

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС,
ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.58

МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА ИЗМЕНЕНИЙ СООБЩЕСТВ
МАКРОЗООБЕНТОСА ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

© 2024 г. М. А. Барбашова^{а, *}, М. С. Трифонова^а, Е. А. Курашов^б

^аИнститут озерадения Российской академии наук Санкт-Петербургского
Федерального исследовательского центра РАН, Санкт-Петербург, Россия

^бИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: mbarba@mail.ru

Поступила в редакцию 16.08.2023 г.

После доработки 24.10.2023 г.

Принята к публикации 14.11.2023 г.

Представлены результаты исследований донных биоценозов в зарослях высшей водной растительности по всему периметру Ладожского озера в 2019 г. Выявлены значительные различия в пространственном распределении количественных характеристик макрозообентоса. Численность и биомасса зообентоса варьировали в пределах 392–49 800 экз./м² и 0.17–77.13 г/м² соответственно. По биомассе преобладали амфиподы (в среднем 49%). Отмечено снижение уровня развития зообентоса в 2019 г. по сравнению с 2014 г. Показана важная роль инвазивных видов амфипод (*Gmelinoides fasciatus* Stebbing, 1899, *Micrurus possolskii* Sowinsky, 1915, *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894), *Chelicorophium curvispinum* (Sars, 1895)) в межгодовых изменениях сообществ макрозообентоса в литоральной зоне озера.

Ключевые слова: Ладожское озеро, литоральная зона, макрозообентос, численность, биомасса, амфиподы, чужеродные виды

DOI: 10.31857/S0320965224050065, **EDN:** XSAEAD

ВВЕДЕНИЕ

Литоральная зона представляет собой прибрежную часть Ладожского озера, простирающуюся отреза воды до границ распространения высшей водной растительности вглубь водоема (8 м) и включающую в себя дно (собственно литораль) и водную массу, расположенную над литоралью. Ее площадь 2543.0 км² (14.3% площади водоема), объем водной массы 9.67 км³ (1.1% объема воды озера) (Науменко, 2013).

Литоральная зона обладает рядом специфических особенностей. Эта зона больше, чем любая другая, испытывает динамическое воздействие водной массы, здесь создаются своеобразные термические условия, выражающиеся в большой амплитуде суточных и сезонных колебаний температуры воды (Распопов, 1975). Она характеризуется высокой продуктивностью и значительным видовым разнообразием. Будучи зоной контакта с водосборной площадью, литоральная зона как экотон выполняет роль своеобразного экологического барьера между водосбором и основной акваторией озера и первой испытывает влияние

факторов различной природы (включая антропогенные) на озеро в целом (Распопов, Андроникова, 2002; Литоральная..., 2011).

По сочетанию морфометрических характеристик, степени гидродинамического воздействия и особенностям развития высшей водной растительности в прибрежной зоне выделены три района – южный, район открытых берегов (с подразделением на западный и восточный подрайоны) и шхерный (Распопов et al., 1996; Распопов и др., 1998). Береговая линия южного побережья озера существенно отличается от сильно изрезанной шхерно-островной северной части озера, где уклоны дна больше, чем на юге. Западный и восточный берега изрезаны слабо. Западное побережье (к югу от г. Приозерск) равнинное и на большом протяжении берег здесь образован каменистыми россыпями, лежащими на плотной серой глине, перекрытой тонким слоем песка. Вдоль восточного побережья располагаются многочисленные песчаные пляжи шириной до 50 м и более.¹ В южной части озера находятся три круп-

¹ <https://yandex.ru/maps/-/CDRLBVOX> Дата обращения 05.10.2023

ных мелководных залива: бухта Петрокрепость, губы Волховская и Свирская.

Изрезанность береговой линии, наличие заливов, их изолированность от озера, режим волнового воздействия, состав донных отложений, интенсивность антропогенного воздействия, а также степень зарастания макрофитами и тип фитоценоза формируют сообщества донных и фитофильных организмов (Распопов и др., 1990; Литоральная..., 2011). Сообщества макрозообентоса отличаются высоким видовым богатством, например, ~90% бентосных организмов, известных для Ладожского озера, обитают в литоральной зоне (Стальмакова, 1968; Андроникова, Распопов, 2007).

Исследования последних десятилетий показали, что в пределах литоральной зоны, как наиболее динамичной и продуктивной части озера, чужеродные виды имеют большое значение (Курашов и др., 2021). Наибольшую роль в трансформации экосистемы озера, прежде всего, играют ракообразные, среди них первое место принадлежит амфиподам (Курашов и др., 2018). К настоящему времени в озере зарегистрировано четыре вида инвазивных амфипод. Из них два вида байкальского происхождения — *Gmelinoides fasciatus* Stebbing, 1899 и *Micrurorus possolskii* Sowinsky, 1915 и два вида понто-каспийского происхождения — *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894) и *Chelicorophium curvispinum* (Sars, 1895).

В Ладожском озере первоначально в 1988 г. в бухте Петрокрепость обнаружен *Gmelinoides fasciatus* (Панов, 1994). После проникновения в озеро *G. fasciatus* заселил все литоральные биотопы, став доминирующим компонентом бентоса (Литоральная..., 2011). Впервые натурализовавшаяся популяция *Micrurorus possolskii* найдена в Щучьем заливе в 2012 г. (Barbashova et al., 2013). Однако ревизия архивных проб из этого залива показала, что временем первой регистрации *M. possolskii* в озере надо считать 2003 г. (Kurashov et al., 2020). Виды понто-каспийских амфипод впервые встречены в Волховской губе: в 2006 г. *Pontogammarus robustoides* (Kurashov, Barbashova, 2008), в 2009 г. — *Chelicorophium curvispinum* (Kurashov et al., 2010). История проникновения инвазивных видов амфипод в Ладожское озеро дана в публикациях (Panov, 1996; Panov, Berezina, 2002; Бerezina, 2023).

Цель работы — представить данные по количественному развитию, структуре, особенностям распределения макрозообентоса в 2019 г. и оценить межгодовую изменчивость донных беспозвоночных в литорали озера.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал по макрозообентосу собирали на 35 станциях по всему периметру озера июле–ав-

густе 2019 г. (табл. 1, рис. 1). Пробы отбирали на глубинах 0.20–1.00 м в зарослях высшей водной растительности (в основном ассоциации с преобладанием тростника).

В целом методика исследования соответствовала таковой, изложенной в (Руководство..., 1983). Для сбора проб литоральных макробеспозвоночных в зарослевых биотопах использовали трубчатый пробоотборник Панова–Павлова с площадью сечения 0.125 м² (Панов, Павлов, 1986). Для сбора на песчаных грунтах и в Щучьем заливе применяли дночерпатель Петерсена (Literature..., 2003) (площадь захвата 1/40 м²; по две выемки в каждой точке). Пробы грунта промывали через капроновый газ с диаметром ячеек 125 мкм и фиксировали формалином до его конечного содержания 4%. В лаборатории пробы разбирали, выбранные организмы сортировали по группам и видам, подсчитывали и повторно фиксировали 70%-ным 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..., 2016) и Базикаловой А.Я. (1951) с использованием стереоскопического микроскопа Zeiss STEMI DV4.

При оценке значимости группы или вида в сообществе принимали во внимание шкалу доминирования по численности и биомассе, представленную в работе (Баканов, 2005).

Для оценки многолетних изменений макрозообентоса использовали данные мониторинговых рейсов 2006 г., 2014 г., а также материалы, собранные в южной части озера в 2010 г. Для оценки достоверности различий между периодами наблюдений применяли *t*-критерий Стьюдента (Лакин, 1980). Перед статистической обработкой данные преобразовывали путем логарифмирования $\lg(x + 1)$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В 2019 г. литоральный макрозообентос представляли животные следующих систематических групп: Hydridae, Turbellaria, Mermithidae, Oligochaeta, Hirudinea, моллюски Bivalvia и Gastropoda, Isopoda, Amphipoda, Hydracarina, Ephemeroptera, Trichoptera, Hemiptera, Plecoptera, Coleoptera, Megaloptera, Lepidoptera, Chironomidae, Ceratopogonidae, Tabanidae и прочие Diptera. Постоянными представителями донных биоценозов были Oligochaeta, их встречаемость 100%. Из остальных групп в массе и наиболее часто встречались Chironomidae, Amphipoda, Isopoda, Mol-lusca, Hirudinea и Trichoptera. Видовой состав указанных групп (за исключением отдельных видов) в данной работе не приводится, поскольку это вопрос специального рассмотрения.

Таблица 1. Характеристика исследованных местообитаний в литоральной зоне Ладожского озера в 2019 г.

Станция	Местоположение	Координаты		Тип грунта	Тип зарослей	Глубина, м
		с.ш.	в.д.			
10	У Питкяранты	61°33'920"	31°28'037"	Илистая литораль с большим количеством растительных остатков	Хвощ, рдесты, элодея	0.6
12	зал. Импилахти	61°37'278"	31°10'314"	Песок	Тростник	0.7
13	зал. Хауккалаhti	61°38'122"	31°11'242"	Глина	Тростник	0.7
13b	зал. Хауккалаhti	61°38'122"	31°11'242"	Ил на глине	—	0.9
15	Около пос. Ляскеля	61°42'412"	31°00'068"	Заиленный песок с растительными остатками	Тростник, горец, рдесты	0.9
16	М. Умoppiуми	61°40'856"	31°05'570"	Камни, ил, растительные остатки	Тростник	0.6
17	Залив у п-ва Рауталаhti	61°45'059"	30°52'699"	Камни	Тростник	0.4
C1-19	Сортавальские шхеры	61°44'729"	30°48'245"	Мелкий заиленный песок с глиной	<i>P. perfoliatus</i>	0.7
20	о. Путсари	61°30'862"	30°31'783"	Песчаная литораль	Хвощ, ситняг, горец	0.6
21	Якимварский залив, Сороло	61°29'157"	30°13'816"	Глинистый грунт	Тростник	1.0
21b	Якимварский залив, Сороло	61°28'895"	30°13'636"	Илистая литораль	Хвощ, горец	1.0
22	Напротив о. Койеонсари	61°17'069"	30°08'886"	Дерновина тростника	Тростник	0.7
22b	Напротив о. Койеонсари	61°17'039"	30°08'876"	Песок	Ситняг	0.7
4	Щучий залив заросли	61°04'916"	30°05'419"	Заиленный песок	Элодея, рдест пронзеннолистный	0.5
4a	Щучий залив открытая литораль	61°04'916"	30°05'419"	Сильно заиленный песок	—	0.5
23	Приозерск	61°02'644"	30°10'716"	Песок	Тростник	0.4
26	Владимирская бухта	60°50'203"	30°28'235"	Песчаная заиленная литораль	Рдесты, лютик, горец	0.7
27	Тайполовский залив	60°37'174"	30°31'635"	Песок	Тростник	0.6
28	бух. Далекая	60°34'320"	30°40'552"	Песок, камни, дерновина	Тростник	0.7
30	М. Осиновец	60°06'555"	31°05'175"	Песок с камнями на глине	Тростник, рдесты	0.5
31	пос. им. Морозова	59°58'381"	31°04'142"	Заиленный песок	Рдесты, элеохарис	0.6
L3-10	Назия	59°54'344"	31°22'449"	Песок мелкий	Тростник	0.8
3Hк	Назия	59°54'360"	31°21'472"	Заиленный ил с растительными остатками	Густые заросли элодеи	0.4
L2	Кобона	60°01'238"	31°32'611"	Песок	Тростник	0.6
L10-14	Волховская губа, 4 км от устья Волхова влево	60°07'562"	32°15'749"	Песок	Тростник	0.5
L9-14	Волховская губа, 2 км от устья Волхова влево	60°07'638"	32°17'669"	Песок	<i>P. perfoliatus</i> , нитчатки	0.3
L4-14	Волховская губа, выход из Волхова в Ладогу	60°07'759"	32°19'429"	Песок	Тростник	0.3
5УВ	Устье Волхов	60°07'035"	32°19'585"	Песок	Рдесты, стрелолист	0.4
5	дер. Вороново	60°16'374"	32°37'592"	Крупный песок	Тростник	0.4
L1-19	Заостровье	60°18'401"	32°36'207"	Песок	Редкий <i>P. perfoliatus</i>	0.3
L16-10	Устье Свири	60°29'842"	32°48'899"	Песок	Тростник	0.6
8ГХ	Берег Свирской губы	60°37'190"	32°57'315"	Песок	—	1.0
7	Андрусовская бухта	60°58'744"	32°36'271"	Камни, песок	Тростник	0.4
8	У о. Мانتинсари	61°20'521"	31°39'829"	Камни, песок	Тростник	0.6
9	Залив Уксунлахти	61°24'026"	31°40'497"	Плотная дерновина, песок	Тростник	0.6

Примечание. "—" — отсутствие растительности.

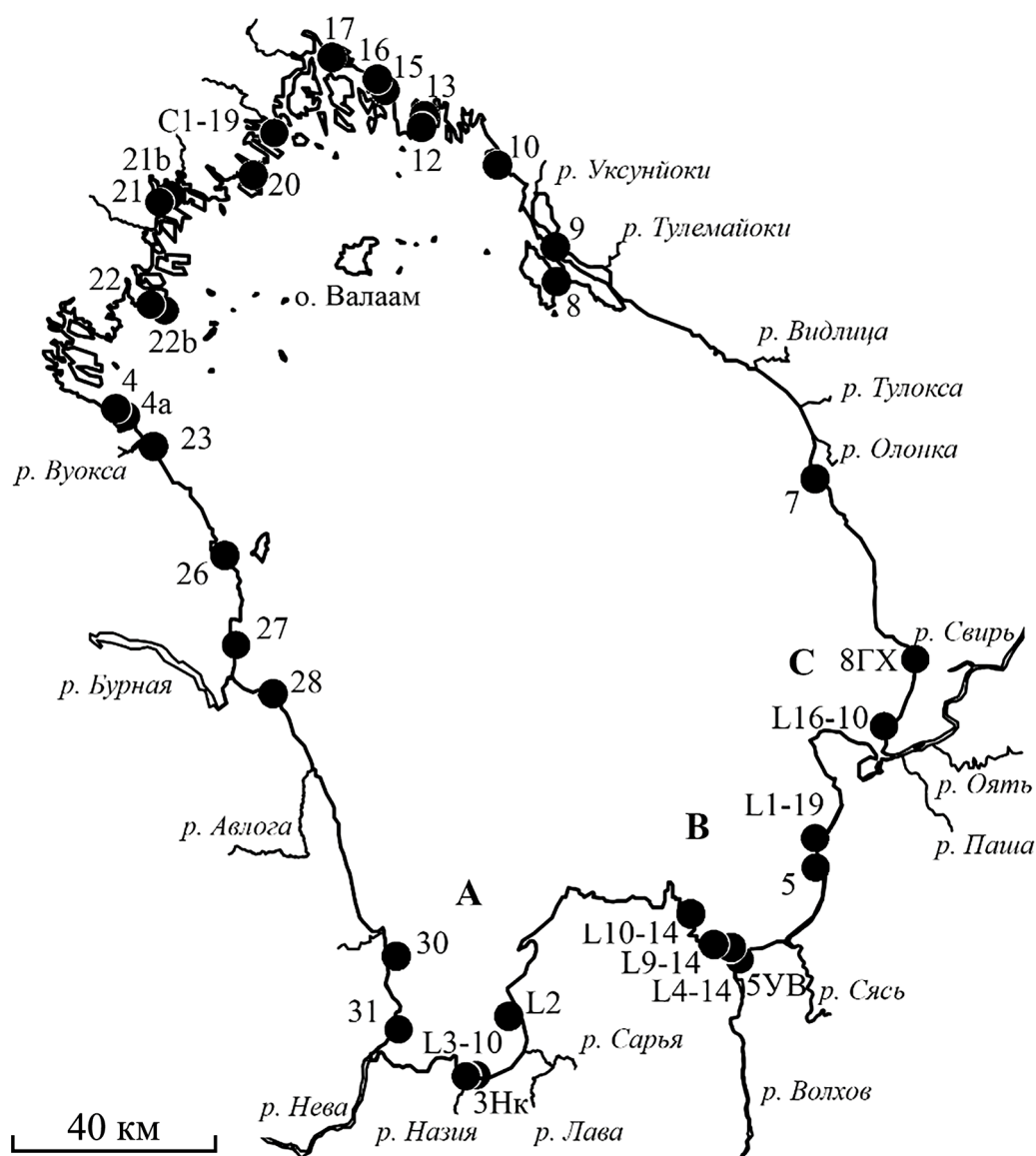


Рис. 1. Схема расположения станций в литоральной зоне озера. Южные заливы озера: А — Бухта Петрокрепость, В — Волховская губа, С — Свирская губа. Черными кружками обозначены станции.

В 2019 г. численность макрозообентоса изменялась от 392 до 49 800 экз./м², биомасса от 0.17 до 77.13 г/м² (табл. 2). Суммарная численность в среднем по литорали озера достигала 7100 ± 1652 экз./м², биомасса — 16.72 ± 3.28 г/м². Донные биоценозы были разнообразны по составу и соотношению отдельных таксонов в общей численности и биомассе. По численности в среднем преобладали амфиподы (43) и хирономиды (36%), доля олигохет и моллюсков была 14 и 1.5% соответственно, на остальные группы бентоса приходилось 5.5% общей численности макрозообентоса. Вклад амфипод в биомассу зообентоса достигал 49, хирономид — 16, олигохет — 10, моллюсков — 8, пиявок — 7, ручейников — 4, остальных групп — 6%.

Мозаичный характер пространственного распределения и различия в количественном развитии сообществ макрозообентоса обусловлены разнообразием биотопических условий в литорали озера. Низкими биомассами (0.17–0.68 г/м²) отличались донные биоценозы на открытом побережье Свирской губы (ст. 8ГХ), в Волховской губе у д. Вороново (ст. 5), в шхерном районе озера около пос. Ляскеля (ст. 15) и в заливе Импилахти (ст. 12). Большое значение в бентофауне играли амфиподы (24–69%) и хирономиды (7–59%). На ст. 5 также была существенна роль олигохет (19%).

Биомассы бентоса 1.62–6.16 г/м² характерны для биотопов северной части озера, а также в зал. Уксунилахти (ст. 9) восточной части озера. В вершинах заливов шхерного района и на дру-

Таблица 2. Показатели численности (N , экз./м²) и биомассы (B , г/м²) всего макрозообентоса, ракообразных (Amphipoda) и их доли (%) на литоральных станциях Ладожского озера в 2019 г.

Станция	Весь макрозообентос		Amphipoda			
	N , экз./м ²	B , г/м ²	N , экз./м ²	B , г/м ²	N , %	B , %
Шхерный район						
10	5656	9.35	3336	7.50	58.98	80.21
12	800	0.68	168	0.31	21.00	45.59
13	936	3.85	424	0.86	45.30	22.34
13b	1720	2.39	32	0.13	1.86	5.44
15	640	0.48	128	0.11	20.00	22.92
16	560	3.05	40	0.14	7.14	4.59
17	2752	4.18	744	1.39	27.03	33.25
C1-19	944	1.62	112	0.36	11.86	22.22
20	1296	1.64	368	0.85	28.40	51.83
21	1928	4.78	0	0	0	0
21b	776	6.16	0	0	0	0
22	2488	6.00	40	0.04	1.61	0.67
22b	10000	22.34	8392	19.75	83.92	88.41
Шхерный район, Щучий залив						
4	7520	28.36	5060	17.17	67.29	60.54
4a	13540	33.39	10620	30.59	78.43	91.61
Западный район						
23	2640	6.86	1768	4.90	66.97	71.43
26	8800	30.20	4576	18.16	52.00	60.13
27	11704	38.90	10688	34.33	91.32	88.25
28	17296	35.80	16112	33.09	93.15	92.43
Южный район, бухта Петрокрепость						
30	2480	8.50	2347	8.40	94.64	98.82
31	5740	26.76	4260	22.02	74.22	82.29
L3-10	2620	11.00	380	1.96	14.50	17.82
3Hк	49800	74.56	5240	20.36	10.52	27.31
L2	24780	17.95	23220	15.96	93.70	88.91
Южный район, Волховская губа						
L10-14	19987	29.35	14613	24.25	73.11	82.60
L9-14	11720	21.90	3480	9.05	29.69	41.32
L4-14	13500	35.27	5360	20.58	39.70	58.35
5УВ	1960	77.13	220	1.14	11.22	1.48
5	1024	0.44	672	0.31	65.63	70.45
L1-19	8580	7.80	2980	5.10	34.73	65.38
Южный район, Свирская губа						
L16-10	2376	7.43	56	0.22	2.36	2.96
8ГХ	392	0.17	72	0.11	18.37	64.71
Восточный район						
7	6192	17.06	5456	10.60	88.11	62.13
8	4360	7.77	3856	7.05	88.44	90.73
9	952	1.98	8	0.03	0.84	1.52

гих мелководных, защищенных от волнения участках, часто встречаются илистые отложения, содержащие неразложившиеся растительные остатки. На таких биотопах амфиподы или отсутствовали (Якимварский залив, ст. 21 и 21b), или их доля (0.7–1.5%) была минимальна (ст. 22 напротив о. Койеонсари и ст. 9). Здесь основу биомассы определяли олигохеты (3–24), хиро-

номиды (12–29), моллюски (18–31) и пиявки (5–62%). В зал. Уксунлахти также была высока роль ручейников (22) и изоподы *Asellus aquaticus* L. (12%). В зал. Хауккалаhti на глинистой литорали как в зарослях тростника (ст. 13), на участке без растительности (ст. 13b) и у мыса Умоппиуми (ст. 16) на долю амфипод приходилось от 5 до 22%. На ст. 13b был значителен вклад поденок (38), а на

ст. 13 — личинок водных жуков (36%). На илистой литорали с камнями и большим количеством растительных остатков в зарослях тростника (ст. 16) большую роль в биомассе бентоса играли пиявки (35), хирономиды (21) и *Sialis lutaria* L. (Megaloptera) (8%). Поденки занимали второстепенное положение в сообществе (5%). На каменисто-песчаной и мелкопесчаной литорали (ст. С1-19, 20, 17) доля амфипод в биомассе бентоса достигала 23–52%. В заливе у п-ова Рауталаhti (ст. 17) существенный вклад в биомассу вносили хирономиды (26) и ручейники (17%).

Биомассу бентоса в диапазоне 6.86–9.35 г/м² наблюдали в шхерах у г. Питкяранта (ст. 10), в западной части озера в устье р. Вуокса (ст. 23), в южной части озера у мыса Осиновец (ст. 30), у пос. Заостровье (ст. L1–19) и в устье р. Свирь (ст. L16–10) г/м², в восточной части озера у о. Мантасаари (ст. 8). На ст. L16–10 основу биомассы составляли пиявки (34), ручейники (19), олигохеты (17), хирономиды (10) и личинки водных жуков (12%), на долю амфипод приходилось только 3% (рис. 2). На остальных участках доминировали амфиподы (65–99%).

В бухте Петрокрепость в районе пос. Назия (ст. L3–10) в зарослях тростника, где биомасса бентоса равнялась 11.00 г/м², преобладали олигохеты (77%).

Схожими по составу и биомассе макрозообентоса (17.06–29.35 г/м²) были донные биоценозы в шхерном районе напротив о. Койеонсари (ст. 22b) и в Щучьем заливе в зарослях элодеи и рдеста пронзеннолистного (ст. 4); в бухте Петрокрепость у пос. им. Морозова (ст. 31) и у д. Кобона (ст. L2); в Волховской губе в 2 км (ст. L9–14) и 4 км (ст. L10–14) западнее устья р. Волхов; вдоль восточного побережья в Андрусовской бухте (ст. 7). В этих местообитаниях преобладали амфиподы (41–82%). В Щучьем заливе также отмечена значительная доля хирономид (30%), в 2 км от впадения р. Волхов — моллюсков (17%), а в Андрусовской бухте — поденок (18%).

Существенного обилия (30.20–38.90 г/м²) бентос достигал вдоль западного побережья в бухте Владимирская (ст. 26), в Тайполовском заливе (ст. 27) и в бухте Далекая (ст. 28), в Волховской губе недалеко от впадения р. Волхов в р. Ладогу (ст. L4–14), а также в Щучьем заливе на откры-

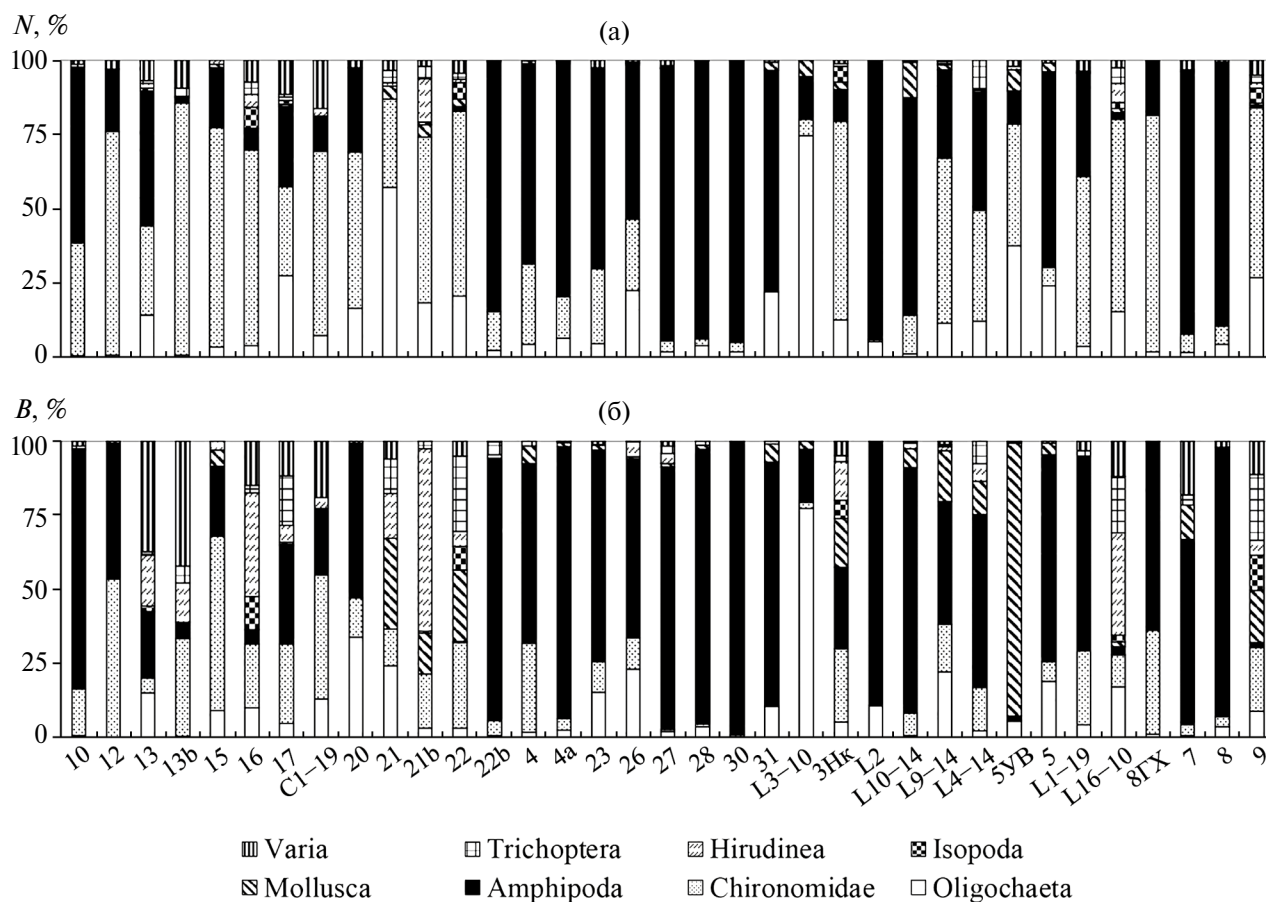


Рис. 2. Соотношение основных групп макрозообентоса по численности (а) и биомассе (б) на станциях литоральной зоны Ладожского озера в июле–августе 2019 г. По оси абсцисс — номера станций.

той песчаной литорали (ст. 4а). Основной вклад в биомассу вносили амфиподы (58–92%).

Довольно большую биомассу (74.56 г/м²) макрозообентоса наблюдали в бухте Петрокрепость на устьевом участке р. Назия (ст. 3Нк). Основу биомассы составляли хирономиды (25), амфиподы (27), моллюски (17) и пиявки (13%). Максимальная биомасса (77.13 г/м²) отмечена в устье р. Волхов (ст. 5УВ), где доминировали моллюски (92%).

Таким образом, на многих биотопах литоральной зоны преобладали амфиподы. За период наблюдений численность этих ракообразных колебалась от 8 до 23 220 экз./м² (0.8–94.6% общей численности), биомасса — от 0.03 до 34.33 г/м² (0.7–98.8% общей биомассы) (табл. 2).

Следует отметить приуроченность разных видов амфипод к различным районам озера. Наиболее широко в озере представлен *Gmelinoides fasciatus* (частота встречаемости в пробах (f) в целом по озеру 94%). Его численность варьировала от 8 до 23 220 экз./м², биомасса — от 0.01 до 31.32 г/м². Средние значения численности и биомассы *G. fas-*

ciatus равнялись 3128 ± 877 экз./м² и 6.66 ± 1.61 г/м² соответственно. Максимальное скопление *G. fasciatus* наблюдали в бухте Петрокрепость в районе д. Кобона (ст. L2), а максимальную биомассу — на западном побережье в Тайполовском заливе (ст. 27).

Micrurus possolskii встречался (f 29%) от участка в шхерах в заливе напротив о. Койеонсари (ст. 22b), вдоль западного побережья и до участка в районе пос. Назия (ст. L3–10) в бухте Петрокрепость. На различных биотопах его численность изменялась от 40 до 3136 экз./м², биомасса от 0.21 до 18.39 г/м². Максимальная биомасса отмечена у пос. им. Морозова (ст. 31). Здесь доля *M. possolskii* достигала 71% численности амфипод и 84% их биомассы (рис. 3).

Понто-каспийские виды *Pontogammarus robustoides* и *Chelicorophium curvispinum* регистрировали только в Волховской губе, встречаемость обоих видов — 11%. Плотность популяции и биомасса *Pontogammarus robustoides* (80–4880 экз./м², 0.68–19.58 г/м²) были довольно высоки. Численность *Chelicorophium curvispinum* варьировала от 20

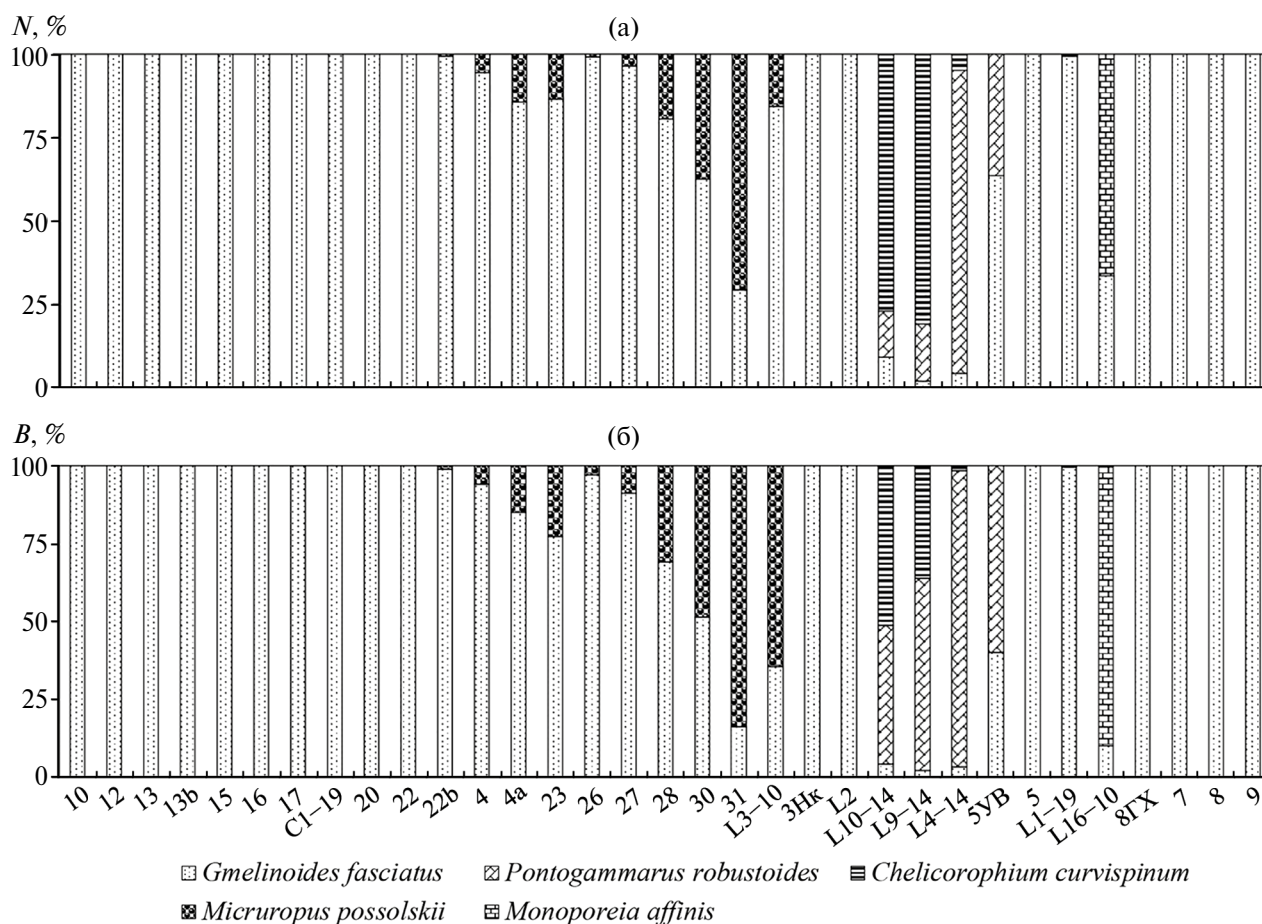


Рис. 3. Процентное соотношение инвазивных и реликтовых амфипод по численности (а) и биомассе (б) на станциях литоральной зоны Ладожского озера в июле–августе 2019 г. По оси абсцисс — номера станций.

до 11 293 экз./м², биомасса — от 0.02 до 12.43 г/м². Максимальную биомассу *Pontogammarus robustoides* фиксировали у выхода из р. Волхов в р. Ладогу (ст. L4–L14), а *Chelicorophium curvispinum* — в четырех км левее устья р. Волхов (ст. L10–L14).

В Свирской губе на открытой песчаной литорали (ст. 8ГХ) совместно с *Gmelinoides fasciatus* встречены единичные экземпляры реликтовых амфипод *Monoporeia affinis* (Lindstrom) (48 экз./м², 0.095 г/м²).

Представляет интерес оценка уровня развития бентоса в различных растительных ассоциациях. В озере преобладают в основном тростниковые заросли. Из табл. 3 видно, что средние показатели численности и биомассы как всего макрозообентоса, так и его некоторых основных групп (олигохет, хирономид, изопод, моллюсков, пиявок) были ниже в растительных ассоциациях тростника. Однако достоверных различий (сравнение выборочных средних по *t*-критерию Стьюдента) в развитии зообентоса между разными растительными ассоциациями не обнаружено.

Сравнение результатов двух съемок по периметру озера в 2014 и 2019 гг. показало снижение количественных показателей литорального макрозообентоса в 2019 г. Отмечено достоверное уменьшение общей численности ($t = 3.63$; $p < 0.001$) и биомассы ($t = 3.08$; $p < 0.01$) зообентоса, численности ($t = 5.01$; $p < 0.001$) и биомассы ($t = 3.74$; $p < 0.001$) олигохет, численности ($t = 3.50$; $p < 0.001$) и биомассы ($t = 2.81$; $p < 0.001$) хирономид, а также уменьшение численности пиявок ($t = 3.27$; $p < 0.01$). Кроме того, значительно снизились численность ($t = 6.13$; $p < 0.001$) и биомасса ($t = 4.24$; $p < 0.001$) бентоса в северном шхерном районе озера (табл. 4). Щучий залив в табл. 4 особо выделен, поскольку он является модельным объектом исследований происходящих в нем из-

менений в связи со снижением антропогенной нагрузки (Литоральная..., 2011).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

По имеющимся материалам не удалось выявить связь развития вселенцев *Gmelinoides fasciatus* или *Micruropus possolskii* с тем или иным типом растительных ассоциаций. Однако исследования 2013–2018 гг. в Щучьем заливе показали, что в распределении байкальских инвазивных амфипод по биотопам этого залива имелась определенная дифференциация. *Gmelinoides fasciatus* предпочитал заросли тростника, где его доля в биомассе составляла 69–100% биомассы амфипод, *Micruropus possolskii* — песчаную или заиленную литораль, где его доля в биомассе амфипод достигала 84% (Barbashova et al., 2021). Приуроченность *M. possolskii* к песчаным биотопам, вероятно, обусловлена его экологическими предпочтениями и приверженностью к хорошо прогреваемым биотопам. Этот вид ведет преимущественно роющий образ жизни и наиболее часто встречается на песчаной литорали с небольшим процентом покрытия макрофитами (Бекман, 1962; Визер, 2005).

Вселение *Gmelinoides fasciatus* привело к изменениям в структуре и функционировании прибрежных биоценозов Ладожского озера. Впоследствии то же самое произошло после вселения этого вида в Онежское озеро (Sidorova, 2023). Проникнув в озеро в конце 1980-х годов, уже к 2000 г. *G. fasciatus* освоил всю литоральную зону озера. Средние биомассы бентоса в 1990 г. (33.8 г/м²) (Kurashov et al., 1996) и в 2000 г. (34.6 г/м²) (Berezina et al., 2009) схожи, однако вклад аборигенных видов уменьшился с 99 до 14%. Общая численность и биомасса макробентоса за период 2000–2005 гг.

Таблица 3. Численность (N , экз./м²) и биомасса (B , г/м²) вселенца *Gmelinoides fasciatus*, основных групп и всего макрозообентоса в растительных ассоциациях тростника и других макрофитов литорали Ладожского озера в 2019 г.

Группа	Тростник		Другие макрофиты	
	N	B	N	B
Oligochaeta	509 ± 133	0.96 ± 0.43	1105 ± 540	2.10 ± 0.72
Chironomidae	851 ± 265	0.80 ± 0.26	4556 ± 2781	3.37 ± 1.59
Amphipoda	4304 ± 1525	8.23 ± 260	3169 ± 784	10.12 ± 2.65
<i>G. fasciatus</i>	3148 ± 1360	5.09 ± 2.00	2593 ± 820	7.65 ± 2.51
Isopoda	16 ± 8	0.07 ± 0.03	211 ± 219	0.39 ± 0.40
Mollusca	144 ± 120	0.63 ± 0.23	163 ± 115	7.62 ± 6.10
Hirudinea	25 ± 9	0.48 ± 0.17	72 ± 44	1.34 ± 0.86
Trichoptera	86 ± 65	0.48 ± 0.16	24 ± 7	0.30 ± 0.15
Varia	65 ± 19	0.41 ± 0.17	105 ± 47	0.43 ± 0.30
Весь бентос	6000 ± 1678	12.06 ± 2.91	9405 ± 4001	25.67 ± 7.72

Примечание. Даны средние и их ошибки. Другие макрофиты — элодея, рдест, стрелолист, хвощ, ситняг, горец, элиохарис.

Таблица 4. Численность (N , экз./м²) и биомасса (B г/м²) основных групп и всего макрозообентоса в литоральной зоне различных районов Ладожского озера (июль–август 2014 и 2019 гг.)

Показатель	2014 г.***		2019 г.	
	N	B	N	B
Группы бентоса:				
Oligochaeta	2123 ± 389	3.39 ± 0.71	697 ± 198*	1.30 ± 0.35*
Chironomidae	3609 ± 687	2.79 ± 0.47	2152 ± 961*	1.68 ± 0.58*
Amphipoda	5251 ± 1218	17.16 ± 5.01	3852 ± 929	9.05 ± 1.85
Isopoda	130 ± 64	0.45 ± 0.28	82 ± 73	0.17 ± 0.13
Mollusca	189 ± 61	9.26 ± 5.02	140 ± 77	2.98 ± 2.05
Hirudinea	128 ± 28	1.23 ± 0.34	38 ± 14*	0.74 ± 0.30
Trichoptera	75 ± 17	0.95 ± 0.36	60 ± 37	0.39 ± 0.10
Varia	209 ± 48	1.26 ± 0.36	79 ± 19	0.41 ± 0.14
Весь бентос	11 714 ± 1577	36.49 ± 8.63	7100 ± 1652*	16.72 ± 3.28*
Районы озера:				
Шхерный**	10 494 ± 1688	22.73 ± 6.55	2346 ± 774*	5.12 ± 1.66*
Щучий залив	5207 ± 3498	20.89 ± 13.91	10530 ± 4257	30.87 ± 3.56
Западный	6853 ± 1483	15.29 ± 3.38	10110 ± 3523	27.94 ± 8.37
Южный	18 197 ± 3486	69.98 ± 22.43	11151 ± 4020	24.48 ± 7.29
Восточный	5405 ± 3734	13.85 ± 6.38	3835 ± 1880	8.94 ± 5.38

Примечание. Даны средние значения и их ошибки; * Значимые различия ($p < 0.05$) по t -критерию Стьюдента; ** без учета данных в Щучьем заливе; *** без учета данных на о. Валаам.

значительно увеличились за счет роста обилия *G. fasciatus* и других бентосных групп. В 2005 г. средняя биомасса *G. fasciatus* была 54 г/м², его вклад в суммарную численность и биомассу превысил 70% как в 2000 г., так и 2005 г. (Berezina et al., 2009).

В 2006 г. средняя биомасса бентоса в растительных ассоциациях тростника составила 28.09 г/м² (ниже, чем в предыдущие годы), однако роль байкальского вселенца *G. fasciatus* по-прежнему была высока – в среднем 58% численности и 49% биомассы всего бентоса. В 2014 г. средние значения биомассы (37.56 г/м²) превышали таковые предыдущих лет. Доля *G. fasciatus* в общей численности и биомассе бентоса снизилась до 31 и 21% соответственно (Barbashova et al., 2021). В 2019 г. в зарослях тростника средняя численность всего бентоса (6000 ± 1678 экз./м²) и средняя биомасса (12.06 ± 2.91 г/м²) были ниже, чем в 2014 г. Вклад *G. fasciatus* в общую численность и биомассу бентоса вырос до 52 и 42% соответственно.

В связи с вхождением в состав сообществ зообентоса литорали Ладожского озера инвазивной амфиподы *G. fasciatus* отмечено снижение численности и даже исчезновение из многих мест обитания аборигенных ракообразных *Gammarus lacustris* Sars и *Asellus aquaticus* (Panov, Berezina, 2002; Курашов и др., 2006). *Gammarus lacustris*, широко распространенный ранее на каменистой слабоприбойной литорали озера (Стальмакова, 1961; Кузьменко, 1964), в наших сборах 2019 г. не об-

наружен. Встречаемость водяного ослика *Asellus aquaticus* в 2019 г. была 29%. Его средние величины численности и биомассы достигали 286 ± 262 экз./м² (пределы колебания 8–2520 экз./м²) и 0.60 ± 0.47 г/м² (0.01–4.56 г/м²) соответственно, что ниже средних величин его развития в 2006 г. (численность – 688 экз./м², биомасса – 1.58 г/м²) при встречаемости 35% (Барбашова, Курашов, 2011). Снижение роли *A. aquaticus* в донных сообществах литоральной зоны вероятно связано с хищничеством инвазивных амфипод.

Исследования на о. Валаам в 2017–2018 гг. показали, что *A. aquaticus* присутствовал на подводных склонах с глубинами 1–18 м, встречался на грунтах всех типов и на склонах побережья разной степени открытости. Наибольшей численности и биомассы (2737 экз./м² и 5.60 г/м² соответственно) вид достигал на глубинах 1–7 м. *Asellus aquaticus* успешно конкурировал с *Gmelinoides fasciatus* в наиболее благоприятных для последнего условиях в литорали, поскольку у него как у аборигенного вида выше устойчивость к волновому воздействию по сравнению с *G. fasciatus* (Зуев, 2023).

В настоящее время наблюдается активное распространение *Micruropus possolski* в Ладожском озере, что неизбежно приводит к перестройкам в литоральных биоценозах тех мест, где данный вид может адаптироваться. До 2014 г. зона обитания этого вида была ограничена участком западного

побережья от Щучьего залива до бухты Далекой. На различных биотопах его биомасса изменялась от 1.61 до 7.12 г/м². В этом районе амфиподы были преобладающей группой макрозообентоса. Биомассу амфипод почти в равных долях определяли *M. possolski* (48) и *Gmelinoides fasciatus* (52%). В 2017 г. *Micruropus possolski* обнаружен в районе м. Осиновец и в центральной части бухты Петрокрепость, а в 2018 г. — у пос. им. Морозова (Barbashova et al., 2021). В 2019 г. этот вид уже находили в районе пос. Назия, а также в северной шхерной части озера в заливе напротив о. Койе-онсари. Кроме того, в 2019 г. существенно выросли количественные характеристики *M. possolskii* (1820 экз./м², 6.40 г/м²) в центре бухты Петрокрепость (ст. 114; 60°01.017' с.ш., 31°15.000' в.д.), здесь на его долю приходилось 84% численности и 93% биомассы амфипод.

В 2019 г. в южной части озера уменьшились количественные показатели макрозообентоса, что было связано со снижением уровня развития понто-каспийского вселенца *Pontogammarus robustoides*. Известно (Алимов и др., 2004; A handbook..., 2012), что при попадании вида-вселенца в новые для него условия, где отсутствует естественное ограничение его расселения и нет хищников, паразитов и конкуренции, создается идеальная ситуация для роста численности. Сначала рост численности (или биомассы) происходит незаметно и медленно, затем становится быстрым, что может приводить к популяционному взрыву. При отсутствии ограничений со стороны условий среды такой рост может продолжаться неограниченно долго. Как правило, в природе на определенном этапе наращивания численности видом возникает лимитирование теми или иными факторами среды. Это приводит к замедлению роста численности (или биомассы), достижению верхнего предела и дальнейшему поддержанию этих показателей примерно на одном уровне. Для большинства видов амфипод характерен именно такой вид наращивания численности в новых местообитаниях (Березина, 2004). Схожую ситуацию наблюдали в Волховской губе, где *P. robustoides* появился в 2006 г. Будучи активным хищником, в состав рациона которого входит и *Gmelinoides fasciatus* (Березина, Максимов, 2016), *Pontogammarus robustoides*, относящийся к наиболее опасным инвазивным видам (Самые..., 2018), мог оказывать значительный хищный пресс на зообентосные сообщества. В 2014 г. он дал вспышку развития, когда его биомасса на отдельных участках залива достигала 82.56 г/м². Сравнение средних величин обилия *P. robustoides* за 2014 г. и 2019 г. показало достоверное уменьшение ($t = 3.67$; $p < 0.05$) его биомассы в 2019 г. в >6 раз. Количественные характеристики другого понто-каспий-

ского вида *Chelicorophium curvispinum* с 2014 г. не изменились (рис. 4). В настоящее время зона обитания понто-каспийских амфипод *Pontogammarus robustoides* и *Chelicorophium curvispinum* по-прежнему ограничена границами Волховской губы. Их дальнейшему распространению, вероятно, препятствует низкая минерализация вод в озере.

Ранее показано (Соколов, 1956; Литоральная..., 2011), что для количественных показателей макробентоса в различных районах литоральной зоны озера характерна большая изменчивость. При этом, антропогенное влияние часто бывает решающим фактором для сукцессий донных сообществ (Bass, 1992; Harris, 2012), а колебания биомассы и численности зообентоса связаны с высоким разнообразием местообитаний и неоднородностью распределения донных беспозвоночных.

Несомненно, что общий количественный уровень развития макрозообентоса в литорали определяется сложным комплексом разнообразных факторов. Один из них — климатический, который в конечном итоге определяет гидрометеорологические условия каждого года и уровненный режим озера (Литоральная ..., 2011; Современное..., 2021). Увеличение суммы температур в прибрежной мелководной зоне юга Ладожского озера привело к возможности успешного размножения моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и его натурализации в условиях низкой минерализации вод Ладожского озера (Dudakova et al., 2021). Если сравнить суммарные средние показатели макрозообентоса литорали озера в 2006 г. (28.09 г/м²), 2014 г. (36.49 г/м²) и 2019 г. (16.72 г/м²) с температурой воды в эти годы при максимальном прогреве воды (июль–август), которая достигала 2006 г. $18.68 \pm 0.56^\circ\text{C}$, в 2014 г. — $24.09 \pm 0.55^\circ\text{C}$, в 2019 г. — $17.75 \pm 0.5^\circ\text{C}$, то можно выдвинуть гипотезу, что температурный фактор прямо и опосредованно определяет общий уровень развития макрозообентоса в литоральной зоне. Кроме того, определенное влияние может оказывать и изменяющийся уровень воды в озере. Известно, что подъем уровня сопровождается снижением фитомассы и плотности зарослей тростника (Schmieder et al., 2002). Для Ладожского озера отмечена эта же закономерность снижения значений фитомассы и плотности зарослей тростника при подъеме уровня воды (Литоральная..., 2011). Более высокий уровень воды в озере в 2019 г. (451 см), чем в 2014 г. (438 см) мог вызвать изменения в развитии и составе сообществ макрофитов, соответственно опосредованно повлиять на развитие донной и фитофильной фауны и привести к снижению количественных показателей макрозообентоса. Однако такие вопросы требуют более

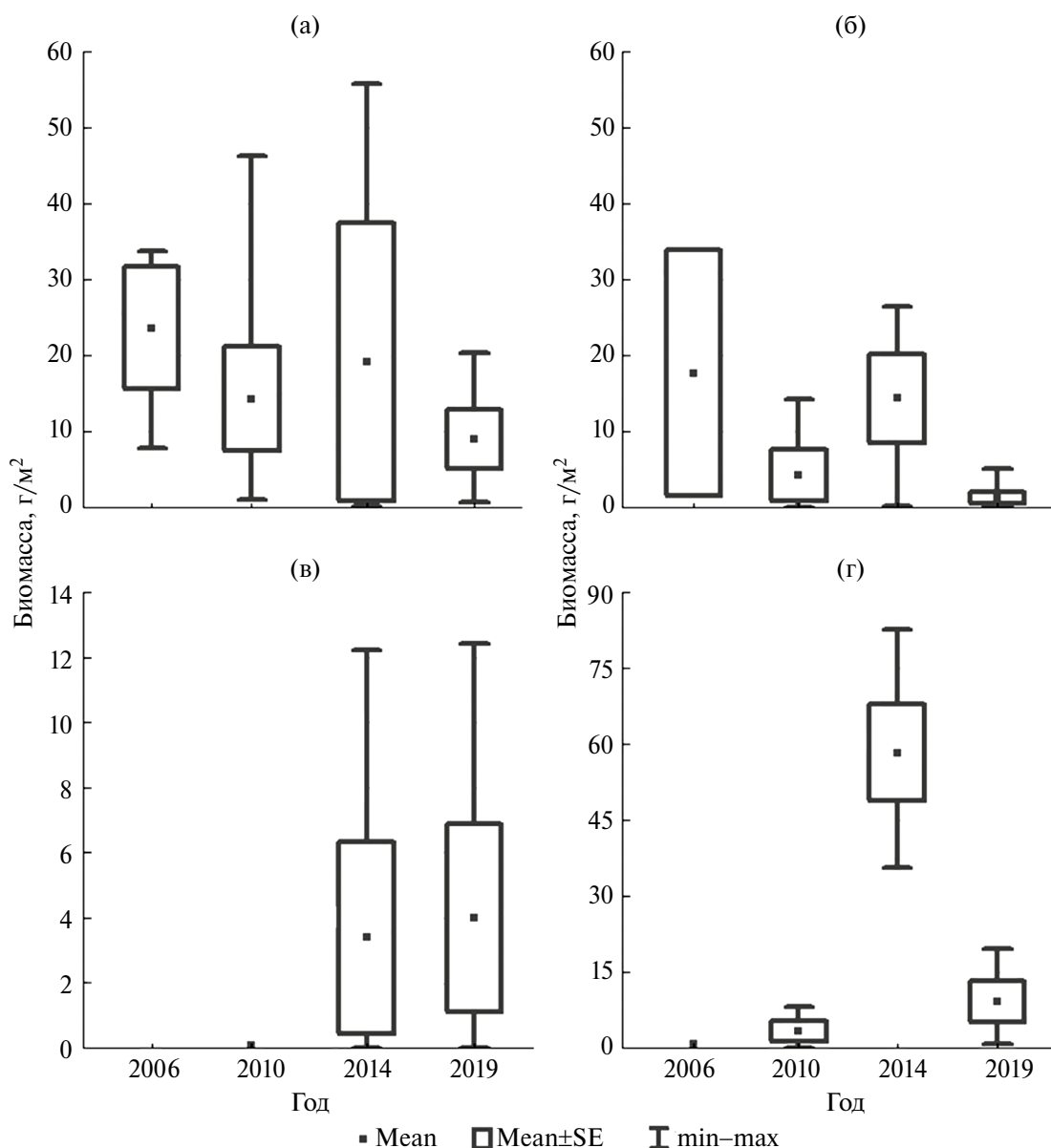


Рис 4. Динамика изменений биомассы инвазивных амфипод в заливах южного района литоральной зоны Ладожского озера в разные годы: а – *Gmelinoides fasciatus*, б – *Gmelinoides fasciatus*, в – *Chelicorophium curvispinum*, г – *Pontogammarus robustoides*; а – бухта Петрокрепость, б–г – Волховская губа.

тщательной проработки с привлечением большего объема исходных данных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования 2019 г. показали значительные пространственные и временные различия в распределении количественных характеристик макрозообентоса в Ладожском озере, которые связаны с большим разнообразием литоральных местообитаний и воздействием факторов различной природы. В настоящее время в Ладожском озере активно идут процессы проникновения и

распространения в нем видов-вселенцев, что приводит к изменениям сообществ макрозообентоса. Этому активно способствуют климатические изменения и флуктуации, приводящие к изменению температурных условий обитания беспозвоночных в прибрежных водах озера. Байкальские амфиподы *Gmelinoides fasciatus* и *Micruropus possolskii*, а также развивающиеся в Волховской губе в большом количестве понто-каспийские амфиподы *Pontogammarus robustoides* и *Chelicorophium curvispinum* существенно трансформировали потоки вещества и энергии в литорали, стали новым обильным трофическим ресурсом для рыб. Следу-

ет принимать во внимание и недавнюю инвазию в Ладожское озеро моллюска *Dreissena polymorpha* (Dudakova et al., 2021), что может повлечь за собой серьезные структурные перестройки в прибрежной зоне озера, включая и литоральную зону. Довольно быстрое расселение *Micrurus possolskii* по литорали озера дает основание предполагать, что в ближайшие годы эти амфиподы могут колонизировать южное, восточное и северное побережья озера. Весьма вероятно его проникновение и на острова Ладожского озера, прежде всего на о. Валаам. Соответственно, необходимо продолжать детальные регулярные наблюдения над протеканием процессов распространения и развития чужеродных видов в крупнейшем европейском оз. Ладожское, поскольку биоинвазии являются фактором, способным привести к значительным изменениям в этом водоеме.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института озераедения РАН Санкт-Петербургского Федерального исследовательского центра РАН по теме FMNG-2019-0001.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., Богущая Н.Г., Орлова М.И. и др. 2004. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Андроникова И.Н., Распопов И.М. 2007. Зоны экологического риска в прибрежных районах Ладожского озера // Биология внутр. вод. № 2. С. 3.
- Базикалова А.Я. 1951. Морфологические особенности молодых стадий байкальских амфипод // Тр. Байкальской лимнологической станции. Т. 13. С. 120.
- Баканов А.И. 2005. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии (Сборник научных трудов, посвященный памяти А.И. Баканова). Тольятти: Самар. науч. центр РАН. С. 37.
- Барбашова М.А., Курашов Е.А. 2011. Макрофауна литоральной зоны Ладожского озера // Литоральная зона Ладожского озера. СПб.: Наука. С. 219.
- Бекман М.Ю. 1962. Экология и продукция *Micrurus possolskii* Sow и *Gmelinoides fasciatus* Stebb. // Систематика и экология ракообразных Байкала // Тр. Лимнол. ин-та СО АН СССР. Т. 2. Ч. 1. С. 141.
- Березина Н.А. 2004. Причины, особенности и последствия распространения чужеродных видов амфипод в водных экосистемах Европы // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Тов-во науч. изданий КМК. С. 254.
- Березина Н.А. 2023. Анализ фауны амфипод континентальных водоемов Северо-Запада Европейской части России // Зоологический журн. Т. 102. № 10. С. 1104.
- Березина Н.А., Максимов А.А. 2016. Количественные характеристики и пищевые предпочтения бокоплавов (Crustacea: Amphipoda) в восточной части Финского залива Балтийского моря // Журн. Сибир. фед. ун-та. Сер. Биология. 9(4). С. 409.
- Визер А.М. 2005. Вселение байкальских амфипод (*Gmelinoides fasciatus* и *Micrurus possolsky* Sow.) и дальневосточной мизиды (*Neomysis ntermidia* Czern.) в Новосибирское водохранилище // Чужеродные виды в Голарктике (БОРОК-2). Тезисы докладов Второго международного симпозиума по изучению инвазийных видов. Рыбинск—Борок. С. 71.
- Зуев Ю.А. 2023. Особенности распределения массовых видов ракообразных на прибрежном склоне Ладожского озера // Биология внутр. вод. № 2. С. 210. <https://doi.org/10.31857/S0320965223020298>.
- Кузьменко К.Н. 1964. К биологии озерного гаммаруса (*Gammarus lacustris* Sars) Ладожского озера // Элементы режима Ладожского озера. М.: Наука. С. 57.
- 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. № 2(10). С. 65. <https://doi.org/10.24855/BIOSFERA.V10I2.439>
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Дудакова Д.С. и др. 2021. Развитие инвазионного процесса в условиях изменяющегося климата // Современное состояние и проблемы антропогенной трансформации экосистемы Ладожского озера в условиях изменяющегося климата. М.: РАН. С. 374.
- 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 внутр. вод. № 1. С. 74.
- Лакин Г.Ф. 1980. Биометрия. М.: Высшая школа.
- Литоральная зона Ладожского озера. 2011. СПб.: Нестор-История.
- Науменко М.А. 2013. Анализ морфометрических характеристик подводного рельефа Ладожского озера на основе цифровой модели // Изв. РАН. Сер. геогр. № 1. С. 62.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2016. Т. 2. Зообентос. М.: Тов-во научных изданий КМК.
- Панов В.Е. 1994. Байкальская эндемичная амфипода *Gmelinoides fasciatus* Stebb. в Ладожском озере // Докл. академии наук. Т. 336. № 2. С. 279.
- Панов В.Е., Павлов А.М. 1986. Методика количественного учета водных беспозвоночных в зарослях камыша и тростника // Гидробиол. журн. Т. 22. № 6. С. 87.
- Распопов И.М. 1975. Литоральная зона Онежского озера. Общие понятия // Литоральная зона Онежского озера. Л.: Наука. С. 7.

- Распопов И.М., Андроникова И.Н. 2002. Роль литоральной зоны в оценке состояния экосистемы озера и основные направления будущих исследований // Ладожское озеро – прошлое, настоящее, будущее. СПб.: Наука. С. 264.
- Распопов И.М., Андроникова И.Н., Слепухина Т.Д. и др. 1998. Прибрежно-водные экотоны больших озер. СПб.: РТП ИК “Синтез”.
- Распопов И.М., Воронцов Ф.Ф., Слепухина Т.Д. и др. 1990. Роль волнения в формировании биоценозов бентоса больших озер. Л.: Наука.
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. 1983. Л.: Гидрометеиздат.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). 2018. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Современное состояние и проблемы антропогенной трансформации экосистемы Ладожского озера в условиях изменяющегося климата. 2021. М.: Российская академия наук.
- Соколов И.И. 1956. Зообентос литорали южной половины Ладожского озера // Тр. Кар. фил. АН СССР. Вып. 5. С. 76.
- Стальмакова Г.А. 1961. К познанию бентоса шхерной части Ладожского озера // Комплексные исследования шхерной части Ладожского озера. М.: Наука. С. 267.
- Стальмакова Г.А. 1968. Зообентос Ладожского озера // Биологические ресурсы (зоология) Ладожского озера. Л.: Наука. С. 4.
- A handbook of global freshwater invasive species. 2012. Earthscan.
- Barbashova M.A., Malavin S.A., Kurashov E.A. 2013. First finding of Baikalian amphipod *Micrurus possolskii* Sowinsky, 1915 (Amphipoda, Crustacea) in Lake Ladoga // Rus. J. Biol. Invasions. V. 4. № 4. P. 219. <https://doi.org/10.1134/S2075111713040036>
- Barbashova M.A., Trifonova M.S., Kurashov E.A. 2021. Features of the spatial distribution of invasive amphipod species in the littoral of Lake Ladoga // Rus. J. Biol. Invasions. V. 12. P. 136. <https://doi.org/10.1134/S207511172102003X>
- Bass D. 1992. Colonization and succession of benthic macroinvertebrates in Arcadia Lake, a South-Central USA reservoir // Hydrobiologia. 242 P. 123. <https://doi.org/10.1007/BF00018068>
- Berezina N.A., Zhakova L.V., Zaporozhets N.V., Panov V.E. 2009. Key role of the amphipod *Gmelinoides fasciatus* in reed beds of Lake Ladoga // Boreal Environ. Res. V. 14. P. 404.
- Dudakova D.S., Dudakov M.O., Kurashov E.A., Anokhin V.M. 2021. Invasion of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (Dreissenidae) in Lake Ladoga // Biol. Bull. V. 48. № 9. P. 1452. <https://doi.org/10.1134/S106235902109003X>
- Harris P.T. 2012. Anthropogenic threat to benthic habitats // Seafloor geomorphology as benthic habitat. P. 39.
- 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 // Aquat. Invasions. V. 3(2). P. 243. <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 // Rus. J. Biol. Invasions. V. 1. № 4. P. 282. <https://doi.org/10.1134/S2075111710040053>
- Kurashov E.A., Telesh I.V., Panov V.E. et al. 1996. Invertebrate communities associated with macrophytes in Lake Ladoga: effects of environmental factors // Hydrobiologia. V. 322. P. 49.
- Kurashov E.A., Trifonova M.S., Barbashova M.A. 2020. Expansion dynamics of *Micrurus possolskii* Sowinsky, 1915 (Amphipoda, Crustacea) in Lake Ladoga // Rus. J. Biol. Invasions. V. 11. № 4. P. 326. <https://doi.org/10.1134/S2075111720040050>
- Literature review and report surface sediment sampler database. 2003. Tetra Tech EM Inc.
- Panov V.E. 1996. Establishment of the Baikalian endemic amphipod *Gmelinoides fasciatus* in Lake Ladoga // Hydrobiologia. V. 322. P. 187.
- Panov V.E., Berezina N.A. 2002. Invasion history, biology and impacts of the Baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus* // Invasive Aquatic Species of Europe – Distribution, Impacts and Management. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. P. 96.
- Raspopov I.M., Andronikova I.N., Dotsenko O.N. et al. 1996. Littoral zone of Lake Ladoga: ecological state evaluation // Hydrobiologia. V. 322. P. 39.
- Schmieder K., Dienst M., Ostendorp W. 2002. Effects of the extreme flood in 1999 on the spatial dynamics and stand structure of the reed belts in Lake Constance // Limnologia. V. 32. P. 131.
- Sidorova A.I. 2023. Role of *Gmelinoides fasciatus* (Crustacea: Amphipoda) in macrozoobenthos on the littoral of Lake Onego during the subglacial period // J. Stress Physiol. & Biochem. 2023. T. 19. № 4. C. 225.

Interannual Dynamics of Changes in Macrozoobenthos Communities in the Littoral Zone of Lake Ladoga

M. A. Barbashova^{1,*}, M. S. Trifonova¹, E. A. Kurashov²

¹*Institute of Limnology of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

²*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

*e-mail: mbarba@mail.ru

The findings of 2019 research on bottom biocenoses in several macrophyte beds around Lake Ladoga are presented. The spatial distribution of macrozoobenthos quantitative properties indicated significant variances. Zoobenthos biomass and density ranged from 0.17 to 77.13 g/m² and 392–49 800 ind./m², respectively. In terms of biomass, amphipods dominated the taxa (on average, 49%). Comparing 2014 to 2019, there was a decline in the zoobenthos level of development. The *Gmelinoides fasciatus*, *Micruropus possolskii*, *Pontogammarus robustoides*, and *Chelicorophium curvispinum* invasive amphipod species are demonstrated to have a significant influence on the interannual alterations of macrozoobenthos communities in the lake's littoral zone.

Keywords: Lake Ladoga, littoral zone, macrozoobenthos, density, biomass, amphipods, alien species