



УДК 574.5: 57.045

О жизненном цикле *Paramononchus alimovi* Tsalolichin, 1990 и влиянии климатических факторов на количественное развитие этого вида в озере Кривом

В.А. Петухов и А.О. Смунов*

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: alexey.smurov@zin.ru

РЕЗЮМЕ

Исследовали продолжительность жизненного цикла нематоды *Paramononchus alimovi* Tsalolichin на двух глубоководных станциях (ст. 2 и ст. 18) в оз. Кривом и вклад многолетней изменчивости климата на динамику количественного развития этого вида. В результате проведенных исследований было показано, что продолжительность жизненного цикла этого вида в оз. Кривом составляет 2–3 месяца. Температурные условия существования вида стабильны и близки к температурному оптимуму для этого вида. Для анализа влияния климата на динамику количественного развития *P. alimovi* рассчитывали коэффициенты корреляции связи между среднесезонной (май–сентябрь) численностью и биомассой нематод и индексами Северо-Атлантического колебания (NAO), арктической осцилляции (АО). Нами выявлено достоверное влияние Северо-Атлантического колебания на количественное развитие нематод на ст. 2 для периода июль – сентябрь (NAO_JAS) с лагом 2 года, для периода декабрь–март (NAO_DJFM) с лагом 1 год. Для ст. 18 показана достоверная связь количественного развития нематод с индексом для периода март–май (NAO_MAM) без лага. Корреляции климатических индексов с биомассой бентоса с лагом 1 год и без лага характерны для многих северных озер. Максимум поступления биогенных веществ должен наблюдаться после полного оттаивания грунтов и быть приурочен к осенним паводкам. Таким образом, годы с положительными аномалиями индексов обеспечивают благоприятные возможности развития фитопланктона в следующем году, которое опосредованно через трофический каскад отражается и на зообентосе. Корреляции индекса NAO со значениями количественного развития нематод в текущий год связаны с погодой, предшествующей сходу льда на озере. Объяснение полученного нами двухлетнего лага связано с другим компонентом экосистемы – макрозообентосом. Основным компонентом макрозообентоса в глубине оз. Кривого является амфипода *Monoporeia affinis*. Этот вид имеет 2-летний цикл и конкурирует за ресурсы с *P. alimovi*.

Ключевые слова: естественные климатические колебания, жизненный цикл, мейобентос, нематоды

On the life cycle of *Paramononchus alimovi* Tsalolichin, 1990 and the influence of climatic factors on the quantitative development of this species in the Lake Krivoe

V.A. Petukhov and A.O. Smurov*

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: alexey.smurov@zin.ru

ABSTRACT

The life cycle of nematode *Paramononchus alimovi* Tsalolichin on two deepwater stations (St. 2 and St. 18) in Lake Krivoe and the contribution of the long-term climate variability to the dynamics of the quantitative development of this species were investigated. As a result of the research, it was shown that the life cycle of this species in Lake

*Автор-корреспондент / Corresponding author

Krivoe is 2–3 months. The temperature conditions of this species existence are stable and close to the temperature optimum for this species. Climatic factors indirectly influence the quantitative development of this species in Lake Krivoe. To analyze the influence of climate on the dynamics of quantitative development of *P. alimovi*, we calculated the correlation coefficients of the relationship between the average seasonal (May–September) nematode abundance and biomass and indices of the North-Atlantic Oscillation (NAO), arctic oscillation (AO). We found a significant effect of the North Atlantic Oscillation on the quantitative development of nematodes at St.2 for the period July–September (NAO_JAS) with a lag of 2 years, for the period December – March (NAO_DJFM) with a lag of 1 year. For St. 18 a reliable relationship of quantitative development of nematodes with the index for the period March–May (NAO_MAM) without lag is shown. Correlations of climatic indices with benthic biomass with a lag of 1 year and without lag are characteristic of many northern lakes. The maximum income of nutrients should be observed after complete thawing of soils and should be confined to autumn floods. Thus, years with positive index anomalies provide favorable opportunities for the development of phytoplankton in the next year, which is indirectly reflected in the zoobenthos through the trophic chain. Correlation of the NAO index with the values of quantitative development of nematodes in current year is related to the weather preceding the ice disappearance on the lake. Explanation of the obtained two-year lag is associated with another component of the ecosystem – macrozoobenthos. The main component of macrozoobenthos in the depths of the Lake Krivoe is amphipod *Monoporeia affinis*. This species has 2-year cycle and competes for resources with *P. alimovi*.

Key words: natural climatic variations, life cycle, meiobenthos, nematodes

ВВЕДЕНИЕ

Жизненные циклы нематод известны только для небольшого числа видов, которые являются почти исключительно морскими обитателями. Для адекватного установления продолжительности жизненного цикла необходимы данные как полевые, так и полученные в ходе лабораторного культивирования соответствующих видов. Однако все проведенные к настоящему времени исследования касаются только литоральных видов морских нематод; глубоководные виды, которые обитают в более постоянных условиях, практически не привлекли внимание специалистов. Настоящая работа посвящена исследованию жизненного цикла нематоды *Paramononchus alimovi* Tsalolichin, обитающей в некоторых северных озерах. Впервые этот вид был описан в 1990 г. из одного озера на Кольском полуострове (Цалолихин [Tsalolikhin] 1990). В дальнейшем он был обнаружен в оз. Кривом (Tsalolikhin and Petukhov 2006), где является ведущей формой мейобентоса глубоководной части озера.

Мы поставили своей целью на основании сезонных полевых данных, полученных в период 2004–2015 гг. в оз. Кривом, изучить жизненный цикл *P. alimovi*. Кроме исследования собственно жизненного цикла, нами предпринята попытка оценить вклад многолетней изменчивости климата на динамику количественного развития этого вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Озеро Кривое расположено у северного берега устья губы Чула Кандалакшского залива Белого моря на мысе Картеш в районе Беломорской биологической станции ЗИН РАН. Водоем характеризуется наличием в центре глубоководного желоба с глубинами 18–32 м, заполненного иловыми отложениями многометровой толщины. Температура воды в желобе постоянна в течение года – 3.5–7 °С. На глубине 32 м она изменяется в пределах 3.5–5.5 °С, на глубине 18 м – в пределах 5–7 °С. Карта озера с координатами станций, гидрологическими и гидрохимическими данными уже была опубликована ранее (Петухов [Petukhov] 2016).

Материал для данного исследования собирался в 2004–2015 гг. в течение вегетационного сезона – с марта по октябрь. Всего собрано и обработано более 60 проб глубоководного мейобентоса: ст. 18 (глубина 18.0 м) и ст. 2 (глубина 32.0 м). Пробы отбирали почвенным стаканчиком из специальных окон в крышке дночерпателя Ван-Вина 1/40 м². На каждой станции отбирали по две пробы грунта. Исследовали верхний пятисантиметровый слой грунта. Отобранный грунт промывали через газовое сито с размером ячеек 90 мкм. Из оставшегося осадка животных выбирали с помощью камеры Богорова под микроскопом. Отобранных животных помещали в глицерин (для просветления). Определение из-

влеченных животных происходило под микроскопом соответственно описанию этого вида (Цалолыхин [Tsalolikhin] 1990). За весь период исследований в глубоководной части озера из нематод был обнаружен только *P. alimovi*. Сбор и обработку проб осуществляли по стандартной методике (Berezina and Petukhov 2006). Дополнением к стандартной методике служил подсчет плотности трех размерных групп нематоды *P. alimovi*. Учитывали экземпляры 3 размерных классов: 0.5–1 мм, 1.1–2.0 мм и 2.1–3.0 мм.

Для анализа влияния климата на динамику количественного развития *P. alimovi* рассчитывали коэффициенты корреляции и линейной регрессии связи между среднесезонной (май – сентябрь) численностью и биомассой нематод и индексами Северо-Атлантического колебания (NAO), Арктической осцилляции (АО). Индексы NAO и АО были взяты с сайта NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration) (<http://www.cpc.ncep.noaa.gov>) и использованы в настоящей работе. Связь с индексами NAO и АО анализировали в четырех вариантах; для выявления связи использовали как годовые индексы (NAO_annual и АО_annual), так и значения индексов для 4 зимних месяцев: декабря, января, февраля и марта – индексы NAO_DJFM и АО_DJFM. Кроме того, анализировали аналогичные связи с сезонными индексами Северо-Атлантического колебания (NAO) и месячными индексами Северо-Атлантического колебания (NAO), Арктической осцилляции (АО).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Жизненный цикл *Paramononchus alimovi* в оз. Кривом

Анализ изменения плотности и доли размерных групп этого вида нематод позволил расшифровать варианты его жизненного цикла. По-видимому, размножение нематод может происходить еще в тот момент, когда акватория озера покрыта льдом. Так, в начале апреля 2013 г. нематоды на ст. 2 были представлены только крупными и средними особями (Рис. 1). К концу мая этого года, несмотря на падение плотности, нематоды были представлены по-прежнему только крупными и средними особями. Резкое увеличение плотности и появление

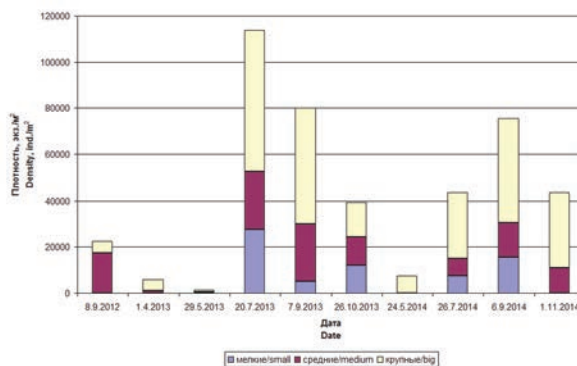


Рис. 1. Плотность разных размерных групп нематод на станции 2 в 2012–2014 гг.

Fig. 1. Density of different size groups of nematodes at station 2 in 2012–2014.

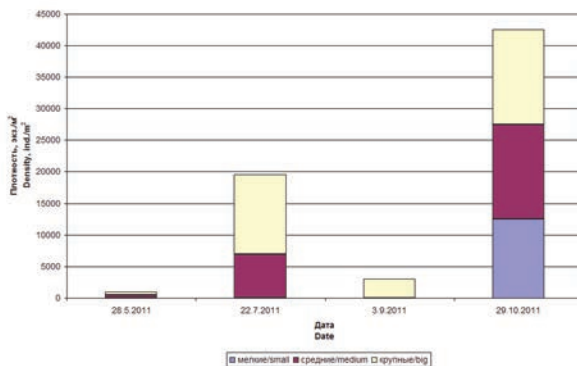


Рис. 2. Плотность разных размерных групп нематод на станции 2 в 2011 г.

Fig. 2. Density of different size groups of nematodes at station 2 in 2011.

мелкоразмерной группы нематод в конце июля свидетельствует о прошедшем в июне–июле размножении *Paramononchus alimovi*. В дальнейшем непрерывное размножение шло, по-видимому, до ноября 2013 г. В отдельные годы возможно прерывистое размножение, как, например, летом и осенью 2011 г. (Рис. 2). Июньская генерация к сентябрю 2011 г. почти вся завершила свой жизненный цикл, а новая генерация возникла в конце сентября.

В течение полевых наблюдений возможны варианты, когда период размножения вообще не выявлялся взятыми пробами, как, например, было в 2005 г. В конце мая на ст. 18 были отмечены только мелкие особи, но в небольшом количестве – 1200 экз./м² (Рис. 3). В июльских

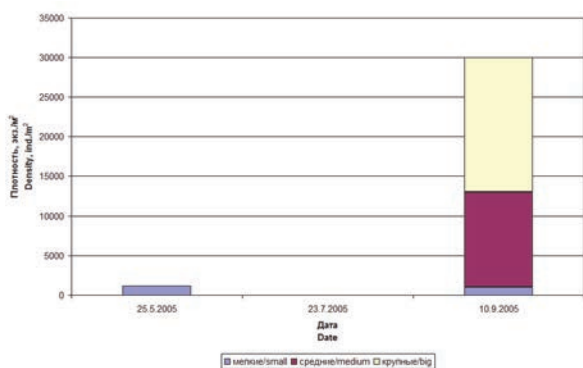


Рис. 3. Плотность разных размерных групп нематод на станции 18 в 2005 г.

Fig. 3. Density of different size groups of nematodes at station 18 in 2005.

пробах нематоды были вообще не выявлены. Тем не менее в начале сентября был скачок численности нематоды *P. alimovi*, и в пробах присутствовали в основном среднеразмерные и крупные особи.

Таким образом, можно предположить, что жизненный цикл этого вида в оз. Кривом занимает 2–3 месяца в течение вегетационного сезона. Немногочисленные самки с яйцами в репродуктивной системе были нами замечены только в конце октября – начале ноября, в момент, когда озеро начинает ночью периодически покрываться тонким слоем льда. В пробах,

взятых на глубоководных станциях, с мая по сентябрь самки с яйцами обнаружены не были. Размерный состав нематод из апрельских проб, взятых в период, когда озеро покрыто льдом (Рис. 1), может свидетельствовать как о том, что их размножение проходит в зимний период, так и о замедлении их роста зимой при отсутствии поступления свежего детрита и, следовательно, о пролонгации жизненного цикла.

Влияние климатических факторов на количественное развитие *Paramononchus alimovi* в оз. Кривое

Нами не были выявлены заметные связи между количественным развитием *P. alimovi* и месячными индексами NAO и АО. Все полученные коэффициенты корреляции не достигали значения 0.4.

Для ст. 2 значимыми оказались коэффициенты корреляции с сезонными индексами Северо-Атлантического колебания для периодов июнь–август с лагом 1 год, июль–сентябрь без лага и с лагом 2 года, а также зимний индекс (декабрь–март) с лагом 2 года (Табл. 1).

Для менее глубоководной ст. 18 значимыми были коэффициенты корреляции с сезонными индексами Северо-Атлантического колебания для периодов март–май без лага и декабрь–февраль с лагом 2 года как для плотности, так

Таблица 1. Связь между плотностью и биомассой *Paramononchus alimovi* с климатическими индексами на станциях 2 и 18.

Table 1. The relationship between the density and biomass of *Paramononchus alimovi* with climatic indices at stations 2 and 18.

Индекс (Index)	Станция 2 (Station 2)		Станция 18 (Station 18)	
	плотность, экз./м ² density, ind./m ²	биомасса, г/м ² biomass, g/m ²	плотность, экз./м ² density, ind./m ²	биомасса, г/м ² biomass, g/m ²
АО annual	0.67 (2)	0.54 (2)		
АО_DJFM	0.58 (2)	0.46 (2)		
NAO_annual				
NAO_DJFM	0.62 (1)		0.44 (2)	0.54 (2)
NAO_JAS	0.7 (2) – 0.59 (0)	0.61 (2)		
NAO_JJA	0.55 (1)			
NAO_DJF			0.54 (2)	0.54 (2)
NAO_MAM			0.63 (0)	0.67 (0)

Примечание. В таблице указаны коэффициенты корреляции с соответствующими индексами, большие, чем 0.4. В скобках указано количество лет лага. Жирным шрифтом выделены достоверные коэффициенты корреляции ($p < 0.05$).

Note. The table shows the correlation coefficients with the corresponding indices, greater than 0.4. In parentheses there are the number of years of lag. Reliable correlation coefficients are highlighted ($p < 0.05$).

и биомассы нематод. Кроме того, достаточно большими оказались коэффициенты корреляции с зимними индексами с лагом 2 года.

Изменения климата, выраженные индексом Арктической осцилляции, по нашим данным оказывали влияние на количественное развитие нематод только на ст. 2. Значимыми были корреляции с годовым и зимним индексом.

ОБСУЖДЕНИЕ

Жизненный цикл *Paramononchus alimovi*

Длительность жизненного цикла зависит как от размера нематод, так и от температуры и солености среды. Было показано, что для мелких видов нематод характерно большее количество годовых генераций, чем для более крупных (Чесунов [Tchesunov] 2006). Крупные морские нематоды имеют 1–2 генерации в год. Количество генераций сильно зависит от условий обитания конкретных видов. Например, у литоральных видов северных морей показаны два пика размножения – летом и зимой, несмотря на то, что условия существования нематод значительно различаются (Skoolmum and Gerlach 1971; Краснова [Krasnova] 2007).

Время генерации – величина не постоянная. Она зависит от температуры, при которой проходит жизнь нематод. Проведенные лабораторные исследования жизненных циклов 6 видов нематод из мангровых мелководий во Флориде показали, что время генерации минимально в случае жизни нематод в условиях температурного оптимума (Horper et al. 1973). Если условия отличались от оптимальных, то время развития могло увеличиваться в несколько раз.

Мелкий вид нематод *P. alimovi* в оз. Кривом живет в узких температурных границах; он не был ни разу встречен на менее глубоких станциях, где температура воды превышала летом 8 °С, поэтому можно считать, что этот вид живет в условиях температурного оптимума. Такие условия существования вида в оз. Кривом свидетельствуют, с одной стороны, об отсутствии специальных адаптаций к значительным сезонным изменениям температуры воды, подобных тому, что наблюдается у морских литоральных видов нематод. Косвенно это подтверждается тем, что этот вид был найден в озерах всего

дважды (Tsalolikhin and Petukhov 2006). С другой стороны, представляется вероятным, что и продолжительность жизненного цикла вида, и его количественное развитие в условиях температурного оптимума в первую очередь зависят от обеспеченности организмов пищей и конкурентными отношениями с другими видами.

В этом случае становится важным действие климатических факторов, которые, будучи лишены возможности влиять на жизненный цикл и время генерации *P. alimovi* непосредственно, могут повлиять косвенно. Известно, что климатические факторы действуют на сообщества животных обычно не непосредственно, а через изменение количества пищи (White 2008).

Влияние климата на количественное развитие *Paramononchus alimovi*

В настоящее время выполнено большое количество исследований, в которых показана связь между изменением климата и изменениями физических показателей водной среды и количественного развития гидробионтов. В последние два десятилетия популярным является использование различных климатических индексов для анализа влияния климата на биологические процессы. Преимущество индексов по сравнению с традиционными показателями (такими, как динамика температуры, влажности и т.п.) в том, что индексы представляют собой интегральную оценку изменения многих климатических параметров. Наиболее часто при описании влияния климата на биологические процессы в водоемах северной Европы используются индексы Северо-Атлантического колебания (NAO) и Арктического колебания (АО).

Известно, что индекс Северо-Атлантического колебания характеризуется разностью давления между Исландским минимумом и Азорским максимумом давления и влияет на интенсификацию западного переноса в Северном полушарии. Многочисленными исследованиями показана не только связь между значениями этого индекса и климатическими явлениями, но и его влияние на биологические процессы в Северной Атлантике и водоемах Европы. Считается, что NAO влияет на три основных параметра, обуславливающих океаническую циркуляцию: 1) скорость ветра; 2) скрытый и явный потоки

тепла; 3) испарение или осадки (Диксон и Майнке [Dickson and Meincke] 2005). Известно, что положительные значения NAO ведут к увеличению западного переноса воздушных масс и к прохладному лету и мягкой и влажной зиме в Европе. Если индекс NAO низкий, то возможны холодные сухие зимы в северных европейских районах. Кроме того, было показано, что NAO влияет на продолжительность как времени ледового покрытия озер, так и времени отсутствия льда в водоеме (Dokulil and Herzig 2009).

Индекс арктической осцилляции (АО) характеризует разницу давления между приполюсной областью и кольцевой окраиной полярного региона. Положительная фаза арктической осцилляции связана с зональной циркуляцией в средних широтах, отрицательная – с меридиональной. При положительном индексе АО характерны шторма в океане на севере и более влажная погода в Скандинавии. Если индекс АО отрицательный, в полярной области, как правило, наблюдается высокое давление и происходит сильное движение холодного полярного воздуха в средние широты.

Индексы АО и температура поверхностного слоя Белого моря плохо коррелируют друг с другом (Толстиков [Tolstikov] 2016a), однако наблюдается гетерогенность и противофазность хода температур или лаг, которые связаны с локальными особенностями районов Белого моря.

Необходимо отметить, что связь температуры поверхностного слоя Белого моря и индексов NAO прослеживается лишь в зимние месяцы (Толстиков [Tolstikov] 2016b). Наибольший коэффициент корреляции между значениями NAO и температурой был отмечен автором в феврале – 0.52. При этом для летнего периода связи температуры поверхностного слоя Белого моря с NAO не были выявлены. В другой работе коэффициент взаимной корреляции между модельными среднегодовыми значениями температуры поверхностного слоя Белого моря и значениями годового индекса NAO после скользящего двухгодичного сглаживания равен 0.47 (Neelov and Savchuk 2003).

Поэтому логично предположить, что влияние значений индекса NAO на биоту водоемов в акватории Белого моря должно проявляться, в первую очередь, не для годового индекса (NAO_annual), а для более частных индексов.

Нами выявлено влияние Северо-Атлантического колебания на количественное развитие нематод для периода декабрь – март (NAO_DJFM) с лагом 1 год для ст. 2 и периода декабрь–февраль (NAO_DJF) с лагом 2 года для ст. 18. При этом значения полученных нами индексов корреляции примерно соответствовали тем, что были рассчитаны для температуры поверхностного слоя Белого моря.

Отдельного обсуждения заслуживают корреляции индекса NAO со значениями количественного развития нематод в текущий год (лаг 0 лет). Таких значимых корреляций выявлено две: для периода март–май для ст. 18 и для периода июль–сентябрь для ст. 2. В первом случае очевидна связь с погодой, предшествующей сходу льда на озере. Как известно участникам экспедиционных работ на оз. Кривом, сход льда возможен как в начале мая, так и в начале июня. Соответственно изменяется время развития планктонного сообщества и, следовательно, уменьшается или увеличивается время поступления с поверхности в придонные слои сестона, который опускается на дно озера и служит главным компонентом пищи нематод. Корреляцию для периода июль–сентябрь для ст. 2 можно объяснить относительным повышением температуры воды (на 1–2 °С), которое следует за прогревом воды вышележащих слоев с некоторой задержкой и постепенным оседанием сестона.

Проведенные ранее на оз. Кривом исследования показали, что межгодовая динамика биомассы бентоса следовала за изменениями в планктоне. Было отмечено, что биомасса прибрежного зообентоса достоверно ($p < 0.05$) коррелировала с биомассой фитопланктона в тот же период. В то же время биомасса фитопланктона в августе с лаг-периодом в один год коррелировала и с биомассой макрозообентоса прибрежной зоны и с годовым индексом АО. Влиянием годового индекса АО объяснялись 77% вариации биомассы прибрежного зообентоса (Maximov et al. 2009; Максимов и др. [Maximov et al.] 2012).

Полученные нами результаты по динамике среднесезонной биомассы мейобентоса в прибрежной зоне показывают аналогичную картину (не опубликовано): положительную корреляцию среднесезонной биомассы мейобентоса с биомассой фитопланктона за текущий год

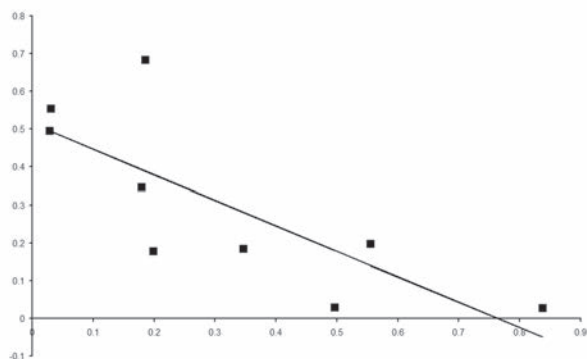


Рис. 4. Взаимоотношение между биомассами нематод в сентябрьских пробах на станции 2. По оси абсцисс – биомасса нематод за 2 года до текущего; по оси ординат – биомасса нематод в текущем году (г/м²). Линия на графике соответствует линии линейной регрессии.

Fig. 4. The relationship between the biomass of nematodes in the September samples at station 2. On the abscissa is the nematode biomass 2 years before the current one; the ordinate axis is the nematode biomass in the current year (g/m²). The line in the graph corresponds to the linear regression line.

и положительные корреляции с аналогичной биомассой мейобентоса и годовыми индексами АО и NAO с лаг-периодом в один год.

Вероятно, для объяснения влияния климата на динамику количественного развития мейобентоса с лагом в один год подойдет ранее предложенное объяснение (Максимов [Maximov] 2012). В оз. Кривом наблюдается типичная для большинства европейских водоемов ситуация, когда развитие планктона и бентоса положительно коррелирует с индексами NAO и АО. Повышенное количество осадков в течение года с положительными индексами ведет к увеличению поступления питательных веществ в озеро. Мягкие зимы, которым соответствуют высокие индексы NAO и АО, увеличивают содержание биогенных веществ в поверхностном стоке.

Весенний паводок при условии промерзания почвы на водосборе не приводит к обогащению озера биогенами. Максимум поступления биогенных веществ должен наблюдаться после полного оттаивания грунтов и также приурочен к осенним паводкам. Таким образом, годы с положительными аномалиями индексов обеспечивают благоприятные возможности развития фитопланктона в следующем году, которое опосредованно через трофический каскад отражается и на зообентосе.

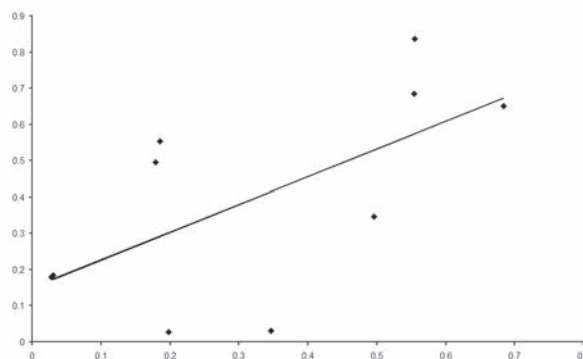


Рис. 5. Взаимоотношение между биомассами нематод в сентябрьских пробах на станции 2. По оси абсцисс – биомасса нематод за 1 год до текущего; по оси ординат – биомасса нематод в текущем году (г/м²). Линия на графике соответствует линии линейной регрессии.

Fig. 5. The relationship between the biomass of nematodes in the September samples at station 2. On the abscissa is the nematode biomass 1 year before the current one; the ordinate axis is the nematode biomass in the current year (g/m²). The line in the graph corresponds to the linear regression line.

Однако этой схемы недостаточно чтобы объяснить лаг в 2 года для мейобентоса глубоководья. В связи с этим хотелось бы обратить внимание на одно обстоятельство. Основу плотности глубоководного мейобентоса составляют нематоды. Если рассмотреть, как зависит биомасса нематод в текущем году от биомасс нематод в предшествующие годы, то биомасса нематод отрицательно коррелирует с аналогичной биомассой с лагом 2 года ($r = -0.78$; $p < 0.05$) и положительно с лагом 1 год ($r = 0.63$; $p < 0.05$) (Рис. 4–5). Это – прямое указание на цикличность.

Этот лаг не может быть объяснен особенностями жизненного цикла самих нематод, который по нашим данным летом не превышает 3 месяца. Объяснение этого лага связано с другим компонентом экосистемы – макрозообентосом. Основным компонентом макрозообентоса в глубине оз. Кривого является амфипода *Monoporeia affinis* (до 80% биомассы макрозообентоса). Этот вид имеет двухлетний цикл. Считается, что низкие температуры за пределами вегетационного сезона значительно тормозят соматический рост *M. affinis*, репродуктивное развитие которой приходится в позднюю осень и зиму. *M. affinis* начинает размножение в конце ноября, после чего самцы умирают. Самки несут яйца до весны, производят следующее поколение

к марту или апрелю и умирают в течение нескольких недель после этого (Segerstråle 1970). По-видимому, это также верно и для этого вида в оз. Кривое (Аракелова [Arakelova 2006]).

Недавно было показано, что между макрозообентосом и мейобентосом в оз. Кривое существуют конкурентные отношения (Максимов и др. [Maximov et al.] 2017). На максимальное развитие макрозообентоса приходился минимум количественного развития мейобентоса, и наоборот. Известно, что рацион *M. affinis* состоит главным образом из детрита (Elmgren 1976), которым также питаются нематоды. Кроме того, минимальные показатели биомассы мейобентоса могут быть связаны с выеданием нематод амфиподами, которое было доказано ранее проведенными исследованиями (Elmgren 1976; Курашов [Kurashov] 1994).

Логично предположить, что достоверные двухлетние колебания количественных показателей *P. alimovi* связаны с двухлетним циклом развития *M. affinis*, который, в свою очередь, зависит от климатических условий.

Таким образом, влияние климата на количественное развитие нематод опосредовано сложными биотическими связями.

ВЫВОДЫ

1. Продолжительность жизненного цикла нематоды *Paramononchus alimovi* Tsalolichin в оз. Кривом составляет 2–3 месяца. Температурные условия существования вида стабильны и близки к температурному оптимуму для этого вида.

2. На количественное развитие этого вида в оз. Кривое опосредованно влияют климатические факторы. Это выражается как через изменение количества пищи, доступной для вида, так и через влияние изменений климата на конкурентов и хищников.

3. Количественное развитие *P. alimovi* имеет двухлетний цикл и «модерируется» жизненным циклом и количественным развитием *M. affinis*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана государственной темой ЗИН РАН № АААА-А19-119020690091-0.

ЛИТЕРАТУРА

- Arakelova E.S. 2006.** Energy metabolism and growth of *Monoporeia affinis* Lindstr. in boreal Lake Krivoye (Karelia). *Russian Journal of Ecology*, **37**(3): 167–171. [In Russian]. <https://doi.org/10.1134/S1067413606030040>
- Berezina N.A. and Petukhov V.A. 2006.** Productivity and trophic relations in shallow littoral zone of Lake Krivoe (Northern Karelia): meiobenthos and macrozoobenthos. *Proceedings of the Zoological Institute RAS (Zoological Sessions: Annual Reports 2005)*, **310**: 15–24.
- Dickson R. and Meincke J. 2005.** Oceanographic conditions of the Atlantic in 1998–1999 and their gradual recovery after extreme impacts. In: 100 years of oceanographic observations on the “Kola meridian” cross-section in the Barents Sea. PINRO, Murmansk: 130–144. [In Russian].
- Dokulil M.T. and Herzig A. 2009.** An analysis of long-term winter data on phytoplankton and zooplankton in Neusiedler See, a shallow temperate lake, Austria. *Aquatic Ecology*, **43**: 715–725. <https://doi.org/10.1007/s10452-009-9282-3>
- Elmgren R. 1976.** Baltic benthos community and role of the meiofauna. *Contributions from the Askoe Laboratory, University of Stockholm*, **14**: 1–31.
- Hopper B.E., Fell J.W. and Cephalu R.C. 1973.** Effect of temperature on life cycles of nematodes associated with the mangrove (*Rhizophora mangle*) detrital system. *Marine Biology*, **24**: 293–296. <https://doi.org/10.1007/BF00389336>
- Krasnova E.D. 2007.** The life cycle of the free-living nematode *Metachromadora (Chromadoropsis) vivipara* on the littoral of the White Sea. *Zoologicheskii Zhurnal*, **86**(5): 515–525. [In Russian].
- Kurashov E.A. 1994.** Meiobenthos as a component of the lake ecosystem. Alga-Fond, Saint Petersburg, 224 p. [In Russian].
- Maximov A.A. 2012.** Long-term variability of climatic factors and dynamics of benthic communities. In: A.F. Alimov and S.M. Golubkov (Eds). Dynamics of biological diversity and bioresources of continental water bodies. Nauka, Saint Petersburg: 126–138. [In Russian].
- Maximov A.A., Berezina N.A., Golubkov S.M. and Umnova L.P. 2009.** Arctic oscillation and changes in the north lake ecosystem. Biological resources of the White Sea and inland waters of European North. Proceedings of the XXVIII International Conference October, 5–8, 2009. Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia. KRC RAS, Petrozavodsk: 343–348. [In Russian].
- Maximov A.A., Berezina N.A., Golubkov S.M. and Nikulina V.N. 2012.** Long-term climate-related changes

in the productivity of the ecosystem of the northern lake. In: A.F. Alimov and S.M. Golubkov (Eds). Dynamics of biological diversity and bioresources of continental water bodies. Nauka, Saint Petersburg: 138–144. [In Russian].

Maximov A.A., Berezina N.A. and Petukhov V.A. 2017. The meio- to macrozoobenthos ratio in a lake benthic community: Dynamic Aspect. *Doklady Akademii Nauk*, **473**(5): 618–621. [In Russian]. <https://doi.org/10.1134/S0012496617020120>

Neelov I.A. and Savchuk O.P. 2003. 3-D IO RAS-AARI Coupled Hydrodynamic-biogeochemical Model of the White Sea (Final report of INCO-Copernicus Project “WHITESEA” No. ICA2-CT-2000-10014: “Sustainable management of the marine ecosystem and living resources of the White Sea”), 220 p.

Petukhov V.A. 2016. Features of meiobenthos in lake Krivoe (Karelia). *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **320**(3): 348–356. [In Russian]. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2016.320.3.348>

Segerstråle, S.G. 1970. Light control of the reproductive cycle of *Pontoporeia affinis* Lindström (Crustacea: Amphipoda). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **5**: 272–275. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(70\)90006-7](https://doi.org/10.1016/0022-0981(70)90006-7)

Skoolmum P. and Gerlach S.A. 1971. Jahre zeitliche Fluktuationen der Nematodenfauna in Gezeitenbe-

reich des Astuars. *Veröffentlichungen des Institutes für Meeresforschung in Bremerhaven*, **13**: 119–138.

Tchesunov A.V. 2006. Biology of marine nematodes. KMK, Moscow, 367 p. [In Russian].

Tolstikov A.V. 2016a. Variability of the temperature of the surface layer of the White Sea. GEOS, Moscow, 212 p. [In Russian].

Tolstikov A.V. 2016b. Relationship of NAO and surface temperature of the White Sea. *Electronic scientific & practical journal “Modern scientific researches and innovations”*, **9**. Available from: <http://web.snauka.ru/issues/2016/09/71262> (accessed 9 June 2018). [In Russian].

Tsalolikhin S.J. 1990. To the fauna of freshwater mononchids (Nematoda, Mononchida) of the Holarctic. In: Fauna, biology and taxonomy of free-living lower worms. *Trudy Instituta Biologii Vnutrennih Vod*, **64**(67): 54–58. [In Russian].

Tsalolikhin S.J. and Petukhov V.A. 2006. Redescription of *Paramononchus alimovi* Tsalolikhin (Nematoda: Mononchida). *Zoosystematica Rossica*, **14**(2): 187–190.

White T.C.R. 2008. The role of food, weather and climate in limiting the abundance of animals. *Biological Reviews Cambridge Philosophical Society*, **83**(3): 227–248. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00041.x>

Представлена 10 октября 2018; принята 29 апреля 2019.