

Amphipods (Crustacea: Amphipoda) of Lake Ladoga

Barbashova M.A.*, Trifonova M.S.

Institute of Limnology of the Russian Academy of Sciences – St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Sevastyanova Str., 9, St. Petersburg, 196105, Russia

ABSTRACT. Surveys conducted between 2019 and 2023 identified six out of the eight known amphipod species in Lake Ladoga, including two native (*Monoporeia affinis* and *Pallaseopsis quadrispinosa*) and four invasive taxa (*Gmelinoides fasciatus*, *Micruropus possolskii*, *Pontogammarus robustoides*, and *Chelicorophium curvispinum*). Two additional species (*Gammaracanthus lacustris* and *Gammarus lacustris*) remain rare in the lake and were not recorded in our samples during the study period. Spatial analysis highlighted distinct distribution patterns: native relict amphipods exhibited lower abundance in northern deep-water areas compared to southern regions, while invasive species dominated the littoral zone in terms of biomass. *Monoporeia affinis* reached densities of up to 21.26 g/m² in open waters, whereas *Gmelinoides fasciatus* prevailed in littoral habitats (31.32 g/m²). The Ponto-Caspian invaders *Pontogammarus robustoides* and *Chelicorophium curvispinum* remained restricted to Volkhov Bay, though *C. curvispinum* expanded its range within the bay. Notably, *Micruropus possolskii* demonstrated active northward and southward dispersal, with maximum biomass recorded along the western coast and Petrokrepost Bay (18.39 g/m²). These findings suggest that *M. possolskii* is likely to colonize the entire littoral zone of Lake Ladoga — Europe's largest lake — and potentially spread to connected water bodies.

Keywords: Lake Ladoga, amphipods, relict crustaceans, alien species, density, biomass, distribution, macrozoobenthos

For citation: Barbashova M.A., Trifonova M.S. Amphipods (Crustacea: Amphipoda) of Lake Ladoga // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 2. - P. 238-258. DOI: 10.31951/2658-3518-2025-A-2-238

1. Introduction

Amphipods are one of the dominant groups of higher crustaceans in terms of both species diversity and abundance, inhabiting diverse aquatic environments, including marine, freshwater, and groundwater ecosystems (Takhteev et al., 2015). They play a significant role in shaping benthic communities in lakes, serving as a key food source for fish and facilitating organic matter transformation and energy transfer.

Lake Ladoga, the largest freshwater body in Europe, hosts a unique fauna distinguished by glacial relict crustaceans. It is the only waterbody in Russia where the full complex of glacial relict organisms is preserved (Gerd, 1949). This complex includes three cold-water amphipod species: *Monoporeia affinis* (Lindström, 1855), *Pallaseopsis quadrispinosa* (Sars, 1867), and *Gammaracanthus lacustris* (Sars, 1867), which inhabit the profundal zone of the lake.

Prior to the 1980s, Lake Ladoga's amphipod fauna comprised only four species: the three relicts mentioned above and the Holarctic *Gammarus lacustris* Sars, 1863. In recent decades, amphipod diversity has increased due to the range expansion of Baikal and Ponto-Caspian species, facilitated by human activities and natural dispersal mechanisms.

To date, four invasive amphipod species have been recorded in the lake. The first newcomer was the Baikal amphipod *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), intentionally introduced into the lakes of the Karelian Isthmus in the 1980s (Panov, 1994). *G. fasciatus* became a dominant component of the littoral benthos (Panov, 1996), leading to significant transformations in these ecosystems (Berezina et al., 2009; Kurashov et al., 2012). Another Baikal species, *Micruropus possolskii* (Sowinsky, 1915), was accidentally introduced alongside *G. fasciatus* and first detected in Shchuchiy Bay in 2003 (Kurashov et al., 2020). Ponto-Caspian

*Corresponding author.

E-mail address: mbarba@mail.ru (M.A. Barbashova)

Received: November 24, 2024; **Accepted:** April 15, 2025;

Available online: April 22, 2025

© Author(s) 2025. This work is distributed under the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License.



invaders, *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894) and *Chelicorophium curvispinum* (Sars, 1895), were discovered in Volkhov Bay in 2006 and 2009, respectively (Kurashov and Barbashova, 2008; Kurashov et al., 2010). Concurrently, the formerly widespread *Gammarus lacustris* has become rare in the lake (Littoral zone..., 2011).

The ongoing invasion and spread of non-native species in Lake Ladoga are driving changes in macrozoobenthic communities (Kurashov et al., 2018). Amphipods, particularly invasive taxa, play a central role in reshaping the lake's littoral ecosystems (Kurashov et al., 2021).

This work aims to present data on the species composition, quantitative development, and distribution patterns of amphipods in open areas and littoral zone of the lake and determine the current distribution boundaries of invasive amphipod species.

2. Materials and methods

2.1. Study area

Lake Ladoga is located in northwestern Russia between 59°54' and 61°47' north latitude and 29°48' and 32°58' east longitude, within the Leningrad Oblast and the Republic of Karelia. With a surface area of 17765 km² and an average long-term water level of 5.1 meters, the lake stretches 219 km in length with a maximum width of 125 km. The maximum depth reaches 230 meters, while the average depth stands at 47.8 meters, containing a total water volume of 847.8 km³ (Naumenko, 2013). The coastline measures 1570 km when excluding the more than 500 islands within the lake (Chernyaeva, 1966).

The lake's bathymetric features and tributary distribution create distinct regions characterized by variations in depth, bottom sediment composition, thermal regime, stratification patterns, and productivity levels. A clear division exists between the northern deep-water section and the southern shallow-water areas, with transitional zones of intermediate depth between them. The southern portion includes extensive shallow regions comprising open coastal areas and several bays (Petrokrepost Bay, Volkhov Bay and Svir Bay), making this section notably warmer than the northern reaches.

Bottom sediments throughout Lake Ladoga exhibit considerable diversity, ranging from fine clays to boulders, with distribution patterns strongly influenced by basin topography and hydrodynamic processes. Silts predominate in the central and northern deep-water parts at depths from 30 to 230 m, covering 70% of the bottom area. In the southern shallow part and coastal zones, silty clays are replaced by silts, sands of various grain sizes, gravel, pebbles and boulders (Subetto, 2002).

The lake's chemical properties are primarily determined by riverine inputs, which account for over 95% of the total chemical balance. The Volkhov River serves as the dominant source of dissolved substances entering the lake. Key chemical characteristics include low mineralization levels (60–65 mg/L), a bicarbonate-calcium chemical composition, and slightly elevated

sulfate concentrations relative to chloride ions. Oxygen dynamics show consistent saturation throughout the water column, with surface layers typically maintaining 93–110% saturation during periods of phytoplankton activity, while deeper hypolimnetic waters exhibit slightly lower values ranging from 86–96% saturation (Ladoga, 2013).

2.2. Sampling and laboratory procedures

This study uses macrozoobenthos samples collected during monitoring surveys of Lake Ladoga's open waters from June to October 2019–2023 at 34 stations covering depths from 6 to 230 m (Fig. 1). We collected 176 quantitative samples including 128 samples containing amphipods.

Results from the July-August 2019 survey in the littoral zone (35 stations) are also presented, with samples collected in macrophyte beds at 0.20–1.00 m depths around the entire lake perimeter. Of the 35 samples collected, 33 contained amphipods. Location plan and description of stations are provided in the article (Barbashova et al., 2024).

Additional sampling was conducted in August 2022 (8 quantitative stations) and August 2024 (10 qualitative stations) in selected northern and southern littoral areas to assess the distribution limits of invasive amphipods.

Benthic macroinvertebrates were collected using different gear depending on substrate type: a Petersen grab for sandy sediments, an Ekman-Birge grab for silty substrates (both with a capture area of 1/40 m² and duplicate samples per station), and a Panov-Pavlov tube sampler (0.125 m² cross-section) for macrophyte habitats (Panov and Pavlov, 1986). Qualitative samples were taken using a hand net with scraper. Samples

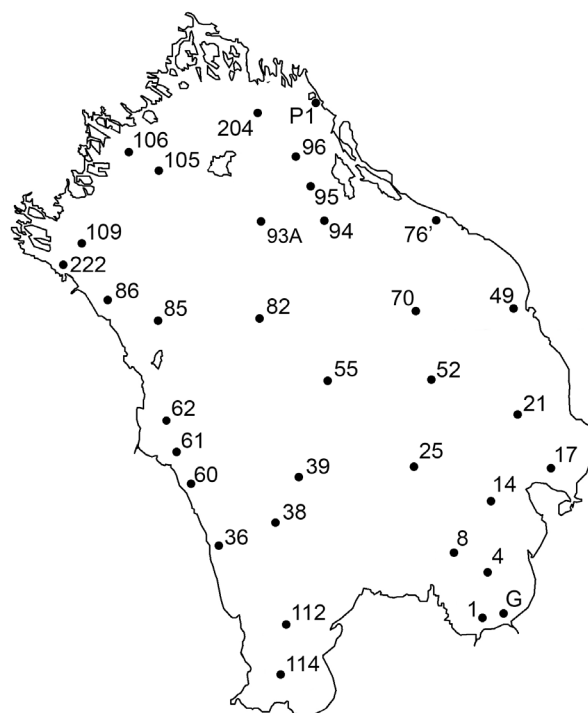


Fig.1. Locations of macrozoobenthos sampling stations (1–222, P1, G, 93A) in the open waters of Lake Ladoga in 2019–2023.

were washed through 125 microns nylon gas and either sorted live with fixation in 70% ethanol or preserved in bulk with 4% formaldehyde (final concentration). In the laboratory, samples were sorted, selected organisms were grouped by taxa and species, counted, and refixed with 70% ethanol. Blot-dried wet biomass was measured using a Sartorius CPA225D analytical scales. Species of amphipods were identified using stereoscopic microscope Zeiss STEMI – 2000S according to the identification keys (Zooplankton and zoobenthos, 2016) and the monograph of A.Ya. Bazikalova (1945). The World Register of Marine Species database was used to determine the taxonomic position of individual species (<https://www.marinespecies.org/>).

When summarizing and analyzing data for the study period, the zonation of the lake into six limnetic regions was taken into account (Naumenko, 1995): depressions (depths over 140 m), deep-water region (100–140 m), slope region (70–100 m), lake scarp area (50–70 m), transitional region (18–50 m), and nearshore shallow region (0–18 m). In the nearshore shallow region, separate areas were identified: western shore (WC), Petrokrepost Bay (PB), Volkhov Bay (VB), Svir Bay (SB) and eastern shore (EC).

3. Results and discussion

3.1. Species composition and ecological features of amphipods

Lake Ladoga is inhabited by 8 amphipod species (Table 1), including 4 native species (*Monoporeia*

affinis, *Pallaseopsis quadrispinosa*, *Gammaracanthus lacustris* and *Gammarus lacustris*) and 4 invasive species (*Gmelinoides fasciatus*, *Micruropus possolskii*, *Pontogammarus robustoides* and *Chelicorophium curvispinum*). The native fauna consists of one Holarctic species (*Gammarus lacustris*), two emigrants from the Arctic Ocean (*M. affinis*, *Gammaracanthus lacustris*), and one emigrant from Lake Baikal (*P. quadrispinosa*). The post-glacial migrant *P. quadrispinosa* along with the relict species of late Cenozoic marine transgressions (*M. affinis*, *Gammaracanthus lacustris*) are traditionally referred to as “glacial relicts” in the literature. Although this term is not entirely precise, we retain it in this study for consistency. The invasive species have two distinct origins: Baikal (*G. fasciatus*, *M. possolskii*) and Ponto-Caspian (*P. robustoides* and *C. curvispinum*).

Amphipods are divided into two habitat groups in the lake: profundal and littoral. *M. affinis*, *P. quadrispinosa* and *Gammaracanthus lacustris* inhabit the deep-water zone from the lower littoral through sublittoral to profundal depths.

Monoporeia affinis is the most abundant and widespread relict amphipod. These crustaceans show dynamic distribution patterns that change daily and seasonally due to their active migrations (Nikolaev, 1975). They occupy all sediment types over a wide range of depths (from 1 m to the maximum), becoming the sole amphipod present below 120 m. They prefer soft silty-sandy sediments rich in organic matter where they form dense aggregations. Although cold-adapted (optimal temperatures: 10–13 °C in summer, 2–4 °C in winter), they tolerate warming to 20–20.5 °C. Optimal

Table 1. List of amphipod species in Lake Ladoga.

Species	Origin	Open areas of the lake						Macrophyte thickets
		Depth (m)						
		141-230	101-140	71-100	51-70	18-50	0-17	
Class Malacostraca								
Order Amphipoda								
Fam. Corophiidae								
<i>Chelicorophium curvispinum</i>	PC						+	+
Fam. Micruropodidae								
<i>Gmelinoides fasciatus</i>	B						+	+
<i>Micruropus possolskii</i>	B						+	+
Fam. Pontoporeiidae								
<i>Monoporeia affinis</i>	AO	+	+	+	+	+	+	
Fam. Gammaracanthidae								
<i>Gammaracanthus lacustris</i> *	AO					+		
Fam. Pallaseidae								
<i>Pallaseopsis quadrispinosa</i>	B		+	+	+	+	+	
Fam. Pontogammaridae								
<i>Pontogammarus robustoides</i>	PC						+	+
Fam. Gammaridae								
<i>Gammarus lacustris</i> *	H						+	+

Note: * – according to the authors’ archival data, PC – Ponto-Caspian species, B – Baikal species, AO – Arctic Ocean species, H – Holarctic species.

oxygen saturation is 95–97%, though in Karelian lakes they survive at 50–60% saturation (Gordeev, 1965). Remarkably, they can persist at very low oxygen levels (1–2 mg/l) (Sushchenya et al., 1986; Maksimov, 2000). This euryhaline species withstands wide salinity fluctuations (1–20‰) (Filippov, 2006). While primarily detritivorous, adults display predatory behavior (Kurashov, 1994; Berezina and Maksimov, 2016).

Pallaseopsis quadrispinosa shows greater temperature tolerance and survives at lower oxygen saturation (down to 60%). In Karelian lakes it inhabits shallows, preferring 7–12 °C but enduring up to 22.5 °C (Gordeev, 1965). This omnivorous crustacean mainly consumes zooplankton but also eats diatoms, detritus, mineral particles and chironomid larvae, occurring from 2.5 m depth (Hill et al., 1990).

Gammaracanthus lacustris requires colder conditions (6–7 °C) with bottom oxygen saturation $\geq 90\%$ (Gordeev, 1965). Adults are predominantly predators. The species prefers depths greater than 30 m (Hill et al., 1990). Currently, *Gammaracanthus lacustris* is considered an endangered species and is listed in the Red Book of Karelia (2020). At the same time, according to Z.S. Kaufman (2011), the degree of osmoregulation development in the freshwater form of *G. lacustris* is very close to the marine one, indicating its relatively recent introduction into freshwater bodies and insufficient adaptation to living conditions in there. This explains their low numbers and rare occurrence. In Lake Ladoga, this amphipod has been recorded extremely rarely, mainly at depths of 30–50 m, where its abundance ranged from 20 to 40 ind./m² and biomass from 0.2 to 0.6 g/m². It was last recorded by us in 2000 at a depth of 47 m in the northeastern part of the lake. According to literature data, it was found in 2011–2012 on the rocky littoral of Valaam Island (Zuyev and Zuyeva, 2013). In the 2019–2023 collections *Gammaracanthus lacustris* was not detected. The rare occurrence of *Gammaracanthus lacustris* may be related to methodological difficulties in studying mobile crustaceans. Benthic sampling was conducted using a grab sampler, which poorly captures these amphipods.

Gmelinoides fasciatus is the most widespread species in the lake's littoral zone. It typically inhabits depths of up to 5 m, extending to the water's edge. This species favors sandy littoral areas with varying degrees of siltation and vegetation, as well as stony substrates overlying sand. Occasionally, it is found in open lake areas at depths of up to 17 m. These crustaceans can survive in water bodies with salinity levels up to 5‰, but stable populations only form where salinity does not exceed 2‰ (Berezina et al., 2001). They are omnivorous with detritus predominating their diet, though adults are active predators (Berezina, 2007; Berezina and Maksimov, 2016).

Micruropus possolskii inhabits both macrophyte thickets and open sandy areas of the lake's littoral zone. It has colonized sandy biotopes in the central part of Petrokrepost Bay at depths of up to 7 m. Primarily a burrowing species, adults can occasionally be observed swimming near the bottom in shallow waters. *M. possolskii* is euryphagous, preferring well-warmed biotopes

and low-salinity waters. In its native range, it occurs at depths of up to 5 m. During winter, it can tolerate oxygen saturation levels as low as 40% (Beckman, 1962).

Pontogammarus robustoides lives on various substrates and is frequently found in macrophyte thickets, demonstrating a high adaptability to stagnant water conditions (Burkovsky and Sudnik, 2018). It inhabits depths of up to 3 m in waters with salinities ranging from 0.2 to 5‰. It is omnivorous, with adults being the most active predators (Berezina and Maksimov, 2016).

Chelicorophium curvispinum is a sediment filter feeder but also consumes detritus and biofilms, including filamentous algae. It inhabits depths of up to 3 m in waters with salinities below 5‰ (Berezina and Maksimov, 2016) and can adapt to lower salinity conditions (Harris and Bayliss, 1990). This species constructs mud tubes on hard substrates, often colonizing macrophyte stems and submerged objects. As an edificatory species, dense aggregations of *C. curvispinum* can alter benthic communities by modifying bottom topography through the construction of silt and detritus tubes (Malyavin et al., 2008).

Gammarus lacustris is a euryhaline, cold-tolerant species that can survive low temperatures but sensitive to temperatures above 20 °C (Burkovsky and Sudnik, 2018). It is omnivorous, with detritus comprising the bulk of its diet, though adults exhibit predatory behavior (Berezina, 2007; Salonen et al., 2019). Historically widespread in the lake's littoral zone (Kuzmenko, 1964; Stalmakova, 1968), its population declined sharply—and in some areas disappeared entirely—following the introduction of the Baikal endemic *Gmelinoides fasciatus* (Panov and Berezina, 2002; Kurashov et al., 2006). Recent records indicate that only isolated individuals persist in stony and boulder low-surf zones in the northern skerries of the lake and around Valaam Island (Zuyev and Zuyeva, 2013; Dudakova et al., 2023). *Gammarus lacustris* was absent from our 2019–2023 samples.

Overall, the taxonomic composition and richness of Lake Ladoga's amphipod fauna are comparable to other large lakes in Northwestern Russia. Lake Onega hosts three relict profundal species (*M. affinis*, *P. quadrispinosa* and *Gammaracanthus lacustris*) and two littoral species (the Holarctic *Gammarus lacustris* and the invasive Baikal species *G. fasciatus*) (Ryabinkin and Polyakova, 2008). Lake Pskov-Peipsi typically contains three species (*P. quadrispinosa*, *Gammarus lacustris*, and *G. fasciatus*) (Timm et al., 2001).

3.2. The level of quantitative development of amphipods in open areas of the lake

Lake Ladoga is a large water body where depth serves as a key factor determining biotope characteristics and the structure of bottom biocenoses. Depth-related environmental factors such as hydrological and temperature regimes, substrate characteristics, and sedimentation of suspended matter directly influence the organisms. The diversity of natural conditions leads to heterogeneity in the quantitative development and distribution of zoobenthos throughout the lake. In the open

areas of the lake, the macroinvertebrate fauna consists mainly primarily consists of four taxonomic groups: Oligochaeta, Chironomidae, Amphipoda and Bivalvia. Other groups of invertebrates are recorded sporadically and show insignificant quantitative development. The most productive zone is the transitional area of the lake (depths of 18–50 m), where relict amphipods (mainly *M. affinis*) developed en masse. Species diversity decreases in deeper areas, where the structure of benthic biocenoses becomes simplified. The proportion of oligochaetes increases with depth, while the share of amphipods declines (Current state..., 2021).

During 2019–2023 surveys in open lake areas, amphipods were represented by the relict crustaceans *Monoporeia affinis*, *Pallaseopsis quadrispinosa*, as well as Baikal invaders *Gmelinoides fasciatus* and *Micruropus possolskii*. Among these, *M. affinis* was the most abundant. The frequency of occurrence in samples was 60%

for *M. affinis*, 19% for *P. quadrispinosa*, 8% for *G. fasciatus*, and 6% for *M. possolskii*.

The distribution of abundance and biomass among amphipod species varied significantly across different depths and areas of the lake. *M. affinis* predominated in large areas of the profundal zone, which is characterized by minimal anthropogenic impact and low bottom temperatures. This amphipod was recorded at depths ranging from 6 to 230 m, with quantitative parameters showing wide variation: abundance from 20 to 10000 ind./m² and biomass from 0.01 to 21.26 g/m² (Table 2). In northern open waters on muddy sediments at depths exceeding 70 m, *M. affinis* showed low population density (20–1060 ind./m²) and biomass (0.02–2.14 g/m²). This crustacean accounted for 10–29% of the total abundance and 7–24% of the macrozoobenthos biomass. Amphipods played a significant role in the benthofauna in the in the lake scarp area (50–70

Table 2. Density (ind./m²) and biomass (g/m²) of amphipods and their ranges (min–max) in open lake areas at 6–230 m depths (2019–2023).

Species	Region	n	Density				Biomass			
			X	SE	min	max	X	SE	min	max
<i>Monoporeia affinis</i>										
	Depressions	3	40	0	40	40	0.08	0.08	0.02	0.21
	Deep-water	10	298	136	20	1280	0.47	0.18	0.04	1.64
	Slope	9	222	115	20	1060	0.54	0.25	0.02	2.14
	Lake scarp area	13	474	182	40	2380	1.38	0.42	0.07	4.84
	Transitional	41	985	362	20	10000	2.60	0.90	0.01	21.26
	Nearshore shallow*	30	203	46	20	880	0.42	0.11	0.01	2.04
	WC	6	500	160	80	880	1.17	0.40	0.05	2.04
	PB	4	25	6	20	40	0.09	0.04	0.02	0.18
	VB	6	27	5	20	40	0.06	0.02	0.01	0.12
	SB	4	25	6	20	40	0.05	0.02	0.03	0.08
	EC	10	272	43	60	480	0.46	0.08	0.14	0.90
<i>Pallaseopsis quadrispinosa</i>										
	Deep-water	1			20				1.84	
	Lake scarp area	2			20	20			0.03	0.07
	Transitional	15	39	6	20	100	0.29	0.07	0.01	0.86
	Nearshore shallow*	15	55	10	20	120	0.45	0.12	0.04	1.32
	WC	5	52	21	20	120	0.39	0.26	0.08	1.32
	PB	1			40				0.56	
	VB	1			60				0.60	
	EC	8	58	17	20	120	0.46	0.19	0.04	1.24
<i>Gmelinoides fasciatus</i>										
	Nearshore shallow*	14	567	152	20	1660	0.83	0.33	0.03	4.64
	WC	1			40				0.04	
	PB	11	713	168	20	1660	1.04	0.40	0.04	4.64
	VB	2			20	40			0.03	0.06
<i>Micruropus possolskii</i>										
	Nearshore shallow *(PB)	11	1009	360	40	3600	2.60	0.62	0.46	6.40

Note:

n – number of samples containing the species; X – average; SE – standard error; min – minimum value; max – maximum value.

* – shallow water areas of the lake: WC – western coast, PB – Petrokrepost Bay, VB – Volhov Bay, SB – Svir Bay, EC – eastern coast.

m depth) on gray silts with ore crusts and layers, comprising on average 65% of abundance and 62% of biomass (Fig. 2). Among amphipods in this zone, *M. affinis* was particularly common. The highest abundance of *M. affinis* was recorded in the transitional area at depths of 18–50 m. The maximum biomass of *M. affinis* at an abundance of 7100 ind./m² was recorded in the southern part of the lake at a depth of 29 m.

The crustacean *P. quadrispinosa* was typically found at depths of 5–54 m along the western and eastern shores, as well as in the central and southern parts of the lake. While observed less frequently than *M. affinis*, *P. quadrispinosa* contributed significantly to biomass. In 2019, it was first recorded at 114 m depth in the northeastern lake region, where biomass reached 1.84 g/m² at an abundance of 20 ind./m². The highest concentrations of this species occurred at depths of 11–17 m along open shores.

G. fasciatus occurred along the western coast, central Petrokrepost Bay, and Volkhov Bay at 6–11 m depths, with abundance ranging 20–1660 ind./m² and biomass 0.03–4.64 g/m². *M. possolskii* was exclusively recorded in Petrokrepost Bay. First observed in the bay's central region in 2017 after dispersing from coastal biotopes, this species exhibited population growth by 2019. During the study period, its biomass reached 6.40 g/m², and it is now emerging as a dominant component of the bay's benthic communities.

Amphipods were absent in the southern part of Volkhov Bay near the estuaries of the Volkhov and Syas Rivers. In central bay areas closer to open waters, they occurred in low numbers, represented by three species (*M. affinis*, *P. quadrispinosa*, *G. fasciatus*) with limited quantitative development. In the Svir Bay, *M. affinis* was observed only sporadically.

3.3. Distribution and quantitative characteristics of invasive amphipods in the littoral zone

Quantitative indicators of macrozoobenthos in different areas of the lake's littoral zone exhibit significant variability. Anthropogenic impact often serves as a determining factor in benthic community succession, while fluctuations in zoobenthos biomass and abundance are associated with high habitat diversity and heterogeneous distribution of benthic invertebrates (Littoral zone..., 2011).

The distribution patterns of invasive amphipods are based on 2019 survey data, partially published in Barbashova et al. (2024). According to these results, amphipods dominated many littoral biotopes. These crustaceans were particularly abundant along the western coast and in Shchuchiy Bay, where they comprised 74–82% of total abundance and 77–80% of total benthic biomass on average (Fig. 3).

Most invasive species inhabited macrophyte thickets at depths ≤ 1 m. *Gmelinoides fasciatus* showed the widest distribution (occurrence (f) – 94%). Low population densities of *G. fasciatus* were recorded in northern lake areas and Uksunlahti Bay (eastern part of lake). The species was either absent (Yakkimvar Bay) or minimally represented (0.7–1.5% of total biomass) in skerry bay heads and other shallow, wave-protected areas with silty sediments containing undecomposed plant remains. In Svir Bay's open sandy littoral (exposed to wave action), amphipod biomass remained low (0.01–0.22 g/m²). A single specimen of the relict amphipod *M. affinis* (48 ind./m²; 0.10 g/m²) was found here alongside *G. fasciatus*. Peak *G. fasciatus* densities (23220 ind./m²) occurred near Kobona village (Petrokrepost

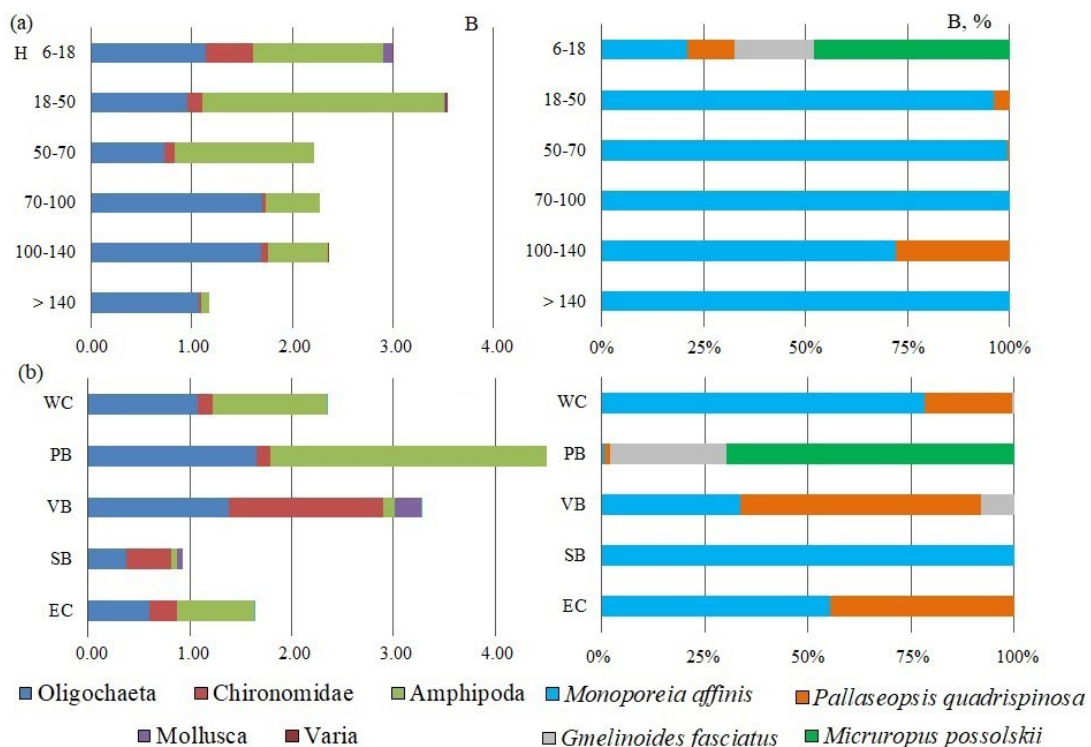


Fig. 2. Biomass distribution (B, g/m²) of macrozoobenthos and its major taxonomic groups; proportional biomass contribution (B, %) of amphipod species in open lake areas (2019–2023, averaged data); (a) by depth (H, m); (b) by shallow water areas (WC – western coast, PB – Petrokrepost Bay, VB – Volkhov Bay, SB – Svir Bay, EC – eastern coast).

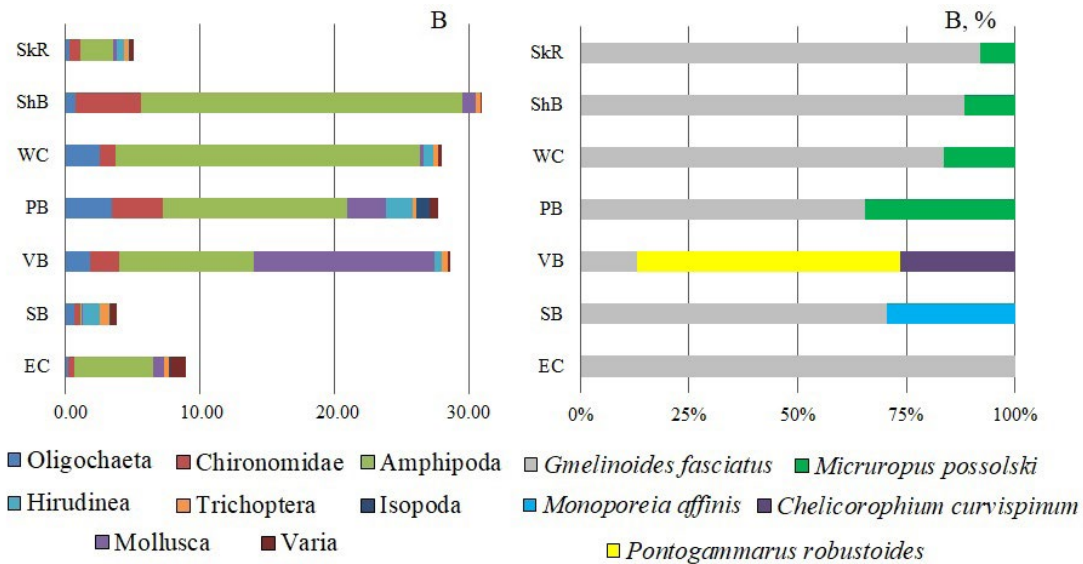


Fig.3. Biomass (B, g/m²) of macrozoobenthos and its major taxonomic groups; proportional biomass contribution (B, %) of amphipod species in littoral areas (2019 survey, depths 0.2–1.00 m): SkR – region of skerries, ShB – Shchuchiy Bay, WC – western coast, PB – Petrokrepost Bay, VB – Volkhov Bay, SB – Svir Bay, EC – eastern coast.

Bay), while maximum biomass (31.32 g/m²) was recorded in Taipol Bay (western coast) (Table 3).

Other invasive species showed significant but spatially limited development. *Micruropus possolskii* occurred in 29% of samples, distributed from skerries near Koyeonsari Island along the western shore to Nazia village (Petrokrepost Bay). Maximum biomass (18.39 g/m²) was observed near Morozov settlement, where *M. possolskii* constituted 71% of amphipod abundance and 84% of their biomass. The highest recorded density (3136 ind./m²) occurred in Dalekaya Bay.

Following its initial discovery in Shchuchiy Bay in 2003, the amphipod *Micruropus possolskii* began to actively spread southward along the western coast. By 2014 it reached Dalekaya Bay, by 2017 it was recorded near Cape Osinovets and in central Petrokrepost Bay, and by 2019 it was documented near Nazia village (Barbashova et al., 2024). In August 2022, we continued monitoring the invasion process in littoral zone, focusing on the northern and southern distribution limits of *M. possolskii* and the habitats of Ponto-Caspian amphipod species.

In 2022, amphipods dominated the benthic community in Tervu Bay (northern part of the lake), reaching 18.79 g/m² and comprising 93% of the total zoobenthos biomass. Compared to 2019 data, the proportion of *M. possolskii* increased from 1% to 11%, with its biomass reaching 2.15 g/m². In Yakkimvara Bay, only *G. fasciatus* was found among amphipods inhabiting muddy sediments. Its quantitative indicators remained low, with biomass values ranging between 0.74–0.83 g/m².

New *M. possolskii* populations were discovered in southern Petrokrepost Bay near Kobona village (1420 ind./m²; 4.82 g/m²), representing 10% of amphipod abundance and 49% of biomass. By 2022, this species had colonized remaining Petrokrepost Bay areas and entered Volkhov Bay (2 stations). Near the Volkhov River mouth (2 km west), *M. possolskii* (760 ind./m²; 1.21 g/m²) co-occurred with *G. fas-*

ciatus and *Pontogammarus robustoides* (380 ind./m²; 1.91 g/m²), while *Chelicorophium curvispinum* was absent. Near Zaostrovye village, amphipod communities comprised *G. fasciatus* and *M. possolskii* (2480 ind./m²; 1.57 g/m²), with the latter representing only 1% of abundance/biomass, suggesting recent colonization. Qualitative 2024 sampling in Shuryagskaya Bay (60°20′23.7313″ N, 32°35′59.9350″ E) confirmed continued southward expansion (Fig.4).

During the 2006–2019, Ponto-Caspian species (*P. robustoides* and *C. curvispinum*) were restricted to Volkhov Bay (11–13% occurrence). Following introduction, both species showed initial population growth, with *P. robustoides* reaching maximum biomass

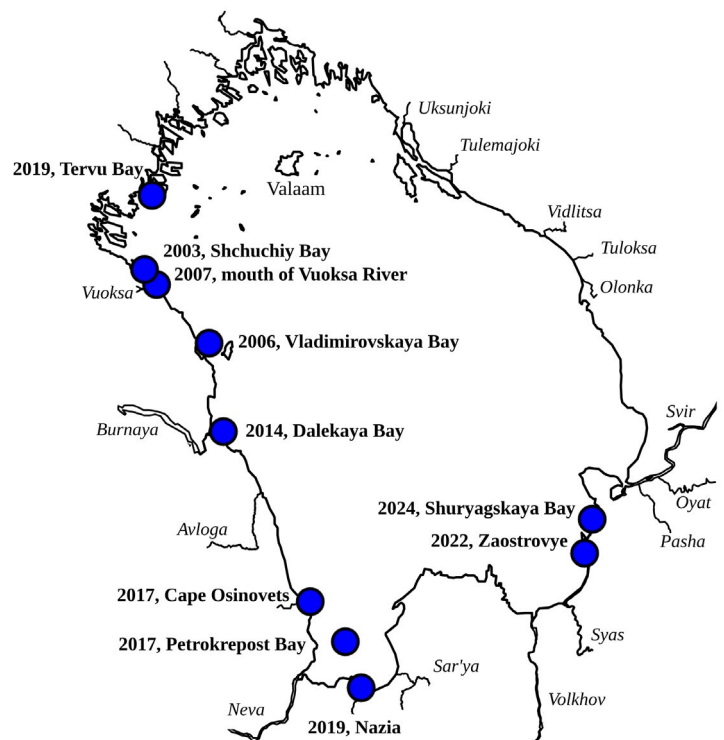


Fig.4. Dynamics of *Micruropus possolskii* distribution in Lake Ladoga.

Table 3. Density (ind./m²) and biomass (g/m²) of amphipods and their ranges (min–max) in different areas of the littoral zone within macrophyte thickets at 0.2–1 m depths (2019 data)

Species	Region	n	Density				Biomass			
			X	SE	min	max	X	SE	min	max
<i>Monoporeia affinis</i>	Svir Bay	1			48*					0.10*
<i>Gmelinoides fasciatus</i>	Northern skerries	11	1249	803	32	8344	2.84	1.88	0.04	19.54
	Shchuchiy Bay	2			4780	9100			16.16	26.04
	Western coast	4	7336	3022	1528	12976	18.91	6.67	3.79	31.32*
	Petrokrepost Bay	5	6297	4823	320	23220*	9.00	4.31	0.70	20.36
	Volkhov Bay	6	898	499	60	2960	1.30	0.84	0.21	5.08
	Svir Bay	2	40	23	24	56	0.11	0.14	0.01*	0.22
	Eastern coast	3	3107	1980	8*	5456	5.89	3.80	0.03	10.60
<i>Micruropus possolskii</i>	Northern skerries	1	48				0.21*			
	Shchuchiy Bay	2			280	1520			1.01	4.55
	Western coast	4	950	845	40*	3136*	3.71	2.56	0.54	10.17
	Petrokrepost Bay	3	1320	1081	60	3020	7.91	6.50	1.26	18.39*
<i>Pontogammarus robustoides</i>	Volkhov Bay	4	1887	1242	80*	4880*	9.16	4.66	0.68*	19.58*
<i>Chelicorophium curvispinum</i>	Volkhov Bay	4	3598	3051	20*	11293*	4.00	3.35	0.02*	12.43*

Note:

n – number of samples containing the species; X – average; SE – standard error; min – minimum value; max – maximum value.
* – according to Barbashova et al. (2024).

(82.56 g/m²) in 2014 (Barbashova et al., 2021). However, 2014–2019 comparisons revealed a >6-fold biomass decrease (Barbashova et al., 2024). By 2022, *P. robustoides* biomass never exceeded 13.75 g/m², with current distribution limited to a several-kilometer stretch between the Volkhov and Syas river mouths.

C. curvispinum showed stable biomass (12.21–12.43 g/m²) between 2014–2019, but declined to 0.11 g/m² near the Syas River estuary by 2022. While historically sharing *P. robustoides* distribution, a single specimen (20 ind./m²; 0.02 g/m²) was found near Zaostroye village in 2019. 2024 collections revealed established populations (various age classes) near Kirikovo village, indicating successful naturalization.

4. Conclusion

During the 2019–2023 study period, six amphipod species were identified in Lake Ladoga, including two glacial relicts (*Monoporeia affinis* and *Pallaseopsis quadrispinosa*) and four invasive species (*Gmelinoides fasciatus*, *Micruropus possolskii*, *Pontogammarus robustoides* and *Chelicorophium curvispinum*). The profundal species *Gammaracanthus lacustris* and littoral *Gammarus lacustris* remain rare and were not detected during our surveys. These species exhibit distinct spatial segregation: relict crustaceans primarily inhabit lower sublittoral and profundal zones, while invasive species domi-

nate littoral areas. While the amphipod community in open waters has remained stable since the mid-20th century, littoral diversity has increased through invasions of Baikal and Ponto-Caspian species.

Relict amphipods showed lower abundance in northern deep-water areas compared to southern regions. *Monoporeia affinis* emerged as the most widespread relict species, reaching maximum biomass (21.26 g/m²) in southern transitional zones (18–50 m depth). *P. quadrispinosa* concentrations peaked at 11–17 m depths along the open coast.

Invasive amphipods dominate littoral benthic communities by biomass. The Baikal invader *G. fasciatus* prevails in most littoral biotopes, particularly in macrophyte thickets (up to 31.32 g/m²). Ponto-Caspian species (*P. robustoides* and *C. curvispinum*) remain confined to Volkhov Bay, likely limited by the lake's low salinity, though *C. curvispinum* has expanded within this bay.

Our research confirms the ongoing northward and southward expansion of *Micruropus possolskii*, which has now colonized Petrokrepost Bay entirely and reached Volkhov Bay. Northern range extension to Tervu Bay (north of Shchuchiy Bay) was verified. High biomass concentrations (up to 18.39 g/m²) along western coasts and in Petrokrepost Bay establish *M. possolskii* as a dominant littoral species, significantly influencing energy flow and trophic dynamics. Current

colonization patterns suggest imminent occupation of the entire littoral zone, with probable future dispersal into the Neva River system, Neva Bay, and Lake Onega.

Acknowledgements

We express our gratitude to Dr E.A. Kurashov for coordinating and conducting the 2019 and 2022 field expeditions in Lake Ladoga's littoral zone.

This research was performed under Governmental Order to Institute of Limnology of the Russian Academy of Sciences, separate division of the St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, subject no. FFZF-2024-0001 "Ecosystems of Lake Ladoga, water bodies of its basin and adjacent territories under the influence of natural and anthropogenic factors against of climate change".

Conflict of interest

The authors declare no conflicts of interest.

References

- Barbashova M.A., Trifonova M.S., Kurashov E.A. 2021. Features of the spatial distribution of invasive amphipod species the littoral of Lake Ladoga. *Russian Journal of Biological Invasions* 12 (2): 136–147. DOI: [10.1134/S207511172102003X](https://doi.org/10.1134/S207511172102003X)
- Barbashova M.A., Trifonova M.S., Kurashov E.A. 2024. Interannual dynamics of changes in macrozoobenthos communities in the littoral zone of Lake Ladoga. *Inland Water Biology* 17(5): 769–782. DOI: [10.1134/S1995082924700445](https://doi.org/10.1134/S1995082924700445)
- Bazikalova A.Ya. 1945. Amphipods of Lake Baikal. *Trudy Baikalskoi limnologicheskoi stantsii* [Proceedings of the Baikal Limnological Station] 11: 440. (in Russian)
- Beckman M.Y. 1962. Ecology and production of *Micruropus possolskii* (Saw) and *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.). *Trudy Limnologicheskogo instituta* [Proceedings of the Limnological Institute] 2(22): 141–155. (in Russian)
- Berezina N.A., Khlebovich V.V., Panov V.E. et al. 2001. Salinity resistance of the amphipod *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.) introduced into the basin of the Gulf of Finland (Baltic Sea). *Doklady akademii nauk* [Reports of the Academy of Sciences] 37(3): 414–416. (in Russian)
- Berezina N.A. 2007. Food spectra and consumption rates of four amphipod species from the North-West of Russia. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv fur Hydrobiologie* 168(4): 317–326. DOI: [10.1127/1863-9135/2007/0168-0317](https://doi.org/10.1127/1863-9135/2007/0168-0317)
- Berezina N.A., Zhakova L.V., Zaporozhets N.V. et al. 2009. Key role of the amphipod *Gmelinoides fasciatus* in reed beds of Lake Ladoga. *Boreal Environment Research* 14: 404–414.
- Berezina N., Maximov A. 2016. Abundance and food preferences of amphipods (Crustacea: Amphipoda) in the Eastern Gulf of Finland, Baltic Sea. *Journal of Siberian Federal University Biology* 10(4): 409–426. DOI: [10.17516/1997-1389-2016-9-4-409-426](https://doi.org/10.17516/1997-1389-2016-9-4-409-426)
- Burkovsky R.N., Sudnik S.A. 2018. Atlas-keys of amphipods (Crustacea, Amphipoda) of the Southeastern Baltic and estuaries of the Kaliningrad Oblast: a textbook. Kaliningrad: "Industrial printing house "Business Contact". (in Russian)
- Chernyaeva F.A. 1966. Morphometric characteristics of Lake Ladoga. In: Malinina T.I. (Ed.), *Gidrologicheskij rezhim i vodnyj balans Ladozhskogo ozera* [Hydrological regime and water balance of Lake Ladoga]. Leningrad, pp. 58–80. (in Russian)
- Current state and problems of anthropogenic transformation of the ecosystem of Lake Ladoga in a changing climate. 2021. In: Kondratiev S.A., Pozdnyakov S.R., Rumyantsev V.A. (Ed.). Moscow: Russian Academy of Sciences. (in Russian)
- Dudakova D.S., Petukhova M.D., Starukhina AD. 2023. Features of diel migrations of *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) amphipods in the littoral zone of the Lake Ladoga skerries region. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN* [Transactions of the Karelian Research Centre RAS] 6: 84–96. DOI: [10.17076/lim1706](https://doi.org/10.17076/lim1706) (in Russian)
- Filippov A.A. 2006. Adaptability of the amphipod *Pontoporeia affinis* (Crustacea: Amphipoda) to salinity changes. *Russian Journal of Marine Biology* 32(3): 198–200. DOI: [10.1134/S1063074006030084](https://doi.org/10.1134/S1063074006030084)
- Gerd S.V. 1949. Benthic biocenoses of the large lakes of Karelia. *Trudy Karelo-Finskogo Gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of the Karelo-Finnish State University] 4. Petrozavodsk: Karelo-Finnish State University. (in Russian)
- Gordeev O.N. 1965. Higher crustaceans of the lakes of Karelia. In: Polyansky Yu.I. (Ed.), *Fauna of the lakes of Karelia. Invertebrates*. Moscow, Leningrad, pp. 153–171. (in Russian)
- Harris R.R., Bayliss D. 1990. Osmoregulation in *Corophium curvispinum* (Crustacea: Amphipoda), a recent coloniser of freshwater. *Journal of Comparative Physiology B* 160: 85–92.
- Hill C., Furst M., Hammar J. 1990. Introduction of the amphipods *Pallasea quadrispinosa* and *Gammaracanthus lacustris* into lakes in northern Sweden. *Annales Zoologici Fennici* 27: 241–244.
- Kaufman Z.S. 2011. Some questions of the formation of the fauna of the Onega and Ladoga lakes (a brief overview). *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN* [Transactions of the Karelian Research Centre RAS] 4: 64–76. (in Russian)
- Kuzmenko K.N. 1964. On the biology of the lake gammarus (*Gammarus lacustris* Sars) in Lake Ladoga. In: Kalesnik S.V. (Ed.), *Elements of the Ladoga Lake regime*. Moscow, Leningrad, pp. 57–66. (in Russian)
- Kurashov E.A. 1994. Meiobenthos as a component of the lake ecosystem. St. Petersburg: Alga Foundation. (in Russian)
- Kurashov E.A., Barkov D.V., Anisimov A.A. 2006. The role of the Baikalian invader *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) in formation of littoral biocenoses of the Valaam Island (Lake Ladoga). *Biologiya vnutrennix vod* [Inland Water Biology] 1:74–84. (in Russian)
- Kurashov E.A., Barbashova M.A. 2008. First record of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 from Lake Ladoga, Russia. *Aquatic Invasions* 3(2): 253–256. DOI: [10.3391/ai.2008.3.2.18](https://doi.org/10.3391/ai.2008.3.2.18)
- Kurashov E.A., Barbashova M.A., Panov V.E. 2010. First finding of Ponto-Caspian invasive amphipod *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895) (Amphipoda, Crustacea) in Lake Ladoga. *Russian Journal of Biological Invasions* 1(4): 282–287. DOI: [10.1134/S2075111710040053](https://doi.org/10.1134/S2075111710040053)
- Kurashov E.A., Barbashova M.A., Barkov D.V. et al. 2012. Invasive amphipods as a factor of transformation of Lake Ladoga ecosystems. *Russian Journal of Biological Invasions* 3(3): 202–212. DOI: [10.1134/S2075111712030058](https://doi.org/10.1134/S2075111712030058)
- Kurashov E.A., Barbashova M.A., Dudakova D.S. et al. 2018. Ladoga lake ecosystem: present-day conditions and trends in the late XX to early XXI century. *Biosfera* [Biosphere] 10(2): 65–121. DOI: [10.24855/BIOSFERA.V1012.439](https://doi.org/10.24855/BIOSFERA.V1012.439) (in Russian)
- Kurashov E.A., Trifonova M.S., Barbashova M.A. 2020. Expansion dynamics of *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915 (Amphipoda, Crustacea) in Lake Ladoga. *Russian Journal of Biological Invasions* 11(4): 326–331. DOI: [10.1134/S2075111720040050](https://doi.org/10.1134/S2075111720040050)
- Kurashov E.A., Barbashova M.A., Dudakova D.S. et al. 2021. The development of the invasive process in a changing

- climate. In: Kondratiev S.A., Pozdnyakov S.R., Rumyantsev V.A. (Ed.), The current state and problems of anthropogenic transformation of the ecosystem of Lake Ladoga in a changing climate. Moscow, pp. 374–394. (in Russian)
- Ladoga. 2013. In: Rumyantsev V.A., Kondratiev S.A. (Eds.). St. Petersburg: Nestor-History. (in Russian)
- Littoral zone of Lake Ladoga. 2011. In: Kurashov E.A. (Ed.). St. Petersburg: Nestor-History. (in Russian)
- Maksimov A.A. 2000. The role of *Monoporeia affinis* (Lindström) (Crustacea; Amphipoda) in the bottom communities of the eastern part of the Gulf of Finland. Abstract of the Cand. Sc. Dissertation, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia. (in Russian)
- Malyavin S.A., Berezina N.A., Hwang J.S. 2008. About the Finding of *Chelicorophium curvispinum* (Amphipoda, Crustacea) in the Gulf of Finland of the Baltic Sea. *Zoologicheskii Zhurnal* [Zoological Journal] 87(6): 643–649. (in Russian)
- Naumenko M.A. 1995. A new definition of the morphometric characteristics of Lake Ladoga. *Doklady` akademii nauk* [Reports of the Academy of Sciences] 345(4): 514–517. (in Russian)
- Naumenko M.A. 2013. Analysis of morphometric characteristics of bottom relief of Lake Ladoga on the basis of the digital model. *Izvestiya Rossiiskoi Akademii Nauk. Seriya Geograficheskaya* [News of the Russian Academy of Sciences. Geographic Series] 1: 62-72. DOI: [10.15356/0373-2444-2013-1-62-72](https://doi.org/10.15356/0373-2444-2013-1-62-72) (in Russian)
- Nikolaev I.I. 1975. Seasonal changes in invertebrate communities of the littoral and limnic zones of Lake Onega due to horizontal migrations of mass populations. In: Raspopov I.M. (Ed.), The littoral zone of Lake Onega. Leningrad, pp. 211–218. (in Russian)
- Panov V.E., Pavlov A.M. 1986. The methodology of quantitative accounting of aquatic invertebrates in reeds thickets. *Gidrobiologicheskij zhurnal* [Hydrobiological Journal] 22(6): 87–88. (in Russian)
- Panov V.E. 1994. Baikal endemic amphipoda *Gmelinoides fasciatus* Stebb. in Lake Ladoga. *Doklady` akademii nauk* [Reports of the Academy of Sciences] 336(2): 279–282. (in Russian)
- Panov V.E. 1996. Establishment of the Baikalian endemic amphipod *Gmelinoides fasciatus* in Lake Ladoga. *Hydrobiologia* 322(1):187-192. DOI: [10.1007/BF00031826](https://doi.org/10.1007/BF00031826)
- Panov V.E., Berezina N.A. 2002. Invasion history, biology and impacts of the Baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus*. In: Leppäkoski E., Gollasch S., Olenin S. *Invasive Aquatic Species of Europe – Distribution, Impacts and Management*. Dordrecht, pp. 96–103.
- Ryabinkin A.V., Polyakova T.N. 2008. Macroenthos of the lake and its role in fish nutrition. In: Kukharev V.I., Lukin A.A. (Ed.), *Bioresursy` Onezhskogo ozera* [Bioresources of Lake Onega]. Petrozavodsk, pp. 67–91. (in Russian)
- Red Book of the Republic of Karelia. 2020. In: Kuznetsov O.L., Artemyev A.V., Pavlov A.N. (Ed.). Belgorod: CONSTANT.
- Salonen J.K., Hiltunen M., Figueiredo K. et al. 2019. Population structure, life cycle, and trophic niche of the glacial relict amphipod, *Gammaracanthus lacustris*, in a large boreal lake. *Freshwater Biology* 64(12): 2176–2188. DOI: [10.1111/fwb.13404](https://doi.org/10.1111/fwb.13404)
- Stalmakova G.A. 1968. Zoobenthos of Lake Ladoga. In: Kalesnik S.V. (Ed.), *Biologicheskie resursy` Ladozhskogo ozera* (zoologiya) [Biological resources of Lake Ladoga (zoology)]. Leningrad, pp. 4–70. (in Russian)
- Subetto D.A. 2002. The structure, features and history of the formation of bottom sediments. In: Rumyantsev V.A., Drabkova V.G. (Ed.), *Ladozhskoe ozero — proshloe, nastoyashhee, budushhee* [Lake Ladoga — past, present, future]. St. Petersburg, pp. 122–136. (in Russian)
- Sushchenya L.M., Semenchenko V.P., Vezhnovets V.V. 1986. *Biologiya i produkciya reliktovy`x rakoobrazny`x* [Biology and production of relict crustaceans]. Minsk: Science and Technology. (in Russian)
- Takhteev V.V., Berezina N.A., Sidorov D.A. 2015. Checklist of the Amphipoda (Crustacea) from continental waters of Russia, with data on alien species. *Arthropoda Selecta* 24(3): 335–370. DOI: [10.15298/arthscl.24.3.09](https://doi.org/10.15298/arthscl.24.3.09)
- Timm T., Kangur K., Timm H. et al. 2001. Zoobenthos. In: Pihu E., Haberman J. (Ed.), *Lake Peipsi. Flora and Fauna*. Tartu, pp. 82–99.
- Zooplankton and zoobenthos keys of fresh waters of European Russia. Volume 2. Zoobenthos. 2016. In: Alekseev V.R., Tsalolikhin S.Ya. (Ed.) Moscow – St. Petersburg: Association of Scientific Publications of the KMC. (in Russian)
- Zuyev Yu.A., Zuyeva N.V. 2013. Research experience of macrozoobenthos rocky littoral zone of Lake Ladoga. *Ucheny`e zapiski Rossijskogo gosudarstvennogo gidrometeorologicheskogo universiteta* [Scientific notes of the Russian State Hydrometeorological University] 30: 134–147. (in Russian)

Амфиподы (Crustacea: Amphipoda) Ладожского озера

Оригинальная статья

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGY

Барбашова М.А.* , Трифонова М.С.

Институт озероведения Российской академии наук – Санкт-Петербургский федеральный исследовательский центр
Российской академии наук, ул. Севастьянова, 9, Санкт-Петербург, 196105, Россия

АННОТАЦИЯ. По результатам исследований 2019–2023 гг. из 8 видов амфипод, обитающих в Ладожском озере, выявлено 6 видов, среди которых два представителя нативной фауны (*Monoporeia affinis* и *Pallaseopsis quadrispinosa*) и четыре вида-вселенцев (*Gmelinoides fasciatus*, *Micruropus possolskii*, *Pontogammarus robustoides* и *Chelicorophium curvispinum*). Два вида, *Gammaracanthus lacustris* и *Gammarus lacustris*, в озере редки и в наших сборах в исследуемый период не встречались. Рассмотрена пространственная динамика разных видов амфипод. В открытых районах озера показатели количественного развития реликтовых амфипод низки в северных глубоководных и на порядок выше в южных районах озера. В литорали в составе макрозообентоса по биомассе преобладали инвазивные виды амфипод. Количественно в открытых районах озера доминировал *M. affinis* (до 21,26 г/м²), в литоральной зоне – *G. fasciatus* (до 31,32 г/м²). Ареал распространения понто-каспийских видов амфипод (*P. robustoides*, *C. curvispinum*) по-прежнему ограничен границами Волховской губы, при этом расширилась зона обитания *C. curvispinum* в пределах этого залива. Отмечено активное распространение *M. possolskii* как в южном, так и в северном направлении. Наибольшего уровня развития *M. possolskii* достигал вдоль западного побережья и в бухте Петрокрепость (до 18,39 г/м²). В дальнейшем вероятно этот вид колонизирует всю литоральную зону крупнейшего озера Европы и расселится в связанные с ним водоемы и водотоки.

Ключевые слова: Ладожское озеро, амфиподы, реликтовые ракообразные, чужеродные виды, численность, биомасса, распространение, макрозообентос

Для цитирования: Барбашова М.А., Трифонова М.С. Амфиподы (Crustacea: Amphipoda) Ладожского озера // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 2. - С. 238-258. DOI: 10.31951/2658-3518-2025-A-2-238

1. Введение

Амфиподы – одна из доминирующих в видовом и количественном отношении групп высших ракообразных, освоивших самые различные морские, континентальные и подземные воды (Takhteev et al., 2015). В озерных экосистемах амфиподы играют существенную роль в формировании и функционировании донных биоценозов, являясь важным кормовым элементом для рыб и участвуя в трансформации органических веществ и передаче энергии.

Ладожское озеро – крупнейший пресноводный водоем Европы. Своеобразие фауны озера придает наличие реликтовых ракообразных. Это единственный водоем в России, в котором в полном составе представлен комплекс ледниковых

реликтовых организмов (Герд, 1949). В комплекс реликтовых ракообразных входят три вида амфипод: *Monoporeia affinis* (Lindström, 1855), *Pallaseopsis quadrispinosa* (Sars, 1867) и *Gammaracanthus lacustris* Sars, 1867. Эти виды относятся к холодолюбивой фауне и заселяют профундаль озер.

До 1980-х годов в озере обитало четыре вида амфипод: три ледниковых реликта перечисленных выше и один голарктический вид – *Gammarus lacustris* Sars, 1863. В последние десятилетия наблюдается увеличение видового разнообразия амфипод, в основном из-за расширения ареалов видов байкальского и понто-каспийского происхождения. Проникновению амфипод в озеро способствовали факторы, в той или иной степени связанные с деятельностью человека, а также способность видов к саморасселению.

*Автор для переписки.

Адрес e-mail: mbarba@mail.ru (М.А. Барбашова)

Поступила: 24 ноября 2024; Принята: 15 апреля 2025;

Опубликована online: 22 апреля 2025

© Автор(ы) 2025. Эта работа распространяется под международной лицензией Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0.



К настоящему времени в фауне озера прибавилось 4 вида амфипод. Первым новым видом стал байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), который появился в озере в 1980-е гг. XX века после преднамеренной интродукции в озера Карельского перешейка (Панов, 1994). *G. fasciatus* стал доминирующим компонентом бентоса в большинстве литоральных биоценозов озера (Panov, 1996) и привел к значительной трансформации экосистемы литорали (Berezina et al., 2009; Kurashov et al., 2012). Другой байкальский вид *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915 был обнаружен в 2003 г. в заливе Щучий. В результате случайной интродукции *M. possolskii* был занесен в бассейн Ладожского озера вместе с *G. fasciatus* и в дальнейшем проник в озеро (Kurashov et al., 2020). Понто-каспийские виды амфипод были впервые выявлены в Волховской губе: в 2006 г. – *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894) (Kurashov and Barbashova, 2008), в 2009 г. – *Chelicorophium curvispinum* (Sars, 1895) (Kurashov et al., 2010). Вместе с тем в озере стал редок *Gammarus lacustris*, который ранее был широко распространен в литорали (Литоральная зона..., 2011).

В Ладожском озере активно идут процессы, связанные с проникновением и распространением в нем видов-вселенцев, что приводит к изменениям сообществ макрозообентоса (Курашов и др., 2018). Большую роль в трансформации экосистемы озера, особенно в литорали, играют ракообразные, среди которых первое место принадлежит амфиподам (Курашов и др., 2021).

Цель настоящей работы – представить данные по видовому составу, количественному развитию и особенностям распределения амфипод в открытых районах и литоральной зоне озера; определить современные границы распространения инвазивных амфипод.

2. Материалы и методы

2.1. Район исследования

Ладожское озеро расположено на северо-западе России (между 59°54' и 61°47' северной широты и 29°48' и 32°58' восточной долготы) на территории Ленинградской области и Республики Карелии. Площадь зеркала озера составляет 17765 км² при среднем многолетнем уровне 5,1 м, длина его – 219 км, а максимальная ширина – 125 км. Наибольшая глубина – 230 м, средняя – 47,8 м. Объем воды в озере – 847,8 км³ (Науменко, 2013). Длина береговой линии (без островов, которых насчитывается более 500) равняется 1570 км (Черняева, 1966).

Батиметрия озера и расположение основных притоков создают предпосылки для образования в его акватории неоднородных районов, отличающихся по глубине, донным отложениям, динамике температурного режима, стратификации и продуктивности. Озеро отчетливо разделено на северную глубоководную и южную мелководную части, между которыми расположены участки дна со средними глубинами. На юге озера находятся обшир-

ные относительно мелководные участки, охватывающие открытые прибрежные зоны и заливы (бухта Петрокрепость, губы Волховская и Свирская), благодаря чему южная часть озера оказывается более тепловодной по сравнению с северной.

Поверхностные донные отложения озера представлены всеми основными гранулометрическими типами от глин до валунов, распределение которых определяется особенностями рельефа котловины и характером гидродинамических процессов. Илы распространены преимущественно в центральной и северной глубоководных частях озера, на глубинах от 30 до 230 м и занимают 70% площади дна. В южной мелководной части озера и прибрежных зонах алеврито-глинистые илы замещаются алевритами, песками различной крупности, гравийно-галечным материалом и валунами (Субетто, 2002).

Главная роль в формировании химического состава воды Ладожского озера принадлежит речному стоку, на долю которого приходится свыше 95% химического баланса озера. Доминирующая роль в выносе большинства химических веществ с водосбора принадлежит реке Волхов. Озерная вода характеризуется низкой минерализацией (60–65 мг/л), гидрокарбонатно-кальциевым составом, незначительным превышением содержания сульфатных ионов над хлоридными. Ладожское озеро является нормально аэрированным водоемом с содержанием растворенного кислорода, близким к насыщению в течение всего года. Даже при активном фотосинтезе фитопланктона насыщение кислородом поверхностных слоев воды пелагиали обычно составляет 93–110%, при этом относительное содержание кислорода в гипolimнионе несколько ниже – 86–96% (Ладога, 2013).

2.2. Отбор проб и первичная обработка

В настоящей публикации использованы материалы по макрозообентосу, собранные в ходе мониторинговых исследований открытой акватории озера с июня по октябрь в 2019–2023 гг. на глубинах 6–230 м (34 станций). Схема станций показана на Рисунке 1. Было собрано 176 количественных проб и получено 128 проб, содержащих амфипод.

В работе также представлены результаты исследований в литоральной зоне в июле-августе 2019 г. (35 станций). Пробы отбирались на станциях, расположенных по всему периметру озера в зарослях макрофитов на глубинах 0,20–1,00 м. Из 35 проб, 33 пробы содержали амфипод. Схема и описание станций приведены в статье (Barbashova et al., 2024).

Для оценки границ распространения чужеродных амфипод были отобраны пробы на отдельных участках литоральной зоны в северной и южной частях озера: в августе 2022 г. – количественные (8 станций), а в августе 2024 г. – качественные пробы (10 станций).

Для сбора проб макробеспозвоночных на песчаных грунтах применяли дночерпатель Петерсена, на илистых – Экмана-Берджа (площадь

захвата 1/40 м²; по 2 выемки в каждой точке). В зарослевых биотопах использовали трубчатый пробоотборник Панова-Павлова с площадью сечения 0,125 м² (Панов и Павлов, 1986). При качественных сборах применяли сачок со скребком. Пробы грунта промывали через капроновый газ с диаметром ячеек 125 мкм и либо разбирали в полевых условиях (беспозвоночные фиксировались 70% спиртом), либо фиксировали 4% формалином (конечная концентрация). В лаборатории пробы разбирали, выбранные организмы сортировали по группам и видам, подсчитывали и (повторно) фиксировали 70% этиловым спиртом. Массу обнаруженных животных определяли на аналитических весах Sartorius CPA225D, перед взвешиванием беспозвоночных обсушивали на фильтровальной бумаге. Идентификацию видовой принадлежности амфипод проводили по (Определитель зоопланктона..., 2016) и монографии А.Я. Базикаловой (1945) с использованием стереоскопического микроскопа Zeiss STEM1 – 2000С. Для определения систематического положения отдельных видов использовали базу данных World Register of Marine Species (<https://www.marinespecies.org/>).

При обобщении и анализе данных за исследуемый период учитывалось районирование озера на шесть лимнических районов (Науменко, 1995): впадины (глубины более 140 м), глубоководный (100–140 м), склоновый (70–100 м), район озерного уступа (50–70 м), переходный (18–50 м) и мелководный (0–18 м). В мелководном районе были выделены отдельные участки: западный берег (ЗБ), бухта Петрокрепость (БП), Волховская губа (ВГ), Свирская губа (СГ) и восточный берег (ВБ).

3. Результаты и обсуждение

3.1. Видовой состав амфипод и их экологические особенности

В Ладожском озере обитает 8 видов амфипод (Таблица 1), среди них 4 представителя аборигенной фауны (*Monoporeia affinis*, *Pallaseopsis quadrispinosa*, *Gammaracanthus lacustris* и *Gammarus lacustris*) и 4 вида вселенцев (*Gmelinoides fasciatus*, *Micruropus possolskii*, *Pontogammarus robustoides* и *Chelicorophium curvispinum*). Представители аборигенной фауны представлены одним голарктическим видом (*Gammarus lacustris*), двумя эмигрантами из Северного Ледовитого океана (*M. affinis*, *Gammaracanthus lacustris*), и одним эмигрантом из Байкала (*P. quadrispinosa*). Послеледниковый мигрант *P. quadrispinosa* и реликтовые виды поздних кайнозойских морских трансгрессий (*M. affinis*, *Gammaracanthus lacustris*) в литературе принято называть «ледниковыми реликтами» и, хотя этот термин не совсем точен, в данной работе он будет традиционно использоваться. Виды вселенцы имеют байкальское (*G. fasciatus*, *M. possolskii*) и понто-каспийское происхождение (*P. robustoides* и *C. curvispinum*).

По местообитанию в озере амфиподы делятся на две группы: профундальную и литоральную. Глубоководную зону начиная с нижней литорали,

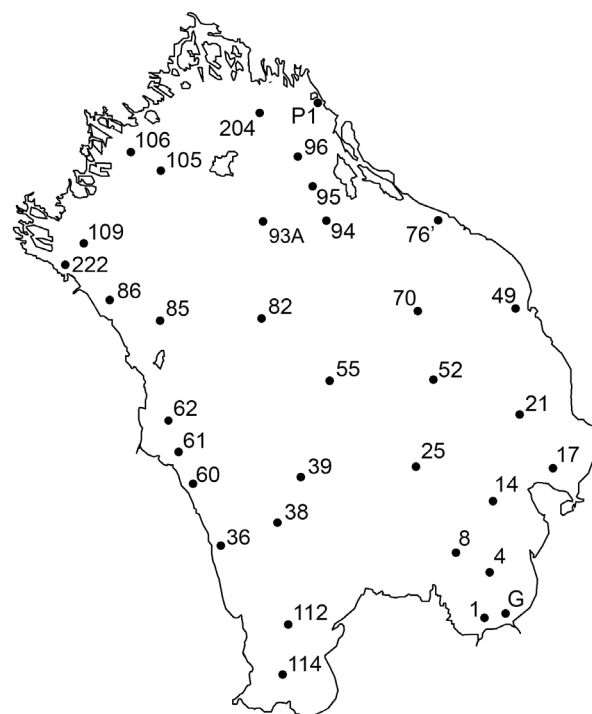


Рис.1. Схема расположения станций отбора проб макрозообентоса (1–222, P1, G, 93A) в открытой акватории Ладожского озера в 2019–2023 гг.

сублитораль и профундаль населяют *M. affinis*, *P. quadrispinosa* и *Gammaracanthus lacustris*.

Monoporeia affinis является самым массовым и широко распространенным видом среди реликтовых амфипод. Распределение этих ракообразных имеет динамический характер, изменяясь в течение суток и по сезонам в связи с характерными для них активными миграциями (Николаев, 1975). Обитает на всех типах грунтов в широком диапазоне глубин (от 1 м до максимальных), на глубинах более 120 м обычно оказывается единственным представителем амфипод. Предпочитает мягкие илисто-песчаные грунты, заселяя поверхностные слои отложений богатые органическим веществом, где может образовывать значительные скопления. *M. affinis* – холодолюбивый вид, хотя переносит прогревание воды до 20–20,5 °С. Температурный оптимум *M. affinis* – 10–13 °С летом и 2–4 °С зимой. Оптимальные кислородные условия 95–97% насыщения. В озерах Карелии обитает при содержании кислорода не ниже 50–60% насыщения (Гордеев, 1965). Однако имеется ряд сведений, показывающих, что эти реликты способны существовать и при низком содержании растворенного кислорода – 1–2 мг/л (Сушня и др., 1986; Максимов, 2000). Это эвригалинный вид, способный переносить резкие колебания солёности воды в большом диапазоне (от 1 до 20‰) (Filippov, 2006). *M. affinis* – детритофаг, взрослые особи способны к хищничеству (Курашов, 1994; Berezina and Maximov, 2016).

Pallaseopsis quadrispinosa шире адаптирован к температурным условиям, может жить при меньшем насыщении воды кислородом (до 60%). В озерах Карелии обитает в мелководье даже при температуре до 22,5 °С, предпочитая температуру

Таблица 1. Список видов амфипод Ладожского озера.

Вид	Происхождение	Открытые районы озера						Заросли макрофитов
		Глубина (м)						
		141-230	101-140	71-100	51-70	18-50	0-17	
Класс Malacostraca								
Отр. Amphipoda								
Сем. Corophiidae								
<i>Chelicorophium curvispinum</i>	ПК						+	+
Сем. Micruropodidae								
<i>Gmelinoides fasciatus</i>	Б						+	+
<i>Micruropus possolskii</i>	Б						+	+
Сем. Pontoporeiidae								
<i>Monoporeia affinis</i>	СЛ	+	+	+	+	+	+	
Сем. Gammaracanthidae								
<i>Gammaracanthus lacustris</i> *	СЛ					+		
Сем. Pallaseidae								
<i>Pallaseopsis quadrispinosa</i>	Б		+	+	+	+	+	
Сем. Pontogammaridae								
<i>Pontogammarus robustoides</i>	ПК						+	+
Сем. Gammaridae								
<i>Gammarus lacustris</i> *	Г						+	+

Примечание: * – по архивным материалам авторов, ПК – понто-каспийские виды, Б – байкальские виды, СЛ – виды из Северного Ледовитого океана, Г – голарктические виды.

воды в 7–12 °С (Гордеев, 1965). Этот рачок всеяден, потребляет в основном зоопланктон, но также питается диатомовыми водорослями, детритом, минеральными частицами и личинками хирономид. Встречается на глубинах от 2,5 м (Hill et al., 1990).

Для *Gammaracanthus lacustris* оптимальные условия – температура 6–7 °С и насыщение придонных горизонтов воды кислородом не менее 90% (Гордеев, 1965). Взрослые особи *G. lacustris* преимущественно хищники. Вид предпочитает глубины более 30 м (Hill et al., 1990). В настоящее время *Gammaracanthus lacustris* рассматривается, как исчезающий вид и занесен в Красную книгу Карелии (2020). В то же время, по мнению З.С. Кауфмана (2011) степень развития осморегуляции пресноводной формы *G. lacustris* очень близка к морской, что свидетельствует о его сравнительно недавнем вселении в пресные водоемы и еще недостаточной адаптации к условиям существования в них. Именно это определяет их малочисленность и редкую встречаемость. В Ладожском озере этот бокоплав регистрировался крайне редко, преимущественно на глубинах 30–50 м, где его численность варьировала от 20 до 40 экз./м², а биомасса от 0,2 до 0,6 г/м². В последний раз он был отмечен нами в 2000 г. на глубине 47 м в северо-восточной части озера. В то же время по литературным данным он был встречен в 2011–2012 гг. на каменистой литорали о. Валаам (Зуев и Зуева, 2013). В сборах 2019–2023 гг. *Gammaracanthus lacustris* не был обнаружен. Редкая встречаемость *Gammaracanthus lacustris* возможно связана с методическими сложностями исследования подвижных ракообразных. Отбор бентосных проб проводился дночерпателем, который плохо улавливает этих амфипод.

В литорали озера самым широко распространенным видом является *Gmelinoides fasciatus*, который обычно обитает от уреза воды до глубин 5 м на песчаной литорали с различной степенью заиления и зарастания, а также на каменистых грунтах с подстилающими их песками. Единично встречается в открытых районах озера на глубинах до 17 м. Эти рачки способны проникать в водоемы с соленостью до 5 ‰, но для формирования устойчивых популяций она не должна превышать 2 ‰ (Березина и др., 2001). Всеядны с преобладанием в рационе детрита, взрослые особи – активные хищники (Berezina, 2007; Berezina and Maximov, 2016).

Micruropus possolskii обитает как в зарослях макрофитов так и на открытой песчаной литорали озера. Освоил песчаные биотопы центральной части бухты Петрокрепость (глубины до 7 м). Ведет преимущественно роющий образ жизни, взрослых особей можно увидеть на мелководье плавающими над поверхностью грунта. Эврифаг, предпочитает хорошо прогреваемые биотопы и воды с низкой минерализацией. В нативном ареале встречается до глубины 5 м. Зимой переносит падение насыщения кислородом до 40 % (Бекман, 1962).

Pontogammarus robustoides живет на различных грунтах, часто встречается среди зарослей макрофитов, хорошо переносит условия существования в стоячих водоемах (Бурковский и Судник, 2018). Обитает на глубинах до 3 м при солености 0,2–5 ‰. Всеяден, взрослые особи – наиболее активные хищники (Berezina and Maximov, 2016).

Chelicorophium curvispinum относится к фильтраторам-седиментаторам, но способен потреблять также детрит и обрастания, включая нитчатые водоросли. Обитает на глубинах до 3 м при соле-

ности не выше 5 ‰ (Berezina and Maximov, 2016). Обладает возможностью адаптации к пониженным концентрациям солей (Harris and Bayliss, 1990). *C. curvispinum* строит илистые домики на твердом субстрате, поэтому часто встречается на стеблях макрофитов и на затопленных предметах. Являясь видом эдификатором, при больших скоплениях эти рачки способны влиять на состав бентосных сообществ, меняя рельеф дна из-за строительства сети трубочек из ила и детрита на твердых субстратах (Малявин и др., 2008).

Gammarus lacustris эвригалитный, холодостойкий вид. Может переносить низкие температуры, восприимчив к температурам выше 20 °C (Бурковский и Судник, 2018). Всеяден, с преобладанием в рационе детрита. Взрослые особи хищники (Berezina, 2007; Salonen et al., 2019). Ранее *G. lacustris* был широко распространен в литорали озера (Кузьменко, 1964; Стальмакова, 1968). После вхождения в состав сообществ зообентоса озера байкальского эндемика *Gmelinoides fasciatus* было отмечено значительное снижение численности аборигенного *G. lacustris* (Panov and Berezina, 2002; Курашов и др., 2006). В настоящее время этот бокоплав отмечается только в единичных экземплярах на каменистой и валунной слабоприбойной литорали в северном шхерном районе озера и на о. Валаам (Зуев и Зуева, 2013; Дудакова и др., 2023). В наших сборах 2019–2023 гг. *Gammarus lacustris* не был обнаружен.

В целом можно отметить, что таксономический состав и богатство фауны амфипод Ладожского озера сопоставимо с другими большими озерами Северо-Западного региона России. В Онежском озере в профундали встречаются 3 вида реликтовых амфипод: *M. affinis*, *P. quadrispinosa* и *Gammaracanthus lacustris*; в литорали – 2 вида – голарктический *Gammarus lacustris* и байкальский вселенец *G. fasciatus* (Рябинкин и Полякова, 2008). В Псковско-Чудском озере обычны 3 вида – *P. quadrispinosa*, *Gammarus lacustris* и *G. fasciatus* (Timm et al., 2001).

3.2. Уровень количественного развития амфипод в открытых районах озера

Ладожское озеро – крупный водоем, в котором глубина является мощным интегральным фактором, определяющим характер биотопов и структуру донных биоценозов. При этом непосредственное влияние на организмы оказывают такие экологические факторы, связанные с глубиной, как гидрологический и температурный режимы, характеристики грунта, седиментация взвешенных веществ из водной толщи. Разнообразие природных условий обуславливает неоднородность в количественном развитии и распределении зообентоса в озере. В открытых районах озера основу фауны макробеспозвоночных составляют представители четырех таксономических групп – олигохеты, хирономиды, амфиподы и двустворчатые моллюски. Остальные группы беспозвоночных отмечаются единично и их количественное развитие незначительно. Наиболее продуктивной зоной является переходный район

озера (глубины 18–50 м), где в массе развиваются реликтовые амфиподы (прежде всего *M. affinis*). С увеличением глубины снижается видовое разнообразие, упрощается структура донных биоценозов, в их составе сокращается доля амфипод и увеличивается доля олигохет (Современное состояние..., 2021).

В 2019–2023 гг. в открытых районах озера амфиподы были представлены реликтовыми ракообразными *Monoporeia affinis*, *Pallaseopsis quadrispinosa*, а также байкальскими вселенцами *Gmelinoides fasciatus* и *Micruropus possolskii*. Первый из них был более массовым. Частота встречаемости в пробах в целом по озеру видов *M. affinis*, *P. quadrispinosa*, *G. fasciatus* и *M. possolskii* составила 60, 19, 8 и 6% соответственно.

Распределение по численности и биомассе видов амфипод на различных глубинах и в разных районах озера было неравномерным. На значительных площадях профундальной зоны, которая характеризуется в целом минимальным антропогенным воздействием и низкими придонными температурами, из амфипод преобладает *M. affinis*. Бокоплав *M. affinis* регистрировался на глубинах от 6 до 230 м, где его количественные показатели изменялись в широких пределах – численность от 20 до 10000 экз./м², биомасса – от 0,01 до 21,26 г/м² (Таблица 2). В северных районах открытой акватории озера на илистых грунтах на глубинах более 70 м плотность популяции (20–1060 экз./м²) и биомасса (0,02–2,14 г/м²) *M. affinis* невысоки. На долю этого ракообразного приходилось 10–29% общей численности и 7–24% биомассы макрозообентоса. В районе озерного уступа (глубины 50–70 м) на серых илах с рудными корками существенную роль в бентофауне играли амфиподы, составляющие в среднем 65% численности и 62% биомассы (Рис. 2). Из амфипод обычны *M. affinis*. Наибольшие количественные показатели *M. affinis* регистрировались в переходном районе на глубинах 18–50 м. Максимальная биомасса *M. affinis* при численности 7100 экз./м² отмечалась в южной части озера на глубине 29 м.

Рачок *P. quadrispinosa* обычно встречался на глубинах от 5 до 54 м вдоль западного и восточного берегов, в центральной и южной частях озера. *P. quadrispinosa* отмечался значительно реже *M. affinis*, но его вклад в биомассу бывает довольно высок. Так, в 2019 г. он был впервые отмечен на глубине 114 м в северо-восточной части озера, где его биомасса достигала 1,84 г/м² при численности 20 экз./м². Высокая концентрация рачков наблюдалась на глубинах 11–17 м вдоль открытых берегов озера.

G. fasciatus встречался у западного берега, в центральной части бухты Петрокрепость и в Волховской губе на глубинах 6–11 м, где его численность изменялась от 20 до 1660 экз./м², биомасса – от 0,03 до 4,64 г/м².

M. possolskii был обнаружен только в бухте Петрокрепость. В центральную часть залива он проник из прибрежных биотопов озера в 2017 г., а уже в 2019 г. наблюдалось увеличение численности этого бокоплава. В исследуемый период его количествен-

Таблица 2. Показатели численности (экз./м²) и биомассы (г/м²) амфипод и пределы их изменения (min–max) в открытых районах озера на глубинах от 6 до 230 м в 2019–2023 гг.

Вид	Район	n	Численность				Биомасса			
			X	SE	min	max	X	SE	min	max
<i>Monoporeia affinis</i>										
	Впадины	3	40	0	40	40	0,08	0,08	0,02	0,21
	Глубоководный	10	298	136	20	1280	0,47	0,18	0,04	1,64
	Склоновый	9	222	115	20	1060	0,54	0,25	0,02	2,14
	Озерного уступа	13	474	182	40	2380	1,38	0,42	0,07	4,84
	Переходный	41	985	362	20	10000	2,60	0,90	0,01	21,26
	Мелководный *	30	203	46	20	880	0,42	0,11	0,01	2,04
	ЗБ	6	500	160	80	880	1,17	0,40	0,05	2,04
	БП	4	25	6	20	40	0,09	0,04	0,02	0,18
	ВГ	6	27	5	20	40	0,06	0,02	0,01	0,12
	СГ	4	25	6	20	40	0,05	0,02	0,03	0,08
	ВБ	10	272	43	60	480	0,46	0,08	0,14	0,90
<i>Pallaseopsis quadrispinosa</i>										
	Глубоководный	1			20				1,84	
	Озерного уступа	2			20	20			0,03	0,07
	Переходный	15	39	6	20	100	0,29	0,07	0,01	0,86
	Мелководный*	15	55	10	20	120	0,45	0,12	0,04	1,32
	ЗБ	5	52	21	20	120	0,39	0,26	0,08	1,32
	БП	1			40				0,56	
	ВГ	1			60				0,60	
	ВБ	8	58	17	20	120	0,46	0,19	0,04	1,24
<i>Gmelinoides fasciatus</i>										
	Мелководный*	14	567	152	20	1660	0,83	0,33	0,03	4,64
	ЗБ	1			40				0,04	
	БП	11	713	168	20	1660	1,04	0,40	0,04	4,64
	ВГ	2			20	40			0,03	0,06
<i>Micruropus possolskii</i>										
	Мелководный *(БП)	11	1009	360	40	3600	2,60	0,62	0,46	6,40

Примечание:

n – количество проб, в которых встречен вид; X – среднее; SE – стандартная ошибка; min – минимальное значение; max – максимальное значение.

* – участки мелководного района: ЗБ – западный берег, БП – бухта Петрокрепость, ВГ – Волховская губа, СГ – Свирская губа, ВБ – восточный берег.

ные показатели довольно высоки (до 6,40 г/м²). В настоящее время байкальский вселенец *M. possolskii* становится одним из доминирующих видов в донных биоценозах залива.

В южной части Волховской губы в приустьевых участках рек Волхов и Сясь амфиподы отсутствовали. В центре этого залива и ближе к открытому озеру они малочисленны и были представлены тремя видами (*M. affinis*, *P. quadrispinosa*, *G. fasciatus*), количественное развитие которых невелико. В Свирской губе единично отмечалась *Monoporeia affinis*.

3.3. Распространение инвазивных амфипод в литорали озера и их количественные характеристики

Для количественных показателей макрозообентоса в различных районах литоральной

зоны озера характерна большая изменчивость. Антропогенное влияние часто бывает решающим фактором для сукцессий донных сообществ, а колебания биомассы и численности зообентоса связаны с высоким разнообразием местообитаний и неоднородностью распределения донных беспозвоночных (Литоральная зона..., 2011).

Распределение инвазивных амфипод представлено по материалам 2019 г., которые частично опубликованы (Barbashova et al., 2024). Как показали наши исследования на многих биотопах литоральной зоны преобладали амфиподы. Эти ракообразные наиболее обильны и многочисленны в Щучьем заливе и на западном побережье, где на долю амфипод в среднем приходилось 74–82% численности и 77–80% биомассы всего бентоса (Рис. 3).

В зарослях макрофитов на глубинах до 1 м обитает большинство видов вселенцев. Наиболее широко представлен *Gmelinoides fasciatus* (встречаемость (f)–94%). Низкий уровень количественного

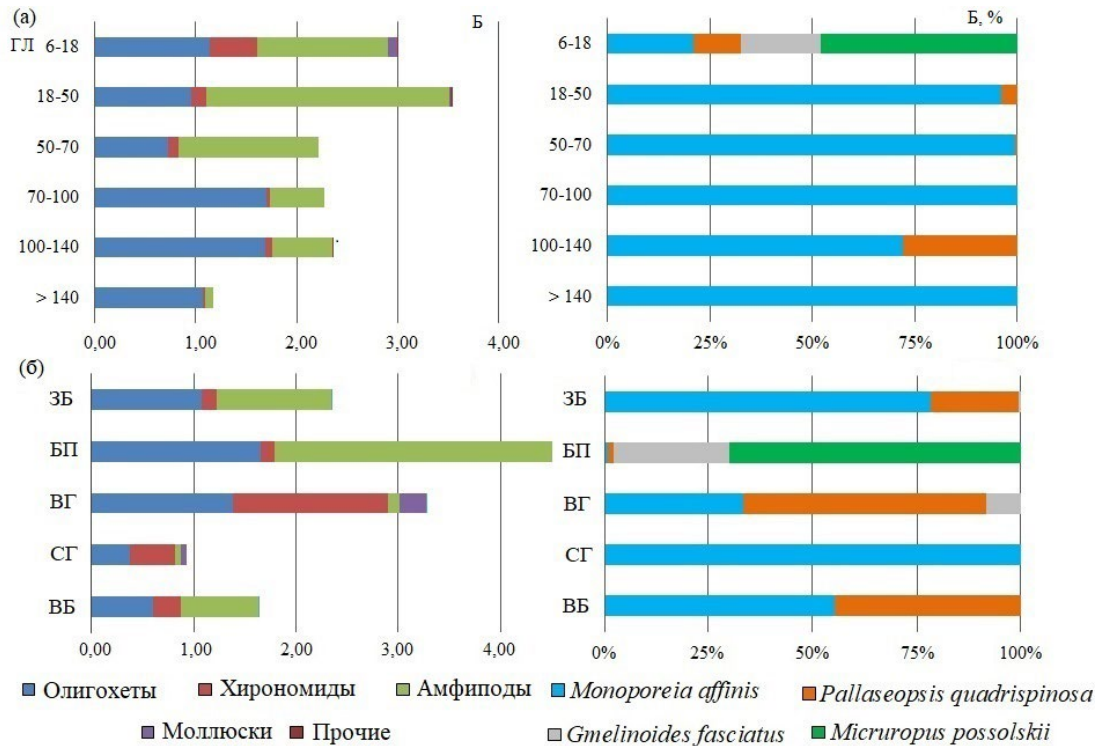


Рис.2. Распределение биомассы (Б, г/м²) макрозообентоса и его основных групп; соотношение биомасс (Б, %) разных видов амфипод в открытых районах озера в 2019–2023 гг. (усредненные данные); а) по глубинам (ГЛ, м); б) участкам мелководного района (ЗБ – западный берег, БП – бухта Петрокрепость, ВГ – Волховская губа, СГ – Свирская губа, ВБ – восточный берег).

развития *G. fasciatus* регистрировался в северной части озера, а также в заливе Уксунлахти в восточной части озера. В вершинах заливов шхерного района и на других мелководных, защищенных от волнения участках часто встречаются илистые отложения, содержащие неразложившиеся растительные остатки. На таких биотопах *G. fasciatus* или отсутствовал (Якимварский залив), или его доля была минимальна (0,7–1,5% от общей биомассы). В Свирской губе на открытой песчаной литорали, которая подвержена воздействию волновой динамики, биомасса бокоплава (0,01–0,22 г/м²) также

была мала. В этом заливе совместно с *G. fasciatus* был обнаружен единичный экземпляр реликтовых амфипод *M. affinis* (48 экз./м²; 0,10 г/м²). Максимальное скопление *G. fasciatus* (23220 экз./м²) наблюдали в бухте Петрокрепость в районе д. Кобона, а максимальную биомассу (31,32 г/м²) – на западном побережье в Тайполовском заливе (Таблица 3).

Количественное развитие *Micruropus possolskii* также значительно, но он был менее распространен в литорали озера. Встречался (f–29%) от участка в шхерах в заливе напротив о. Койеонсари, вдоль западного побережья и до участка в районе пос.

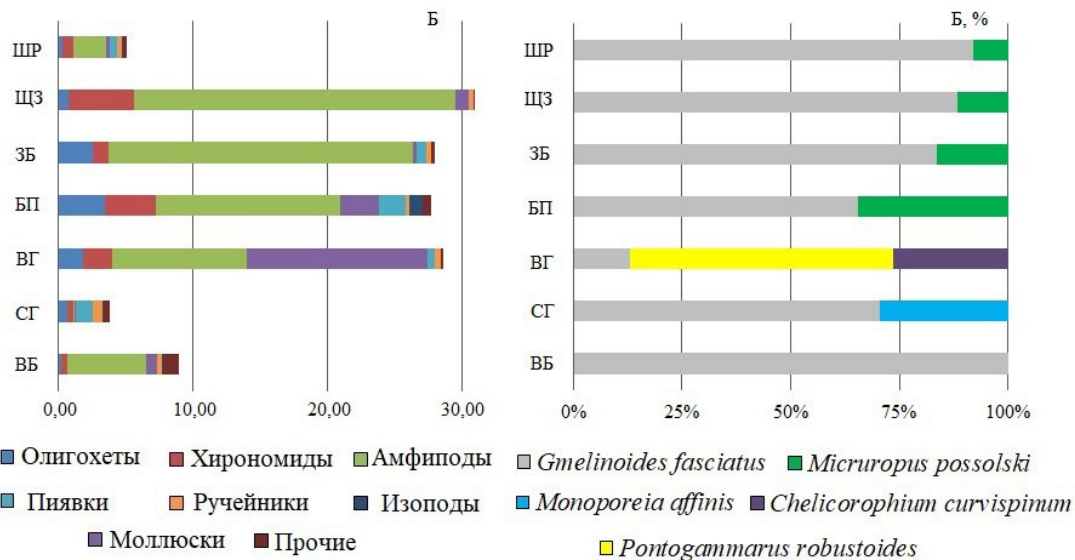


Рис.3. – Биомасса (Б, г/м²) макрозообентоса и его основных групп; соотношение биомасс (Б, %) разных видов амфипод в различных районах литоральной зоны озера в 2019 г. на глубинах от 0,2 до 1,00 м (ШР – шхерный район; ЦЗ – Шучий залив; ЗБ – западный берег; БП – бухта Петрокрепость; ВГ – Волховская губа; СГ – Свирская губа; ВБ – восточный берег).

Таблица 3. Показатели численности (экз./м²) и биомассы (г/м²) амфипод и пределы их изменения (min–max) на различных участках литоральной зоны озера в зарослях макрофитов на глубинах от 0,2 до 1 м в 2019 г.

Вид	Район	n	Численность				Биомасса			
			X	SE	min	max	X	SE	min	max
<i>Monoporeia affinis</i>	Свирская губа	1			48*					0,10*
<i>Gmelinoides fasciatus</i>	Северные шхеры	11	1249	803	32	8344	2,84	1,88	0,04	19,54
	Щучий залив	2			4780	9100			16,16	26,04
	Западный берег	4	7336	3022	1528	12976	18,91	6,67	3,79	31,32*
	Бухта Петрокрепость	5	6297	4823	320	23220*	9,00	4,31	0,70	20,36
	Волховская губа	6	898	499	60	2960	1,30	0,84	0,21	5,08
	Свирская губа	2	40	23	24	56	0,11	0,14	0,01*	0,22
	Восточный берег	3	3107	1980	8*	5456	5,89	3,80	0,03	10,60
<i>Micrurus possolskii</i>	Северные шхеры	1	48				0,21*			
	Щучий залив	2			280	1520			1,01	4,55
	Западный берег	4	950	845	40*	3136*	3,71	2,56	0,54	10,17
	Бухта Петрокрепость	3	1320	1081	60	3020	7,91	6,50	1,26	18,39*
<i>Pontogammarus robustoides</i>	Волховская губа	4	1887	1242	80*	4880*	9,16	4,66	0,68*	19,58*
<i>Chelicorophium curvispinum</i>	Волховская губа	4	3598	3051	20*	11293*	4,00	3,35	0,02*	12,43*

Примечание:

n – количество проб, в которых встречен вид; X – среднее; SE – стандартная ошибка; min – минимальное значение; max – максимальное значение.

* – по материалам статьи (Barbashova et al., 2024).

Назия в бухте Петрокрепость. Наибольшая биомасса (до 18,39 г/м²) отмечена у пос. им. Морозова. Здесь доля *M. possolskii* достигала 71% численности амфипод и 84% их биомассы. Наибольшее скопление (3136 экз./м²) наблюдали в бухте Далекая.

После появления этого бокоплава в Щучьем заливе в 2003 г., он стал активно расселяться в южном направлении вдоль западного побережья и в 2014 г. был встречен в бухте Далекая, а в 2017 г. – в районе мыса Осинец и в центральной части бухты Петрокрепость. В 2019 г. *M. possolskii* был зарегистрирован в районе пос. Назия (Barbashova et al., 2024). В августе 2022 г. были продолжены работы по изучению инвазионного процесса в литоральной зоне озера на участках северной и южной границ известного распространения *M. possolskii* и в зоне обитания понто-каспийских видов чужеродных амфипод.

В 2022 г. в северной части озера в бухте Терву доминировали амфиподы (18,79 г/м²; 93% биомассы всего бентоса). По сравнению с 2019 г. увеличилась доля *M. possolskii* с 1 до 11 %, биомасса которого достигала 2,15 г/м². В Якимварском заливе на илистом грунте из амфипод был обнаружен только *G. fasciatus*. Его количественные характеристики низки, пределы изменения биомассы составляли 0,74–0,83 г/м².

В южном районе озера были выявлены новые местообитания *M. possolskii*, он был обнаружен в бухте Петрокрепость в районе дер. Кобона. Его численность равнялась 1420 экз./м², а биомасса –

4,82 г/м², что составляло 10% численности амфипод и 49% их биомассы. В 2022 г. *M. possolskii* заселил оставшуюся часть бухты Петрокрепость и проник в Волховскую губу, где он был найден на двух станциях. В 2 км западнее устья р. Волхов *M. possolskii* (760 экз./м²; 1,21 г/м²) встречался совместно с *G. fasciatus* и с *P. robustoides*. При этом типичный для данного местообитания *C. curvispinum* отсутствовал, а количественное развитие *P. robustoides* было не высоким (380 экз./м²; 1,91 г/м²). В районе пос. Заостровье амфиподы были представлены 2 инвазивными видами: *G. fasciatus* и *M. possolskii*. Их численность составляла 2480 экз./м², а биомасса – 1,57 г/м². На долю *M. possolskii* приходился 1% численности амфипод и 1% их биомассы. Обнаружены единичные экземпляры *M. possolskii*, что говорит о недавнем его проникновении в эту часть залива. Качественные сборы 2024 г. в бухте Шурыгская (60°20'23.7313" с.ш., 32°35'59.9350" в.д.) показали дальнейшее распространение этого вида в южной части Ладожского озера (Рис. 4).

За период исследования 2006–2019 гг. понто-каспийские виды *Pontogammarus robustoides* и *Chelicorophium curvispinum* регистрировали только в Волховской губе. В разные годы (2014 г., 2019 г.) встречаемость обоих видов составляла 11–13%. После вхождения этих амфипод в состав сообществ макрозообентоса наблюдался рост их количественных показателей. Максимальная биомасса *P. robustoides* (82,56 г/м²) была зафиксирована в 2014 г. (Barbashova et al., 2021). В 2019 г. плот-

ность популяции (до 4880 экз./м²) и биомасса (до 19,58 г/м²) *P. robustoides* были довольно высоки. Наибольшую биомассу *P. robustoides* фиксировали у выхода из р. Волхов в Ладогу, а *C. curvispinum* – в четырех км левее устья р. Волхов. Сравнение средних величин обилия *P. robustoides* за 2014 г. и 2019 г. показало достоверное уменьшение его биомассы в >6 раз (Barbashova et al., 2024). В 2022 г. биомасса *P. robustoides* не превышала 13,75 г/м². В настоящее время зона обитания *P. robustoides* ограничена несколькими километрами от устья р. Волхов до устья р. Сясь.

Количественные характеристики другого понто-каспийского вида *C. curvispinum* в 2019 г. по сравнению с 2014 г. не изменились (12,21–12,43 г/м²). В 2022 г. биомасса этого рачка в приустьевом участке р. Сясь снизилась до 0,11 г/м². До 2019 г. *C. curvispinum* имел схожее с *P. robustoides* распространение на литорали озера. Однако в 2019 г. единичный экземпляр этого бокоплава (20 экз./м²; 0,02 г/м²) был обнаружен в восточной части залива у дер. Заостровье. В 2024 г. в качественных сборах он был найден севернее в районе дер. Кириково. Встречены разновозрастные особи *C. curvispinum*, что говорит о натурализации популяции в данном биотопе и о расширении зоны его обитания в пределах Волховской губы.

4. Заключение

В 2019–2023 гг. в Ладожском озере обнаружено 6 видов ракообразных отряда Amphipoda. Два вида из них, *Monoporeia affinis* и *Pallaseopsis quadrispinosa* относятся к реликтовым ракообразным. Остальные виды, *Gmelinoides fasciatus*, *Micruropus possolskii*, *Pontogammarus robustoides* и *Chelicorophium curvispinum*, относятся к видам-вселенцам. Обитатели профундали *Gammaracanthus lacustris* и литорали *Gammarus lacustris* в озере редки и в наших сборах в исследуемый период не встречались. Популяции различных видов в озере пространственно разделены: реликтовые ракообразные встречаются преимущественно в нижней сублиторали и профундали, а виды-вселенцы в литоральной зоне озера. Видовой состав амфипод с середины XX века не претерпел существенных изменений в открытых районах озера и обогатился в литоральной зоне за счет инвазии и развития амфипод байкальского и понто-каспийского происхождения.

В открытых районах озера показатели количественного развития реликтовых амфипод низки в северных глубоководных участках озера и на порядок выше в южных. Самым массовым и широко распространенным видом среди реликтовых амфипод является *Monoporeia affinis*. Он достигал своего наибольшего развития (до 21,26 г/м²) в южной части переходного района (глубины 18–50 м). Высокая концентрация рачков *P. quadrispinosa* наблюдалась на глубинах 11–17 м вдоль открытых берегов озера.

В литоральной зоне озера инвазивные виды амфипод весьма значимы в донных биоценозах, где они доминировали по биомассе. Байкальский

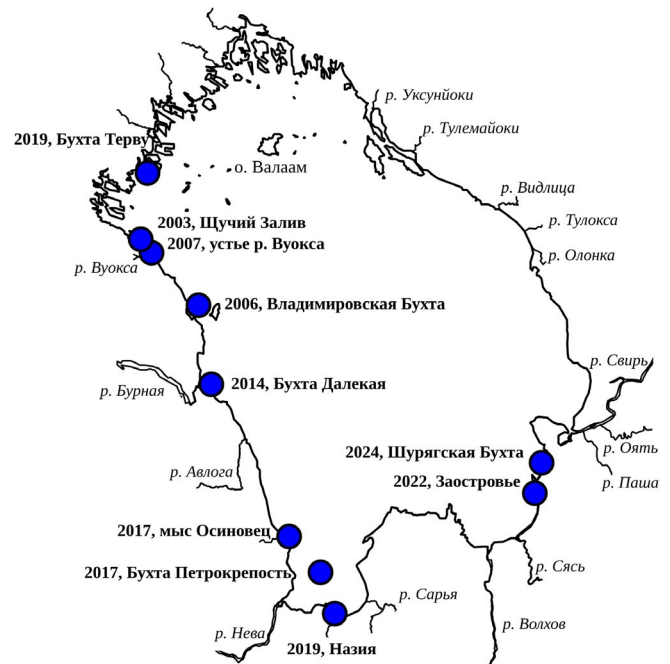


Рис. 4. – Динамика расселения *Micruropus possolskii* в Ладожском озере.

вселенец *G. fasciatus* преобладает на многих литоральных биотопах, высокий уровень его развития приурочен к зарослям макрофитов (до 31,32 г/м²). Зона обитания понто-каспийских видов амфипод *P. robustoides* и *C. curvispinum* по-прежнему ограничена границами Волховской губы. Их дальнейшему расселению, вероятно, препятствует низкая минерализация вод в озере. Однако в пределах этого залива расширился ареал *C. curvispinum*.

Наши исследования показали дальнейшее распространение *Micruropus possolskii* как в южном, так и в северном направлении. Вид расселился по всей бухте Петрокрепость и достиг Волховской губы. Кроме того, подтверждено расширение ареала *M. possolskii* к северу от Щучьего залива в бухте Терву. Большие значения биомасс *M. possolskii* наблюдались у западного берега и в бухте Петрокрепость (до 18,39 г/м²). Высокий уровень развития байкальского вселенца *Micruropus possolskii* делает его одним из доминирующих видов в литоральных биоценозах озера, серьезно влияющим на трансформацию вещества и энергии, на трофические взаимосвязи. В настоящее время *M. possolskii* активно осваивает прибрежные биотопы Ладожского озера. В дальнейшем этот вид колонизирует всю литоральную зону. Не исключена вероятность расселения *M. possolskii* вниз по течению р. Невы и в Невскую губу, а также проникновение в Онежское озеро.

Благодарности

Авторы выражают благодарность д.б.н. Е.А. Курашовой за организацию и проведение экспедиционных работ в литоральной зоне Ладожского озера в 2019 и 2022 гг.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института озероведения РАН, обособлен-

ного подразделения СПб ФИЦ РАН, по теме FFZF–2024–0001 «Экосистемы Ладожского озера, водоемов его бассейна и прилегающих территорий в условиях воздействия природных и антропогенных факторов на фоне климатических изменений»

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

Базикалова А.Я. 1945. Амфиподы озера Байкал. Труды Байкальской лимнологической станции 11: 440.

Бекман М.Ю. 1962. Экология и продукция *Micrurorus possolskii* (Saw) и *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.). Труды Лимнологического института 2(22): 141–155.

Березина Н.А., Хлебович В.В., Панов В.Е. и др. 2001. Соленостная резистентность интродуцированной в бассейн Финского залива (Балтийское море) амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.). Доклады академии наук 37(3): 414–416.

Бурковский Р.Н., Судник С.А. 2018. Атлас-определитель амфипод (Crustacea, Amphipoda) юго-восточной Балтики и эстуариев Калининградской области: учебное пособие. Калининград: «Промышленная типография «Бизнес-Контакт».

Герд С.В. 1949. Биоценозы бентоса больших озер Карелии. Труды Карело-Финского Государственного университета Том 4. Петрозаводск: Карело-Финский государственный университет.

Гордеев О.Н. 1965. Высшие ракообразные озер Карелии. В: Полянский Ю.И. (Ред.), Фауна озер Карелии. Беспозвоночные. Москва, Ленинград, С. 153–171.

Дудакова Д.С., Петухова М.Д., Старухина А.Д. 2023. Особенности суточных миграций амфипод *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) в литоральной зоне шхерного района Ладожского озера. Труды Карельского научного центра РАН 6: 84–96. DOI: [10.17076/lim1706](https://doi.org/10.17076/lim1706)

Зуев Ю.А., Зуева Н.В. 2013. Опыт исследования макрозообентоса каменистой литорали Ладожского озера. Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического университета 30: 134–147.

Кауфман З.С. 2011. Некоторые вопросы формирования фауны Онежского и Ладожского озер (краткий обзор). Труды Карельского научного центра РАН 4: 64–76.

Красная книга Республики Карелия. 2020. В: Кузнецов О.Л., Артемьев А.В., Павлов А.Н. (Ред.). Белгород: КОНСТАНТА.

Кузьменко К.Н. 1964. К биологии озерного гаммаруса (*Gammarus lacustris* Sars) Ладожского озера. В: Калесник С.В. (Ред.), Элементы режима Ладожского озера. Москва, Ленинград, с. 57–66.

Курашов Е.А. 1994. Мейобентос как компонент озерной экосистемы. Санкт-Петербург: Алга-Фонд.

Курашов Е.А., Барков Д.В., Анисимов А.А. 2006. Роль байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в формировании литоральных биоценозов о. Валаам (Ладожское озеро). Биология внутренних вод 1: 74–84.

Курашов Е.А., Барбашова М.А., Дудакова Д.С. и др. 2018. Экосистема Ладожского озера: современное состояние и тенденции ее изменения в конце XX - начале XXI в. Биосфера 10(2): 65–121. DOI: [10.24855/BIOSFERA.V1012.439](https://doi.org/10.24855/BIOSFERA.V1012.439)

Курашов Е.А., Барбашова М.А., Дудакова Д.С. и др. 2021. Развитие инвазионного процесса в условиях изме-

няющегося климата. В: Кондратьев С.А., Поздняков Ш.Р., Румянцев В.А. (Ред.), Современное состояние и проблемы антропогенной трансформации экосистемы Ладожского озера в условиях изменяющегося климата. Москва, с. 374–394.

Ладога. 2013. В: Румянцев В.А., Кондратьев С.А. (Ред.). Санкт-Петербург: Нестор-История.

Литоральная зона Ладожского озера. 2011. В: Курашов Е.А. (Ред.). Санкт-Петербург: Нестор-История.

Максимов А.А. 2000. Роль *Monoporeia affinis* (Lindström) (Crustacea; Amphipoda) в донных сообществах восточной части Финского залива. Автореферат диссертации канд. биол. наук, Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия.

Малявин С.А., Березина Н.А., Хванг Дж.-Ш. 2008. О находке *Chelicorophium curvispinum* (Amphipoda, Crustacea) в Финском заливе Балтийского моря. Зоологический журнал 87(6): 643–649.

Науменко М.А. 1995. Новое определение морфометрических характеристик Ладожского озера. Доклады Академии Наук 345(4): 514–517.

Науменко М.А. 2013. Анализ морфометрических характеристик подводного рельефа Ладожского озера на основе цифровой модели. Известия РАН. Серия Географическая 1: 62–72. DOI: [10.15356/0373-2444-2013-1-62-72](https://doi.org/10.15356/0373-2444-2013-1-62-72)

Николаев И.И. 1975. Сезонные изменения в сообществах беспозвоночных литоральной и лимнической зон Онежского озера в связи с горизонтальными миграциями массовых популяций. В: Распопов И.М. (Ред.), Литоральная зона Онежского озера. Ленинград, с. 211–218.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Том 2. Зообентос. 2016. В: Алексеев В.Р., Цалолихин С.Я. (Ред.). Москва – Санкт-Петербург: Товарищество научных изданий КМК.

Панов В.Е., Павлов А.М. 1986. Методика количественного учета водных беспозвоночных в зарослях камыша и тростника. Гидробиологический журнал 22(6): 87–88.

Панов В.Е. 1994. Байкальская эндемичная амфипода *Gmelinoides fasciatus* Stebb. в Ладожском озере. Доклады академии наук 336(2): 279–282.

Рябинкин А.В., Полякова Т.Н. 2008. Макробентос озера и его роль в питании рыб. В: Кухарев В.И., Лукин А.А. (Ред.), Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск, с. 67–91.

Современное состояние и проблемы антропогенной трансформации экосистемы Ладожского озера в условиях изменяющегося климата. 2021. В: Кондратьев С.А., Поздняков Ш.Р., Румянцев В.А. (Ред.). Москва: Российская академия наук.

Стальмакова Г.А. 1968. Зообентос Ладожского озера. В: Калесник С.В. (Ред.), Биологические ресурсы Ладожского озера (зоология). Ленинград, с. 4–70.

Субетто Д.А. 2002. Строение, особенности и история формирования донных отложений. В: Румянцев В.А., Драбкова В.Г. (Ред.), Ладожское озеро — прошлое, настоящее, будущее. Санкт-Петербург, с. 122–136.

Сущеня Л.М., Семенченко В.П., Вежновец В.В. 1986. Биология и продукция реликтовых ракообразных. Минск: Наука и техника.

Черняева Ф.А. 1966. Морфометрическая характеристика Ладожского озера. В: Малинина Т.И. (Ред.), Гидрологический режим и водный баланс Ладожского озера. Ленинград, с. 58–80.

Barbashova M.A., Trifonova M.S., Kurashov E.A. 2021. Features of the spatial distribution of invasive amphipod species the littoral of Lake Ladoga. Russian Journal of Biological Invasions 12 (2): 136–147. DOI: [10.1134/S207511172102003X](https://doi.org/10.1134/S207511172102003X)

- Barbashova M.A., Trifonova M.S., Kurashov E.A. 2024. Interannual dynamics of changes in macrozoobenthos communities in the littoral zone of Lake Ladoga. *Inland Water Biology* 17(5): 769–782. DOI: [10.1134/S1995082924700445](https://doi.org/10.1134/S1995082924700445)
- Berezina N.A. 2007. Food spectra and consumption rates of four amphipod species from the North-West of Russia. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie* 168(4): 317–326. DOI: [10.1127/1863-9135/2007/0168-0317](https://doi.org/10.1127/1863-9135/2007/0168-0317)
- Berezina N.A., Zhakova L.V., Zaporozhets N.V. et al. 2009. Key role of the amphipod *Gmelinoides fasciatus* in reed beds of Lake Ladoga. *Boreal Environment Research* 14: 404–414.
- Berezina N., Maximov A. 2016. Abundance and food preferences of amphipods (Crustacea: Amphipoda) in the Eastern Gulf of Finland, Baltic Sea. *Journal of Siberian Federal University Biology* 10(4): 409–426. DOI: [10.17516/1997-1389-2016-9-4-409-426](https://doi.org/10.17516/1997-1389-2016-9-4-409-426)
- Filippov A.A. 2006. Adaptability of the amphipod *Pontoporeia affinis* (Crustacea: Amphipoda) to salinity changes. *Russian Journal of Marine Biology* 32(3): 198–200. DOI: [10.1134/S1063074006030084](https://doi.org/10.1134/S1063074006030084)
- Harris R.R., Bayliss D. 1990. Osmoregulation in *Corophium curvispinum* (Crustacea: Amphipoda), a recent coloniser of freshwater. *Journal of Comparative Physiology B* 160: 85–92.
- Hill C., Furst M., Hammar J. 1990. Introduction of the amphipods *Pallasea quadrispinosa* and *Gammaracanthus lacustris* into lakes in northern Sweden. *Annales Zoologici Fennici* 27: 241–244.
- Kurashov E.A., Barbashova M.A. 2008. First record of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 from Lake Ladoga, Russia. *Aquatic Invasions* 3(2): 253–256. DOI: [10.3391/ai.2008.3.2.18](https://doi.org/10.3391/ai.2008.3.2.18)
- Kurashov E.A., Barbashova M.A., Panov V.E. 2010. First finding of Ponto-Caspian invasive amphipod *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895) (Amphipoda, Crustacea) in Lake Ladoga. *Russian Journal of Biological Invasions* 1(4): 282–287. DOI: [10.1134/S2075111710040053](https://doi.org/10.1134/S2075111710040053)
- Kurashov E.A., Barbashova M.A., Barkov D.V. et al. 2012. Invasive amphipods as a factor of transformation of Lake Ladoga ecosystems. *Russian Journal of Biological Invasions* 3(3): 202–212. DOI: [10.1134/S2075111712030058](https://doi.org/10.1134/S2075111712030058)
- Kurashov E.A., Trifonova M.S., Barbashova M.A. 2020. Expansion dynamics of *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915 (Amphipoda, Crustacea) in Lake Ladoga. *Russian Journal of Biological Invasions* 11(4): 326–331. DOI: [10.1134/S2075111720040050](https://doi.org/10.1134/S2075111720040050)
- Panov V.E. 1996. Establishment of the Baikalian endemic amphipod *Gmelinoides fasciatus* in Lake Ladoga. *Hydrobiologia* 322(1):187-192. DOI: [10.1007/BF00031826](https://doi.org/10.1007/BF00031826)
- Panov V.E., Berezina N.A. 2002. Invasion history, biology and impacts of the Baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus*. In: Leppäkoski E., Gollasch S., Olenin S. (Ed.), *Invasive Aquatic Species of Europe – Distribution, Impacts and Management*. Dordrecht, pp. 96–103.
- Salonen J.K., Hiltunen M., Figueiredo K. et al. 2019. Population structure, life cycle, and trophic niche of the glacial relict amphipod, *Gammaracanthus lacustris*, in a large boreal lake. *Freshwater Biology* 64(12): 2176–2188. DOI: [10.1111/fwb.13404](https://doi.org/10.1111/fwb.13404)
- Takhteev V.V., Berezina N.A., Sidorov D.A. 2015. Checklist of the Amphipoda (Crustacea) from continental waters of Russia, with data on alien species. *Arthropoda Selecta* 24(3): 335–370. DOI: [10.15298/arthsel.24.3.09](https://doi.org/10.15298/arthsel.24.3.09)
- Timm T., Kangur K., Timm H. et al. 2001. Zoobenthos. In: Pihu E., Haberman J. (Ed), *Lake Peipsi. Flora and Fauna*. Tartu, pp. 82–99.