изв. ТИНРО. Т. 78. С. 171–185.
- Павельева Е.Б., Сорокин Ю.И. 1971. Изучение питания зоопланктона озера Дальнего на Камчатке // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Вып. 22(25). С. 56–63.
- Павельева Е.Б. 1974. Начальные звенья продукционного процесса и их утилизация в оз. Дальнем: автореф. дис. ...канд. биол. наук. Минск. 24 с.
- Павельева Е.Б. 1984. Уровень трофии оз. Дальнего (Камчатка) в 70-х годах // Биол. ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука. С. 189–198.

- Погодаев Е.Г. 1987. Вертикальное распределение зоопланктона и молоди нерки в Паратунских озерах в период ледостава // Биол. ресурсы камчатского шельфа, их рациональное использование и охрана: тез. докл. науч.-практ. конф., Петропавловск-Камчатский, 15–16 октября 1987 г. Петропавловск-Камчатский: Вычисл. центр стат. упр. С. 102–103.
- Погодаев Е.Г. 1993. Значение пресноводного периода в формировании цикличности поколений нерки озера Дальнего // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Вып. 2. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 107–116.
- Погодаев Е.Г. 1995. Сравнительная характеристика ихтиофауны Паратунских озер // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Вып. 3. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 61–66.
- Ривьер И.К. 1982. Некоторые особенности периода летней стагнации на оз. Сиверском // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Вып. 45(48). С. 58–68.
- Ривьер И.К. 1988. Особенности функционирования зоопланктонных сообществ водоемов различных типов // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Вып. 55(58). С. 80–111.
- Сорокин Ю.И., Павельева Е.Б. 1972. К количественной характеристике экосистемы пелагиали озера Дальнего на Камчатке // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Вып. 23(26). С. 24–38.
- Сорокин Ю.И., Павельева Е.Б., Васильева М.И. 1974. Особенности первичной продукции лососевого озера // Журн. общ. биологии. Т. 35, № 5. С. 746–755.
- Тиллер И.В. 1978. Селективность питания молоди красной в озере Дальнем // Изв. ТИНРО. Т. 102. С. 67–71.
- Федоров В.Д. 1979. О методах изучения фитопланктона и его активности. М.: Изд-во МГУ. 168 с.
- Щербаков А.П. 1957. Продуктивность зоопланктона Глубокого озера // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. Т. 8. С. 163–183.
- Bohl E. 1982. Food supply and prey selection in planktivorous Cyprinidae // *Oecologia*. Vol. 53, N 1. P. 134–138.
- Gliwicz Z.M., Rowan M.G. 1984. Survival of *Cyclops abyssorum* tatricus (Copepoda, Crustacea) in alpine lakes stocked with planktivorous fish // *Limnol. and Oceanogr.* Vol. 29, N 6. P. 1290–1299.
- Halvorsen G., Elgmork K. 1976. Vertical distribution and seasonal cycle of *Cyclops scutifer* Sars (Crustacea, Copepoda) in two oligotrophic lakes in southern Norway // *Norw. J. Zool.* Vol. 24. P. 143–160.
- Hofmann W. 1983. Interactions between *Asplanchna* and *Keratella cochlearis* in the Plubsee (North Germany) // *Hydrobiologia*. Vol. 104, N 1. P. 363–365.
- Koenings J.P., Geiger H.J., Hasbrouck J.J.. 1991. Smolt-to-adult survival patterns of sockeye salmon: effects of smolt length and geographic latitude when entering the sea // *Canadian J. Fish. Aquat. Sci.* 48 p.
- Koufopanou V., Bell G. 1984. Measuring the cost of reproduction. IV. Predation experiments with *Daphnia pulex* // *Oecologia*. Vol. 64, N 1. P. 81–86.
- Nilssen J.P. 1977. Cryptic predation and the demographic strategy of two limnetic cyclopoid copepods // *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* Vol. 34. P. 187–196.
- Pourriot R. 1965. Recherches sur l'ecologie des Rotifers // *Vie Milieu. Suppl.* 21. P. 224.
- Woltereck R. 1932. Associations and stratification of pelagic Daphnids in some lakes of Wisconsin and other regions of the USA and Canada // *Trans. Wisconsin Acad. Sc., Arts and Letters.* Vol. 27, N 3. P. 487–522.