



УДК 574.587:574.3 + 574.3:595.371(282.247.211)

Размерно-возрастная структура популяции *Monoporeia affinis* (Amphipoda) в Петрозаводской губе Онежского озера

Н.М. Калинин и К.В. Исакова*

Институт водных проблем Севера Карельского научного центра Российской академии наук, пр. Александра Невского 50, 185030 Петрозаводск, Республика Карелия, Россия; e-mail: ksusha_isakova@mail.ru

Представлена 31 января 2023; после доработки 15 мая 2023; принята 20 июня 2023.

РЕЗЮМЕ

Петрозаводская губа Онежского озера характеризуется благоприятными температурными, кормовыми и кислородными условиями для функционирования популяции реликтовых ракообразных *Monoporeia affinis* (Lindström, 1855), для которой впервые выполнен анализ размерно-возрастной структуры. В 2018 г. весеннее и осеннее состояние популяции *M. affinis* различалось, главным образом, по вкладу в общую численность молодых рачков с длиной тела 1.5–2.0 мм и 2.1–3.0 мм. Количество особей этих двух размерных групп изменялось обратно пропорционально с мая по сентябрь, что характеризует процесс роста молоди. Суммарный вклад молодых рачков в общую численность популяции на разных станциях варьировал в пределах 40–50% в мае и 20–40% в сентябре. На основе анализа размерно-частотных гистограмм и использования метода главных компонент были выделены две возрастных когорты рачков с длиной тела 3.1–7.0 мм (первая когорта, возраст 1 год) и 7.1–10.0 мм (вторая когорта, возраст 2 года). По вкладу в общую численность популяции *M. affinis* доля первой когорты в среднем составляла 12% в мае и сентябре. Доля второй когорты в мае составляла в среднем 2%, а в сентябре увеличилась до 8%. Полученные данные хорошо согласуются с существованием двух возрастных когорт *M. affinis* в других озерах Карелии.

Ключевые слова: Онежское озеро, размерно-возрастная структура, реликтовые ракообразные, содержание кислорода, температура воды, трофические условия, Amphipoda, *Monoporeia affinis*

Size and age structure of the population of *Monoporeia affinis* (Amphipoda) in the Petrozavodsk Bay of Lake Onego

N.M. Kalinkina and K.V. Isakova*

Northern Water Problems Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Aleksandra Nevskogo Av. 50, 185030 Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia; e-mail: ksusha_isakova@mail.ru

Submitted January 31, 2023; revised May 15, 2023; accepted June 20, 2023.

ABSTRACT

The Petrozavodsk Bay of Lake Onego is characterized by favorable temperature, food and oxygen conditions for the functioning of relict crustaceans *Monoporeia affinis* (Lindström, 1855) population. The analysis of the size-age population structure was performed for this species for the first time. In 2018, the spring and autumn state of the *M. affinis* population differed. The contribution to the total number of young crustaceans with a body length

* Автор-корреспондент / Corresponding author

of 1.5–2.0 mm and 2.1–3.0 mm in May and September was distinguished. The number of these two size groups changed inversely from May to September, which indicated the growth processes of juveniles. The total contribution of young crustaceans to the total population at different stations varied within 40–50% in May and 20–40% in September. Based on the analysis of size-frequency histograms and the method of principal components, two age cohorts of crustaceans with a body length of 3.1–7.0 mm (the first cohort, age 1 year) and 7.1–10.0 mm (the second cohort, age 2 years) were identified. The proportion of the first cohort in the total population of *M. affinis* was on average 12% in May and September. The proportion of the second cohort in May was on average 2%, and in September it increased to 8%. The data obtained are in good agreement with two age cohorts of *M. affinis* in other lakes of Karelia.

Key words: Lake Onego, size-age population structure, relict crustaceans, oxygen content, water temperature, trophic status, Amphipoda, *Monoporeia affinis*

ВВЕДЕНИЕ

Ледниковый реликтовый рачок *Monoporeia affinis* (Lindström, 1855) имеет арктическое происхождение и относится к видам, широко распространенным в океанических и континентальных водах Голарктики. Вид населяет дно глубоководных пресноводных озер арктической и субарктической зон, бореальных озер восточной и северной Европы, морей бассейна Северного Ледовитого океана и Балтийское море (Spikkeland et al. 2016). Из приледниковых озер в озера Карелии данный вид проник около 10–12 тыс. лет назад (Berezina et al. 2021). Это определило его оптимальные условия среды обитания – высокое насыщение воды кислородом и низкие значения температуры воды (Сущеня и др. [Sushchenia et al.] 1986).

Отличительной особенностью этого вида является зимнее размножение. Взрослые особи, достигшие половозрелости (с длиной тела более 6 мм), спариваются с декабря по январь. Самцы сразу после спаривания погибают, а самки вынашивают яйца в выводковой сумке. В весенний период (в марте–апреле) после появления молоди, имеющей размеры около 1.5 мм, самки отмирают. К осени, т. е. через полгода, эта генерация достигает в длину около 5 мм и зимой практически не растет, возобновляя рост весной. Достижение половой зрелости происходит после 1–4 вегетационных периодов, в зависимости от температуры, условий питания и других факторов среды (Sarvala 1986; Leonardsson et al. 1988; Lehtonen and Andersin 1998).

В глубоководной донной фауне Онежского озера, второго по величине пресноводного водоема Европы, *M. affinis* является доминирую-

щим по биомассе представителем и важнейшим кормовым объектом сигов (Полякова [Polyakova] 2015). В настоящее время экосистема Онежского озера подвержена воздействию множества факторов среды как антропогенных (Калинкина и Белкина [Kalinkina and Belkina] 2018), так и климатических (Filatov et al. 2019). Изолированные губы, как, например, крупный залив – Петрозаводская губа Онежского озера, в наибольшей мере испытывают на себе эти воздействия (Калинкина и др. [Kalinkina et al.] 2017). В последние десятилетия в Петрозаводскую губу с водами р. Шуя возросло поступление гумусовых веществ и связанных с ними соединений железа, что обусловлено климатическими изменениями на водосборной территории (Калинкина и др. [Kalinkina et al.] 2019). В это же время происходит снижение численности и биомассы *M. affinis* (Калинкина и Белкина [Kalinkina and Belkina] 2018; Назарова и др. [Nazarova et al.] 2022). Для изучения состояния популяции *M. affinis* в условиях климатических изменений актуальным становится анализ размерно-возрастной структуры реликтовых ракообразных, что и стало целью наших исследований.

Для характеристики условий обитания *M. affinis* проведен анализ температуры воды и концентрации хлорофилла *a* в районе исследований за 20-летний период.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основой для изучения размерно-возрастной структуры популяции *M. affinis* послужили сборы макрозообентоса в мае и сентябре 2018 г. в глубоководном участке Петрозаводской губы Онежского озера, где донные отложения

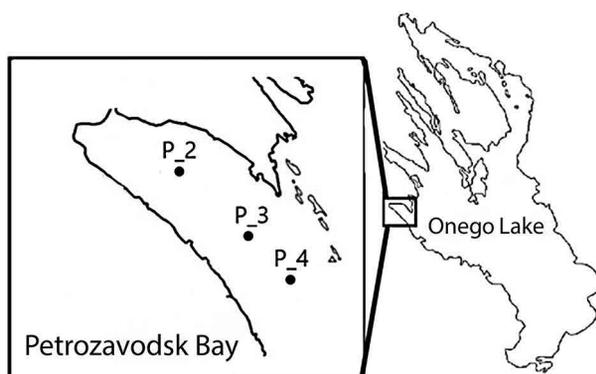


Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб бентоса (P_2, P_3, P_4) в Петрозаводской губе Онежского озера.

Fig. 1. Scheme of location of benthos sampling stations (P_2, P_3, P_4) in the Petrozavodsk Bay of Lake Onego.

представлены мягкими серо-коричневыми илами. Отбор проб был выполнен дночерпателем автоматическим коробчатый с площадью захвата 0.025 м² на 3 станциях, где проводится многолетний мониторинг: P_2 (глубина 28 м; координаты 61°48'26.8"N, 34°26'1.1"E), P_3 (29 м; 61°46'7.7"N, 34°31'55"E), P_4 (28 м; 61°44'50"N, 34°35'24"E) (Рис. 1). Общий объем выборки рачков в 2018 г. за два месяца составил 423 экз. (Табл. 1).

Пробы промывали через сито с размером ячеек 400–420 мкм и фиксировали формалином до концентрации 4%.

В лаборатории с помощью стереоскопического микроскопа МСП-2 с линейным окуляром были выполнены замеры длины тела (мм) рачков *M. affinis* с точностью до 0.1 мм. За длину тела принимали расстояние вдоль линии спины (при выпрямленном теле рачка) от переднего края головы до основания тельсона, т.е. до конца последнего сегмента тела (Асочаков [Asochakov] 1993; Алексеев и Цалолихин [Alekseev and Tsalolikhin] 2016). Для выделения отдельных размерно-возрастных классов амфипод, у которых выявлена тесная связь между возрастом и размером тела (Асочаков [Asochakov] 2020), использовали размерно-частотные гистограммы (Максимов [Maximov] 2021).

Для характеристики динамики температурного режима в районе исследований нами проведен анализ базы данных по температуре придонного слоя воды на станциях P_2, P_3 и P_4 за 2000–2020 гг. (Калинкина и др. [Kalinkina et al.]

Таблица 1. Характеристика выборки для изучения размерно-возрастного состава популяции *Monoporeia affinis* в Петрозаводской губе Онежского озера в 2018 г.

Table 1. Characteristic of the sample for studying the size-age composition of the *Monoporeia affinis* population in the Petrozavodsk Bay of Lake Onego in 2018.

Станция Station	Количество проб Number of samples	Объем выборки, экз. Sample size, ind.
Май / May		
P_2	2	21
P_3	2	28
P_4	4	47
Сентябрь / September		
P_2	4	83
P_3	4	66
P_4	4	178
Всего / Total	20	423

2023). Температура была измерена зондом Cast-Away.

Поскольку основу кормового ресурса глубоководных реликтовых ракообразных составляет фитопланктон, оседающий на дно в период весенней и осенней гомотермии (Johnson and Wiederholm 1992), для характеристики кормовых условий на станциях использовали базы данных по хлорофиллу *a* за 2000–2020 гг. (Сабылина и др. [Sabylina et al.] 2018); последний был определен спектрофотометрическим методом (SCOR-UNESCO 1966).

Для выделения возрастных когорт рачков был применен метод главных компонент, позволяющий выполнить классификацию объектов исследования на основе изучения корреляций между характеристиками этих объектов (Коросов [Korosov] 1996). В нашем случае объектами исследования послужили размерные группы рачков в мае и сентябре 2018 г. на 3 станциях, характеристикой объектов послужило процентное соотношение размерных групп в разные месяцы. При статистической обработке данных использовали методы непараметрической статистики (Коросов [Korosov] 1996, 2007).

Условия обитания *M. affinis*

Термический режим. В Петрозаводской губе Онежского озера на глубинах около 30 м в январе–апреле средняя температура воды у дна составляет около 2°C. Во время прохождения термобара в мае температура воды у дна достигает

4°C. В июне температура воды в придонных слоях возрастает до 5°C, в июле и августе – до 6–7°C. В сентябре температура воды у дна достигает максимума и составляет 8°C. В октябре–ноябре температура снижается до 6–7°C, а в декабре – до 2°C (Ефремова [Efremova] 2010).

Кормовые условия. Обилие фитопланктона, оседающего на дно в период весенней и осенней гомотермии, составляет основной кормовой ресурс глубоководных реликтовых ракообразных (Johnson and Wiederholm 1992). Наибольшие концентрации хлорофилла *a* в Петрозаводской губе наблюдаются в мае, когда в заливе проходит термобар и отмечается вспышка развития диатомовых водорослей. Основным доминантом весеннего комплекса фитопланктона является *Aulacoseira islandica* (O. Müll.) Simonsen, 1979 (Вислянская [Vislyanskaya] 1990). По классификации С.П. Китаева (Китаев [Kitaev] 2007) трофический статус Петрозаводской губы в весенний период соответствует α -мезотрофному. В июне и августе концентрация хлорофилла *a* снижается до 3 мкг/л (олиготрофный статус), а в сентябре увеличивается до 3.8 мкг/л за счет осеннего развития диатомовых водорослей.

Содержание кислорода в придонных слоях воды. По многолетним данным (Сабылина и др. [Sabylina et al.] 2018; Лозовик [Lozovik] 2015) в Петрозаводской губе Онежского озера насыщение водной толщи кислородом в период открытой воды варьирует в пределах 83–101%. Лишь в зимний период концентрация раство-

ренного в воде кислорода в заливе в придонных слоях воды снижается до 45–90%. При этом в теплые зимы, когда в центральной части озера отсутствует ледовый покров, содержание кислорода в Петрозаводской губе достигает 85% насыщения. Следовательно, кислородные условия в Петрозаводской губе для существования популяции *M. affinis* в целом благоприятные.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика температурных условий (2000–2020 гг.) в районе исследования

Проведенный с использованием критерия Краскела-Уоллиса анализ температуры воды за 20-летний период в районе станций P_2, P_3 и P_4 показал следующее.

Динамика температуры придонных слоев воды в 2000–2020 гг. в августе представлена на Рис. 2А. Медианное значение температуры воды за 20 лет для трех станций в августе составило $7.33 \pm 0.41^\circ\text{C}$ ($n = 39$). В целом температурные условия в августе сохраняются постоянными, о чем свидетельствует незначимый ($p > 0.05$) коэффициент корреляции Спирмена между годом исследований и медианным значением температуры в августе на трех станциях ($r = 0.26$).

Сходный анализ динамики температурных условий для сентября за период 2000–2020 гг. (Рис. 2В) показал аналогичные результаты. Медианное значение температуры воды для трех станций в сентябре составило $8.29 \pm 0.52^\circ\text{C}$

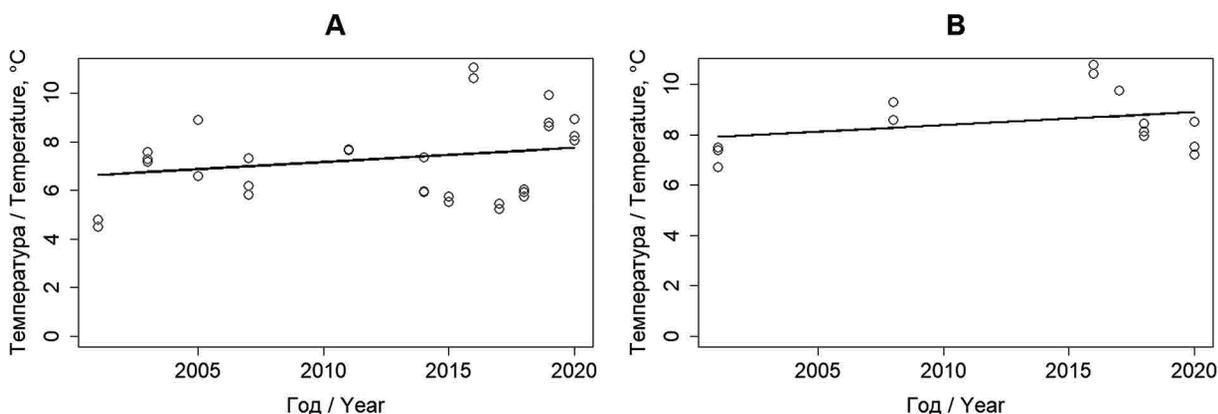


Рис. 2. Динамика температуры придонных слоев воды в Петрозаводской губе Онежского озера (в районе станций P_2, P_3 и P_4) в 2000–2020 гг. А – август; В – сентябрь.

Fig. 2. Temperature dynamics of the bottom water layers in the Petrozavodsk Bay of Lake Onego (near stations P_2, P_3 and P_4) in 2000–2020. A – August; B – September.

Таблица 2. Медианные значения и стандартная ошибка концентрации хлорофилла *a* (мкг/л) в поверхностном слое воды на станциях Р_2, Р_3 и Р_4 в разные сезоны за период 2000–2020 гг.

Table 2. Median values and standard error of chlorophyll *a* concentration ($\mu\text{g/l}$) in the surface water layer at stations Р_2, Р_3 and Р_4 in different seasons for the period 2000–2020.

Месяц / Month	Май / May	Июнь / June	Август / August	Сентябрь / September
Концентрация хлорофилла <i>a</i> Concentration of chlorophyll <i>a</i>	4.16±0.29 (6)	2.76±0.57 (17)	3.11±0.38 (18)	3.75±0.75 (6)

Примечание. В скобках представлен объем выборки; данные за июль отсутствуют.

Note. The sample size is shown in parentheses; there are no data for July.

($n = 18$). Коэффициент корреляции Спирмена между годом исследований и медианным значением температуры на трех станциях в сентябре был незначим ($p > 0.05$) и составил $r = 0.24$. Это свидетельствует об отсутствии достоверно значимых изменений температуры воды у дна в сентябре за последние 20 лет.

Применение непараметрического дисперсионного анализа показало, что медианное значение придонной температуры воды в районе исследований в сентябре значимо ($p < 0.05$) выше придонной температуры воды в этом районе в августе. Эти результаты соответствуют литературным данным (Ефремова [Efremova] 2010) о наступлении температурного максимума в Онежском озере на глубинах 30 м в сентябре.

Сезонная динамика концентрации хлорофилла *a* в поверхностном слое воды (2000–2020 гг.) в районе исследований

Нами проведена оценка кормовых условий *M. affinis* в Петрозаводской губе Онежского озера в районе расположения станций Р_2, Р_3 и Р_4 на основе анализа концентрации хлорофилла *a* в поверхностном слое воды в мае, июне, августе и сентябре, когда было получено наибольшее количество данных по этому показателю (2000–2020 гг.) (Сабылина и др. [Sabylina et al.] 2018). Медианные значения хлорофилла *a* в поверхностном слое воды в разные сезоны на

основе данных по трем станциям представлены в Табл. 2. Анализ выборок по хлорофиллу с использованием критерия Краскела-Уоллиса показал однородность данных в пределах каждого месяца. Таким образом, в Петрозаводской губе, в районе расположения станций Р_2, Р_3 и Р_4, кормовые условия, которые определяются оседающими весной и осенью диатомовыми водорослями, являются благоприятными для роста *M. affinis*.

Показатели численности и биомассы популяции *M. affinis* в районе исследований

В период исследований в 2018 г. в Петрозаводской губе Онежского озера численность популяции *M. affinis* на трех станциях варьировала (Табл. 3). В Онежском озере реликтовые ракообразные *M. affinis* составляют до 80% биомассы глубоководного бентоса. В последние годы происходит заметное снижение численности и биомассы этих рачков в Онежском озере. Например, за период 1990–2020 гг. в Петрозаводской губе, в районе станций Р_2 и Р_3, средняя за вегетационный сезон численность *M. affinis* снизилась от 2.5–3.0 до 0.5–1.5 тыс. экз./м², биомасса – от 9.6 до 3.4 г/м² (Калинкина и др. [Kalinkina et al.] 2016; Назарова и др. [Nazarova et al.] 2022). Наши данные подтверждают наблюдаемую тенденцию снижения показателей численности *M. affinis*. Для станций Р_2 и Р_3 средние

Таблица 3. Средняя численность (N, тыс. экз./м²) и биомасса (B, г/м²) популяции *Monoporeia affinis* в Петрозаводской губе Онежского озера на трех станциях в мае и сентябре 2018 г.

Table 3. Average abundance (N, thousand ind/m²) and biomass (B, g/m²) of the *Monoporeia affinis* population in the Petrozavodsk Bay of Lake Onego at three stations in May and September 2018.

	Р_2		Р_3		Р_4	
	Май / May	Сентябрь / September	Май / May	Сентябрь / September	Май / May	Сентябрь / September
N	0.4	0.93	0.78	0.86	1.06	2.2
B	1.97	7.72	3.3	9.4	4.17	15.26

за май и сентябрь 2018 г. показатели численности варьировали в пределах 0.7–0.8 тыс. экз./м². В то же время данные по биомассе были выше, чем наблюдаемые в 2020 г., и изменялись в диапазоне 4.9–6.4 г/м², что отражает межгодовую изменчивость показателей. На станции P_4 многолетнее изменение показателей развития *M. affinis* не было прослежено ввиду малого количества наблюдений.

Размерно-возрастные группы в популяции *M. affinis*

На Рис. 3 представлены гистограммы распределения рачков *M. affinis* из выборок с разных станций в Петрозаводской губе в мае и сентябре 2018 г. Особенностью размерного состава популяции рачков в мае 2018 г. было закономерное убывание доли особей от меньших размеров к большим. Так, на трех станциях самый большой вклад в выборку (19–36%, в среднем 28%) дали рачки с наименьшими размерами тела (1.5–2.0 мм) (Рис. 3). По данным О.Н. Гордеева (Гордеев [Gordeev] 1952) размеры рачков менее 2 мм являются характерными для молоди *M. affinis*. Большая доля рачков с такими размерами свидетельствовала о недавних процессах размножения популяции *M. affinis* в Петрозаводской губе. Следующая размерная группа с длиной тела 2.1–3.0 мм также составляла большую долю от общей численности и определила вклад в общую численность в пределах 11–33%, в среднем 19% (Рис. 3). Присутствие этой группы свидетельствовало о начале роста молодых рачков, которые из размерного класса 1.5–2.0 мм переходили в размерную группу 2.1–3 мм.

Доля рачков с размерами 3.1–4.0 мм, 4.1–5.0 мм, 5.1–6.0 мм и 6.1–7.0 мм в мае была существенно меньше по сравнению с долей самых мелких особей и варьировала в пределах 0–25%, в среднем 12%. Наконец, доля рачков с максимальными размерами (7.1–8.0 мм, 8.1–9.0 мм, 9.1–10.0 мм) весной была самой маленькой – от 0 до 5%, в среднем 2% (Рис. 3).

В сентябре по сравнению с маем 2018 г. соотношение размерных групп рачков существенно изменилось. Количество самых мелких рачков (1.5–2.0 мм) уменьшилось до 2–6%, в среднем 4% (Рис. 3). В то же время максимальную долю (23–33%, в среднем 26%) в популяции определили рачки с размерами тела 2.1–3.0 мм. Меж-

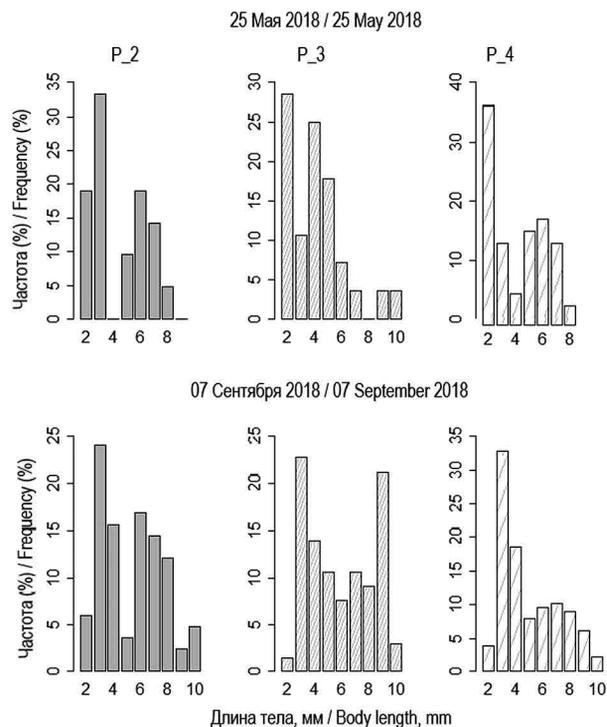


Рис. 3. Размерно-частотное распределение особей в популяции *Monoporeia affinis* в мае и сентябре 2018 года на трех станциях.

Fig. 3. Length-frequency distribution of individuals in the population of *Monoporeia affinis* in May and September 2018 at three stations.

ду долей рачков размерной группы 1.5–2.0 мм и размерной группой 2.1–3.0 мм обнаружена значимая отрицательная связь, величина коэффициента корреляции составила -0.66 . На Рис. 4 отчетливо прослеживается замещение размерной группы 1.5–2.0 мм (с наибольшей долей в мае) на рачков размерной группы 2.1–3.0 мм (с наибольшей долей в сентябре). Таким образом, к сентябрю 2018 г. из молоди, появившейся в марте–апреле, сформировалась группа рачков с размерами 2.1–3.0 мм. Суммарный вклад молодых рачков с размерами 1.5–2.0 мм и 2.1–3.0 мм в общую численность популяции на разных станциях варьировал в пределах 40–50% в мае и 20–40% в сентябре.

Что касается рачков с размерами 3.1–4.0 мм, 4.1–5.0 мм, 5.1–6.0 мм, 6.1–7.0 мм, их доля в общей численности в сентябре 2018 г. осталась такой же (4–19%, в среднем 12%), как и в мае (Рис. 3). Однако, по сравнению с маем в сентябре суще-

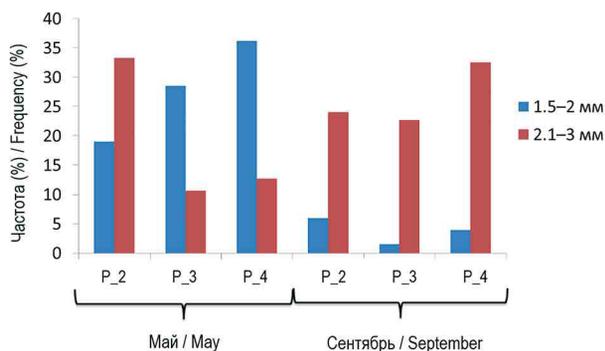


Рис. 4. Распределение рачков *Monoporeia affinis* с длиной тела 1.5–2 мм и 2.1–3 мм на разных станциях в Петрозаводской губе в мае и сентябре 2018 г.

Fig. 4. Distribution of *Monoporeia affinis* crustaceans with a body length of 1.5–2 mm and 2.1–3 mm at different stations in the Petrozavodsk Bay in May and September 2018.

ственно возросла доля рачков с максимальными размерами (7.1–8.0 мм, 8.1–9.0 мм и 9.1–10.0 мм), которая варьировала в пределах 2–21%, в среднем 8%. Важно отметить, что на частотных диаграммах не удалось обнаружить четкого разделения животных на возрастные когорты (Рис. 3).

При выделении возрастных когорт рачков с использованием метода главных компонент (Коросов [Kogosov] 1996) две главные компоненты вместе отразили 79% изменчивости признаков, что указывает на существование тесных связей между долями размерных групп рачков

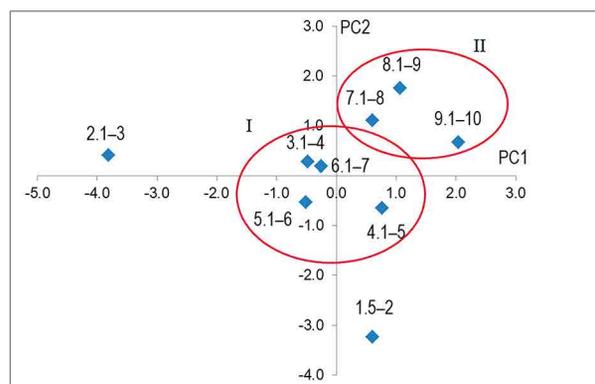


Рис. 5. Ординация размерных групп рачков *Monoporeia affinis* в осях двух главных компонент; PC1 – первая главная компонента; PC2 – вторая главная компонента.

Fig. 5. Ordination of size groups of *Monoporeia affinis* in the axes of two principal components; PC1 is the first principal component; PC2 is the second principal component.

в разные месяцы на различных станциях. Распределение размерных групп рачков в осях двух главных компонент представлено на Рис. 5.

Наиболее отчетливо на графике (Рис. 5) выделяются группы с наименьшими размерами тела (1.5–2.0 мм и 2.1–3.0 мм), которые представляют молодь, появившуюся зимой 2018 г. Вклад именно этих размерных групп в общую численность популяции оказался наибольшим как в мае (группа с размерами 1.5–2.0 мм и 2.1–3.0 мм), так и в сентябре (группа с размерами 2.1–3.0 мм) (Табл. 4).

Таблица. 4. Доля рачков *Monoporeia affinis* (%) с разной длиной тела в мае и сентябре 2018 г. на станциях P_2, P_3 и P_4 в Петрозаводской губе Онежского озера.

Table 4. Share of *Monoporeia affinis* crustaceans (%) with different body length in May and September 2018 at stations P_2, P_3 and P_4 in the Petrozavodsk Bay of Lake Onego.

Диапазон размеров, мм Size range, mm	Май May	Май May	Май May	Сентябрь September	Сентябрь September	Сентябрь September
	P_2	P_3	P_4	P_2	P_3	P_4
1.5–2.0	19	29	36	6	2	4
2.1–3.0	33	11	13	24	23	33
3.1–4.0	0	25	4	16	14	19
4.1–5.0	10	18	15	4	11	8
5.1–6.0	19	7	17	17	8	10
6.1–7.0	14	4	13	14	11	10
7.1–8.0	5	0	2	12	9	9
8.1–9.0	0	4	0	2	21	6
9.1–10.0	0	4	0	5	3	2

Наибольший интерес представляют результаты классификации других размерных групп. На графике отдельную группу представляют рачки с размерами тела 3.1–4.0 мм, 4.1–5.0 мм, 5.1–6.0 мм и 6.1–7.0 мм. Именно для этих размерных групп, как в мае, так и в сентябре характерна средняя доля в популяции около 12% (Табл. 4). Можно предположить, что представители размерных групп с длиной тела 3.1–7.0 мм формируют первую возрастную когорту (I на графике).

Вторая компактная группа на графике в осях двух главных компонент образована рачками с размерами тела 7.1–8.0 мм, 8.1–9.0 мм и 9.1–10.0 мм (Рис. 5). В мае 2018 г. вклад этих групп в численность популяции был минимальным (в среднем 2%), зато резко (в среднем до 8%) возрос в сентябре. Скорее всего, рачки с размерами 7.1–10.0 мм представляют вторую возрастную когорту (II на графике).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последние 20 лет температурные условия в придонных слоях воды в глубоководном районе Петрозаводской губы характеризуются постоянством. Анализ данных по придонной температуре воды на трех глубоководных станциях в Петрозаводской губе Онежского озера подтвердил однородность термических условий, что объясняется сходными глубинами (28–29 м) и относительно близким расположением станций. Температура воды у дна в летний период варьирует в пределах 5–7°C и достигает максимальных значений (8°C) в сентябре, что соответствует оптимальным условиям для роста *M. affinis*.

По величине первичной продукции (170–226 мгС/м²·сут.) трофические условия за последние 30 лет в центральной части Петрозаводской губы в летний период не претерпели изменений (Теканова [Tekanova] 2008, 2023). Трофические условия в районе исследований, оцененные по концентрации хлорофилла *a* в поверхностном слое воды, также были однородными и соответствовали α -мезотрофному статусу в весенний период и олиготрофному – в летний. Анализ факторов среды показал, что температурные, кормовые и кислородные условия в Петрозаводской губе в целом благоприятны для функционирования популяции *M. affinis*.

В ходе исследования нами выявлены две возрастных когорты в популяции *M. affinis* в Петрозаводской губе Онежского озера. Сравнение размерно-возрастного состава популяции *M. affinis* в Петрозаводской губе с данными по другим пресным водоемам показало сходство в количестве возрастных когорт этих реликтовых рачков. Так, в оз. Пертозеро (Гордеев [Gordeev] 1952), оз. Кривом (Алимов и Финогенова [Alimov and Finogenova] 1975; Максимов [Maximov] 2021), озерах Среднее и Нижнее Куйто (Китаев [Kitaev] 1975) и в шведском оз. Венерн (Швеция) (Johnson and Wiederholm 1992) также были выявлены две возрастных когорты рачков, соответствующих однолетним и двухлетним особям. Однако в соленых водах Балтийского моря количество возрастных когорт в популяции *M. affinis* может варьировать от 1 до 4. Например, в Ботническом заливе Балтийского моря на станциях с глубинами 5 и 210 м был выявлен 2–3-летний жизненный цикл *M. affinis*, а на станциях с глубинами 67 и 84 м – жизненный цикл от 2 до 3–4 лет (Leonardsson et al. 1988). В основной части Балтийского моря на глубине 34 м количество возрастных когорт в популяции *M. affinis* составляло от 2 до 3 (Sarvala 1986), на глубинах 20–46 м – от 1 до 2 (Uitto and Sarvala 1991). Таким образом, этот показатель популяции *M. affinis* существенно варьирует в зависимости от температурных, кормовых условий, насыщения воды кислородом и других факторов среды (Sparrevik and Leonardsson 1999; Aljetlawi and Leonardsson 2002).

Реликтовые ракообразные *M. affinis* являются основным кормовым объектом ценных видов рыб Онежского озера, участвуют в трансформации органического вещества и служат индикаторами экологической ситуации в загрязняемых заливах. Важная роль в функционировании экосистемы водоема определяет необходимость изучения их жизненных циклов. Анализ размерной структуры популяции *M. affinis* позволил впервые получить важные сведения об особенностях биологии этих животных в Петрозаводской губе Онежского озера. Достаточно большая доля молодежи в популяции (до 50%) свидетельствует о ее высоком продукционном потенциале. В популяции *M. affinis* в Петрозаводской губе обнаружены особи двух возрастных когорт с размерами 3.1–7.0 мм и 7.1–10.0 мм.

Полученные данные о двух возрастных когортах являются необходимой информацией для моделирования численности популяции реликтовых ракообразных и объяснения снижения их количества, которое наблюдается в последние годы в Онежском озере в условиях климатических изменений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института водных проблем Севера Карельского научного центра РАН по теме «Диагноз состояния и долгосрочный прогноз изменений экосистем крупнейших озер-водохранилищ Севера ЕЧР (Онежского и Выгозера), входящих в систему Беломоро-Балтийского водного пути» (госрегистрация № 121021700117-3).

ЛИТЕРАТУРА

- Alekseev V.R. and Tsalolikhin S.Ya. 2016.** Identification guide of zooplankton and zoobenthos of fresh waters of European Russia. Vol. 2. Zoobenthos. KMK Scientific Press Ltd., Moscow–Saint Petersburg, 457 p. [In Russian].
- Alimov A.F. and Finogenova N.P. 1975.** Biocenoses and productivity of benthos. In: M.N. Dubinina et al. (Eds). Biological productivity of northern lakes. Vol. 1. Nauka, Leningrad: 156–195. [In Russian].
- Aljetlawi A.A. and Leonardsson K. 2002.** Size-dependent competitive ability in a deposit-feeding amphipod, *Monoporeia affinis*. *Oikos*, **97**(1): 31–44. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970103.x>
- Asochakov A.A. 1993.** Technique for measuring body length of amphipods. *Hydrobiological Journal*, **29**(2): 90–94. [In Russian].
- Asochakov A.A. 2020.** A brief overview of methods for assessing the age of amphipod (Crustacea, Amphipoda). *Modern Science*, **7**(2): 14–18. [In Russian].
- Berezina N., Kalinkina N. and Maximov A. 2021.** Distribution and functional ecology of malacostracan crustaceans in Russian northern and arctic lakes. In: L.S. Shirokova, O.S. Pokrovsky, T.Y. Vorobyeva and Yu. Bepalaya (Eds). Lake water: properties and uses (Case studies of hydrochemistry and hydrobiology of lakes in northwest Russia). Series: Climate change and its causes, effects and prediction. Nova Science Publishers, New York: 229–248.
- Efremova T.V. 2010.** Thermal mode. In: N.N. Filatov (Ed.). Lake Onego. Atlas. Karelian Research Center of RAS, Petrozavodsk: 55–66. [In Russian].
- Filatov N., Baklagin V., Efremova T., Nazarova L. and Palshin N. 2019.** Climate change impacts on the watersheds of Lakes Onego and Ladoga from remote sensing and in situ data. *Inland Waters*, **9**: 130–141. <https://doi.org/10.1080/20442041.2018.1533355>
- Gordeev O.N. 1952.** Biology and ecology of the relict crustacean *Pontoporeia affinis* Lindstr. in the lakes of Karelia. *Uchenie Zapiski Karelo-Finnskogo Universiteta. Biologicheskije Nauki*, **2**(3): 98–109. [In Russian].
- Johnson R.K. and Wiederholm T. 1992.** Pelagic-benthic coupling – the importance of diatom interannual variability for population oscillations of *Monoporeia affinis*. *Limnology and Oceanography*, **37**: 1596–1607. <https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.8.1596>
- Kalinkina N.M. and Belkina N.A. 2018.** Dynamics of benthic communities state and the sediment chemical composition in Lake Onega under the influence of anthropogenic and natural factors. *Principy èkologii*, **2**(27): 56–74. [In Russian]. <https://doi.org/10.15393/j1.art.2018.7643>
- Kalinkina N.M., Sidorova A.I., Polyakova T.N., Belkina N.A., Berezina N.A. and Litvinova I.A. 2016.** Decline in the deepwater benthic communities abundance in the Onego Lake under multifactor influence. *Principy èkologii*, **2**(18): 43–61. [In Russian]. <https://doi.org/10.15393/j1.art.2016.5182>
- Kalinkina N.M., Tekanova E.V., Sabylina A.V. and Ryzhakov A.V. 2019.** Changes in the hydrochemical regime of Onego Lake since the early 1990s. *Izvestiya Rossijskoi Akademii Nauk. Seriya Geograficheskaya*, **1**: 62–72. [In Russian]. <https://doi.org/10.31857/S2587-55662019162-72>
- Kalinkina N.M., Tekanova E.V. and Siarki M.T. 2017.** The ecosystem of Lake Onego: the reaction of aquatic communities to anthropogenic factors and climatic changes. *Water Management in Russia: Problems, Technologies, Management*, **1**: 4–18. [In Russian]. <https://doi.org/10.35567/1999-4508-2017-1-1>
- Kalinkina N.M., Tekanova E.V., Syarki M.T., Georgiev A.P., Isakova K.V., Tolstyakov A.V., Zdorovenov R.E. and Smirnova V.S. 2023.** Limnological indicators of the state of Lake Onego and the Vygozersky reservoir: water temperature, chlorophyll a concentration, phytoplankton production. Certificate of registration of the database 2023621189, 12.04.2023. Application № 2023620710, from 20.03.2023. [In Russian].
- Kitaev S.P. 1975.** Production of relict crustaceans of the Middle and Lower Kuito lakes. Materials of the Reporting session of the SevNIORH Academic Council on the results of the work in 1973–1974. Petrozavodsk: 81–83. [In Russian].
- Kitaev S.P. 2007.** Basic general limnology for hydrobiologists and ichthyologists. Kareli'skiy nauchmiy tsentr, Petrozavodsk, 395 p. [In Russian].

- Korosov A.V. 1996.** Ecological applications of component analysis. Izdatelstvo Petrozavodskogo Universiteta, Petrozavodsk, 152 p. [In Russian].
- Korosov A.V. 2007.** Special methods of biometrics. Izdatelstvo Petrozavodskogo Universiteta, Petrozavodsk, 364 p. [In Russian].
- Lehtonen K.K. and 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. *Marine Ecology Progress Series*, **168**: 71–85. <https://doi.org/10.3354/meps168071>
- Leonardsson K., Sörlin T. and Samberg H. 1988.** Does *Pontoporeia affinis* optimize age at reproduction in the Gulf of Bothnia? *Oikos*, **52**(3): 328–336. <https://doi.org/10.2307/3565206>
- Lozovik P.A. 2015.** Assessment of assimilation capacity to phosphoric and organic loads and normalization of permissible anthropogenic impact on water bodies by kinetic and hydrogeochemical models. In: N.N. Filatov et al. [Collective of authors]. Current state and changes of ecosystems of large lakes-reservoirs of the north-west European territory of Russia under climate change and human impact. Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk: 88–95. [In Russian].
- Maximov A.A. 2021.** Population dynamics of the glacial relict amphipods in a subarctic lake: role of density-dependent and density-independent factors. *Ecology and Evolution*, **11**(22): 15905–15915. <https://doi.org/10.1002/ece3.8260>
- Nazarova L.E., Isakova K.V., Kalinkina N.M. and Balaganskii A.F. 2022.** The climate warming influence on the Shuya River winter runoff and the consequences for zoobenthos of the Onego Lake. *Izvestiya Russkogo Geograficheskogo Obschestva*, **154**(1): 28–36. [In Russian]. <https://doi.org/10.31857/S0869607122010086>
- Polyakova T.N. 2015.** Macrozoobenthos. In: N.N. Filatov et al. [Collective of authors]. Current state and changes of ecosystems of large lakes-reservoirs of the north-west European territory of Russia under climate change and human impact. Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk: 127–133. [In Russian].
- Sabylina A.V., Selivanova E.A., Basov M.I. and Zubkov M.B. 2010.** Oxygen. In: N.N. Filatov (Ed.). Lake Onego. Atlas. Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk: 92. [In Russian].
- Sabylina A.V., Tekanova E.V. and Kalinkina N.M. 2018.** Chlorophyll “a” in the water of Lake Onego. Certificate of state registration of the database № 2018621068. Copyright holder: Federal State Budgetary Institution of Science Federal Research Center “Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences” (RU). Date of state registration in the database registry 13.06.2018. [In Russian].
- Sarvala J. 1986.** Interannual variation of growth and recruitment in *Pontoporeia affinis* (Lindström) (Crustacea: Amphipoda) in relation to abundance fluctuations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **101**(1–2): 41–59. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(86\)90041-9](https://doi.org/10.1016/0022-0981(86)90041-9)
- SCOR-UNESCO 1966.** SCOR-UNESCO Working Group 17. Determination of photosynthetic pigments in sea water. Monographs on Oceanographic Methodology, 1. UNESCO, Montreux: 9–18.
- Sparrevik E. and Leonardsson K. 1999.** Direct and indirect effects of predation by *Saduria entomon* (Isopoda) on the size-structure of *Monoporeia affinis* (Amphipoda). *Oecologia*, **120**: 77–86. <https://doi.org/10.1007/s004420050835>
- Spikkeland I., Kinsten B., Kjellberg G., Nilssen J.P. and Väinölä R. 2016.** The aquatic glacial relict fauna of Norway – an update of distribution and conservation status. *Fauna Norvegica*, **36**: 51–65. <https://doi.org/10.5324/fn.v36i0.1994>
- Sundelin B., Rosa R. and Eriksson Wiklund A.-K. 2008.** Reproduction disorders in the benthic amphipod *Monoporeia affinis*: an effect of low food resources. *Aquatic Biology*, **2**: 179–190. <https://doi.org/10.3354/ab00048>
- Sushchenia L.M., Semenchko V.P. and Vezhnovets V.V. 1986.** Biology and production of relict glacial crustaceans. Nauka i Tekhnika, Minsk, 160 p. [In Russian].
- Tekanova E.V. 2008.** Primary production is the base for forming of food supply. In: V.I. Kukharev and A.A. Lukin (Eds). Bioresources of Lake Onego. Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk: 36–43. [In Russian].
- Tekanova E.V., Kalinkina N.M. and Smirnova V.S. 2023.** Reconstruction of photosynthesis values in Lake Onego by chlorophyll a concentration. *Vestnik of Astrakhan state technical university. Series: fishing industry*, **1**: 45–54. [In Russian]. <https://doi.org/10.24143/2073-5529-2023-1-45-54>
- Uitto A. and Sarvala J. 1991.** Seasonal growth of the benthic amphipods *Pontoporeia affinis* and *P. femorata* in a Baltic archipelago in relation to environmental factors. *Marine Biology*, **111**: 237–246. <https://doi.org/10.1007/BF01319705>
- Vislyanskaya I.G. 1990.** Phytoplankton. In: Z.S. Kaufman (Ed.). Ecosystem of Lake Onego and trends of its changes. Nauka, Leningrad: 183–192. [In Russian].