

Научная статья / Original article

УДК 595.341.4 (282.257.21)

doi:10.15853/2072-8212.2023.70.38-52



ПИТАНИЕ И ТРОФИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ПЛАНКТОННЫХ РАКООБРАЗНЫХ В ПЕЛАГИАЛИ ОЗЕРА АЗАБАЧЬЕ

Базаркина Лидия Анатольевна

Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО), Петропавловск-Камчатский, Россия, bazarkina.l.a@kamniro.ru

Аннотация. На основании литературных и собственных данных приведена характеристика механизмов питания, состава пищи и методов исследования рационов питания планктонных ракообразных. Исходя из методов популяционной экологии, определены предпочитаемые виды корма массовых представителей планктонных ракообразных в оз. Азабачье – *Cyclops scutifer* и *Daphnia galeata subarctica*. В периоды слабой вегетации *A. subarctica* циклопы потребляют беспанцирных коловраток, в отдельные годы – диатомовые водоросли рода *Stephanodiscus*. В годы бурного цветения Bacillariophyta дафнии фильтруют мелкие клетки диатомовых (*S. minutulus*) и синезеленых водорослей (*Gloeocapsa* sp.). При предполагаемом сходстве кормовых организмов малочисленной *Eurytemora kurenkovi* и ведущего по численности *C. scutifer*, пищевой конкуренции среди веслоногих раков не возникает. Основным компонентом питания хищной *Leptodora kindti* является молодь *D. galeata*. Исходя из результатов исследований, сделан вывод, что среди планктонных ракообразных оз. Азабачье напряженных трофических отношений не возникает.

Ключевые слова: планктонные ракообразные, рождаемость, фитопланктон, коловратки, трофические отношения

Для цитирования: Базаркина Л.А. Питание и трофические отношения планктонных ракообразных в пелагиали озера Азабачье // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2023. № 70. С. 38–52.

FEEDING AND TROPHIC INTERACTIONS OF PLANKTON CRUSTACEANS IN THE PELAGIC ZONE OF THE AZABACHYE LAKE

Lidia A. Bazarkina

Kamchatka Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO), Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, bazarkina.l.a@kamniro.ru

Abstract. Characteristics of feeding mechanisms, forage composition and methods of analysis of the diet of plankton crustaceans are demonstrated based on reviewed and author's data. Preferable forage species for the mass plankton crustaceans *Cyclops scutifer* and *Daphnia galeata* in the lake Azabachye were figured out using methods of population ecology. It is revealed, that reproduction of the cyclops and daphnia populations prospers due to *Aulacoseira subarctica*. In the periods of poor vegetation of the diatom the cyclops have been feeding on shell-less rotifers, and in particular years – on the diatoms of the genera *Stephanodiscus*. In the years of vigorous bloom of *Bacillariophyta* the daphnias filter small cells of diatom (*S. minutulus*) or blue-green (*Gloeocapsa* sp.) algae. In case of suggested similarity in the forage organisms between small numbered *Eurytemora kurenkovi* and abundant *C. scutifer*, there was no competition observed between the copepods. The main forage component for predator *Leptodora kindti* was juvenile *D. galeata*. It is concluded based on the analysis, that intense competition between plankton crustaceans does not raise in the Azabachye Lake.

Keywords: plankton crustaceans, generated production, phytoplankton, rotifers, trophic interactions

For citation: Lidia A. Bazarkina. Feeding and trophic interactions of plankton crustaceans in the pelagic zone of the Azabachye Lake // The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the northwest part of the Pacific Ocean. 2023. Vol. 70. P. 38–52. (In Russian)

Планктонные ракообразные являются важным компонентом озерных экосистем, выполняющим функции трансформации органического вещества от основания пищевой сети водоемов (ресурсов) до ее вершины (хищников).

Исследования динамики численности популяций планктонных ракообразных особо актуальны на выростных водоемах ценных

промысловых рыб, в частности нерки (*Oncorhynchus nerka* Walb.), которая в течение двух–трех лет жизни в озерах питается преимущественно планктонными ракообразными. Одно из крупнейших азиатских стад нерки производится в оз. Азабачье (Бугаев, 2011).

Сообщество планктонных ракообразных пелагиали оз. Азабачье представлено неболь-

шим количеством форм, характерных для северных озер. Во все сезоны года в пелагиали водоема доминирует *Cyclops scutifer* Sars (Copepoda). В летне-осенние месяцы развиваются *Eurytemora kurenkovi* Borutzky (Copepoda), *Daphnia galeata* Sars и *Leptodora kindti* Focke (Cladocera); единично встречаются веслоногие рачки *Acanthocyclops capillatus* Sars и *Ergasilus* sp., из ветвистоусых — *Bosmina longirostris* O.F. Müller. Стабильное состояние популяций планктонных ракообразных в мезотрофном оз. Азабачье обеспечивают умеренный пресс рыб-планктонофагов и достаточное количество пищевых ресурсов (Базаркина, 2002).

Жизненный цикл популяций Crustacea проходит при динамичных условиях окружающей среды, способствующих формированию индивидуальных типов пищевого поведения рачков путем их адаптации к поиску и потреблению доступной пищи в присутствии планктонофагов (Мантейфель, 1987). В целях добычи кормовых организмов и избегания позвоночных и беспозвоночных хищников планктонные ракообразные оз. Азабачье совершают суточные вертикальные миграции (Базаркина, 2004б). При неблагоприятных абиотических и биотических условиях в водоеме интенсивность перемещения и питания рачков снижается, вплоть до их перехода в состояние анабиоза (Базаркина, 1993).

Обзор литературных данных (Монаков, 1976; Гутельмахер и др., 1988; Крылов, 1989) свидетельствует о том, что в большинстве случаев изучение пищевого поведения и спектров питания планктонных ракообразных проводилось путем выдержки рачков в аквариумах на различных видах корма. При изучении питания *C. scutifer* озер Дальнее и Курильское Е.Б. Павельевой и И.А. Носовой рачкам предлагали корм, меченый радиоизотопом углерода (Павельева, Сорокин, 1971; Монаков и др., 1972). Достоинства и слабые стороны лабораторных исследований питания рачкового планктона, критически рассмотренные рядом авторов, приведены в работе Н.М. Крючковой (1989). Наиболее информативны немногочисленные работы, основанные на анализе потребления пищи зоопланктоном в природных условиях (Мордухай-Болтовская, 1958; Гиляров, 1976; Лепская, Бонк, 2007; Вежновец и др., 2012). В последние десятилетия исследования питания Crustacea проводятся исходя из анализа состава в их теле полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК), поступающих в организм рачков с кормовыми объектами (Сущик,

2006; Кормилец, 2019). По мнению О.Н. Кормилец (2019), применяемый метод имеет ограничения, «поскольку при изучении трофических взаимодействий в водных экосистемах не позволяет однозначно определить источники пищи консументов», кроме того, гидробионты способны самостоятельно синтезировать ПНЖК из некоторых насыщенных жирных кислот потребленных организмов.

Работы с применением радиоизотопов и проведение биохимических анализов на хроматографах доступны не каждому специалисту, а вскрытие кишечника планктонных ракообразных — сложный трудоемкий процесс. К тому же при изучении питания рачков, ранее фиксированных каким-либо консервантом, результаты качественных и количественных оценок могут быть занижены из-за срыгивания части пищи и дефекации у гидробионтов при фиксации. Нами для определения предпочитаемой пищи планктонных ракообразных в оз. Азабачье был предпринят популяционный подход, основанный на анализе причинно-следственных связей статических (численность, биомасса) и динамических (рождаемость, смертность, суточный рацион) характеристик популяций планктонных организмов с учетом лаг-эффекта (Базаркина, 2004а).

Цель работы — на основании литературных и собственных данных определить особенности питания и трофических отношений представителей Copepoda и Cladocera в оз. Азабачье.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Озеро Азабачье расположено в нижнем течении р. Камчатки в зоне умеренно-континентального климата с продолжительной холодной зимой и теплым летом. По площади (56,5 км²) относится к крупным водоемам Камчатского полуострова, по гидрологическому режиму — к сточно-проточным, димиктическим озерам. Полный обмен вод в бассейне водоема происходит за полтора года. Гидрохимические и биологические показатели оз. Азабачье соответствуют мезотрофному типу водоемов с щелочной реакцией среды (Базаркина, 2002, 2018).

Материалом для исследований послужили тотальные пробы планктона, собранные в глубоководной части пелагиали озера сетью Джеди средней модели (диаметр входного отверстия 18 см, газ № 67) ежедекадно в летне-осенние месяцы 2001–2020 гг. Планктонные организмы фиксировали в 4%-м растворе формалина.

Планктонные пробы обрабатывали под микроскопами NICON-SMZ1000 и МБС-10 в камерах Богорова и Горяева, согласно рекомендациям, приведенным в литературе (Киселев, 1956; Методика изучения биогеоценозов., 1975). В популяциях *Sopropoda* отдельно учитывали науплиусов и копепоидов I–VI стадий, в том числе и взрослых особей (самцов и самок); у *Cladocera* — молодь, самцов, яйценосных и эфиппидальных самок. Для определения средней абсолютной плодовитости популяций рачков просчитывали яйца в яйцевых мешках самок веслоногих ракообразных и в выводковых камерах кладоцер (по 25 экз. в каждой пробе).

Биомассу планктонных организмов определяли как произведение их численности на средний вес одного экземпляра. Средние значения веса клеток диатомовых водорослей были заимствованы из работы Т.М. Михеевой (1969), массы тела коловраток — из таблиц, приведенных И.А. Киселевым в книге «Жизнь пресных вод СССР» (Киселев, 1956), средний вес яиц и науплиусов циклопов — из работы С.П. Белоусовой (Белоусова, 1970). Среднюю массу тела копепоидов *Sopropoda* и особей *Cladocera* определяли по зависимости: $\omega = ql^b$, где ω — масса тела рачков (мг); l — длина тела (мм); q и b — эмпирические константы для каждого отдельного вида (Балушкина, Винберг, 1979).

Расчет динамических характеристик популяций основных видов планктонных ракообразных оз. Азабачье *C. scutifer* и *D. galeata* проводили по формулам, основанным на экспоненциальной модели роста численности популяции (Гиляров, 1987):

$$b = \frac{1}{D} \ln\left(1 + \frac{E}{N}\right), \quad r = \frac{\ln N_2 - \ln N_1}{t_2 - t_1}, \quad d = b - r.$$

Здесь b , r , d — удельные скорости рождаемости, популяционного роста численности и смертности (сутки⁻¹); D — продолжительность развития яиц (сутки); E — общее количество яиц в популяции; N — число взрослых самок для *Sopropoda* и численность популяции для *Cladocera*; N_1 и N_2 — численность популяций циклопов и дафний в последовательные моменты времени t_1 и t_2 .

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

Продолжительность развития яиц *D. galeata* рассчитывали по установленной Боттреллем зависимости:

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

где D — продолжительность развития яиц (сутки), T — температура среды обитания самок популяции (°C) (Bottrell, 1975).

Количество ракообразных, элиминированных за сутки (M), определяли по формуле, рекомендованной Л.В. Полищуком (1986):

$$M = \frac{1}{t} \frac{d}{r} (N_2 - N_1),$$

где d — удельная смертность, r — удельная скорость роста численности популяции, N_2 и N_1 — численность особей в начале и в конце интервала времени t (сутки).

Рационы питания планктонных ракообразных рассчитывали по уравнению:

$$C = p\omega^m,$$

где C — суточный рацион (г сырого веса пищи на 1 экз.) при 20 °C; ω — сырой вес животного (г); $p = 0,0746$ — константа, определяющая уровень потребления пищи в единицу времени при $\omega = 1$; $m = 0,80$ — коэффициент скорости изменения величины рациона при возрастании массы тела (Сущенко, Хмелева, 1967). При этом вводили поправочные коэффициенты, рассчитанные Л.М. Сущенко (1972) для скорости обмена ракообразных при разных температурах.

Взаимосвязи статических и динамических характеристик популяций планктонных организмов оценивали по величине коэффициентов корреляции, рассчитанных в программе Microsoft Office Excel. Статистическую значимость корреляционных связей определяли по таблице критических значений коэффициентов корреляции Пирсона (Лакин, 1990).

В работе использованы неопубликованные данные Е.В. Лепской о размерах клеток и численности диатомовых водорослей рода *Stephanodiscus*, отобранных батометром в оз. Азабачье в 2001–2005 гг.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Способы питания и состав пищи. Механизм питания планктонных ракообразных обусловлен строением их ротового аппарата и хватательных органов. *D. galeata* и *E. kurenkovi* в течение всего жизненного цикла сохраняют фильтрационный способ питания. *C. scutifer* является типичным хватателем. Особи *L. kindti* уже в первые сутки своей жизни начинают

хищничать (табл. 1). Выбор потенциального корма зоопланктоном, по мнению ряда авторов (Gerritsen, Porter, 1982; DeMott, Watson, 1991), происходит с помощью хемо- и механорецепции.

У веслоногих ракообразных в процессе метаморфоза происходят возрастные изменения строения и функций окологротовых конечностей, и рачки на III–IV копепоидитных стадиях переходят от фитофагии к зоофагии. Пищевые частицы размером менее 20 мкм (бактерии, фитопланктон, частицы детрита) *C. scutifer* и *E. kurenkovi* потребляют целиком, более крупную добычу (50–300 мкм) циклопы перед заглатыванием разрывают на части, эвритемора — пережевывают (Рылов, 1948; Монаков, 1976, 1998; Боруцкий и др., 1991; Вежновец и др., 2012).

Активный хищник *L. kindti* схваченную добычу прокусывает и высасывает из нее содержимое (Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987). Исходя из размеров тела *L. kindti* в оз. Азабачье 2,0–8,0 мм, жертвами хищника могут служить зоопланктонные организмы длиной тела 0,1–0,6 мм (Монаков, 1998).

D. galeata, в отличие от *C. scutifer*, *E. kurenkovi* и *L. kindti*, не способна к индивидуальному захвату отдельных пищевых объектов и потребляет частицы путем «механической фильтрации» в соответствии с размером ее фильтрую-

щих ячеек. По данным Геллера и Мюллера (Geller, Müller, 1981), расстояние между сетулами (щетинками) торакальных конечностей у *D. galeata* составляет 0,4–1,3 мкм. Бернс (Burns, 1968) для семи видов кладоцер, в том числе и для *D. galeata*, экспериментально установила достоверную положительную связь между размером тела дафний (x — длина панциря, мм) и максимальным диаметром потребляемых частиц (y , мкм):

$$y = 22x + 4,87.$$

При среднем размере тела *D. galeata* в оз. Азабачье 0,7 мм предельный размер потребляемых кладоцерой частиц равен 22,5 мкм.

Согласно экспериментам, проведенным по изотопной методике, циклопы озер Дальнее и Курильское наиболее активно потребляют Bacillariophyta, которые доминируют в фитопланктоне водоемов: *Stephanodiscus hantzschii* и *Aulacoseira subarctica* соответственно, а с прекращением их вегетации питаются простейшими и беспанцирными коловратками (Павельева, Сорокин, 1971; Монаков и др., 1972).

В сетном фитопланктоне оз. Азабачье преобладают диатомовые водоросли (рис. 1). При среднемноголетней численности Bacillariophyta за летне-осенние месяцы 2001–2020 гг. 90 тыс. кл/л, 77 тыс. составляет *A. subarctica* (табл. 2). В 2020 г. среди планктонных водорос-

Таблица 1. Характеристика питания планктонных ракообразных в оз. Азабачье
Table 1. Feeding specifics of plankton crustaceans in the Azabachye Lake

Вид, возраст Species, ages	Способ питания Way of foraging	Преобладающая пища Major forage	Литературный источник Literature source
Copepoda			
<i>C. scutifer</i>			
Науплиусы/nauplii, копепоидиты I–II / copepodites I–II	Захват/capturing, заглатывание/swallowing	Детрит/detritus, бактерии/bacteria, водоросли/algae, простейшие/protozoa	Рылов, 1948 Монаков, 1976, 1998
Копепоидиты III–VI / copepodites III–VI	Активный захват active capturing, размельчение/crushing, заглатывание/swallowing	Детрит/detritus, бактерии/bacteria, водоросли/algae, беспанцирные коловратки / shell-less rotifers, молодь кладоцер / juvenile cladoceras, науплии копепоид / nauplii copepods	Рылов, 1948 Павельева, Сорокин, 1971 Монаков и др., 1972 Монаков, 1976, 1998 Лепская, 2000 Лепская, Бонк, 2007 Кормилец, 2019
<i>E. kurenkovi</i>			
Науплиусы/nauplii, копепоидиты I–II / copepodites I–II	Фильтрация/filtering, заглатывание/swallowing	Детрит/detritus, бактерии/bacteria, водоросли/algae, простейшие/protozoa	Монаков, 1976 Боруцкий и др., 1991
Копепоидиты III–VI / copepodites III–VI	Фильтрация/filtering, размельчение/crushing, заглатывание/swallowing	Детрит/detritus, бактерии/bacteria, водоросли/algae, беспанцирные коловратки / shell-less rotifers	Монаков, 1976 Гутельмахер и др., 1988 Боруцкий и др., 1991 Вежновец и др., 2012
Cladocera			
<i>D. galeata</i>	Фильтрация/filtering	Бактерии/bacteria, детрит/detritus, простейшие/protozoa, водоросли/algae	Мануйлова, 1964 Geller, Müller, 1981 Садчиков, Филиппова, 1984 Сушич, 2006 Коровчинский и др., 2021
<i>L. kindti</i>	Захват/capturing, прокусывание/biting, высасывание/sucking	Коловратки/rotifers, молодь кладоцер / juvenile cladoceras, науплии копепоид / nauplii copepods	Мордухай-Болтовская, 1958 Кузичкин, 1975 Мордухай-Болтовский, Ривьер, 1987 Куликов и др., 1991

лей доминировала *Asterionella formosa* (230 тыс. кл/л).

Исходя из размеров клеток водорослей, приведенных в таблице 2, к кормовому фитопланктону для *Soropoda* можно отнести все виды диатомовых, за исключением *Asterionella*, *Synedra* и *Tabellaria*; для *D. galeata* доступны только *Aulacoseira*, *Melosira* и представители рода *Stephanodiscus*. В литературе отсутствуют данные о потреблении веслоногими ракообразными синезеленых водорослей, но относительно ветвистоусых, в частности *D. galeata*, известно, что они могут отфильтровывать мелкие колонии *Cyanophyta* до наступления их массового развития (Hall, 1964; Lampert, 1981). В периоды бурного цветения многих форм фитопланктона ветвистоусые фильтраторы избегают слоев с максимальной их концентрацией (Fiedler, 1982).

Наши исследования состава пищи *C. scutifer* оз. Азабачье показали, что единичные клетки *A. subarctica* начинают встречаться в кишечниках рачков, когда численность этой водоросли в планктоне превышает 60 тыс. кл/л (Базаркина, 1991). В пищевых комках циклопов старших копепоидитных стадий, кроме *Aulacoseira*, Е.В. Лепской (2000) были обнаружены единичные клетки *Stephanodiscus alpinus*, *S. minutulus*, *Fragilaria*, *Nitzschia* и зеленых водорослей.

Надежным критерием пищевой ценности определенного вида корма для ракообразных является способность этого кормового объекта обеспечить рост и размножение рачков (Infante, Litt, 1985). Реакция рождаемости ракообразных на изменение трофических условий происходит не мгновенно, а с некоторой задержкой (Матвеев, 1983). По нашим расчетам, интервал времени между максимальными значениями

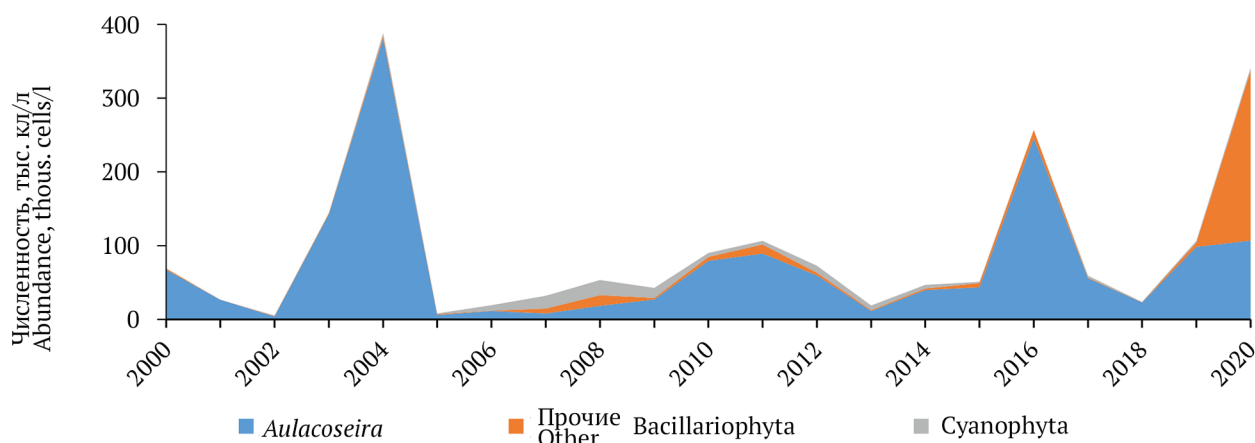


Рис. 1. Многолетняя динамика численности планктонных водорослей в оз. Азабачье
Fig. 1. Long-term dynamics of the abundance of plankton algae in the Azabachye Lake

Таблица 2. Доминирующие виды сетного фитопланктона в оз. Азабачьем в 2001–2020 гг.
Table 2. Dominating species of phytoplankton netted in the Azabachye Lake in 2001–2020

Отдел, вид Division, species	Среднегодовая численность за периоды вегетации Long-term average abundance for the vegetation period	Размер клеток, мкм Cell size, μm
Bacillariophyta, клеток/л / cells/l		
<i>Asterionella formosa</i>	12 300	120×9*
<i>Aulacoseira subarctica</i>	77 400	14×5**
<i>Diatoma hiemale</i>	120	56×6*
<i>Fragilaria capucina</i>	1700	43×3*
<i>Melosira</i> sp.	900	30×10**
<i>Navicula</i> sp.	20	49×22*
<i>Pinnularia</i> sp.	20	35×9*
<i>Stephanodiscus alpinus</i>	50	11–14***
<i>Stephanodiscus minutulus</i>	100	4–8***
<i>Synedra ulna</i>	740	410×10*
<i>Tabellaria fenestrata</i>	100	52×5*
Cyanophyta, колоний/л / colonies/l		
<i>Anabaena</i> sp.	10	4–6***
<i>Gloeocapsa</i> sp.	400	4–6***
<i>Microsistis</i> sp.	30	1–2***
<i>Merismopedia</i> sp.	5	3–4***

* — длина и ширина клетки (cell length and width), ** — высота и диаметр клетки (cell height and diameter), *** — диаметр клетки (cell diameter).

численности (биомассы) предполагаемых кормовых организмов и скорости рождаемости в популяции циклопов в среднем составляет 30 дней, для дафний — 10 суток. Эти сроки (лаг-периоды) по продолжительности равны времени развития яиц первой кладки у самок *C. scutifer* и *D. galeata* соответственно.

На основании корреляционного анализа следует полагать, что в годы, когда средняя численность *A. subarctica* в пелагиали оз. Азабачье была близка среднесноголетнему значению 80 тыс. кл/л, например в 2015 г., и выше, как в 2004, 2011, 2012, 2016 и 2020 гг., *Aulacoseira* являлась основным кормом для циклопов (рис. 2).

При слабой вегетации *A. subarctica* (<50 тыс. кл/л) (рис. 2, А), взрослые особи *C. scutifer* могли использовать в качестве пищи другие виды планктонных водорослей или беспанцирных коловраток *Asplanchna priodonta*, *Conochilus unicornis*, *Filinia maior*, *F. longiseta*, *Polyarthra*

dolichoptera, *Synchaeta pectinata* (рис. 3, А). В 2002 и 2005 гг. циклопы при питании беспанцирными коловратками, диатомовыми *S. alpinus* и *S. minutulus* отдавали большее предпочтение *Stephanodiscus*-complex (рис. 3, Б).

D. galeata эффективно фильтрует *A. subarctica*, когда ее плотность в пелагиали озера не превышает 30 тыс. кл/л (рис. 4). В 2006, 2007 и 2009 гг. дафнии потребляли *Aulacoseira* в течение всего цикла развития ($n = 27$, $r = 0,584$; $P > 0,99$), в 2003 г. — до наступления активной вегетации водоросли осенью ($n = 7$, $r = 0,758$; $P > 0,95$) (рис. 4, А); в 2001, 2008, 2012, 2015, 2016 и 2020 гг. — после летнего пика ее цветения ($n = 43$, $r = 0,584$; $P > 0,99$) (рис. 4, Б).

Обилие *A. subarctica* 2004, 2010, 2011, 2014 и 2019 гг. могло оказывать ингибирующее влияние на развитие *D. galeata*, о чем свидетельствуют значимые отрицательные корреляции между скоростью рождаемости в популяции и количеством диатомеи в эти годы

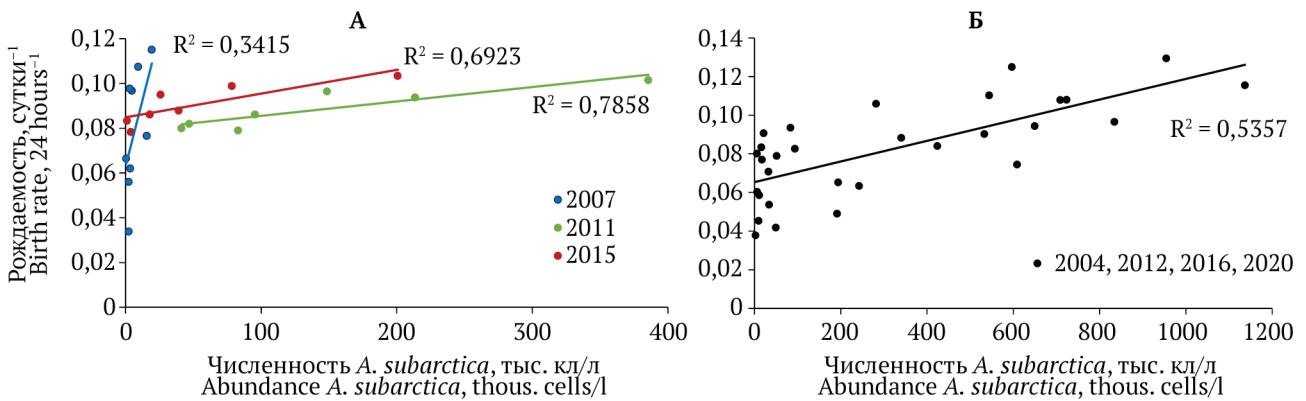


Рис. 2. Зависимость скорости рождаемости *C. scutifer* от разной концентрации *A. subarctica* в периоды размножения циклопов в пелагиали оз. Азабачье: А — <50 тыс. кл/л (2007 г.), ~80 тыс. кл/л (2011 г.), >80 тыс. кл/л (2015 г.); Б — >200 тыс. кл/л
Fig. 2. Correlation between the birth rate of *C. scutifer* and different density of *A. subarctica* in the periods of cyclop reproduction in the pelagic zone of the Azabachye Lake: А — <50 thous. cells/l (2007), ~80 thous. cells/l (2011), >80 thous. cells/l (2015); Б — >200 thous. cells/l

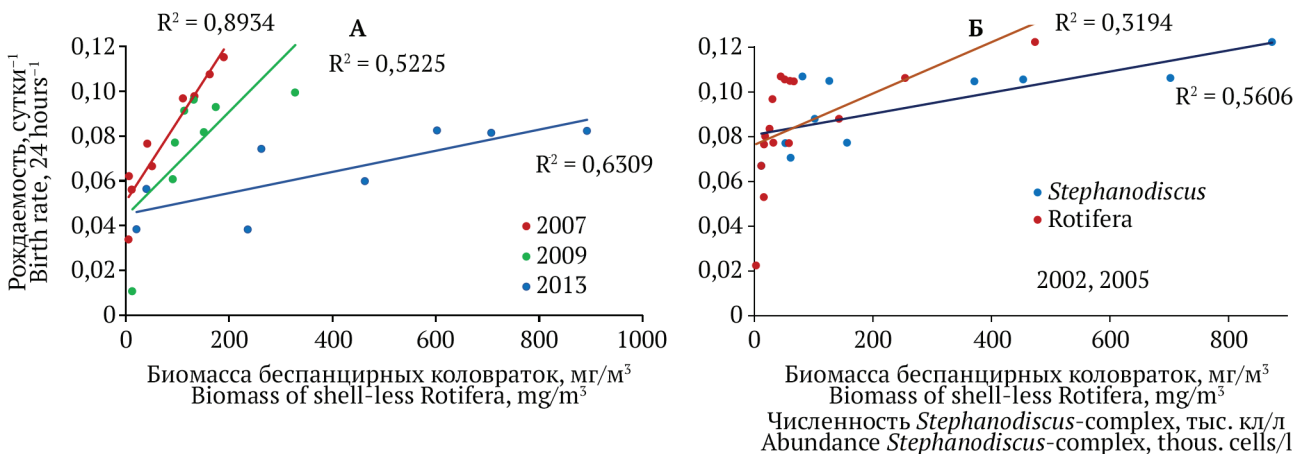


Рис. 3. Зависимость скорости рождаемости *C. scutifer* от биомассы беспанцирных Rotifera (А, Б) и численности *Stephanodiscus*-complex (Б) в генеративные периоды циклопов в оз. Азабачье
Fig. 3. Correlation between the birth rate of *C. scutifer* and the biomass of shell-less Rotifera (А, Б) or abundance of *Stephanodiscus*-complex (Б) in the periods of reproduction of cyclops in the Azabachye Lake

(рис. 5, А). В 2004 г. половозрелые дафнии потребляли в основном *S. minutulus* ($n = 7$, $r = 0,817$; $P > 0,95$), в 2011, 2014 и 2019 гг. — клетки синезеленых водорослей *Gloeocapsa* sp. ($n = 21$, $r = 0,559$; $P > 0,99$) (рис. 5, Б). Корреляционные связи между рождаемостью в популяции *D. galeata* и численностью *Gloeocapsa* sp. в 2004 и 2010 гг. оказались положительными, но не значимыми.

Отсутствие значимых взаимосвязей скорости рождаемости в популяции *D. galeata* с количеством *A. subarctica* в 2002, 2005, 2013, 2017 и 2018 гг. (менее 10 тыс. кл/л) может указывать на недостаток диатомеи для воспроизводства вида. Вероятно, в 2002 и 2005 гг., как и в 2004 г., дафнии питались в основном *S. minutulus* ($n = 22$; $r = 0,628$; $P > 0,99$) (рис. 6, А), в 2013 г. — *Gloeocapsa* sp. ($n = 7$; $r = 0,780$; $P > 0,95$) (рис. 6, Б). В летние месяцы 2017 и 2018 гг. *D. galeata* могли потреблять *A. subarctica*, осенью — *Gloeocapsa* sp. ($n = 16$; $r = 0,713$; $P > 0,99$) (рис. 6, Б).

Конкуренция и хищничество. Средне-многолетняя численность планктонных рако-

образных в пелагиали оз. Азабачье за летне-осенние месяцы 2001–2020 гг. равна 121 тыс. экз./м³, из которых 116 тыс. составляет *C. scutifer*, 4 тыс. — *D. galeata*, 470 экз./м³ — *E. kurenkovi*, 220 экз./м³ — *L. kindti*.

Популяции *Eurytemora* и *Leptodora* в водоеме малочисленны и составляют менее 1% от общего количества Crustacea. В ежедекадных пробах планктона яйценосные особи *E. kurenkovi* и *L. kindti* встречаются единично, что не позволяет установить виды кормовых организмов, определяющих рождаемость в их популяциях.

Сходный характер пространственного распределения и суточных вертикальных миграций веслоногих ракообразных (Базаркина, 2004б; Базаркина и др., 2005) позволяет сделать вывод о том, что *E. kurenkovi* питается теми же водными организмами, что и *C. scutifer*.

Потребность веслоногих и ветвистоусых ракообразных в пище в летне-осенние месяцы оценивали исходя из величин суточного рациона одной особи при фактической температуре среды обитания рачков и плотности их популяций (табл. 3).

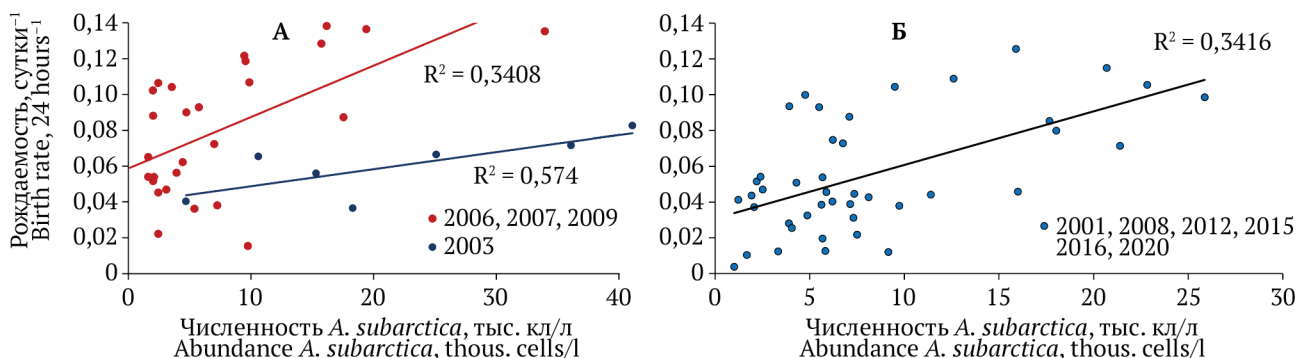


Рис. 4. Зависимость скорости рождаемости *D. galeata* от концентрации *A. subarctica* в оз. Азабачье в 2001, 2003, 2006–2009, 2012, 2015, 2016 и 2020 гг.
Fig. 4. Correlation between the birth rate of *D. galeata* and the density of *A. subarctica* in the Azabachye Lake in 2001, 2003, 2006–2009, 2012, 2015, 2016 and 2020

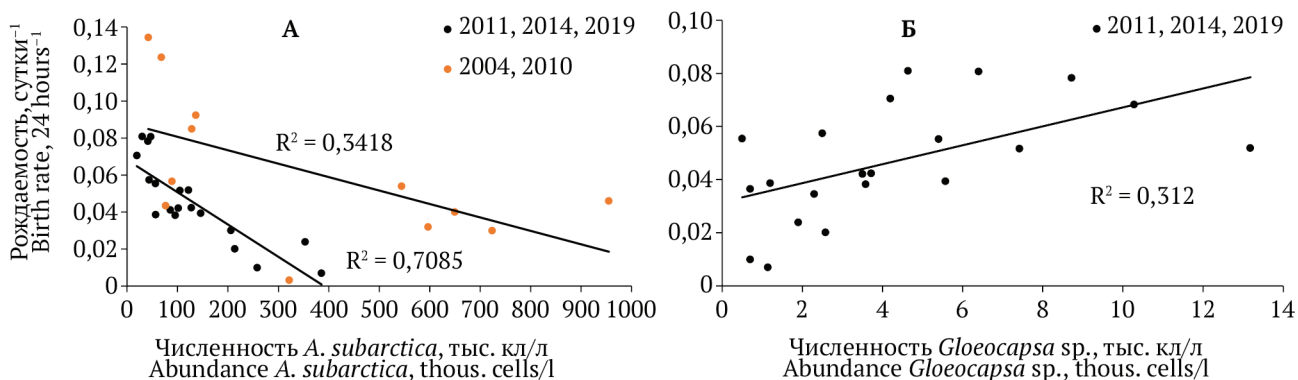


Рис. 5. Зависимость скорости рождаемости *D. galeata* от концентрации *A. subarctica* в 2004, 2010, 2011, 2014 и 2019 гг. (А) и от концентрации *Gloeocapsa* sp. в 2011, 2014 и 2019 гг. (Б) в оз. Азабачье
Fig. 5. Correlation between the birth rate of *D. galeata* and the density of *A. subarctica* in 2004, 2010, 2011, 2014 and 2019 (A) or of *Gloeocapsa* sp. in 2011, 2014 and 2019 (B) in the Azabachye Lake

Суточные рационы питания одной особи *C. scutifer* и *E. kurenkovi* I–VI копепоидитных стадий в летне-осенние месяцы 2001–2020 гг. при средней температуре воды эвфотического слоя 10,5 °C составляют 0,0015 и 0,0029 мг соответственно. Популяция *C. scutifer*, потребляя *A. subarctica*, использует 40% биомассы диатомеи в пелагиали озера, популяция *E. kurenkovi* — 4%, что не приводит к обострению пищевых отношений среди Copepoda. *D. galeata*, избегая

высоких концентраций *A. subarctica*, не является конкурентом веслоногим ракообразным.

В 2001, 2002, 2005–2009, 2013, 2014 и 2018 гг. количество *A. subarctica* не соответствовало потребностям популяций *C. scutifer* и *E. kurenkovi* (рис. 7) и рачки старших копепоидитных стадий могли потреблять беспанцирных коловраток (рис. 8), науплиусов веслоногих и молодь кладоцер. В 2002 г. основным кормом Copepoda, вероятно, был *Stephanodiscus*-complex.

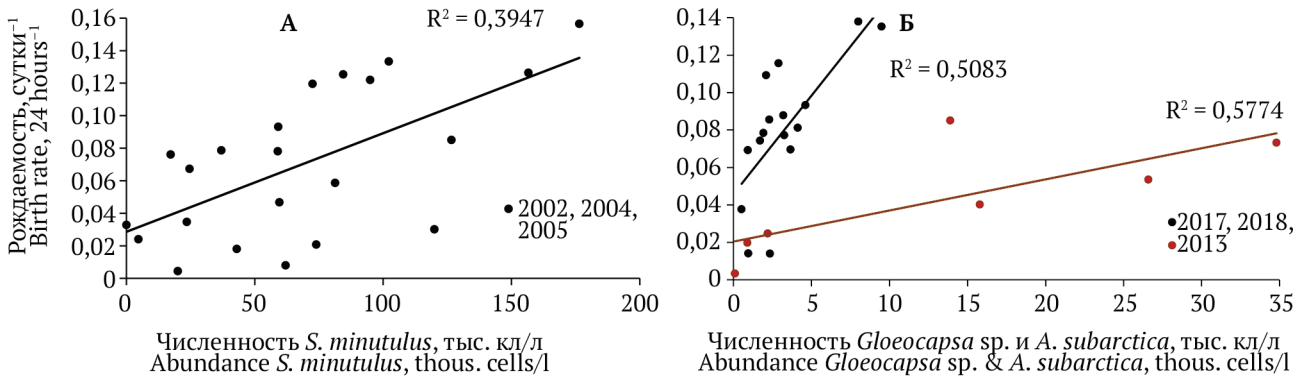


Рис. 6. Зависимость скорости рождаемости *D. galeata* от концентрации *S. minutulus* в 2002 и 2005 гг. (А) и от количества *Gloeocapsa* sp. и *A. subarctica* в 2013, 2017 и 2018 гг. (Б) в оз. Азабачье
Fig. 6. Correlation between the birth rate of *D. galeata* and the density of *S. minutulus* in 2002 and 2005 (А), or the abundance of *Gloeocapsa* sp. and *A. subarctica* in 2013, 2017 and 2018 (Б) in the Azabachye Lake

Таблица 3. Рационы питания планктонных ракообразных в оз. Азабачье
Table 3. Feeding diets of the plankton crustaceans in the Azabachye Lake

Вид (возраст, длина тела) Species (age, body length)	Средняя численность, экз./м³ Average abun- dance, ind./m³	Средний вес тела, мг Average body weight, mg	Среднесуточный рацион 1 особи, мг/сутки Average daily diet of 1 crusta- cean, mg / 24 hours		Рацион популяции, мг/(сутки×м³) Population diet, mg/ (24 hours×m³)
			T = 20 °C	T = 10,5 °C	
<i>C. scutifer</i>					
копеподиты copepodites I–VI	48 400	0,020	0,0032	0,0015	74,2
опеподиты copepodites IV–VI	17 900	0,036	0,0053	0,0025	44,9
<i>E. kurenkovi</i>					
копеподиты copepodites I–VI	410	0,043	0,0060	0,0029	1,2
копеподиты copepodites IV–VI	250	0,050	0,0068	0,0032	0,8
<i>D. galeata</i> (0,2–1,2 мм/мм)	3800	0,030	0,0045	0,0021	8,1
<i>L. kindti</i> (2,0–8,0 мм/мм)	220	0,370	0,0337	0,0160	3,5

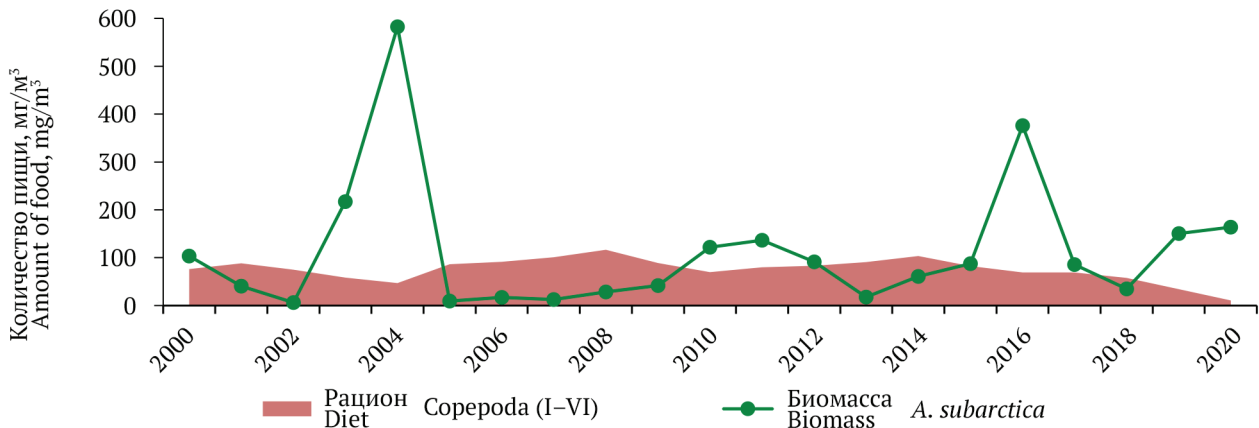


Рис. 7. Многолетние изменения биомассы *A. subarctica* и рационов питания популяций *C. scutifer* и *E. kurenkovi* (Copepoda) в оз. Азабачье в июне–ноябре 2000–2020 гг.: с I–VI — копепоидиты I–VI стадий развития
Fig. 7. Long-term variations of the biomass of *A. subarctica* and the diet of the populations of *C. scutifer* and *E. kurenkovi* (Copepoda) in the Azavachye Lake in June–November of 2000–2020: from I–VI — the copepodites of the I–VI stages

При суточном рационе одной особи взрослых *C. scutifer* и *E. kurenkovi* (копеподиты IV–VI стадий) 0,0025 и 0,0032 мг соответственно, один рачок может истребить 6–8 мелких беспанцирных коловраток или 2–3 науплиуса. Используя в качестве пищи беспанцирных коловраток, популяция *C. scutifer* в среднем потребляет 20% биомассы беспанцирных коловраток в водоеме, а популяция *E. kurenkovi* — около 1%, что не приводит к конкуренции веслоногих зоофагов (рис. 8). Незначимая отрицательная корреляция между суточным рационом *C. scutifer* и биомассой элиминированных *D. galeata* в 2001–2020 гг. позволяет сделать вывод, что дафнии не являются жертвами циклопов. Также невозможен каннибализм *C. scutifer* IV–VI копеподитных стадий по отношению к собственным науплиусам, поскольку их массовое вылупление происходит во второй половине сентября, когда взрослые особи предыдущего поколения исчезают, а копеподиты IV стадии нового поколения появляются в водоеме только во второй половине

ноября. Науплиусы *C. scutifer* осенью находятся под прессом половозрелых особей *E. kurenkovi*, но из-за невысокой численности *Eurytemora* оз. Азабачье, по сравнению с циклопами, *E. kurenkovi* не оказывает существенного влияния на популяцию *C. scutifer*, так как может потребить только 4% количества науплиусов в водоеме.

Среди планктонных ракообразных оз. Азабачье типичным представителем хищного зоопланктона является *L. kindti*. Суточный рацион питания одной *Leptodora* за 2001–2020 гг. в среднем равен 0,0160 мг, при котором рачок за сутки способен истребить 25–30 мелких коловраток или 5–7 молодых дафний, либо 10–14 науплиусов. В течение летне-осенних месяцев популяция *L. kindti* может использовать 6% биомассы беспанцирных коловраток, 4% биомассы науплиусов и до 60% количества молоди *D. galeata* в водоеме. Это означает, что *Leptodora* не оказывает существенного воздействия на популяции коловраток и циклопов, но угнетает популяцию дафний ($n = 20$, $r = -0,576$; $P > 0,99$) (рис. 9). Зна-

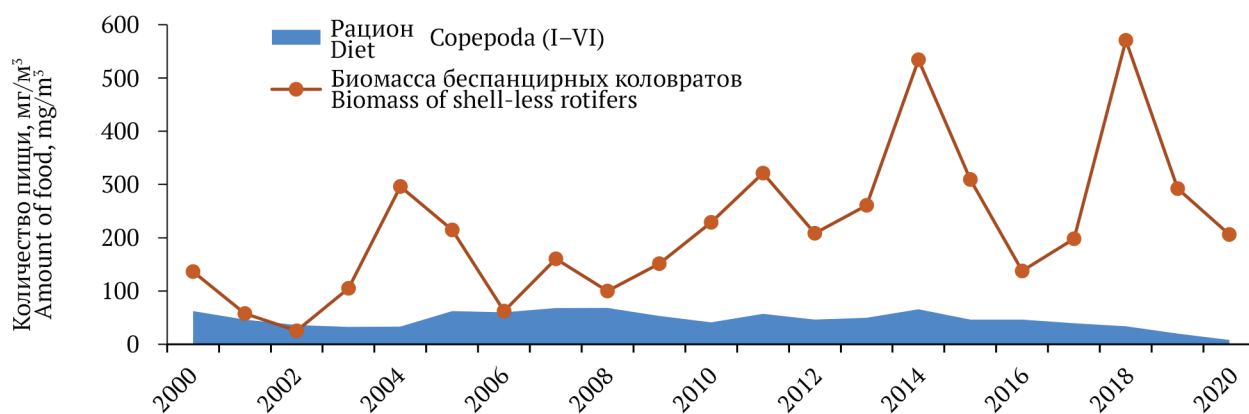


Рис. 8. Многолетние изменения биомассы беспанцирных коловраток и рационов питания популяций *C. scutifer* и *E. kurenkovi* (Copepoda) в оз. Азабачье в июне–ноябре 2000–2020 гг.: с IV–VI — копеподиты IV–VI стадий развития
Fig. 8. Long-term variations of the biomass of the shell-less rotifers and of the the population diets of *C. scutifer* and *E. kurenkovi* (Copepoda) in the Azabachye Lake in June–November of 2000–2020: from IV–VI — the copepodites of the IV–VI stages

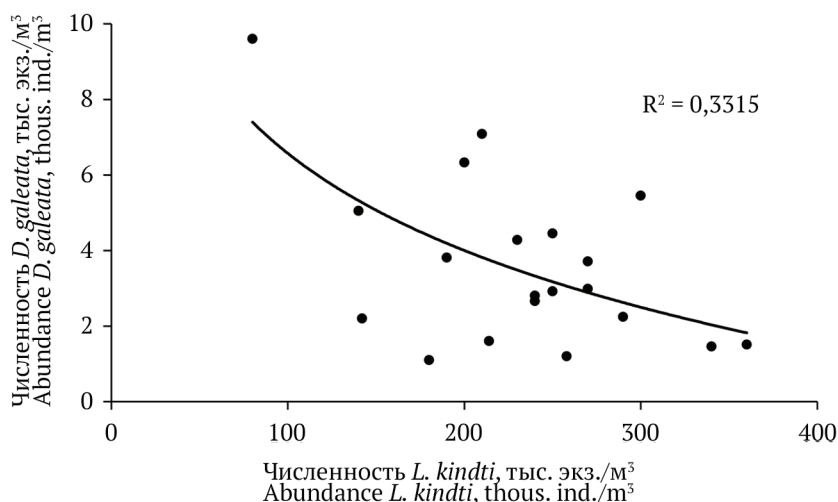


Рис. 9. Взаимосвязь показателей численности популяций *D. galeata* и *L. kindti* в оз. Азабачье в 2001–2020 гг.
Fig. 9. Relationship between the population abundances of *D. galeata* and *L. kindti* in the Azabachye Lake in 2001–2020

чимая корреляция между биомассой элиминированных *D. galeata* и суточными рационами популяции *L. kindti*, при разной ее численности (рис. 10), указывает на мощный пресс хищника на жертву.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Кормовые условия популяций Crustacea в оз. Азабачье обусловлены особенностями их питания и трофическими взаимоотношениями. В природных условиях при большом выборе пищи планктонные ракообразные предпочитают доступные по размеру и численности организмы, способствующие воспроизводству их популяций.

D. galeata и *E. kurenkovi* в течение всего жизненного цикла сохраняют фильтрационный способ питания. *C. scutifer* и *L. kindti* относятся к хватателям. Веслоногие ракообразные переходят к зоофагии на III–IV копепоидитных стадиях. Особи *L. kindti* с первых дней жизни начинают хищничать.

На основании популяционно-аналитического подхода к определению предпочитаемой пищи ведущих видов планктонных ракообразных в оз. Азабачье *C. scutifer* и *D. galeata*, установлено, что основным компонентом питания рачков является диатомея *A. subarctica*. *Aulacoseira* доступна *C. scutifer* в годы, когда ее количество в периоды размножения вида близко среднесезонному значению (80 тыс. кл/л) и выше. При слабой вегетации *A. subarctica* взрослые циклопы потребляют беспанцирных коловраток и *Stephanodiscus*-complex (Bacillariophyta).

D. galeata эффективно фильтруют *A. subarctica* при ее плотности в пелагиали водоема менее 30 тыс. кл/л. При обилии *Aulacoseira*, оказывающем ингибирующее влияние на популяцию, дафнии используют в качестве пищи мелкие клетки диатомовых (*S. minutulus*) и си-

незеленых водорослей (*Gloeocapsa* sp.), что исключает их конкуренцию с веслоногими ракообразными.

E. kurenkovi может употреблять *A. subarctica*, беспанцирных коловраток и науплиусов циклопов, но из-за невысокой численности ее популяции в озере не обостряет трофические отношения с *C. scutifer* и не влияет на динамику его численности.

Малочисленный хищник *L. kindti* не оказывает существенного воздействия на коловраток и науплиусов циклопов, но наносит значимый ущерб популяции *D. galeata*, истребляя до 60% количества ее молоди в водоеме.

Исходя из результатов исследований, следует полагать, что применение метода оценки рождаемости планктонных ракообразных по количеству доступной им пищи правомерно и может быть использовано для определения обеспеченности кормом рачков при выявлении причин изменения численности их популяций.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ / COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS

Автор заявляет, что данный обзор не содержит собственных экспериментальных данных, полученных с использованием животных или с участием людей. Библиографические ссылки оформлены в соответствии с ГОСТом.

The author declares that this review does not contain their own experimental data obtained using animals or involving humans. Bibliographic references are formatted in accordance with the state standards (GOST).

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

Базаркина Л.А. 1991. Некоторые закономерности многолетних изменений численности популяции *Cyclops scutifer* в оз. Азабачье // VI съезд Все-

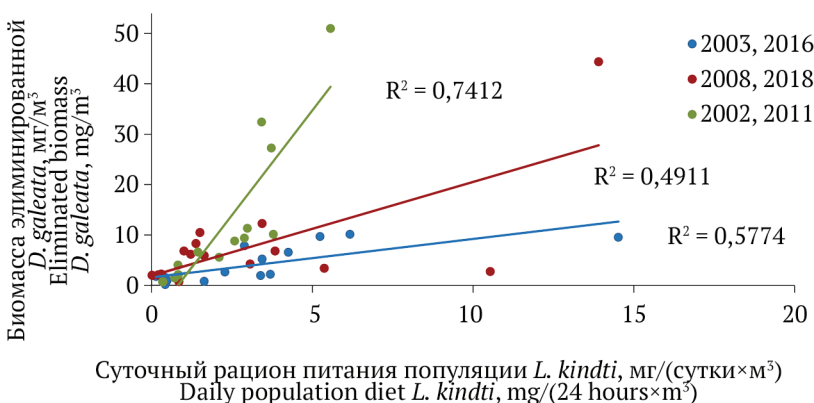


Рис. 10. Зависимость биомассы элиминированных особей *D. galeata* от суточных рационов питания популяции *L. kindti* при разной плотности хищника в оз. Азабачье: 2008, 2018 гг. — 80–140 экз./м³; 2002, 2011 гг. — 210–230 экз./м³; 2003, 2016 гг. — 300–360 экз./м³.
Fig. 10. Correlation between the biomass of eliminated individuals of *D. galeata* and the daily *L. kindti* population diets under different density of predator in the Azabachye Lake: 2008, 2018 — 80–140 ind./m³; 2002, 2011 — 210–230 ind./m³; 2003, 2016 — 300–360 ind./m³.

- союз. гидробиол. общества АН СССР : Тез. докл. Мурманск. С. 10–11.
- Базаркина Л.А. 1993. Диапауза циклопов (*Cyclops scutifer*) озера Азабачье // Зоологич. журнал. Т. 72, № 11. С. 22–28.
- Базаркина Л.А. 2002. К проблеме повышения кормовых ресурсов молоди нерки в озере Азабачье // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 6. С. 251–259.
- Базаркина Л.А. 2004б. Сезонные и суточные вертикальные миграции планктонных ракообразных в пелагиали озера Азабачье // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 7. С. 103–110.
- Базаркина Л.А. 2004а. Механизмы регуляции численности в популяциях планктонных ракообразных мезотрофного лососевого озера Азабачье (Камчатка) : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 21 с.
- Базаркина Л.А. 2018. Многолетние изменения гидрологического режима озера Азабачьего (бассейн р. Камчатки) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 51. С. 47–59.
- Базаркина Л.А., Бугаев В.Ф., Николаев А.С. 2005. Сезонные изменения пространственной структуры планктонных ракообразных в пелагиали озера Азабачьего // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 8. С. 150–157.
- Балушкина Е.Ф., Винберг Г.Г. 1979. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных / Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Наука. С. 58–79.
- Белоусова С.П. 1970. Определение веса некоторых планктонных ракообразных по размерам тела // Изв. ТИНРО. Т. 73. С. 122–126.
- Боруцкий Е.В., Степанова Л.А., Кос М.С. 1991. Определитель Calanoida пресных вод СССР // Определители по фауне СССР. СПб.: Наука. Т. 157. 503 с.
- Бугаев В.Ф. 2011. Азиатская нерка-2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад нерки в конце XX – начале XXI вв.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 380 с.
- Вежновец В.В., Зайдыков И.Ю., Наумова Е.Ю., Сысова Е.А. 2012. Особенности биологии двух видов копепоид (Crustacea, Copepoda, Calanoida) как возможные причины изменения их ареалов // Российский журнал биол. инвазий. Т. 5, № 2. С. 16–29.
- Винберг Г.Г. 1968. Зависимость скорости развития от температуры / Методы определения продукции водных животных. Минск: Высшая школа. С. 59–72.
- Гиляров А.М. 1976. Питание *Cyclops strenuus* (Copepoda, Crustacea) в озере Глубоком (Московская обл.) в летнее время // Зоологич. журнал. Т. 55, № 2. С. 294–296.
- Гиляров А.М. 1987. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. М.: Наука. 190 с.
- Гутельмахер Б.Л., Садчиков А.П., Филиппова Т.Г. 1988. Питание зоопланктона // Итоги науки и техники. Сер. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. М.: ВИНТИ. Т. 6. 156 с.
- Киселев И.А. 1956. Методы исследования планктона // Жизнь пресных вод СССР. Л.: ЗИН АН СССР. Т. IV. Ч. 1. С. 253–258.
- Кормилец О.Н. 2019. Жирные кислоты в трофических сетях экосистем внутренних водоемов : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск. 43 с.
- Коровчинский Н.М., Котов А.А., Бойкова О.С., Смирнов Н.Н. 2021. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. I. М.: Тов-во науч. изданий КМК. 481 с.
- Крылов П.И. 1989. Питание пресноводного хищного зоопланктона // Итоги науки и техники. Сер. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. М.: ВИНТИ. Т. 7. 146 с.
- Крючкова Н.М. 1989. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. М.: Наука. 124 с.
- Кузичкин А.П. 1975. О пищевом поведении и избирательности питания у *Leptodora kindti* (Focke) / Поведение водных беспозвоночных: Матер. II Всесоюз. симпозиума. Борок, 1975. С. 45–49.
- Куликов А.С., Шкуте А.О., Полищук Л.В. 1991. Питание молоди *Leptodora kindti* (Focke) (Crustacea, Cladocera) // Экология. № 3. С. 81–85.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия: учеб. пособие для биол. спец. вузов. 4-е изд. М.: Высшая школа. 352 с.
- Лепская Е.В. 2000. Фитопланктон оз. Азабачьего и его роль в питании массовых видов зоопланктона // Исслед. биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский: Камч. печатный двор. Вып. V. С. 152–160.
- 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. 13–32.
- Мантейфель Б.П. 1987. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М.: Наука. 272 с.

- Мануйлова Е.Ф. 1964. Ветвистоусые рачки (*Cladocera*) фауны СССР. М., Л.: Наука. Т. 88. 326 с.
- Матвеев В.Ф. 1983. Два способа оценки взаимодействий между *Diaphanosoma*, *Bosmina* и *Daphnia* / Биоценоз мезотрофного озера Глубокого. М.: Наука. С. 7–20.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. Л.: Наука. 240 с.
- Михеева Т.М. 1969. Озерный фитопланктон и его продукционные возможности в водоемах разного типа : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск: Бел. гос. ун-т. 23 с.
- Монаков А.В. 1976. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. Л.: Наука. 170 с.
- Монаков А.В. 1998. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.И. Северцова РАН. С. 120–168.
- Монаков А.В., Носова И.А., Сорокин Ю.И. 1972. О питании *Cyclops scutifer* // Информ. бюл. ИБВВ АН СССР. № 13. С. 27–31.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. 1958. Предварительные данные по питанию хищных кладоцер *Leptodora* и *Bythotrephes* // Доклады АН СССР. Т. 122, № 4. С. 723–726.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. 1987. Хищные ветвистоусые Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae и Leptodoridae фауны мира. Л.: Наука. С. 97–106.
- Павельева Е.Б., Сорокин Ю.И. 1971. Изучение питания зоопланктона озера Дальнего на Камчатке // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 22 (25). С. 6–63.
- Полищук Л.В. 1986. Динамические характеристики популяций планктонных животных. М.: Наука. 128 с.
- Рылов В.М. 1948. Cyclopoidea пресных вод // Фауна СССР. Ракообразные. М., Л.: АН СССР. Т. III, вып. 3. 319 с.
- Садчиков А.П., Филиппова Т.Г. 1984. Питание некоторых эпилимниальных ветвистоусых раков мезотрофного озера // Науч. доклады высш. школы. Биол. науки. № 8. С. 60–68.
- Суцень Л.М. 1972. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев: Наукова Думка. 196 с.
- Суцень Л.М., Хмелева Н.Н. 1967. Потребление пищи как функция веса тела у ракообразных // Доклады АН СССР. Т. 176. Вып. 6. С. 1428–1431.
- Суцук Н.Н. 2006. Жирные кислоты как маркеры трофометаболических взаимодействий в пресноводных экосистемах : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск. 50 с.
- Bottrell H.H. 1975. Generation time, length of life, instar duration and frequency of moulting, and their relationship to temperature in eight species of *Cladocera* from the River Thames, Reading // Oecologia. Vol. 19, No. 2. P. 129–140.
- Burns C.W. 1968. The relationships between body size of filter feeding *Cladocera* and maximum size of particle ingested // Limnol. and Oceanogr. Vol. 13, No. 4. P. 675–678.
- DeMott W.R., Watson M.D. 1991. Remote detection of algae by copepods: responses to algal size, odors and motility // J. Plankton Res. Vol. 13, No. 6. P. 1203–1222.
- Fiedler P.C. 1982. Zooplankton avoidance and reduced grazing responses to *Gymnodinium splendens* (Dinophyceae) // Limnol. and Oceanogr. Vol. 27, No. 5. P. 961–965.
- Geller W., Müller H. 1981. The filtration apparatus of *Cladocera* filter mesh-sizes and their implications of food selectivity // Oecologia. Vol. 22, No. 2. P. 311–317.
- Gerritsen J., Porter K.G. 1982. The role of surface chemistry in filter-feeding by zooplankton // Science. Vol. 216, No. 4551. P. 1225–1227.
- Hall D.J. 1964. An experimental approach to the dynamics of a natural population of *Daphnia galeata mendotae* // Ecology. Vol. 45, No. 1. P. 94–112.
- Infante A., Litt A.H. 1985. Differences between two species of *Daphnia* in the use of 10 species in Lake Washington // Limnol. and Oceanogr. Vol. 30, No. 5. P. 1053–1059.
- Lampert W.A. 1981. Inhibitory and toxic effects of blue-green algae on *Daphnia* // Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol. Bd. 66, No. 3. S. 285–298.

REFERENCES

- Bazarkina L.A. *Mekhanizmy regulyatsii chislennosti v populyatsiyakh planktonnykh rakoobraznykh mezotrofnogo lososevogo ozera. Avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Mechanisms of regulation of abundance in populations of planktonic crustaceans of mesotrophic salmon Azabachye Lake (Kamchatka). Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation]. Moscow: MSU, 2004, 21 p.
- Bazarkina L.A. Longterm changes of hydrological regime of Azabachye Lake (Kamchatka River basin). *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2018, vol. 51, pp. 47–59. (In Russian)
- Bazarkina L.A., Bugaev V.F., Nikolaev A.S. Seasonal transformations of spatial structure of plankton crustaceans in the pelagic zone of the Azabachye Lake. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2006, vol. 8, pp. 150–157. (In Russian)
- Balushkina E.F., Vinberg G.G. Relationship between length and body mass of planktonic crustaceans. *Eksperimentalnyye i polevyye issledovaniya biologicheskikh osnov produktivnosti ozer* [Experimental and field studies of the biological basis of lake productivity]. Leningrad: Nauka, 1979, pp. 58–79.
- Belousova S.P. Determination of the weight of some planktonic crustaceans by body size. *Izvestia TINRO*, 1970, vol. 73, pp. 122–126. (In Russian)
- Borutsky E.V., Stepanova L.A., Kos M.S. Key to Calanoida fresh waters of the USSR. *Opredeliteli po faune SSSR* [Keys to the fauna of the USSR]. SPb.: Science, 1991, vol. 157, 503 p.
- Bugaev V.F. *Aziatskaya nerka-2 (biologicheskaya struktura i dinamika chislennosti lokal'nykh stad v kontse XX – nachale XXI vv.)* [Asian sockeye salmon-2 (biological structure and abundance dynamics of local stocks in the late XX – early XXI century)]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2011, 380 p.
- Vezhnovets V.V., Zaidykov I.Yu., Naumova E.Yu., Sysova E.A. Biological peculiarities of two copepod species (Crustacea, Copepoda, Calanoida) as possible causes of changes of their ranges. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2012, vol. 5, no. 2, pp. 16–29. (In Russian)
- Vinberg G.G. Dependence of development rate on temperature. *Metody opredeleniya produktivnosti vodnykh zhivotnykh* [Methods for determining the production of aquatic animals]. Minsk: Vysshaya shkola, 1968, pp. 59–72.
- Gilyarov A.M. Feeding of *Cyclops strenuus* (Copepoda, Crustacea) in Lake Glubokoye (Moscow Region) in the summer. *Zoologich. Zhurnal*, 1976, vol. 55, no. 2, pp. 294–296.
- Gilyarov A.M. *Dinamika chislennosti presnovodnykh planktonnykh rakoobraznykh* [Population dynamics of freshwater planktonic crustaceans]. Moscow: Nauka, 1987, 190 p.
- Gutelmakher B.L., Sadchikov A.P., Filippova T.G. Feeding of zooplankton. *Itogi nauki i tekhniki. Ser. Obshchaya ekologiya. Biotsenologiya. Gidrobiologiya* [Results of Science and Technology. Ser. General ecology. Biocenology. Hydrobiology]. Moscow: VINITI, 1988, vol. 6. 156 p.
- Kiselev I.A. Methods for studying plankton. *Zhizn presnykh vod SSSR* [Life of fresh waters of the USSR]. L.: ZIN AN USSR, 1956, vol. 4, part 1, pp. 253–258.
- Kormilets O.N. *Zhirnyye kisloty v troficheskikh setyakh ekosistem vnutrennikh vodoyemov. Avtoref. dis. d-ra biol. nauk* [Fatty acids in trophic networks of inland water ecosystems: Author's abstract. dis. ... Dr. Biol. Sci.]. Krasnoyarsk, 2019, 43 p.
- Korovchinsky N.M., Kotov A.A., Boykova O.S., Smirnov N.N. *Vetvistousyue rakoobraznyye (Crustacea: Cladocera) Severnoy Yevrazii* [Cladocerans (Crustacea: Cladocera) of Northern Eurasia]. Vol. 1. Moscow: Scientific Commodity, KMK publications, 2021, 481 p.
- Krylov P.I. Feeding of freshwater predatory zooplankton. *Itogi nauki i tekhniki. Ser. Obshchaya ekologiya. Biotsenologiya. Gidrobiologiya* [Results of Science and Technology. Ser. General ecology. Biocenology. Hydrobiology]. Moscow: VINITI, 1989, vol. 7. 146 p.
- Kryuchkova N.M. *Troficheskiye vzaimootnosheniya zoo- i fitoplanktona* [Trophic relationships between zoo- and phytoplankton]. Moscow: Science, 1989, 124 p.
- Kuzichkin A.P. On feeding behavior and food selectivity in *Leptodora kindti* (Focke). *Povedeniye vodnykh bespozvonochnykh: Mater. II Vsesoyuz. Simpoziuma* [Behavior of aquatic invertebrates: Mater. II All-Union. Symposium]. Borok, 1975, pp. 45–49.
- Kulikov A.S., Shkute A.O., Polishchuk L.V. Feeding of juveniles of *Leptodora kindti* (Focke) (Crustacea, Cladocera). *Ecology*, 1991, no. 3, pp. 81–85. (In Russian)
- Lakin G.F. *Biometriya* [Biometrics]. Moscow: Vysshaya shkola, 1990, 352 p.
- Lepskaya E.V. Phytoplankton of Azabachye Lake and its role in feeding common species of zooplankton. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2000, vol. 5, pp. 152–160. (In Russian)
- Lepskaya Y.V., Bonk T.V. Feeding Spectrum of *Cyclops scutifer* Sars (Copepoda) in salmon spawning and foraging Lakes Kurilskoye and Palanskoye

- (Kamchatka). *Inland Water Biology*, 2007, no. 1, pp. 13–22. (In Russian)
- Manteuffel B.P. *Ekologicheskiye i evolyutsionnyye aspekty povedeniya zhivotnykh* [Ecological and evolutionary aspects of animal behavior]. Moscow: Science, 1987, 272 p.
- Manuilova E.F. *Vetvistsyaye rachki (Cladocera) fauny SSSR* [Cladocera (Cladocera) of the fauna of the USSR]. M., L.: Science, 1964, vol. 88, 326 p.
- Matveev V.F. Two ways to assess interactions between *Diaphanosoma*, *Bosmina* and *Daphnia*. *Biotsenoz mezotrofnogo ozera Glubokogo* [Biocenosis of mesotrophic Lake Glubokoe]. Moscow: Nauka, 1983, pp. 7–20.
- Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoyemov* [Methodology for studying biogeocenoses of inland water bodies]. Leningrad: Science, 1975, 240 p.
- Mikheeva T.M. *Ozernyy fitoplankton i yego produktsionnyye vozmozhnosti v vodoyemakh raznogo tipa* : Avtoref. dis. kand. biol. nauk [Lake phytoplankton and its production capabilities in water bodies of various types: Author's abstract. dis. cand. biol. sci.]. Minsk, 1969, 23 p.
- Mikheyeva T.M. Озерный фитопланктон и его продукционные возможности в водоемах разного типа : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск: Бел. гос. ун-т. 1969, 23 с.
- Monakov A.V. *Pitaniye i pishchevyye vzaimootnosheniya presnovodnykh kopepod* [Feeding and feeding relationships of freshwater copepods]. Leningrad: Science, 1976, 170 p.
- Monakov A.V. *Pitaniye presnovodnykh bespozvonochnykh* [Feeding of freshwater invertebrates]. Magadan: Institute of Problems of Ecology and Evolution named after. A.I. Severtsov RAS, 1998, pp. 120–168.
- Monakov A.V., Nosova I.A., Sorokin Yu.I. On the feeding of *Cyclops scutifer*. *Inform. Bulletin IBVV AS USSR*, 1972, no. 13, pp. 27–31.
- Mordukhay-Boltovskaya E.D. Preliminary data on the nutrition of the predatory cladocerans *Leptodora* and *Bythotrephes*. *Reports of the USSR Academy of Sciences*, 1958, vol. 122, no. 4, pp. 723–726. (In Russian)
- Mordukhai-Boltovskoy F.D., Riviere I.K. *Khishchnyye vetvistsyaye Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae i Leptodoridae fauny mira* [Predatory cladocerans Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae and Leptodoridae fauna of the world]. Leningrad: Science, 1987, pp. 97–106.
- Pavelyeva E.B., Sorokin Yu.I. Study of the nutrition of zooplankton in Lake Dalniy in Kamchatka. *Tr. IBVV AS USSR*, 1971, vol. 22 (25), pp. 6–63. (In Russian)
- Polishchuk L.V. *Dinamicheskiye kharakteristiki populyatsiy planktonnykh zhivotnykh* [Dynamic characteristics of planktonic animal populations]. Moscow: Science, 1986, 128 p.
- Rylov V.M. Cyclopoida of fresh waters. *Fauna of the USSR. Crustaceans*. M., L.: USSR Academy of Sciences, 1948, vol. 3, issue 3. 319 p.
- Sadchikov A.P., Filippova T.G. Feeding of some Epilimnial cladocerans of a mesotrophic lake. *Scientific reports of higher schools. Biol. sciences*, 1984, no. 8, pp. 60–68. (In Russian)
- Sushchenya L.M. *Intensivnost dykhaniya rakoobraznykh* [Respiration rates of crustaceans]. Kiev: Naukova Dumka, 1972, 196 p.
- Sushchenya L.M., Khmeleva N.N. Food consumption as a function of body weight in crustaceans. *Reports of the USSR Academy of Sciences*, 1967, vol. 176, issue 6, pp. 1428–1431. (In Russian)
- Sushchik N.N. *Zhirnyye kisloty kak markery trofometabolicheskikh vzaimodeystviy v presnovodnykh ekosistemakh* : Avtoref. dis. d-ra biol. nauk [Fatty acids as markers of trophometabolic interactions in freshwater ecosystems: Author's abstract. dis. Dr. Biol. Sci.]. Krasnoyarsk, 2003, 50 p.
- Bottrell H.H. Generation time, length of life, instar duration and frequency of moulting, and their relationship to temperature in eight species of *Cladocera* from the River Thames, Readin. *Oecologia*, 1975, vol. 19, no. 2, pp. 129–140.
- Burns C.W. The relationships between body size of filter feeding *Cladocera* and maximum size of particle ingested. *Limnol. and Oceanogr.*, 1968, vol. 13, no. 4, pp. 675–678.
- DeMott W.R., Watson M.D. Remote detection of algae by copepods: responses to algal size, odors and motility. *J. Plankton Res.*, 1991, vol. 13, no. 6, pp. 1203–1222.
- Fiedler P.C. Zooplankton avoidance and reduced grazing responses to *Gymnodinium splendens* (Dinophyceae). *Limnol. and Oceanogr.*, 1982, vol. 27, no. 5, pp. 961–965.
- Geller W., Müller H. The filtration apparatus of *Cladocera* filter mesh-sizes and their implications of food selectivity. *Oecologia*, 1981, vol. 22, no. 2, pp. 311–317.
- Gerritsen J., Porter K.G. The role of surface chemistry in filter-feeding by zooplankton. *Science*, 1982, vol. 216, no. 4551, pp. 1225–1227.
- Hall D.J. An experimental approach to the dynamics of a natural population of *Daphnia galeata mendotae*. *Ecology*, 1964, vol. 45, no. 1, pp. 94–112.
- Infante A., Litt A.H. Differences between two species of *Daphnia* in the use of 10 species in Lake

Washington. *Limnol. and Oceanogr.*, 1985, vol. 30, no. 5, pp. 1053–1059.

Lampert W.A. Inhibitory and toxic effects of blue-green algae on *Daphnia*. *Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol.*, 1981, Bd. 66, no. 3, pp. 285–298.

Информация об авторе

Л.А. Базаркина — канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)

Information about the author

Lidia A. Bazarkina – Ph. D. (Biology), Leading Researcher (KamchatNIRO)

Статья поступила в редакцию: 21.09.2021

Одобрена после рецензирования: 22.11.2023

Статья принята к публикации: 24.11.2023