ОНТОГЕНЕЗ, 2023, том 54, № 3, с. 214–225

ОРИГИНАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

УДК 574.24:595.371:591.543.1(282.247.211)

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРНОГО ФАКТОРА НА ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ИНВАЗИОННОГО ВИДА *GMELINOIDES FASCIATUS* (CRUSTACEA: AMPHIPODA) В ОНЕЖСКОМ ОЗЕРЕ

© 2023 г. А. И. Сидорова*

Институт водных проблем Севера Карельского научного центра Российской академии наук, пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, 185030 Россия

**e-mail: bolt-nastya@yandex.ru*

Поступила в редакцию 14.01.2023 г.
После доработки 10.05.2023 г.
Принята к публикации 11.05.2023 г.

Изучение особенностей жизненного цикла, позволяющих видам успешно адаптироваться к новым для них условиям среды – одно из актуальных направлений экологической эволюционной биологии развития (Eco-Devo). Инвазионный вид *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing 1899) (Crustacea: Amphipoda) – перспективный модельный объект для исследований в этом направлении. Этот вид способен образовывать устойчивые популяции в водоеме-реципиенте Онежское озеро. Успешной натурализации *G. fasciatus* в новых условиях на северной границе ареала европейской части России (Петрозаводская губа и Повенецкий залив Онежского озера) способствует достаточное для развития количество градусо-дней (2269–2626 за период конец мая–начало октября). Таким образом, в условиях 62° с.ш. (Петрозаводская губа) – 63° с.ш. (Кумса-губа Повенецкого залива) Онежского озера температурный фактор не лимитирует развитие популяции амфиподы. Эти температурные условия определяют характерный для локальной популяции *G. fasciatus* одногодичный жизненный цикл с одновременным присутствием генераций предыдущего года и текущего года. По-видимому, именно пластичность жизненного цикла обеспечивает *G. fasciatus* возможность успешного вселения в водоемы-реципиенты.

Ключевые слова: жизненный цикл, пластичность жизненного цикла, Crustacea, Amphipoda адаптация, *Gmelinoides fasciatus*, инвазионный вид, градусо-дни, температурный фактор, популяционные показатели, Онежское озеро

DOI: 10.31857/S0475145023030072, **EDN:** ZSCRHP

ВВЕДЕНИЕ

Температура – один из важнейших экологических факторов. В прямой зависимости от температуры находятся интенсивность обмена веществ водных и наземных организмов, а значит скорость их развития и роста. Температурный режим более устойчив в водоемах, чем на поверхности суши, что связано с физическими свойствами воды. Прежде всего, это высокая удельная теплоемкость, благодаря которой нагревание воды и ее охлаждение происходит значительно медленнее, чем воздушной среды (Дроздов, 2011).

В данной работе влияние температурного фактора на особенности жизненного цикла и успешность адаптации водных организмов к новой среде обитания исследовались на примере амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing 1899). Этот вид с 2001 года регистрируется в Онежском озере как инвазионный (Березина, Панов, 2003). *G. fasciatus* является байкальским субэндемиком (Чертопруд, 2006), широко расселившимся по водоемам и водотокам европейской части России в результате широкомасштабных акклиматизационных работ, проводимых в 1960-х гг. с целью улучшения кормовой базы ихтиофауны (Нилова, 1976).

Амфипода *G. fasciatus* характеризуется более широким диапазоном термотолерантности (Protopopova et al., 2011; Shatilina et al., 2011), чем другие байкальские виды амфипод (*Eulimnogammarus maacki* Gerstf., 1858, *E. marituji* Baz., 1945). Можно предположить, что такая устойчивость может объясняться высокой активностью механизмов выведения токсических метаболитов, поддержания энергетического гомеостаза и увеличения доли анаэробного гликолиза (Аксенов-Грибанов, Лубяга, 2012).

Для популяции видов-вселенцев важно изучать критерии их успешной инвазии в новых условиях – такие, как особенности жизненного цикла, сроки созревания и продолжительность

жизни (Алимов и др., 2004). Биология вида *G. fasciatus* до сих пор изучалась в оз. Байкал (Бекман, 1962), Ладожском озере (Panov, 1986; Барков, 2006; Курашов, 2011), оз. Отрадном (Нилова, 1972), Братском водохранилище (Калматынов, Томилов, 2001), оз. Арахлей (Матафонов и др., 2005; Матафонов, 2020) и Невской губе Финского залива Балтийского моря (Berezina, Panov, 2004). Однако, для Онежского озера имеются сведения о количественных характеристиках популяции данного вида (Березина, Панов, 2003; Кухарев и др., 2008). Специальных работ, посвященных детальному изучению особенностей жизненного цикла *G. fasciatus*, в данном водоеме ранее не проводилось.

В задачу работы входило изучение влияния температурного фактора на жизненный цикл инвазионного вида *G. fasciatus* в условиях водоема-реципиента Онежского озера на северной границе ареала в Европейской части России.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Местообитание объекта исследования

Онежское озеро (рис. 1а) расположено в зоне Европейского севера России и является вторым по величине пресноводным озером Европы. В естественном состоянии площадь зеркала составляла 9720 км^2, из которых 250 км^2 приходилось на 1500 островов. Протяженность озера с севера на юг составляет 248 км, с запада на восток – 96 км. (Филатов, 2010).

Петрозаводская губа (рис. 1б) – один из наиболее крупных заливов Онежского озера, составляющий 1.3% площади озера (Сабылина, Рыжаков, 2007). Длина ее составляет 19 км, средняя ширина – 7, площадь водной поверхности около 125 км^2, средняя глубина – 18.2 м (Малинина, Солнцева, 1972). Контуры берегов сравнительно плавные, рельеф дна характеризуется слабой расчлененностью. Область с глубинами 20–25 м занимает центральную часть губы. Отделяющие губу от открытой части озера Ивановские острова и мелководная зона у побережья г. Петрозаводска образует естественный порог, ограничивающий водообмен с центральным плесом (Охлопкова, 1972). К литоральной зоне относится 20.8% от общей площади Петрозаводской губы, она представляет собой участок шириной в 400–450 м, со сравнительно большими уклонами дна (0.022 м/км), равномерно тянущийся вдоль всей береговой линии (Кириллова, 1975).

Кумса-губа (рис. 1в), расположенная в восточной части Большой губы Повенецкого залива, узкая, вытянутая в северо-западном направлении. Ее берега в вершине низкие, ближе к выходу в озеро переходят в высокие, которые хорошо защищают эту часть водоема от ветрового воздействия (Фрейндлинг, 1974). Площадь Кумса-губы составляет 1.2 км^2. Средняя глубина – 7 м, при максимальной глубине 17 м, расположенной ближе к выходу из губы. В губе хорошо развита водная растительность, которая занимает 30% (38 га) ее площади. Флористический состав представлен 31 видом. Доминирующими являются группировки тростника, составляющие 25% общего покрытия, рдестов 18, хвоща и кубышки по 11%. Полоса зарослей шириною в 15–50 м окаймляет почти все берега губы (Клюкина, 1974). Кумса-губа хорошо защищена от ветров, волновые процессы в ней развиты ограниченно и перемешивание вод, а, следовательно, взмучивание и перенос верхнего слоя осадков выражены слабо. Все эти факторы способствуют накоплению в донных отложениях органического вещества (Васильева, 1992).

Методы исследования макрозообентоса

Для изучения жизненного цикла амфипод на литорали Петрозаводской губы гидробиологический материал собирали с конца мая по начало октября 2010 г., на двух точках (П1 и П2), каждые 10 дней, в трех повторностях (рис. 1а, 1б). Станция П1 представляет собой песчано-каменистый биотоп с зарослями макрофитов и затишными условиями. Мониторинговая станция П2 – каменистый, прибойный биотоп.

В 2011 г. гидробиологический материал был собран в Кумса-губе Повенецкого залива Онежского озера на двух точках К1 и К2 (рис. 1а, 1в), в двух повторностях, каждые 10 дней. Станция К1 характеризуется илистым биотопом открытого типа с зарослями макрофитов. Мониторинговая станция К2 представляет собой затишной илистый биотоп с зарослями высшей водной растительности.

Непосредственно в местах отбора проб производились визуальные наблюдения (степень волнения), отмечались погодные условия. Далее измерялась температура воды, при помощи электронного термометра с точностью 0.1°С.

Отбор и обработку проб осуществляли в соответствии с руководствами по сбору пресноводного бентоса (Винберг, Лаврентьева, 1984). Использовали трубчатый металлический пробоотборник Панова-Павлова (Панов, Павлов, 1986), с площадью захвата 0.07 м^2 и высотой 0.65 м. Цилиндр опускали на дно и вращательными движениями заглубляли в грунт на 5–7 см таким образом, чтобы верхний края цилиндра находился над поверхностью воды. Ограниченный цилиндром объем воды взмучивался, и тщательно, в течение нескольких минут, облавливался сачком. При этом содержимое сачка периодически переносили в емкость с водой. Затем осматривали камни, находящиеся на дне и растения. Животных с камней



Рис. 1. Расположение мониторинговых станций в Петрозаводской губе и Повенецком заливе Онежского озера. (а) Карта региона, области расположения мониторинговых станций (б и в) выделены рамками. (б) Мониторинговые станции в Петрозаводской губе. (в) Мониторинговые станции в Кумса-губе Повенецкого залива Онежского озера.

также переносили в пробу. Сборы проводили на глубине до 0.4 м, в 2–3-х точках, находящихся на расстоянии примерно 5 м друг от друга.

Таксономический анализ организмов макрозообентоса производился с помощью микроскопа Микмед-6 (ЛОМО, Россия), в соответствии с определителем (Алексеев, Цалолихин, 2016). В лаборатории рачков измеряли под стереомикроскопом МСП-2(2) (ЛОМО, Россия) с точностью 0.1 мм. Взвешивание особей *G. fasciatus* производили после сушки на фильтровальной бумаге с точностью 0.0001 г, используя лабораторные аналитические весы ВЛ-124В (ГОСМЕТР, Россия).

Всего с мая по сентябрь 2010 и с мая по октябрь 2011 гг. было отобрано 146 проб макрозообентоса. Было измерено и взвешено 5728 экземпляров амфипод (за длину тела принято расстояние от рострума до основания тельсона). В соответствии с ранее опубликованной методикой (Матафонов, 2003; Курашов, 2011), при изучении жизненного цикла популяции *G. fasciatus* в Онежском озере особей объединяли в следующие размерные группы (р.г.): а) с длиной меньше 1.5 мм – I группа; б) от 1.6 до 3.0 мм – II; в) от 3.1 до 5.0 мм – III; г) от 5.1 до 7.0 мм – IV; д) от 7.1 до 9.0 мм – V и е) свыше 9.1 – VI размерная группа.

Продолжительность жизни амфипод рассчитывали по уравнению Берталанфи (Алимов, 1981; Курашов, 2011):

$$t_{\max} = \frac{-\ln\left[\left(1 - \frac{l_{\max}}{-L_\infty}\right)\right]}{k},$$

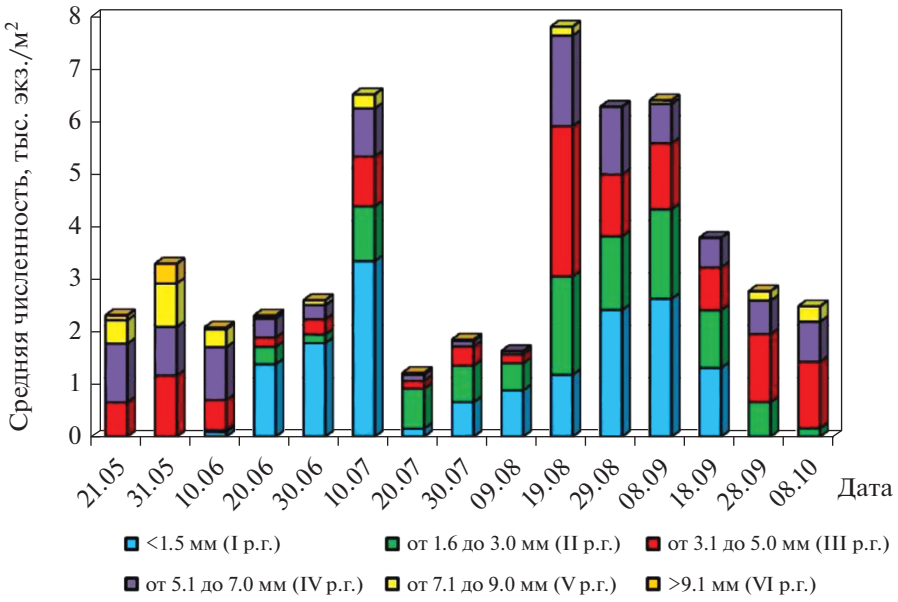

Рис. 2. Средняя численность (тыс. экз./м^2) размерных групп на станции П1 в Петрозаводской губе Онежского озера. Цветная кодировка обозначает размерные группы.

где t_{max} – максимальная продолжительность жизни *G. fasciatus*, годы; l_{max} – наибольшая длина самцов или самок в пробах из озера; k и L_∞ – параметры уравнения Берталанфи.

Статистическую обработку данных выполняли согласно опубликованной методике (Ивантер, Коросов, 2010) в лицензированном пакете Microsoft Office Excel 2007.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сезонная динамика популяционных показателей G. fasciatus в Петрозаводской губе Онежского озера

Средняя численность амфиподы в Петрозаводской губе на станции П1 составила 3454 экз./м^2, средняя биомасса – 7.7 г/м^2, при максимальных показателях – 13500 экз./м^2 и 38.7 г/м^2 соответственно. Максимальные значения численности и биомассы были отмечены в середине августа. На мониторинговой станции П2 средняя численность рачков составила 7000 экз./м^2, при средней биомассе – 4.0 г/м^2.

Станция П1 в Петрозаводской губе является репрезентативной станцией, поскольку популяционные показатели, такие как, средняя численность (3.44 ± 0.44 тыс. экз./м^2) и биомасса (7.67 ± 1.31 г/м^2) находятся в пределах варьирования популяционных показателей на литорали всего Онежского озера (Березина, Панов, 2003; Кухарев и др., 2008). Так, наименьшая численность (1.16 ± 0.85 тыс. экз./м^2) и биомасса (0.64 ± 0.44 г/м^2) отмечена в заливе Большое Онего (Кухарев и др., 2008). Максимальные показатели численности зафиксированы в заливе Малое Онего, а именно, 12.38 ± 6.36 тыс. экз./м^2. Наибольшая биомасса зарегистрирована в северной части Повенецкого залива и достигала 9.34 ± 2.85 г/м^2.

Динамика размерно-возрастной структуры G. fasciatus в Петрозаводской губе Онежского озера

В мае на станции П1 в популяции *G. fasciatus* доминировали старшие возрастные группы, т.е. размерные группы (р.г.) III и IV (особи прошлогодней генерации). Молодые рачки отсутствовали (рис. 2).

В начале июня было зарегистрировано появление молоди размерной группы I новой генерации. Массовый вымет молоди (50–65% от общей численности всех возрастов) был отмечен в конце июня – начале июля. В июле численность р.г. I начала уменьшаться, доминирующей стала р.г. II (60% от численности популяции). Все возрастные группы популяции представлены в середине июля, с преобладанием р.г. II, III и IV.

Второй вымет молоди размерной группы I (53–40% от численности популяции) отмечается с конца августа до середины сентября. В конце сентября молодые особи менее 1.5 мм не встречались, что свидетельствует о завершении размножения *G. fasciatus*. В этот период доминировали рачки размером от 3.1 до 5 мм.

Динамика популяционных показателей и возрастная структура в целом совпадали с таковыми на двух станциях залива. В отличие от П1, на мо-

Таблица 1. Особенности жизненного цикла *G. fasciatus* в Петрозаводской губе Онежского озера

Месяц	Дата	Станция П1		Станция П2		Особенности жизненного цикла
		T, °C	∑ гр.-дн.	*T*, °C	∑ гр.-дн.	
V	21.05.	3.9	212	4	201.5	Прошлогодняя генерация, копулирующие пары
	31.05.	9.3		9		
VI	10.06.	11.3	420	12	430	Начало вымета молоди новой генерации
	20.06.	13.9		15		
	30.06.	16.4		16		
VII	10.07.	22.6	667	23.7	690	Первый массовый вымет молоди новой генерации
	20.07.	21.2		21		
	30.07.	23		24.3		
VIII	09.08.	21.1	540	17.7	450	Размножение самок прошлогодней генерации и подросшей молоди новой генерации; второй массовый вымет молоди
	19.08.	15.3		13.3		
	29.08.	14		14		
IX	08.09.	12.6	330	13.7	347	Завершение размножения
	18.09.	11		11		
	28.09.	10		10		
X	08.10.	5.7	180	5	150	Рост рачков
Итого	131 день		2349		2269	

Примечание: *T*, °C – температура воды на станции; ∑ гр.-дн. – сумма градусо-дней.

ниторинговой станции П2 первая немногочисленная молодь (с длиной тела менее 1.5 мм) была зарегистрирована уже в конце мая.

Продолжительность жизни G. fasciatus в Петрозаводской губе Онежского озера

Продолжительность жизни в условиях Онежского озера, рассчитанная по уравнению Берталанфи (Алимов, 1981; Курашов, 2011) на станции П1 для самцов и самок составила 1.21 и 1.28 года, при максимальных размерах тела 11.5 и 9.5 мм соответственно. Рассчитанная нами продолжительность жизни бокоплава *G. fasciatus* на станции П1 Онежского озера близка к этому показателю для рачков из Ладожского озера. Согласно литературным данным (Курашов, 2011), самцы в Ладожском озере живут 0.93 года, самки – 1.13 года.

На станции П2 вычисленная максимальная продолжительность жизни *G. fasciatus* для самцов достигает 1.52 года; для самок – 1.28 года. При расчетах использовали максимальные значения размеров самцов (11.2 мм) и самок (9.5 мм).

Сезонная динамика температуры воды и жизненный цикл G. fasciatus в Петрозаводской губе Онежского озера

Важным фактором, обеспечивающим сезонную динамику рачков, является температура воды. На станции П1 в Петрозаводской губе вид *G. fasciatus* успевает пройти все важные фазы жизненного цикла, что обеспечивается необходимым количеством градусо-дней. В условиях мониторинговой станции П1 количество градусо-дней в период с конца мая по начало октября составило 2349. В течение летнего периода (июнь–август) количество градусо-дней составляло 1627 гр.-дн. (табл. 1).

Температурные условия на мониторинговой станции П2 незначительно отличались от условий станции П1: количество градусо-дней было немного меньше, 2269. Эти отличия объясняются взятием гидробиологических проб на двух станциях в течение одного дня. Основные фазы развития рачков *G. fasciatus* на мониторинговой станции П2 совпадают с фазами развития на станции П1. Таким образом, в Онежском озере на станциях П1 и П2 Петрозаводской губы темпера-

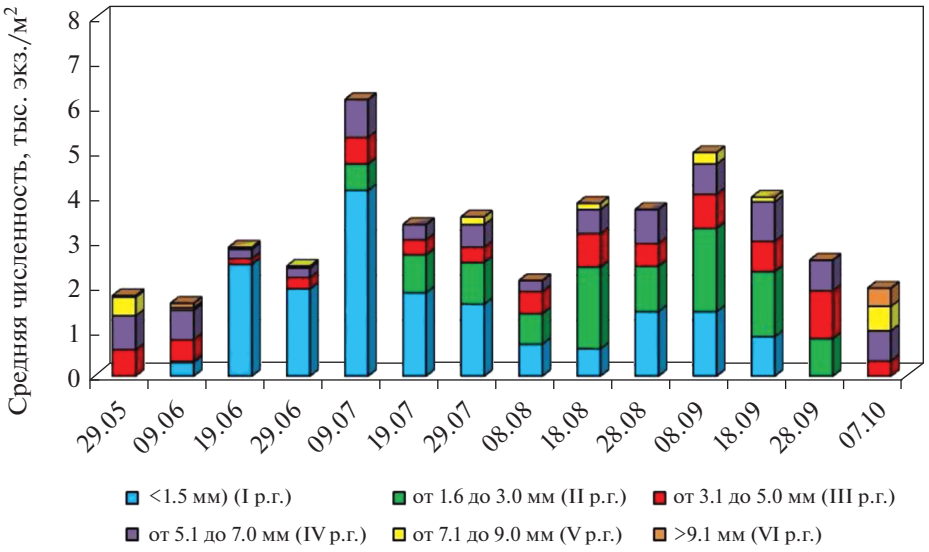

Рис. 3. Численность размерных групп (тыс. экз./м^2) на станции К1 Кумса-губы Повенецкого залива Онежского озера. Цветная кодировка обозначает размерные группы.

турный фактор не лимитирует развитие популяции *G. fasciatus*.

Согласно ранее опубликованным данным (Panov, Berezina, 2002), для отрождения двух выметов молоди у двух последующих генераций рачков *G. fasciatus* в летний сезон необходимо 1500–2000 гр.-дн. (оз. Ладожское, оз. Псковско-Чудское, оз. Отрадное). Для успешного завершения эмбрионального развития *G. fasciatus* требуется 248 градусо-дней. Для достижения половозрелости молоди новой генерации необходимо от 600 до 770 гр.-дн. (Матафонов, 2003; Курашов, 2011). Наблюдаемые нами значения градусо-дней в условиях Петрозаводской губы Онежского озера укладываются в эти диапазоны, достаточные для развития двух поколений новорожденных рачков до взрослых особей.

В Петрозаводской губе амфипода *G. fasciatus* имеет одногодичный жизненный цикл с генерациями прошлого и последующего годов.

Таким образом, на обеих станциях, затишной П1 и открытой для волн П2 Петрозаводской губы Онежского озера с песчано-каменистым типом биотопа, вид-вселенец *G. fasciatus* успешно натурализовался в новых условиях 62° с.ш. А это означает, что чужеродный вид способен образовывать устойчивые популяции в новом ареале (Алимов и др., 2004).

Сезонная динамика популяционных показателей G. fasciatus в Кумса-губе Повенецкого залива Онежского озера

Средняя численность *G. fasciatus* на станции К1 составила 2970 экз./м^2, при средней биомассе 5.6 г/м. На мониторинговой станции К2 средняя численность *G. fasciatus* составила 2236 экз./м^2, при средней биомассе – 3.5 г/м^2.

Сезонная динамика популяционных показателей на станции К2 близка к динамике таковых на станциях Петрозаводской губы и станции К1. Для сезонной динамики популяционных показателей Кумса-губы характерны два пика численности (в июле и августе), а также одновременное присутствие генераций прошлого и текущего года. Такая же сезонная динамика была характерна и для станций наблюдения Петрозаводской губы. Таким образом, в условиях 63° с.ш. температура воды не лимитирует развитие амфиподы *G. fasciatus*.

Динамика размерно-возрастной структуры G. fasciatus в Кумса-губе Повенецкого залива Онежского озера

Размерно-возрастная структура популяции *G. fasciatus* в Кумса-губе на мониторинговой станции К1 в начале периода исследования была представлена прошлогодней генерацией, размерными группами III, IV, V и VI. Молодые рачки начинали появляться только с начала июня. Это свидетельствует о том, что процесс размножения начинался в мае (рис. 3).

Со второй половины июня доля рачков с длиной тела менее 1.5 мм была максимальной и достигала 80–85% от общего числа всех размерных групп. В июле и августе происходило постепенное снижение числа молодых рачков I р.г. (с 65 до 15%), наряду с увеличением количества особей II р.г. (с 15 до 50%).

Таблица 2. Особенности жизненного цикла *G. fasciatus* в Повенецком заливе Онежского озера

Месяц	Дата	Станция К1		Станция К2		Особенности жизненного цикла
		T, °C	∑ гр.-дн.	*T*, °C	∑ гр.-дн.	
V	29.05.	10.5	326	12.5	387.5	Генерация прошлого года, копулирующие пары
VI	09.06.	19.5	441	22	523	Начало вымета молоди первого поколения
	19.06.	15		16.5		
	29.06.	11.5		16		
VII	09.07.	22	660	24	720	Первый массовый вымет молоди
	19.07.	20		22		
	29.07.	24		26		
VIII	08.08.	17	500	17	500	Размножение самок прошлого года и подросшей молоди; второй массовый вымет молоди
	18.08.	16		16		
	28.08.	17		17		
IX	08.09.	14	365	16	395	Завершение размножения
	18.09.	13		13.5		
	28.09.	9.5		10		
X	07.10.	10	100	10	100	Рост рачков
Итого	131 день		2391		2626	

Примечание: *T*, °C – температура воды на станции; ∑ гр.-дн. – сумма градусо-дней.

В первой половине сентября были отмечены рачки всех размерных групп. В конце сентября, рачки с длиной тела менее 1.5 мм уже не обнаруживались, что указывает на завершение размножения амфиподы в условиях Повенецкого залива. Таким образом, на северной границе ареала в европейской части России (Кумса-губа Повенецкого залива) размерно-возрастная структура популяции *G. fasciatus* была сходна с таковой в Петрозаводской губе Онежского озера.

Продолжительность жизни G. fasciatus в Кумса-губе Онежского озера

Продолжительность жизни рачков в Кумса-губе на станции К1 была близка к показателям Петрозаводской губы. Для самцов продолжительность жизни составила 1.21 год, для самок – 1.13, при максимальных размерах 11.5 и 9.6 мм соответственно.

На станции наблюдения К2 максимальные размеры рачков *G. fasciatus* составили 11.5 мм (самцы) и 9.4 мм (самки). Продолжительность жизни, рассчитанная с применением уравнения Берталанфи (Алимов, 1981; Курашов, 2011), составила для самцов 1.21 года, а для самок – 1.46 года.

Сезонная динамика температуры воды и жизненный цикл G. fasciatus в Кумса-губе Повенецкого залива Онежского озера

В этом заливе, более северном по сравнению с другими изученными местообитаниями, количество градусо-дней в период исследования на станции К1 составило 2391 (табл. 2). Это значение было близким к значениям, полученным для Петрозаводской губы (2269–2349). Несмотря на значительное расстояние между двумя заливами (120 км), сходство температурных условий можно объяснить морфологическими особенностями Кумса-губы. Этот узкий залив имеет небольшую площадь (1.2 км^2) среднюю глубину 7 м, при максимальной 17 м и достаточно хорошо прогревается.Максимальное количество градусо-дней, 2626, было зарегистрировано на мониторинговой станции К2. Это связано не только с затишными условиями, но и с особенностями морфологии залива (узкая форма и высокая степень прогревания воды в литоральной зоне).

G. fasciatus в Кумса-губе проходит все основные стадии развития. Таким образом, имеющееся на северной границе ареала вида количество градусо-дней не лимитирует развитие данного вида амфипод.

ОБСУЖДЕНИЕ

Данные по популяционным показателям (численность и биомасса) инвазионного вида в условиях Онежского озера сопоставимы с аналогичными данными, полученными для других водоемах, что служит дополнительным доказательством натурализации вида *G. fasciatus* в Онежском озере. Так, в естественном ареале (озеро Байкал) численность *G. fasciatus* варьировала в пределах 10000–20000 экз./м^2, при биомассе 63–100 г/м^2 (Бекман, 1962). В приобретенном ареале, Ладожском озере, в 2004–2005 гг. численность *G. fasciatus* составила 936–3141 экз./м^2, при биомассе 4.2–10.3 г/м^2 (Барков, 2006). В 2009 г. численность изменялась от 8 до 7160 экз./м^2, при биомассе – 0.024–15.3 г/м^2 (Курашов и др., 2011).

Амфипода *G. fasciatus* является термофильным видом. Так, рачок был зарегистрирован в ряде теплых и горячих источников Байкальского региона (Золотой ключ, Гусихинский, Верхняя Заимка) (Тахтеев и др., 2010). В Новосибирском водохранилище была отмечена успешная адаптация *G. fasciatus* к высоким температурам (Визер, 2006). Хотя этот вид встречается от уреза воды до затопленного русла р. Оби, основные скопления рачков ограничены верхними горизонтами литорали с глубинами до 0.5 м и песчаными грунтами, где температура воды достигает 30°С, что превышает неблагоприятные (более 22.2°С) и близко к летальной температуре (31.2°С) этого вида (Визер, 2006). В условиях эксперимента при температуре 25°С статистически достоверная гибель рачков наступает через 1 ч экспозиции, а доля погибших особей составляет 3 (±2.1)%. На окончание экспериментов (2 сут) доля погибших особей составляет 32 (±6)% (Тимофеев и др., 2008).

В “хронических” экспериментах по температурному избиранию (Вербицкий, 2012) бокоплавы *G. fasciatus* с литорали Рыбинского водохранилища предпочитали температуру в диапазоне 18.8–23.2°С, а средняя конечная избираемая температура составляла 21.1 ± 1.5°С. Независимо от температурной предыстории, при длительном нахождении в условиях линейного температурного градиента *G. fasciatus* демонстрировали колебания значений термопреферендума с периодом 5–6 сут и с амплитудой ±3.0–8.0°С. В ходе исследования сезонной динамики избираемых температур выявлены гендерные различия в термоизбирательном поведении. У самок отмечена более быстрая, чем у самцов, реакция на изменение температуры среды обитания – они избирали конечную температуру уже через сутки после помещения в установку. Самки предпочитали температуру 25–26°С, у самцов выход на конечную избираемую температуру шел с перерегулированием – через сутки они избирали температуру, на 2.0°С превышающую конечную избираемую температуру и только через 2-е сут перемещались в более низкую температуру, при которой и оставались до конца тестирования (Вербицкий, 2012).

Продолжительность жизненного цикла *G. fasciatus* в разных водоемах варьирует от 1 года в хорошо прогреваемых мелководных водоемах (таких, как Невская губа) (Березина, 2005) до 3 лет в холодноводных (оз. Байкал) (Бекман, 1962). Интересно, что при низкой температуре воды жизненный цикл удлиняется, в основном, из-за замедления роста и созревания рачков (Бекман, 1962).

В Онежском озере наши наблюдения проводились в Петрозаводской губе и Кумса-губе Повенецкого залива. Кумса-губа расположена на 120 км севернее Петрозаводскй губы, но она узкая и быстро прогреваемая. С большой долей вероятности можно утверждать, что в различных частях Онежского озера сроки начала размножения *G. fasciatus* могут незначительно отличаться. К примеру, сроки начала размножения и прохождения различных стадий жизненного цикла могут наступать раньше на литорали южной части водоема и в местообитаниях с изрезанной береговой линией.

Для развития новорожденных рачков *G. fasciatus* до взрослого организма необходимо 1000–1250 градусо-дней (около 55–65 дней с температурой воды 18.5°С). Так как высокие температуры влияют на темпы развитие рачка, число генераций за сезон может варьировать от 1 до 3. Одна генерация наблюдается в водных экосистемах с числом градусо-дней менее 1200 в течение лета (литораль оз. Байкал). Две генерации отмечаются в местообитании с 1500–2000 градусо-днями (Ладожское озеро, Псковско-Чудское озеро, оз. Отрадное) и 3 генерации – в местах с более чем 2200 градусо-дней в течение сезона (водохранилища верхней Волги) (Panov, Berezina, 2002).

Было описано 4 типа жизненного цикла *G. fasciatus* (табл. 3), различающихся по продолжительности жизни амфиподы и количеству генераций за сезон (Panov, Berezina, 2002). В озере Байкал наблюдается первый тип – трехгодичный жизненный цикл с одной генерацией за сезон, молодь развивается до взрослых особей в течение 17–18 мес. (Бекман, 1962). Жизненный цикл второго типа – одногодичный жизненный цикл с двумя генерациями за сезон и с 2–3-мя выметами молоди – отмечается в озерах и водохранилищах бассейна Байкала: Братском водохранилище, оз. Арахлей (Матафонов и др., 2005; Матафонов, 2020). Третий тип – одногодичный жизненный цикл с двумя пиками численности летом и 6–8-ю выметами молоди – был зарегистрирован в Ладожском озере и оз. Отрадное, эстуарии Невы (Нилова, 1976; Berezina, Panov, 2004). Четвертый тип – одногодичный жизненный цикл с тремя пиками численности летом и 8–10-ю выметами

Таблица 3. Особенности жизненного цикла и размножения *G. fasciatus* в различных водоемах

Водоем	Особенности жизненного цикла и размножения	Источник
Байкал (Посольский Сор)	Яйценосные самки появляются ранней весной, еще подо льдом (март). Массовая откладка яиц происходит в мае. Вымет молоди в июне. К августу размножение заканчивается, исчезает все родительское поколение. Одногодичный жизненный цикл	Бекман, 1962
Байкал, исток Ангары (открытое побережье)	В начале июня нет ни одной яйценосной особи (220 градусо-дней). Появление молоди возможно только в конце июля. Потенциальная длительность жизни – до трех лет	Бекман, 1962
Оз. Отрадное	Яйценосные самки встречаются с конца апреля (до полного распаления льда) до глубокой осени. Вымет молоди происходит в конце мая–начале июня. Появление 6–8 выметов. Два пика размножения: конец мая–первая половина июня и середина августа. В августе размножение идет более интенсивно, чем в мае–июне	Нилова, 1976
Ладожское озеро	Вымет молоди в мае-начале июня. Не менее двух генераций	Panov, 1986
	Период размножения начинается в апреле. Первые молодые особи появляются в начале мая. В конце августа–начале сентября период размножения заканчивается. Отмирание зимующего поколения происходит к середине августа, в октябре популяция представлена в основном взрослыми особями текущего года. Возможно появление 5–6 выметов при двух генерациях: зимующей и летней. Одногодичный жизненный цикл; продолжительность жизни не превышает 12–14 месяцев	Барков, Курашов, 2011
Братское водохранилище, Балаганск	Размножение началось в подледный период. Яйценосные самки встречаются с 18 апреля до 25 сентября, с опушенными оостегитами – до 10 октября. Вымет молоди 20–26 июня. Отрождение 5 выметов от 2-х поколений. Продолжительность жизни от 2.5–3 до 11 месяцев	Камалтынов, Томилов, 2001
Оз. Арахлей	В марте размножающиеся самки отсутствуют. Период размножения начинается в апреле, к концу апреля происходит откладка яиц. Первые молодые особи появляются в начале июня. В конце августа–начале сентября период размножения заканчивается, исчезают особи родительского поколения. Возможно появление 3–5 выметов при 2-х генерациях. Одногодичный жизненный цикл	Матафонов и др., 2005
	Вымет молоди в июне, отмирание большей части поколения предыдущего года в июле–августе, достижение к декабрю большей частью поколения текущего года размеров, характерных для начала июня. Продолжительность жизненного цикла большинства особей *G. fasciatus* не превышала 13 месяцев	Матафонов, 2020
Невская губа Финского залива Балтийского моря	Яйценосные самки появляются в апреле, молодь – в мае. Массовый вымет с 11 июня по 2 июля (1 пик) и с середины августа до начала сентября (2 пик). Завершение периода размножения в конце сентября–начале октября. Одногодичный жизненный цикл	Berezina, Panov, 2004

молоди у самок – описан в водохранилище верхней Волги (Panov, Berezina, 2002).

Таким образом, судя по литературным и нашим собственным данным, жизненный цикл амфиподы *G. fasciatus* крайне пластичен. Его особенности в значительной степени определяются локальными температурными условиями водоема. С другой стороны, этот вид обладает высокими адаптивными способностями. Несмотря на то, что *G. fasciatus* был описан как термофильный вид, он успешно вселяется в северные водоемы. Судя по всему, в число механизмов, обеспечивающих термотолерантность, входят и поведенческие (активное избирание температуры). Однако механизмы, обеспечивающие термотолерантность и пластичность жизненного цикла *G. fasciatus* еще только предстоит исследовать.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Благодаря полученным данным удалось реконструировать общую схему жизненного цикла *G. fasciatus* в Онежском озере. Период размножения начинается в начале мая, так как к концу мая многие самки успевают отложить яйца. В это же время встречается большое количество копулирующих пар. Первые молодые особи появляются в начале июня. В июне, июле и августе в популяции *G. fasciatus* отмечается наибольший спектр размеров рачков. В течение лета происходит вымирание особей прошлогодних генераций, которые постепенно замещаются отродившейся молодью. В конце сентября молодые особи менее 1.5 мм не встречаются, что свидетельствует о завершении размножения *G. fasciatus*. К весне следующего года основная часть поколения предыдущего года готова к размножению – рачки успевают достигнуть размеров половозрелых особей.

Таким образом, вид-вселенец *G. fasciatus* способен образовывать устойчивые популяции в новых для себя условиях, благодаря чему успешно натурализовался в Онежском озере. Удалось показать, что в условиях 62° с.ш. (Петрозаводская губа Онежского озера) – 63° с.ш. (Кумса-губа Повенецкого залива Онежского озера) температурный фактор не лимитирует развитие *G. fasciatus*. Дополнительным доказательством успешной акклиматизации вида *G. fasciatus* в Онежском озере служат данные по численности и биомассе вида, сопоставимые с показателями этого вида в других водоемах. Успешная натурализация *G. fasciatus* в новых условиях на северной границе ареала европейской части России (Петрозаводская губа и Повенецкий залив Онежского озера) объясняется достаточным количеством градусо-дней (2269–2626 с конца мая по начало октября). Эти температурные условия определяют характерный для популяции *G. fasciatus* Онежского озера одногодичный жизненный цикл с одновременным присутствием генераций предыдущего года и текущего года. Наши данные указывают на то, что именно пластичность жизненного цикла может обеспечивать *G. fasciatus* успешное вселение в водоемы-реципиенты, значительно отличающиеся друг от друга температурным режимом.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит д. б. н. Н.М. Калинкину за плодотворное обсуждение статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках Государственного задания Института водных проблем Севера Карельского научного центра Российской академии наук.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит описания выполненных автором исследований с участием людей или использованием животных в качестве объектов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что какой-либо конфликт интересов отсутствует.

ИНФОРМАЦИЯ О ВКЛАДЕ АВТОРОВ

Работа полностью выполнена одним автором А.И. Сидоровой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аксенов-Грибанов Д.В., Лубяга Ю.А. Влияние повышенной температуры окружающей среды на активность ферментов антиоксидантной системы и анаэробного гликолиза у эндемичных байкальских видов амфипод *Eulimno gammarusmarituji, E. maackii* и *Gmelinoides fasciatus* // J. Stress Physiology & Biochemistry. 2012. V. 8. № 4. P. 322–329.

Алексеев В.А., Цалолихин С.Я. (ред.) Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос // М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК. 2016. 457 с.

Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Наука, Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. Т. 96. 1981. 248 с.

Алимов А.Ф., Богутская Н.Г., Орлова М.И. и др. (ред.) Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.

Барков Д.В. Экология и биология байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и его роль в экосистеме Ладожского озера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2006. 26 с.

Бекман М.Ю. Экология и продукция *Micruropuspos solsii* Sow. и *Gmelinoides fasciatus* Stebb. // Труды Лим-

нологического института Сибирского отделения АН СССР. 1962. Т. 2. Ч. 1. С. 141–155.

Березина Н.А. Сезонная динамика структуры и плодовитость популяции байкальского бокоплава (*Gmelinoides fasciatus,* Ampipoda, Crustacea) в зарослевой зоне Невской губы // Зоологический журн. 2005. Т. 84. № 4. С. 411–419.

Березина Н.А., Панов В.Е. Вселение байкальской амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Amphipoda, Crustacea) в Онежское озеро // Зоологический журн. 2003. Т. 82. № 6. С. 731–734.

Васильева Е.П. Современное состояние донных отложений Большой губы Повенецкого залива Онежского озера // Большая губа Повенецкого залива Онежского озера. Петрозаводск. Карельский научный центр. Институт водных проблем Севера, 1992. С. 34–40.

Вербицкий В.Б. Температурный оптимум, преферендум и термотолерантность пресноводных ракообразных (Cladocera, Isopoda, Amphipoda): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Борок, 2012. 48 с.

Визер А.М. Акклиматизация байкальских гаммарид и дальневосточных мизид в Новосибирском водохранилище: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2006. 22 с.

Винберг Г.Г., Лаврентьева Г.М. (ред.) Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 52 с.

Дроздов В.В. Общая экология. Учебное пособие. СПб.: РГГМУ, 2011. 412 с.

Ивантер Э.В., Коросов А.В. Элементарная биометрия. Петрозаводск, 2010. 104 с.

Камалтынов Р.М., Томилов А.А. Динамика популяции *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) (Crustacea, Amphipoda) в Братском водохранилище // Природные ресурсы Забайкалья и проблемы природопользования. Материалы научной конференции 10–15 сентября 2001 г. Чита, 2001. С. 490–491.

Кириллова В.А. Морфометрическая характеристика литоральной зоны Онежского озера // Литоральная зона Онежского озера. Наука. Ленинградское отд. Л. 1975. С. 15–21.

Клюкина Е.А. Видовой состав, биомасса и химический состав высшей водной растительности губ Повенецкого залива Онежского озера // Охрана и использование водных ресурсов Карелии. Петрозаводск, 1974. С. 151–168.

Курашов Е.А. (ред.) Литоральная зона Ладожского озера. СПб.: Нестор-История, 2011. 416 с.

Кухарев В.И., Полякова Т.Н., Рябинкин А.В. Распространение байкальской амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Ampipoda, Crustacea) в Онежском озере // Зоологический журн. 2008. Т. 87. № 10. С. 1270–1273.

Малинина Т.И., Солнцева Н.О. Сейши Онежского озера // Динамика водных масс Онежского озера. Л., 1972.

Матафонов Д.В. Сравнительная экология бокоплавов: *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) в Ивано-Арахлейских озерах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ. 2003. 20 с.

Матафонов Д.В., Итигилова М.Ц., Камалтынов Р.М. и др. Байкальский эндемик *Gmelinoides fasciatus* (Micruropodidae, Gammaridae, Amphipoda) в озере Арахлей // Зоологический журн. 2005. Т. 84. № 3. С. 321–329.

Матафонов П.В. Жизненный цикл бокоплавов *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) в озере Арахлей в экстремально маловодную фазу гидрологического цикла // Амурский зоологический журн. 2020. Т. 12. № 1. С. 16–25.

Нилова О.И. Некоторые черты экологии и биологии *Gmelinoides fasciatus* Stebb., акклиматизированных в озере Отрадное Ленинградской области // Изв. Гос. научн.-исслед. ин-та озерн. и речн. хоз-ва. 1976. Т. 110. С. 10–15.

Охлопкова А.Н. Течение Онежского озера // Динамика водных масс Онежского озера. Л., 1972.

Панов В.Е., Павлов А.М. Методика количественного учета водных беспозвоночных в зарослях камыша и тростника // Гидробиологический журн. 1986. Т. 22. № 6. С. 87–88.

Сабылина А.В., Рыжаков А.В. Онежское озеро и его притоки. Общая характеристика // Состояние водных объектов Республики Карелия по результатам мониторинга 1998–2006 гг. Петрозаводск, 2007. С. 29–40.

Тахтеев В.В., Плешанов А.С., Егорова И.Н. и др. Основные особенности и формирование водной и наземной биоты термальных и минеральных источников Байкальского региона // Известия Иркутского государственного университета. Серия “Биология. Экология”. 2010. Т. 3. № 1. С. 33–37.

Тимофеев М.А., Шатилина Ж.М., Бедулина Д.С. и др. Сравнительное исследование клеточных механизмов терморезистентности у байкальского и палеарктического видов эврибионтных амфипод // Сибирский экологический журн. 2008. № 1. С. 23–29.

Филатов Н.Н. (ред.) Онежское озеро. Атлас. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2010. С. 151.

Фрейндлинг В.А. Физико-географическая характеристика северной части Повенецкого залива Онежского озера // Охрана и использование водных ресурсов Карелии. Петрозаводск, 1974. С. 4–12.

Чертопруд М.В. Фауна бокоплавов (Crustacea, Amphipoda) Московской области // Биология внутренних вод. 2006. № 4. С. 17–21.

Berezina N.A., Panov V.E. Distribution, population structure and salinity tolerance of the invasive amphipod *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) in the Neva Estuary (Gulf of Finland, Baltic Sea) // Hydrobiologia. 2004. V. 514. P. 199–206.

Panov V.E. Establishment of the Baikalian endemic amphipod *Gmelinoides fasciatus* in Lake Ladoga. Hydrobiologia. 1996. V. 322. P. 187–192.

Panov V.E., Berezina N.A. Invasion history, biology and impacts of the Baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.) // Invasive Aquatic Species of Europe / Eds.:

Leppäkoski E., Olenin S., Gollasch S. Dordrecht: Kluwer Publisher, 2002. P. 96–103.

Protopopova M.V., Takhteev V.V., Shatilina Zh.M. et al. Small HSPs molecular weights as new indication to the hypothesis of segregated status of thermophilic relict *Gmelinoides fasciatus* among Baikal and Palearctic amphipods // J. Stress Physiology & Biochemistry. 2011. V. 7. № 2. P. 175–182.

Shatilina Z.M., Riss H.W., Protopopova M.V. et al. The role of the heat shock proteins (HSP70 and sHSP) for the thermotolerance of freshwater amphipods from contrasting habitats // J. Thermal Biology. 2011. V. 36. I. 2. P. 142–149.

Influence of Temperature on the Life Cycle of Invasive Species *Gmelinoides fasciatus* (Crustacea: Amphipoda) in Lake Onego

A. I. Sidorova*

Northern Water Problems Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 185030 Russia

**e-mail: bolt-nastya@yandex.ru*

The invasive species *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing 1899) (Crustacea: Amphipoda) is able to successfully form stable populations in the recipient reservoir Lake Onego. In conditions of latitudes 62° N (Petrozavodsk Bay)—63° N (Kumsa area of the Povenets Bay) of Lake Onego, the temperature factor does not limit the development of the amphipod population. Successful naturalization of *G. fasciatus* under new conditions on the northern border of the range of the European part of Russia (Petrozavodsk Bay and Povenets Bay of Lake Onego) is explained by a sufficient number of degree-days (2269–2626 for the period end of May–beginning of October), which determine the one-year life cycle with generations previous year and current year.

Keywords: invasive species, *Gmelinoides fasciatus*, life cycle, degree-days, temperature factor, population indicators, Lake Onego