

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ИНВАЗИВНЫХ ВИДОВ АМФИПОД В ЛИТОРАЛИ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

© 2020 Барбашова М.А.^{а, *}, Трифонова М.С.^а, Курашов Е.А.^{а, б}

^а Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр Российской академии наук» (СПб ФИЦ РАН), Институт озераедения Российской академии наук, Санкт-Петербург 196105, Россия

^б Санкт-Петербургский филиал федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» («ГосНИОРХ» им. Л.С. Берга), Санкт-Петербург 199053, Россия
e-mail: *mbarba@mail.ru

Поступила в редакцию 26.12.2019. После доработки 13.11.2020. Принята к публикации 02.02.2021.

Показано современное распространение инвазивных амфипод байкальского (*Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915) и понто-каспийского происхождения (*Pontogammarus robustoides* Sars, 1894, *Chelicorophium curvispinum* (Sars, 1895)) в Ладожском озере. Установлена неоднородность распределения количественных показателей амфипод в разных частях озера. Наибольшее распространение в литоральной зоне получил *G. fasciatus*. Отмечено снижение вклада *G. fasciatus* в донных сообществах макрозообентоса. Доминирующая роль *G. fasciatus* наблюдалась только в тех районах озера, куда ещё не проникли другие виды инвазивных амфипод. Ареал понто-каспийских амфипод ограничен границами Волховской губы. Значительное увеличение количественного развития *P. robustoides* и активное расселение *M. possolskii* на юг вдоль западного побережья озера свидетельствуют о продолжающейся структурной перестройке литоральных биоценозов.

Ключевые слова: *Gmelinoides fasciatus*, *Micruropus possolskii*, *Chelicorophium curvispinum*, *Pontogammarus robustoides*, Ладожское озеро, биологические инвазии, распространение.

DOI:10.35885/1996-1499-2021-14-1-13-26

Введение

Процесс проникновения чужеродных видов в водные экосистемы Северо-Запада европейской части РФ, в том числе в крупнейшее озеро Ладожское, в последнее время протекает довольно интенсивно [Курашов и др., 2017]. Амфиподы – одни из самых активных видов-вселенцев, расселяющихся в современных условиях за пределы своих естественных ареалов [Arbačiauskas, 2002; Berezina, 2007; Grabowski et al., 2007]. Важнейшей причиной распространения ракообразных послужило устранение естественных барьеров между различными водными бассейнами Европы в XIX и XX вв. Большинство амфипод проникло в бассейн Балтийского моря из бассейнов р. Волги и южных морей после создания каналов, сооружения водохранилищ и дренажных систем, или формирования так называемых водных инвазионных «коридоров» [Биологические инвазии..., 2004]. В расселении беспозвоночных заметную роль так-

же играли водный транспорт (судоходство) и преднамеренная или случайная интродукция [Николаев, 1979].

Инвазии амфипод являются одним из основных факторов трансформации сообществ макрозообентоса в литорали Ладожского озера [Курашов и др., 2012, 2018]. В последние десятилетия наблюдается увеличение видового разнообразия амфипод, к настоящему времени зарегистрировано 4 новых для озера вида. Из них 2 вида байкальского происхождения – *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915 и 2 вида понто-каспийского – *Pontogammarus robustoides* Sars, 1894, *Chelicorophium curvispinum* (Sars, 1895) [Барбашова, 2015].

G. fasciatus попал в Ладожское озеро в середине 1980-х гг. из озёр Карельского перешейка [Панов, 1994], куда его планомерно вселяли в 1971–1975 гг. с целью увеличения кормовой базы рыб [Нилова, 1976; Архипцева и др., 1977]. После проникновения в

озеро *G. fasciatus* заселил все литоральные биотопы, став доминирующим компонентом бентоса [Panov, 1996; Литоральная зона..., 2011]. Другой байкальский вид – *M. possolskii* был случайно интродуцирован в бассейн Балтийского моря вместе с *G. fasciatus* и в дальнейшем проник в Ладогу. Впервые натурализованная популяция *M. possolskii* была обнаружена в Щучьем заливе в 2012 г. [Барбашова и др., 2013]. Однако ревизия архивных проб из этого залива показала, что временем первой регистрации *M. possolskii* в озере является 2003 г. [Курашов и др., 2020]. Появлению в озере понто-каспийских амфипод способствовал ряд причин: интенсификация судоходства, климатические изменения,

повышенная минерализация воды в Волховской губе [Науменко и др., 2000; Курашов и др., 2012; Менжулин, 2013]. В 2006 г. в этом районе озера был встречен *P. robustoides* [Kurashov, Barbashova, 2008], а в 2009 г. – *C. curvispinum* [Курашов и др., 2010].

Цель настоящей работы – оценить современный уровень развития и изменения в распространении инвазивных амфипод в Ладожском озере.

Материалы и методы

Материалом для публикации послужили данные литорального рейса, проведённого в июле – августе 2014 г. Были исследованы 32

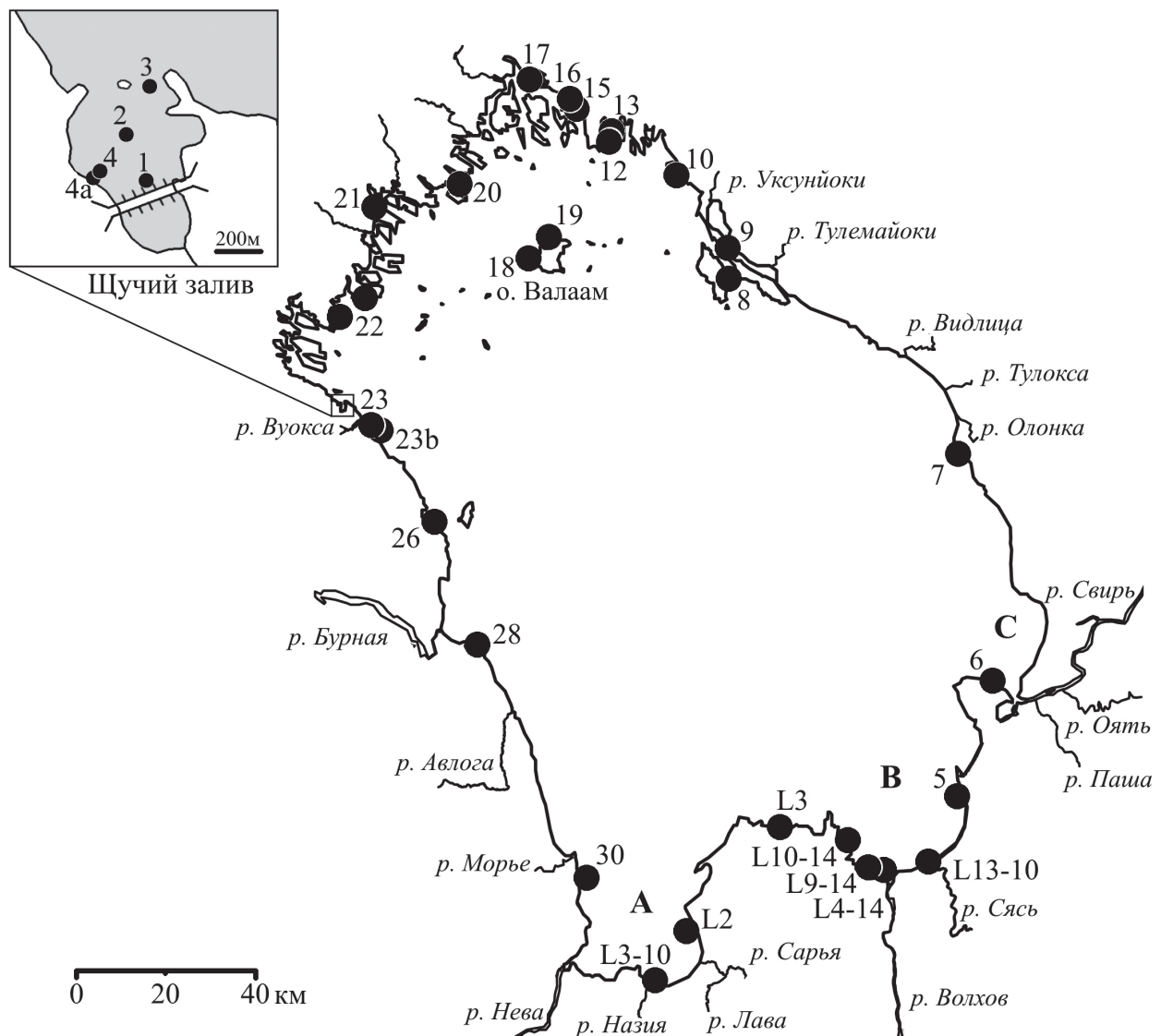


Рис. 1. Схема расположения станций в литоральной зоне озера. Южные заливы озера: А – бухта Петрокрепость, В – Волховская губа, С – Свирская губа; Щучий залив (1 – у дамбы, 2 – в центре, 3 – на выходе из залива, 4 – литораль, заросли, 4а – открытая песчаная литораль).

Таблица 1. Характеристика исследованных местообитаний в литоральной зоне Ладожского озера в 2014 г., в Волховской губе (2009–2014 гг.) и в Щучьем заливе (2013–2018 гг.)

Станция	Местоположение	Координаты	Тип грунта	Тип зарослей	Глубина, м
L3-10	Назия	59°53.991' с. ш., 31°23.311' в. д.	Мелкий песок	Граница тростника и кубышки	1.0
L2	Кобона	60°01.282' с. ш., 31°32.678' в. д.	Крупный песок	Тростник	0.5
L3	Дубно	60°13.271' с. ш., 31°55.006' в. д.	Крупный песок с камнями, дерновина	Тростник	0.7
L4-14	Волховская губа	60°07.680' с. ш., 32°19.417' в. д.	Песок	На границе тростника	0.2
L9-14	Волховская губа, 2 км от устья Волхова влево	60°07.582' с. ш., 32°17.417' в. д.	Песок	Тростник	0.2
L10-14	Волховская губа, 4 км от устья Волхова влево	60°07.643' с. ш., 32°15.693' в. д.	Песок	Тростник	0.9
L13-10	Устье р. Сясь	60°09.090' с. ш., 32°27.996' в. д.	Песок (остатки целлюлозы)	Тростник	0.3
5	Дер. Вороново	60°16.353' с. ш., 32°37.525' в. д.	Крупный песок с дерновиной	Тростник	0.5
6	Свирская губа	60°31.449' с. ш., 32°41.063' в. д.	Камни с песком	Тростник	0.5
7	Андрусовская бухта	60°58.735' с. ш., 32°36.235' в. д.	Песок, камни, дерновина	Тростник	0.55
8	У о. Мантинсари	61°20.521' с. ш., 31°39.832' в. д.	Песок с камнями	Тростник	0.8
9	Залив Уксунлахти	61°24.022' с. ш., 31°40.499' в. д.	Песок	Тростник	0.5
10	У г. Пикиранты, в проливе напротив завода	61°33.954' с. ш., 31°28.040' в. д.	Заиленный песок с растительными остатками	Элеохарис, рдесты травяной и пронзённолиственный	0.4
12	Вход в залив Импилахти	61°37.276' с. ш., 31°10.404' в. д.	Песок с растительн. остатками	Тростник, горец, рдесты	0.55
13	Залив Хауккалаhti	61°38.121' с. ш., 31°11.263' в. д.	Вязкий ил с растит. остатками, дерновина	Тростник	0.7
13b	Залив Хауккалаhti	61°38.121' с. ш., 31°11.263' в. д.	Вязкий ил с растит. остатками, на глине	Тростник, элеохарис	0.8
15	Около п. Ляскеля	61°42.415' с. ш., 31°00.037' в. д.	Заиленный песок на глине	Тростник, горец, лютик, рдест пронзённолиственный	0.6
16	Мыс Умопшуми	61°40.987' с. ш., 31°00.336' в. д.	Дерновина на плотной глине	Тростник	0.7
17	Залив у п-ова Рауталаhti	61°45.063' с. ш., 30°52.716' в. д.	Камни, дерновина	Тростник	0.5
18	о. Валаам, оз. Сисьярви	61°22.840' с. ш., 30°55.946' в. д.	Заиленный песок, растит. остатки, дерновина	Тростник	0.55
19	о. Валаам, бухта у Никольского скита	61°23.722' с. ш., 30°56.573' в. д.	Сильно заиленный грубодетритный илисто-песчаный грунт	Рдест, элодея	0.35
20	Западный берег о. Путсари	61°30.868' с. ш., 30°31.784' в. д.	Заиленный песок	Рдесты, лютик	0.55

21	Якимварский залив, Сороло	61°29.159' с. ш., 30°13.816' в. д.	Глинистый грунт с дерновиной	Тростник	0.55
22	о. Койеонсари	61°17.069 с. ш., 30°08.891' в. д.	Песок с дерновиной	Тростник	0.7
22b	о. Койеонсари, 200 м левее ст. 22	61°17.069 с. ш., 30°08.891' в. д.	Песок с камнями	<i>Eleocharis palustris</i> , <i>Littorella</i>	0.7
23	Приозерск, устье р. Вуоксы, залив у завода	61°02.446' с. ш., 30°09.756 в. д.	Песок, дерновина, в грунте следы нефтепродуктов	Тростник	0.6
23b	Приозерск; 400 м до выхода в Ладогу	61°02.629' с. ш., 30°10.707 в. д.	Мелкий песок	Тростник	0.4
26	Владимирская бухта	60°50.093' с. ш., 30°27.931' в. д.	Мелкий песок 4-5 см, под ним грунт сильно загрязнен нефтепродуктами	Рдест пронзеннолистный	0.5
28	Бухта Далёкая	60°34.320' с. ш., 30°40.552' в. д.	Камни, песок	Тростник	0.65
30	Мыс Осиновец	60°06.662' с. ш., 31°05.306' в. д.	Песок с камнями	Тростник	0.6
Щучий залив					
1	У дамбы	61°04.910' с. ш., 30°05.510' в. д.	Заиленный песок с растительными остатками	–	0.7–2.3
2	Центр залива	61°05.070' с. ш., 30°05.420' в. д.	Заиленный песок	–	1.3–2.7
3	Выход из залива	61°05.220' с. ш., 30°05.330' в. д.	Песок	–	1.7–3.3
4	Литораль, заросли	61°04.920' с. ш., 30°05.420' в. д.	Сильно заиленный песок с растительными остатками	Хвощ, ежеголовник, элодея канадская, рдест пронзеннолистный, тростник	0.3–0.8
4a	Открытая литораль	61°04.910' с. ш., 30°05.430' в. д.	Сильно заиленный песок	–	0.3–0.8

Примечание: прочерк – отсутствие растительности.

станции по всему периметру озера (рис. 1, табл. 1) на глубинах 0.20–1.00 м в зарослях высшей водной растительности (в основном ассоциации с преобладанием тростника).

В работе также представлены результаты исследований в литоральной зоне в 2006 г., в Щучьем заливе в 2013–2018 гг., в Волховской губе в 2009–2014 гг., вдоль юго-западного побережья озера и в бухте Петрокрепость в 2017–2019 гг. В Щучьем заливе изучались биотопы в зарослях макрофитов, на песчаной литорали и в центральной части залива в зоне открытой воды.

Пробы литоральных макробеспозвоночных отбирались при помощи тубчатого про-

боотборника Панова-Павлова с площадью сечения 0.125 м² [Панов, Павлов, 1986]. На каменистых и скальных грунтах использовали пластиковую модификацию прибора [Барков, 2006]. Для сбора на песчаных грунтах и в Щучьем заливе применялся дночерпатель Петерсена (площадь захвата – 1/40 м²; по 2 выемки в каждой точке). Пробы грунта промывались через капроновый газ с диаметром ячеек 0.125 мм и фиксировались формалином до его конечного содержания 4%. В лаборатории пробы разбирались, выбранные организмы сортировались по группам и видам, подсчитывались и повторно фиксировались 70%-м этиловым спиртом. Массу обнаружен-

ных животных определяли на торсионных весах, перед взвешиванием беспозвоночных обсушивали на фильтровальной бумаге.

Для определения видовой принадлежности амфипод использовали стереоскопический микроскоп Zeiss STEMI – 2000C.

Для оценки достоверности различий между периодами наблюдений применялся t-критерий Стьюдента. Перед статистической обработкой данные были преобразованы путём логарифмирования $\lg(x+1)$, чтобы достичь нормального распределения.

Результаты и обсуждение

Смена природных биотопов и различные по характеру и интенсивности антропогенные воздействия обуславливают неоднородность распределения фауны по периметру озера. В 2014 г. в составе макрозообентоса была встречена 21 группа донных беспозвоночных: Hydridae, Turbellaria, Mermithidae, Oligochaeta, Hirudinea, моллюски Bivalvia и Gastropoda, Isopoda (*Asellus aquaticus* L.), Amphipoda, Hydracarina, Aranei, Collembola, Odonata, Ephemeroptera, Trichoptera, Hemiptera, Coleoptera, Megaloptera (*Sialis lutaria* L.), Lepidoptera, Chironomidae и прочие Diptera. Постоянными представителями донных биоценозов являлись олигохеты и хирономиды, их встречаемость 100%.

Структура литоральных биоценозов и распределение количественных показателей макрозообентоса в различных районах литоральной зоны озера отличались значительной изменчивостью. В 2014 г. численность макрозообентоса варьировала от 1472 до 36 280 экз. м⁻², биомасса от 3.70 до 222.81 г м⁻² (рис. 2). Максимальная биомасса наблюдалась в Волховской губе в 4 км от устья р. Волхов. Существенную роль в бентофауне играли моллюски (68%) и амфиподы (33%). Минимальная биомасса отмечалась в юго-западной части озера в районе м. Осиновец. Здесь значительна доля олигохет (55%) и амфипод (40%). Суммарная численность в среднем по озеру составила $11\,436 \pm 1504$ экз. м⁻², а биомасса – 34.85 ± 8.16 г м⁻². Донные биоценозы разнообразны по составу и соотношению отдельных таксонов в общей численности и биомассе.

По численности в среднем преобладали амфиподы (44%) и хирономиды (31%), доля олигохет и моллюсков составила 18% и 2%, соответственно, на остальные группы бентоса приходилось 5% общей численности макрофауны. Вклад амфипод в биомассу зообентоса составил 46%, моллюсков – 25%, олигохет – 10%, хирономид – 8%, остальных групп – 11%.

Распределение инвазивных амфипод по побережью акватории озера было неравномерным. За период наблюдений численность ракообразных колебалась от 8 до 25 072 экз. м⁻², биомасса – от 0.03 до 110.22 г м⁻² (рис. 3), что составляло 0.3–93.5% от общей численности и 0.4–85.2% биомассы макрозообентоса. Наиболее широко в озере представлен *G. fasciatus* (частота встречаемости в пробах в целом по озеру 94%). Его численность варьировала от 8 до 19 360 экз. м⁻², биомасса – от 0.03 до 55.79 г м⁻². Средние значения численности и биомассы *G. fasciatus* равнялись 3572 ± 861 экз. м⁻² и 7.86 ± 2.15 г м⁻², соответственно. Максимальные количественные показатели *G. fasciatus* наблюдались в южной части озера в бухте Петрокрепость. Несмотря на то, что *G. fasciatus* является доминирующим видом на многих биотопах литоральной зоны озера, он не был обнаружен в восточной части озера в заливе Уксунлахти и в шхерном районе озера у мыса Умоппиуми.

В западной части озера в 2014 г. как в заливах, так и вдоль открытого побережья совместно с *G. fasciatus* регистрировался также *M. possolskii* (встречаемость 16%). Область обитания *M. possolskii* была ограничена участком побережья от Щучьего залива до бухты Далёкой. На различных биотопах его численность изменялась от 347–1840 экз. м⁻², биомасса от 1.61 до 7.12 г м⁻². В этом районе озера амфиподы являлись преобладающей группой (22–86% численности, 20–76% биомассы всего макрозообентоса). Биомассу амфипод почти в равных долях в среднем определяли, как *M. possolskii* (48%), так и *G. fasciatus* (52%).

Массовое развитие *P. robustoides* (встречаемость 13%) наблюдалось в Волховской губе. Плотность популяции и биомасса этого

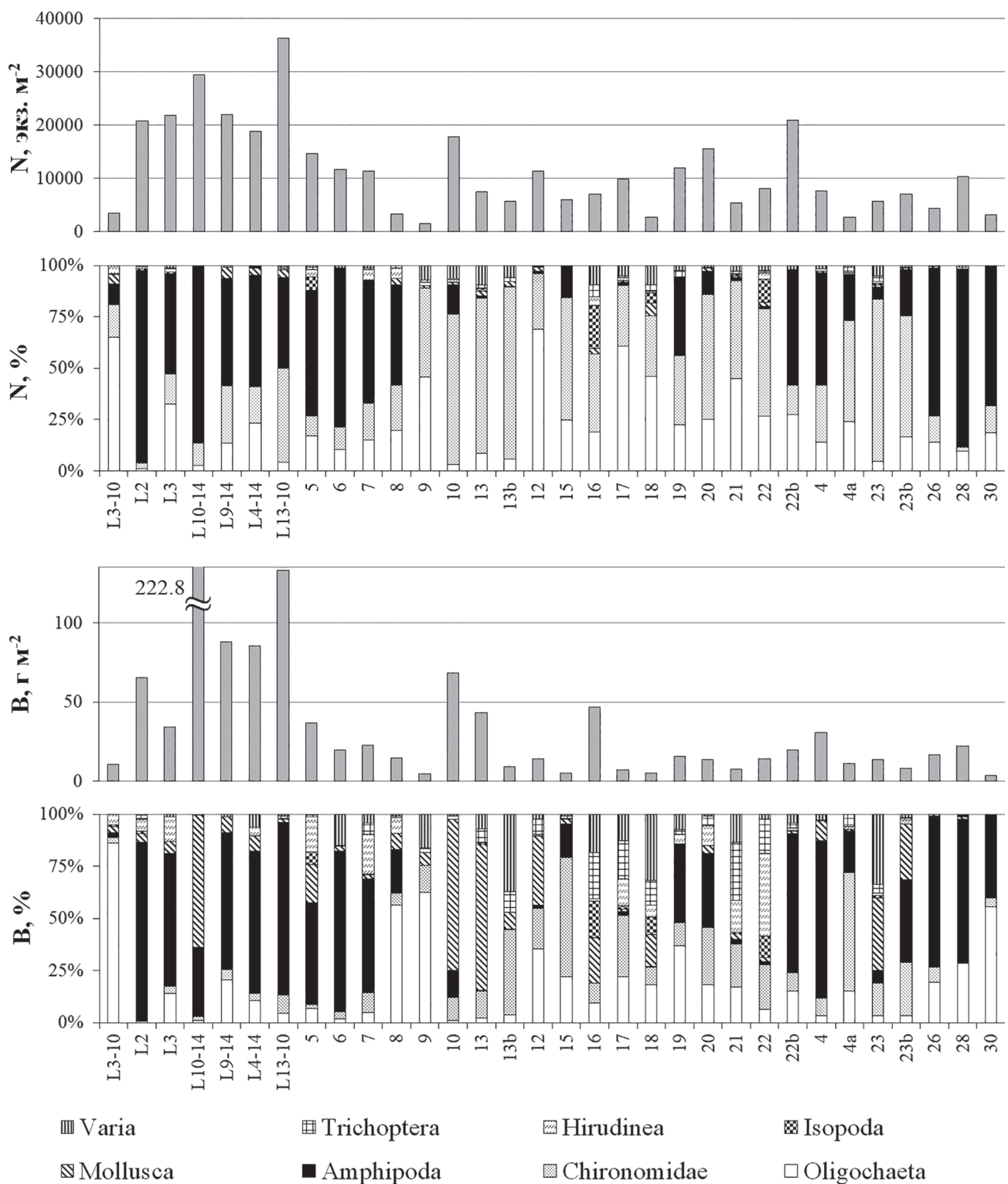


Рис. 2. Количественные показатели и соотношение основных групп макрозообентоса по численности (N) и биомассе (B) на исследованных станциях литоральной зоны Ладожского озера в 2014 г.

вселенца (2576–11 240 экз. м⁻², 35.71–82.56 г м⁻²) были высоки. Сходное с *P. robustoides* распространение на литорали озера имел и *C. curvispinum* (встречаемость 13%). Его численность варьировала от 13 до 11 640 экз. м⁻², а биомасса от 0.01 до 12.21 г м⁻². Максимальная

биомасса *P. robustoides* зафиксирована в приустьевом участке р. Сясь, а *C. curvispinum* в 4 км от устья р. Волхов. В Волховской губе отмечено наибольшее разнообразие вселенцев, встречено 3 вида (*G. fasciatus*, *P. robustoides* и *C. curvispinum*). Преобладал бокоплав *P.*

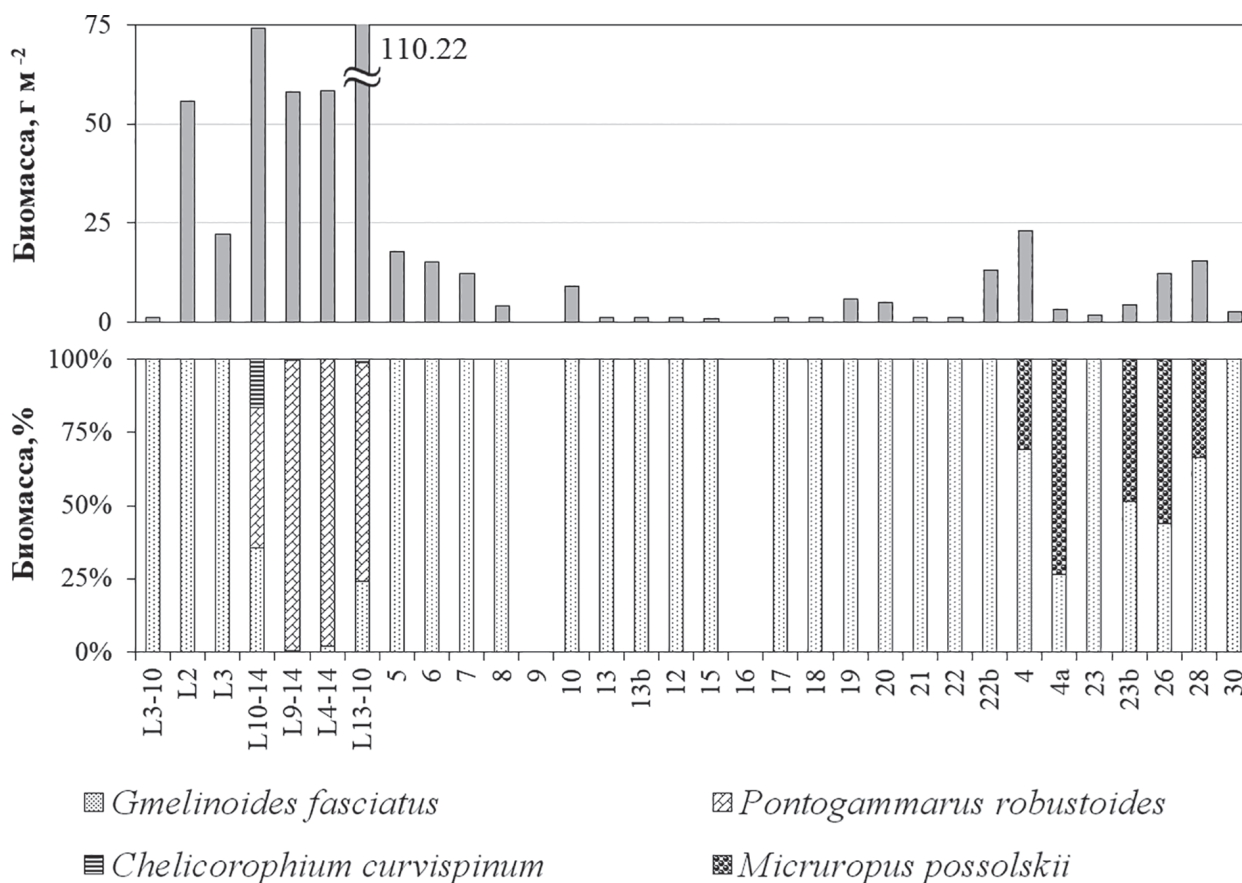


Рис. 3. Количественные характеристики и соотношение инвазивных видов амфипод на исследованных станциях литоральной зоны Ладожского озера в 2014 г.

robustoides. Его вклад в биомассу амфипод составил 48.07–99.54%. Доля *C. curvispinum* равнялась 0.02–16.43%, а *G. fasciatus* – 0.28–35.50%. Это свидетельствует о том, что *P. robustoides* нашёл в Волховской губе благоприятные для своего обитания условия среды (более высокая минерализация воды и прогреваемость этого района озера).

Известно, что инвазивные амфиподы в новых для них местообитаниях могут оказывать значимое влияние на аборигенные сообщества [Березина, 2009]. Так, например, после вхождения в состав сообществ зообентоса озера байкальского эндемика *G. fasciatus* было отмечено значительное снижение численности и даже исчезновение из многих мест обитания аборигенного *Gammarus lacustris* Sars, 1863 [Panov, Berezina, 2002; Курашов и др., 2006]. Этот бокоплав до сих пор в единичных экземплярах отмечается в различных районах озера. В 2000 г. *G. lacustris* был встречен в Волховской губе, заливе Хауккалаhti и на о. Валаам [Berezina et al., 2009]. В 2001 г. *G.*

lacustris был встречен нами в Шучьем заливе, в 2002 г. – регистрировался на валунной литорали о. Валаам [Курашов и др., 2006], в 2004 г. – в бухте Петрокрепость, а в 2005 г. – только в районе залива Хауккалаhti [Berezina et al., 2009]. В 2011–2012 гг. он также регистрировался на валунной и каменистой литорали о. Валаам [Зуев, Зуева, 2013]. В 2014 г. в наших сборах *G. lacustris* не был обнаружен.

После вселения *G. fasciatus* в литорали озера также заметно уменьшилась зона обитания *Asellus aquaticus*, снизились его количественные показатели [Panov, Berezina, 2002]. Тем не менее, водяной ослик *A. aquaticus* достаточно широко распространён в прибрежье озера (встречаемость 46%). При этом *A. aquaticus* достигал наибольшего развития только на биотопах, где *G. fasciatus* и другие амфиподы присутствовали в небольших количествах или отсутствовали. В 2014 г. средние величины численности и биомассы составили соответственно 270 ± 121 экз. м⁻² (пределы колебания 13–1480 экз. м⁻²) и 0.94 ± 0.56 г м⁻²

(0.04–8.15 г м⁻²), что ниже средних величин его развития в 2006 г. (численность – 688 экз. м⁻², биомасса – 1.58 г м⁻²) при встречаемости 39%.

Инвазия *G. fasciatus* в середине 1980-х гг. привела к значительным изменениям в структуре и функционировании прибрежных биоценозов озера, к увеличению продуктивности бентосных сообществ и более эффективной утилизации энергии, поступающей в литоральную зону. Этот вид занял свободную экологическую нишу с использованием практически не потреблявшихся ранее трофических ресурсов, в частности различных макрофитов, широко распространённых в озере. Это отразилось на количественных показателях литорального бентоса, резко возросших за счёт развития популяции вселенца, без уменьшения количественных показателей остального бентоса. Одним из последствий функционирования популяции *G. fasciatus* стал мелиоративный эффект, особенно выраженный в песчаных местообитаниях, во многих из которых макрозообентос практически отсутствовал [Курашов и др., 2011].

В период 1989–1990 гг. *G. fasciatus* ещё не распространился по всей литорали озера. Этот вселенец обитал в основном вдоль западного побережья и в северном шхерном районе [Рапов, 1996]. По сравнению с 1988–1990 гг. уже к 2000 г. в составе зообентоса произошли значительные изменения, *G. fasciatus* колонизировал всю литоральную зону озера. Средние биомассы бентоса в 1990 г. (33.8 г м⁻²) [Kurashov et al., 1996] и в 2000 г. (34.6 г м⁻²) [Berezina et al., 2009] схожи. Однако при этом уменьшился вклад аборигенных видов с 99% до 14%. Общая численность и биомасса макрозообентоса за период 2000–2005 гг. значительно увеличились за счёт роста обилия *G. fasciatus* и других бентосных групп. В 2005 г. средняя биомасса *G. fasciatus* равнялась 54 г м⁻². Вклад *G. fasciatus* в суммарную численность и биомассу превысил 70% как в 2000 г., так и 2005 г. [Berezina et al., 2009].

Средние количественные показатели бентоса в растительных ассоциациях тростника в 2006 г. составили 14038±2580 экз. м⁻², а биомасса – 28.09±4.49 г м⁻², что ниже, чем в

предыдущие годы, однако роль байкальского вселенца *G. fasciatus* по-прежнему была высока, в среднем 58% численности и 49% биомассы всего бентоса. Другой байкальский вид *M. possolski*, впервые встреченный в 2003 г. в Щучьем заливе, уже в 2006 г. в этом же заливе в зарослях макрофитов достигал значительного обилия (19.84–25.73 г м⁻²). На долю *M. possolski* приходилось 40–53% биомассы всех амфипод. Высокие количественные показатели *M. possolski* (6405 экз. м⁻², 24.63 г м⁻²) отмечались также на западном побережье в бухте Владимирская.

В 2014 г. в зарослях тростника усреднённая численность всего бентоса (11 397±1809 экз. м⁻²) ниже, а значения биомассы (37.56±10.26 г м⁻²) выше, чем в предыдущие годы. Значимые различия по сравнению с 2006 г. не обнаружены ($p > 0.05$). Однако доля *G. fasciatus* в общей численности и биомассе бентоса снизилась до 31% и 21%, соответственно.

Сравнение результатов двух съёмок по периметру озера в 2006 г. и 2014 г. показало схожий уровень количественного развития литорального макрозообентоса. Как видно из таблицы 2, в 2014 г. численность ($t = 3.43$; $p < 0.05$) и биомасса ($t = 3.74$; $p < 0.05$) зообентоса значительно уменьшились в западном районе озера. Достоверное увеличение общей биомассы бентоса ($t = 2.31$; $p < 0.05$) наблюдалось в южном районе, где отмечался наиболее высокий уровень развития инвазивных амфипод (рис. 3). В бухте Петрокрепость регистрировались максимальные биомассы байкальской амфиподы *G. fasciatus*, а в Волховской губе – понто-каспийского вселенца *P. robustoides*.

В донных сообществах Волховской губы *P. robustoides* появился в 2006 г., а уже к 2014 г. его численность значительно увеличилась. Известно, что *P. robustoides*, также, как и *G. fasciatus*, обладает ярко выраженной эврифагией и способен потреблять широкий спектр растительной и животной пищи. Однако *P. robustoides* может оказывать более значительный хищный пресс на зообентосные сообщества, чем *G. fasciatus*, а взрослые особи *P. robustoides* – активные хищники, и в состав их рациона входит *G. fasciatus* [Березина,

Таблица 2. Средние показатели численности (N, X±SE, экз. м⁻²) и биомассы (B, X±SE, г м⁻²) основных групп и всего макрозообентоса в зарослях высшей водной растительности в 2006 г. и 2014 г. (июль – август)

Группа	2006		2014	
	N	B	N	B
Oligochaeta	1982±416	1.62±0.36	2112±366	3.39±0.67*
Chironomidae	3048±629	3.66±1.21	3532±649	2.69±0.45
Amphipoda	8441±1929	17.35±3.46	5064±1152	16.27±4.73
Mollusca	375±150	4.87±2.18	183±57	8.70±4.71
Hirudinea	117±33	0.62±0.16	123±27	1.18±0.32
Trichoptera	50±11	0.91±0.26	85±18	0.92±0.34
Isopoda	271±100	0.62±0.24	126±60	0.44±0.27
Varia	170±34	0.91±0.21	213±45	1.27±0.34
Benthos	14 472±2158	30.57±4.69	11 436±1504	34.85±8.16
Районы озера				
Шхерный	10 781±2792	25.31±6.88	10 494±1688	22.73±6.55
о. Валаам	9012±9317	24.57±24.80	7256±6539	10.50±7.67
Щучий залив	35 446±4907	85.89±36.27	5207±3498	20.89±13.91
Западный	20 645±5589	38.46±5.83	6115±1386*	12.97±3.63*
Восточный	9544±6551	11.42±3.55	5405±3734	13.85±6.38
Южный	11 127±4001	23.68±8.89	19 867±3385	77.34±23.68*

Примечание: * – значимые различия (p<0.05) по t-критерию Стьюдента.

Максимов, 2016]. Понто-каспийский вид *P. robustoides* неблагоприятно воздействует на биоразнообразие и биомассу аборигенных сообществ, в частности, благодаря его способности подавлять местные виды. Он занесён в «чёрный список» в европейских странах и входит в список самых опасных инвазионных видов России [Березина, Фенёва, 2018].

Зона устойчивого расселения понто-каспийского вида *C. curvispinum* расположена в границах Волховской губы, где он был впервые обнаружен в 2009 г. Количественные показатели развития популяции амфипод *C. curvispinum* в 2014 г. довольно высоки, но значительно ниже, чем у *P. robustoides* (табл. 3). *C. curvispinum* относится к фильтраторам-седиментаторам, но способен потреблять также детрит и обрастания, включая нитчатые водоросли. Он строит илистые домики на твёрдом субстрате, поэтому в Ладожском озере часто встречается на стеблях макрофитов и на затопленных предметах. *C. curvispinum* – вид эдификатор, и при больших скоплениях эти

рачки способны влиять на состав бентосных сообществ, меняя рельеф дна своим строительством сети трубочек из ила и детрита на твёрдых субстратах [Малявин и др., 2008]. В целом, можно отметить тенденцию роста количественных показателей развития видов понто-каспийских амфипод в Волховской губе.

Исследования 2013–2018 гг. показали, что в Щучьем заливе байкальские амфиподы обитают совместно, что свидетельствует в пользу отсутствия у них жёстких конкурентных взаимоотношений. Уровень количественного развития обоих видов достаточно высокий. Вклад *G. fasciatus* и *M. possolskii* в биомассу амфипод на различных биотопах значительно варьировал. Наиболее широко в заливе был представлен *G. fasciatus*. Плотность популяции и биомасса его менялись в широких пределах: 40–14 880 экз. м⁻², 0.06 – 63.36 г м⁻². На долю этого вида приходилось в среднем 68–92% численности и 52–88% биомассы всех амфипод. Максимальная биомасса отме-

Таблица 3. Показатели минимальных (min) и максимальных (max) значений численности (N, экз. м⁻²) и биомассы (B, г м⁻²) понто-каспийских амфипод и пределы изменения их доли (%) в составе амфипод в Волховской губе в разные годы

Год		<i>Pontogammarus robustoides</i>		<i>Chelicorophium curvispinum</i>	
		min – max	min – max (%)	min – max	min – max (%)
2006	N	24	4.11	Вид отсутствовал	
	B	0.864	37.24		
2009	N	736–1312	11.04–95.35	56–1480	4.07–54.49
	B	3.09–14.47	15.74–98.96	0.13–1.60	0.88–26.99
2010	N	8–776	2.86–100	72	0.81
	B	0.04–8.22	26.47–100	0.096	0.49
2011	N	8–2376	0.19–75.77	16–1896	0.08–31.18
	B	0.15–25.70	6.74–91.56	0.02–3.06	0.18–11.09
2012	N	64–5176	0.16–44.96	304–6248	0.68–54.60
	B	1.76–38.18	7.80–77.79	1.41–10.64	2.21–21.68
2013	N	1992	38.85	2800	54.60
	B	26.66	87.43	3.22	10.55
2014	N	2576–11 240	10.27–97.91	13–11 640	0.13–46.43
	B	35.71–82.56	48.07–99.54	0.01–12.21	0.02–16.43

чалась на литорали в зарослях макрофитов, а наибольший уровень развития этого бокоплава (43.52 г м⁻²) в зоне открытой воды наблюдался в центре залива.

Уровень развития *M. possolskii* ниже, 100%-я встречаемость в заливе регистрировалась на открытой песчаной литорали. Численность колебалась от 20 до 3800 экз. м⁻², биомасса – от 0.02 до 17.30 г м⁻² (табл. 4). Его вклад в состав амфипод в среднем составлял 8–32% численности и 12–48% биомассы. Наибольшие показатели биомассы наблюдались в зоне открытой воды в центре залива на заиленном песке (12.00 г м⁻²) и на песчаной литорали (17.30 г м⁻²). Значительные изменения в уровне количественного развития видов-вселенцев свидетельствуют о ещё не устоявшихся взаимоотношениях между ними и указывают на продолжающуюся трансформацию экосистемы Щучьего залива, в том числе под воздействием инвазивных амфипод.

В распределении байкальских инвазивных амфипод по биотопам Щучьего залива прослеживалась определённая дифференциация. *G. fasciatus* предпочитает заросли

тростника, где его доля составляет 69–100% биомассы амфипод, а *M. possolskii* – песчаную или заиленную литораль, где его доля в биомассе амфипод может достигать 84%. Приуроченность *M. possolskii* к песчаным биотопам обусловлена его экологическими предпочтениями и образом жизни. Его характерная черта – приверженность к хорошо прогревающимся биотопам. Он ведёт преимущественно роющий образ жизни и наиболее часто встречается на песчаной литорали с небольшим процентом покрытия макрофитами.

Исследования 2017–2019 гг. в юго-западной части озера показали активное расселение *M. possolskii* на юг вдоль западного побережья озера. Этот вид впервые встречается в гидробиологических сборах с 2003 г., значительно позднее *G. fasciatus*. Уступая *G. fasciatus* в скорости освоения водоёма, *M. possolskii* в настоящее время потеснил его на некоторых участках западного побережья озера и освоил песчаные биотопы центральной части бухты Петрокрепость. Так в 2017 г. в бухте Владимирской количественное развитие *G. fasciatus* (420 экз. м⁻²; 1.95 г м⁻²) и *M.*

Таблица 4. Показатели минимальных (min) и максимальных (max) значений численности (N, экз. м⁻²) и биомассы (B, г м⁻²) амфипод; доля отдельных видов в составе амфипод (среднее, %) и частота их встречаемости (F, %) в пробах на биотопах Щучьего залива в период с 2013 по 2018 г.

		Amphipoda		<i>Gmelinoides fasciatus</i>				<i>Micruropus possolskii</i>			
		min	max	min	max	%	F%	min	max	%	F%
Дамба	N	120	11 720	40	11 260	78	100	20	700	22	94
	B	0.35	29.50	0.06	27.23	70		0.04	4.76	30	
Центр	N	140	17 300	120	14 880	76	100	20	3800	24	80
	B	0.74	51.84	0.48	43.52	69		0.26	12.00	31	
На выходе из залива	N	60	980	80	840	68	88	20	660	32	88
	B	0.02	3.08	0.07	1.80	52		0.02	2.20	48	
Песчаная литораль	N	387	5100	253	4840	69	100	27	1560	31	100
	B	2.19	32.58	0.58	22.47	54		0.30	17.30	46	
Заросли макрофитов	N	360	7680	360	7680	92	100	40	940	8	73
	B	0.60	63.36	0.60	63.36	88		0.02	7.12	12	

possolskii (80 экз. м⁻²; 1.51 г м⁻²) было не высоким. Доминировали олигохеты (78% численности и 73% биомассы). В бухте Далёкой на открытой песчаной литорали численность *M. possolskii* составляла 5360 экз. м⁻² (28% численности амфипод), а биомасса – 5.12 г м⁻² (56%). В зарослях тростника плотность популяции и биомасса *M. possolskii* ниже (200 экз. м⁻²; 0.85 г м⁻²). Здесь на долю *G. fasciatus* приходилось 94% численности амфипод и 92% их биомассы.

В 2017 г. были выявлены новые местообитания *M. possolskii* – он был обнаружен у мыса Осинец и в открытой части бухты Петрокрепость (60°01.017' с. ш.; 31°15.000' в. д.) на глубине 6.5 м (рис. 4). В бухте Петрокрепость *M. possolskii* обитал совместно с *G. fasciatus* и реликтовым рачком *Monoporeia affinis* (Lindstrom). Численность *M. possolskii* равнялась 40 экз. м⁻², а биомасса – 0.52 г м⁻², что составляло 29% численности амфипод и 59% их биомассы. В 2018 г. численность и биомасса данного вида достигали, соответственно, в июне и октябре – 140, 480 экз. м⁻² и 0.12, 1.250 г м⁻². На его долю приходилось 44–89% численности и 20–92% биомассы всех амфипод. В августе 2019 г. существенно выросли количественные характеристики *M. possolskii* (1820 экз. м⁻², 6.40 г м⁻²). Вклад этого ракообразного в биомассу и численность амфипод составил 84 и 92.5%, соответственно.

В сентябре 2018 г. *M. possolskii* был найден у посёлка им. Морозова (59°58.383' с. ш.; 31°04.083' в. д.) в районе городского пляжа на песчаной литорали. Количественные характеристики вида были высоки (1400 экз. м⁻², 15.19 г м⁻²), его доля составляла 91% численности амфипод и 97% их биомассы.

Необходимо отметить, что натурализация *M. possolskii* не оказала влияния на аборигенных ракообразных, поскольку выпадение из фауны *G. lacustris* и уменьшение зоны обитания *A. aquaticus* произошло после вселения *G. fasciatus* в конце 1990-х гг., ещё до появления в озере *M. possolskii*.

В настоящее время отсутствуют сведения о расширении ареала *M. possolskii* к северу от Щучьего залива. Специальный поиск в 2017 г. в северном районе озера не выявил присутствия этого вида в четырёх обследованных разнотипных литоральных местообитаниях на о. Путсаари (61°30.417' с. ш.; 30°33.833' в. д.); а в 2018 г. – в устье реки Янисйоки в районе посёлка Хийденсельга (61°42.415' с. ш.; 31°00.037' в. д.) на схожем с известными местообитаниями вида биотопе при большом количественном развитии *G. fasciatus*.

Таким образом, инвазивные амфиподы, несмотря на своё относительно недавнее проникновение в Ладожское озеро, в настоящее время играют существенную роль в донных сообществах литоральной зоны. Наибольшее распространение в озере в 2014 гг. по-

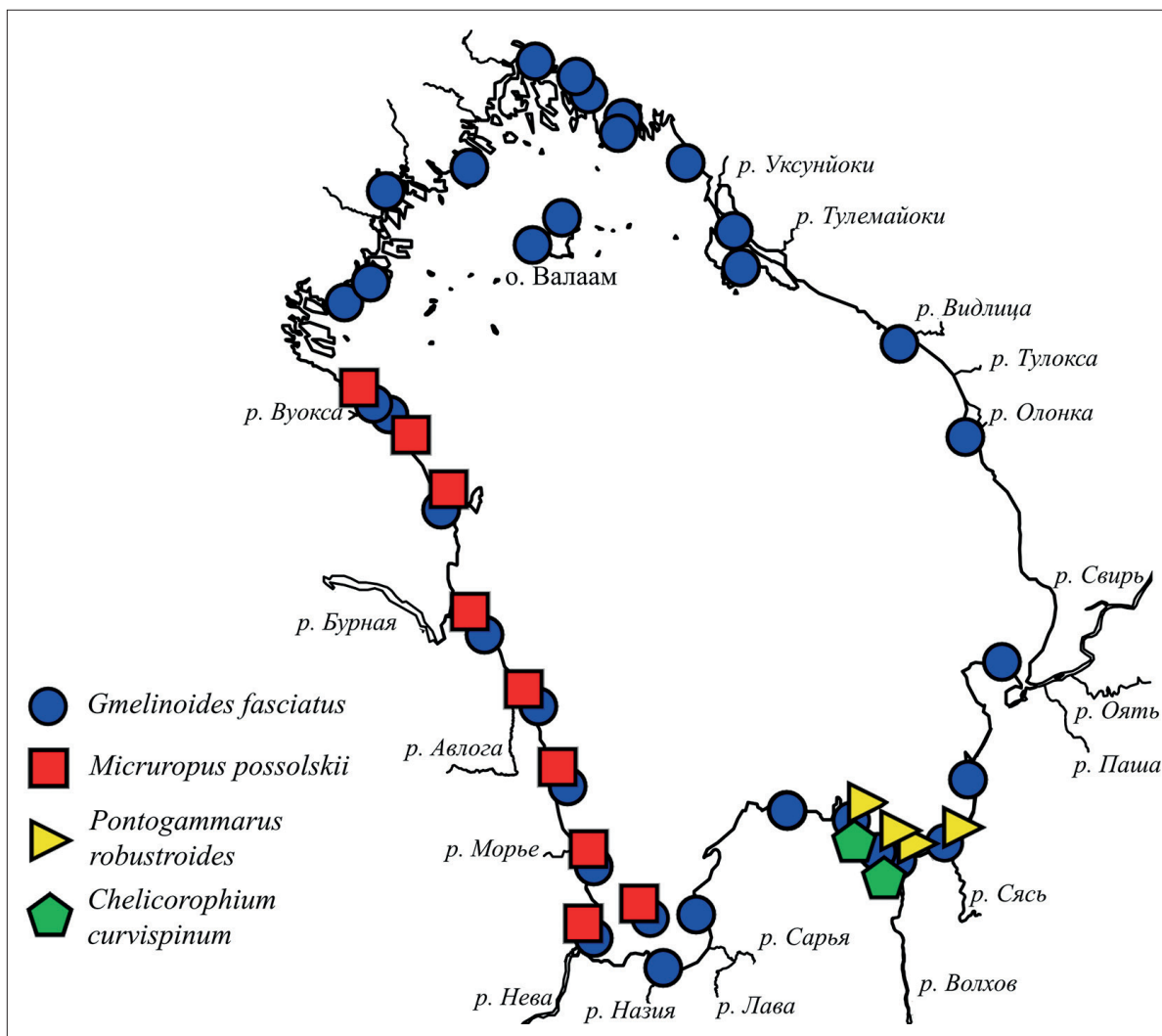


Рис. 4. Современное распространение амфипод в Ладожском озере.

лучил *G. fasciatus*, гораздо реже встречался *M. possolskii*, что вероятно было связано с более поздним появлением этого вида в Ладожском озере. Дальнейшие исследования 2017–2019 гг. показали, что байкальский вселенец *M. possolskii* активно осваивает мелководные участки в юго-западной части озера и из прибрежных биотопов уже проник в центральную часть бухты Петрокрепость, где его количественные показатели довольно высоки. Область обитания *P. robustoides* и *C. curvispinum* по-прежнему ограничена пределами Волховской губы. Дальнейшему расселению понто-каспийских амфипод вероятно препятствует низкая минерализация вод в озере. Доминирующая роль *G. fasciatus* наблюдалась только в тех районах озера, куда ещё не проникли другие виды инвазивных амфипод. Значительное увеличение количе-

ственного развития *P. robustoides* и активное освоение *M. possolskii* литорали озера в южном направлении вдоль западного побережья Ладоги свидетельствуют о продолжающейся структурной перестройке литоральных биоценозов крупнейшего европейского озера.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ИНОЗ РАН по теме № 0154-2019-0001 «Комплексная оценка динамики экосистем Ладожского озера и водоёмов его бассейна под воздействием природных и антропогенных факторов».

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Архипцева Н.Т., Баранов И.В., Забелина Г.М., Покровский В.В., Сереброва С.А., Терешенков И.И., Цыбалева Г.А. Озёра бассейна северного рукава реки Вуоксы // Известия ГосНИОРХ. 1977. Т. 124. С. 83–134.
- Барбашова М.А. Макробентос Ладожского озера и его изменения под влиянием факторов среды: Автореф. дис. ... канд. биологических наук. СПб., 2015. 24 с.
- Барбашова М.А., Малявин С.А., Курашов Е.А. Находка байкальской амфиподы *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915 (Amphipoda, Crustacea) в Ладожском озере // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 3. С. 16–23.
- Барков Д.В. Экология и биология байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) и его роль в экосистеме Ладожского озера: Автореф. дис. ... канд. биологических наук. СПб., 2006. 26 с.
- Березина Н.А. Междовые взаимодействия амфипод *Gammarus lacustris* и *Gmelinoides fasciatus* // Экология. 2009. № 2. С. 91–95.
- Березина Н.А., Максимов А.А. Количественные характеристики и пищевые предпочтения бокоплавов (Crustacea: Amphipoda) в восточной части Финского залива Балтийского моря // Журнал Сибирского федерального университета. Сер. Биология. 2016. 9(4). С. 409–426.
- Березина Н.А., Фенёва И.Ю. *Pontogammarus robustoides* – Понтогаммарус выносливый // Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. С. 435–440.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Зуев Ю.А., Зуева Н.В. Опыт исследования макрозообентоса каменистой литорали Ладожского озера // Учёные записки Российского гос. гидрометеорологического университета. 2013. № 30. С. 134–147.
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Барков Д.В., Русанов А.Г., Лаврова М.С. Инвазивные амфиподы как фактор трансформации экосистемы Ладожского озера // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 2. С. 87–104.
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Дудакова Д.С., Капустина Л.Л., Митрукова Г.Г., Русанов А.Г., Алешина Д.Г., Иофина И.В., Протопопова Е.В., Родионова Н.В., Трифонова М.С. Экосистема Ладожского озера: современное состояние и тенденции её изменения в конце XX – начале XXI в. // Биосфера. 2018. Т. 10. № 2. С. 65–121.
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Панов В.Е. Первое обнаружение понто-каспийской инвазивной амфиподы *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895) (Amphipoda, Crustacea) в Ладожском озере // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 3. С. 62–72.
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Русанов А.Г., Дудакова Д.С., Трифонова М.С., Родионова Н.В., Алешина Д.Г. Роль чужеродных видов в трансформации экосистемы Ладожского озера // Озёра Евразии: проблемы и пути их решения. Материалы 1-й Международной конференции (11–15 сентября 2017 г.). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2017. С. 535–542.
- 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 *Gmelinoides fasciatus* в формировании трансграничного потока вещества и энергии в литоральной зоне Ладожского озера // Литоральная зона Ладожского озера / Ред. Е.А. Курашов. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 350–356.
- Курашов Е.А., Трифонова М.С., Барбашова М.А. Динамика расселения *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915 (Amphipoda, Crustacea) в Ладожском озере // Российский журнал биологических инвазий. 2020. № 3. С. 32–39.
- Литоральная зона Ладожского озера / Под ред. Е.А. Курашова. СПб.: Нестор-История, 2011. 416 с.
- Малявин С.А., Березина Н.А., Хванг Дж.-Ш. О находке *Chelicorophium curvispinum* (Amphipoda, Crustacea) в Финском заливе Балтийского моря // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 6. С. 643–649.
- Менжулин Г.В. Климат водосбора Ладожского озера // Ладога / Ред. В.А. Румянцев, С.А. Кондратьев. СПб.: Нестор-История, 2013. С. 63–83.
- Науменко М.А., Авинский В.А., Барбашова М.А., Гузватый В.В., Каретников С.Г., Капустина Л.Л., Летанская Г.И., Расплетина Г.Ф., Распопов И.М., Рычкова М.А., Слепухина Т.Д., Черных О.А. Современное экологическое состояние Волховской губы Ладожского озера // Экологическая химия. 2000. 9(2). С. 90–105.
- Николаев И.И. Последствия непредвиденного антропогенного расселения водной фауны и флоры // Экологическое прогнозирование / Ред. Н.Н. Смирнов. М.: Наука, 1979. С. 76–93.
- Нилова О.И. Некоторые черты экологии и биологии *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.), акклиматизированных в озере Отрадное Ленинградской области // Известия ГосНИОРХ. 1976. Т. 110. С. 10–15.
- Панов В.Е. Байкальская эндемичная амфипода *Gmelinoides fasciatus* Stebb. в Ладожском озере // Доклады Академии наук. 1994. Т. 336. № 2. С. 279–282.
- Панов В.Е., Павлов А.М. Методика количественного учёта водных беспозвоночных в зарослях камыша и тростника // Гидробиологический журнал. 1986. Т. 22. № 6. С. 87–88.
- Arbačiauskas K. Ponto-Caspian amphipods and mysids in the inland waters of Lithuania: history of introduction, current distribution and relations with native malacostracans // Invasive Aquatic Species of Europe – Dis-

- tribution Impacts and Management / Eds. E. Leppäkoski, S. Gollasch, S. Olenin. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 104–115.
- 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 Environment Research. 2009. 14(3). P. 404–414.
- Berezina N.A. Invasions of alien amphipods (Amphipoda: Gammaridae) in aquatic ecosystems of North-Western Russia: pathways and consequences // Hydrobiologia. 2007. Vol. 590. P. 15–19.
- Grabowski M., Jażdżewski K., Konopacka A. Alien Crustacea in Polish waters – Amphipoda // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2. No. 1. P. 25–38.
- 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. Vol. 3(2). 2008. P. 243–246.
- Kurashov E.A., Telesh I.V., Panov V.E., Usenko N.V., Rychkova M.A. Invertebrate communities associated with macrophytes in Lake Ladoga: effects of environmental factors // Hydrobiologia. 1996. Vol. 322. P. 49–55.
- Panov V.E. Establishment of the Baikalian endemic amphipod *Gmelinoides fasciatus* in Lake Ladoga // Hydrobiologia. 1996. Vol. 322. P. 187–192.
- Panov V.E., Berezina N.A. Invasion history, biology and impacts of the Baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus* // Invasive Aquatic Species of Europe – Distribution, Impacts and Management / Eds. E. Leppäkoski, S. Gollasch, S. Olenin. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 96–103.

FEATURES OF THE SPATIAL DISTRIBUTION OF INVASIVE SPECIES OF AMPHIPODS IN THE LITTORAL OF LAKE LADOGA

© 2020 Barbashova M.A.^{a, *}, Trifonova M.S.^a, Kurashov E.A.^{a, b}

^a Saint-Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences (SPC RAS), Institute of Limnology of the Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg 196105, Russia

^b Saint-Petersburg Branch of the Federal State Budgetary Scientific Institution „All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography” („GosNiorch” by L.S. Berg), Saint Petersburg 199053, Russia
e-mail: *mbarba@mail.ru

The modern distribution of invasive amphipods of Baikal (*Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915) and Ponto-Caspian origin (*Pontogammarus robustoides* Sars, 1894, *Chelicorophium curvispinum* (Sars, 1895)) in Lake Ladoga was shown. The heterogeneity of the distribution of quantitative indicators of amphipods in different parts of the lake was established. The most widespread species in the littoral zone was *G. fasciatus*. A decrease in the contribution of *G. fasciatus* in the bottom communities of macrozoobenthos was noted. The dominant role of *G. fasciatus* was observed only in those parts of the lake where other species of invasive amphipods did not penetrate yet. The habitat of Ponto-Caspian amphipods was limited by the boundaries of the Volkhov Bay. A significant increase in the quantitative development of *P. robustoides* and active dispersal of *M. possolskii* to the South along the west coast of the lake indicate the ongoing structural restructuring of littoral biocenoses.

Key words: *Gmelinoides fasciatus*, *Micruropus possolskii*, *Chelicorophium curvispinum*, *Pontogammarus robustoides*, Lake Ladoga, biological invasions, distribution.