



Мейобентос озера Кривое (Карелия) в зимний и вегетационный периоды

В.А. Петухов и А.О. Смуров*

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

Представлена 18 марта 2024; после доработки 14 июня 2024; принята 8 июля 2024.

РЕЗЮМЕ

Наша работа посвящена сравнению количественного развития мейобентоса в вегетационный период и в зимнее время в димиктическом полярном оз. Кривое (Карелия). Зимний мейобентос оказался значительно беднее по видовому составу, чем мейобентос вегетационного периода (13 и 29 видов соответственно). Из 8 типичных для озера групп мейобентоса зимой совсем отсутствовали Ostracoda и Cladocera. Анализ пропорций доминирующих групп мейобентоса показал, что исследованный водоем вписывается в группу типичных озер северо-запада России, а не относится к группе полярных озер, как следовало ожидать, исходя из его географических координат. Особенностью оз. Кривое, которое делает его уникальным среди приполярных озер, является высокая биомасса в профундали зимой – 0.14 г/м², которая недостоверно не сильно отличается от таковой в вегетационный период – 0.2 г/м². В литорали и сублиторали зимой, по сравнению с вегетационным сезоном, наблюдается значительное снижение биомассы мейобентоса с 0.47 г/м² до 0.03 г/м² и с 0.05 г/м² до 0.001 г/м² соответственно. Зимой наибольшую биомассу мейобентоса дает профундаль озера – 71.5% общей биомассы мейобентоса, литораль – 27.25% и сублитораль – 1.2%. В вегетационный сезон наблюдается обратная картина: в литорали озера мейобентос составляет 71.5% от общей биомассы мейобентоса, в сублиторали – 9.70% и 18.78% – в профундали. Биомасса зимнего мейобентоса достоверно положительно коррелирует с биомассой сентябрьского мейобентоса, $r = 0.82$ ($p < 0.001$), и с таковой в мае следующего года – $r = 0.56$ ($p < 0.03$). Корреляции между биомассами мейобентоса в разные месяцы вегетационного сезона при этом были недостоверны.

Ключевые слова: вегетационный период, видовой состав, зимний период, количественное развитие, мейобентос

Meiobenthos of Lake Krivoe (Karelia) in the winter and vegetational periods

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

Submitted March 18, 2024; revised June 14, 2024; accepted July 8, 2024.

ABSTRACT

Our work is dedicated to the comparison of the quantitative development of meiobenthos during the vegetative season and in winter in the dimictic subpolar Lake Krivoe (Karelia). The winter meiobenthos turned out to be significantly poorer in species composition than the meiobenthos of the vegetative season (13 and 29 species, respectively). Of the 8 meiobenthic groups typical for the lake, Ostracoda and Cladocera were completely absent in winter. An analysis of the proportions of the dominant meiobenthos groups showed that the studied lake fits into

* Автор-корреспондент / Corresponding author

the group of typical lakes in the North-West of Russia, and does not belong to the group of polar lakes, as would be expected based on its geographical coordinates. The peculiarity of Lake Krivoe that makes it unique among subpolar lakes is the high biomass in the profundal in winter – 0.14 g/m², which does not significantly differ from that in the vegetative season – 0.2 g/m². In the littoral and sublittoral in winter, compared with the vegetative season, there is a significant decrease in meiobenthos biomass from 0.47 g/m² to 0.03 g/m² and from 0.05 g/m² to 0.001 g/m², respectively. In winter, the largest biomass of meiobenthos is provided by the profundal of the lake – 71.5% of the total biomass of meiobenthos, littoral – 27.25%, and sublittoral zone – 1.2%. In the vegetative season, the opposite picture is observed: in the littoral zone of the lake, meiobenthos makes up 71.5% of the total meiobenthos biomass, in the sublittoral zone – 9.70%, and 18.78% in the profundal zone. The biomass of the winter meiobenthos significantly positively correlates with the meiobenthos biomass in September, $r = 0.82$ ($p < 0.001$), and with that in May of the next year, $r = 0.56$ ($p < 0.03$). Correlations between meiobenthos biomasses in various months of the vegetative season were non-significant.

Key words: vegetation period, species composition, winter period, quantitative development, meiobenthos

ВВЕДЕНИЕ

До недавнего времени многие исследователи озер считали, что зима в покрытых льдом озерах – это время ограниченной активности продуцентов и консументов. Широкое использование термина «вегетационный период» для описания летних месяцев в озерах умеренной зоны отражает преобладающую точку зрения на зиму как на период бездействия (Hampton et al. 2017). Работы по изучению озер в зимний период, проведенные в последнее десятилетие, убедительно доказали, что зимние пищевые сети и физические процессы являются одновременно активными и сложными (Salonen et al. 2009; Bertilsson et al. 2013; Hampton et al. 2015). Например, было показано, что в зависимости от характеристик снега лед может обеспечивать до 95% фотосинтетически активной передачи излучения (Bolsenga and Vanderploeg 1992). Это обстоятельство может вызывать зимнее цветение водорослей, которое по уровню может соперничать с летним (Jewson et al. 2009). Было также установлено, что зимние ледовые условия влияют на биомассу и состав фитопланктона в последующий безледный (вегетационный) сезон (Weyhenmeyer et al. 2009). Для зоопланктона раннее появление ракообразных из диапаузы, синхронизированное со временем потепления в конце зимы, может быть связано с его более высокой летней плотностью (Gerten and Adrian 2009; Adrian et al. 2006). Такое взаимное влияние сезонов не ограничивается влиянием зимы на лето, так как есть доказательства того, что динамика подледного зоопланктона может частично зависеть от биомассы позднего летнего зоопланктона (Dokulil et al. 2014).

Необходимо отметить, что приведенные выше факты удалось установить, как правило, в результате анализа долговременных (более 10 лет) результатов мониторинга. В недавнем обзоре, где были проанализированы летние и зимние данные по гидрохимическим и биологическим показателям для большой группы замерзающих зимой озер (Hampton et al. 2017), не приведены данные для озерного бентоса и мейобентоса. Между тем вопрос о том, что происходит с бентосными сообществами в условиях, когда отсутствует приток органического вещества, полученного экосистемой в результате первичного продуцирования, очень важен для понимания того, как функционируют водные пресноводные экосистемы. Нельзя сказать, что такие данные полностью отсутствуют; можно, например, упомянуть работу С.Я. Цалолыхина [Tsalolikhin] (1972) по оз. Долгому и монографию Е.А. Курашова [Kurashov] (1994) по мейобентосу Ладожского озера, где рассмотрены вопросы фаунистических изменений и количественного развития мейобентоса в зимнее время. Однако результаты этих работ получены не на многолетних данных, что отчасти снижает их ценность. Наличие у нас многолетних данных по мейобентосу оз. Кривое для вегетационного и зимнего сезонов определило цель нашей работы.

Целью нашей работы было исследование отличий в качественном и количественном развитии летнего и зимнего мейобентоса оз. Кривое (респ. Карелия). Настоящее исследование касается, главным образом, состояния этой группы животных в месяцы с ноября по апрель, когда водоем покрыт льдом, или в самый канун ледообразования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Озеро Кривое расположено у северного берега устья губы Чупа Кандалакшского залива Белого моря на мысе Картеш в районе Беломорской биологической станции Зоологического института РАН (ЗИН РАН) в 30 км южнее северного Полярного круга. Географические координаты озера – 66°20.5' с. ш. и 33°38' в. д. Водоем характеризуется наличием в центре глубоководного желоба с глубинами 18–32 м, заполненного иловыми отложениями многометровой толщины. Прибрежная зона (глубина 0–3 м) занимает около 30% площади водоема. Для озера характерны достаточно низкие температуры в течение всего года. Максимальные зарегистрированные температуры поверхностного слоя в июле достигали 22–23°C. Обычная температура этих слоев в июле–августе – 16–17°C. Для глубин 18–32 м характерен постоянный температурный режим 3.5–5°C в течение всего года. Обычно лед на озере держится с конца октября – начала ноября до начала мая – начала июня. В момент осеннего ледостава для озера характерна обратная температурная стратификация, весной, когда сходит лед, на водоеме наблюдается весенняя гомотермия (Винберг [Vinberg] 1975). Эти события позволяют разделить год на зимний и вегетационный сезоны.

К сожалению, гидрохимические показатели для озера изучали только в отдельные годы и только в вегетационный период (Табл. 1). Для зимнего периода измерялась только температура придонной воды. Отсутствие этих данных не позволяет оценить влияние факторов среды на сообщество мейобентоса.

Местоположение озера и карта с местоположением станций отбора проб представлены на (Рис. 1, 2). Материал для данного исследования собирали в 2010–2020 гг. в течение вегетационного сезона – с мая по сентябрь на литорали на станциях 1а, 3а, 8а и 10а на глубинах 0.3–0.5 м в прибрежной зоне озера, в сублиторали на станциях 8 и 9 на глубинах 5 и 9 м и в профундали озера на станциях 2 и 18 на глубинах 30 и 18 м соответственно. Всего было собрано и обработано более 240 проб мейобентоса для вегетационного периода и 30 проб, собранных в зимний период. Пробы отбирали почвенным стаканчиком из специальных окон в крышке дночерпателя

Таблица 1. Гидрологические и гидрохимические параметры оз. Кривое в вегетационный период. Данные получены Л.П. Умновой.

Table 1. Hydrological and hydrochemical parameters of Lake Krivoe during the vegetation period. Data obtained by L.P. Umnova.

Параметры Characteristics	Кривое 2004 г. Krivoe 2004
Площадь зеркала, км ² Mirror area, km ²	0.5
Глубина максимальная, м Maximum depth, m	32
Глубина средняя, м Average depth, m	12
Прозрачность воды, м Water transparency, m	4.5–6.8
Цветность, град. Pt-Co шкалы Colour, degrees of Pt-Co scale	30
Общая минерализация, мг/л Total mineralisation, mg/L	45–50
Содержание кислорода, мг О ₂ /л Oxygen content, mg O ₂ /L	
Поверхность Surface	8.6–12.1
Дно Bottom	4.9–11.4
Величина pH pH value	
Поверхность Surface	7.42–7.68
Дно Bottom	6.85–7.28
Общий фосфор, мкг P/л Total phosphorus, µg P/L	16–56
Взвешенный фосфор, мкг P/л Suspended phosphorus, µg P/L	1.7–6.7

Ван-Вина 1/40 м². На каждой станции отбирали по две пробы грунта. Исследовали верхний пятисантиметровый слой грунта.

Обработку проб осуществляли по стандартной методике (Гальцова [Galtsova] 1976; Цалолихин [Tsalolikhin] 1981; Петухов [Petukhov] 1999b; Петухов и Березина [Petukhov and Berezina] 2006). Определение извлеченных животных осуществляли под микроскопом с помощью существующих определителей (Гагарин [Gagarin] 1981; Мануйлова [Manuilova] 1964; Панкратова [Pankratova] 1983; Черновский [Tchernovskiy] 1949; Цалолихин [Tsalolikhin] 1980, 1983, 1994; Алексеев и Цалолихин [Alekseev and Tsalolikhin] 2010, 2016). Индивидуальная масса тела животных мейобентоса рассчитывалась согласно

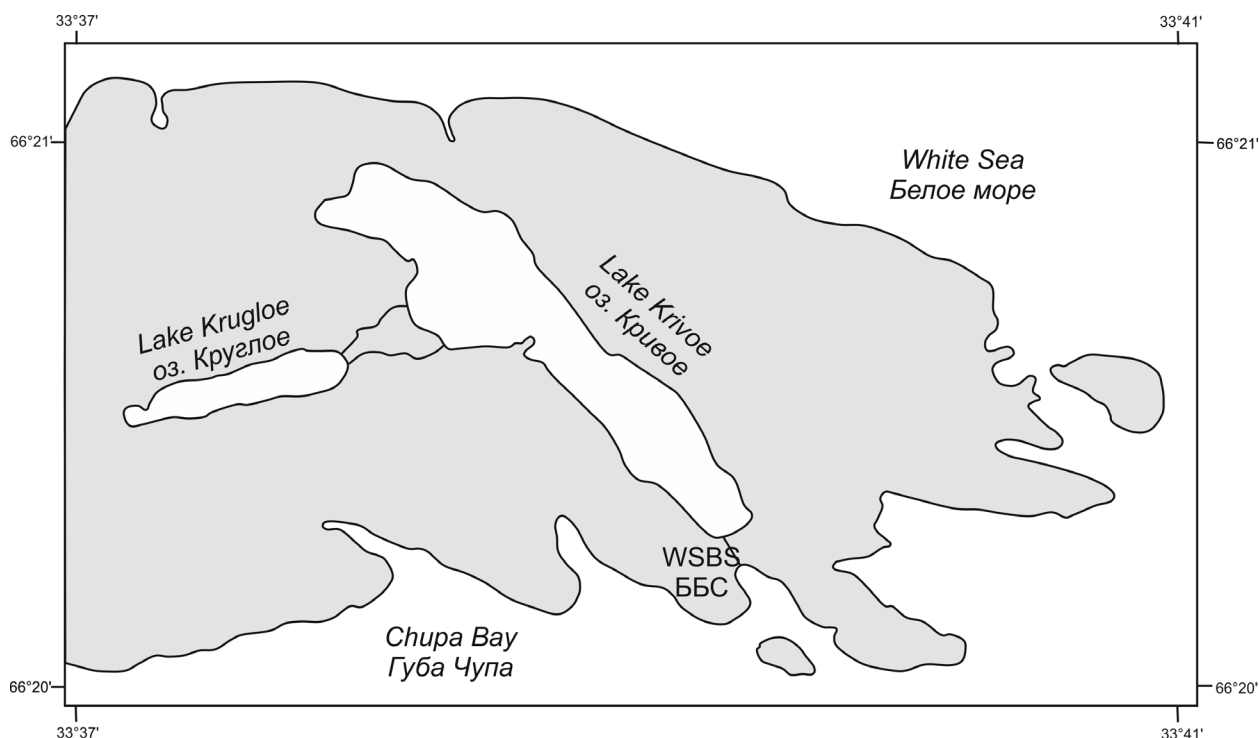


Рис. 1. Карта района исследований.

Fig. 1. Map of the study area.

выведенным ранее уравнениям для Nematoda (Цалолыхин [Tsalolikhin] 1981), Ostracoda (Amkar and Elmgren 1976), Cyclopoida, Cladocera и Chironomidae (Балушкина и Винберг [Balushkina and Vinberg] 1979), Oligochaeta (Дженджерджян и Унанян [Dzenderedzhan and Unanian] 1987), Harpacticoida (Набережный и Ирмашева [Naberezhniy and Irmasheva] 1980).

Весь материал был статистически обработан. Применяли методы линейной статистики. Нулевую гипотезу отвергали во всех случаях на доверительном уровне вероятности $P = 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Среди 8 традиционных групп мейобентоса, найденных в озере в течение вегетационного сезона (Nematoda, Ostracoda, Cyclopoida, Harpacticoida, Hydracarina, Cladocera, Chironomidae и Oligochaeta) зимой не развиваются Ostracoda и Cladocera (Табл. 2). Гидракарины, которые в отдельные годы дают всплеску численности в сентябре, по инерции могут сохранять

значительную плотность в конце октября – начале ноября при низкой температуре. Впоследствии они исчезают из состава зимнего мейобентоса и никогда не были встречены в период с января по май.

Среди Nematoda в зимнем мейобентосе встречены 8 видов, в отличие от 17 видов в летнем мейобентосе. Представители отряда Mononchida (2 вида) населяют сублитораль и профундаль озера и встречаются в бентосе круглый год. Остальные 15 видов населяют литоральную зону озера. Виды, относящиеся к отрядам Monhysterida и Araeolaimida, встречаются только в течение вегетационного сезона. Нематоды из отряда Dorylaimida встречаются в прибрежье весь год.

На литорали плотность нематод в зимний сезон составляла 77%, а хирономид – 19%. Прочие группы встречались единично. Напротив, в вегетативный сезон нематоды имели долю 49%, а хирономиды – 11%, были широко представлены гидракарины, олигохеты и кладоцеры.

В сублиторали в вегетационный период по плотности доминировали Cladocera – 76%. Доля

Таблица 2. Видовой состав мейобентоса о. Кривое в зимний и вегетационный сезоны.**Table 2.** Species composition of meiobenthos in Lake Krivoe during the winter and vegetation periods.

Группы и виды животных Animal groups and species	Зимний сезон Winter season	Вегетационный сезон Vegetation season
Nematoda		
Отряд Enoplida		
<i>Tobrilus gracilis</i> Bastian, 1865		+
<i>Brevitobrilus stefanski</i> (Micoletzky, 1925)		+
<i>Neotobrilus longus rossicus</i> Tsalolikhin, 1983		+
<i>Tripyla glomerans</i> Bastian, 1865	+	+
<i>Prismatolaimus intermedius</i> (Bütschli, 1873)		+
Отряд Dorylaimida		
<i>Dorylaimus stagnalis</i> Dujardin, 1845	+	+
<i>Eudorylaimus carteri</i> Bastian, 1865	+	+
<i>Ironus ignavus</i> Bastian, 1865	+	+
<i>Paractinolaimus macrolaimus</i> (de Man, 1880)	+	+
Отряд Mononchida		
<i>Mononchus niddensis</i> Skwarra, 1921	+	+
<i>Paramononchus alimovi</i> Tsalolikhin, 1990	+	+
Отряд Monhysterida		
<i>Prodesmodora circulata</i> (Micoletzky, 1913)		+
Отряд Chromadorida		
<i>Chromadorita leuckarti</i> (de Man, 1876)	+	+
<i>Achromadora terricola</i> (de Man, 1880)		+
Отряд Araeolaimida		
<i>Aphanojaimus aquaticus</i> Daday, 1873		+
<i>Plectus tenuis</i> Bastian, 1865		+
<i>Euteratocephalus palustris</i> (de Man, 1880)		+
Cladocera		
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1785)		+
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller, 1785)		+
Cyclopoida		
<i>Cyclops</i> sp.		+
Chironomidae		
<i>Cladotanytarsus mancus</i> (Walker, 1856)	+	+
<i>Psectrocladius</i> sp.		+
<i>Stictochironomus histrio</i> (Fabricius, 1794)		+
<i>Procladius</i> sp.	+	+
Harpacticoida		
<i>Canthocamptus staphylinus</i> Jurine, 1820	+	+
Ostracoda		
<i>Candona candida</i> (O.F. Müller, 1776)		+
Hydracarina	+	+
Oligochaeta		
Tubificidae	+	+
Naididae		+
Всего	13	29

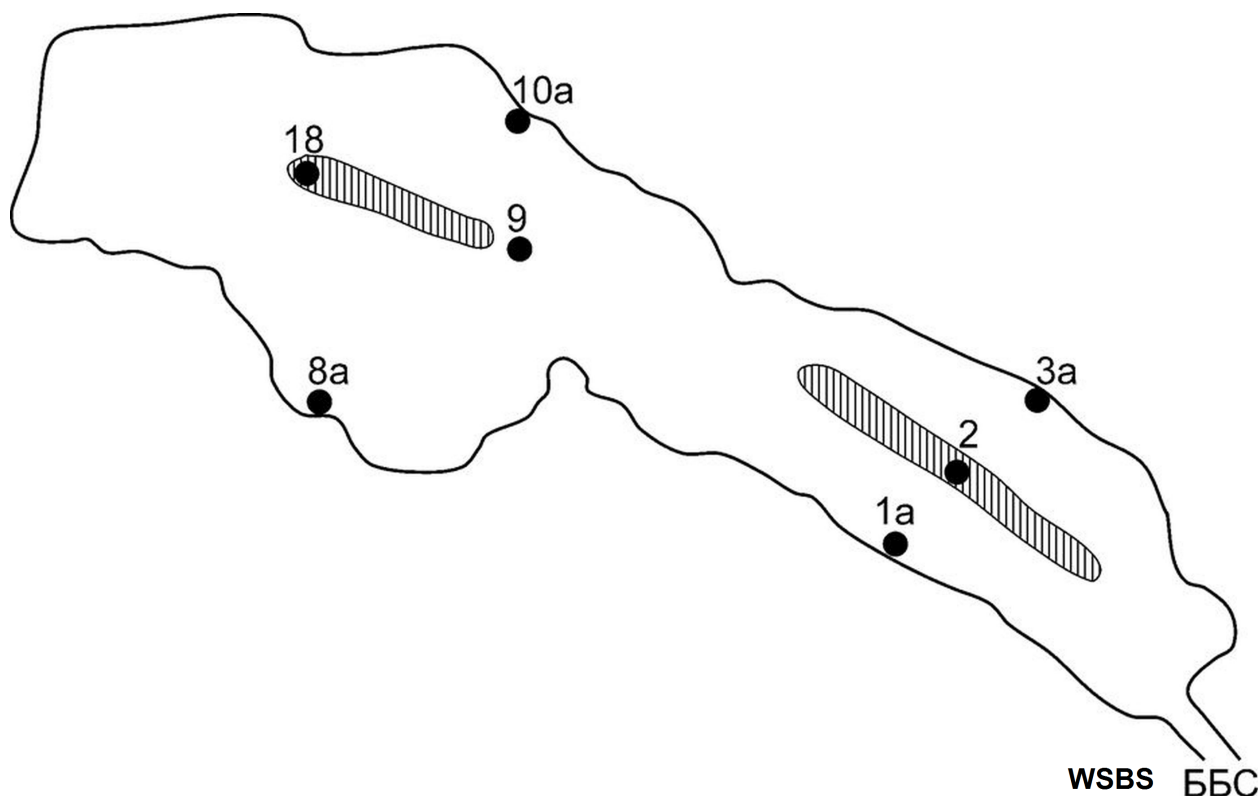


Рис. 2. Расположение взятия проб на оз. Кривое.

Fig. 2. Sampling locations on Lake Krivoe.

хинономид составляла 19%. В зимнее время, по нашим данным, ситуация менялась на противоположную: доля нематод была 76%, а кладоцер – 25%.

В профундали озера нематоды, представленные одним видом *Paramononchus alimovi* Tsalolichin, 1990, в вегетативный период имели долю 99% общей плотности. Зимой встречался только этот вид.

Особенностью оз. Кривое, которая делает его уникальным среди приполярных озер, является высокая биомасса в профундали зимой – 0.14 г/м^2 , которая недостоверно не сильно отличается от таковой в вегетационный период – 0.2 г/м^2 . В литорали и сублиторали зимой, по сравнению с вегетационным сезоном, наблюдается значительное снижение биомассы мейобентоса с 0.47 г/м^2 до 0.03 г/м^2 и с 0.05 г/м^2 до 0.001 г/м^2 соответственно (Рис. 3).

Биомасса зимнего мейобентоса достоверно положительно коррелирует с биомассой

сентябрьского мейобентоса ($r = 0.77$, $p < 0.001$) и с таковой в мае следующего года ($r = 0.56$, $p < 0.03$). Корреляции между биомассами мейобентоса в разные месяцы вегетационного сезона при этом были недостоверны (Рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Мейобентос озер зависит от многих факторов, таких как температура воды, гидрохимия воды, доступность пищи и многих других. Влияние факторов среды в первую очередь отражается на соотношении доминирующих групп, как в отношении плотности, так и в отношении биомассы. С поправкой на степень эвтрофикации вод озера можно предсказать как приблизительное число видов групп мейобентоса, так и их соотношение для разных регионов планеты (Moore 1978). Озеро Кривое находится в 30 км от Полярного круга и, соответственно, может быть как арктическим, так и типичным озером северо-запада России.

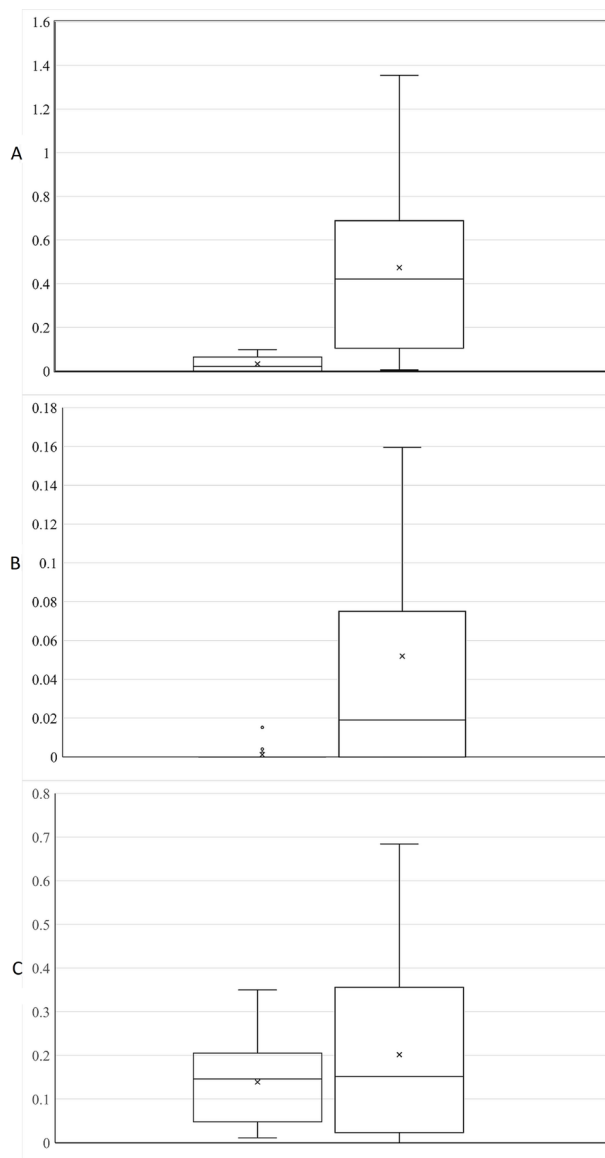


Рис. 3. Боксплот среднесезонной биомассы мейобентоса. А – литораль, В – сублитораль, С – профундаль. 1 – Зимний период, 2 – Вегетационный период. По оси ординат – биомасса (г/м²).

Fig. 3. Boxplot of seasonal average meiobenthos biomass. A – littoral, B – sublittoral, C – profundal. 1 – Winter period, 2 – Vegetation period. The ordinate is biomass (g/m²).

Анализ пропорций доминирующих групп мейобентоса способен определить место озера в существующей классификации.

При изучении полярных озер Уральско-го региона России было установлено, что доля Nematoda + Chironomidae в общей плотности

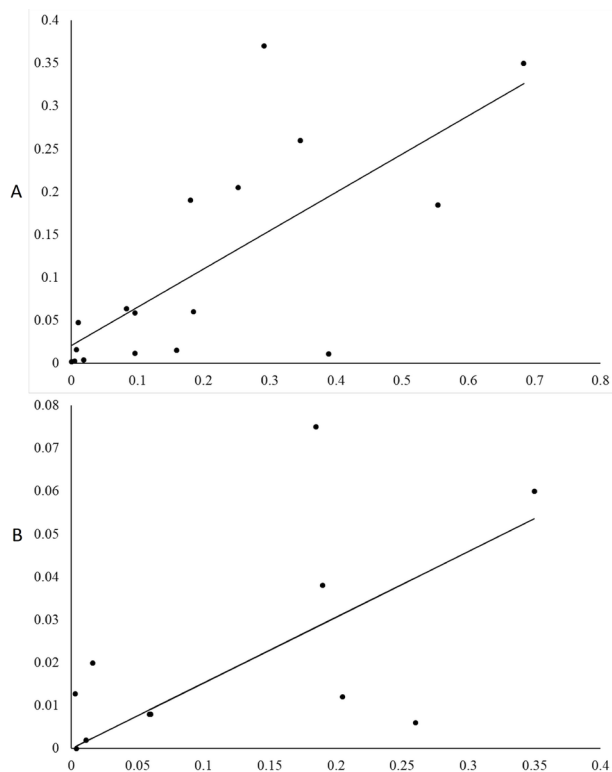


Рис. 4. Корреляция биомассы зимнего мейобентоса с биомассой мейобентоса в сентябре (А), с биомассой мейобентоса в мае (В). А – по оси абсцисс – биомасса мейобентоса в сентябре (г/м²), по оси ординат – биомасса зимнего мейобентоса (г/м²). В – по оси абсцисс – биомасса мейобентоса в мае (г/м²), по оси ординат – биомасса зимнего мейобентоса (г/м²).

Fig. 4. Correlation of winter meiobenthos biomass with meiobenthos biomass in September (A), with meiobenthos biomass in May (B). A – the x-axis is the biomass of meiobenthos in September (g/m²), the y-axis is the biomass of winter meiobenthos (g/m²). B – along the abscissa axis – the biomass of meiobenthos in May (g/m²), along the ordinate axis – the biomass of winter meiobenthos (g/m²).

мейобентоса составляет 33% на литорали и 38% в профундали водоемов. Доминировали в полярных озерах Crustacea – их доля составляла 40% (Loskutova 2020). Иная ситуация была в озерах северо-запада России – совместная доля нематод и хирономид всегда превышала 50% (Рис. 5). Озеро Кривое вполне вписывается в последний ряд. Более того, соотношение количества видов тех же таксономических групп к общему количеству видов, встреченных в водоеме, соответствует озерам северо-запада России (Рис. 6).

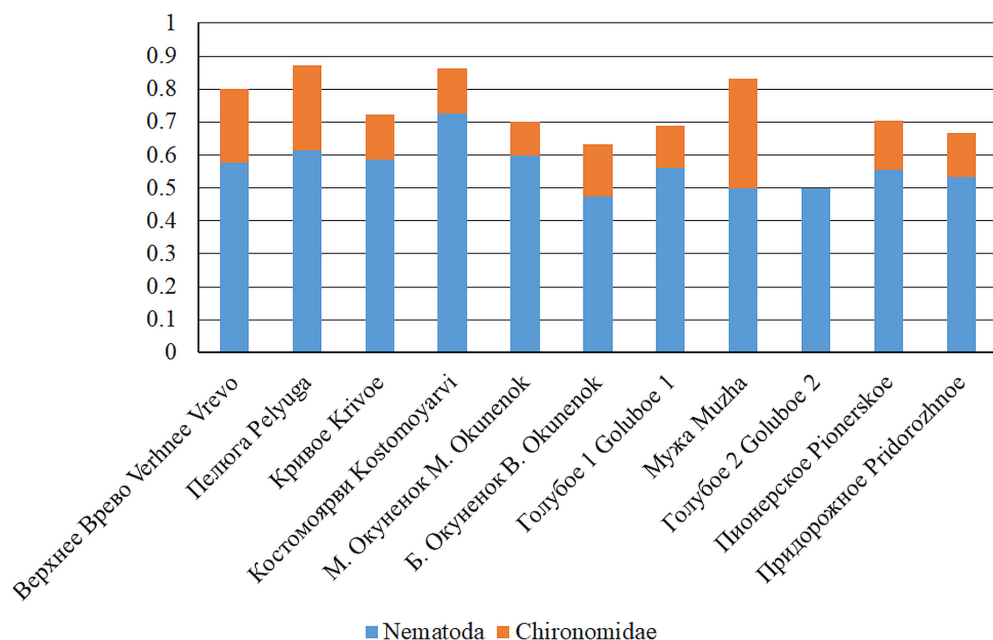


Рис. 5. Доля нематод и хирономид в общей плотности мейобентоса. По оси ординат – биомасса мейобентоса в вегетационный период (г/м²). Данные взяты из опубликованных работ (Петухов [Petukhov] 1981, 1984, 1999a, 1999b).

Fig. 5. Proportion of nematodes and chironomids in the total meiobenthos density. The ordinate is the biomass of meiobenthos during the vegetation period, g/m². Data taken from published works (Petukhov 1981, 1984, 1999a, 1999b).

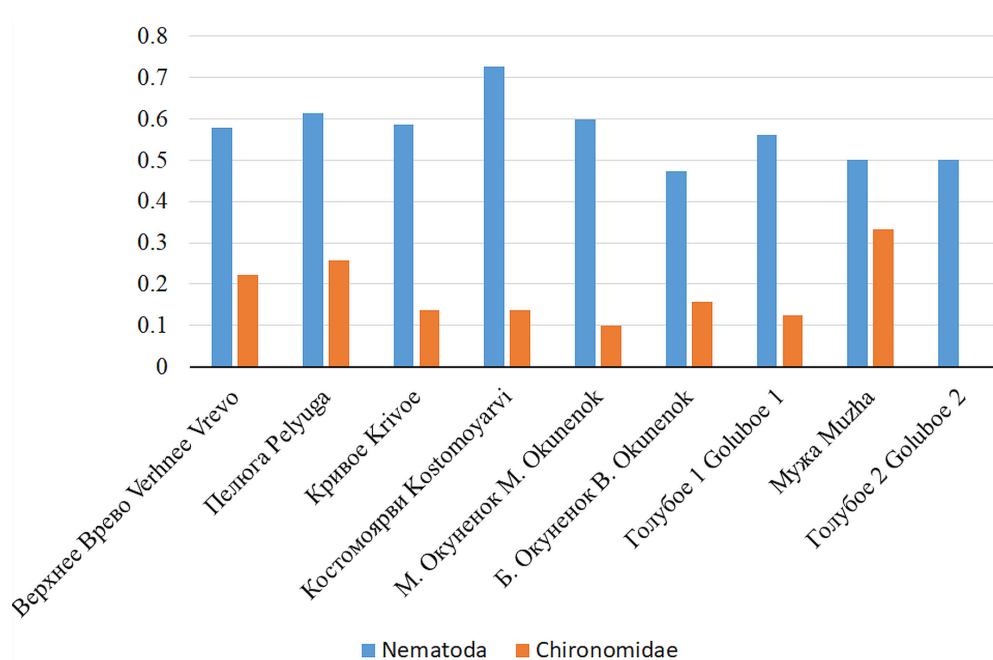


Рис. 6. Доля видов нематод и хирономид в фауне озер Северо-запада России. По оси ординат – доля видов нематод и олигохет в мейобентосе. Данные взяты из опубликованных работ (Петухов [Petukhov] 1981, 1984, 1999a, 1999b).

Fig. 6. Proportion of nematode and chironomid species in the fauna of lakes in Northwestern Russia. Along the ordinate – the proportion of nematode and oligochaete species in the meiobenthos. Data are taken from published works (Petukhov 1981, 1984, 1999a, 1999b).

Известно, что видовое разнообразие и количественное развитие мейобентоса в вегетационный период в ряду литораль – профундаль закономерно уменьшаются. Это характерно как для больших озер, таких как Ладога (Курашов и др. [Kurashov et al.] 2018), так и для малых озер. Например, исследование 10 малых, стратифицированных летом, озер Эстонии показало, что в ряду эпилимнион – гиполимнион (что до некоторой степени совпадает с применяемой нами терминологией) общее число встреченных видов мейобентоса уменьшилось с 95 до 33 (Timm 2002). Аналогичные данные были получены В.А. Петуховым [Petukhov] (1999a) при изучении мейобентоса двух озер Карельского перешейка: Пионерского и Придорожного. В оз. Пионерском июльская биомасса мейобентоса уменьшалась с 3.07 г/м² в прибрежье до 0.17 г/м² на глубине 4 м. В обоих озерах наблюдалось уменьшение числа таксонов с глубиной. Аналогичный результат мы получили для литорали и сублиторали оз. Кривое: плотность и биомасса мейобентоса уменьшались с глубиной как в вегетационный, так и в зимний период. Изменения касаются также видового состава. Почти все найденные в озере нематоды обитают на литорали. Только один вид нематод из отряда Mononchida найден в сублиторали.

Отдельным вопросом является объяснение присутствия (отсутствия) Copepoda в пробах в вегетационный и зимний сезоны. Кладоцеры в оз. Кривое появляются в июне на литорали и, в отдельные годы, мигрируют в сублитораль и профундаль озера. На самом деле, такое положение вещей не обязательно характерно для озер. Так, в Ладожском озере в 1998–2004 гг. в профундали в летнее время стали образовываться скопления диапаузирующих циклопов рода *Cyclops*. В этом случае циклопы составляли 30–98% суммарной численности и биомассы мейобентоса. Как было показано, это – следствие трансформации экосистемы озера в сторону более высокого трофического статуса (Курашов и др. [Kurashov et al.] 2018).

Исчезновение копепод зимой может быть связано как с сезонным изменением температуры, так и с отсутствием для них подходящей пищи. Температура воды бесспорно оказывает воздействие на биологию веслоногих раков. Так, гарпактицида *Pesceus schmeili* (Mrázek, 1893)

имеет несколько вариантов жизненного цикла: 1-летний на литорали и 2–3-летний в верхней и нижней профундали водоемов (Sarvala 1990). Очевидно, что эти варианты жизненного цикла связаны с сезонными изменениями температуры воды в водоеме. Отсутствие копепод в пробах зимнего мейобентоса может определяться отсутствием пищи. В лабораторных опытах было показано, что при низких температурах, при условии кормления, происходит устойчивое развитие веслоногих рачков (Sarvala 1979, 1990). Другим возможным объяснением может быть замор в результате значительного, вплоть до нуля, снижения содержания растворенного кислорода в придонных слоях зимой. Такие данные о динамике содержания кислорода в воде озера были получены ранее (Винберг [Vinberg] 1975). Полученные недавно результаты подтверждают критическое для гидробионтов снижение количества кислорода в придонных слоях в период перед сходом льда (Максимов и др. [Maximov et al.] 2023).

Своеобразие мейобентосу оз. Кривое придает наличие в его фауне холоднолюбивого вида *Paramononchus alimovi*. Известно, что нематода *P. alimovi* обитает в профундали некоторых северных озер. 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 (Цалолихин и Петухов [Tsalolikhin and Petukhov] 2005), где является ведущей формой мейобентоса глубоководной части озера. В настоящее время трудно судить о том, насколько этот вид распространен на Северо-Западе Европы. Известно, что этот вид найден в профундали озера Белое Нохипалу (Nohipalu Valgjäv) в Эстонии (Timm 2002).

Карта оз. Кривое с площадью, соответствующей определенным глубинам, была приведена в капитальном труде «Биологическая продуктивность северных озер. Т. 1. Озера Кривое и Круглое» (Винберг [Vinberg] 1975). Это позволило оценить доли количественного развития мейобентоса по глубинам во всем озере. Зимой наибольшую биомассу мейобентоса дает профундаль озера – 71.5% общей биомассы мейобентоса, литораль – 27.25% и сублитораль – 1.2%. В вегетационный сезон наблюдается обратная картина: в литорали озера мейобентос

составляет 71.5% от общей биомассы мейобентоса, в сублиторали – 9.70 % и 18.78% в профундали. Нельзя не отметить, что холодноводный вид *P. alimovi* сохраняет примерно одну и ту же биомассу в течении всего года и этим определяет своеобразие оз. Кривое среди других озер северо-запада России.

В большом обзоре, посвященном сравнению гидрохимических показателей озер и их биоты в вегетационный период и зимний подледный период, было показано, что существуют достоверные корреляции между биомассой фитопланктона и плотностью зоопланктона (Hampton et al. 2017). Однако, как пишут авторы этого обзора, несмотря на то, что они запрашивали исследователей предоставить данные по любому типу бентосных переменных, таковых почти не нашлось. Из этого был сделан вывод о повсеместном отсутствии отбора проб зимой. Наши данные позволяют оценить корреляции между количественным развитием зимнего, осеннего и весеннего мейобентоса. Биомасса осеннего мейобентоса коррелировала с биомассой зимнего мейобентоса больше, чем с биомассой весеннего мейобентоса. Вероятно, можно сделать вывод, что весеннее развитие мейобентоса в большей степени зависит от погодных условий, чем развитие мейобентоса после установления ледового покрытия.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят коллектив Беломорской биологической станции ЗИН РАН «Картеш» за помощь и содействие в проведении работ и д.б.н. А.А. Максимова за помощь в отборе проб. Работа выполнена при поддержке ФБГУН Зоологический институт Российской академии наук (ЗИН РАН), тема государственного задания № 122031100274-7.

ЛИТЕРАТУРА

- Adrian R., Wilhelm S. and Gerten D. 2006. Life-history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming. *Global Change Biology*, **12**: 652–661. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01125.x>
- Alekseev V.R. and Tsololikhin S.Ya. (Eds) 2010. Key to zooplankton and zoobenthos of fresh waters of European Russia. Vol. 1. Zooplankton. KMK, Moscow, 495 p. [In Russian].
- Alekseev V.R. and Tsololikhin S.Ya. (Eds) 2016. Key to zooplankton and zoobenthos of fresh waters of European Russia. Vol. 2. Zoobenthos. KMK, Moscow, 480 p. [In Russian].
- Amkar S. and Elmgren R. 1976. The benthic macro- and meiofauna of the Asco Landsort area. A stratified random sampling survey. *Contribution from the Asco Laboratory, University of Stockholm*, **11**: 1–115.
- Balushkina E.V. and Vinberg G.G. 1979. The relationship between length and body weight of planktonic crustaceans. In: G.G. Vinberg (Ed.). Experimental and field studies of the biological basis of lake productivity. Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR, Leningrad: 58–79. [In Russian].
- Bertilsson S., Burgin A., Carey C.C., Fey S.B., Grossart H.-P., Grubisic L.M., Jones I.D., Kirillin G., Lennon J.T., Shade A. and Smyth R.L. 2013. The under-ice microbiome of seasonally frozen lakes. *Limnology and Oceanography*, **58**: 1998–2012. <https://doi.org/10.4319/lo.2013.58.6.1998>
- Bolsenga S.J. and Vanderploeg H.A. 1992. Estimating photosynthetically available radiation into open and ice-covered freshwater lakes from surface characteristics; a high transmittance case study. *Hydrobiologia*, **243–244**: 95–104. <https://doi.org/10.1007/BF00007024>
- Dokulil M.T., Herzig A., Somogyi B., Vörös L., Nöges T., Donabaum K. and May L. 2014. Winter conditions in six European shallow lakes: a comparative synopsis. *Estonian Journal of Ecology*, **63**: 111–129. <https://doi.org/10.3176/eco.2014.3.01>
- Dzhenderedzhan K.G. and Unanian A.S. 1987. Relationship between body weight and some linear parameters of tubificids using the example of *Potamothenis hammoniensis* (Michaelson). Materials of the 6th All-USSR Meeting: Aquatic oligochaete worms. Riga: 64–66. [In Russian].
- Gagarin V.G. 1981. Freshwater nematodes of the European part of the USSR. Nauka, Leningrad, 248 p. [In Russian].
- Galtsova V.V. 1976. Free-living nematodes as a component of the meiobenthos of the Chupa Bay of the White Sea. In: O.A. Scarlato (Ed.). Nematodes and their role in meiobenthos. Nauka, Leningrad: 165–270. [In Russian].
- Gerten D. and Adrian R. 2000. Climate-driven changes in spring plankton dynamics and the sensitivity of shallow polymictic lakes to the North Atlantic Oscillation. *Limnology and Oceanography*, **45**: 1058–1066. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.5.1058>
- Hampton S.E., Galloway A.W.E., Powers S.M., Ozerky T., Woo K.H. et al. 2017. Ecology under lake ice. *Ecology Letters*, **20**: 98–111. <https://doi.org/10.1111/ele.12699>

- Hampton S.E., Moore M.V., Ozersky T., Stanley E.H., Polashenski C.M. and Galloway A.W.E. 2015.** Heating up a cold subject: prospects for under-ice plankton research in lakes. *Journal of Plankton Research*, **37**: 277–284. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbv002>
- Jewson D.H., Granin N.G., Zhdanov A.A. and Gnatovsky R.Y. 2009.** Effect of snow depth on under-ice irradiance and growth of *Aulacoseira baicalensis* in Lake Baikal. *Aquatic Ecology*, **43**: 673–679. <https://doi.org/10.1007/s10452-009-9267-2>
- Kurashov E.A. 1994.** Meiobenthos as a component of the lake ecosystem. Alga-Fond, Saint Petersburg, 224 p. [In Russian].
- Kurashov E.A., Barbashova E.A., Dudakova D.S., Kapustina L.L., Mitrukova G.G., Rusanov A.G., Aleshina D.G., Iofina I.V., Protopenova E.V., Rodionova N.V. and Trifonova M.S. 2018.** Ladoga Lake Ecosystem: present-day conditions and trends in the late XX to early XXI century. *Biosphere*, **10**(2): 85–121. [In Russian].
- Loskutova O.A. 2020.** Benthic invertebrate communities of lakes in the Polar Ural Mountains (Russia). *Polar Biology*, **43**: 755–766. <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02677-4>
- Manuilova E.F. 1964.** Cladocera fauna of the USSR. Nauka, Moscow–Leningrad, 329 p. [In Russian].
- Maximov A.A., Berezina N.A., Litvinchuk L.F., Sharov A.N., Maximova O.B., Smirnov V.V. and Usov N.V. 2023.** Hydrobiological characteristic of small lakes in northern Karelia during the ice-covered period. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **327**(3): 451–467. [In Russian]. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2023.327.3.451>
- Moore J.W. 1978.** Some factors influencing the diversity and species composition of benthic invertebrate communities in twenty Arctic and subarctic lakes. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, **63**(6): 757–771. <https://doi.org/10.1002/iroh.19780630605>
- Naberezhniy A.I. and Irmashova S.G. 1980.** The ratio of body size and weight in harpacticoids (Crustacea: Harpacticoida). *Izvestiya of the Academy Sciences of the MSSR*, **4**: 75–76. [In Russian].
- Pankratova V.Ya. 1983.** Larvae and pupae of mosquitoes of the subfamily Chironominae of the fauna of the USSR (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae). Keys to the fauna of the USSR, published by the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences. Vol. 134. Nauka, Leningrad, 296 p. [In Russian].
- Petukhov V.A. 1981.** Assessment of the benthos of the lake in connection with its supposed enrichment (Vrevo). In: S.M. Lavrentiev (Ed.). Assessment of the food supply of lakes in connection with fishery activities. GosVNIORKh, Leningrad: 67–73. [In Russian].
- Petukhov V.A. 1984.** On the nematode fauna of lakes Muzha and Pelyuga of the Luga and Plyussa river basin. In: A.Yu. Ryss and S.Ya. Tsalolikhin (Eds). Ecological and geographical studies of nematodes. Zoological Institute of the AS USSR, Leningrad: 27–32. [In Russian].
- Petukhov V.A. 1999a.** Distribution of meiobenthos by depth in lakes Pionerskoye and Pridorozhnoye of the Leningrad region in 1997. Structural and functional organization of freshwater ecosystems of various types. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **279**: 222–234. [In Russian].
- Petukhov V.A. 1999b.** Structural and functional characteristics of meiobenthos of different types of lakes in the North-West of the Russian Federation. Dissertation of the Candidate of Biological Sciences. Zoological Institute RAS, Saint Petersburg, 170 p. [In Russian].
- Petukhov V.A. and Berezina N.A. 2006.** The importance of meio- and macrobenthos in the coastal zone of Lake Krivoe (Karelia). In: Annual reporting session for 2005. Abstracts. Zoological Institute RAS, Saint Petersburg: 36–37. [In Russian].
- Salonen K., Leppäranta M., Viljanen M. and Gulati R.D. 2009.** Perspectives in winter limnology: closing the annual cycle of freezing lakes. *Aquatic Ecology*, **43**: 609–616. <https://doi.org/10.1007/s10452-009-9278-z>
- Sarvala J. 1979.** Effect of temperature on the duration of egg, naupliar and copepodite development of some freshwater benthic Copepoda. *Freshwater Biology*, **9**: 515–534. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1979.tb01536.x>
- Sarvala J. 1990.** Complex and flexible life history of a freshwater benthic harpacticoid species. *Freshwater Biology*, **23**: 523–540. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1990.tb00292.x>
- Tchernovskiy A.A. 1949.** Key to mosquito larvae of the family Tendipedidae. Academy of Sciences of the USSR, Moscow–Leningrad, 186 p. [In Russian].
- Timm T. 2002.** Meiobenthos in some Estonian small stratified lakes. *Proceedings of the Estonian Academy of Science. Biology. Ecology*, **51**(3): 184–203. <https://doi.org/10.3176/biol.ecol.2002.3.04>
- Tsalolikhin S.Ya. 1972.** Fauna and ecology of free-living nematodes of Lake Dolgoye, Leningrad Region. *Vestnik of the Leningrad University*, **15**: 27–33. [In Russian].
- Tsalolikhin S.Ya. 1980.** Free-living nematodes of Baikal. Nauka, Leningrad, 121 p. [In Russian].
- Tsalolikhin S.Ya. 1981.** Determination of the weight of freshwater nematodes. In: T.A. Platonova and S.Ya. Tsalolikhin (Eds). Evolution, systematics, morphology and ecology of free-living nematodes. Zoological Institute of the AS USSR, Leningrad: 80–85. [In Russian].
- Tsalolikhin S.Ya. 1983.** Nematodes of the families Tobrilidae and Tripylidae of the world fauna. Nauka, Leningrad, 232 p. [In Russian].
- Tsalolikhin S.Ya. 1990.** On the fauna of freshwater mononchids (Nematoda, Mononchida) of the Holarctic. In: V.G. Gagarin (Ed.). Fauna, biology and taxonomy of

- free-living lower worms. *Proceedings of the Institute of Biology of Inland Waters*, **64**(67): 54–58. [In Russian].
- Tsalolikhin S.Ya. (Ed.). 1994.** Key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories. Vol. 1. Lower invertebrates. Zoological Institute RAS, Saint Petersburg, 395 p. [In Russian].
- Tsalolikhin S.Ya. and Petukhov V.A. 2005.** Redescription of *Paramononchus alimovi* Tsalolikhin (Nematoda: Mononchidae). *Zoosystematica Rossica*, **14**(2): 187–190. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00041.x>
- Vinberg G.G. (Ed.). 1975.** Biological productivity of northern lakes Krivoe and Krugloe. Nauka, Leningrad, 228 p. [In Russian].
- Weyhenmeyer G.A., Westöo A.-K. and Willén E. 2008.** Increasingly ice-free winters and their effects on water quality in Sweden's largest lakes. *Hydrobiologia*, **599**: 111–118. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9188-9>