

УДК 574.583

DOI: 10.15853/2072-8212.2017.46.42-50

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЗООПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА ОЗЕРА ДАЛЬНОГО

Н.М. Вецлер



Вед. н. с., к. б. н.; Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18
Тел., факс: (4152) 41-27-01. E-mail: vetsler@kamniro.ru

*ЗООПЛАНКТОН, ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ, ОЗЕРО ДАЛЬНЕЕ, КАМЧАТКА, МОЛОДЬ, НЕРКА,
НЕРЕСТОВО-НАГУЛЬНЫЙ ВОДОЕМ*

На основе обобщения многолетнего материала проанализированы изменения, произошедшие в зоопланктонном сообществе озера в 1938–2016 гг. Установлено, что численность молоди нерки, зависящая от величины нерестовых заходов, определяет видовой состав, межгодовые изменения популяционных показателей и размерную структуру кормовых организмов. Неодинаковая уязвимость популяций ракообразных при усилении пресса молоди нерки резидентной и проходной форм определялась различиями в вертикальном распределении, плодовитости и размерно-генеративной характеристике кормовых организмов.

LONG TERM DYNAMICS AND MODERN STATE OF ZOOPLANKTON COMMUNITY IN THE LAKE DALNEYE

Natalia M. Vetsler

Leading Scientist, Ph. D. (Biology); Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography
683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya, 18
Tel., fax: (4152) 41-27-01. E-mail: vetsler@kamniro.ru

*ZOOPLANKTON, STOCK ABUNDANCE, DALNEYE LAKE, KAMCHATKA, JUVENILE, SOCKEYE SALMON,
SPAWNING-NURSERY WATERBODY*

Transformations in the zooplankton community were figured out and analyzed for the long period from 1938 to 2016. It was found, that juvenile sockeye salmon abundance, being dependent on the level of spawning run, predetermines species composition, year-to-year changes in the population indexes and size composition of forage organisms. Different vulnerability of crustacean populations in terms of increasing pressure of resident and anadromous juvenile sockeye salmon stocks was due to different vertical distribution, fecundity and size-reproductive characteristics of the forage organisms.

Зоопланктонное сообщество, на долю которого приходится основная часть энергии, ассимилируемой животными в водной экосистеме (Андроникова, 1996), является одним из наиболее динамичных компонентов биоты водоема, чутко реагирующих на воздействие естественных и антропогенных факторов изменением своих функциональных показателей и видового состава (Чуйков, 1978; Гиляров, 1987; Телеш, 2006). Обнаружение этих изменений возможно только при долгосрочных исследованиях, охватывающих, как правило, несколько десятков лет. Длительные ряды наблюдений, из-за их трудоемкости, имеются лишь для небольшого числа водоемов, одним из которых является оз. Дальнее. Мониторинг дальнеозерской популяции нерки и ее кормовой базы — самый продолжительный на Камчатке (79 лет исследований).

За этот период в зоопланктонном сообществе водоема произошли значительные изменения, обусловленные, в основном, уровнем пресса нагуливающейся молоди нерки, количество которой тес-

но связано с численностью нерестового стада. Долговременные колебания величины заходов производителей нерки в оз. Дальнее характеризовались высоким уровнем, достигающим 20–150 тыс. шт., в 1930–1940-е гг. и в 1980-е гг., и снижением в 1950–1970-е гг., что соответствовало тенденциям изменения численности лососей по всей Северной Пацифике (Рикер и др., 2005). В 1990–2000-е гг. дальнеозерская нерка находилась в депрессивном состоянии: численность подходов половозрелых рыб варьировала в пределах 1–20 тыс. шт. и в среднем составляла 6 тыс. экз. Низкие возвраты производителей в озеро были обусловлены интенсивным развитием дрейфтерного промысла в Беринговом море и браконьерским ловом нерки на путях ее анадромной миграции (Погодаев, 2001; Запорожец и др., 2008).

Цель данной работы: на основе обобщения многолетних материалов выявить и оценить изменения, произошедшие в зоопланктонном сообществе озера за 79-летний период исследований.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследований послужили данные обработки зоопланктонных проб за период наблюдений с 1981 по 2016 гг., результаты годовых отчетов и архивов КамчатНИРО и Паратунского экспериментального сектора в 1938–1980 гг.

Сбор материала в течение всего исследуемого периода осуществляли по единой методике. Пробы зоопланктона отбирали на постоянной станции в центральной части пелагиали водоема в районе максимальных глубин. Благодаря небольшим размерам озера и отсутствию значительных поверхностных притоков, центральная станция с достаточной достоверностью характеризует динамику гидробиологических процессов, происходящих в пелагиали в целом (Крохин, 1948). Простая морфометрия водоема определяет сходство структуры и плотности биоценозов отдельных районов, а синхронность темпов развития и идентичность видового состава зоопланктона отмечена для всей акватории пелагиали (Вецлер, 2009).

Пробы планктона отбирали в слое 0–50 или 0–55 м методом вертикального лова сетью Джели с диаметром входного отверстия 18 см (газ № 64–67). Планктонные организмы фиксировали 4%-м формалином. Материал собирали круглогодично: один раз в месяц в период ледостава и до трех раз — в безледный период. Камеральную обработку планктонных проб проводили по стандартным гидробиологическим методикам (Киселев, 1969; Методические рекомендации..., 1984). При изучении популяций веслоногих раков отдельно учитывали науплиусов, копеподитов I–V стадий и взрослых особей (самцов и самок). У ветвистоусых рачков в каждой пробе измеряли длину тела 50–100 особей от вершины головы до основания шипа. У всех видов ракообразных отмечали количество яйценосных особей и подсчитывали плодовитость 10–20 самок каждого вида. Биомассу планктонных организмов рассчитывали по формулам связи ин-

дивидуальной массы с длиной тела (Балушкина, Винберг, 1979; Куренков, 2005).

В работе также использованы данные по пропуску рыб-производителей в оз. Дальнее и скату молоди нерки, полученные по результатам их визуального подсчета на рыбоучетном заграждении в 1938–1990 гг. (Крогиус и др., 1987; Погодаев, 1993) и в 1991–2016 гг. (неопубликованные данные Дальнеозерского наблюдательного пункта). Плотность нагуливающейся молоди нерки определяли как отношение количества рыб разных возрастов, полученного по результатам учета ската в соответствующие годы, к общей площади озера (Goodlad et al., 1974; Koenings, Burkett, 1987; Погодаев, 1991).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономический состав пелагических ракообразных оз. Дальнего впервые исследовал в 1930-е гг. сотрудник Зоологического института С.С. Смирнов, который определил два вида Copepoda, найденных в сетных пробах, как *Cyclops strenuus* Sars и *Diaptomus tyrelli* Poppe, а один вид Cladocera — как *Daphnia longiremis* Sars. Под этими названиями ракообразные и вошли в список зоопланктона, приведенный в докторской диссертации Е.М. Крохина (1948). И.И. Куренков (1967), при систематизации данных по водным беспозвоночным внутренних водоемов Камчатки, уточнил видовой состав Copepoda и определил их как *C. scutifer* Sars и *Neurodiaptomus angustilobus* Sars.

Многолетние изменения таксономического состава зоопланктонных организмов в оз. Дальнем происходили в сторону сокращения количества видов веслоногих раков и увеличения ветвистоусых (рис. 1). В 1938–1980 гг. доминирующий комплекс был представлен тремя видами: из Copepoda — *C. scutifer* Sars и *Leptodiaptomus angustilobus* Sars (по старой терминологии *N. angustilobus*), из Cladocera — *D. longiremis* Sars.

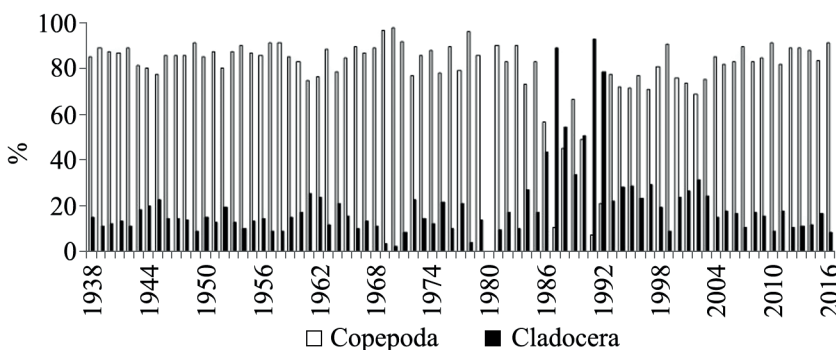


Рис. 1. Многолетние изменения относительной численности веслоногих и ветвистоусых ракообразных в пелагиали оз. Дальнего в 1938–2016 гг.

Fig. 1. The long term dynamics of the relative number of pelagic copepod and cladocera crustaceans in the Dal'nye Lake in 1938–2016

В 1981–2016 гг. к ведущим видам ракообразных в пелагиали озера относились только *C. scutifer* и *D. longiremis*. С 1965 г. в планктоне стали отмечать мелкого ветвистоусого рачка *Bosmina longirostris* (O.F. Müller), а в 2000-е гг. в водоеме появилась *Daphnia galeata* Sars. Лептодиаптомус в 1981–1990 гг. был малочисленной формой, а на протяжении последних 25 лет (1991–2016 гг.) в озере не встречался.

Изменение роли *L. angustilobus* в зоопланктонном сообществе за 53-летний период (1938–1991 гг.), от доминирования среди ракообразных до полного его исчезновения из водоема, тесно связано с динамикой нерестовых заходов нерки и плотностью нагуливающейся молоди резидентной (карликовой) и проходной форм (рис. 2).

Лептодиаптомус был наиболее крупным видом ракообразных в пелагиали озера до 1991 г. Исследованиями И.В. Тиллера (1978) было показано, что молодь нерки в оз. Дальнем во все периоды года предпочитала крупный зоопланктон мелкому. *L. angustilobus* присутствовал в рационе рыб в течение всего года и был наиболее предпочтительным кормом в весеннее время (март–май). В желудках молоди нерки встречались, в основном, половозрелые особи этого вида и, прежде всего, яйценосные самки (Тиллер, 1978). Отягощенные яйцевыми мешками, они становились менее подвижными, более доступными, и, как самые крупные (длиной 1,35–1,58 мм), выедались рыбой в первую очередь.

В 1930–1940-е гг. численность *L. angustilobus* поддерживалась на довольно высоком уровне, несмотря на то, что в озере нагуливалось значитель-

ное количество молоди нерки (рис. 2). Плотность карликов (озерной формы нерки, не мигрирующей в море) в этот период была невысока и составляла 0,03–0,10 тыс. экз./га. В период депрессии дальнеозерского стада, в результате сокращения количества рыб-производителей, приходящих на нерест, и снижения численности молоди проходной формы, выкармливающейся в озере (рис. 2), происходил постепенный рост биомассы ракообразных (Кожевников, 1970). Хорошие кормовые условия в 1960–1970-е гг. способствовали росту численности карликовой формы нерки (Крогиус, 1981).

Обладая более быстрым ростом и достигая при созревании массы тела, равной 150 г, карлики потребляют значительно больше пищи, чем проходная молодь нерки. Повышенные пищевые потребности рыб резидентной формы при максимальном росте их плотности в 1970-е – начале 1980-х гг. (рис. 2) и избирательное выедание карликами наиболее крупного вида ракообразных явились причиной снижения количества *L. angustilobus* в водоеме. В 1981–1985 гг. доля диаптомуса в общей численности ракообразных составила всего 2%, и он стал относиться к группе редко встречающихся видов. Увеличение численности половозрелой нерки, заходящей на нерест во второй половине 1980-х гг., и резкое усиление пресса проходной молоди на зоопланктон в 1986–1990 гг. привели к полному выеданию *L. angustilobus* (рис. 2).

Известно, что большинство рыб-планктонофагов являются визуальными хватателями, выбирающими в первую очередь наиболее крупных зоопланктонов (Brooks, Dodson, 1965; Ивлев, 1977; Гиляров, 1987). Поэтому уменьшение численности

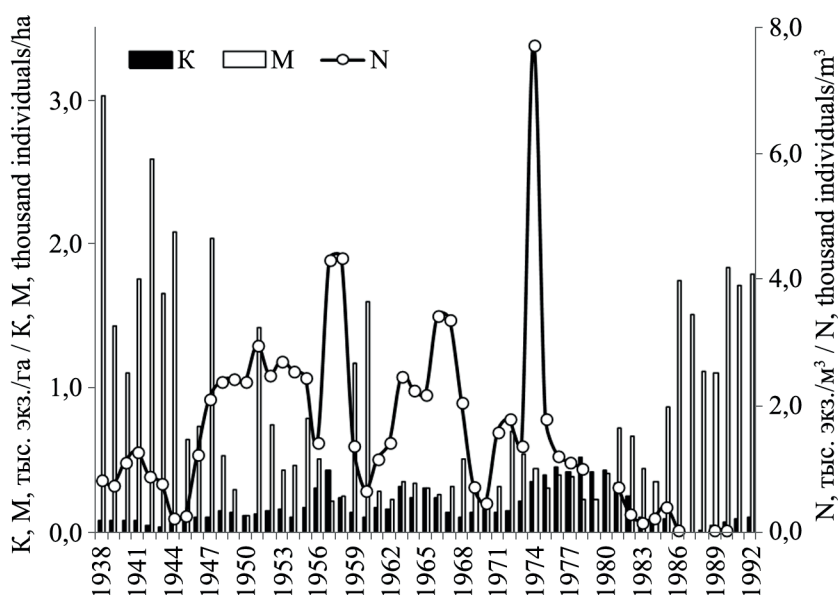


Рис. 2. Многолетние изменения численности *Leptodiatomus angustilobus* (N) и плотности нагуливающейся молоди нерки карликовой (K) и проходной форм (M) в пелагиали оз. Дальнего в 1938–1992 гг.
Fig. 2. The long term dynamics of the number (N) of *Leptodiatomus angustilobus* and density (K) of dwarf juvenile sockeye salmon feeding in the Dalneye Lake and anadromous morph (M) in the pelagic zone of the Lake in 1938–1992

крупных видов — результат чисто механического изъятия их рыбами. Преимущественное выедание наиболее крупных, нередко очень малочисленных видов ракообразных неоднократно отмечалось как в лабораторных (Brooks, 1968), так и в природных условиях (De Bernardi, Giussani, 1975; Пихтова, 1981). По отношению к *L. angustilobus* (как виду, чьи особи наиболее крупные и хорошо заметные) пресс молоди нерки является фактором, лимитирующим не только рост численности, но и возможность его существования. К причинам, способствующим исчезновению лептодиаптомуса, относятся обитание его в слоях, наиболее доступных для рыб-планктонофагов (0–20 м) (Кожевников, 1968), невысокая плодовитость (2,7–6,0 яиц/самку) и длительность жизненного цикла.

C. scutifer в оз. Дальнем — основной кормовой объект для молоди нерки (Марковцев, 1972; Тиллер, 1978; Крогиус и др., 1987) и наиболее массовый вид ракообразных, составляющий в среднем 70% общей численности. Доминирующее положение циклопа в планктоне озера связано с высокой плодовитостью (8,6–30,7 яиц/самку), сложностью структуры популяции, особенностями вертикального распределения и с высокой пищевой пластичностью вида.

Межгодовые флуктуации численности *C. scutifer* определялись количеством нагуливающейся молоди нерки, зависящим от состояния нерестового стада. При повышении заходов производителей нерки и усилении пресса ее молоди происходило снижение численности циклопов. Увеличение плотности популяции *C. scutifer* было приурочено к периодам депрессивного состояния нерестового стада нерки и снижения выедания рако-

образных ее молодью. Наиболее низкая численность циклопов была отмечена в 1987 и 1991–1992 гг. (0,5–3,2 тыс. экз./м³) при повышении нерестовых заходов рыб во второй половине 1980-х гг. до уровня 1930–1940-х гг. (24–84 тыс. экз.). Максимальный рост плотности популяции *C. scutifer* при сокращении дальнеозерского стада нерки был отмечен в 1993–2016 гг. и в среднем составил 26,1 тыс. экз./м³ (рис. 3).

В течение всего периода исследований (1938–2016 гг.) прослеживалась обратная связь между численностью циклопов и величиной нерестовых заходов нерки, потомство которых нагуливалось в озере ($r = -0,40$). В 1938–1980 гг. коэффициент корреляции между этими показателями значительно увеличился, но более тесная связь отмечена для периода 1981–2016 гг. (рис. 4).

В целом, 1981–2016 гг. характеризовались наиболее резкими колебаниями численности *C. scutifer* по сравнению со всем периодом наблюдений, начиная с 1938 г.: в 1999 г. был отмечен исторический максимум — 55,6 тыс. экз./м³, а в 1991 г. — минимум концентрации циклопов в озере, 0,5 тыс. экз./м³ (рис. 3).

D. longiremis, как объект питания рыб и компонент экосистемы оз. Дальнего, стоит по своему значению на втором месте после *C. scutifer*. В многолетней динамике численности дафний также прослеживается обратная связь с количеством молоди нерки, нагуливающейся в водоеме. В годы максимальных заходов половозрелых рыб на нерест (1938–1947) концентрация рачков в планктоне не превышала 1,7 тыс. экз./м³. Выедание дафний многочисленными поколениями нерки ограничивало рост численности популяции. В 1950–

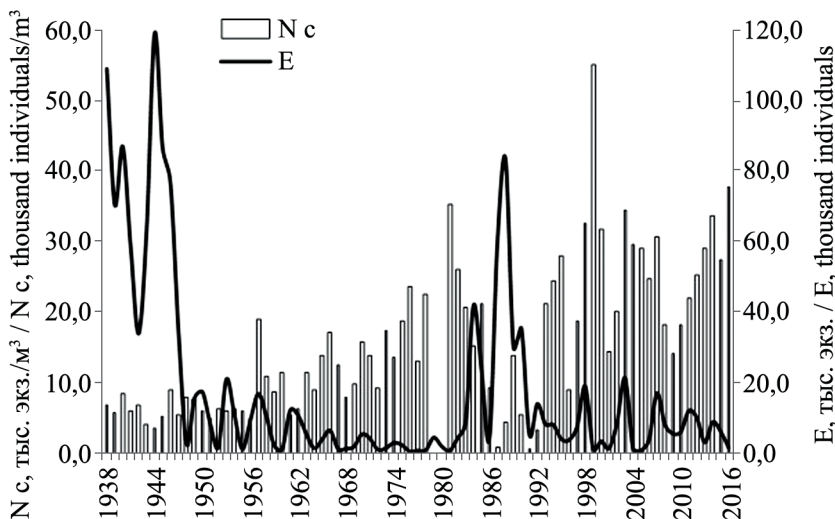


Рис. 3. Многолетние изменения численности *C. scutifer* (N c) и заходов половозрелой нерки (E) в оз. Дальнем в 1938–2016 гг.
 Fig. 3. The long term dynamics of the number of *C. scutifer* (N c) and the adult escapement of sockeye salmon (E) in the Daln'ye Lake in 1938–2016

1960-е гг. происходило постепенное увеличение обилия *D. longiremis*, связанное с уменьшением количества потребителей. В конце 1960-х – 1970-е гг., вероятно, в результате элиминирующего воздействия карликов, вновь стала проследиваться тенденция к снижению концентрации дафний (рис. 5).

Колебания численности *D. longiremis* в 1938–1978 гг. происходили в диапазоне 0,4–3,0 тыс. экз./м³ и не превышали среднемноголетний уровень 1938–2016 гг., равный 3,0 тыс. экз./м³. В 1981–2016 гг., в соответствии с изменениями плотности нагуливающейся молодежи, межгодовые флуктуации концентрации дафний варьировали в пределах 0,6–8,3 тыс. экз./м³. Наибольшим повышением обилия *D. longiremis* в водоеме (рис. 5) характеризовались 1993–2003 гг.: концентрация рачков в планктоне составляла, в среднем, 4,1 тыс. экз./м³.

Увеличение биомассы ракообразных и улучшение трофических условий в оз. Дальнем в 2000-е гг. способствовало росту численности резидентной формы нерки (Вещлер, 2008; Вещлер, Погодаев, 2011). После исчезновения *L. angustilobus* наибольший пресс со стороны карликов стала испытывать популяция *D. longiremis*. Начиная с 2004 г., стала проследиваться тенденция к снижению численности дафний, и межгодовые ее колебания вновь стали происходить, в основном, ниже среднемноголетнего уровня (рис. 5).

Рост количества резидентной формы нерки повлиял не только на численность *D. longiremis*, но и на размерный состав популяции. В результате селективного изъятия карликами наиболее крупных особей происходило измельчение дафний. Так, в 1982–1990 гг. средние размеры рачков колебались в пределах 0,71–0,83 мм, а в 1995–2016 гг., на фоне снижения численности проходной нерки, средний популяционный размер дафний уменьшился до 0,62–0,77 мм (рис. 6).

До 1965 г. в планктоне озера не отмечали мелкого ветвистоусого рачка *B. longirostris* (Кожевников, 1968). Более того, в 1938–1947 гг. отсутствие этого вида в оз. Дальнем считалось отличительной особенностью Паратунских озер (Крохин, 1948). Однако уже в 1970-е гг. *B. longirostris* была обычным, но малочисленным видом дальнеозерского

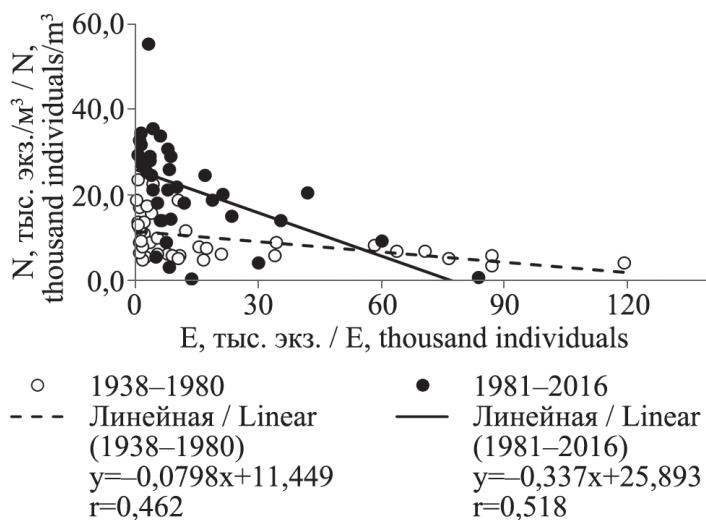


Рис. 4. Зависимость среднегодовой численности *C. scutifer* (N c) от заходов производителей нерки (E) в 1938–2016 гг.
Fig. 4. The correlation between the average annual number of *C. scutifer* (N c) and the adult escapement of sockeye salmon (E) in 1938–2016



Рис. 5. Многолетние изменения численности *D. longiremis* (N) в пелагиали оз. Дальнего в 1938–2016 гг.
Fig. 5. The long term dynamics of the number of *D. longiremis* (N) in the pelagic zone of the Dalneye Lake in 1938–2016

зоопланктонного комплекса. В 1981–2016 гг. босмина постоянно встречалась в озере в летне-осенний период. Межгодовые колебания ее численности в эти годы происходили в диапазоне 0,6–8,3 тыс. экз./м³ при среднемноголетнем значении 2,5 тыс. экз./м³.

По данным Кенингса и Баркетта (Koenings, Burkett, 1987), молодь нерки питается зоопланктоном, имеющим размер 0,40 мм и более. При нагуле многочисленных поколений молоди нерки и выедании ею крупных видов происходило массовое развитие *B. longirostris*, имеющей размеры 0,03–0,49 мм и способной успешно существовать в условиях сильного пресса рыб. Яйценосные самки этого вида, созревая при длине 0,26 мм, эффективно обеспечивали воспроизводство популяции независимо от изменений плотности нагуливающейся молоди нерки. В результате, при усилении пресса рыб и выедании молодь нерки циклопов и дафний, численность босмины была сопоставима или превышала их количество. В 1987 и 1991 гг. *B. longirostris* доминировала среди ракообразных и по биомассе. В эти годы сроки пребывания бос-

мины в планктоне удлинялись, а в 1991 г. она встречалась в озере в течение всего года. Наибольший рост плотности популяции *B. longirostris* приходился на 1984–2006 гг. В 2007–2016 гг. межгодовые колебания ее численности происходили ниже среднемноголетнего уровня (рис. 7).

Уменьшение численности босмины в водоеме в последнее десятилетие является показателем понижения уровня трофности экосистемы, так как данный вид известен в качестве индикатора эвтрофирования (Андронникова, 1980, 1996; Лазарева, 2010; Смирнов, 2010).

Анализ многолетних изменений содержания минерального фосфора в оз. Дальнем показал, что в 2004–2016 гг. происходил процесс постепенной олиготрофизации водоема, связанный со снижением поступления фосфора с нерестующей рыбой, тела которой, разлагаясь после гибели, обогащают озерные воды биогенными элементами и органическим веществом (Крохин, 1957, 1967, 1974). Межгодовые колебания содержания фосфатов в эвфотическом слое в последнее десятилетие составляли 0,012–0,018 мг P/л и были,

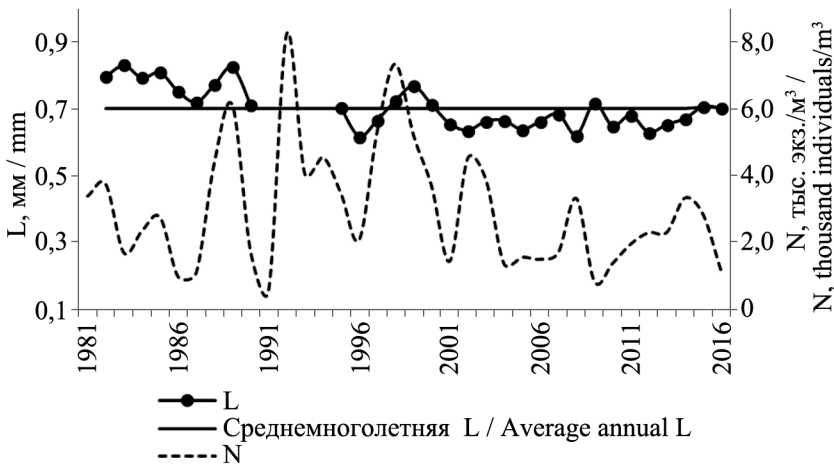


Рис. 6. Многолетние изменения среднего популяционного размера (L) и численности *D. longiremis* (N) в пелагиали оз. Дальнего в 1981–2016 гг. Fig. 6. The long term dynamics of the average length (L) in the population and the number (N) of *D. longiremis* in the pelagic zone of the Dalneye Lake in 1981–2016

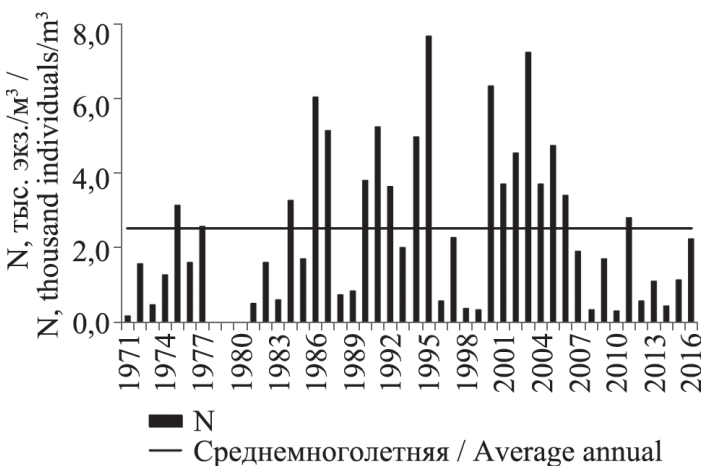


Рис. 7. Многолетние изменения численности *B. longirostris* (N) в пелагиали оз. Дальнего в 1971–2016 гг. Fig. 7. The long term dynamics of the number of *B. longirostris* (N) in the pelagic zone of the Dalneye Lake in 1971–2016

в основном, ниже среднемноголетнего уровня (0,018 мг Р/л), рассчитанного для периода 1981–2016 гг. (рис. 8).

Средняя температура воды в слое 0–50 м в летне-осеннее время в 1981–1998 гг. варьировала в пределах 4,7–6,7 °С. В 1999–2016 гг. диапазон летнего прогресса озера увеличился до 5,6–7,1 °С, и температура воды, в основном, превышала сред-

немноголетний показатель, равный 6,0 °С. За 36-летний период наблюдений (1981–2016 гг.) наиболее теплыми являлись 1999–2016 гг., характеризовавшиеся высоким прогревом водоема в безледный период (рис. 9).

Начиная с 2002 г., в летне-осенние месяцы в оз. Дальнем стали отмечать *D. galeata* (рис. 10). Этот вид относится к теплолюбивым формам и

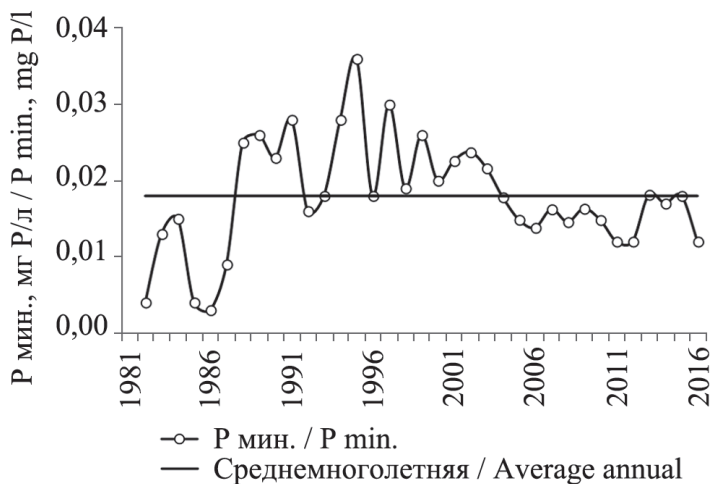


Рис. 8. Многолетние изменения содержания минерального фосфора в слое 0–20 м в пелагиали оз. Дальнего в 1981–2016 гг.
Fig. 8. The long term dynamics of the content of mineral phosphorous in the pelagic layer 0–20 m in the Dalneye Lake in 1981–2016

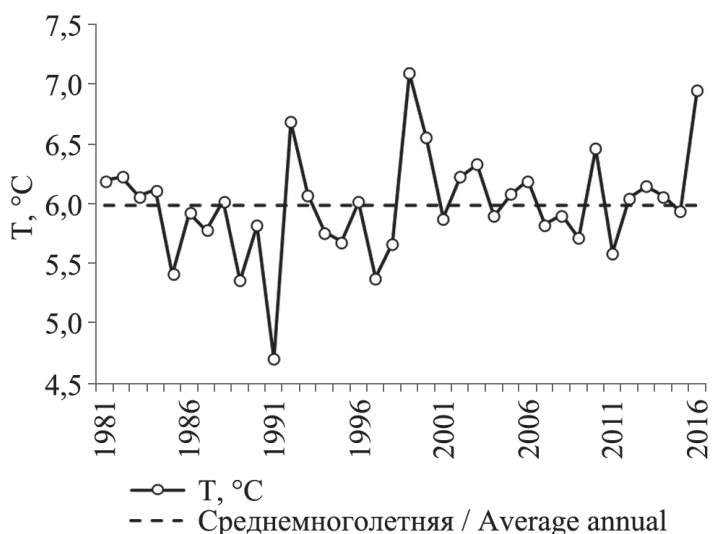


Рис. 9. Многолетние изменения средней температуры воды (Т °С) в слое 0–55 м в оз. Дальнем в безледный период 1981–2016 гг.
Fig. 9. The long term dynamics of the water average temperature (Т °С) in the layer 0–55 m in the Dalneye Lake during the ice free period in 1981–2016

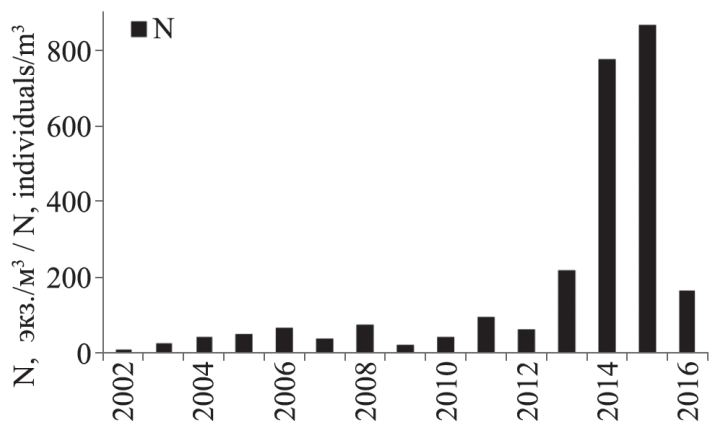


Рис. 10. Многолетние изменения численности *D. galeata* (N) в пелагиали оз. Дальнего в 2002–2016 гг.
Fig. 10. The long term dynamics of the number of *D. galeata* (N) in the pelagic zone of the Dalneye Lake in 2002–2016

служит индикатором потепления озерных вод. На Камчатке *D. galeata* встречается в неглубоких хорошо прогреваемых озерах (Азабачье, Ближнее). Благоприятные температурные условия, сложившиеся в оз. Дальнем в 2000-е гг., способствовали развитию этого короткоциклического ветвистоусого рачка в планктоне водоема. Как и *D. longiremis*, *D. galeata* в 2002–2016 гг. испытывала сильный пресс со стороны карликов, и ее численность в озере не превышала 900 экз./м³.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За 79-летний период исследований (1938–2016 гг.) в зоопланктоне оз. Дальнего произошли значительные изменения. Колебания плотности нагуливающейся молодежи нерки резидентной и проходной форм и интенсивность ее пресса на ракообразных явились дестабилизирующими факторами, приведшими к сукцессии зоопланктонного сообщества. Снизилось число доминантов, сократилось количество видов веслоногих раков и увеличилось — ветвистоусых, изменилась размерная структура сообщества. Степень выедания ракообразных при усилении пресса молодежи нерки определялась различиями в вертикальном распределении, плодовитости и размерно-генеративной характеристике кормовых организмов. Выявленная динамика планктонной фауны происходила на фоне долговременных флуктуаций нерестовых заходов нерки, определяющих межгодовые колебания плотности ее молодежи, нагуливающейся в пелагиали водоема.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андронникова И.Н.* 1980. Изменения в сообществе зоопланктона в связи с процессом эвтрофирования / Эвтрофирование мезотрофного озера (по материалам многолетних наблюдений на оз. Красном). Л.: Наука. С. 78–99.
- Андронникова И.Н.* 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука. 189 с.
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г.* 1979. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных / Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука. С. 169–172.
- Вецлер Н.М.* 2008. Некоторые аспекты современного состояния экосистемы озера Дальнего // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 11. С. 24–31.
- Вецлер Н.М.* 2009. Структурные особенности и динамика зоопланктонного сообщества в пелагиали озера Дальнее (Камчатка). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 25 с.
- Вецлер Н.М., Погодаев Е.Г.* 2011. Влияние трофических условий в озере Дальнем на массу тела и возрастную структуру смолтов нерки // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 165. С. 272–282.
- Гиляров А.М.* 1987. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. М.: Наука. 190 с.
- Запорожец О.М., Шевляков Е.А., Запорожец Г.В.* 2008. Динамика численности камчатских лососей с учетом легального и нелегального изъятия // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 153. С. 109–133.
- Ивлев В.С.* 1977. Экспериментальная экология питания рыб. Киев: Наукова думка. 250 с.
- Киселев И.А.* 1969. Планктон морей и континентальных водоемов. Л.: Наука. Т. 1. С. 140–416.
- Кожевников Б.П.* 1968. К вопросу о суточных вертикальных миграциях зоопланктона оз. Дальнего // Изв. ТИНРО. Т. 64. С. 139–150.
- Кожевников Б.П.* 1970. Многолетние изменения количества пелагического зоопланктона в оз. Дальнем и их причины // Изв. ТИНРО. Т. 73. С. 115–121.
- Крогиус Ф.В.* 1981. Роль карликовых форм в воспроизводстве проходной красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 6. С. 976–984.
- Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В.* 1987. Тихоокеанский лосось (нерка) в экосистеме оз. Дальнего (Камчатка). Л.: Наука. 200 с.
- Крохин Е.М.* 1948. Паратунские озера (гидрология, гидрография, биология). Дис. ... д-ра биол. наук. Петропавловск-Камчатский: Камчатское отд. ТИНРО. 286 с.
- Крохин Е.М.* 1957. Источники обогащения нерестовых озер биогенными элементами // Изв. ТИНРО. Т. 45. С. 29–35.
- Крохин Е.М.* 1967. Влияние размеров пропуска производителей красной на фосфатный режим нерестовых озер // Изв. ТИНРО. Т. 57. С. 31–54.
- Крохин Е.М.* 1974. К расчету количества аллохтонного органического вещества, поступающего в оз. Дальнее // Изв. ТИНРО. Т. 90. С. 93–96.

- Куренков И.И. 1967. Список водных беспозвоночных внутренних водоемов Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 57. С. 202–224.
- Куренков И.И. 2005. Зоопланктон озер Камчатки. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 178 с.
- Лазарева В.И. 2010. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Тов-во науч. изданий КМК. 183 с.
- Марковцев В.Г. 1972. Питание и пищевые отношения молоди красной и трехиглой колюшки озера Дальнего // Изв. ТИНРО. Т. 82. С. 227–233.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. 1984. Ред. Г.Г. Винберг и Г.М. Лаврентьева. Л.: Промрыбвод. 19 с.
- Пухтова Т.С. 1981. Количественная оценка трофических связей между зоопланктоном и рыбами-планктофагами в озере Белом (Вологодская обл.) // Основы изучения пресноводных экосистем. Л.: ЗИН АН СССР. С. 35–38.
- Погодаев Е.Г. 1991. Межгодовая и сезонная изменчивость роста сеголетков нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) озера Дальнего и факторы, ее определяющие // Исслед. биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Вып. 1. Ч. 1. Петропавловск-Камчатский. С. 114–126.
- Погодаев Е.Г. 1993. Значение пресноводного периода в формировании цикличности поколений нерки озера Дальнего // Исслед. биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Вып. 2. Петропавловск-Камчатский. С. 107–116.
- Погодаев Е.Г. 2001. Пресноводная, морская выживаемость и урожайность поколений нерки озера Дальнего (Камчатка) // Прибрежное рыболовство — XXI век: Тез. Междунар. науч.-практ. конф. Южно-Сахалинск: Сахалин. обл. кн. изд-во. С. 144–145.
- Рикер В.Е., Погодаев Е.Г., Бимиш Р.Дж., Карпенко В.И. 2005. Причины быстрых изменений темпа пресноводного роста, возраста смолтификации и созревания нерки в небольшом камчатском озере // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. Т. 140. С. 3–17.
- Смирнов Н.Н. 2010. Историческая экология пресноводных зооценозов. М.: Тов-во науч. изданий КМК. 225 с.
- Телеш И.В. 2006. Видовое разнообразие и функционирование сообществ зоопланктона в озерах, реках и эстуариях. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб.: Зоологич. ин-т. 45 с.
- Тиллер И.В. 1978. Селективность питания молоди красной в озере Дальнем // Изв. ТИНРО. Т. 102. С. 67–71.
- Чуйков Ю.С. 1978. Экологический анализ состава и структуры сообществ водных животных как метод биологической оценки качества вод // Экология. № 5. С. 53–57.
- De Bernardi R., Giussani G. 1975. Population dynamics of three cladocerans of Lago Maggiore related to predation pressure by a planktophagous fish // Verh. Intern. Ver. theor. und angew. Limnol. Vol. 19. Part 4. P. 2906–2912.
- Brooks J.L. 1968. The effects of prey selection by lake planktivores // Syst. Zool. Vol. 17. N 3. P. 273–291.
- Brooks J.L., Dodson S.I. 1965. Predation, body size and composition of plankton // Science. Vol. 150. N 3692. P. 28–35.
- Goodlad J.C., Gjernes T.W., Brannon E.L. 1974. Factors affecting sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) growth in four lakes of the Fraser River system // J. Fish. Res. Board Canada. Vol. 31. N 5. P. 871–892.
- Koenings J.P., Burkett R.D. 1987. Population characteristics of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) smolts relative to temperature regimes, euphotic volume, fry density and forage base within Alaskan lakes // H.D. Smith, L. Margolis and C.C. Wood [ed.]. Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population biology and future management. Can. Spec. Publ. Aquat. Sci. Vol. 96. P. 216–234.