

УДК 639.28:265.53

DOI: 10.15853/2072-8212.2021.63.50-58

ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ *DAPHNIA LONGIREMIS* SARS В ПЕЛАГИАЛИ КУРИЛЬСКОГО ОЗЕРА В УСЛОВИЯХ СТРУКТУРНОЙ ПЕРЕСТРОЙКИ ФИТОПЛАНКТОНА

Е.В. Лепская, Т.В. Бонк



Зав. лаб., к. б. н.; зав. сектором; Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии («КамчатНИРО»)
683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18
Тел., факс: +8 (4152) 41-27-01. E-mail: lepskaya@list.ru

ОЗ. КУРИЛЬСКОЕ, *DAPHNIA LONGIREMIS*, СПЕКТР И ИНТЕНСИВНОСТЬ ПИТАНИЯ,
ФИТОПЛАНКТОН, ВИДОВАЯ СТРУКТУРА, СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА, ПОРОГОВАЯ БИОМАССА

Прямыми наблюдениями изучено питание *Daphnia longiremis* Sars в оз. Курильском (Южная Камчатка) в условиях структурной перестройки фитопланктона в 2008 г. Спектр питания дафний отражает изменения видовой структуры фитопланктона. Интенсивность потребления дафниями фитопланктона, сформированного на 99,8% диатомовыми водорослями, зависит от биомассы фитопланктона. Предполагается, что при значениях биомассы фитопланктона (планктонных диатомей) менее 48 мгС/м³ дафнии испытывают дефицит пищи, если он не компенсируется планктонными бактериями и детритом.

SPECIFICS OF PELAGIC FEEDING BY *DAPHNIA LONGIREMIS* SARS IN THE KURILE LAKE IN TERMS OF STRUCTURAL TRANSFORMATION OF PHYTOPLANKTON

Ekaterina V. Lepskaya, Tatyana V. Bonk

Head of Lab., Ph. D. (Biology); Head of section; Kamchatka Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography ("KamchatNIRO")
683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya Str., 18
Ph., fax: +7 (4152) 41-27-01. E-mail: lepskaya@list.ru

KURILE LAKE, *DAPHNIA LONGIREMIS*, FEEDING INTENSITY AND FOOD SPECTRUM,
PHYTOPLANKTON, SPECIES STRUCTURE, SEASONAL DYNAMICS, THRESHOLD BIOMASS

Direct observations were used to study feeding by *Daphnia longiremis* Sars in the Kurile Lake (South Kamchatka) in terms of structural transformation of phytoplankton in 2008. Spectrum of the daphnia's food reflects transformations in phytoplankton species structure. *Daphnia*'s consumption intensity of phytoplankton, where 99.8% were diatom cells, depends on the phytoplankton biomass. It is suggested, that daphnias meet deficient in food when the values of the phytoplankton (plankton diatoms) biomass are less than 48 mgC/m³ and no compensation of plankton bacteria or detritus.

Автотрофные компоненты планктона, в числе которых состоят и планктонные микроводоросли, напрямую (пастищное питание) или через микробиальную петлю обеспечивают пищей планктонных животных, в частности ракообразных.

В оз. Курильском в зоопланктонном сообществе численно и по биомассе доминирует веслоногий ракоч *Cyclops scutifer* Sars. Второй по численности вид — представитель ветвистоусых ракообразных *Daphnia longiremis* Sars (Миловская, Бонк, 2004; Бонк, Травин, 2008). Эти два ракоча формируют кормовую базу молоди нерки во время ее пресноводного нагула (Носова, 1986, 1988).

Ранее проведенные исследования питания показали, что дафнии — это типичные планктонные фильтраторы. Основу пищи ракочов составляют фитопланктон, бактерии, детрит, а также простейшие (Монаков, 1998). Установлено, что пресновод-

ные фильтраторы способны дробить колонии водорослей (Крючкова, Рыбак, 1980; Крючкова, 1989).

Питание доминирующего в планктоне озера циклопа исследовано довольно подробно (Монаков и др., 1972; Носова, 1972; Лепская, Бонк, 2004, 2007; Лепская и др., 2005), тогда как о питании дафний, в частности о роли фитопланктона в нем, известно гораздо меньше.

Так, И.А. Носова считала, что кормовая база дафний в оз. Курильском ограничена бактериопланктоном и растительным детритом (Носова, 1986). Не располагая сведениями о пищевой обеспеченности дафний в озере, И.А. Носова использовала данные о сезонной динамике биомассы мелозиры (= *Aulacoseira subarctica*), предположив, что существует прямая связь этого показателя с продукцией бактериопланктона и обилием взвешенного органического вещества (Носова, 1988).

Сравнение внутригодовой динамики роста дафний, их средней плодовитости с биомассой мелозиры показало, что максимальные суточные приросты дафний совпадали с периодами повышения их плодовитости и соответствовали изменениям биомассы мелозиры (Носова, 1988).

Л.В. Миловская пришла к выводу, что трофический фактор сильно влияет на плодовитость дафний в оз. Курильском. При этом трофические условия дафний оз. Курильского автор оценивала с одной стороны по поступлению каркасного фосфора (предполагая, что чем выше приток фосфора с рыбой, тем лучше развит бактериопланктон), с другой — по биомассе *Aulacoseira subarctica* из сетных проб (Миловская, 2015). В этой же работе есть упоминание о нахождении в кишечниках дафний обломков *Aulacoseira*, иногда в большом количестве. Однако вышеупомянутые авторы не проводили оценку роли непосредственно фитопланктона в питании дафний оз. Курильского.

Исходя из этого, цель настоящей работы — исследование питания планкtonных ракообразных *D. longiremis* оз. Курильского в условиях сезонных изменений флористической и видовой структуры фитопланктона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для исследования питания дафний оз. Курильского отбирали из проб зоопланктона, собранных сетьью Джеди (диаметр входного отверстия 18 см, шаг ячей фильтрующего конуса 90 мкм) 22 апреля, 15 июля, 30 августа и 19 сентября 2008 г. на стандартной станции в центре озера. Основанием для выбора стало различие проб за указанные даты по видовой структуре фитопланктона. Всего было исследовано 4 зоопланктонные пробы, в которых протестировано 82 взрослые особи *D. longiremis* приблизительно одного размера средней массой 0,061 мг.

Для изучения состава пищи просматривали кишечники раков, предварительно выделенные из тщательно промытых в дистиллированной воде особей. Образцы на предметном стекле фиксировали в пламени спиртовки, помещали в оптическую среду "Mountmedia" с коэффициентом преломления 1,7 и просматривали в световом микроскопе "Olympus" при 40-кратном и 100-кратном увеличениях. Для получения репрезентативных выборок, как правило, просматривали не менее 20 экземпляров дафний. При исследовании питания дафний методом прямого просчета пищевых частиц в ки-

шечнике возникли некоторые трудности. Стенки кишечника у дафний плохо просветлялись при приготовлении препаратов. Плотно сбитое содержимое кишечника также иногда недостаточно хорошо просветлялось, в связи с чем учет пищевых частиц был неполным. В кишечниках дафний большинство створок диатомей находили в виде мелких обломков, что затрудняло просчет количества потребленных организмов, но не мешало таксономической идентификации обнаруженных микроводорослей. Бесструктурная масса в хорошо просветленных кишечниках была определена как детрит.

Пищевой спектр дафний характеризовали по частоте встречаемости пищевого объекта, подразумевая под этим количество раков, в которых был найден конкретный пищевой объект, или долю таких раков (в %) от количества накормленных особей.

Интенсивность питания фитопланктом характеризовали величиной индекса потребления, рассчитанного для планктонных водорослей:

$$f = \frac{w \times 10000}{W},$$

где f — индекс потребления; w — восстановленная масса пищевого комка; W — масса организма (Методическое пособие.., 1974). Масса дафний вычислена согласно весу отдельных размерных групп, рассчитанных И.И. Куренковым (Куренков, 1970). Массу пищевого комка рассчитывали исходя из клеточных объемов водорослей, найденных в кишечнике (табл. 1), с учетом их количества.

Видовую структуру фитопланктона оценивали по индексу разнообразия Шеннона (H), который рассчитывали по формуле:

$$H = \frac{-\sum n_i}{N \ln \left(\frac{n_i}{N} \right)},$$

где n_i — оценка значимости каждого вида, N — сумма оценок значимости (Одум, 1986).

Численность и биомассу фитопланктона определяли методом прямого счета, принятым для фитопланктона камчатских озер (Сорокин, Павельева, 1972), в пробах воды, отобранных в те же даты и на той же станции, что и зоопланктон, батометром с 12 горизонтов в слое 0–200 м.

Количественные характеристики фитопланктона рассчитывали как средневзвешенные значения для слоя 0–200 м, в котором обитает большая часть популяции *Daphnia longiremis* озера (Миловская, 2015; Бонк, 2018).

Таблица 1. Клеточные объемы (V , $\mu\text{м}^3$) диатомовых водорослей, найденных в пище дафний и в планктоне оз. Курильского в 2008 г.
Table 1. Volumes of diatom cells (V , μm^3) observed in daphnias or in the plankton in the Kurile Lake in 2008

Таксон / Taxon	V	Таксон / Taxon	V
<i>Aulacoseira subarctica</i>	476	<i>Synedra cf. tenera</i>	28
<i>Stephanodiscus alpinus</i>	972	<i>Synedra ulna</i>	170
<i>Stephanodiscus</i> sp.	109	<i>Synedra</i> sp.	25
<i>Cyclotella tripartita</i>	240	<i>Ahnianthes</i> sp.	100
<i>Cyclotella pseudostelligera</i>	39	<i>Diatoma elongatum</i>	320
<i>Fragilaria capucina</i>	94	<i>Nitzschia</i> sp.	100
<i>F. intermedia</i>	94	<i>Navicula</i> sp.	110
<i>Fragilaria</i> sp.	192	<i>Cymbella</i> sp.	150
<i>Staurosira construens</i>	52	<i>Gomphonema</i> sp.	110
<i>Synedra cf. tabulata</i>	91	<i>Cocconeis placentula</i>	90

Биомасса фитопланктона приведена в углеродных единицах. Содержание органического углерода в клетках принимали равным 0,1 (Бульон, 1983).

Видовые названия приняты в соответствии с видовым списком водорослей оз. Курильского (Лепская, 2002).

Для математической обработки данных использовали программу Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовая структура фитопланктона

Видовая структура фитопланктона в 2008 г. изменялась от весны к осени (рис. 1).

В апреле в фитопланктоне численно доминировали диатомеи рода *Stephanodiscus*. При этом доминантным по численности видом был мелко-

клеточный *Stephanodiscus* sp., а крупноклеточный *S. alpinus* занимал субдоминантное положение при численности (232 кл./мл), втрое меньшей *Stephanodiscus* sp. (648 кл./мл) и вдвое — *A. subarctica* (466 кл./мл).

В июле в фитопланктоне доминирующим по численности видом стала *A. subarctica* (1173 кл./мл), субдоминантом первого порядка — *S. alpinus* (817 кл./мл), второго — *C. tripartita* (110 кл./мл), *Stephanodiscus* sp. в пробах фитопланктона найден не был.

В августе видовая структура фитопланктона значительно усложнилась. В планктоне численно доминировала *C. tripartita* (942 кл./мл). *A. subarctica* заняла положение субдоминанта первого порядка (653 кл./мл). В это же время резко возросла численность «недиатомовых» (333 кл./мл), *Fragilaria*-

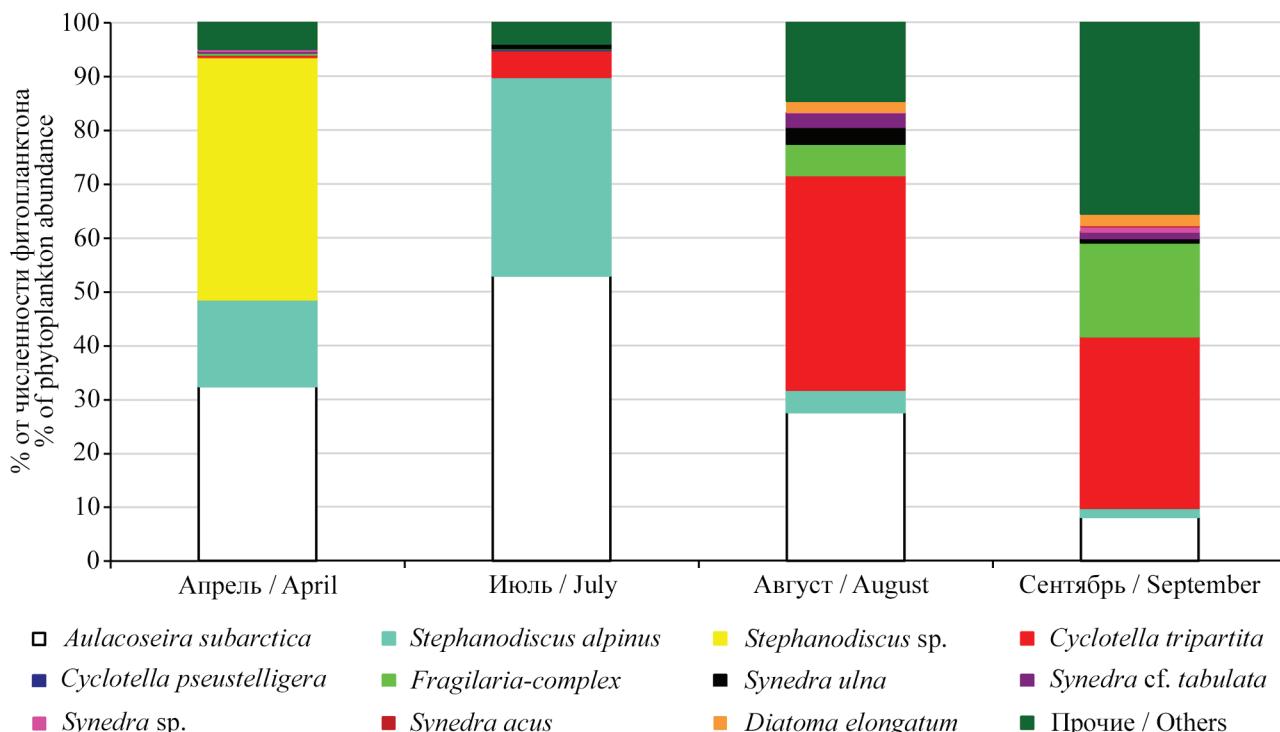


Рис. 1. Видовая структура фитопланктона центральной пелагии оз. Курильского в 2008 г.
Fig. 1. The structure of the phytoplankton species in central pelagial of the Kurile Lake in 2008

complex (137 кл./мл), *S. ulna* (74 кл./мл), *S. cf. tabulata* (63 кл./мл), *D. elongatum* (48 кл./мл). Наряду с этим численность *S. alpinus*, доминировавшего ранее, уменьшилась в 10 раз и составила 98 кл./мл.

В сентябре видовая структура фитопланктона вновь изменилась. Численность диатомовых, среди которых доминировала *C. tripartita* (905 кл./мл), была сравнима с численностью «недиатомовых» (977 кл./мл). В группу субдоминантов первого порядка входили *Fragilaria*-complex (493 кл./мл) и *A. subarctica* (231 кл./мл). Численность *D. elongatum* увеличилась до 61 кл./мл, а *S. alpinus* — уменьшилась вдвое по сравнению с августом и составила 46 кл./мл. Меньше в планктоне стало также представителей рода *Synedra*, особенно крупноклеточного вида *S. ulna* (25 кл./мл). При этом в заметном количестве (28 кл./мл) появилась мелкая, как правило прикрепленная пучками к детритным комочкам, *Synedra* sp.

Индекс Шеннона, характеризующий в нашем случае видовое разнообразие фитопланктона, был минимальным весной и максимальным в августе (табл. 2).

Пик биомассы при наименьшем разнообразии фитопланктона пришелся на июль.

Пищевой спектр

Для циклов оз. Курильского показано, что частота встречаемости пищевых объектов, которую оценивали по количеству раков (или их доли от общего количества раков с пищей), независимо от числа конкретной пищевой частицы (целые створки или панцири диатомовых или их фрагменты), найденной в пищеварительном тракте, отражает видовую структуру планктонного альгоценоза (Лепская, Бонк, 2007). В литературе есть

данные, что для дафний это утверждение также верно (Монаков, 1998).

Весной, летом и осенью постоянным компонентом пищи дафний были диатомовые водоросли *A. subarctica*, *S. alpinus* и *C. tripartita*. Частота встречаемости *A. subarctica* была максимальной в июле, когда она численно доминировала в фитопланктоне (рис. 1). Частота встречаемости *S. alpinus*, напротив, была максимальной в моменты его низкой численности в апреле и августе. У 16% дафний он также был обнаружен в сентябре, когда доля его в фитопланктоне не превышала 2%. *C. tripartita* присутствовала в кишечниках 80% дафний в августе и сентябре, когда этот вид диатомовых доминировал по численности. В апреле и июле частота встречаемости этой диатомеи у дафний была заметно меньше: 11 и 51% соответственно. В течение всего периода наблюдений дафнии потребляли представителей родов *Fragilaria* и *Synedra*, хотя и понемногу (рис. 2–6).

В апреле численно доминировавший в фитопланктоне *Stephanodiscus* sp. был отмечен у 25% питавшихся дафний. В середине и конце лета, а также в начале осени этот вид диатомовых у раков не был обнаружен. Сезонный характер носило также потребление дафниями диатомовой водоросли *D. elongatum*, которая была найдена у 29% раков в июле, когда в планктоне (батометрические пробы) ее не отмечали, и в августе при численности 48 кл./мл. Вероятно, в середине лета этот вид диатомовых только начал развиваться в ограниченном водном слое и не попал в пробы при батометрическом облове. Тогда как дафнии, совершая активные вертикальные миграции в толще воды от поверхности до 200 м, осваивали новые кормовые объекты раньше, чем последние в массе распространялись в толще воды.

Таблица 2. Некоторые параметры, характеризующие среду обитания, фитопланктон и питание дафний в оз. Курильском в 2008 г.

Table 2. Some of indices characterizing environment, phytoplankton and feeding by Daphnia in the Kurile Lake in 2008

Параметр / Index	Месяц / Month			
	Апрель April	Июль July	Август August	Сентябрь September
Индекс Шеннона Shannon Diversity Index	1,27	1,05	1,63	1,60
Биомасса фитопланктона, мгС/м ³ Phytoplankton biomass, mgC/m ³	52,2	141,0	77,1	48,4
Температура воды, средняя для слоя 0–200 м Water temperature, averaged in the layer 0–200 m	3,2	4,2	4,6	5,2
Относительное количество дафний с пустым кишечником, % Relative number of Daphnia with empty intestine, %	8	13	15	24
Количество таксонов в пище дафний, шт. Number of taxa in the food of Daphnia, pices.	12	8	15	6
Индекс потребления, %oo Index of consumption	25	41	14	4,9

Количество таксонов микроводорослей в пище дафний изменялось в течение сезона наблюдений (табл. 2).

Их максимальное количество отмечено в августе, когда видовое разнообразие фитопланктона было наибольшим в летний период (рис. 1, табл. 2). Примечательно, что в апреле при незначительном видовом разнообразии фитопланктона в пище дафний помимо массовых для этого времени таксонов микроводорослей были найдены редко отмечаемые в пробах диатомовые из родов *Coccconeis*, *Navicula*, *Amphora*. В июле пища дафний состояла преимущественно из водорослей, составлявших в это время структурообразующий комплекс фитопланктона (рис. 1, табл. 2).

Минимум (6) таксонов микроводорослей в пище дафний в сентябре при большом разнообразии фитопланктона, объясняется, вероятно, снижением его биомассы до сезонного минимума (табл. 2).

Интенсивность питания (накормленность)

Интенсивность питания, как и показатель успешного потребления пищи, можно оценить по индексу потребления.

В сезонной динамике индекса потребления планктонных водорослей дафниями прослеживалась прямая зависимость

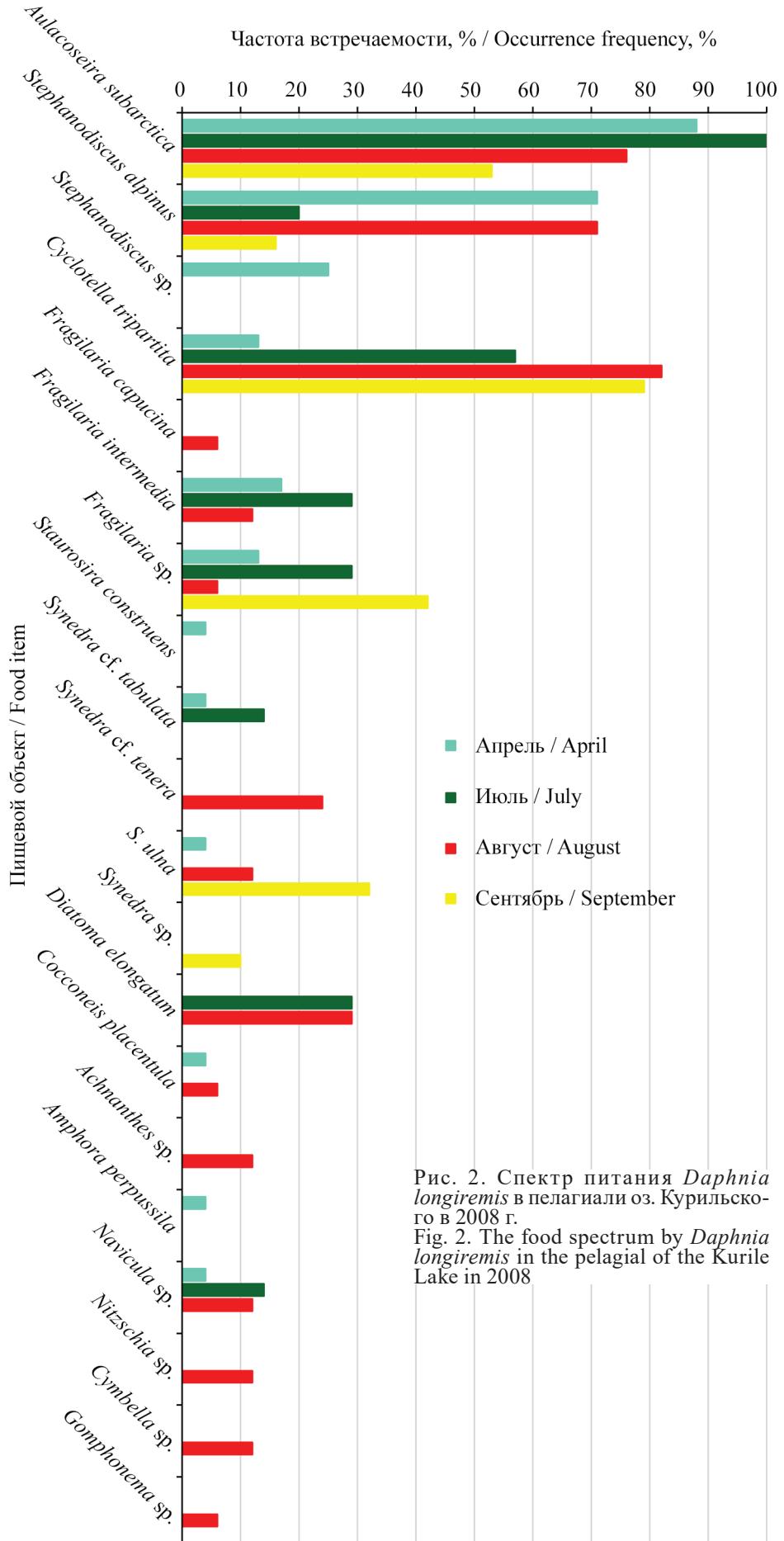


Рис. 2. Спектр питания *Daphnia longiremis* в пелагии оз. Курильского в 2008 г.

Fig. 2. The food spectrum by *Daphnia longiremis* in the pelagial of the Kurile Lake in 2008

от биомассы фитопланктона (рис. 7А). Наиболее интенсивно дафнии потребляли фитопланктон при его максимальной биомассе в июле (табл. 2).

При этом усложнение структуры и, соответственно, увеличение видового разнообразия фитопланктона, которое сопровождалось уменьшением биомассы планкtonных водорослей, демонстрирует обратное влияние на интенсивность потребления

фитопланктона дафниями. Что наглядно иллюстрируется обратной зависимостью величины индекса потребления от значений индекса Шеннона (рис. 7Б).

Интенсивность потребления диатомового планктона снижалась по мере прогрева озера. Однако это снижение пищевой активности кажущееся, так как одновременно с увеличением температуры воды снижалась биомасса фитопланктона,



Рис. 3. Кишечник дафнии, заполненный фрагментами колоний *Aulacoseira subarctica*
Fig. 3. Daphnia's intestinum, filled by fragments of the colonies of *Aulacoseira subarctica*

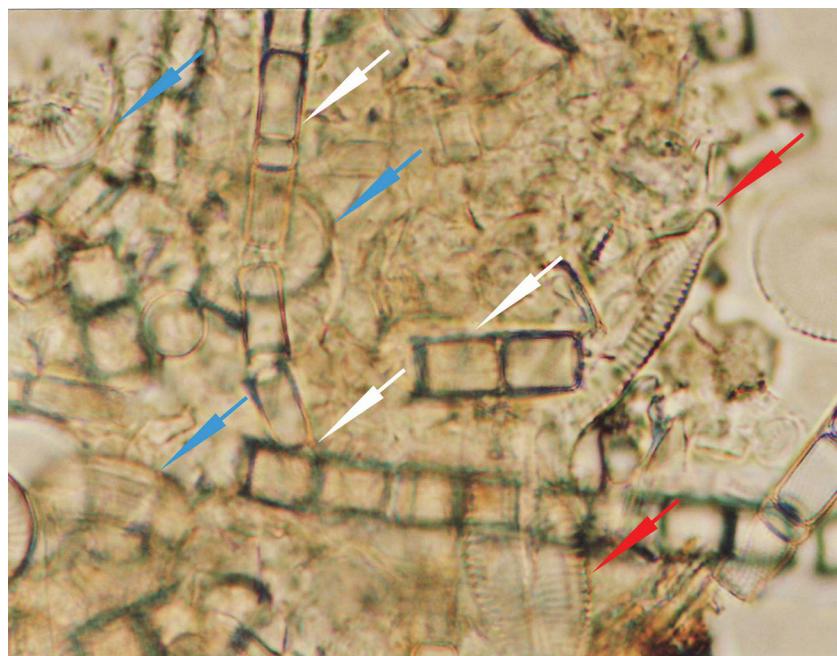


Рис. 4. Фрагмент кишечника дафнии. Стрелками указаны диатомовые водоросли: голубыми — *S. alpinus*, белыми — части колоний *A. subarctica*, красными — *Navicula* sp.
Fig. 4. The fragment of daphnia's intestinum. Colored arrows mark diatom cells: blue — *S. alpinus*, white — parts of the colonies of *A. subarctica*, red — *Navicula* sp.

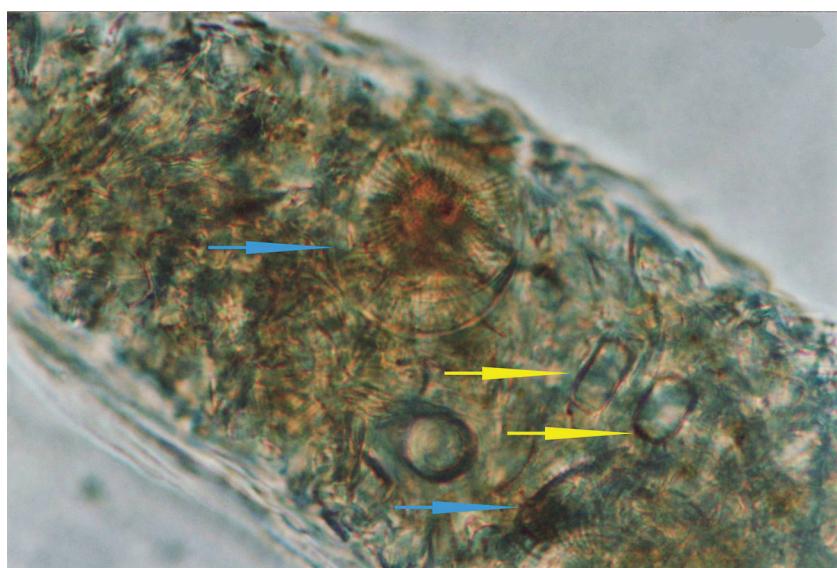


Рис. 5. Фрагмент кишечника дафнии, желтыми стрелками указан *Stephanodiscus* sp., голубыми — *S. alpinus*
Fig. 5. The fragment of daphnia's intestinum, yellow arrows mark *Stephanodiscus* sp., blue — *S. alpinus*

которая формировалась на 99,8% диатомовыми водорослями.

По нашим данным, при минимальном значении биомассы фитопланктона (в нашем случае это 48 мгС/м³) отмечен не только максимум раков с пустыми кишечниками, в которых отсутствовали не только фрагменты диатомей, но и бесструктурная масса, отнесенная нами к детриту, но также минимальное значение индекса потребления фитопланктона (табл. 2). Вероятно, в сентябре 2008 г. пищевые потребности дафний в полной мере не удовлетворялись не только фитопланктоном, но и бактериально-детритным комплексом.

Величину биомассы фитопланктона 48 мгС/м³, сформированного диатомовыми водорослями, можно для популяции дафний оз. Курильского принять как пороговую, ниже которой трофические условия развития этих планктонных раков в оз. Курильском характеризуются как неблагоприятные.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Спектр питания дафний в оз. Курильском отражает изменения видовой структуры фитопланктона, который в этом водоеме формируется диатомовыми водорослями. Малочисленные или распреде-



Рис. 6. Фрагмент кишечника дафнии. Белыми стрелками указаны части колоний *A. subarctica*, голубой — *S. alpinus*, фиолетовой — *Synedra cf. tenera*

Fig. 6. The fragment of daphnia's intestinum. White arrows mark parts of the colonies of *A. subarctica*, blue — *S. alpinus*, violet — *Synedra cf. tenera*

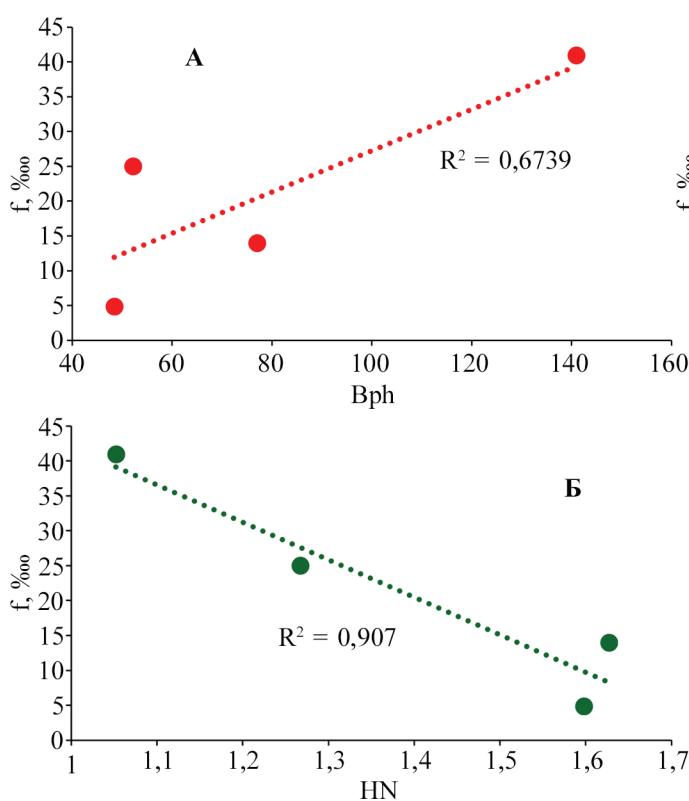


Рис. 7. Зависимости индекса потребления (f) *D. longiremis*: А — от биомассы фитопланктона (Bph); Б — от видового разнообразия планктона (индекс Шеннона (HN)); В — температуры воды (T 0–200) в слое 0–200 м

Fig. 7. The behavior of the index of consumption (f) *D. longiremis* depending: A — on the biomass of phytoplankton (Bph), B — on the diversity of phytoplankton species (Shannon Diversity Index (HN)), B — on the water temperature (T 0–200) in the layer 0–200 m

ляющиеся в толще воды компактными скоплениями виды диатомей могут встречаться в пище дафний с относительно высокой частотой, но при этом не быть обнаруженными в планктонных пробах, отобранных батометром.

Интенсивность потребления водорослей дафниями в оз. Курильском зависит от биомассы фитопланктона при условии, что ее формируют диатомеи, и не зависит от прогрева воды. При значениях биомассы фитопланктона менее 48 мгС/м³ трофические условия популяции дафнии в оз. Курильском можно оценить как неблагоприятные, если недостаток фитопланктона не компенсируется бактериально-детритным комплексом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бонк Т.В.** 2018. Вертикальное распределение пелагических ракообразных в оз. Курильское в начале лета 2017 г. / Тез. III Междунар. конф. «Актуальные проблемы планктонологии» (24–28 сентября 2018 г., Зеленоградск, Калининградская обл.). С. 31–32.
- Бонк Т.В., Травин С.А.** 2008. Питание пелагической молоди нерки в озере Курильском в 2005 г. (Камчатка) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Сб. докл. Вып. 4. Владивосток: Дальнаука. С. 279–283.
- Бульон В.В.** 1983. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л.: Наука. 150 с.
- Крючкова Н.М.** 1989. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. М.: Наука. 124 с.
- Крючкова Н.М., Рыбак В.Х.** 1980. К вопросу о взаимоотношениях фито- и зоопланктона / Трофические связи пресноводных беспозвоночных. Л.: Зоологич. ин-т АН СССР. С. 19–29.
- Куренков И.И.** 1970. Биологический цикл и продукция *Daphnia longiremis* Sars в оз. Дальнем. Петропавловск-Камчатский. Архив КамчатНИРО. 52 с.
- Лепская Е.В.** 2002. Особенности фито- и микропланктонного сообщества озера Курильское во второй половине 90-х годов XX века // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Сб. научн. тр. КамчатНИРО. Вып. 6. С. 55–66.
- Лепская Е.В., Бонк Т.В.** 2004. Влияние качества и количества пищи на рост и размножение *Cyclops scutifer* Sars в озере Курильское (Камчатка) / Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. Матер. Междунар. конф. (6–9 сентября 2004 г., Петрозаводск, Республика Карелия). Петрозаводск. С. 82.
- Лепская Е.В., Бонк Т.В.** 2007. Спектр питания *Cyclops scutifer* Sars (Copepoda) в лососевых нерестово-нагульных озерах Курильское и Паланское (Камчатка) // Биология внутренних вод. № 1. С. 13–22.
- Лепская Е.В., Бонк Т.В., Носова И.А.** 2005. К вопросу о пищевом поведении планктонного рака *Cyclops scutifer* Sars озера Курильское (Камчатка) // Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных: Матер. Междунар. науч. конф. (отв. ред. А.Б. Ручин). Саранск: Изд-во Мордовского ун-та. С. 132–133.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука. 254 с.
- Миловская Л.В.** 2015. Формирование численности *Daphnia longiremis* Sars в оз. Курильском (Южная Камчатка) / Сб. Матер. I Всерос. науч. конф. «Современное состояние и методы изучения экосистем внутренних водоемов», посвящ. 100-летию со дня рожд. И.И. Куренкова (7–9 октября 2015 г.). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 51–58.
- Миловская Л.В., Бонк Т.В.** 2004. Состояние пелагического zooplanktonного сообщества озера Курильское в фертилизационный и постфертилизационный периоды (1980–2000 гг.) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. научн. тр. КамчатНИРО. Вып. 7. С. 94–102.
- Монаков А.В.** 1998. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Типография Россельхозакадемии. 321 с.
- Монаков А.В., Носова И.А., Сорокин Ю.И.** 1972. О питании *Cyclops scutifer* // Биология внутренних вод: Инф. бюллетень. Вып. 13. С. 27–31.
- Носова И.А.** 1972. Биология, динамика численности и продукция *Cyclops scutifer* Sars в Курильском озере / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 25 с.
- Носова И.А.** 1986. Межгодовые изменения в пелагическом планктоне озера Курильского. К проблеме фертилизации / Комплексные исследования озера Курильского. Владивосток: ДВГУ. С. 83–87.
- Носова И.А.** 1988. Биология и динамика численности *Daphnia longiremis* Sars в озере Курильском / Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. Владивосток: ТИНРО. С. 38–50.
- Одум Ю.** 1986. Экология: в 2-х т. Т. 2. М.: Мир. 376 с.
- Сорокин Ю.И., Павельева Е.Б.** 1972. К количественной характеристике экосистемы пелагиали озера Дальнего на Камчатке // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 23 (26). С. 24–38.

REFERENCES

- Bonk T.V. Vertical distribution of pelagic crustaceans in Kurile Lake in early summer 2017. *III International Conference "Frontiers in Plankton Research"*. Abstracts. Kaliningrad: AtlantNIRO, 2015, 236 p. (In Russian)
- Bonk T.V., Travin S.A. Feeding by pelagic juvenile sockeye salmon in Kurile Lake in 2005 (Kamchatka). *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings*, 2008, issue 4, pp. 279–283. (In Russian)
- Bouillon V.V. *Pervichnaya produktsiya planktona vnutrennikh vodoyemov* [Primary production of plankton in inland waters]. Leningrad: Science, 1983, 150 p.
- Kryuchkova N.M. *Troficheskiye vzaimootnosheniya zoo- i fitoplanktona* [Trophic relationships between zoo- and phytoplankton]. Moscow: Nauka, 1989, 124 p.
- Kryuchkova N.M., Rybak V.Kh. On the question of the relationship between phyto- and zooplankton. *Trophic relationships of freshwater invertebrates*. Leningrad: Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR, 1980, pp. 19–29.
- Kurenkov I.I. *Biologicheskiy tsikl i produktsiya Daphnia longiremis Sars v oz. Dalnem* [Biological cycle and production of *Daphnia longiremis* Sars in the Lake Dalnye]. Petropavlovsk-Kamchatskiy: Arkhiv KamchatNIRO, 1970, 52 p.
- Lepskaya E.V. Features of the phyto- and microplankton community of Kurile Lake in the second half of the 1990s. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2002, vol. 6, pp. 55–66. (In Russian)
- Lepskaya Ye.V., Bonk T.V. Influence of food quality and quantity on the growth and reproduction of *Cyclops scutifer* Sars in Kurile Lake (Kamchatka). *Modern problems of physiology and biochemistry of aquatic organisms*. Mater. International conf. (September 6–9, 2004, Petrozavodsk, Republic of Karelia). Petrozavodsk, 2004, 82 p.
- Lepskaya Ye.V., Bonk T.V. Feeding Spectrum of *Cyclops scutifer* Sars (Copepoda) in Salmon Spawning and Foraging Kurile and Palanskoye Lakes (Kamchatka). *Inland Water Biology*, 2007, no. 1, pp. 13–22. (In Russian)
- Lepskaya E.V., Bonk T.V., Nosova I.A. On the issue of the feeding behavior of the planktonic crustacean *Cyclops scutifer* Sars of Kurile Lake (Kamchatka). *Actual problems of ecological physiology, biochemistry and genetics of animals*. Mater. International scientific conf. (responsible editor A.B. Ruchin). Saransk: Publishing House of the Mordovian University, 2005, pp. 132–133. (In Russian)
- Metodicheskoye posobiye po izucheniyu pitaniyu i pishchevykh otnosheniy ryb v yestestvennykh usloviyakh* [Methodical manual for the study of nutrition and nutritional relations of fish in natural conditions]. Moscow: Nauka, 1974, 254 p.
- Milovskaya L.V. Formation of the abundance of *Daphnia longiremis* Sars in Kurile Lake (South Kamchatka). Sat. Mater. I All-Russian scientific conf. “*The current state and methods of studying the ecosystems of inland waters*”, dedicated 100th anniversary of the birth. I.I. Kurenkov (October 7–9, 2015). Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2015, pp. 51–58. (In Russian)
- Milovskaya L.V., Bonk T.V. State of pelagic zooplankton community in Kurile Lake during fertilization and post fertilization periods (1980–2000). *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2004, vol. 7, pp. 94–102. (In Russian)
- Monakov A.V. *Pitaniye presnovodnykh bespozvonochnykh* [Feeding of freshwater invertebrates]. Moscow, 1998, 321 p.
- Monakov A.V., Nosova I.A., Sorokin Yu.I. On the feeding of *Cyclops scutifer*. *Biology of inland waters. News bulletin*, 1972, issue 13, pp. 27–31. (In Russian)
- Nosova I.A. *Biologiya, dinamika chislennosti i produktsiya Cyclops scutifer Sars v Kurilskom ozere. Avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Biology, population dynamics and production of *Cyclops scutifer* Sars in Kurile Lake. Abstract of the thesis dis. cand. biol. sciences]. Moscow: VNIRO, 1972, 25 p.
- Nosova I.A. Interannual changes in the pelagic plankton of Kurile Lake. *To the problem of fertilization. Comprehensive studies of Kurile Lake*. Vladivostok: FEGU, 1986, pp. 83–87. (In Russian)
- Nosova I.A. Biology and population dynamics of *Daphnia longiremis* Sars in Kurile Lake. *Problems of fertilization of salmon lakes in Kamchatka*. Vladivostok: TINRO, 1988, pp. 38–50. (In Russian)
- Odum Yu. *Ekologiya* [Ecology]. Vol. 2. Moscow: Mir, 1986, 376 p.
- Sorokin Yu.I., Paveleva E.B. On the quantitative characteristics of the ecosystem of the pelagial of Lake Dalnego in Kamchatka. *Trudy IBV AN USSR*, 1972, issue 23 (26), pp. 24–38. (In Russian)

Статья поступила в редакцию: 20.10.2021

Одобрена после рецензирования: 29.10.2021

Статья принята к публикации: 03.12.2021