

УДК 591.524.12:595.3

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ПЛАНКТОННЫХ РАКООБРАЗНЫХ В ПЕЛАГИАЛИ ОЗЕРА АЗАБАЧЬЕ

Л. А. Базаркина, В. Ф. Бугаев, А. С. Николаев



Проведен анализ сезонных изменений горизонтального распределения планктонных ракообразных по акватории и на микрополигонах пелагиали оз. Азабачье. Установлено, что пространственное размещение рачков по пелагиали водоема в период ледостава обусловлено морфометрическими особенностями котловины озера, а в период открытой воды (лето–осень) — стоковым и сгонно-нагонными течениями. Выявлено, что планктонофаги в основном нагуливаются в тех районах пелагиали озера, где образуются наибольшие концентрации кормовых ракообразных. Исходя из рассчитанных значений индексов агрегированности для всех популяций ракообразных следует, что к образованию агрегаций предрасположены только самые подвижные рачки — циклопы, а особи дафнии, лептороды и эвритеморы в скоплениях распределяются равномерно.

L. A. Bazarkina, V. F. Bugaev, A. S. Nikolaev. Seasonal transformations of spatial structure of plankton crustaceans in the pelagic zone of the Azabachye Lake // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean: Selected Papers. Vol. 8. Petropavlovsk-Kamchatski: KamchatNIRO. 2006. P. 150–157.

Analysis of seasonal transformations in crustacean plankton horizontal distribution in the aquatic area and in the pelagic micropolygons in the Azabachye Lake has been carried out. Spatial distribution of crustaceans in the pelagic zone of the lake in the course of freezing-over is found determined by morphological features of the lake hollow, and during the rest period (summer–autumn) — by drainage and driving negative-positive setup currents. It has been revealed, that plankton-eaters generally use to be feeding in the areas of the lake pelagic zone, where the maximum concentrations of forage crustaceans have been created. Judge by the indexes of the aggregation calculated for all populations of crustaceans, only the most mobile crustaceans — *Cyclops* yield to create specific aggregations, the individuals of other populations — *Daphnia*, *Leptodora* and *Eurytemora* have been distributed evenly.

Еще в начале XX столетия Г.Ю. Верещагин (1914) утверждал, что неоднородность распределения планктона по акватории водоемов обусловлена различием физико-географических и биоценологических особенностей среды в разных участках водных экосистем. Последующие исследования показали, что при изучении горизонтальных миграций гидробионтов следует равноценно учитывать как механические причины (ветер, стоковые и сгонно-нагонные течения, степень расчлененности береговой линии, морфологию дна водоема), так и биотические факторы (активность самих организмов, их поведение, выедание хищниками и т. п.) (Klements, 1970; Ривьер, 1988; Экологические факторы ..., 1993). Роль биологических условий, вероятно, в большей степени проявляется в бессточных водоемах с замедленными процессами водообмена.

Исследования пространственного распределения планктонных ракообразных имеют большое практическое значение на нагульно-нерестовых водоемах ценных промысловых рыб, в частности нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum), которая в

течение одного–трех лет жизни в пелагиали озер питается преимущественно планктонными Corepoda и Cladocera (Foerster, 1968; Крогиус и др., 1968; Белоусова, 1974; Burgner, 1991; Бугаев и др., 1991; Bazarkina, Travina, 1994). Одно из крупнейших азиатских стад нерки воспроизводится в оз. Азабачье (Остроумов, 1972; Бугаев, 1995).

Цель настоящей работы — на основании данных о плотности планктонных ракообразных и рыб-планктонофагов в разных участках пелагиали оз. Азабачье определить районы, наиболее богатые кормом для молоди нерки, центры максимальной численности рыб, а также основные факторы, вызывающие сезонные изменения горизонтального распределения планктонных ракообразных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Озеро Азабачье расположено на восточном побережье Камчатского полуострова в нижнем течении р. Камчатка и занимает среднюю часть межгорной депрессии северо-восточного направления, ограниченной с запада хребтом Кумроч, с восто-

ка — хребтами Токинец и Коврижка с наиболее высокой вершиной г. Азабач (абс. отм. 700 м).

По площади ($56,5 \text{ км}^2$) оз. Азабачье относится к крупным водоемам полуострова. Около половины его объема ($1,026 \text{ км}^3$) занято глубинами более 20 м. Максимальная глубина 36,8 м находится эксцентрично в юго-восточной части озера (Николаев, Николаева, 1991) (рис. 1).

В течение шести месяцев (декабрь–май) озеро покрыто льдом. По гидрологическому режиму оз. Азабачье относится к сточно-проточным водоемам. В озеро впадает около 15 притоков, наибольшая река — р. Бушуева (рис. 2), длина основного русла которой равна 40 км (Крохин, 1972). Сток озерных вод в р. Камчатка осуществляется через р. Азабачья. Показатель условного водообмена составляет 0,61. Это означает, что полный обмен вод в бассейне озера происходит примерно за полтора года. Дважды в год (в начале лета и поздней осенью) совершается полная циркуляция водных масс. Высокая динамичность вод обусловлена цилиндрической формой озерной котловины, вытяну-

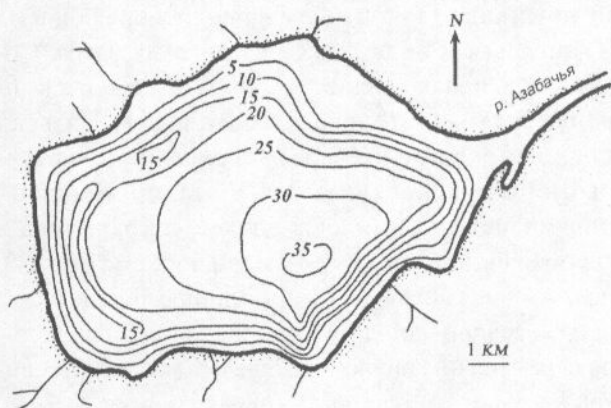


Рис. 1. Батиметрическая карта озера Азабачье

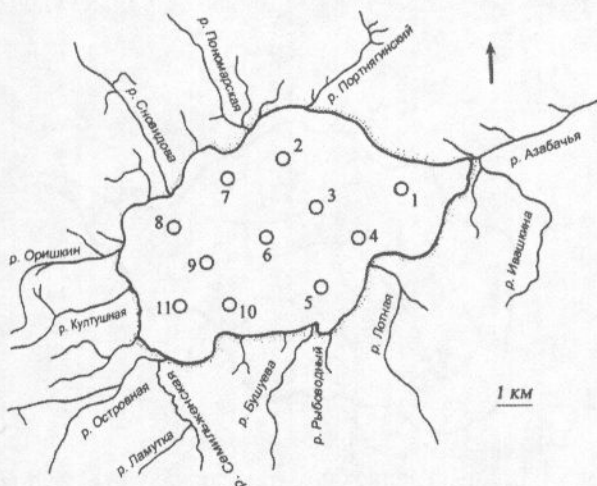


Рис. 2. Расположение станций сбора планктонных проб в пелагиали оз. Азабачье

той в направлении господствующих над бассейном водоема ветров.

В фитопланктоне доминирует представитель диатомовых водорослей — *Aulacoseira subarctica* (Kütz.) Simonsen. Сообщество ракообразных — типичное для северных мезотрофных водоемов: Copepoda представлены *Cyclops scutifer* Sars и *Eurytemora kurenkovi* Borutzky, Cladocera — *Daphnia galeata* Sars и *Leptodora kindti* Focke. В пелагиали оз. Азабачье одновременно нагуливаются молодь нерки и ее пищевые конкуренты — трехиглая колюшка (*Gasterosteus aculeatus* Linne) и малоротая корюшка (*Hypomesus olidus* Pallas).

Материалы для анализа пространственного распределения ракообразных по акватории пелагиали озера (площадью около 40 км^2) собирали в 1987 г. в подледный период (4 апреля) и в летне-осенние месяцы (21 июня, 10 и 21 июля, 3 августа, 15 октября). Планктонные пробы брали сетью Джеди (газ № 67, диаметр входного отверстия 18 см) на одиннадцати станциях от дна до поверхности водоема с глубин 10–35 м (рис. 1, 2). В течение 1987 г. было собрано 62 пробы. Планктонные организмы фиксировали 4%-ным раствором формальдегида.

Изучение пространственной микроструктуры популяций ракообразных в оз. Азабачье проводили на полигоне площадью 100 м^2 в глубоководной части пелагиали озера (станция № 5) 16 июля и 23 сентября 1987 г., когда все популяции рачков были представлены особями разного возраста. Планктон ловили батометром Молчанова в эпилимнионе и гиполимнионе на глубинах 3 и 25 м в июле и 10 и 25 м в сентябре, где были случайно выбраны 25 точек на расстоянии 5–10 м друг от друга. Пробы объемом 4 литра (всего 100) профильтровывали через сеть Джеди (газ № 67).

Согласно общепринятой схеме масштабов для пространственно-временной изменчивости распределения водных организмов (Пионтковский, Гольдберг, 1984), размещение планктона по акватории пелагиали озера соответствовало мезомасштабному картографированию, а на полигоне размером 100 м^2 — мелкомасштабному.

Планктонные пробы обрабатывали под микроскопом МБС-9 в камерах Богорова и Горяева согласно рекомендациям, приведенным в литературе (Киселев, 1956; Методика изучения биогеоценозов ..., 1975). В популяциях Copepoda отдельно учитывали науплиусов и копеподитов I–VI стадий, в том числе и взрослых особей, у Cladocera — молодых и половозрелых особей. Биомассу планктонных организмов рассчитывали как произведение их численности на средний вес одной особи.

Среднюю массу тела веслоногих и ветвистоусых рачков 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).

Тип мелкомасштабного распределения популяций планктонных организмов оценивали по индексу c :

$$c = \frac{\sigma^2 - \bar{m}}{\bar{m}^2}$$

где $\bar{m}$ — средняя численность; σ^2 — дисперсия (Гиляров и др., 1979).

В целях исследования горизонтального распределения рыб по акватории пелагиали озера в июле 1978 и 1987 гг., а также в июне, июле и сентябре 1982 г. были проведены эхометрические съемки. Записи производили по галсам, охватывающая толщу воды от дна до глубины 4 м, гидролокатором «Лещ» и одноканальным аналого-цифровым эхоинтегратором «АЦЭИ-01», установленными на катере типа «Прогресс» (Николаев, Бугаев, 1985; Николаев и др., 1989). Видовой состав рыб определяли по результатам траловых съемок, проведенных в этот же день с наступлением сумерек. 21 июля 1987 г. рыб отлавливали в поверхностном слое пелагиали озера с двух катеров типа «Прогресс» (средняя скорость 9 км/ч) в течение 3–5 минут на 9 участках, соответствующих станциям № 1–11 (рис. 2). Орудием лова служил близнецовый трал, изготовленный из капроновой дели (ячей — 41 4 мм, входное отверстие — 11 1,3 м). Выловленных рыб просчитывали по видам и фиксировали 10%-ным раствором формальдегида. По рассчитанным значениям ихтиомассы каждого вида рыб были построены карты-схемы расположения линий равных биомасс, на которые были спроецированы изопланкты, отражающие распределение величин биомассы ракообразных по акватории озера.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Мезомасштабное распределение

В апреле 1987 г. популяция *C. scutifer* была представлена в основном копеподами III–IV стадий. Отсутствие ветрового перемешивания и слабая проточность вод озера в период ледостава способствовали скоплению рачков в глубоководной части водоема (станции № 3–6) (рис. 3, см. также

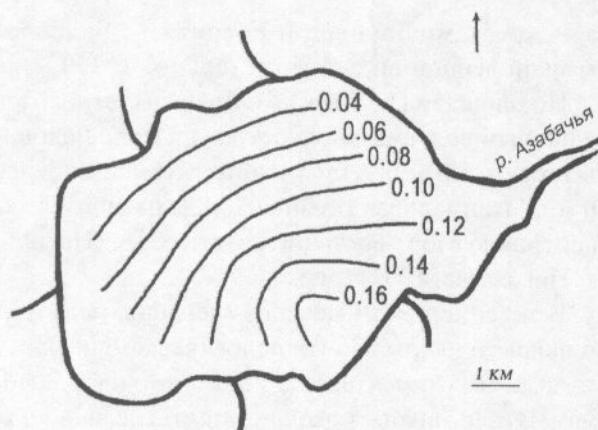


Рис. 3. Распределение биомассы популяции *C. scutifer* (г/м³) по акватории пелагиали оз. Азабачье 4 апреля 1987 г.

рис. 1, 2), особенно в ее котловине (станция № 5). Здесь же С.П. Белоусовой (1972), проводившей отлов молоди нерки и малоротой корюшки в пелагиали озера в марте и апреле 1966 г. ставными сетями, было обнаружено наибольшее количество рыб.

В 1987 г. озеро вскрылось в начале второй декады июня. Во второй половине июня началось интенсивное таяние снега на водосборе водоема и формирование паводков в притоках озера. Сообщество пелагических ракообразных, как и в апреле, состояло только из *C. scutifer*. На всех станциях акватории озера наиболее многочисленными были копеподиты IV–V стадий. Наибольшие значения биомассы рачков сохранялись в глубоководной части пелагиали водоема (рис. 4), но под воздействием преобладающих в июне ветров северо-западного направления происходило перемещение циклопов водными массами из центра в подветренную часть озера (станции № 7, 8). Здесь встречаемость рыб в июне 1982 г. составляла 11–15 стай на 1 км, тем не менее ядро планктонофагов (16–50 стай на 1 км) было зарегист-

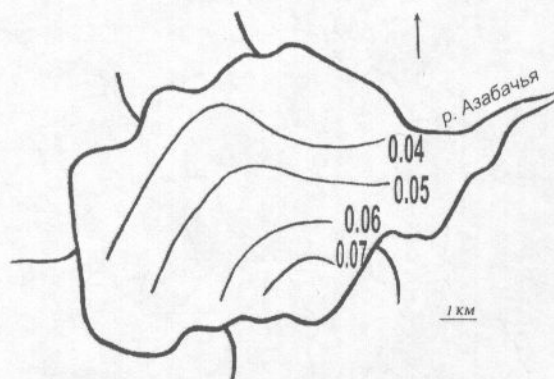


Рис. 4. Распределение биомассы популяции *C. scutifer* (г/м³) по акватории пелагиали оз. Азабачье 21 июля 1987 г.

рировано у наветренной стороны водоема — станция № 5 (Николаев, Бугаев, 1985).

В первой декаде июля в оз. Азабачье наблюдали пик половодья. В планктоне озера появились науплиусы *E. kurenkovi*, молодь *D. galeata* и *L. kindti*, но их количество было невелико, и на всех станциях по численности доминировал *C. scutifer*. Поверхностный сток с бассейна водоема и подпор вод р. Азабачья водами р. Камчатка обусловили образование максимума биомассы популяций планктонных ракообразных в восточной части водоема (станция № 3) (рис. 5, см. также рис. 2), где обычно откармливается молодь нерки перед скатом в море (Бугаев, 1995).

Во второй половине июля при преобладании ветров юго-восточного направления планктонные ракообразные концентрировались в глубоководной подветренной части пелагиали водоема (станции № 5, 6, 9) (рис. 6, см. также рис. 2), где была отмечена максимальная плотность нагуливающейся молоди нерки и трехглой колюшки и довольно высокая концентрация малоротой корюшки. Большее количество малоротой корюшки находилось в северо-западной наветренной части водоема (станция № 7), а молоди нерки — перед истоком р. Азабачья (станция № 1), где, вероятно, основной пищей рыб являлись бентосные организмы (Бугаев, 1995).

Выявлено, что молодь нерки и ее пищевой конкурент — трехглая колюшка в основном нагуливаются в тех районах пелагиали озера, где образуются наибольшие концентрации кормовых ракообразных.

В начале августа под воздействием ветров переменных направлений ракообразные переносились в центральную часть пелагиали водоема (станция № 6) (рис. 7). Здесь сообщество ракообразных состояло в основном из половозрелых особей популяций. Большое скопление рачков пе-

ред истоком р. Азабачья (станция № 1), вероятно, было вызвано их перемещением под воздействием стока вод из озера.

К середине октября более высокие значения биомассы ракообразных на станциях № 6, 7 и 8 были обусловлены влиянием западных ветров, преобладающих осенью, а на станции № 1, возможно, сопротивлением рачков выносу из озера стоковым течением (рис. 8) (Wolterreck, 1908; Мешкова,

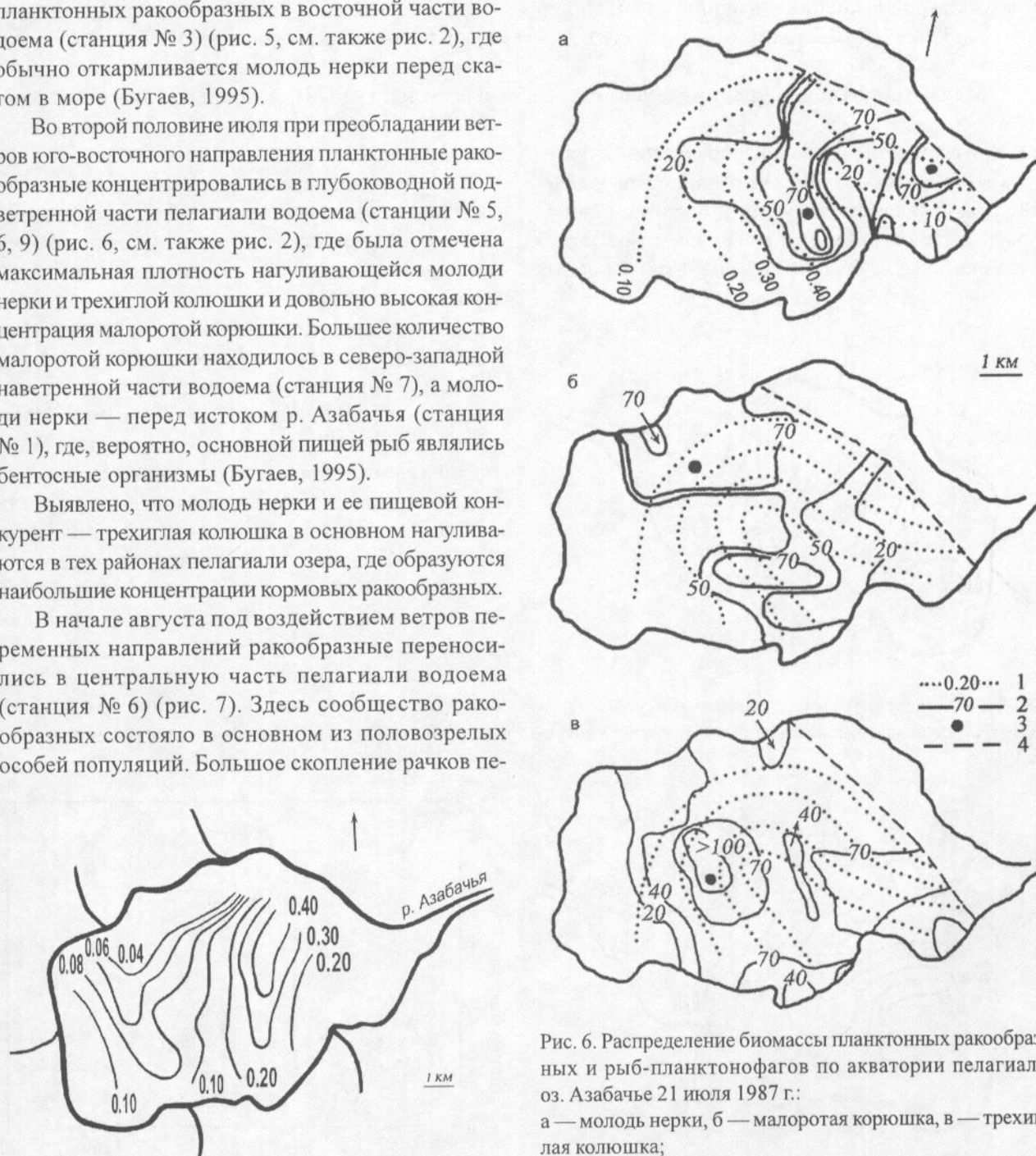


Рис. 5. Распределение биомассы планктонных ракообразных (г/м^3) по акватории пелагиали оз. Азабачье 10 июля 1987 г.

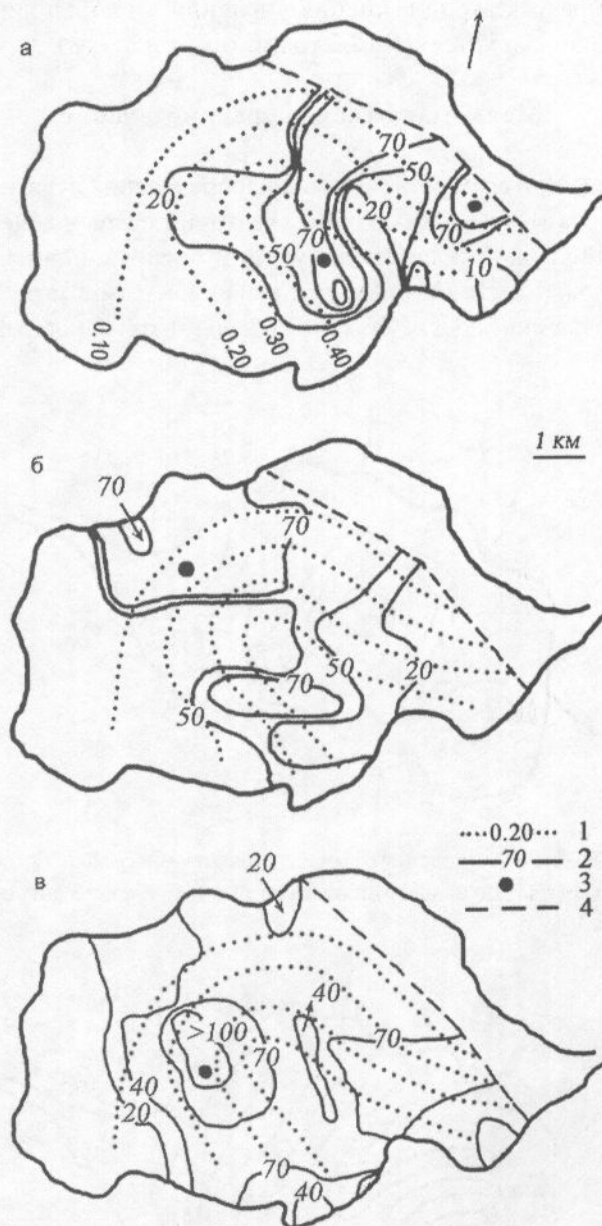


Рис. 6. Распределение биомассы планктонных ракообразных и рыб-планктофагов по акватории пелагиали оз. Азабачье 21 июля 1987 г.:

а — молодь нерки, б — малоротая корюшка, в — трехглая колюшка;

1 — изопланкты, г/м^3 ; 2 — изолинии биомассы рыб, кг/га ; 3 — максимальная концентрация рыб; 4 — мелководная необследованная часть озера

1945; Brook, Woodward, 1956). В октябре 1978, 1982 и 1987 гг. изучение горизонтального распределения рыб не проводили но по данным эхолотных съемок, выполненных 25 и 26 сентября 1982 г., когда водоем также находился под воздействием ветров западного направления, наибольшее скопление планктонофагов — от 16 до 50 стай на 1 км было отмечено в восточной части озера, где в течение августа–октября 1987 г. биомасса планктонных ракообразных возросла от 0,20 до 0,50 г/м³ в результате повышения численности копеподитов *C. scutifer* III–IV стадий (см. рис. 7, 8).

Мелкомасштабное распределение

При всем разнообразии распределения пелагических ракообразных по акватории озера в течение года каждая из популяций беспозвоночных может быть охарактеризована своим типом размещения особей. Обычно выделяют три основных

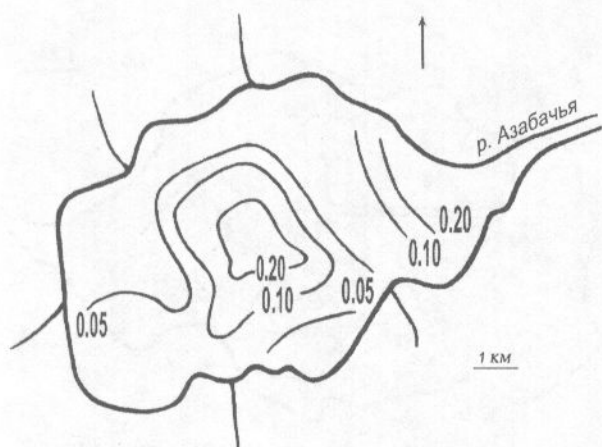


Рис. 7. Распределение биомассы планктонных ракообразных (г/м³) по акватории пелагиали оз. Азабачье 3 августа 1987 г.

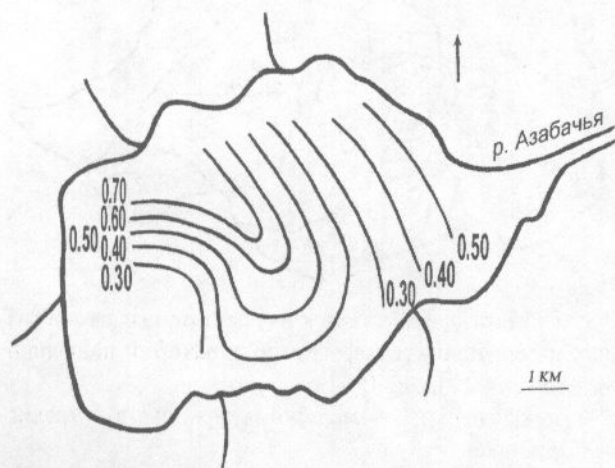


Рис. 8. Распределение биомассы планктонных ракообразных (г/м³) по акватории пелагиали оз. Азабачье 15 октября 1987 г.

типа размещения организмов: случайное, регулярное и пятнистое. При случайном размещении, описываемом законом Пуассона, каждая особь популяции имеет равную вероятность быть найденной в любой точке исследуемого полигона. Регулярное размещение имеет небольшую вариабельность, при этом особи находятся примерно на одинаковом расстоянии друг друга. Пятнистое (контагиозное или агрегированное) распределение организмов характеризуется образованием скоплений.

Для оценки типа размещения водных организмов используют различные количественные показатели (Lloyd, 1967; Смуров, Романовский, 1976; Гиляров и др., 1979). А.М. Гиляровым с соавторами (1979) был использован индекс агрегированности, не зависящий от плотности популяции, что позволяет проводить сравнение типов распределения нескольких видов. Агрегированному распределению особей соответствуют положительные значения индекса, случайному — близкие к нулю, регулярному — отрицательные.

Батометрические съемки показали, что в середине июля особи *E. kurenkovi*, *D. galeata* и *L. kindti* в эпилимнионе были распределены равномерно (табл. 1). Размещение *C. scutifer* в целом носило пятнистый характер, но копеподиты IV–V стадий и самцы вида имели тенденцию к равномерному распределению. В гипolimнионе численность и общий индекс агрегированности популяции *C. scutifer* был выше, чем в эпилимнионе, даже у науплиусов. Среди старших циклопов наиболее агрегированным оказалось распределение яйценосных самок.

В сентябре все популяции ракообразных были наиболее многочисленны в эпилимнионе (см. табл.). Среди них только *C. scutifer* имел агрегированный

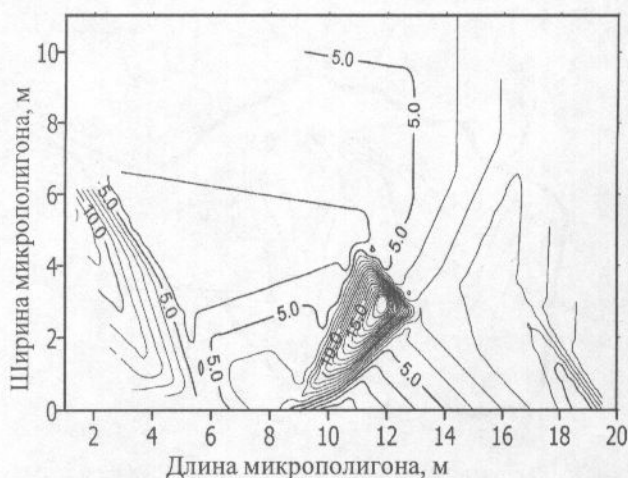


Рис. 9. Мелкомасштабное распределение *C. scutifer* (экз./л) в гипolimнионе оз. Азабачье 23 сентября 1987 г.

Средняя численность (m , экз./л) и индексы агрегированности (c) популяций ракообразных в пелагиали оз. Азабачье в 1987 г.

Вид	16 июля				23 сентября			
	3 м		25 м		10 м		25 м	
	m	c	m	c	m	c	m	c
Copepoda								
<i>C. scutifer</i>								
Науплиусы	2,84	1,09	1,65	1,55	17,03	0,26	23,18	0,39
Копеподиты								
I	—	—	—	—	16,75	0,18	7,25	0,14
II	—	—	—	—	23,56	0,13	15,56	0,04
III	—	—	—	—	8,91	0,06	7,06	—0,06
IV–V	1,24	—0,07	2,32	0,15	—	—	—	—
VI♂	3,55	—0,02	7,53	0,27	—	—	—	—
VI♀	3,20	0,03	4,65	0,80	—	—	—	—
VI♀ov	0,69	0,40	1,75	1,14	—	—	—	—
Все стадии	11,52	0,29	17,90	0,76	66,25	0,16	53,05	0,13
<i>E. kurenkovi</i>								
Науплиусы	0,02	—45,00	—	—	—	—	—	—
Копеподиты								
I–III	0,01	—60,00	—	—	—	—	—	—
IV–V	—	—	—	—	0,32	—13,50	0,01	—75,56
♀, ♂	—	—	—	—	0,28	—5,97	0,01	—35,21
Все стадии	0,03	—54,00	—	—	0,60	—8,32	0,02	—53,71
Cladocera								
<i>D. galeata</i>								
Молодь	0,10	—22,15	—	—	0,23	—3,64	0,08	—10,32
♀	—	—	—	—	0,62	—1,30	0,34	—2,70
♀ov	—	—	—	—	0,29	—6,00	0,24	—3,15
♂	—	—	—	—	0,31	—2,93	0,18	—5,44
Все стадии	0,10	—22,5	—	—	1,45	—3,55	0,84	—5,89
<i>L. kindti</i>								
Молодь	0,01	—76,15	—	—	—	—	—	—
♀, ♂	—	—	—	—	0,01	—110,53	0,01	—150,00
Все стадии	0,01	—76,15	—	—	0,01	110,53	0,01	—150,00

Примечание. Знак «—» означает отсутствие вида в планктоне, «♀ov» — яйценозные самки.

характер размещения (рис. 9), причем индексы агрегированности циклопов в эпилимнионе и гиполимнионе были практически равны.

E. kurenkovi, *D. galeata* и *L. kindti* как на глубине 10, так и 25 м были распределены равномерно. Наибольшая разобщенность особей этих видов, особенно *Leptodora*, была отмечена в гиполимнионе озера.

В июле и сентябре 1987 г. фитопланктон эпилимниона озера состоял в основном из *Aulacoseira subarctica*, и небольшого количества *Asterionella formosa* и *Diatoma hiemale*, распределение которых соответствовало пятнистому типу. В июле индекс агрегированности *A. subarctica* в эпилимнионе был равен 0,55; *A. formosa* — 0,15; *D. hiemale* — 0,12; в сентябре на глубине 10 м коэффициенты агрегированности водорослей составляли соответственно 0,28; 0,09 и 0,11.

Несмотря на агрегированное распределение фитопланктона, достоверных корреляционных связей между численностью Copepoda — основных потребителей диатомовых и количеством клеток каждого вида водорослей не обнаружено. Только в июле для *C. scutifer* и *A. subarctica*, находящихся в эпилимнионе, существовала умеренная, но достоверная зависимость ($r = 0,481$; $P > 0,95$). Вероятно, пищевое поведение рачков в большей степени отражает вертикальное распределение особей, чем горизонтальное.

Сравнение значений индексов агрегированности *C. scutifer* разного возраста позволяет нам рассмотреть расположение рачков в скоплениях в зависимости от стадии их развития. Так, в июле в центре пятна находились науплиусы и яйценозные самки популяции, а в сентябре — циклопы наупли-

альных стадий.

Исследования причин образования агрегаций особями популяций, проведенные рядом авторов, были основаны на изучении поведения ракообразных (Буторина, Иванова, 1975; Зозуля, 1978). Установлено, что к пятнистому распределению склонны более подвижные виды зоопланктона (Baldi, 1950) в целях совместного поиска пищи, питания и размножения, а также для защиты от хищников (Мантейфель, 1987). По мнению В.П. Луферова, Л.Г. Буториной и других авторов (Луферов, Стеценко, 1971; Буторина, Иванова, 1975), ракообразные распознают особей своего вида на популяционном и внутривидовом уровне с помощью зрения и обоняния.

Можно предполагать, что способность ракообразных создавать агрегации является положительным фактором, обеспечивающим стабильность их популяций. Однако исследования взаимоотношений рыб-планктонофагов и зоопланктонных организмов показывают, что чем неравномернее распределены кормовые ракообразные и чем выше степень их агрегированности, тем интенсивнее рачки выедаются рыбами (Житенева и др., 1984; Скопцов, 1985).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Во все сезоны года горизонтальное распределение планктонных ракообразных по акватории пелагиали оз. Азабачье крайне неравномерно.

В период ледостава при отсутствии ветрового перемешивания и слабой проточности пространственное распределение ракообразных в пелагиали оз. Азабачье определяют морфометрические особенности водоема, а в период открытой воды (летне-осенние месяцы) — стоковое и сгонно-нагонные течения.

Большую часть года ракообразные сосредоточены в глубоководной части котловины озера, которая является основным районом нагула как молоди нерки, так и ее пищевых конкурентов.

Среди планктонных ракообразных оз. Азабачье образование агрегаций на микроструктурном уровне свойственно только самому подвижному рачку — *C. scutifer*, что приводит к высокой уязвимости циклопов со стороны позвоночных хищников. В летние месяцы центр пятна занимают яйценозные самки, осенью — науплиусы. Особи *E. kurenkovi*, *D. galeata* и *L. kindti* на микрополигонах водоема распределены равномерно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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. 1972. Зоопланктон пелагиали озера Азабачьего (Камчатка) и его значение в питании молоди красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 19 с.
- Белоусова С.П. 1974. Питание молоди красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в озере Азабачьем // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 90. С. 81–92.
- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос, 464 с.
- Бугаев В.Ф., Введенская Т.Л., Базаркина Л.А. 1991. Изменения в составе ихтиофауны пелагиали оз. Азабачье (Камчатка) // Проблемы и пути сохранения экосистем Севера Тихоокеанского региона. Рабочее совещ. 3–8 июня 1991 г. Петропавловск-Камчатский. С. 93–94.
- Буторина Л.Г., Иванова Н.В. 1975. Стайное поведение *Polyphemus pediculus* (L.) // Материалы II Всес. симп. Поведение водных беспозвоночных. Борок: ИБВВ АН СССР. С. 11–13.
- Верецагин Г.Ю. 1914. К вопросу о распределении планктонных организмов по водоемам и их участкам // Протокол заседания об-ва естествоиспытателей при Варшавском ун-те за 1914 г. № 3–4. С. 47–80.
- Гиляров А.М., Чекрыжева Т.А., Садчиков А.П. 1979. Структура горизонтального распределения планктона в эпилимнионе мезотрофного озера // Гидробиол. журн. Т. 15. № 4. С. 10–18.
- Житенева Т.С., Иванова М.Н., Половкова С.Н. 1984. Особенности питания рыб в водоемах с регулируемым стоком // Биол. ресурсы водохрани. М.: Наука. С. 132–137.
- Baldi E. 1950. Phenomenes de microevolution dans les populations planctiques d'eau douce // Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zurich. V. 95. P. 89–114.
- Bazarkina L.A., Travina T.N. 1994. Population dynamics of *Cyclops scutifer* G.O. Sars (Crustacea: Copepoda) in salmon lake Azabachyi (Kamchatka) // Russian Journal of Aquatic Ecology. V. 3. № 1. P. 129–140.

Brook A.J., Woodward W.B. 1956. Some observations on the effects of water inflow and outflow on the plankton of small lakes // J. Animal. Ecol. V. 25. № 1. P. 22–35.

Burgner R.L. 1991. Life history of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Pacific salmon life histories. Vancouver: UBC Press. P. 3–117.

Foerster R.E. 1968. The Sockeye Salmon, *Oncorhynchus nerka* // Fish. Res. Board of Canada. Bull. № 162. 442 pp.

Klements A. 1970. Plankton swarms in lake Gjokvatn, east Finnmark // Astarte J. Arctic Biol. V. 3. № 2. P. 83–85.

Lloyd M. 1967. Mean crowding // J. Animal. Ecol. V. 36. № 1. P. 1–30.

Woltereck R. 1908. Plankton und Seeausfluss // Internat. Rev. gesamt. Hydrobiol. Bd. 1. S. 303–304.