

УДК 595.371:574.34

DOI: 10.33910/2686-9519-2020-12-1-16-25

<http://zoobank.org/References/2A8A054F-62EF-4458-B6F8-97999EE977CA>

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ БОКОПЛАВОВ *GMELINOIDES FASCIATUS* (STEBBING, 1899) И *GAMMARUS LACUSTRIS* (SARS, 1863) В ОЗЕРЕ АРАХЛЕЙ В ЭКСТРЕМАЛЬНО МАЛОВОДНУЮ ФАЗУ ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО ЦИКЛА

П. В. Матафонов

Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, ул. Недорезова, д. 16а, 672014, г. Чита, Россия

Сведения об авторе

Матафонов Пётр Викторович

E-mail: benthos@yandex.ru

SPIN-код: 6453-5810

Scopus Author ID: 8846837800

ORCID: 0000-0001-9694-7917

Аннотация. Исследования популяций литоральных видов позволяют выявить отклик экосистем глубоких озёр на изменения климата и сигналы предстоящих в них нежелательных и необратимых изменений. Имеющиеся сведения о популяционных показателях массовых в литоральной зоне озера Арахлей амфипод голарктического *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) и широко расселившегося байкальского *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) относятся к многоводным годам. В экстремально маловодные 2017 и 2018 гг. *Gm. fasciatus* и *G. lacustris* были наиболее многочисленными компонентами зообентоса литоральной зоны озера Арахлей. Максимум численности яйценосных самок *Gm. fasciatus* и *G. lacustris* приходится на начало июня. Появление молоди *Gm. fasciatus* и *G. lacustris* в 2018 г. происходило также в начале июня. В это же время в 2017 г. большинство самок амфипод находились на ранних стадиях развития отложенных яиц. Сезонная динамика размерной структуры популяции *Gm. fasciatus* в 2017 и 2018 гг. в целом подобна и характеризуется выраженными максимумами. Динамика размерной структуры *G. lacustris* различается по годам и свидетельствует о сложном размерно-возрастном составе популяции. Продолжительность жизненного цикла большей части особей *Gm. fasciatus* в озере Арахлей в экстремально маловодные 2017–2018 гг. составила 12–14 месяцев, *G. lacustris* — 13–14 месяцев. Влияния снижения уровня воды в озере с 2000 по 2017 г. на популяционные показатели амфипод не выявлено, что может быть обусловлено его небольшой величиной — на 10% от глубины озера в 2000 г. Выявленная вариабельность популяционных показателей в смежные годы при одном уровне воды показывает их чувствительность к изменению термического режима озера и погодных условий. По результатам исследования предлагаем смещение сроков созревания отложенных самками яиц, смещение сроков появления молоди и межгодовые изменения в размерной структуре популяций *Gm. fasciatus* и *G. lacustris* озера Арахлей в качестве индикаторов изменения литоральных сообществ озера и климата региона.

Права: © Автор (2020). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY-NC 4.0.

Ключевые слова: амфиподы, *Gmelinoides fasciatus*, *Gammarus lacustris*, жизненный цикл, литораль, маловодная фаза, индикаторы, глубокие озера.

THE LIFE CYCLE OF *GMELINOIDES FASCIATUS* (STEBBING, 1899) AND *GAMMARUS LACUSTRIS* (SARS, 1863) AMPHIPODS IN THE LAKE ARAKHLEY LITTORAL DURING THE EXTREME LOW-WATER PHASE OF THE HYDROLOGICAL CYCLE

P. V. Matafonov

Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, 16a Nedorezova Str., 672014, Chita, Russia

Author

Petr V. Matafonov

E-mail: benthos@yandex.ru

SPIN: 6453-5810

Scopus Author ID: 8846837800

ORCID: 0000-0001-9694-7917

Abstract. Population studies of littoral species make it possible to identify deep lake ecosystems' response to climate change and the signs of undesirable and irreversible changes in such ecosystems. The previously available data on the population indicators for the golarctic amphipoda *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) and the widely settled Baikal endemic amphipoda *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), both numerous in the Lake Arakhley littoral zone, refer to high-water years. In the extremely low-water years 2017 and 2018 *Gm. fasciatus* and *G. lacustris* were the most numerous zoobenthos components of the Lake Arakhley littoral zone. The peak of the abundance of *Gm. fasciatus* and *G. lacustris* egg-bearing females in the Lake Arakhley littoral zone was recorded in early June. In 2018 *Gm. fasciatus* and *G. lacustris* juveniles also appeared in early June. At the same time, in 2017, most female amphipods were in the early development stages of the egg mass. In 2017 and 2018 the *Gm. fasciatus* the seasonal dynamics of population size structure was generally similar and was characterized by a pronounced maximum. The size structure dynamics of *G. lacustris* population varied by year and indicated a complex size and age population composition. In extremely shallow 2017–2018 the life cycle of most *Gm. fasciatus* individuals in Lake Arakhley was 12 to 14 months, *G. lacustris* — 13 to 14 months. The effects of the decrease in lake water level from 2000 to 2017 on the amphipod population indicators were not revealed, which may be due to the fact that the decrease was rather insignificant: 10% of the lake's depth in 2000. The revealed population indicator variability in the adjacent years at the same water level shows the species' sensitivity to the lake thermal regime and weather changes. According to the results of the study, we suggest that the shift in the egg mass development, the shift in the timing of juveniles' emergence, and the interannual shifts in the *Gm. fasciatus* and *G. lacustris* population size structure indicate changes in the lake Arakhley littoral communities and the regional climate.

Keywords: Amphipoda, *Gmelinoides fasciatus*, *Gammarus lacustris*, life cycle, littoral, low-water phase, indicators, deep lakes.

Copyright: © The Author (2020).
Published by Herzen State Pedagogical
University of Russia. Open access under
CC BY-NC License 4.0.

ВВЕДЕНИЕ

Потепление климата и возрастающее антропогенное воздействие приводят к изменениям в экосистемах, в том числе необратимым. Для предотвращения нежелательных явлений в экосистемах требуется разработка методов и способов прогнозирования возможных изменений (Алимов 2000). Экосистемы глубоких озер отличаются пространственной сложностью, что затрудняет использование в их отношении теории функционирования мелководных озер (Scheffer 2004). Тем не менее в насто-

ящее время известна предупреждающая реакция литоральных сообществ на изменения среды, в связи с чем мониторинг литоральных сообществ рассматривается как возможность выявить сигналы предстоящих в экосистеме глубоких озер необратимых и нежелательных изменений (Bruell et al. 2018). В свою очередь, о состоянии литоральных сообществ позволяет судить мониторинг популяций доминирующих литоральных видов.

Голарктический вид амфипод *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) и широко расселившаяся байкальская эндемичная литоральная

амфипода *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) являются многочисленными компонентами прибрежной зоны разнообразных водоемов (Бекман 1954; Матафонов и др. 2005; Матафонов 2007; Barkov, Kurashov 2011; Yanygina 2015). Распространенность и массовость *G. lacustris* и *Gm. fasciatus* способствуют возможности использования изменения их популяционных показателей в мониторинге реакции водных экосистем на изменения климата или усиление антропогенного воздействия, а также в качестве сигналов предстоящих изменений водных экосистем. Амфиподы рода *Gammarus* — давний объект мониторинга качества воды в программах экологического государственного мониторинга (Абакумов 1992), *Gm. fasciatus* рекомендован в программы региональных мониторингов в России как новый биоиндикатор для контроля состояния донных местообитаний методом биотестирования (Березина, Голубков, Максимов 2016).

Сведения о жизненных циклах доминирующих видов литорального зообентоса озера Арахлей немногочисленны и получены на примере *G. lacustris* и *Gm. fasciatus* при среднем уровне воды в озере (Шаповалова 1973; Матафонов, Итигилова, Камалтынов 2006; Матафонов 2007; Пронин 2013, 50). В то же время известно, что водные экосистемы и популяции изменяются под влиянием колебаний уровня воды (Leira, Cantonati 2008). Влияние этого фактора признано одним из главных и в функционировании экосистем мелководных арахлейских озер (Шишкин 2013), однако

в отношении зообентоса глубокого озера Арахлей и населяющих озеро амфипод оно остается практически неизученным. В этой связи целью настоящей работы стало изучение жизненного цикла амфипод *Gm. fasciatus* и *G. lacustris* в озере Арахлей в экстремально маловодные годы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Озеро Арахлей (52°12'20" с.ш., 112°52'42" в. д.) — одно из крупнейших озер лесостепной зоны Забайкальского края, находится в условиях резко континентального климата, характеризуется летней термической стратификацией водной толщи (Пронин 2013, 90). Вследствие продолжительного засушливого периода уровень вод озера Арахлей в 2017 г. оказался минимальным за 60-летний период наблюдений (Пронин 2013, 50). Глубина озера в его центральной части составила 13,3–14,1 м, прозрачность воды по диску Секки 2 августа 2017 г. достигала 5,8 м, 31 июля 2018 г. — 4,4 м. Заросли растительности и литоральная зона в 2017 и 2018 гг. были ограничены изобатами 4,5 м — 4,8 м (Матафонов 2018). Температура воды в литоральной зоне в течение периода открытой воды изменялась в диапазоне 6,8–23 °С (табл. 1).

Исследования популяционных показателей *Gm. fasciatus* и *G. lacustris* выполнены в комплексе исследований зообентоса литоральной зоны озера Арахлей (Матафонов 2018). Пробы отобраны дночерпателем Петерсена в западной части озера у с. Преображенка в 2017 г. с 31 мая по 1 июня,

Таблица 1
Температура воды (Т, °С) (М (min–max)) в озере Арахлей

Table 1

Water temperature (T, °C) (M (min–max)) in Lake Arakhley

	июнь	август	октябрь	декабрь
2017 г.				
литораль	10,4 (7,718,2)	21,9 (21,1–22,8)	5,6 (4,56,5)	0,3
пелагиаль	7,5 (6,8–7,7)	17,5 (9,5–21,5)	6,6 (6,4–6,7)	2,2 (0,53,5)
2018 г.				
литораль	11,2 (9,5–16,7)	19,0 (17,8–23)	8,0 (6,28,8)	1,0
пелагиаль	9,5 (7,5–10)	17,2 (10,5–19,2)	8,7 (8,5–8,8)	2,0 (0,83,6)

с 31 июля по 4 августа, с 3 по 5 октября, 20 декабря (на глубине 3,5 м). В 2018 г. пробы отобраны на мониторинговых станциях августа 2017 г. (Матафонов 2018) с 5 по 7 июня, с 31 июля по 3 августа и с 8 по 11 октября. В каждом случае выполнены промеры 200 особей *Gm. fasciatus* и от 70 до 130 особей *G. lacustris*. В настоящей работе указаны средние арифметические значения и их стандартные ошибки ($M \pm SE$).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В 2017 и 2018 гг. *Gm. fasciatus* и *G. lacustris* были наиболее массовыми представителями зообентоса литоральной зоны озера Арахлей (Матафонов 2018) (табл. 2). *Gm. fasciatus* населял весь диапазон глубин литоральной зоны. Основные места обитания *G. lacustris* находились в зоне глубин 2,0–4,5 м. Численность *G. lacustris* определялась здесь плотностью зарослей роголистника темнозеленого (Матафонов 2018).

Gmelinoides fasciatus

Максимум численности ♀ *Gm. fasciatus* с отложенными яйцами в литоральной зоне озера Арахлей в 2017 и 2018 гг. приходился на раннелетний период. В начале октября 2017 и 2018 гг. яйценосные ♀ *Gm. fasciatus* не обнаружены.

Количество яйценосных ♀ *Gm. fasciatus* в литоральной зоне в начале июня 2017 г. составило $46 \pm 2,8$ % (от 33 до 57 %) общей численности *Gm. fasciatus*. За зарослями растительности на глубинах 4,6–6,0 м их численность снижалась до 15–21 %. Большая часть (96 %) яйценосных ♀ была со

свежеотложенными яйцами или с эмбрионами на стадии «полоски», ♀ с молодью не обнаружены.

К августу 2017 г. количество яйценосных ♀ снизилось до $4,3 \pm 2,6$ % и не превышало 12 % общей численности *Gm. fasciatus*. 80 % из них составили ♀ со свежеотложенными яйцами, 4,3 % — ♀ с молодью в выводковых сумках.

В начале июня 2018 г. количество яйценосных ♀ *Gm. fasciatus* в литоральной зоне озера Арахлей составило $38,9 \pm 2,7$ % (от 33 до 50 %) общей численности *Gm. fasciatus*. Как и в 2017 г., за зарослями растительности, на глубинах до 6 м, их численность снижалась до 9–22 %. Значительную часть (16,4 %) яйценосных ♀ составили ♀ с молодью. Единично в пробах отмечена и самостоятельная молодь *Gm. fasciatus*. Еще у 22 % яйценосных ♀ отмечены эмбрионы на стадии «полоски» и «глазка».

К августу 2018 г. количество яйценосных ♀ снизилось до $8,8 \pm 6,5$ % общей численности *Gm. fasciatus*. Из них 86 % ♀ были со свежеотложенными яйцами, еще 11 % — с молодью.

Таким образом, в 2017 и 2018 гг. сроки отрождения молодежи *Gm. fasciatus* приходились на июнь. Последующие когорты ни в 2017, ни в 2018 гг. не могли быть многочисленными.

Особенности размножения *Gm. fasciatus* обусловили выраженные максимумы в динамике размерной структуры его популяции в 2017 и 2018 гг. (рис. 1). В начале июня 2017 и 2018 гг. в популяции преобладали особи размерной группы 5,6–6,6 мм. К августу массовым становилось поколение текущего года с размерами тела 3,6–4,1 мм, а особи преды-

Таблица 2

Численность ($M \pm SE$, экз./м²) амфипод в их основных местах обитания в озере Арахлей

Table 2

Amphipods abundance ($M \pm SE$, ind./m²) in their main habitats in Lake Arakhley

Месяц	<i>Gm. fasciatus</i>		<i>G. lacustris</i>	
	2017 г.	2018 г.	2017 г.	2018 г.
июнь	5916±1332	1847±1120	767±285	513±347
август	10944±2131	7460±4276	1267±532	580±461
октябрь	6712±580	3280±908	1707±549	460±286
декабрь	9440	—	560	—

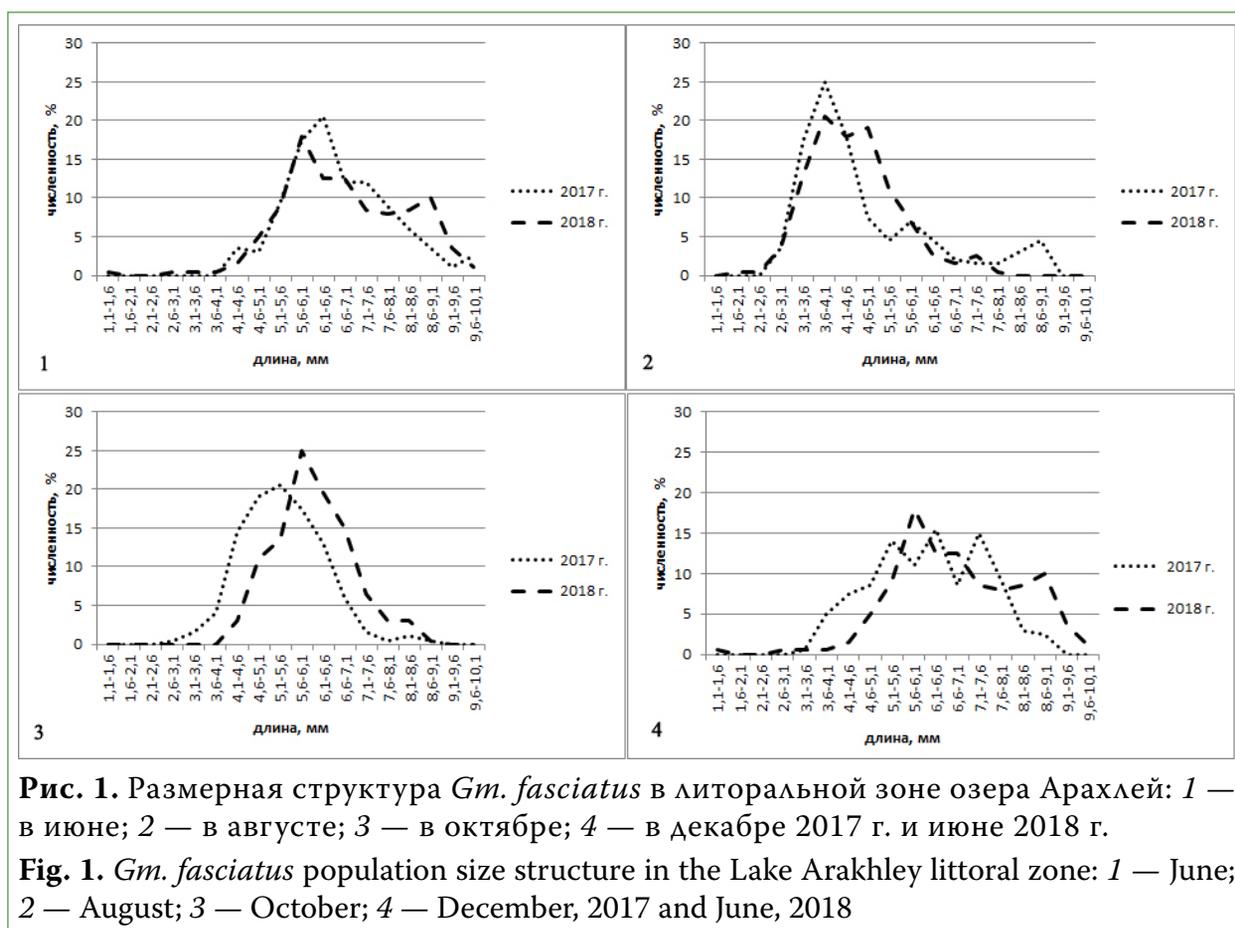


Рис. 1. Размерная структура *Gm. fasciatus* в литоральной зоне озера Арахлей: 1 — в июне; 2 — в августе; 3 — в октябре; 4 — в декабре 2017 г. и июне 2018 г.

Fig. 1. *Gm. fasciatus* population size structure in the Lake Arakhley littoral zone: 1 — June; 2 — August; 3 — October; 4 — December, 2017 and June, 2018

дущего года с размерами тела более 5,6 мм составляли менее 25%. К октябрю новое поколение формировало многочисленную размерную группу 5,1–5,6 мм (в 2017 г.) либо 5,6–6,1 мм (в 2018 г.). Рост *Gm. fasciatus* в 2017 г. продолжался до декабря, о чем свидетельствует увеличение численности особей в размерных группах более 6,6 мм и увеличение индивидуальной массы особей (табл. 3).

Несмотря на различие сроков появления молоди, сезонная динамика размерной структуры *Gm. fasciatus* в 2017 и 2018 гг. в целом схожа (рис. 1). Из отличий мож-

но отметить более крупные размеры особей в октябре 2018 г. (табл. 3, рис. 1).

Основные этапы жизненного цикла *Gm. fasciatus* в 2017 и 2018 гг. выглядят следующим образом: отрождение 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 *Gm. fasciatus* в 2017 и 2018 гг. не превышала 13 месяцев.

Таблица 3
Индивидуальная масса ($M \pm SED$, mg) амфипод в литоральной зоне озера Арахлей

Table 3
Amphipods individual mass ($M \pm SE$, mg) in Lake Arakhley littoral zone

Месяц	<i>Gm. fasciatus</i>		<i>G. lacustris</i>	
	2017 г.	2018 г.	2017 г.	2018 г.
июнь	6,4±0,38	7,2±0,90	18,0±1,34	15,5±1,90
август	1,7±0,37	3,0±0,34	9,0±1,60	4,5±1,20
октябрь	3,6±0,36	5,1±0,41	12,2±2,0	14,0±1,34
декабрь	5,4	—	9,0	—

Gammarus lacustris

Яйценосные ♀ *G. lacustris* обнаружены в 2017 и 2018 гг. только в июне. Их количество в 2017 г. составило $34,1 \pm 9,7 \%$, а в 2018 — $8,8 \pm 4,6 \%$ общей численности *G. lacustris*. В июне 2017 г. 88 % яйценосных ♀ были со свежееотложенными яйцами, ♀ с молодью не обнаружены. В 2018 г. 56 % яйценосных ♀ оказались со свежееотложенными яйцами, 25 % — с молодью. Единично в первой декаде июня 2018 г. молодь *G. lacustris* отмечена и как самостоятельные особи.

Динамика размерной структуры популяции *G. lacustris* в 2017 и 2018 гг. отличается невыраженным доминированием какой-либо одной размерной группы (рис. 2) и отражает ее сложный возрастной состав.

В начале июня в 2017 г. многочисленными были особи с длиной тела более 7,6 мм (91 %), в 2018 г. — более 5,6 мм (87 %). В начале августа 2017 и 2018 гг. можно выделить два основных максимума численности *G. lacustris*, соответствующих размерным группам 4,1–5,1 мм и 7,6–9,6 мм. Третий максимум, соответствующий размерной группе 11,6–12,1 мм, был выражен только в 2017 г. Наиболее многочисленными в начале августа оказались особи с

длиной до 5,6 мм, составившие 57 и 72 % численности популяции в 2017 и 2018 гг. соответственно.

К октябрю молодое поколение обусловило высокую численность размерных групп 7,1–7,6 мм (в 2017 г.) и 8,6–10,6 мм (в 2018 г.). Наряду с ними в популяции оставались особи с размерами тела до 14,6 мм. Наличие в октябре 2017 г. особей с размерами 3,1–4,1 мм (7 % общей численности *G. lacustris*) указывает на то, что отрождение молодежи в 2017 г. происходило в течение всего летнего периода, несмотря на отсутствие в пробах яйценосных ♀. В октябре 2018 г. особи с длиной тела менее 5,1 мм не обнаружены.

Рассматривая межгодовые особенности популяционных показателей *G. lacustris* в озере Арахлей в 2017 и 2018 гг., следует отметить ранние сроки появления молодежи в 2018 г., а также довольно значительные межгодовые различия в сезонной динамике размерной структуры популяции (табл. 3, рис. 2).

Этапы жизненного цикла *G. lacustris* в 2017 и 2018 гг. выглядят следующим образом: отрождение большей части поколения текущего года в июне и отмирание большей части поколения предыдущего года к августу — октябрю. Продолжитель-

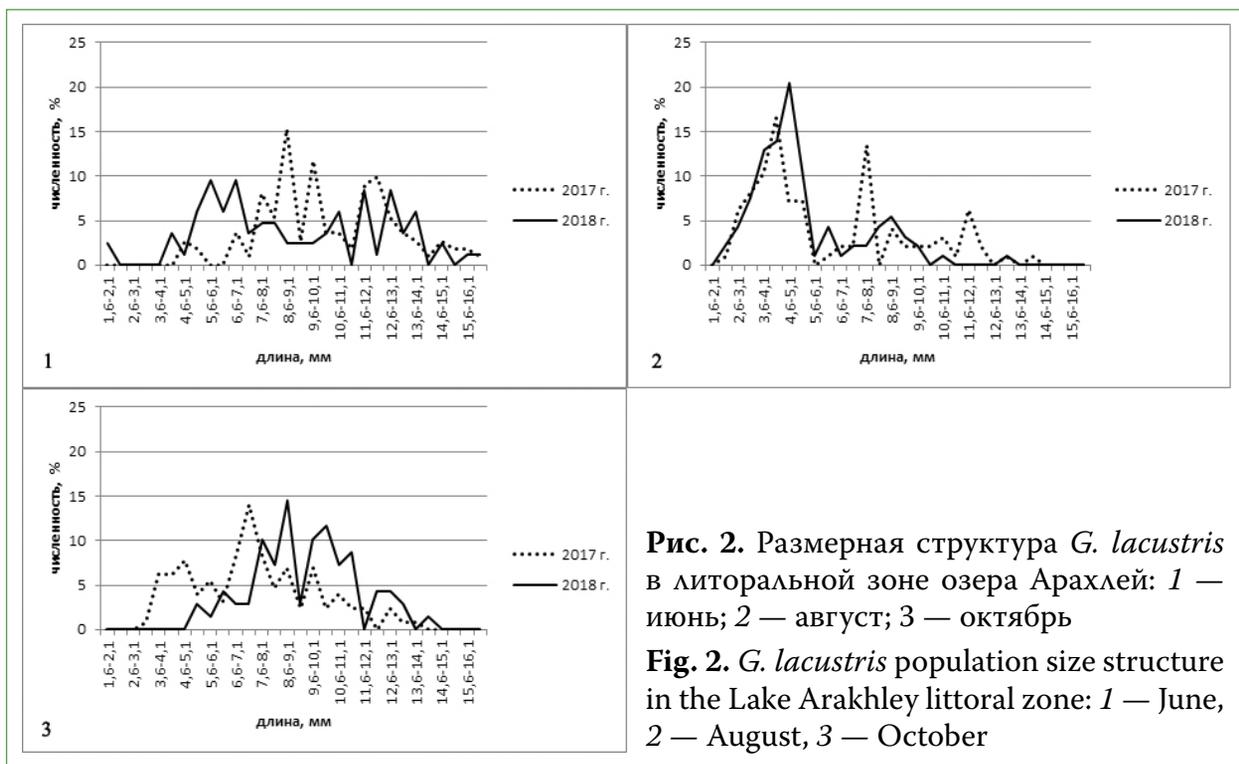


Рис. 2. Размерная структура *G. lacustris* в литоральной зоне озера Арахлей: 1 — июнь; 2 — август; 3 — октябрь

Fig. 2. *G. lacustris* population size structure in the Lake Arakhley littoral zone: 1 — June, 2 — August, 3 — October

ность жизненного цикла большей части особей *G. lacustris* в 2017 и 2018 гг. составила 13–14 месяцев.

ОБСУЖДЕНИЕ

При изучении биологии *Gm. fasciatus* в озере Арахлей в многоводные 1997–2001 гг. появление его молоди обнаружено в начале июня, а массовый выход — во второй декаде июня; продолжительность жизненного цикла определена в 12–14 месяцев (Матафонов и др. 2005; Матафонов, Итигилова, Камалтынов 2006). Сроки выхода молоди в 2017–2018 гг. в целом соответствуют указанным и не показывают выраженных различий биологии *Gm. fasciatus* в многоводные и экстремально маловодные годы.

В отношении *G. lacustris* при среднем уровне воды в озере в 1971–1972 гг. и 2000–2004 гг. отмечена сложная размерно-возрастная структура его популяции (Шаповалова 1973; Матафонов 2007). Выход молоди в 1971 г., ориентируясь на данные, представленные И. М. Шаповаловой в таблицах (Шаповалова 1973), происходил в начале июля. В 2000 и 2004 гг. выход молоди происходил в третьей декаде июня — начале июля (Матафонов 2007). Учитывая ранние стадии развития отложенных яиц, первые сроки появления молоди гаммаруса в 2017 г., вероятно, также приходились на третью декаду июня. В то же время в 2018 г. они оказываются значительно более ранними — молодь длиной 2 мм и численностью до 520 экз./м² отмечена на брюшной стороне самок и в пробах уже в конце первой декады июня.

Сроки отмирания родительского поколения в многоводные (Шаповалова 1973; Матафонов 2007) и маловодные 2017 и 2018 гг. в целом совпадают. Размерная структура популяции *G. lacustris* в августе 2017 г. соответствует трехвершинной кривой 11 августа 2000 г., размерная структура популяции в 2018 г. — двухвершинной кривой 9 августа 2004 г. Во всех случаях размеры молодого поколения в августе в целом совпадают и приходятся на диапазон длины особей 4,1–5,1 мм. Продолжительность жизненно-

го цикла большей части особей *G. lacustris* в маловодные годы 2017 и 2018 гг., как и в многоводные годы (Шаповалова 1973; Матафонов 2007), составляет 13–14 месяцев.

Отсутствие выраженных различий рассмотренных популяционных показателей амфипод в озере Арахлей при среднем уровне воды в озере и в экстремально маловодные годы не позволяет утвердительно говорить о значительном влиянии на них снижения уровня воды, произошедшего в период с 2000 по 2018 г. Возможно, это обусловлено сравнительно небольшой его величиной — на 10% относительно глубины озера в 2000 г.

На фоне влияния колебаний уровня воды в озере Арахлей лучше выражены различия популяционных показателей амфипод при одинаковом уровне воды. Одной из причин являются особенности погодных условий в период открытой воды и, как следствие, термического режима водоемов. В сезонном аспекте темпы роста молоди *G. lacustris* в прибайкальских водоемах и озере Арахлей определяются температурой воды (Бекман 1954, 284; Шаповалова 1973). Высокую чувствительность к межгодовым изменениям термического режима водоемов показывают сроки появления молоди *Gm. fasciatus* и темпы ее роста. Так, медленный прогрев воды вследствие задымления атмосферы из-за лесных пожаров обусловил длительную, 26 суток, задержку первых сроков выхода молоди *Gm. fasciatus* и темпов ее роста в озере Арахлей в 2003 г. (Матафонов 2006, 597). Менее продолжительная задержка фазы выхода молоди *Gm. fasciatus* в Ладожском озере в 2005 г. по отношению к 2004 г. также оказалась обусловлена сравнительно низкой температурой воды (Barkov, Kurashov 2011). Известна и противоположная реакция сроков появления молоди амфипод, обусловленная повышением температуры воды вследствие термофикации водоемов. Так, в подогреваемой зоне водоема-охладителя Беловской ТЭЦ выявлено смещение сроков появления молоди *Gm. fasciatus* на первые числа апреля

(Yanygina 2015). Столь ранние сроки появления молоди значительно отличаются от наблюдаемых в самом водоеме-охладителе (Yanygina 2015), а также в Ладожском озере (начало мая) (Barkov, Kurashov 2011) и озере Арахлей (первая декада июня).

Несмотря на несколько более поздние сроки исследований в 2018 г., температура воды в литоральной зоне и пелагиали озера Арахлей в октябре 2018 г. (табл. 1) была на 2–2,5 °С выше, чем в 2017 г. Таким образом, изменение погодных условий в регионе и термического режима озера Арахлей могло позволить *Gm. fasciatus* достичь в 2018 г. более крупных размеров в сравнении с осенним периодом 2017 г.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На фоне реакции на многолетние колебания уровня воды популяционные показатели *Gm. fasciatus* и *G. lacustris* демонстрируют большую чувствительность к изменению термического режима озера Арахлей. Примечательна общая реакция *Gm. fasciatus* в озере Арахлей и наземной растительности Хэнтэй-Чикойского нагорья на изменение погодных условий в ре-

гионе в 2003 г. (Вахнина, Агафонов 2012). Сказанное позволяет предложить смещение сроков созревания отложенных ♀ яиц, смещение сроков выхода молоди, а также межгодовые изменения в динамике размерной структуры популяции *Gm. fasciatus* и *G. lacustris* озера Арахлей в качестве индикаторов изменений в литоральных сообществах озера и климате региона.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках Проекта IX.137.1.3 «Биоразнообразие природных и природно-техногенных экосистем Забайкалья (Центральной Азии) как индикатор динамики региональных изменений климата», № госрегистрации АААА-А17-117011210078-9.

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was conducted as part of Project IX.137.1.3. “Biodiversity of the natural and combined natural and man-made ecosystems of Trans-Baikal (Central Asia) as an indicator of regional climatic change dynamics”, state registration no. АААА-А17-117011210078-9.

Литература

- Абакумов, В. А. (ред.). (1992) *Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем*. СПб.: Гидрометеиздат, 317 с.
- Алимов, А. Ф. (2000) *Элементы теории функционирования водных экосистем*. СПб.: Наука, 147 с.
- Бекман, М. Ю. (1954) Биология *Gammarus lacustris* прибайкальских водоемов. *Труды Байкальской лимнологической станции*, т. 14, с. 263–311.
- Березина, Н. А., Голубков, С. М., Максимов, А. А. (2016) Опыт использования нового биоиндикатора (*Gmelinoides fasciatus*) для оценки состояния донных местообитаний в Финском заливе. *Вода: химия и экология*, № 4 (94), с. 40–47.
- Вахнина, И. Л., Агафонов, Г. М. (2012) Прирост годичных колец сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) Хэнтэй-Чикойского нагорья. *Записки Забайкальского отделения Русского географического общества*, вып. 131, с. 57–63.
- Матафонов, Д. В. (2007) Экология *Gammarus lacustris* Sars (Crustacea: Amphipoda) в водоемах Забайкалья. *Известия РАН. Серия биологическая*, № 2, с. 188–196.
- Матафонов, Д. В., Камалтынов, Р. М., Итигилова, М. Ц. (2006) Особенности экспансии *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) водоемов Восточного Забайкалья (на примере озера Арахлей). *Сибирский экологический журнал*, т. 13, № 5, с. 595–601.
- Матафонов, Д. В., Итигилова, М. Ц., Камалтынов, Р. М., Фалейчик, Л. М. (2005) Байкальский эндемик *Gmelinoides fasciatus* (Micrurpodidae, Gammaroidea, Amphipoda) в озере Арахлей. *Зоологический журнал*, т. 84, № 3, с. 321–329.
- Матафонов, П. В. (2018) Пространственное распределение литорального зообентоса в озере Арахлей в маловодный период. *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований*, № 5-1, с. 180–184.

- Пронин, Н. М. (ред.). (2013) *Ивано-Арахлейские озера на рубеже веков (состояние и динамика)*. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 337 с.
- Шаповалова, И. М. (1973) Биология озерного *Gammarus lacustris* Sars озера Арахлей. В кн.: А. И. Сизиков, Б. А. Шишкин (ред.). *Лимнологические исследования в Забайкалье*. Чита: б. и., с. 121–131. (Записки Забайкальского филиала Географического общества СССР. Вып. 96).
- Шишкин, Б. А. (2013) Закономерности циклических сукцессий озерных экосистем. В кн.: Н. М. Пронин (ред.). *Ивано-Арахлейские озера на рубеже веков (состояние и динамика)*. Новосибирск: Изд-во СО РАН, с. 94–99.
- Barkov, D. V., Kurashov, E. A. (2011) Population characteristics and life cycle of the Lake Baikal invader *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) (Crustacea: Amphipoda) in Lake Ladoga. *Inland Water Biology*, vol. 4, no. 2, pp. 192–202. DOI: 10.1134/S1995082911020040
- Bruel, R., Marchetto, A., Bernard, A. et al. (2018) Seeking alternative stable states in a deep lake. *Freshwater Biology*, vol. 63, no. 6, pp. 553–568. DOI: 10.1111/fwb.13093
- Leira, M., Cantonati, M. (2008) Effects of water-level fluctuations on lakes: An annotated bibliography. *Hydrobiologia*, vol. 613, pp. 171–184. DOI: 0.1007/s10750-008-9465-2
- Scheffer, M. (2004) *Ecology of shallow lakes*. Dordrecht: Springer Netherlands, 357 p. DOI: 10.1007/978-1-4020-3154-0
- Yanygina, L. V. (2015) Spatial distribution of *Gmelinoides fasciatus* Steb. in thermally polluted water (Belovo reservoir, Southwest Siberia). *International Journal of Environmental Research*, vol. 9, no. 3, pp. 877–884. DOI: 10.22059/IJER.2015.974

References

- Abakumov, V. A. (ed.). (1992) *Rukovodstvo po gidrobiologicheskomu monitoringu presnovodnykh ekosistem [Guidelines for hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems]*. Saint Petersburg: Gidrometeoizdat Publ., 317 p. (In Russian)
- Alimov, A. F. (2000) *Elementy teorii funkcionirovaniya vodnykh ekosistem [Elements of aquatic ecosystem function theory]*. Saint Petersburg: Nauka Publ., 147 p. (In Russian)
- Barkov, D. V., Kurashov, E. A. (2011) Population characteristics and life cycle of the Lake Baikal invader *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) (Crustacea: Amphipoda) in Lake Ladoga. *Inland Water Biology*, vol. 4, no. 2, pp. 192–202. DOI: 10.1134/S1995082911020040 (In English)
- Bekman, M. Yu. (1954) *Biologiya Gammarus lacustris pribajkal'skikh vodoemov [Biology of Gammarus lacustris of Baikalian ponds]*. *Trudy Bajkal'skoj limnologicheskoi stantsii*, vol. 14, pp. 263–311. (In Russian)
- Berezina, N. A., Golubkov, S. M., Maximov, A. A. (2016) Opyt ispol'zovaniya novogo bioindikatora (*Gmelinoides fasciatus*) dlya otsenki sostoyaniya donnykh mestoobitanij v Finskom zalive [The experience of using of new biological indicator (*Gmelinoides fasciatus*) to assess the status of benthic habitats in the Gulf of Finland]. *Voda: khimiya i ekologiya — Water: Chemistry and Ecology*, vol. 4 (94), pp. 40–47. (In Russian)
- Bruel, R., Marchetto, A., Bernard, A. et al. (2018) Seeking alternative stable states in a deep lake. *Freshwater Biology*, vol. 63, no. 6, pp. 553–568. DOI: 10.1111/fwb.13093 (In English)
- Leira, M., Cantonati, M. (2008) Effects of water-level fluctuations on lakes: An annotated bibliography. *Hydrobiologia*, vol. 613, pp. 171–184. DOI: 0.1007/s10750-008-9465-2 (In English)
- Matafonov, D. V. (2007) *Ekologiya Gammarus lacustris* Sars (Crustacea: Amphipoda) v vodoemakh Zabajkal'ya [Ecology of *Gammarus lacustris* Sars (Crustacea: Amphipoda) in Transbaikalian water bodies]. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya*, no. 2, pp. 188–196. (In Russian)
- Matafonov, D. V., Kamaltynov, R. M., Itigilova, M. T. (2006) Osobennosti ekspansii *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) vodoemov Vostochnogo Zabajkal'ya (na primere ozera Arakhlej) [Features of expansion of *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) in water bodies of East Transbaikalia (for Lake Arakhley as example)]. *Sibirskij ekologicheskij zhurnal*, vol. 13, no. 5, pp. 595–601. (In Russian)
- Matafonov, D. V., Itigilova, M. Ts., Kamaltynov, R. M., Faleichik, L. M. (2005) Bajkal'skij endemik *Gmelinoides fasciatus* (Micruropodidae, Gammaroidea, Amphipoda) v ozere Arakhlej [The Baikalian endemic species *Gmelinoides fasciatus* (Micruropodidae, Gammaroidea, Amphipoda) in Lake Arakhley]. *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 84, no. 3, pp. 321–329 (In Russian)

- Matafonov, P. V. (2018) Prostranstvennoe raspredelenie litoral'nogo zoobentosa v ozere Arakhlej v malovodnyj period [The spatial distribution of lithorial zoobentos in the Lake Arakhley in the low-water period]. *Mezhdunarodnyj zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovaniy — International Journal of Applied and Fundamental Research*, vol. 5-1, pp. 180–184 (In Russian)
- Pronin, N. M. (ed.). (2013) *Ivano-Arakhlejskie ozera na rubezhe vekov (sostoyanie i dinamika) [Ivan-Arakhley lakes at the turn of the century (state and dynamics)]*. Novosibirsk: Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Publ., 337 p. (In Russian)
- Shapovalova, I. M. (1973) Biologiya ozernogo bokoplava *Gammarus lacustris* Sars ozera Arakhlej [Biology of *Gammarus lacustris* Sars of Lake Arakhley]. In: A. I. Sizikov, B. A. Shishkin (eds.). *Limnologicheskie issledovaniya v Zabajkal'e [Limnological research in Transbaikal]*. Chita: s. n., pp. 121–131. (Zapiski Zabajkal'skogo filiala Geograficheskogo obshchestva SSSR [Notes of the Transbaikal branch of the Geographical society of the Soviet Union]. Iss. 96). (In Russian)
- Scheffer, M. (2004) *Ecology of shallow lakes*. Dordrecht: Springer Netherlands, 357 p. DOI: 10.1007/978-1-4020-3154-0 (In English)
- Shishkin, B. A. (2013) Zakonomernosti tsiklicheskikh suksessij ozernykh ekosistem [Regularities of cyclic successions of lake ecosystems]. In: N. M. Pronin (ed.). *Ivano-Arakhlejskie ozera na rubezhe vekov (sostoyanie i dinamika) [Ivan-Arakhley lakes at the turn of the century (state and dynamics)]*. Novosibirsk: Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Publ., pp. 94–99. (In Russian)
- Yanygina, L. V. (2015) Spatial distribution of *Gmelinoides fasciatus* Steb. in thermally polluted water (Belovo reservoir, Southwest Siberia). *International Journal of Environmental Research*, vol. 9, no. 3, pp. 877–884. DOI: 10.22059/IJER.2015.974 (In English)
- Vakhnina, I. L., Agafonov, G. M. (2012) Prirost godichnykh kolets sosny obyknovennoj (*Pinus sylvestris* L.) Khentej-Chikojskogo nagor'ya [Increment of annual rings of Khentei-Chikoy Highlands *Pinus sylvestris* L. trees]. *Zapiski Zabajkal'skogo otdeleniya Russkogo geograficheskogo obshchestva — Notes of the Transbaikal Branch of the Russian Geographical society*, iss. 131, pp. 57–63. (In Russian)

Для цитирования: Матафонов, П. В. (2020) Жизненный цикл бокоплавов *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) в озере Арахлей в экстремально маловодную фазу гидрологического цикла. *Амурский зоологический журнал*, т. XII, № 1, с. 16–25. DOI: 10.33910/2686-9519-2020-12-1-16-25

Получена 16 декабря 2019; прошла рецензирование 28 декабря 2019; принята 25 января 2020.

For citation: Matafonov, P. V. (2020) The life cycle of *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) and *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) amphipods in the lake Arakhley littoral during the extreme low-water phase of the hydrological cycle. *Amurian Zoological Journal*, vol. XII, no. 1, pp. 16–25. DOI: 10.33910/2686-9519-2020-12-1-16-25

Received 16 December 2019; reviewed 28 December 2019; accepted 25 January 2020.