

ИНВАЗИВНЫЕ АМФИПОДЫ КАК ФАКТОР ТРАНСФОРМАЦИИ ЭКОСИСТЕМЫ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

© 2012 Курашов Е.А., Барбашова М.А., Барков Д.В.,
Русанов А.Г., Лаврова М.С.

Учреждение Российской академии наук Институт озероведения РАН,
Санкт-Петербург, Россия; evgeny_kurashov@mail.ru

Поступила в редакцию 20.10.2011

Оценена роль инвазивных амфипод (байкальский вид *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и понто-каспийские *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 и *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895)) в трансформации экосистемы Ладожского озера. Показано, что в настоящее время основную роль играет *G. fasciatus*. Вселение *G. fasciatus* в Ладожское озеро привело к увеличению продуктивности литоральных бентосных сообществ и более эффективной утилизации энергии, поступающей в литоральную зону. Подтверждена натурализация в озере *P. robustoides* и *C. curvispinum*. Зона их обитания может расширяться, а роль в литоральных местообитаниях возрасти. Оценка экологического состояния озера при помощи новых индексов концепции оценки рисков инвазий водных организмов показала высокую степень трансформации экосистемы Ладоги.

Ключевые слова: *Chelicorophium curvispinum*, *Gmelinoides fasciatus*, *Pontogammarus robustoides*, Ладожское озеро, биологические инвазии, роль в экосистеме, трансформация экосистемы.

Введение

Амфиподы являются одними из самых активных видов, расселяющихся в современных условиях за пределы своих естественных ареалов, что приводит к существенным изменениям в экосистемах-реципиентах [Jazdzewski, Kopraczka, 2002; Arbačiauskas, 2002, 2008; Berezina, 2007; Grabowski et al., 2007].

После проникновения в первой половине 1980-х гг. в Ладожское озеро [Panov, 1996] байкальская амфипода *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) стала доминирующим компонентом бентоса во всех типах литоральных биотопов [Курашов и др., 2006]. Это привело к значительному изменению структуры бентосных сообществ литорали, и в настоящее время вселенец играет очень важную роль в формировании и функционировании

донных биоценозов прибрежной зоны водоема [Курашов и др., 2008].

Значительное опасение в отношении водоемов бассейна Финского залива вызывает расселение чужеродных амфипод Понто-Каспийского происхождения, поскольку за последние годы в Ладожском озере было обнаружено два таких вида: *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894) [Kurashov, Barbashova, 2008] и *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895) [Курашов и др., 2010].

Вселение и натурализация в Ладожском озере новых чужеродных видов-вселенцев из числа наиболее агрессивных инвазивных видов амфипод делает неизбежным этап новых серьезных экосистемных трансформаций в литоральной зоне крупнейшего европейского озера [Курашов и др., 2010].

Проблема оценки экологических последствий вселения чужеродных организмов в водные экосистемы имеет чрезвычайно большое значение. Не менее важна связанная проблема оценки рисков инвазий водных организмов. В духе развития стратегии Европейской Рамочной Водной Директивы и в соответствии с принципами Конвенции о Биологическом разнообразии [CBD COP6 Decision VI/23, 2002] была предложена новая система оценки рисков инвазий водных организмов для внутренних водных путей Европы [Arbačiauskas et al., 2008; Panov et al., 2009].

В рамках этой концепции предлагаются к использованию новые индексы, призванные с разных точек зрения оценить последствия вселения чужеродных организмов и экологический статус водного объекта/местообитания (т. е. степень его трансформации). Поскольку Ладожское озеро является одним из водоемов Европы, в котором наиболее выражено проявляются последствия биологического загрязнения, как одного из видов антропогенного воздействия, то целью настоящей работы является: показать роль инвазивных амфипод в трансформации экосистемы Ладожского озера и оценить степень этой трансформации, в том числе и при помощи новых индексов.

Материал и методы

Для оценки характера трансформации литоральной зоны Ладожского озера использовали материал, полученный для разнотипных литоральных биотопов о. Валаам в 2002–2004 гг. [Курашов и др., 2006], данные экспедиционных исследований состояния литоральной зоны Ладожского озера, проведенных в 2006 г. по всему периметру Ладожского озера (Приложение, табл. 1).

Привлечены также материалы, полученные при исследовании литоральной зоны южной Ладоги в 2010 г. Координаты, тип грунта,

преобладающая растительность, глубина и ряд лимнологических характеристик исследованных местообитаний, полученных при помощи многопараметрического зонда YSI 6600D, представлены в таблице 2 Приложения. Расположение точек показано на рисунке 1.

Продукционные характеристики байкальского вселенца *G. fasciatus* изучались с мая 2004 г. по июнь 2005 г. на станции, расположенной в литоральной зоне губы Петрокрепость (южная часть озера около пос. Морозовка) (59°58.89' с. ш., 31°04.77' в. д.) (рис. 1). В период открытой воды материал собирали 2–4 раза в месяц, в зимний период – 1 раз [Барков, Курашов, 2011а].

Пробы литоральных макробеспозвоночных отбирались при помощи трубчатого пробоотборника Панова-Павлова с площадью сечения 0.125 м² [Панов, Павлов, 1986], представляющего собой металлическую трубу, которая внедряется в грунт, и из которой тотально вычерпывается вся фауна, включая бентосные организмы и организмы, находящиеся на растениях, попадающих в сектор отбора. На каменистых и скальных грунтах использовали пластиковую модификацию прибора. Отобранные пробы промывались через капроновый газ с диаметром ячеек 0.125 мм и фиксировались 4%-м формальдегидом. В лаборатории пробы разбирались, выбранные организмы сортировались, подсчитывались и фиксировались 70%-м этиловым спиртом. Масса обнаруженных животных определялась на торсионных весах.

Для определения фитомассы водных растений проводили укусы макрофитов с помощью стандартной учетной рамки площадью 0.25 м². В лабораторных условиях выполнены определения фитомассы (воздушно-сухой вес). Расчет годовой продукции макрофитов проводили по двум формулам, предложенным И.М. Распоповым [1985], отдельно для воздушно-водных

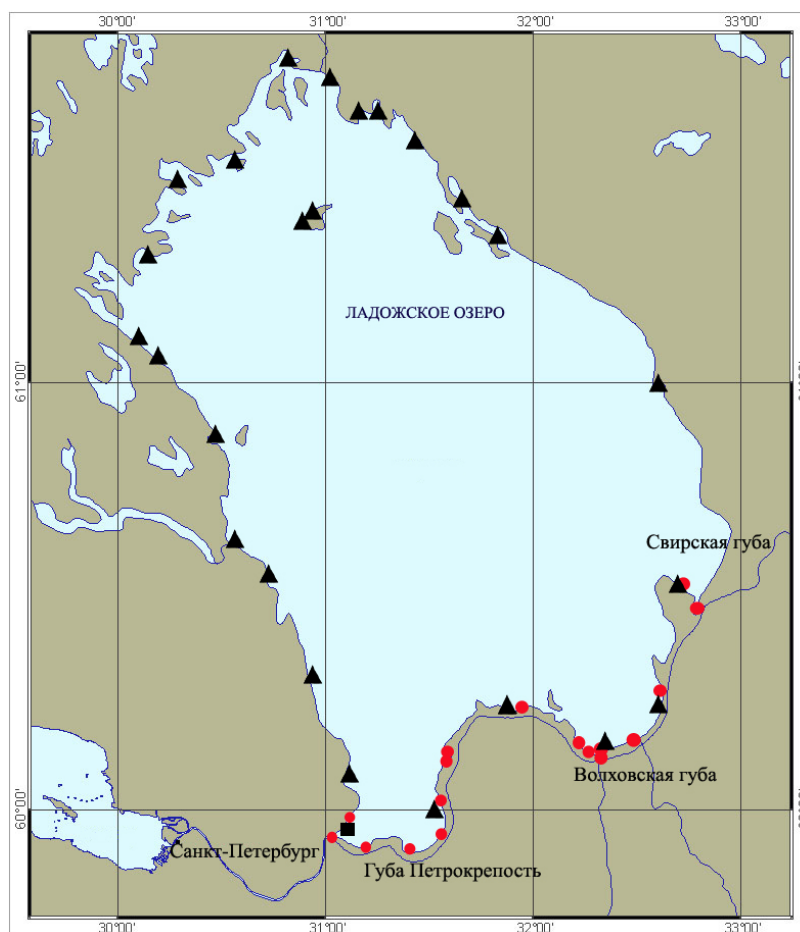


Рис. 1. Места расположения исследованных местообитаний в 2006 г. (треугольники) и в 2010 г. (кружки); прямоугольник – точка сезонных исследований популяции *G.fasciatus* в губе Петрокрепость.

и погруженных растений (1) и растений с плавающими листьями (2):

$$P = 1.2 V_{\max} \quad (1)$$

$$P = 1.2 V + w n \quad (2)$$

где P – годовая продукция, V – фитомасса растений, w – средняя масса листа, n – число мутовок, лишенных листьев.

Тестировались следующие индексы концепции оценки рисков инвазий водных организмов: 1) таксономический индекс биологического загрязнения «Taxonomic Contamination Index», представляющий собой соотношение числа таксонов нативных и чужеродных организмов (TCI, %); 2) индекс биологического загрязнения по численности «Abundance Contamination Index», вычисляемый как соотношение численности чужеродных видов и суммарной численности сообщества

(ACI, %); 3) ИВС (интегральный индекс биологического загрязнения «Integrated Biological Contamination index»), вычисляемый как среднее арифметическое между TCI и ACI; 4) SBCI (индекс биологического загрязнения для данного местообитания «Site-specific Biocontamination Index»). Градации данного индекса определяются на основании комбинации TCI и ACI по таблице 1. Данная таблица модифицирована нами, так как в оригинальной таблице [Arbačiauskas et al., 2008; Panov et al., 2009] не учитываются значения индексов менее 1%; 5) IBPR (интегральный индекс риска биологического загрязнения «Integrated Biological Pollution Risk Index»), который определяется по относительному обилию инвазивных видов, отнесенных к так называемым «белому», «серому» и «черному» спискам [Panov et al., 2009] и имеет

Таблица 1. Градации индексов SBCI и SBCI2 в соответствии со значениями индексов TCI и ACI (BCI): 0 (биозагрязнение отсутствует, «высокий» экологический статус), 1 (незначительное биозагрязнение, «хороший» экологический статус), 2 (умеренное биозагрязнение, «удовлетворительный» экологический статус), 3 (высокое биозагрязнение, «плохой» экологический статус), 4 (тяжелое биозагрязнение, «очень плохой» экологический статус).

TCI	ACI (BCI)				
	0	< 10%	11–20%	21–50%	> 50%
0	0	X	X	X	X
< 10%	X	1	2	3	4
11–20%	X	2	2	3	4
21–50%	X	3	3	3	4
> 50%	X	4	4	4	4

Таблица 2. Численность (N, экз м⁻²) и биомасса (B, мг м⁻²) групп макробентоса на станциях в Волховской губе Ладожского озера в августе 2010 г.

	Ст.9		Ст.10		Ст.11 (ст.4а-2009 г.)		Ст.12 (ст.5-2009 г.)	
	N	B	N	B	N	B	N	B
Oligochaeta	192	272	4720	1528	376	1240	3224	1524
Chironomidae	1424	1012	3048	3840	632	1552	3720	1556
Amphipoda:	8936	19464	24	80	24	200	160	392
<i>G. fasciatus</i>	8608	14216	16	40			160	392
<i>P. robustoides</i>	256	5152	8	40	24	200	–	–
<i>C. curvispinum</i>	72	96	–	–	–	–	–	–
Mollusca(Bivalvia)	304	1704	848	2084	32	96	32	816
Mollusca(Gastropoda)			456	5168			152	1760
Hirudinea	8	48	472	3672	472	4416	48	204
Trichoptera	96	344	64	848			40	96
Ephemeroptera	8	320	48	112			32	48
Coleoptera (larvae)					40	32	8	400
Isopoda			752	2568	24	72		
Turbellaria			24	96	8	64		
Diptera (прочие)	32	80						
Весь бентос	11000	23244	10456	19996	1608	7672	7416	6796

Примечание: «–» – не обнаружено

Таблица 3. Средние значения индексов, характеризующих уровень биологического загрязнения и экологический статус, в разнотипных литоральных местообитаниях о. Валаам (по материалам 2002–2004 гг.)

Тип литорали	TCI	ACI	BCI	IBC	IBC2	SBCI	SBCI2
Каменистая	17 ± 2	84 ± 6	74 ± 7	50 ± 3	58 ± 5	4 ± 0	4 ± 0
Песчаная	22 ± 3	90 ± 2	78 ± 9	56 ± 2	63 ± 4	4 ± 0	4 ± 0
Песчано-каменистая с макрофитами	21 ± 3	84 ± 10	75 ± 11	52 ± 6	60 ± 7	4 ± 0	4 ± 0
Скальная	38 ± 5	57 ± 15	75 ± 12	47 ± 8	57 ± 9	4 ± 0	4 ± 0

градации 0 (ненарушенные условия, «высокий» экологический статус); 1 («хороший» экологический статус); 2 («умеренный» экологический статус); 3 («плохой» экологический статус); 4 («очень плохой» экологический статус).

Помимо данных индексов мы предлагаем использовать дополнительные индексы: BCI (аналог ACI, рассчитанный по биомассе); IBC2 (среднее арифметическое между TCI, ACI и BCI) и SBCI2 (градации индекса определяются, исходя из комбинации TCI и BCI по таблице 1).

Связь между TCI и ACI анализировалась на видовом уровне, уровне семейств и отрядов [Arbačiauskas et al., 2008]. Для всех трех систематических рангов была получена достоверная положительная связь. Для оценки индекса TCI мы использовали смешанный таксономический уровень, учитывая те группы бентоса, которые обычно выделяются при стандартных исследованиях бентосных сообществ: Oligochaeta, Gastropoda, Bivalvia, Hirudinea (кл.), Turbellaria (п/кл.), Isopoda, Amphipoda, Trichoptera, Ephemeroptera, Coleoptera, Hemiptera, Megaloptera, Lepidoptera, Neuroptera, Odonata, Collembola, Diptera, Araneae (отр.), Hydracarina (п/отр.), Chironomidae, Ceratopogonidae, Mermithidae (сем).

Результаты исследования и обсуждение

Результаты исследований 2010 г. подтвердили ранее сделанный вывод о натурализации в озере видов Понто-Каспийских амфипод *P. robustoides* и *S. curvispinum* [Курашов и др., 2010]. Однако, довольно существенно изменилось распределение амфипод и показатели их количественного развития.

Так, можно говорить о распространении *P. robustoides* и *S. curvispinum* от устья р. Волхов, где они были обнаружены. Причем *P. robustoides* был найден и на наиболее удаленной к западу ст.10 (табл. 2) и на ст.13 в устье Свири. В то же время, *S. curvispinum* был найден только на

ст.9, причем в очень небольшом количестве (табл. 2). На станциях в устье Волхова, где его численность и биомасса в 2009 г. достигали значительных величин [Курашов и др., 2010], вид в 2010 г. обнаружен не был. При этом на ст.11 (ст.4а – 2009 г.) [Курашов и др., 2010] в 2010 г. остался только *P. robustoides*, полностью вытеснивший *G. fasciatus*, а на ст.12 (ст.5 – 2009 г.) только *G. fasciatus*. В целом отмечается существенное снижение количественного развития амфипод в устье р. Волхов в 2010 г. по сравнению с 2009 г. [Курашов и др., 2010]. Возможно, это связано, в том числе, с очень высоким уровнем воды в 2010 г., и свидетельствует о неустоявшихся еще взаимоотношениях между инвазивными видами амфипод в Волховской губе. Высокие количественные показатели развития амфипод в 2010 г. зафиксированы на ст.9 (2 км от впадения р. Волхов), где на долю амфипод приходилось около 81% суммарной численности и 84% суммарной биомассы макробентоса (табл. 2). На долю *G. fasciatus* приходилось 96% численности и 73% биомассы всех амфипод, а доля *S. curvispinum* составила лишь 0.8% и 0.5%. Примечательно, что *P. robustoides* обнаружен на этой станции при значениях минерализации около 74 мг/л, а на ст.10 – 78 мг/л (табл. 2 Приложения), что говорит о его способности адаптироваться в Ладожском озере к столь низким значениям этого показателя, что не отмечалось ранее в литературе. Это дает определенные основания пересмотреть перспективы его расселения в Ладоге и допустить со временем возможность его широкой экспансии по литорали озера. Но, в настоящее время ни *P. robustoides*, ни *S. curvispinum* за пределами Волховской губы не обнаружены.

Таким образом, среди инвазивных амфипод в Ладожском озере *G. fasciatus* продолжает оставаться наиболее широко распространенным (повсеместно) и играющим наибольшую роль в литоральных биотопах.

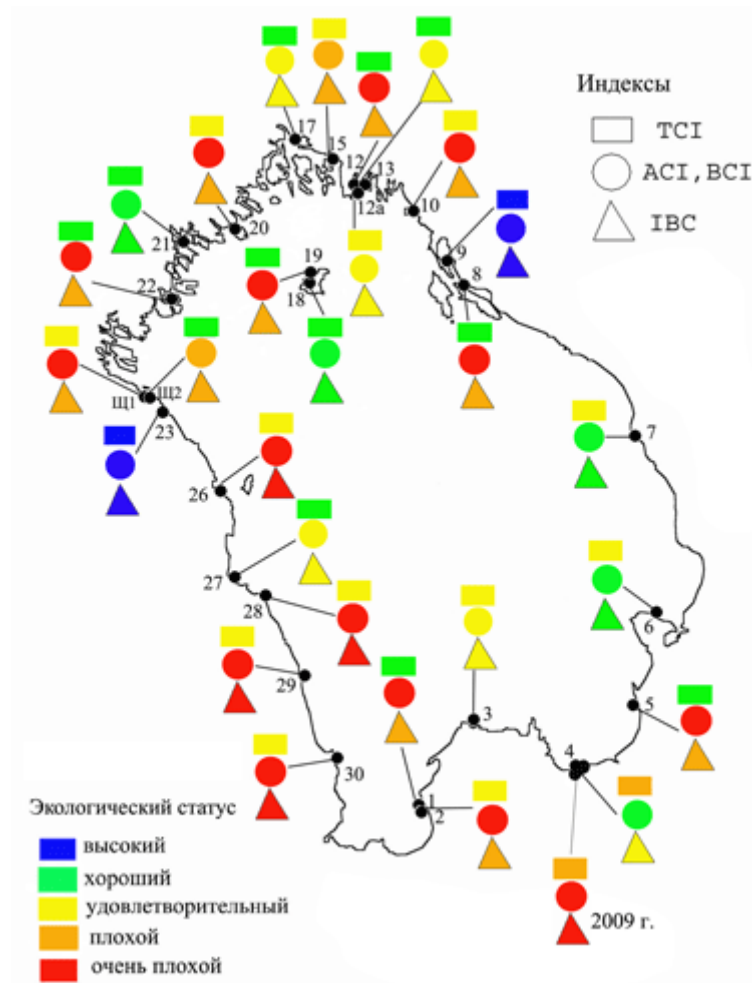


Рис. 2. Распределение оценок экологического статуса местообитаний в литорали Ладожского озера по значениям индексов TCI, ACI, BCI и IBC (цифрами обозначены номера станций 2006 г.).

Анализ состояния разнотипных литоральных биотопов о. Валаам с точки зрения их биологического загрязнения показывает, что практически по всем индексам, кроме TCI, эти местообитания могут быть охарактеризованы тяжелой степенью биозагрязнения (табл. 3). Наименьшие значения индекса TCI отмечены для валунной литорали, где наблюдалось наибольшее разнообразие бентосного сообщества [Курашов и др., 2006].

Большинство исследованных литоральных местообитаний по всему периметру Ладожского озера могут быть охарактеризованы высокой (или тяжелой) степенью биологического загрязнения по индексам ACI и IBC (рис. 2). Для Волховской губы приведены данные также за 2009 г., для остальных точек за 2006 г.

В то же время по индексу TCI многие местообитания могут быть охарактеризованы как незначительно или умеренно загрязненные. Это не удивительно, так как во всех биотопах кроме станций в Волховской губе присутствует один чужеродный вид *G. fasciatus*. На станциях в Волховской губе присутствуют также *P. robustoides* и *C. curvispinum*. В таблице 4 приведены статистические оценки числа нативных и инвазивных групп и индексов, характеризующих уровень биологического загрязнения и экологический статус в литоральных местообитаниях Ладожского озера. В среднем по индексам SBCI и SBCI2 степень биологического загрязнения литоральной зоны Ладожского озера может быть охарактеризована как высокая, и, соответственно, экологический статус

Таблица 4. Статистические оценки числа нативных (NNG) и инвазивных (NAG) групп бентосных беспозвоночных и индексов, характеризующих уровень биологического загрязнения и экологический статус в литоральных местообитаниях Ладожского озера (по материалам 2006 и 2009 гг.).

	NNG	NAG	TCI	ACI	BCI	IBC	IBC2	SBCI	SBCI2
Min-max	4–12	0–3	0–33	0–97	0–99	0–59	0–72	0–4	0–4
среднее арифмет.	8	1	12	43	51	28	35	3	3
станд.откл.	2.33	0.5	6.6	33.23	34.99	17.9	23.43	1.28	1.28
дисперсия	5.43	0.25	43.58	1104.28	1224.27	320.55	549.01	1.65	1.64
медиана	8	1	11	46	63	32	43	3	4

как «плохой». Что касается индекса IBPR, то поскольку инвазивные бокоплавы в Ладоге в соответствии с методикой определения этого индекса [Panov et al., 2009] относятся к «черному» списку, а относительное значение численности *G. fasciatus* в большинстве местообитаний превышает 20%, то экологический статус Ладоги следует считать как очень плохой, а степень трансформации экосистемы озера под влиянием бокоплавов-вселенцев очень высокой.

Таким образом, при формальном подходе к оценке трансформации экосистемы Ладоги при помощи предложенных в рамках концепции оценки рисков инвазий водных организмов для внутренних водных путей Европы индексов, мы приходим к выводу о крайне неблагоприятной ситуации в озере.

Однако, так ли это на самом деле? Если мы примем во внимание не только формально полученные значения индексов, но данные по биологии и экологии *G. fasciatus* в Ладожском озере, то вырисовывается несколько другая картина.

Показано, что вселение этого бокоплава в Ладогу не привело ни к уменьшению количественных показателей литорального бентоса, ни к уменьшению его видового разнообразия [Барков, 2006; Курашов и др., 2006]. Только в отношении одного вида, а именно *Gammarus lacustris* Sars, 1863, можно говорить о полном исчезновении

его из многих местообитаний и значительном сокращении его распространения в озере в результате вселения *G. fasciatus*.

Нами установлено, что в Ладожском озере байкальский вселенец обладает ярко выраженной эврифагией и способен потреблять широкий спектр растительной и животной пищи [Барков, 2006; Барков, Курашов, 2011а]. В результате анализа содержимого кишечника особей *G. fasciatus* выявлено, что спектр питания бокоплава представлен многими растительными и животными организмами литорали, однако значение их в питании неодинаково.

Из растений на первом месте по потреблению и частоте встречаемости в кишечниках стоят *Ulothrix zonata* (Web. et Mohr) и *Fontinalis antipyretica* L. Из животных в кишечниках бокоплавов во всех типах литорали чаще всего встречаются личинки хирономид. Второе место по уровню встречаемости занимают олигохеты [Барков, 2006; Барков, Курашов, 2011б, 2011в].

Для определения количественных показателей питания *G. fasciatus* был проведен ряд экспериментов по определению суточных рационов при потреблении различных видов растительной и животной пищи [Барков, 2006; Барков, Курашов, 2011б]. Данные экспериментов во многом совпали с результатами, полученными на основе анализа содержимого кишечника бокоплава.

Таблица 5. Численность (N, экз./м²) и поток энергии через популяцию *G. fasciatus* в губе Петрокрепость Ладожского озера в 2004–2005 гг. (ккал/м²) (В – биомасса, Р – эквивалент продукции, включающий соматическую, генеративную и экзувиальную продукцию; R – траты энергии на обменные процессы; А – ассимиляция; F – энергетическое выражение неувоенной части рациона; С – рацион).

Месяц	N,	В	Р	R	А	F	С	Р/В	Р/R, %	K ₂	A/B
V	2259	11.22	6.46	37.47	43.93	26.36	70.29	0.575	17.2	0.15	3.91
VI	2536	8.93	6.59	32.32	38.91	23.34	62.25	0.738	20.4	0.17	4.36
VII	1615	6.02	4.65	21.51	26.17	15.70	41.87	0.772	21.6	0.18	4.34
VIII	1660	5.06	4.46	18.95	23.40	14.04	37.44	0.882	23.5	0.19	4.63
XI	1918	5.20	4.41	20.03	24.45	14.67	39.11	0.848	22.0	0.18	4.70
X	1385	6.89	4.15	22.99	27.14	16.29	43.43	0.602	18.0	0.15	3.94
XI	1201	8.10	3.49	25.15	28.65	17.19	45.83	0.431	13.9	0.12	3.54
XII	1086	7.75	–	23.76	23.76	14.26	38.02	–	–	–	3.06
II	1048	7.91	–	23.93	23.93	14.36	38.28	–	–	–	3.02
III	1038	8.16	–	24.44	24.44	14.67	39.11	–	–	–	3.00
IV	986	8.05	2.39	23.90	26.29	15.77	42.05	0.297	10.0	0.09	3.27
Среднее за вегет. период	1895	7.22	–	–	–	–	–	–	–	0.17	
Среднее за год	1521	7.57	–	–	–	–	–	–	–	0.15	
Итого за вегетационный период			31.8	153.3	184.0	110.4	294.4	4.40	20.7	–	25.5
Итого за год			39.2	274.5	311.1	186.6	497.7	5.18	14.3	–	41.1

При питании растительной пищей наибольшее ее суточное потребление наблюдалось при питании *U. zonata* (до 12% массы тела) и *F. antipyretica* (до 11% массы тела). Потребление другого растительного корма (*Sphaeronostoc coeruleum* (Lyngb.), *Elodea canadensis* Michx., *Lemna trisulca* L., *Nuphar luteum* (L.), *Phragmites australis* (Cav.)) было значительно ниже (1.4–5.2% массы тела). При питании животными организмами наибольшим суточным потреблением характеризовались олигохеты (до 53% массы тела хищника), ветвистоусые (до 44% массы тела хищника) и хирономиды (до 39% массы тела хищника) [Барков, 2006; Барков, Курашов, 2011б].

Долговременные наблюдения за питанием бокоплава *G. fasciatus* показали, что для нормального размножения, роста и развития

G. fasciatus необходимо смешанное питание, присутствие в рационе как животной, так и растительной пищи [Барков, 2006].

Проведенные экспериментальные работы по росту, питанию, потреблению кислорода и полевые наблюдения на модельном участке в губе Петрокрепость Ладожского озера позволили рассчитать поток энергии через популяцию *G. fasciatus* в этом литоральном местообитании [Курашов и др., 2008] (табл. 5).

На основании полученных данных можно сделать вывод, что популяция *G. fasciatus* в Ладожском озере достаточно эффективно использует поступающую энергию, что свидетельствует с одной стороны о благоприятных условиях для жизни этой популяции, а с другой – о довольно полной утилизации энергии, поступа-

Таблица 6. Рассчитанные годовой рацион *G. fasciatus* (C_{Gmel} , ккал/м² год), годовая продукция макрофитов (P_{mph} , ккал/м² год) и их соотношение в различных участках литорали Ладожского озера.

Местоположение	C_{Gmel}	P_{mph}	$C_{Gmel}/P_{mph}, \%$
Кобона, ст.1	1056.96	9940	10.63
Дубно, ст.3	97.06	10780	0.90
Волховская губа, ст.4	83.52	12880	0.65
Вороново, ст.5	1218.53	5880	20.72
Свирская губа, ст.6	0.58	6580	0.01
Андрусовская б-та, ст.7	18.14	10080	0.18
о. Мантинсари, ст.8	542.02	8680	6.24
Питкяранта, ст.10	966.82	4900	19.73
Импилахти, ст.12	1609.92	7980	20.17
залив Хауккалаhti, ст.13	129.02	3080	4.19
п-ов Рауталаhti, ст.17	42.34	2800	1.51
Валаам; оз. Сисьярви, ст.18	21.31	1820	1.17
Яккимварский залив, ст.21	31.10	4480	0.69
о. Хаукасари, ст.22	508.03	2520	20.16
Тайполовский залив, ст.27	264.67	5880	4.50
б-та Далекая, ст.28	1827.07	4340	42.10
южнее м. Боковец, ст.29	907.20	6720	13.50
м. Осиновец, ст.30	1215.94	4620	26.32
среднее	585.57 ± 147.11	6331.11 ± 764.47	10.74 ± 2.88

ющей с предыдущего трофического уровня. Обращает на себя внимание довольно высокое значение годового Р/В-коэффициента (5.18). Возможно, с вселением *G. fasciatus* в Ладожское озеро возросла эффективность функционирования литоральных биоценозов или, согласно терминологии А.Ф. Алимова и Н.П. Финогеновой [1975], увеличился «коэффициент полезного действия» экосистемы в целом.

Поскольку *G. fasciatus* является типичным эврифагом, то в связи с этим важно представлять, какая часть рациона популяции *G. fasciatus* может быть удовлетворена за счет продукции организмов макрозообентоса. Показано [Курашов и др., 2008; Барков, Курашов, 2011в], что пищевые потребности амфиподы-вселенца в литорали Ладожского озера не могут быть удовлетворены за счет хищного питания. Из исследованных нами в 2006 г. 28 литоральных биотопов по всему периметру Ладожского озера, для 18 были получены результаты, показывающие, что более 90% (часто

98–99%) рациона *G. fasciatus* должны были удовлетворяться не за счет хищного питания.

На основании всего спектра имеющихся данных для различных районов прибрежной зоны Ладожского озера были рассчитаны показатели годового рациона популяций вселенца, годовая продукция макрофитов (расчеты сделаны для ассоциаций с преобладанием тростника) и их соотношения (табл. 6). Если предположить, что вся годовая продукция макрофитов, так или иначе, непосредственно и через микробиальные и детритные цепи утилизируется в озере в самой литорали и поступает в более глубокие зоны озера, то интересно приблизительно оценить ту долю, которая гипотетически может пойти на покрытие рациона популяции *G. fasciatus* в том или ином районе. В то же время надо учитывать то обстоятельство, что та большая часть рациона (иногда до 99%) этой амфиподы, которая не включает

Таблица 7. Пределы изменения численности (N, экз./м²) и биомассы (B, г/м²) макрозообентоса разнотипных литоральных биотопов Ладожского озера в 1956–1963 гг. [Стальмакова, 1968], в 1980–1987 гг. [Распопов и др, 1990; Слепухина, 1991] и в 2002–2006 гг. (наши данные)

Типы биотопов	1956–1963 гг.		1980–1987 гг.		Наши данные	
	N	B	N	B	N/N (без <i>G. fasciatus</i>)	B/B (без <i>G. fasciatus</i>)
Скалы (с обрастаниями и без них)	20–55	0.5–1.0	–	–	$\frac{125-17460}{25-2320}$	$\frac{0.32-75.26}{0.01-3.14}$
Каменистая литораль	20–90	0.5–5.6	500–1040	0.7–2.2	$\frac{360-16750}{148-3362}$	$\frac{25.09-85.88}{4.01-26.78}$
Песчаная литораль	0–30	0–1	0–1890	0–5.8	$\frac{2220-11890}{62-818}$	$\frac{5.93-53.88}{0.63-9.73}$
С зарослями макрофитов	До 22000	До 12	1500–2100	5–12	$\frac{460-39780}{24-15900}$	$\frac{2.01-73.82}{1.09-57.60}$

Примечание: «–» – отсутствие данных

животную пищу, может покрываться не только за счет макрофитов (непосредственное их поедание и использование макрофитного детрита), но и за счет перифитона и пищевого материала, поступающего с прилегающей береговой зоны. Хотя, численно оценить роль этих источников (которая, конечно, может быть достаточно высока) в настоящее время не представляется возможным.

Из данных, представленных в таблице 6, видно, что соотношение рациона популяции *G. fasciatus* и годовой продукции макрофитов может варьировать от минимальных до довольно высоких величин (свыше 20%). В среднем же этот показатель составил около 10%.

Увеличение количественных показателей бентоса биотопов литорали открытых прибрежий в Ладожском озере за счет *G. fasciatus* при достаточно стабильных численности и биомассе остального бентоса [Курашов и др., 2006] и результаты изучения биологии и экологии вида в этом водоеме [Барков, 2006, Курашов и др., 2006, Курашов и др., 2008, Барков, Курашов, 2011a] свидетельствуют о том, что популяция байкальского вселенца в Ладожском озере использует те трофические

ресурсы, которые ранее практически не использовались литоральными бентосными макробеспозвоночными, а их потребление и минерализация осуществлялась, в основном, за счет бактериального звена и организмов микро- и мейобентоса, или какая-то часть транспортировалась в более глубокие зоны озера.

Вселение *G. fasciatus* в Ладожское озеро привело к увеличению продуктивности литоральных бентосных сообществ и более эффективной утилизации энергии, поступающей в литоральную зону. Изученные особенности питания *G. fasciatus* позволяют прийти к заключению, что этот вид занял свободную экологическую нишу с использованием практически непо потреблявшихся ранее трофических ресурсов, в первую очередь различных макрофитов, широко распространенных в озере. Это отразилось на количественных показателях литорального бентоса, резко возросших за счет развития популяции вселенца, без уменьшения количественных показателей остального бентоса (табл. 7).

Одним из последствий функционирования популяции этой амфиподы стал мелиоративный эффект, особенно

выраженный в песчаных местообитаниях, во многих из которых до появления в озере *G. fasciatus* макробентос практически отсутствовал [Барков, Курашов, 2011г].

Мелиоративный эффект *G. fasciatus* прослеживается не только для макробентоса литорали, но и для мейобентоса. Так, показано [Курашов, Дудакова, 2011], что суммарные численность и биомасса мейобентоса к 2006 г. увеличились примерно в 2 раза по сравнению с 1990 г. как в ассоциациях тростника, так и в ассоциациях с преобладанием других макрофитов. При этом произошли и структурные перестройки в мейобентосе, выразившиеся в снижении численности и биомассы более крупных форм, выедаемых *G. fasciatus*, и общем снижении средней индивидуальной массы во многих группах донной мейофауны. Поскольку увеличение биомассы произошло за счет более мелких форм, то это означает еще большее увеличение продуктивности мейобентоса в литоральной зоне.

Вселение *G. fasciatus* явилось важнейшим фактором трансформации всей литоральной зоны Ладожского озера. Новые инвазии *P. robustoides* и *S. curvispinum*, по-видимому, внесут определенный вклад в процесс новой трансформации, которая будет интенсивно происходить в ближайшие годы. При этом функционирование популяций инвазивных амфипод в Ладожском озере будет значительно влиять на перераспределение трансграничных потоков вещества и энергии между прибрежной береговой зоной, собственно литоральной зоной и открытой зоной озера, делая более доступным недоиспользуемые ранее трофические ресурсы, в частности, для рыб. Таким образом, можно говорить об увеличении кормовой базы рыб и водоплавающих птиц. Включение *G. fasciatus* в рацион рыб в Ладожском озере подтверждается имеющимися литературными данными [Berezina et al., 2009]. Отмеченные факты позволяют

рассматривать вселение *G. fasciatus* в Ладожское озеро как положительное явление, подобно вселению *Nereis diversicolor* O.F. Müller в Каспийское море, где этот вид стал важнейшим трофическим ресурсом для ценных пород рыб, в частности для осетровых [Яблонская, 1973].

Оценка трансформации экосистемы Ладоги при помощи индексов концепции оценки рисков инвазий водных организмов для внутренних водных путей Европы, позволила прийти к выводу о серьезнейшей трансформации экосистемы озера со стороны инвазивных амфипод, прежде всего *G. fasciatus*. Однако, трактовать эти результаты как свидетельство крайне неблагоприятной ситуации в озере, не совсем верно.

Характеристика экологического состояния и степени трансформации Ладожского озера и других водоемов при проникновении в них чужеродных организмов с применением данных индексов должно сопровождаться изучением биологии и экологии этих видов в новых для них местообитаниях. Возможные отрицательные последствия инвазий, могут, как мы видим на примере Ладожского озера, во многом компенсироваться положительными эффектами, что не позволяет в таких случаях говорить об ухудшении экологического статуса водоемов.

Благодарности

Исследование проведено при выполнении проекта № 26П «Исследования закономерностей биологических инвазий в водных экосистемах бассейна Финского залива Балтийского моря» при финансовой поддержке Подпрограммы «Биоразнообразие: инвентаризация, функции, сохранение» в рамках Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

Литература

- Алимов А.Ф., Финогенова Н.П. Биоценозы и продуктивность бентоса // Биологическая продуктивность северных озер. Ч. 1. Л.: Наука, 1975. С. 156–195.
- Барков Д.В. Экология и биология байкальского вселенца *Gmelinides fasciatus* (Stebbing, 1899) и его роль в экосистеме Ладожского озера. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2006. 26 с.
- Барков Д.В., Курашов Е.А. Популяционная характеристика и жизненный цикл байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) (Crustacea: Amphipoda) в Ладожском озере // Биология внутренних вод. 2011а. № 2. С. 46–56
- Барков Д.В., Курашов Е.А. Состав пищи и скорость питания байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) в Ладожском озере // Биология внутренних вод. 2011б. № 3. С. 51–61
- Барков Д.В., Курашов Е.А. Избирательность питания, усвояемость пищи и пищевые потребности байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) в Ладожском озере // Биология внутренних вод, 2011в. № 4. С. 58–63
- Барков Д.В., Курашов Е.А. Особенности экологии и биологии байкальской эндемичной амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) в Ладожском озере // Литоральная зона Ладожского озера / Под ред. Е.А.Курашова. СПб.: Нестор-История, 2011г. С. 294–350.
- Курашов Е.А., Барков Д.В., Анисимов А.А. Роль байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в формировании литоральных биоценозов о. Валаам (Ладожское озеро) // Биология внутренних вод. 2006. № 1. С. 74–84.
- Курашов Е.А., Барков Д.В., Русанов А.Г., Барбашова М.А. Роль байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) в формировании трансграничного потока вещества и энергии в литоральной зоне Ладожского озера // Проблемы изучения краевых структур биоценозов: Материалы 2-й Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2008. С. 54–58.
- Курашов Е.А., Дудакова Д.С. Мейобентос литоральной зоны Ладожского озера // Литоральная зона Ладожского озера / Под ред. Е.А.Курашова. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 252–278.
- Курашов Е.А., Панов В.Е., Барбашова М.А. Первое обнаружение инвазивной амфиподы *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895) (Amphipoda, Crustacea) в Ладожском озере // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2010. № 3. С. 62–71.
- Панов В.Е., Павлов А.М. Методика количественного учета водных беспозвоночных в зарослях камыша и тростника // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22. № 6. С. 87–88.
- Распопов И.М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1985. 199 с.
- Яблонская, Е.А. Изменение кормовой базы бентосоядных рыб Каспийского моря / Е.А. Яблонская, В.Ф. Осадчих // Бонитет мирового океана. Вып. 3: Кормовая база рыб южных морей СССР и ее использование. М.: Пищевая промышленность, 1973. С. 48–72.
- Arbačiauskas K. Ponto-Caspian amphipods and mysids in the inland waters of Lithuania: history of introduction, current distribution and relations with native malacostracans // In: Invasive Aquatic Species of Europe – Distribution, Impacts and Management / Eds. E. Leppäkoski, S. Gollasch, S. Olenin, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 104–115.
- Arbačiauskas K. Amphipods of the Nemunas River and the Curonian Lagoon, the Baltic Sea basin: where and which native freshwater amphipods persist? // Acta Zoologica Lituanica. 2008. V. 18. N. 1. P. 10–16.

- Arbačiauskas K., Semenchenko V., Grabowski M., Leuven R.S.E.W., Paunović M., Son M., Csányi B., Gumuliauskaitė S., Konopacka A., van der Velde G., Vezhnovetz V., Panov V. Assessment of biological contamination of benthic macroinvertebrate communities in European inland waterways // *Aquatic Invasions*. 2008. N 3. P. 206–224.
- Berezina N.A. Invasions of alien amphipods (Amphipoda: Gammaridea) in aquatic ecosystems of North-Western Russia: pathways and consequences // *Hydrobiologia*. 2007. V. 590. P. 15–29.
- Berezina N.A., Zhakova L.V., Zaporozhets N.V., Panov V.E. Key role of the amphipod *Gmelinoides fasciatus* in reed beds of Lake Ladoga // *Boreal Env. Res.* 2009. V.14. N.3. P. 404–414.
- CBD COP6 Decision VI/23. 2002. The 6th Conference of the Parties of the Convention on Biological Diversity Decision VI/23. The Hague, 7–19 April 2002 // www.cbd.int/decisions/?m=COP-06&id=7197&lg=0
- Grabowski M., Jazdzewski K., Konopacka A. Alien Crustacea in Polish waters – Amphipoda // *Aquatic Invasions*. 2007. V. 2. N. 1. P. 25–38
- Jazdzewski K., Konopacka A. Invasive Ponto-Caspian species in Waters of the Vistula and Oder basins and the southern Baltic Sea // In *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management* / Eds. E. Leppäkoski, S. Olenin, S. Golasch. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 384–398.
- Kurashov E.A., Barbashova M.A. First record of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 from Lake Ladoga, Russia // *Aquatic Invasions*. 2008. V. 3. N 2. P. 253–256.
- Panov V.E. Establishment of the Baikalian endemic amphipod *Gmelinoides fasciatus* in Lake Ladoga // *Hydrobiologia*. 1996. V. 322. P. 187–192
- Panov V.E., Alexandrov B., Arbačiauskas K., Binimelis R., Copp G.H., Grabowski M., Lucy F., Leuven R.S.E.W., Nehring S., Paunović M., Semenchenko V., Son M.O. Assessing the risks of aquatic species invasions via European inland waterways: from concepts to environmental indicators // *Integrated Environmental Assessment and Management*. 2009. V. 5. N 1. P. 110–126.

Таблица 1. Список станций, на которых были отобраны пробы в ходе экспедиционных исследований литоральной зоны Ладожского озера в 2006 г. (июль-август) и характеристика грунта и преобладающего типа растительности на них.

Станция	Местоположение	Координаты	Тип грунта	Тип растительной ассоциации
Ст. 1	Кобона	60°01'04" N 31°32'38.5" E	Крупный песок	Асс. тростника южного с водными растениями
Ст. 2	Кобона	60°01.282' N 31°32.678' E	Крупный песок	Асс. ситняга болотного с водными растениями
Ст. 3	Дубно	60°13.271' N 31°55.006' E	Песок, дерновина	Асс. тростника южного с водными растениями
Ст. 4	Волховская губа	60°07.680' N 32°19.417' E	Песок	Асс. ситняга болотного с водными растениями
Ст. 5	Вороново	60°16.353' N 32°37.525' E	Крупный песок с дерновиной	Асс. тростника южного почти чистая
Ст. 6	Свирская губа	60°31.449' N 32°41.063' E	Мелкий песок с дерновиной	Асс. тростника южного почти чистая
Ст. 7	Андрусовская бух.	60°58.735' N 32°36.235' E	Песок, камни, дерновина	Асс. тростника южного почти чистая
Ст. 8	о. Мантинсари	61°20.521' N 31°39.832' E	Песок с камнями	Асс. тростника южного почти чистая
Ст. 9	зал. Уксунлахти	61°24.022' N 31°40.499' E	Песок	Асс. тростника южного почти чистая
Ст. 10	Пикьяранта	61°33.954' N 31°28.040' E	Заиленный песок с растит. остатками	Асс. ситняга болотного с водными растениями
Ст. 12	зал. Импилахти	61°37.276' N 31°10.404' E	Песок с дерновиной	Асс. тростника южного с ситнягом игольчатым
Ст. 12а	зал. Импилахти	61°37.276' N 31°10.404' E	Песок с дерновиной	Асс. ситняга болотного с водными растениями
Ст. 13	зал. Хауккалаhti	61°38.121' N 31°11.263' E	Вязкий ил с растит. остат., дерновина	Асс. тростника южного с водными растениями
Ст. 15	Ляскеля	61°42.415' N 31°00.037' E	Плотный глинистый грунт с песком	Асс. ситняга игольчатого с водными растениями и деградирующая Асс. тростника южного с водными растениями
Ст. 17	п-ов Рауталаhti	61°45.063' N 30°52.716' E	Камни, дерновина	Асс. тростника южного почти чистая
Ст. 18	Валаам; оз. Сисьярви	61°22.840' N 30°55.946' E	Ил, растит. остат. на плотной дерновине	Асс. тростника южного с водными растениями
Ст. 19	о. Валаам	61°23.722' N 30°56.573' E	Сильно заиленный грубодетритный песчаный грунт	Асс. ситняга болотного с водными растениями и Асс. рдеста травяного с водными растениями
Ст. 20	о-в Путсари	61°30.868' N 30°31.784' E	Вязкий песок на глине	Асс. ситняга болотного и хвоща приречного с водными растениями и Асс. рдеста травяного с водными растениями

Станция	Местоположение	Координаты	Тип грунта	Тип растительной ассоциации
Ст. 21	зал. Якимварский	61°29.159' N 30°13.816' E	Глинистый грунт с дерновиной	Асс. тростника южного с водными растениями
Ст. 22	о. Хаукасари	61°17.069' N 30°08.891' E	Песок с дервиной на глине	Асс. тростника южного с водными растениями
Ст. 23	устье р. Вуоксы	61°02.455' N 30°09.793' E	Песок, дерновина	Асс. тростника южного с водными растениями
Ст. Щ1	Щучий зал., справа от выхода	61°05.085' N 30°05.503' E	Заиленный мелкий песок	Асс. тростника южного с водными растениями и Асс. элодеи с водными растениями
Ст. Щ2	Щучий зал.; слева от дамбы	61°04.940' N 30°05.420' E	Вязкий заиленный грунт с песком	Асс. элодеи с водными растениями
Ст. 26	Владимирская бух.	60°50.093' N 30°27.931' E	Мелкий песок	Асс. элодеи с водными растениями и Асс. рдеста травяного с водными растениями
Ст. 27	Тайполовский зал.	60°37.131' N 30°31.712' E	Мелкий заиленный песок	Асс. тростника южного почти чистая
Ст. 28	бух. Далекая	60°34.320' N 30°40.552' E	Камни, песок	Асс. тростника южного с водными растениями
Ст. 29	2 км южнее м. Боковец	60°22.555' N 30°52.753' E	Камни, песок, дерновина	Асс. тростника южного с водными растениями
Ст. 30	м. Осиновец	60°06.662' N 31°05.306' E	Камни с песком на глинистом грунте	Асс. тростника южного с водными растениями

Таблица 2. Координаты, тип грунта и преобладающая растительность, глубина (Н, м), температура (Т, °С), электропроводность (Е, мС см⁻¹), минерализация (TDS, г л⁻¹), концентрация кислорода (O₂, % над чертой, мг л⁻¹ под чертой), рН, окислительно-восстановительный потенциал (Еh, мВ), концентрация аммонийного азота (NH₄, мг л⁻¹), концентрация нитратного азота (NO₃, мг л⁻¹), концентрация хлоридов (Cl, мг л⁻¹), численность сине-зеленых водорослей (N_{BGA}, кл мл⁻¹), концентрация хлорофилла (Chl, мкг л⁻¹) в исследованных литоральных биотопах в 2010 г.

Станция / Координаты / Грунт / Растительная ассоциация	Н	Т	Е	TDS	O ₂	pH	Eh	NH ₄	NO ₃	Cl	N _{BGA}	Chl. мкг л ⁻¹
ст.Н1 / исток р. Невы 59°54.340'; 30°59.5' / крупный песок / <i>Phragmitetum australis aqui-herbosum</i>	0.5	22.5	0.104	0.071	$\frac{87.2}{7.5}$	6.8	189	0.30	0.55	2.74	363	3.3
ст.1 / севернее Морозовки 59°58.662'; 31°04.412' / глинистый / <i>Sagittarietum sagittifoliae aqui-herbosum</i>	0.6	24.1	0.096	0.063	$\frac{92.6}{7.8}$	6.8	136	0.21	0.78	2.72	232	2.0
ст.2 / не доходя Назии 59°54.829'; 31°12.376' / крупный песок. дерновина / <i>Phragmitetum australis subpurum</i>	1	26.4	0.102	0.064	$\frac{103.7}{8.3}$	6.9	137	0.17	0.67	3.18	279	2.6
ст.3 / Назия 59°54.256'; 31°22.526' / дерновина / <i>Phragmitetum australis subpurum</i>	1.2	25.6	0.102	0.065	$\frac{88.0}{7.2}$	6.8	122	0.15	0.67	3.79	281	2.2
ст.4 / Лаврово 59°57.08'; 31°33.129' / дерновина / <i>Phragmitetum australis subpurum</i>	0.6	24.9	0.101	0.066	$\frac{73.5}{6.1}$	6.9	116	0.07	0.90	5.87	1685	3.6
ст.5 / Кобона 60°01.197'; 31°32.628' / мелкий песок / <i>Phragmitetum australis polygonosum</i>	0.7	25.5	0.102	0.066	$\frac{114.3}{9.4}$	7.2	119	0.11	1.21	4.30	1072	5.0
ст.6 / Черное 60°08.083'; 31°36.557' / растительные остатки / <i>Phragmitetum australis subpurum</i>	0.6	27.2	0.110	0.068	$\frac{127.7}{10.1}$	7.1	138	0.11	0.83	4.72	558	4.3
ст.7 / Черное 60°08.244'; 31°36.557' / мелкий песок / <i>Phragmitetum australis subpurum</i>	0.7	26.9	0.108	0.068	$\frac{133.8}{10.7}$	7.5	105	0.09	1.24	5.31	741	4.4
ст.8 / 84 км 60°13.283'; 31°55.612' / мелкий песок / <i>Phragmitetum australis aqui-herbosum</i>	0.6	18.2	0.090	0.067	$\frac{107.9}{10.2}$	7.1	102	0.07	1.00	6.72	4084	8.3

Станция / Координаты / Грунт / Растительная ассоциация	H	T	E	TDS	O ₂	pH	Eh	NH ₄	NO ₃	Cl	N _{BGA}	Chl. МКГ Л ⁻¹
ст.9 / Волховская губа. 2км к западу от устья 60°07.590'; 32°15.924' / дерновина. песок / <i>Phragmitetum australis subpurum</i>	0.7	14.8	0.091	0.074	$\frac{111.6}{11.3}$	7.2	95	0.06	2.51	11.56	1549	6.4
ст.10 / Волховская губа. 4км к западу от устья 60°07.31'; 32°15.924' / дерновина. растительные остатки / <i>Phragmitetum australis subpurum subass. sparsum</i>	0.7	19.4	0.107	0.078	$\frac{57.7}{5.3}$	6.9	114	0.07	1.25	8.25	1064	5.4
ст.11 / Волховская губа. ст.4а-2009г. 60°07.786'; 32°19.291' / мелкий песок. растительные остатки / <i>Phragmitetum australis subpurum subass. compactum</i>	0.7	28.1	0.224	0.137	$\frac{88.5}{6.9}$	7.2	113	0.14	1.65	11.70	2467	8.0
ст.12 / Волховская губа. ст.5-2009г. 60°07.086'; 32°19.561' / мелкий песок / <i>Sagittaritetum sagittifoliae aqui-herbosum</i>	1	28.3	0.224	0.137	$\frac{88.7}{6.9}$	7.3	91	0.11	2.01	16.84	4044	9.3
ст.13 / Волховская губа. устье р. Сясь 60°09.09'; 32°27.996' / песок / <i>Phragmitetum australis subpurum subass. sparsum</i>	0.3	16.4	0.112	0.087	$\frac{109.4}{10.7}$	7.3	99	0.06	1.80	9.88	2582	8.9
ст.14 / Волховская губа. Вороново 60°16.294'; 32°37.662' / заиленный с растительными остатками / <i>Phragmitetum australis subpurum</i>	1.6	25.2	0.110	0.071	$\frac{85.6}{7.1}$	7.0	98	0.06	1.34	6.55	3713	8.9
ст.15 / Свирская губа 60°30.887'; 32°42.82' / песок. растительные остатки / <i>Phragmitetum australis subpurum subass. compactum</i>	0.7	21.8	0.096	0.066	$\frac{115.2}{10.1}$	7.2	105	0.06	1.68	6.75	2804	5.5
ст.16 / устье р. Свирь 60°29.046'; 32°48.904' / песок. растительные остатки / <i>Phragmitetum australis subpurum subass. compactum</i>	0.6	24.3	0.055	0.037	$\frac{80.2}{6.7}$	6.7	121	0.04	0.74	2.39	3781	7.9

INVASIVE AMPHIPODS AS A FACTOR OF LADOGA LAKE ECOSYSTEM TRANSFORMATION

© 2012 Kurashov E.A., Barbashova M.A., Barkov D.V.,
Rusanov A.G., Lavrova M.S.

Institute for Lake Research of the RAS, Saint-Petersburg, Russia, E-mail:
evgeny_kurashov@mail.ru

The role of invasive amphipods (Baikalian *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) and Ponto-Caspian *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 and *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895)) in transformation of Lake Ladoga ecosystem is estimated. It is shown, that *G. fasciatus* plays the main role at the present time. Invasion of *G. fasciatus* into Lake Ladoga has led to an increase of productivity of littoral benthic communities and more effective utilization of the energy inflowing into the littoral zone. Naturalization of *P. robustoides* and *C. curvispinum* in the lake is confirmed. The zone of their dwelling can extend, and the role in the littoral habitats may increase. The analysis of an ecological state of lake with new indexes of the concept of assessing the risks of aquatic species invasions has shown a high degree of transformation of Lake Ladoga ecosystem.

Key words: *Chelicorophium curvispinum*, *Gmelinoides fasciatus*, *Pontogammarus robustoides*, Lake Ladoga, biological invasions, role in ecosystem, transformation of ecosystem.