

УДК 574.36:595.36(285.2)

## СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА РОСТА И ПРОДУКЦИИ *Monoporeia affinis* (Amphipoda: Pontoporeiidae) В СУБАРКТИЧЕСКОМ ОЗЕРЕ: РОЛЬ ТЕМПЕРАТУРЫ И ТРОФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

© 2023 г. А. А. Максимов<sup>а, \*</sup>, О. Б. Максимова<sup>б</sup>, Н. В. Усов<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

<sup>б</sup>Санкт-Петербургский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Санкт-Петербург, Россия

\*e-mail: alexeytmaximov@mail.ru

Поступила в редакцию 07.09.2022 г.

После доработки 20.11.2022 г.

Принята к публикации 24.11.2022 г.

На основе подробных сезонных наблюдений в 2019–2021 гг. проведен анализ роста и продукции ледниковых реликтовых амфипод *Monoporeia affinis* (Lindström, 1855) в небольшом субарктическом озере. Рост и продукция были тесно связаны с трофическими условиями (концентрацией хлорофилла *a*). Максимальные показатели, совпадавшие с весенним максимумом хлорофилла, наблюдали при низкой температуре воды (~5°C) в начале лета. Летний прогрев придонных вод сопровождался снижением темпов роста амфипод, что, по-видимому, связано с потреблением большей части первичной продукции в пелагиали. Сделан вывод, что современные климатические условия могут отрицательно влиять на ледниковые реликты даже в холодноводных озерах субарктической зоны.

**Ключевые слова:** ледниковые реликтовые ракообразные, амфиподы, макрозообентос, хлорофилл *a*, изменение климата

**DOI:** 10.31857/S0320965223050108, **EDN:** IZANHZ

### ВВЕДЕНИЕ

Изучение роста и продукции водных животных долгое время было одной из основных тем гидробиологических исследований (Алимов и др., 2013). Особенно большой объем продукционных исследований выполнен в рамках Международной биологической программы (Алимов, 1982). Однако основная масса данных получена на мелких водоемах в зоне умеренного климата, где рост животных происходит при относительно высокой температуре в вегетационный период. Исследований стенотермных холодолюбивых видов, в частности ледниковых реликтов, жизненный цикл которых протекает при низкой температуре, мало (Семенченко, 1986; Сушеня и др., 1986). В целом, обитатели субарктических и арктических водоемов до сих пор еще слабо изучены (Lento et al., 2019). В настоящее время исследование биологии холодолюбивых видов приобретает особое значение из-за потепления климата, рассматриваемого в качестве угрозы для их существования (Penk et al., 2015). Это особенно важно, учитывая, что изменения климата более выражены именно в

субарктических и арктических районах (Второй..., 2014; Heino et al., 2020).

*Monoporeia affinis* (Lindström, 1855) относится к одному из интереснейших компонентов фауны Голарктики — ледниковым или ледниково-морским (гляциально-морским) реликтам, южный край ареала которых в общих чертах совпадает с границей последнего оледенения (Сушеня и др., 1986; Spikkeland et al., 2016; Махров и др., 2022). Эти амфиподы широко распространены в континентальных водах Евразии, населяя многочисленные озера и реки на севере Европы и Сибири, где часто доминируют в составе донных сообществ и играют важную роль в питании рыб (Berezina et al., 2021; Березина и др., 2021). Основа питания *M. affinis* — оседающий на дно фитопланктон, развитие которого признано ведущим фактором, определяющим рост и продукцию этих амфипод (Johnson, 1987; Uitto, Sarvala, 1991; Garrison et al., 2022). Однако информации по северным водоемам (особенно для периода ледостава), где низкие температуры могут лимитировать рост рачков, недостаточно (Араkelова, 2006).

Цель работы — на основе сезонных наблюдений за ростом и продукцией *M. affinis* выявить роль термического режима и трофических усло-

**Сокращения:** Хл *a* — хлорофилл *a*.

вий (концентрация Хл *a*) в небольшом субарктическом озере, при этом особое внимание уделить подледному периоду, который часто оставался без внимания в производственных исследованиях.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Небольшое (0.5 км<sup>2</sup>) олиготрофное оз. Кривое расположено в северной Карелии в 30 км к югу от Полярного круга (Биологическая..., 1975).

Станция отбора проб (66°20.774' с.ш. и 33°37.77' в.д.) расположена в сублиторальной зоне озера (глубина 8.5 м). Станция характеризуется благоприятным кислородным режимом (60–98% насыщения). Дно покрыто илистым грунтом коричневого цвета.

Структура донного сообщества и межгодовые изменения численности *M. affinis* на исследованной станции в 2002–2019 гг. описаны в опубликованных ранее работах (Maximov, 2021; Maximov et al., 2021). *Monoporeia affinis* является доминирующим видом, достигая 31% численности и 60% биомассы всего макрозообентоса, используется в пищу обитающими в озере рыбами — окунем и ряпушкой (Березина и др., 2021; Терентьев, Березина, 2022).

Сбор материала проводили с июня 2019 г. по октябрь 2021 г. В период открытой воды (июнь–октябрь) пробы отбирали ежемесячно, после формирования ледового покрова — один раз в два месяца (в декабре, феврале и начале апреля). В каждую дату брали пять проб грунта дночерпателем Ван-Вина (1/40 м<sup>2</sup>), которые промывали через сито с размером ячеек 250 мкм. Пробы обрабатывали в лаборатории. Рачков в пробах просчитывали, взвешивали с точностью до 0.1 мг на электронных весах Pioneer PX124 (OHAUS Corporation, США) и фиксировали 70-градусным спиртом.

Возраст амфипод оценивали по гистограммам размерно-частотного распределения, для построения которых под микроскопом с помощью окуляр-микрометра измеряли длину тела (расстояние от рострума до основания тельсона) выпрямленных рачков с точностью до 0.1 мм. В общей сложности было измерено 1282 особи, т.е. ~60 экз. в каждую дату отбора. Из-за короткого периода пополнения молодью (конец марта–апрель) размерный состав четко отражал возрастную структуру популяции, и возрастные группы на гистограммах были разделены выраженным хиатусом (рис. 1)

Массу амфипод рассчитывали по уравнению:

$$W = 0.033L^{2.72} (r = 0.995, P = 0.0000), \quad (1)$$

где *W* — индивидуальная сырая масса рачка, мг; *L* — длина тела, мм.

Параметры уравнения (1) определены на основе измерения и взвешивания на аналитических весах (точность ± 0.05 мг) 78 живых рачков, собранных в июне (47 экз.) и августе (31 экз.).

На основании полученных материалов изучена сезонная динамика скорости роста, численности и биомассы рачков разного возраста в 2019–2021 гг. Удельную скорость роста рассчитывали по уравнению:

$$C_w = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{\Delta t}, \quad (2)$$

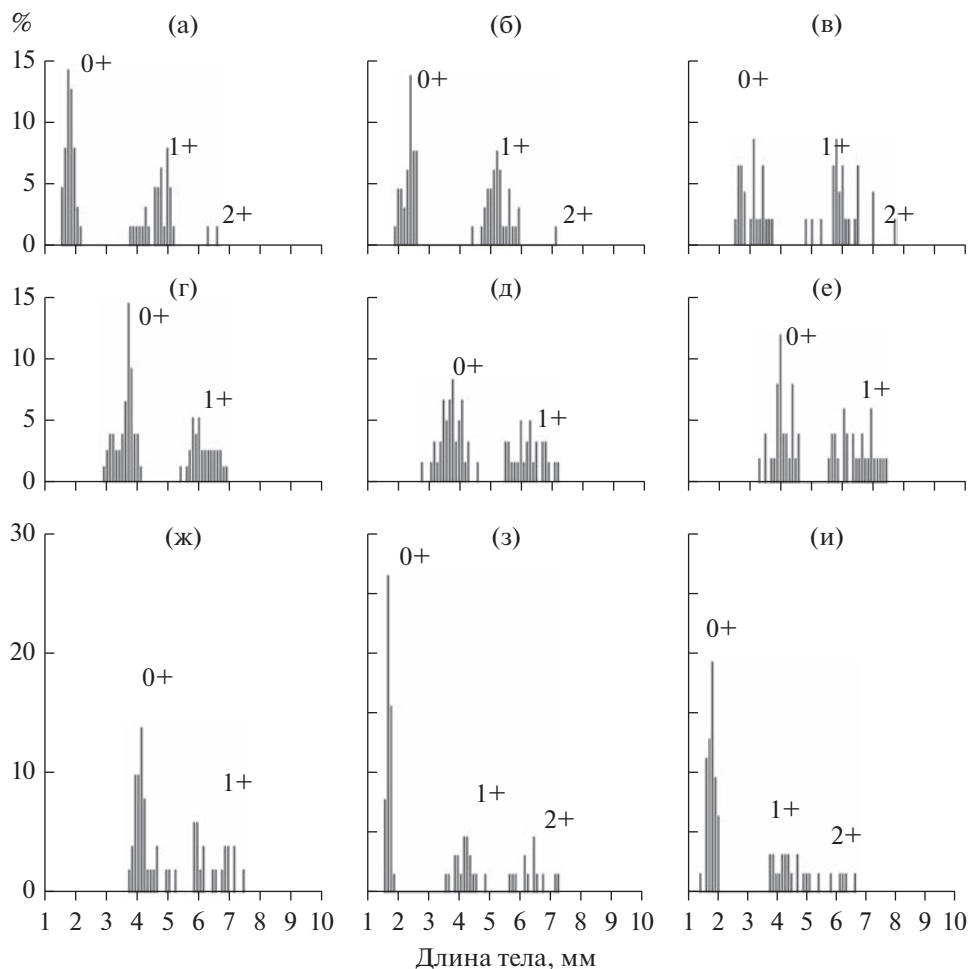
где *C<sub>w</sub>* — средняя удельная скорость роста (сут<sup>-1</sup>) за интервал времени между датами отбора проб, *ln* — натуральный логарифм, *W<sub>1</sub>* и *W<sub>2</sub>* — сырая масса (мг) тела особей одного возраста в начале и конце этого периода соответственно, *Δt* — продолжительность периода в сутках. В случае уменьшения массы тела между наблюдениями, что иногда отмечали в зимний период, скорость роста принимали равной нулю.

Биомассу рачков рассчитывали, исходя из численности и средней длины тела особей каждой возрастной группы, используя уравнение (1). Путем сложения величин биомассы возрастных групп получали биомассу всей популяции. Поскольку результаты прямого взвешивания сильно коррелировали (*r* = 0.97) с биомассой, рассчитанной по уравнению (1), только последняя приводится в данном исследовании.

Продукцию определяли по формуле (Методы..., 1968):

$$P = \frac{N_1 + N_2}{2} (W_2 - W_1), \quad (3)$$

где *P* — продукция когорты за интервал времени между отборами проб; *N<sub>1</sub>* и *N<sub>2</sub>*, *W<sub>1</sub>* и *W<sub>2</sub>* — численность и масса тела рачков в начале и конце данного интервала соответственно. Для интервалов с отрицательным приростом, продукцию и скорость роста принимали равными нулю. Продукцию всей популяции рассчитывали как сумму величин продукции отдельных возрастных групп. При определении годовой продукции начальную точку отсчета приурочили к концу мая, а именно к первому отбору проб после окончательного завершения периода пополнения популяции молодью и рождению нового поколения. Биомассу новорожденных особей рассматривали как генеративную продукцию половозрелых амфипод. Таким образом, годовую продукцию популяции определяли сложением всех интервальных оценок (соматическая продукция) и биомассы молодки (генеративная продукция) в конце мая. После достижения половозрелости амфиподы сем. Pontoporeiidae прекращают расти (Сушеня и др., 1986). Поэтому при расчете продукции старшей возрастной группы не учитывали размножающуюся часть популяции.



**Рис. 1.** Гистограммы размерно-частотного распределения популяции *Monoporeia affinis* для каждой даты отбора проб. а – сбор 26.05.2019 г.; б – 15.06.2019; в – 21.07.2019 г.; г – 25.08.2019 г.; д – 08.09.2019 г.; е – 28.10.2019 г.; ж – 17.02.2020 г.; з – 01.04.2020 г.; и – 24.05.2020 г.; 0+, 1+, 2+ – выделенные возрастные группы.

щихся амфипод, включив только соматический прирост незрелых особей.

Параллельно со сбором амфипод проводили измерения температуры воды и отбирали пробы для определения концентрации Хл *a*. Вертикальный профиль температуры измеряли с помощью CTD зонда (MIDAS CTD+, Valeport Ltd., Великобритания). С октября 2019 г. в промежутках между полевыми наблюдениями фиксировали придонную температуру с интервалом 2 ч с помощью регистратора НОВО Pendant (Onset Computer Corporation, США), установленного на расстоянии 0.5 м от дна.

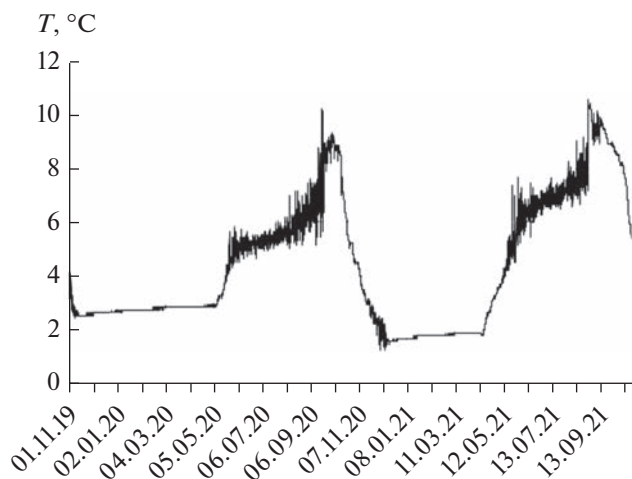
Для определения концентрации хлорофилла пробы воды отбирали батометром Рутнера интегрально от поверхности до дна (0–7 м) и отфильтровывали 2–3 л воды через мембранный фильтр с диаметром пор ~1 мкм. Фильтры с осадком замораживали и до проведения анализа хранили в емкости с силикагелем при температуре –20°C. Концентрацию Хл *a* определяли в ацетоновом

экстракте на спектрофотометре UV-1800 (Shimadzu, Япония) методом, рекомендованным ЮНЕСКО (Determination..., 1966). В отдельные съемки проводили также измерения флуориметром Cyclops-7, установленным на многосенсорную платформу (Turner Designs, США) для оценки вертикального распределения концентрации Хл *a*.

Для оценки влияния факторов среды на рост и продукцию рассчитывали (пакет STATISTICA 12) коэффициенты корреляции Пирсона между средними величинами температуры придонной воды, концентрации Хл *a*, удельных скоростей роста, суточной продукции популяции и Р/В-коэффициента за интервал времени между датами отбора проб.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Температура воды и концентрация Хл *a*.** Небольшое увеличение температуры придонной воды началось весной (рис. 2) еще до освобождения



**Рис. 2.** Динамика температуры придонной воды (глубина 8 м) на исследованной станции в 2019–2021 гг.

озера ото льда в середине второй—начале третьей декады мая. В июне вскоре после вскрытия происходил быстрый прогрев поверхностного слоя, однако температура придонных вод в первую половину лета оставалась достаточно низкой (рис. 3), не превышая 8°C. Максимальную температуру придонного слоя (~10°C) отмечали в конце августа (2021 г.) или в сентябре (2019 и 2020 гг.) (рис. 2).

Термическая стратификация сохранялась вплоть до конца сентября — октября, когда с началом перемешивания происходило быстрое охлаждение всей водной толщи и устанавливалась гомотермия (рис. 3). Сроки замерзания озера в исследованные годы различались. В 2019 г. озеро замерзло 6 ноября, в 2020 г. стабильный ледовый покров сформировался только к началу декабря. С поздним образованием льда, по-видимому, связано более сильное охлаждение (<2°C) придонных вод зимой 2020–2021 гг. (рис. 2).

Температурная стратификация заметно влияла на вертикальное распределение Хл *a* (рис. 3). В условиях гомотермии в мае и октябре распределение Хл *a* в водной толще было равномерным. В летнее время зона его максимального содержания примерно соответствовала слою металимниона. С ослаблением стратификации распределение Хл *a* в столбе воды становилось все более равномерным (рис. 3). К концу зимы с началом улучшения световых условий для фотосинтеза формировался подледный максимум Хл *a*, где концентрация пигмента порой достигала почти столь же высоких величин ( $\geq 2$  мкг/л), как в летнее время. Однако развитие фитопланктона было ограничено тонким слоем (~1 м), прилегающим к нижней поверхности льда (рис. 3).

Для сезонной динамики концентрации Хл *a* в слое 0–7 м были характерны два пика (рис. 4).

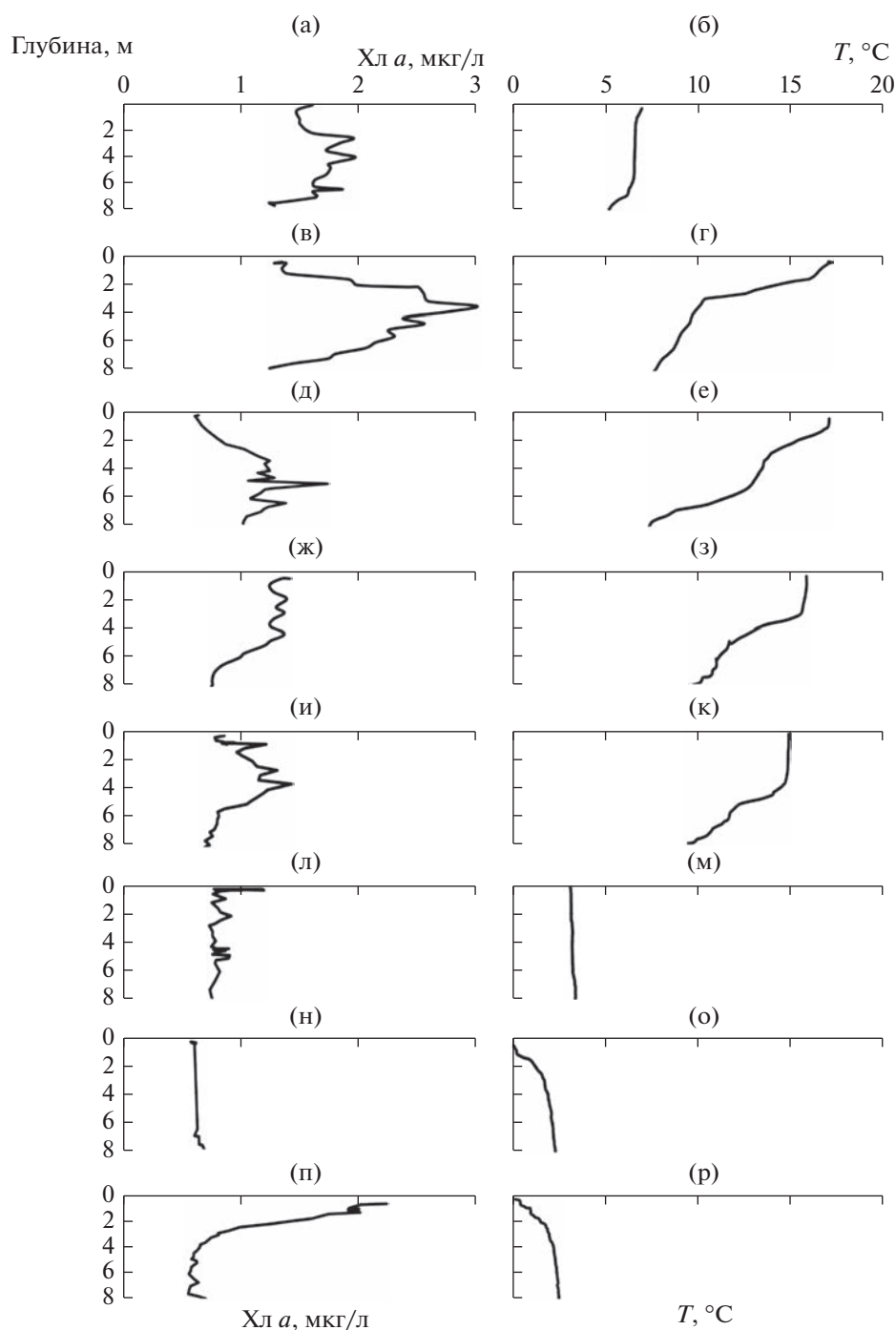
Первый наблюдали в начале лета, второй — в начале осени. Выраженность этих пиков варьировала по годам. В 2019 г. максимальная концентрация (3.2 мкг/л) отмечена 14 июня, в 2020 г. более выражен был осенний максимум (2.5 мкг/л 27 сентября), в 2021 г. величины летнего и осеннего пиков почти совпадали (~2.1 мкг/л) (рис. 4).

**Рост и продукция *Monoporeia affinis*.** *M. affinis* — моноциклический вид. После размножения в зимний период рачки погибают. В оз. Кривое спаривание и откладка яиц происходили в конце декабря — январе. Самцы гибли вскоре после спаривания: в февральских пробах половозрелые самцы уже отсутствовали. Самки вынашивали яйца и отмирали после вымета молоди в конце марта — апреле. Длина тела новорожденных рачков была 1.6–1.9 мм. Сроки выхода молоди из марсупиума в исследованные годы различались. Если 1 апреля 2020 г. почти все самки уже освободились от молоди, то в 2021 г. на момент съемки 5 апреля 2021 г. они были еще с эмбрионами. Амфиподы быстро росли в первое лето своей жизни (возрастная группа 0+) до поздней осени (рис. 5). С ноября рост прекращался, вновь начинаясь в мае следующего года (возраст 1+).

Возраст полового созревания *M. affinis* зависит от достигнутых ими размеров. В 2019–2021 гг. рачки начинали размножаться при длине тела около 6 мм. Подавляющее большинство амфипод достигало этих размеров к осени второго года жизни (рис. 5). В зимний период средняя длина тела рачков возрастной группы 1+ несколько уменьшалась, что, несомненно, связано с размножением и гибелью уже половозрелых наиболее крупных особей. Незначительное количество медленно растущих рачков не успевало достичь половозрелости на втором году жизни. Эти рачки не участвовали в размножении и дожили до лета следующего года (возраст 2+), однако их присутствие в популяции было заметно (2–10% общей численности) только весной и в начале лета. В более позднее время популяцию представляли фактически две возрастные группы: 0+ и 1+ (рис. 1), поэтому скорость роста при изучении его сезонной динамики рассчитывали только для этих групп.

Полученные данные позволили проследить рост и динамику численности двух когорт с момента их появления на свет до полового созревания. Удельная скорость роста была максимальной в начале первого лета жизни и затем быстро снижалась (рис. 6). В зимнее время рачки почти не росли. Аналогичная картина повторялась летом следующего года (возраст 1+): скорость роста вновь резко увеличивалась, однако, была несколько ниже, чем в первый год жизни.

Численность рачков обоих поколений экспоненциально уменьшалась в течение двух лет жизни (рис. 7а). Биомасса, в целом, демонстрировала



**Рис. 3.** Вертикальное распределение концентрации Хл *a* (а, в, д, ж, и, л, н, п) и температуры воды (б, г, е, з, к, м, о, р) для каждой даты отбора проб: а, б – 26.05.2019 г.; в, г – 09.06.2019 г.; д, е – 21.07.2019 г.; ж, з – 24.08.2019 г.; и, к – 07.09.2019 г.; л, м – 31.10.2019 г.; н, о – 26.12.2019 г.; п, р – 29.03.2020 г.

противоположную тенденцию: ее величина постепенно увеличивалась вплоть до начала размножения в декабре второго года жизни, хотя наблюдалось некоторое снижение биомассы в зимний период, особенно выраженное у когорты 2019 г.р. (рис. 7б). После окончания размножения рачки погибали.

Ход сезонных изменений продукции *M. affinis* в исследованные годы почти совпадал. Максимальную суточную продукцию популяции наблюдали в начале лета. Второй, менее выраженный, пик имел место осенью (рис. 8). Средние годовые величины продукции, численности и

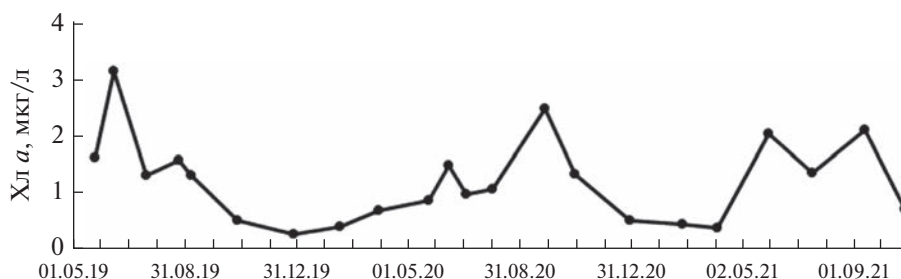


Рис. 4. Изменение концентрации Хл *a* (мкг/л) в воде (слой 0–7 м) в 2019–2021 гг.

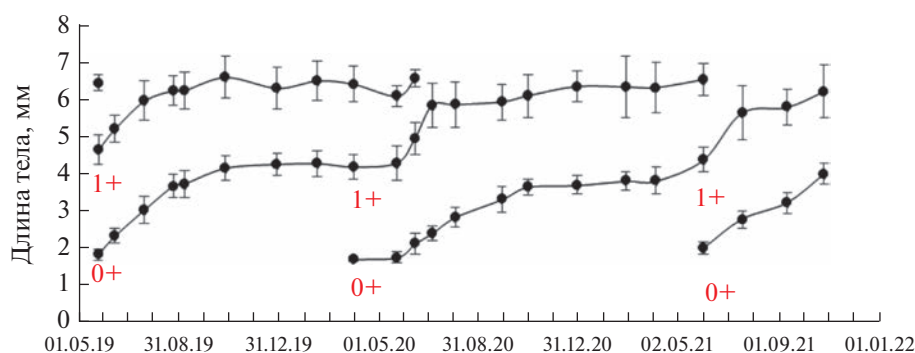


Рис. 5. Средняя длина тела (мм) особей разных когорт *Monoporeia affinis* первого и второго года жизни. Вертикальные линии — стандартное отклонение.

биомассы в период исследований также были довольно близки (табл. 1).

**Влияние факторов среды на рост и продукцию.** Сезонная динамика роста и продукции почти не зависела от температуры. Хотя весеннее ускорение роста и совпало с небольшим увеличением температуры воды, оно началось при очень низких величинах последней ( $\sim 5^{\circ}\text{C}$ ). Летний прогрев придонных вод сопровождался снижением темпов роста амфипод (рис. 2, рис. 6).

Влияние содержания в воде Хл *a* было более существенно. Показатели роста и продукции положительно коррелировали со средней концентрацией Хл *a* в период между отборами проб. Статистически значимой корреляции с температурой воды не отмечено (табл. 2). При сопоставлении данных по сезонной динамике Хл *a* (рис. 4), удельной скорости роста и продукции амфипод (рис. 6, рис. 8) было очевидно, что осенний максимум Хл *a* (особенно выраженный в 2020 г.) ска-

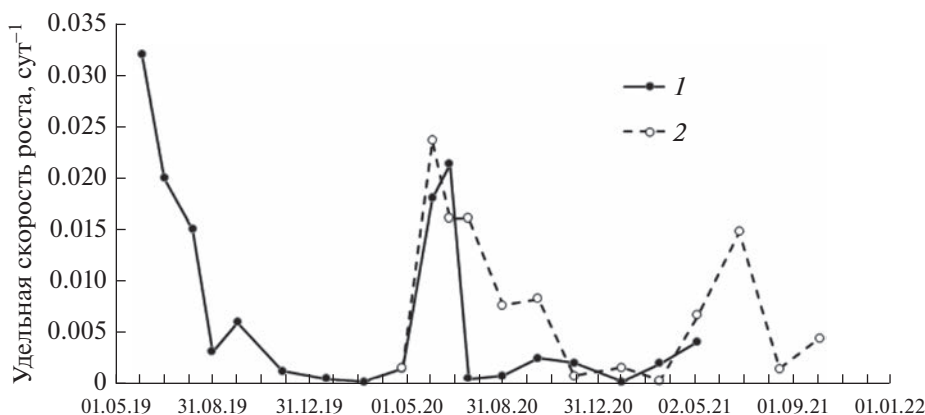


Рис. 6. Удельная скорость роста массы особей когорт 2019 (1) и 2020 (2) годов рождения. На оси абсцисс — середина интервала времени между отборами проб.

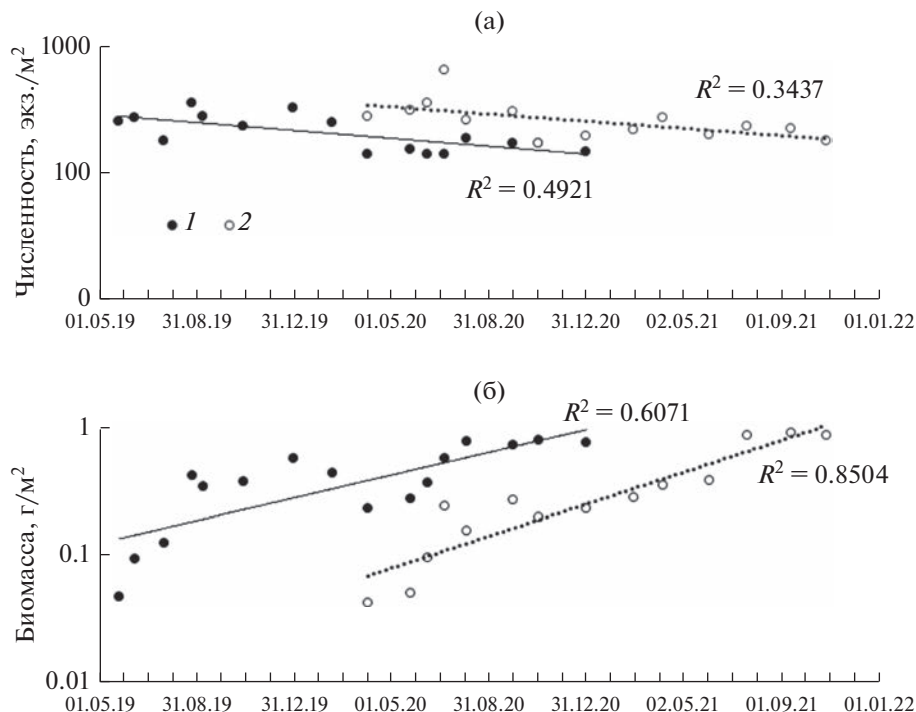


Рис. 7. Численность (а) и биомасса (б) когорт 2019 (1) и 2020 (2) годов рождения. Приведены экспоненциальные линии тренда.

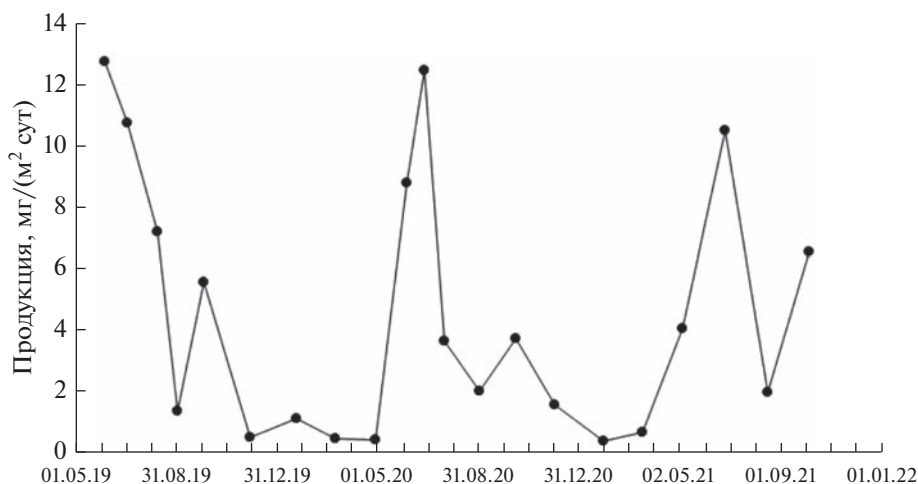


Рис. 8. Суточная продукция (мг/м<sup>2</sup> сутки) популяции *Monoporeia affinis* в оз. Кривое в 2019–2021 гг. На оси абсцисс – середина интервала времени между отборами проб.

зывался на росте и продукции заметно слабее, чем летний. Расчет без учета данных за сентябрь дал существенно более высокие коэффициенты корреляции показателей роста и продукции с факторами среды (табл. 2).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как правило, интенсивное увеличение размеров у Pontoporeiidae наблюдается весной и в нача-

ле лета (Сушня и др., 1986; Uitto, Sarvala, 1991). В течение лета и осени скорость роста быстро снижается. В мелководных (глубины <20 м) озерах может наблюдаться повторное ускорение роста в начале осени (Johnson, 1987). В оз. Кривое сезонные изменения роста и продукции амфипод вполне соответствовали этой схеме. Во все исследованные годы четко выделялись два пика – один мощный в начале лета и второй менее выраженный в начале осени (рис. 6, рис. 8).

**Таблица 1.** Средние годовые величины численности ( $N$ , экз./м<sup>2</sup>), биомассы ( $B$ , г/м<sup>2</sup>) и продукции ( $P$ , г/м<sup>2</sup>) популяции *Monoporeia affinis* в оз. Кривое

| Период                   | $N$ , экз./м <sup>2</sup> | $B$ , г/м <sup>2</sup> | $P$ , г/м <sup>2</sup> | $P/B$ |
|--------------------------|---------------------------|------------------------|------------------------|-------|
| 26.05.2019–25.05.2020 г. | 503                       | 1.136                  | 1.359                  | 1.20  |
| 25.05.2020–02.06.2021 г. | 495                       | 0.865                  | 1.250                  | 1.45  |

Ранее исследователи (например, Грезе, 1951) приписывали все пространственно-временные различия в скорости роста и продукции *M. affinis* исключительно действию температуры. В последующие годы в литературе все более стало преобладать мнение о преимущественном влиянии трофических условий (Johnson, 1987; Sarvala, Uitto, 1991; Максимов, 2000). Весеннее ускорение роста Pontoporeiidae объясняют увеличением седиментации органических веществ после весеннего пика развития фитопланктона (Gardner et al., 1990; Uitto, Sarvala, 1991; Lehtonen, Andersin, 1998). Второй осенний максимум роста амфипод также связывают с увеличением биомассы диатомовых водорослей осенью (Johnson, 1987).

В оз. Кривое снижение темпов роста *M. affinis* в течение лета происходило на фоне повышения температуры придонной воды. Достоверную корреляцию скорости роста и продукции с температурой (табл. 2) отмечали только без учета сентябрьских данных (температурный максимум), однако ее нельзя полностью отнести за счет действия температурного фактора, поскольку температура и концентрация хлорофилла сильно коррелировали друг с другом (табл. 2).

Сезонная динамика роста *M. affinis* в озере, в целом, соответствовала широко распространенным представлениям, что мощный приток в бенталь свежего детрита после отмирания весеннего фитопланктона стимулирует рост донных животных (Gardner et al., 1990; Lehtonen, Andersin, 1998;

Watkins et al., 2013). Развитие фитопланктона в оз. Кривое начинается в конце ледостава (март–апрель), однако развитие водорослей в это время было ограничено очень узким слоем прилегающей ко льду воды (рис. 3). Оно не сказывалось заметно ни на средней концентрации хлорофилла в столбе воды (рис. 4), ни на продукции амфипод (рис. 6, рис. 8), которые почти не увеличились. Низкие темпы роста амфипод в апреле отчасти, по-видимому, связаны и с очень низкой (<3°C) температурой воды (рис. 2). Период наиболее интенсивного роста амфипод в 2019–2021 гг. отмечен в начале июня вместе с резким увеличением средней концентрации хлорофилла в слое 0–7 м. Однако второй осенний максимум содержания хлорофилла крайне слабо влиял на рост амфипод, хотя, например, в сентябре 2020 г. он был выражен заметно сильнее летнего (рис. 4).

Стимулирующее влияние весеннего фитопланктона на бентос объясняют преобладанием диатомовых водорослей, для которых характерны высокие скорость седиментации и содержание органического углерода (Gardner et al., 1990; Watkins et al., 2013). Также отсутствие весной термической стратификации водной толщи способствует быстрому оседанию отмирающих водорослей на дно. Однако, в оз. Кривое весной и осенью доминируют динофитовые водоросли (Шаров и др., 2019), которые оседают на дно медленнее, чем диатомовые (Spilling et al., 2018).

К сожалению, у нас отсутствуют данные по содержанию органических веществ и фотосинтетических пигментов непосредственно в донных осадках, которые служат более надежным показателем обеспеченности макрозообентоса пищей по сравнению с концентрацией хлорофилла в водной толще (Сигарева, 2012; Тимофеева и др., 2018). По-видимому, осенью в оз. Кривое достигает дна меньшая доля первичной продукции, чем весной, поскольку из-за значительного про-

**Таблица 2.** Матрица коэффициентов корреляции между средними величинами рассматриваемых показателей

| Показатель                    | $T$ , °C          | Хл $a$ , мкг/л    | $Cw_{0+}$ , сут <sup>-1</sup> | $Cw_{1+}$ , сут <sup>-1</sup> | $P$ , мг/сут      | $P/B$ , сут <sup>-1</sup> |
|-------------------------------|-------------------|-------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------------|---------------------------|
| $T$ , °C                      | —                 | 0.762** (0.836**) | 0.453 (0.800**)               | 0.181 (0.535)                 | 0.421 (0.798**)   | 0.281 (0.661*)            |
| Хл $a$ , мкг/л                | 0.762** (0.836**) | —                 | 0.704** (0.878**)             | 0.443 (0.662*)                | 0.630** (0.874**) | 0.557* (0.787**)          |
| $Cw_{0+}$ , сут <sup>-1</sup> | 0.453 (0.800**)   | 0.704** (0.878**) | —                             | 0.787**                       | 0.898**           | 0.903**                   |
| $Cw_{1+}$ , сут <sup>-1</sup> | 0.181 (0.535)     | 0.443 (0.662*)    | 0.787**                       | —                             | 0.903**           | 0.969**                   |
| $P$ , мг/сут                  | 0.421 (0.798**)   | 0.630** (0.874**) | 0.898**                       | 0.903**                       | —                 | 0.961**                   |
| $P/B$ , сут <sup>-1</sup>     | 0.281 (0.661*)    | 0.557* (0.787**)  | 0.903**                       | 0.969**                       | 0.961**           | —                         |

Примечание.  $T$  — температура придонной воды; Хл  $a$  — концентрация хлорофилла;  $Cw_{0+}$  и  $Cw_{1+}$  — удельная скорость роста особей возрастных групп 0+ и 1+;  $P$  — суточная продукция популяции;  $P/B$  — коэффициента за период отбора проб. В скобках приведены коэффициенты, рассчитанные без учета осенних данных.

\*  $p < 0.05$ .

\*\*  $p < 0.01$ .

грева водной толщи большая ее часть минерализуется в пелагиали. Вероятно, этим объясняются низкие показатели роста и продукции *M. affinis* в осеннее время. Кроме того, *M. affinis* как вид арктического происхождения, очевидно, обладает конкурентным преимуществом при низкой температуре в начале лета, поскольку отличается более высокой скоростью метаболизма в холодноводных условиях по сравнению с бореальными видами (Berezina et al., 2021). Повышение температуры осенью, по-видимому, может усиливать конкуренцию за пищу с остальными, более теплолюбивыми донными животными, такими как личинки хирономид. Вероятно, максимальная температура, отмеченная в придонном слое ( $\sim 10^{\circ}\text{C}$ ) оз. Кривое, для амфипод оказывается неблагоприятной, хотя по экспериментальным данным оптимальной для этого вида считается температура  $12\text{--}15^{\circ}\text{C}$  (Kaufman, 2001).

В последние десятилетия отмечено постепенное смещение на север южной границы распространения *M. affinis* и других ледниковых реликтов (Сушеня и др., 1986; Zmudzinski, 1995). Потепление климата должно рассматриваться как одна из вероятных причин сокращения ареала. Полученные нами данные свидетельствуют, что современные климатические условия могут отрицательно влиять на ледниковых реликтовых амфипод даже в холодноводных озерах субарктической зоны. Наши результаты позволяют также предположить, что влияние потепления климата на *M. affinis* и другие реликтовые виды, размножающиеся в зимний период, не ограничивается прямым воздействием повышенной температуры. Позднее замерзание озера в 2020 г. привело к сильному выхолаживанию водной массы. Температура придонных вод зимой 2020–2021 гг. ( $1.8^{\circ}\text{C}$ ) была на  $\sim 1^{\circ}$  ниже, чем в предыдущую зиму (рис. 2), что привело к существенному (не менее двух недель) сдвигу выхода молоди из марсупиума. Этот сдвиг соответствует литературным данным по длительности эмбриогенеза у *M. affinis* при близких температурах. Так, в озерах Норвегии при температуре  $2.7^{\circ}\text{C}$  продолжительность инкубационного периода составляет 98 сут, а в белорусском оз. Южный Волос при  $1.4^{\circ}\text{C}$  115 сут (Сушеня и др., 1986). Потепление климата привело к сокращению ледового периода, позднему замерзанию и раннему вскрытию озер в северном полушарии (Sharma et al., 2021), что, с одной стороны, приводит к выхолаживанию глубинных вод, с другой, — к более раннему весеннему развитию водорослей. Можно предположить, что при позднем ледоставе в очень мягкие зимы молодь амфипод будет появляться на свет уже после весеннего максимума фитопланктона, что, учитывая роль весеннего фитопланктона в питании амфипод, отрицательно скажется на их дальнейшем развитии. Возможно, это — одна из причин исчезновения или резкого

сокращения численности *M. affinis* и других размножающихся зимой реликтов в южной части их ареала.

Для популяций *M. affinis* характерны циклические колебания численности, однако в смежные годы численность и биомасса рачков обычно близки (Maximov et al., 2021). В 2019–2021 гг. показатели развития амфипод различались незначительно (табл. 1). Сравнение с результатами первого исследования продукции *M. affinis* в оз. Кривое, проведенного в 1968–1969 гг. (Биологическая..., 1975), показало, что продукция и биомасса амфипод тогда были примерно в 2 раза ниже, чем в 2019–2021 гг. Однако данные 1960-х гг. не выходят за пределы значений, наблюдавшихся в последние 20 лет.

**Выводы.** Рост и продукция ледниковых реликтовых амфипод *M. affinis* в оз. Кривое тесно связаны с трофическими условиями. Максимальные показатели зарегистрированы при низкой температуре в начале лета после весеннего пика развития фитопланктона. Летний прогрев придонных вод сопровождался снижением темпов роста амфипод, по-видимому, из-за потребления большей части первичной продукции в пелагиали. Потепление климата может отрицательно влиять на реликтовых амфипод даже в озерах субарктической зоны.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят за помощь в работе Н.А. Березину, Д.М. Мартынову и В.В. Смирнова (Зоологический институт РАН), П.М. Терентьева (Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН) и А.Н. Шарова (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН).

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена на Беломорской биологической станции Зоологического института РАН при финансовой поддержке Минобрнауки РФ (темы 122031100274-7 и 122031100283-9) и Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 19-04-01000).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. Продуктивность сообществ беспозвоночных макробентоса в континентальных водоемах СССР // Гидробиол. журн. 1982. Т. 18. № 2. С. 7.
- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. 2013. Продукционная гидробиология. СПб: Наука.
- Аракелова Е.С. 2006. Энергетический обмен и рост *Monoporeia affinis* Lindstr. в северном озере Кривое (Карелия) // Экология. № 3. С. 184.
- Березина Н.А., Литвинчук Л.Ф., Максимов А.А. 2021. Связь пищевого спектра рыб с составом зоопланктона и зообентоса в субарктическом озере // Био-

- логия внутр. вод. № 4. С. 406.  
<https://doi.org/10.31857/S0320965221040069>
- Биологическая продуктивность северных озер. 1. Озера Кривое и Круглое. 1975. Л.: Наука.
- Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. 2014. М.: Росгидромет.
- Грезе В.Н. 1951. Продукция *Pontoporeia affinis* и метод ее определения // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ-ва. Т. 3. С. 33.
- Максимов А.А. 2000. Роль *Monoporeia affinis* (Lindström) (Crustacea; Amphipoda) в донных сообществах восточной части Финского залива: Автореф. канд. диссертации. СПб.
- Махров А.А., Болотов И.Н., Винарский М.В., Артамонова В.С. 2022. Происхождение холодноводных видов Северной и Центральной Европы (“ледниковых реликтов”): четыре волны вселения из Азии (обзор) // Биология внутр. вод. № 6. С. 615.  
<https://doi.org/10.1134/S199508292206013X>
- Методы определения продукции водных животных. 1968. Минск: Вышэйшая школа.
- Семенченко В.П. 1986. Продукция и поток энергии через популяцию реликтового бокоплава *Pontoporeia affinis* Lindström в озере Южный Волос // Гидробиол. журн. Т. 22. № 3. С. 29.
- Сигарева Л.Е. 2012. Хлорофилл в донных отложениях волжских водоемов. М.: Тов-во науч. изд. КМК.
- Сущеня Л.М., Семенченко В.П., Вежновец В.В. 1986. Биология и продукция ледниковых реликтовых ракообразных. Минск: Наука и техника.
- Терентьев П.М., Березина Н.А. 2022. Эколого-морфологические характеристики и особенности питания окуня (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) в осенне-зимний период в дистрофном и олиготрофном озерах Северной Карелии (Россия) // Биология внутр. вод. 2022. № 6. С. 818.  
<https://doi.org/10.31857/S0320965222060183>
- Тимофеева Н.А., Перова С.Н., Сигарева Л.Е. 2018. Распределение осадочных пигментов и макрозообентоса в глубоководной зоне Рыбинского водохранилища // Сиб. экол. журн. № 6. С. 766.
- Шаров А.Н., Никулина В.Н., Максимов А.А. 2019. Фитопланктон субарктического озера в условиях климатической изменчивости // Регион. экология. № 2(56). С. 51.
- Berezina N., Kalinkina N., Maximov A. 2021. Distribution and functional ecology of malacostracan Crustaceans in Russian Northern and Arctic Lakes // Lake Water: properties and uses (Case studies of hydrochemistry and hydrobiology of lakes in Northwest Russia. New York: Nova Sci. Publ. P. 229.
- Determination of photosynthetic pigments. 1966. Report of SCOR – UNESCO working group 17 on determination of photosynthetic pigments // Determination of photosynthetic pigments in sea-water. Paris: UNESCO. P. 9.
- Gardner W.S., Quigley M.A., Fahnenstiel S.D., Frez W.A. 1990. *Pontoporeia hoyi* – a direct trophic link between spring diatoms and fish in Lake Michigan // Large lakes. Ecological structure and function. Berlin: Springer. P. 632.
- Garrison J.A., Karlson A.M.L., Nascimento F.J.A. 2022. Amphipod Isotope Composition, Condition and Reproduction in Contrasting Sediments: A Reciprocal Transfer // Frontiers in Marine. V. 9.  
<https://doi.org/10.3389/fmars.2022.789700>
- Heino J., Culp J.M., Erkinaro J. et al. 2020. Abruptly and irreversibly changing Arctic freshwaters urgently require standardized monitoring // J. Appl. Ecol. V. 57. № 7. P. 1192.
- Johnson R.K. 1987. The life history, production and food habits of *Pontoporeia affinis* Lindstrom (Crustacea: Amphipoda) in mesotrophic Lake Erken // Hydrobiologia. V. 144. P. 277.
- Kaufman B.Z. 2001. Preferential Behavior of *Pontoporeia affinis* Lindstrom (Crustacea, Amphipoda) // Hydrobiol. J. V. 37. № 2. P. 6.
- Lehtonen K.K., Andersin A.-B. 1998. Population dynamics, response to sedimentation and role in benthic metabolism of the amphipod *Monoporeia affinis* in an open-sea area of the Northern Baltic Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 168. P. 71.
- Lento J., Goedkoop W., Culp J. et al. 2019. State of the Arctic Freshwater Biodiversity. Akureyri: Conserv. Arctic Flora and Fauna Internat. Sec.
- Maximov A.A. 2021. Population dynamics of the glacial relict amphipods in a subarctic lake: role of density-dependent and density-independent factors // Ecol. and Evol. V. 11. № 22. P. 15905.  
<https://doi.org/10.1002/ece3.8260>
- Maximov A.A., Berezina N.A., Maximova O.B. 2021. Inter-annual changes in benthic biomass under climate-induced variations in productivity of a small northern lake // Fundam. Appl. Limnol. Arch. Hydrobiol. V. 194. № 3. P. 187.  
<https://doi.org/10.1127/fal/2020/1291>
- Penk M., Donohue I., Récoules V., Irvine K. 2015. Elevated temperatures interact with habitat quality to undermine survival of ectotherms in climatic refugia // Divers. and Distrib. V. 21. № 2. P. 200.
- Sarvala J., Uitto A. 1991. Production of the benthic amphipods *Pontoporeia affinis* and *P. femorata* in a Baltic archipelago // Ophelia. V. 34. № 2. P. 71.
- Sharma S., Richardson D.C., Woolway R.I. et al. 2021. Loss of Ice Cover, Shifting Phenology, and More Extreme Events in Northern Hemisphere Lakes // J. Geophys. Res.: Biogeosci. V. 126. № 10. e2021JG006348.
- Spikkeland I., Kinsten B., Kjellberg G. et al. 2016. The aquatic glacial relict fauna of Norway – an update of distribution and conservation status // Fauna Norvegica. V. 36. P. 51.
- Spilling K., Olli K., Lehtoranta J. et al. 2018. Shifting Diatom–Dinoflagellate Dominance During Spring Bloom in the Baltic Sea and its Potential Effects on Biogeochemical Cycling // Frontiers in Mar. Sci. V. 5. № 327. P. 1.  
<https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00327>
- Uitto A., Sarvala J. 1991. Seasonal growth of benthic amphipods *Pontoporeia affinis* and *P. femorata* in a Baltic archipelago in relation to environmental factors // Mar. Biol. V. 111. P. 237.
- Watkins J., Rudstam L., Crabtree D., Walsh M. 2013. Is reduced benthic flux related to the *Diporeia* decline? Analysis of spring blooms and whiting events in Lake Ontario // J. Great Lakes Res. V. 39. P. 395.
- Žmudžinski L. 1995. Retreat of *Pallasiola quadrispinosa* (G.O. Sars) and *Monoporeia affinis* (Lindström) from the Polish lakes // Pol. Arch. Hydrobiol. V. 42. № 4. P. 401.

**Seasonal Dynamics of Growth and Production *Monoporeia affinis*  
(Amphipoda: Pontoporeiidae) in a Subarctic Lake:  
the Role of Temperature and Trophic Conditions**

**A. A. Maximov<sup>1, \*</sup>, O. B. Maximova<sup>2</sup>, and N. V. Usov<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>*Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia*

<sup>2</sup>*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Saint Petersburg Branch of the Federal State Budget Scientific Institution, Saint Petersburg, Russia*

*\*e-mail: alexeymaximov@mail.ru*

The growth and production of glacial relict amphipods *Monoporeia affinis* (Lindström, 1855) in a small subarctic lake were studied based on detailed seasonal observations in 2019–2021. Growth and production were closely related to trophic conditions (chlorophyll *a* concentration). The maximum values were observed at low water temperatures (~5°C) in early summer, coinciding with the spring maximum of chlorophyll. The summer warming of bottom waters was accompanied by a decrease in the growth rate of amphipods, which is apparently associated with the consumption of most of the primary production in the pelagic zone. It is concluded that current climatic conditions can adversely affect glacial relicts even in cold-water lakes of the subarctic zone.

**Keywords:** glacial relict crustaceans, amphipods, macrozoobenthos, chlorophyll *a*, climate change