

УДК 595.36/591.94+591.951(470)

АНАЛИЗ ФАУНЫ АМФИПОД КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДОЕМОВ СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2023 г. Н. А. Березина*

Зоологический институт РАН, С.-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: nadezhda.berezina@zin.ru

Поступила в редакцию 12.03.2023 г.

После доработки 07.05.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

Проведен анализ состава фауны разноногих ракообразных отряда Amphipoda в Северо-Западном регионе России. Для составления списка видов амфипод использованы данные собственных сборов за 1998–2021 гг., коллекции Зоологического института и литературные сведения. К настоящему времени в континентальных водах региона зарегистрировано 29 видов амфипод. Ареалогический анализ состава амфипод выявил среди них шесть групп (голарктические, западно-палеарктические, североатлантические эстуарные, а также три группы эмигрантов (вселенцев) из Байкало-Сибирского, Понто-Каспийского и Арктического регионов). Наибольшее видовое богатство отмечено на эстуарных участках рек Балтийского моря на территории Ленинградской и Калининградской областей и в пресных водоемах Республики Карелия. По видовому богатству в регионе доминируют эстуарные виды амфиатлантического распространения и представители аллохтонной фауны (инвазионные виды) из Понто-Каспийского бассейна. Наиболее часто встречаются в регионе представители Голарктического и Палеарктического распространения и виды Арктического и Байкало-Сибирского происхождения. Среди них наиболее часто отмечаются в озерах — *Gammarus lacustris*, *Monoporeia affinis*, *Palaeopsis quadrispinosa* и *Gmelinoides fasciatus*, в эстуарных солоноватых водах — *G. zaddachi*, *G. oceanicus*, *G. tigrinus* и *Pontogammarus robustoides*. Появлению в фауне региона инвазионных видов способствовали намеренные и случайные интродукции человеком.

Ключевые слова: контрольный список, видовое богатство, распространение, ареалогия, интродуцированные виды

DOI: 10.31857/S0044513423090039, EDN: RXKTTJ

Северо-Западный федеральный округ России расположен на севере и северо-западе ее европейской части, занимает 1 687 тыс. км² по площади, т.е. 9.85% территории РФ. Территория Северо-Запада России входит в Палеарктическую область, в рамках Европейской подобласти, и лежит в зоне смешанных лесов, тайги, лесотундры и тундры. Сюда входят Республика Карелия, Республика Коми, г. Санкт-Петербург, а также Ленинградская, Архангельская, Вологодская, Калининградская, Мурманская, Псковская и Новгородская области, Ненецкий автономный округ (рис. 1). В западной части территории Северо-Запада России сосредоточены многочисленные озера (почти половина водных ресурсов европейской части России), в т.ч. крупнейшие озера — Ладожское, Онежское, Псковско-Чудское, Ильмень, водохранилища (часть Рыбинского в Вологодской обл. и Выгозерское водохранилище в Карелии) и небольшие пресные озера бассейна рек Балтийского и Белого морей, а также опресненные Курш-

ский, Калининградский (Вислинский) и Финский заливы.

Распределение амфипод в континентальных водоемах этого региона изучено слабо, что связано с относительной природной однородностью фауны и бедностью видами на большей части Западной Палеарктики (Чертопруд, 2010). Фауна амфипод изучалась наиболее подробно в бассейне Балтийского моря при исследовании крупных озер, Ладожского и Онежского, а также эстуария р. Невы. Первые сведения об амфиподах озер Карелии относятся к 1868 г. (экспедиция Кесслера, цит. по: Гордеев, 1965). Более или менее подробные сведения о фауне амфипод появились и благодаря работам Яржинского (1870), Линко (1898), Поповой (1936), Герда (1949), Иоффе (1948) и Александрова (1963). В озерах того периода выявлено всего четыре вида амфипод: *Monoporeia affinis* (Lindström 1855), *Gammaracanthus lacustris* Sars 1867, *Pallaseopsis quadrispinosa* (Sars 1867), *Gammarus lacustris* Sars 1863 (Segerströle 1957). Род *Pallaseopsis* Kamaltynov & Väinölä 2002 включает пять



Масштаб 1:11 000 000

Рис. 1. Карта-схема расположения областей в составе Северо-Западного региона России: 1 – Ленинградская, 2 – Карелия, 3 – Мурманская, 4 – Вологодская, 5 – Псковская, 6 – Новгородская, 7 – Коми, 8 – Архангельская, 9 – Ненецкий автономный округ, 10 – Калининградская.

видов, в т.ч. (ранее также именуемые *Pallasea quadrispinosa* G.O. Sars 1867 и *Pallasiola quadrispinosa* (G.O. Sars 1867). В период до 1960-х гг. в озерах Ладожское и Онежское обитали эти 4 вида (Segerströle, 1957), а в Псковско-Чудском оз. – только 2 вида: *G. lacustris* и *P. quadrispinosa* (Timm, Timm, 1993). Исследования зообентоса в эстуарии р. Невы выявило 2 вида: *M. affinis* и *P. quadrispinosa* (Скорилов, 1910). В 1982–1984 гг. Невская губа была подробно исследована сотрудниками Зоологического института АН СССР, тогда была обнаружена богатая в качественном и количественном отношениях донная фауна, в т.ч. амфиподы *M. affinis*, *P. quadrispinosa* и *Gammarus lacustris* (Панов, 1987; Березина, Максимов, 2016). Среди высших ракообразных в бентосе малых северных озер Карелии и Мурманской обл. насчитывалось так-

же эти 4 вида (Барышев, 2017). Малые водоемы северной тайги (субарктическая зона) зачастую характеризуются сильным развитием торфянистых субстратов на дне, дистрофикацией, закислением воды, что может препятствовать распространению ракообразных (Чертопруд и др., 2021); в таких водоемах амфиподы, как правило, отсутствуют (Комулайнен и др., 2012; Березина и др., 2013). В зоне южной и средней тундры дистрофных озер меньше, чем в северной тайге, а в пригляциальной тундре (Арктика) они имеют олиготрофный статус, в этих районах регистрируются амфиподы *G. lacustris*, *P. quadrispinosa* и *M. affinis* (Чертопруд и др., 2021; Bepalaya et al., 2021).

В последние десятилетия XX века несколько десятков видов амфипод (так называемых вселен-

цев) проникло в водные экосистемы Северо-Западного региона России (Бережина, Максимов, 2016; Berezina, 2007; Berezina, Petryashev, 2012). Быстрое расселение амфипод в этом регионе ассоциируется с деятельностью человека (интродукции) и с естественным процессом самостоятельного расселения натурализовавшихся видов. Таким образом, на современном этапе идет смешение фаун разного происхождения.

Цель настоящей работы — анализ состава фауны амфипод в континентальных водоемах Северо-Западного региона России и современного ареалогического распространения видов. Широтное распределение морских беспозвоночных изучено достаточно хорошо, в отличие от обитателей континентальных водоемов России, зоогеография которых изучена недостаточно (Жирков, 2017). Согласно недавней ревизии амфипод континентальных вод России выделено 11 групп (Takhteev et al., 2015).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе приведен список видов, отмеченных в континентальных водоемах Северо-Западного региона России, расположенного на территории Западной Палеарктики. Для составления списка видов амфипод использованы собственные сборы за 1998–2021 гг., коллекционные материалы ЗИН РАН и литературные данные. В 1998–2015 годах сообщества макробеспозвоночных были подробно исследованы вдоль побережья и в центральной части российской акватории Финского залива на 43 станциях (Бережина, Максимов, 2016). При анализе состава биогеографических групп амфипод особое внимание уделено истории и способам появления видов-вселенцев из групп понто-каспийских и байкальских иммигрантов. Для определения систематического положения отдельных видов взята система, используемая в мировой базе данных зарегистрированных видов (World Register of Marine Species, доступная в сети Интернет по ссылке: <https://www.marine-species.org/>).

Районы исследования

Республика Карелия и Мурманская обл. расположены в северо-западной части региона в пределах Балтийского щита, или в восточной части Фенноскандии (рис. 1). Территория Мурманской обл. (Кольский п-ов) и северной Карелии охватывает субарктическую зону, растянувшуюся вблизи границы Северного полярного круга. В Мурманской обл. расположено множество рек (Варзуга, Умба, Нива, Воронья, Кола, Тулома, Поной) и озер (Умбозеро, Ловозеро и самое большое по площади оз. Имандра). В Карелии насчитывается около 60000 озер и 27 тысяч рек, из ко-

торых самые крупные: Водла, Кемь, Онда, Унга, Чирка-Кемь, Ковда, Шуя, Суна. Озера Ладжское и Онежское являются самыми большими озерами в Европе. Другие крупные озера Карелии: Нюк, Пяозеро, Сегозеро, Сямозеро, Топозеро, Выгозеро, Юшкозеро. Множество малых озер, среди которых изобилуют олиготрофные и дистрофные, расположены в средней и северной Карелии. На востоке Карелия граничит с Архангельской обл., на юге — с Вологодской и Ленинградской областями, на севере — с Мурманской областью. В системе Старобогатова (1970) по территории Карелии проходит граница между Лапландской (к северу) и Балтийской зоогеографическими провинциями. Западная граница Карелии является частью государственной границы Российской Федерации и Финляндии.

Балтийская провинция охватывает обширную территорию бассейнов крупных озер, Онежского, Ладжского, Выгозеро и бассейны рек Нева, Нарва, Неман и Преголя и солоноватоводные Финский, Куршский и Калининградский (Вислинский) заливы Балтийского моря. В первой половине XX века происходило антропогенное загрязнение вод и эвтрофикация рек и озер бассейна Балтийского моря. В начале XXI века уровень поступления загрязняющих веществ в море заметно снизился благодаря действию очистных сооружений, однако началось масштабное гидростроительство, возведение новых портовых комплексов и интенсификация судоходства, что стало одним из факторов, приведших к проникновению видов из других районов. Эстуарная часть Финского залива, сформированная в месте впадения р. Невы (основная часть залива является ее эстуарием), — это область особого риска для проникновения инвазивных видов в регион из бассейнов Белого, Черного, Азовского и Каспийского морей и южных рек (Волги, Дона, Днепра и Дуная). В расположенной по соседству Новгородской обл. насчитываются тысячи рек и более 800 озер в основном в пределах Ильмень-Волховского бассейна, небольшая северо-восточная часть относится к бассейну р. Мологи, притока Волги, западная часть — к верховью р. Луги. В Псковской обл. более 3 тыс. озер, в т.ч. крупное Псковско-Чудское оз. (3558 км²). В Вологодской обл. расположены более 5 тыс. озер, в т.ч. крупные — Белое, Кубенское и Воже, Шекснинское и Рыбинское водохранилища. Онежское оз. на севере соединяет Волго-Балтийский водный путь с р. Волгой.

Архангельская обл. — самая большая область в Европе, омывается Белым, Баренцевым, Карским морями. Одной из особенностей региона является ее густая сеть рек и озер. К самым крупным речным долинам Архангельской обл. относятся реки Северная Двина, Пинега, Вычегда и Мезень. Всего в области насчитывается более 60 тыс. озер, самое большое озеро и главный пресновод-

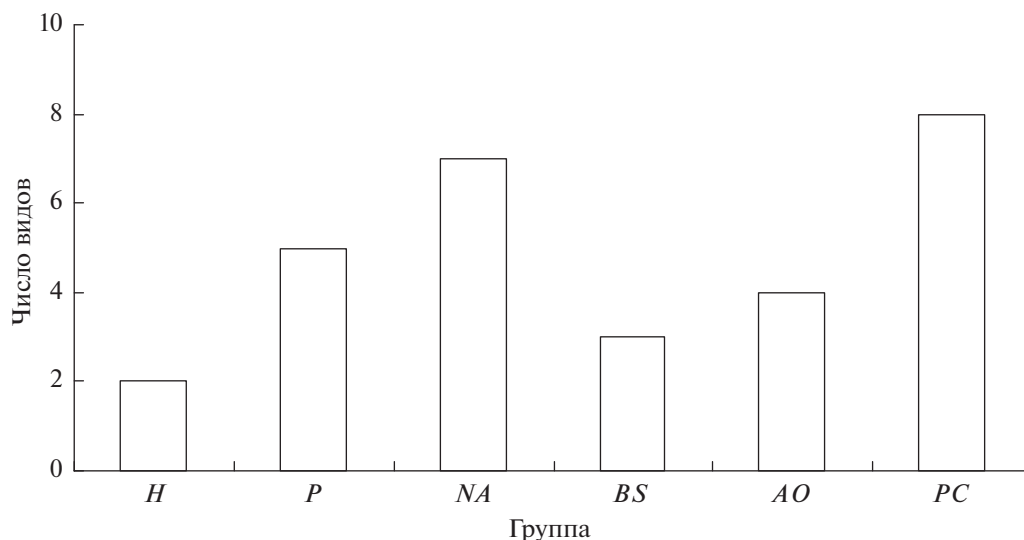


Рис. 2. Вклад разных по происхождению видов в фауну разноногих ракообразных в континентальных водоемах Севера России. Виды: *H* – голарктические, *P* – палеарктические, *NA* – североатлантические, *BS* – Байкало-Сибирские, *PC* – Понто-каспийские, *AO* – Арктические.

ный водоем области – оз. Лаче. Согласно Уставу этой области, в ее состав входят также Ненецкий автономный округ (с островами Колгуев и Вайгач) и архипелаг Новая Земля. В рельефе Ненецкого автономного округа преобладают низменные приморские равнины со сплошным распространением многолетнемерзлых пород, местами заозеренные и заболоченные: Канинская, Мало и Большеземельская тундры. Почти все реки (кроме Илексы и нескольких соседних) относятся к бассейну Северного Ледовитого океана. По крайней западной части Архангельской обл. проходит континентальный водораздел между бассейнами Атлантического и Северного Ледовитого океанов. В Коми и НАО протекают крупные реки Северная Двина (с притоками Вычегда, Пинега и Вага), Онега, Мезень и Печора, имеется множество ледниковых и термокарстовых озер (наиболее крупное – Голодная Губа), часто соединенных протоками (Вашуткины озера и др.). Множество озер расположено в бассейне р. Онеги, из них большие – Лача, Кенозеро и Кожозеро.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В континентальных водоемах Северо-Западного региона России (без учета подземных вод) к настоящему времени зарегистрировано 29 видов разноногих ракообразных отряда Amphipoda, представители шести эколого-географических групп (табл. 1, рис. 2). Ареалогические комплексы видов амфипод континентальных водоемов Северо-Западного региона России охватывают, по меньшей мере, несколько зоогеографических царств.

Голарктический комплекс видов распространен на территории Палеарктики и Северной Америки (Неарктики). Для анализа распространения пресноводных моллюсков внутри Палеарктики выделяли несколько биогеографических подобластей – Европейскую, Ближневосточную, Центральноазиатскую, Амуро-беренгийскую и Японо-сахалинскую подобластей (Graf, Cummings, 2007), которые недавно пересмотрены, в частности дальневосточные подобласти Палеарктики были объединены с Индотропикой в Восточную Азию, в то время как Европа, Северная Африка, Ближний Восток и Центральная Азия объединены в Северную Евразию (Graf, Cummings, 2021).

По видовому богатству доминируют виды Понто-Каспийского и североатлантического происхождения (рис. 2), приуроченные в основном к эстуарным районам Балтийского моря. По степени распространенности в регионе при этом лидируют представители голарктического и палеарктического комплексов и виды арктического и Байкало-Сибирского происхождения (табл. 1).

Голарктические ареалы определяются у видов амфипод, распространенных в Северном полушарии на обоих континентах. *Gammarus lacustris* – циркумареальный вид голарктической группы, широко распространенный в Северном полушарии обоих континентов (Karaman, Pinkster, 1977; Vainio, Väinölä, 2003; Takhteev et al., 2015). Вид населяет различные местообитания, включая озера, пруды, ручьи, болота и опресненные эстуарии рек. *G. lacustris* обнаружен в озерах Большеземельской тундры, бассейне р. Печора (Зверева и др., 1964; Батурина и др., 2012, 2014), в Приполярном Урале (Лоскутова, Пономорев, 2019), озерах

Таблица 1. Список видов амфипод в континентальных водоемах Северо-Западного региона России

Группы, виды	Области Северо-Западного региона									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Голарктические										
<i>Gammarus lacustris</i> G.O. Sars 1863	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Gammarus tigrinus</i> Sexton 1939	+									+
Палеарктические										
<i>Gammarus duebeni</i> Lilljeborg 1851	+									+
<i>Gammarus oceanicus</i> Segerströle 1947	+									+
<i>Gammarus pulex</i> (Linnaeus 1758)	+			+						+
<i>Gammarus zaddachi</i> Sexton 1912	+									+
<i>Gammarus salinus</i> Spooner 1947	+									+
Североатлантические, эстуарные										
<i>Apocorophium lacustre</i> (Vanhoffen 1911)										+
<i>Bathyporeia pilosa</i> Lindström 1855	+									+
<i>Corophium volutator</i> (Pallas 1766)	+									+
<i>Cryptorchestia cavimana</i> (Heller 1865)	+									+
<i>Dyopodos monacanthus</i> (Metzger 1875)										+
<i>Leptocheirus pilosus</i> Zaddach 1844										+
<i>Talitrus saltator</i> Montagu 1808										+
Вселенцы из Байкало-Сибирского региона										
<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbing 1899)	+	+		+	+	+				
<i>Micruropus possolskii</i> Sowinsky 1915	+									
<i>Pallaseopsis quadrispinosa</i> (Sars 1867)	+	+	+	+			+	+	+	
Вселенцы из Северного Ледовитого океана										
<i>Gammaracanthus lacustris</i> Sars 1867	+	+		+						
<i>Gammaracanthus loricatus</i> (Sabine 1824)		+	+					+	+	
<i>Pontoporeia femorata</i> Kroyer 1842	+									+
<i>Monoporeia affinis</i> (Lindström 1855)	+	+	+	+				+	+	+
Вселенцы из Понто-Каспийского региона										
<i>Chaetogammarus ischnus</i> (Stebbing 1899)										+
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> (G.O. Sars 1894)	+			+						+
<i>Chelicorophium curvispinum</i> (G.O. Sars 1895)	+									+
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichwald 1841)				+						+
<i>Dikerogammarus villosus</i> (Sowinsky 1894)										+
<i>Obesogammarus obesus</i> (G.O. Sars 1894)				+						
<i>Obessogammarus crassus</i> (G.O. Sars, 1894)										+
<i>Pontogammarus robustoides</i> (G.O. Sars 1894)	+									+

Примечания. Область: 1 – Ленинградская, 2 – Карелия, 3 – Мурманская, 4 – Вологодская, 5 – Псковская, 6 – Новгородская, 7 – Коми, 8 – Архангельская, 9 – Ненецкий автономный округ, 10 – Калининградская. +? – виды отмечены ранее, но в последние десятилетия находки не были подтверждены.

Вологодской области (Онежское, Кубенское, Воже, Манылово, Мунское и Рыбинском водохранилище) (Ивичева, 2018), в оз. Лача и устьевой области Северной Двины (Новоселов и др., 2017,

2022), в оз. Ладожском, малых озерах Карелии, Ленинградской и Мурманской областях (Барышев, 2017; Berezina et al., 2021), в Калининградской обл. в Вислинском заливе, оз. Виштынец-

ком, р. Анграпа (Гусев и др., 2012) и озерах островов Вайгач и Новая Земля (Bespalaya et al., 2021).

К этой же группе можно отнести вселенца на европейский континент из эстуариев Атлантического побережья Северной Америки, *Gammarus tigrinus* Sexton 1939. Он имеет американо-европейский ареал и заходит в эстуарные районы и пресные водоемы бассейнов Северного и Балтийского морей. *G. tigrinus* обычен у западного побережья Шотландии, в Кельтском море и Бискайском заливе, а в Северо-Западном регионе России распространен в Калининградском заливе (Ezhova et al., 2005) и в эстуарии р. Невы (Финский залив), Лужской и Копорской губах (Berezina, Petryashev, 2012; Alekseev, Sukhikh, 2023). В эстуарии р. Невы *G. tigrinus* отмечен впервые в 2005 г. и, скорее всего, был привезен с балластными водами судов из других районов Балтийского моря (Berezina, 2007a). В пресной Невской губе *G. tigrinus* встречается локально — на юге у дамбы (комплекса защиты г. Санкт-Петербурга от наводнений). В 1950–1960 гг. этот вид перевозился намеренно (в качестве корма для рыб) из солоноватого озера в Англии в реки Германии и из пресного озера Лох-Ней в Северной Ирландии в оз. Эйсселмер в Нидерландах, а также вселялся в отдельные водоемы Европы человеком случайно (Kelly et al., 2006). В Великие озера (Северная Америка) он завезён случайно из Европы (Kipp, 2007).

Палеарктические виды широко распространены в водоемах Северо-Западного региона России. Эти виды обычны в западной части Палеарктики (Европе, Северной Африке, Кавказе и части Ближнего Востока), но не далее Урала на востоке. Некоторые из видов палеарктической группы распространены в основном в Европейской части России, имея Западно-центрально-Палеарктические и евро-байкальские (или европейско-южно-сибирские) ареалы. Эти ареалы постепенно сужаются в Сибири и оканчиваются в районе оз. Байкал и п-ова Таймыр, который (район) разделяет бассейны большинства сибирских рек. Три вида рода *Gammarus* (*G. zaddachi* Sexton 1912, *G. salinus* Spooner 1947 и *G. duebeni* Lilljeborg 1852) сходны по морфологическим признакам и экологическим характеристикам. Они обитают в основном в эстуарных солоноватых водах, хотя встречаются и в пресноводных условиях, например *G. zaddachi* в оз. Эйкерен на юге Норвегии (Økland et al., 2011). *Gammarus oceanicus* Segerstråle 1947 — это один из самых массовых видов палеарктического распространения, который обитает в литоральных районах водорослевого пояса на побережье Арктики и северных морей (Белого, Баренцева и Балтийского) и переносит опреснение (Węśławski et al., 2018).

Gammarus pulex (Linnaeus 1758) известен из северной и центральной Европы (Karaman, Pinkster,

1977), Краснодарского края (Палатов, Шаповалов, 2015). *G. pulex* отмечен в Ленинградской обл., в ручьях на заливных участках эстуария р. Невы (Бережина, Максимов, 2016) и устьях малых рек Калининградской обл., р. Преголе, в Вислинском заливе, Правдинском водохранилище (Гусев и др., 2012), озерах Вологодской обл.: Питино, Мелеховское, Полянок (Ивичева, 2018).

Группа североатлантических видов включает преимущественно стеногалинных морских представителей, которые распространены в северной половине Атлантического океана (у восточных берегов Северной Америки и у берегов Европы). На территории Северо-Западного региона России эти виды встречаются в эстуарных районах Балтийского и Белого морей (табл. 1). В эту группу включен *Corophium volutator* (Pallas 1766), обычный в Финском заливе и в юго-восточной части Балтийского моря (Бережина, Максимов, 2016; Гусев и др., 2012). *C. volutator* обнаружен изначально в восточной части Северной Атлантики, а позже и в западной части, у восточного побережья Северной Америки (Bellan-Santini, Costello, 2001). Из корофиид сюда же относится *Apocorophium lacustre* (Vanhoffen 1911), распространенный в юго-восточной Балтике в местах пониженной солености (устьях рек). Талитрида *Cryptorchestia cavimana* (Heller 1865), которая была найдена впервые в северо-восточной части Балтийского моря в 1999 г. у побережья о-ва Сааремаа, Эстония (Herkül et al., 2006), ныне распространена вплоть до Финского залива (Berezina, Petryashev, 2012) и обычна в Вислинском заливе и прилежащих акваториях (Гусев и др., 2012). *Talitrus saltator* Montagu 1808 обитает на пляжах восточной части Балтийского моря, в России его ареал ограничен Калининградской обл. (Гусев и др., 2012). Ни в Ботническом, ни в Финском заливе *T. saltator* пока не обнаружен (Дитрих, Джабраилова, 2007). В середине XX века *Bathyporeia pilosa* Lindström 1855 проникла в Восточную Балтику, включая Финский залив (Николаев, 1949). Первая находка (в 2013 г.) *B. pilosa* в российских водах была у о-ва Большой Тютерс, а в 2015 г. — у о-ва Сескар (Бережина, Максимов, 2016). Остальные виды этой группы (*Leptocheirus pilosus* Zaddach 1844 и *Dyopedos monacanthus* (Metzger 1875)) типичны в основном для районов северо-восточной и юго-восточной частей Балтики, прилежащих к Калининградской обл. (Köhn, Gosselk, 1989; Гусев и др., 2012).

Группа Байкало-Сибирских вселенцев состоит из видов байкальского происхождения, обнаруженных в самом оз. Байкал, северо-западных озерах Прибайкалья и реках Ангара и Енисей. В эту группу входит последнедиктовый мигрант *Pallaseopsis quadrispinosa*, отмеченный в Мурманской обл. в озерах Имандра и Умбозеро (Segerstråle, 1957, 1976) и в озерно-речных системах Большеземельской тундры, таких как Вашуткины, Пади-

мейские, Харбейские и оз. Амбарты (Батурина и др., 2012). В малых озерах Карелии, в Вологодской обл., а также в крупных озерах (Онежском, Ладожском) и Финском заливе *P. quadrispinosa* населяет глубоководные районы (Березина, Максимов, 2016; Ивичева, 2018; Курашов и др., 2018; Berezina et al., 2021), предпочитая температуру воды ниже 10°C. В последние десятилетия ареал сократился, вид исчез из Невской губы (попадался только у южного побережья в 2004–2008 гг.) и некоторых северных озер, например Выгозера (Березина и др., 2013). Возможными причинами исчезновения могли быть загрязнение вод и зимний дефицит кислорода.

Ранее представитель рода *Pallasea* (= *Pallaseopsis*) из озера к северу от пролива Маточкин Шар архипелага Новая Земля был описан как новый вид *Pallasea laevis* (Ekman 1923). Автор этого вида указал на отсутствие двух пар плеонных шипов, характерных для вида *P. quadrispinosa*, и на сильную редукцию боковых отростков головы и грудного отдела — переона (Ekman, 1923). Сходная морфологически редуцированная форма была обнаружена в изолированной местности в Финляндии и оказалась местной формой *P. quadrispinosa* (Segerstråle, 1958). Сейчас вид *P. laevis* сведен в синоним *P. quadrispinosa* (<http://www.marinespecies.org/>). Встречаемость *P. quadrispinosa* на архипелаге Новая Земля позволяет предположить, что *Pallaseopsis* пришел из Сибири во время последнего оледенения по прогляциальным водным системам, достигнув окончательно этой локации, когда ледники растаяли. Как исконно озерный вид, *P. quadrispinosa* распространялся через систему ледовых окраинных озер и переместился за пределы арктической зоны, вторгшись в Онежское Ледниковое оз., затем в Балтийское море и материковые озера Северной Европы (Segerstråle, 1957). Появлению вида на Кольском п-ове способствовали возникновение ледниковых озер тающей фазы Вюрма и опреснение Балтийского моря. В позднеледниковом периоде из-за понижения уровня Белого моря вход в это море был отрезан, а его бассейн переживал озерную фазу.

Gmelinoides fasciatus (Stebbing 1899) — это вид-вселенец из Байкало-Сибирской области в бассейн Балтийского моря. Подробные сведения о первоначальном ареале приведены в работе Камалтынова (2001), до интродукций ареал этого вида был ограничен оз. Байкал, прибрежными озерами, притоками Байкала (Кичера, Селенга, Большой Чивыркуй, Баргузин) и водоемами бассейнов рек Ангара, Енисей, Пясины и Гыды. В 1960–1970-х гг. с целью улучшения кормовой базы рыб эти амфиподы (вместе с двумя видами рода *Micruropus*) были преднамеренно интродуцированы в 44 водоема бывшего СССР (Задоев и др., 1985), включая озера Карельского перешейка на территории Ленинградской обл. (Свободное,

Правдинское, Воробьево, Большое Бережное, Отрадное, Судаковское, Вуокса, Снетковское, Мичуринское), оз. Ильмень, оз. Псковско-Чудское, водохранилища р. Волги и др. Находки *G. fasciatus* отмечены в оз. Псковско-Чудском с 1972 г. (Timm, Timm, 1993; Kangur et al., 2010), в Рыбинском водохранилище — с 1986 г. и оз. Белом — с 1994 г. (Berezina, 2007; Berezina, Strelnikova, 2010), оз. Ладожском — с 1988 г. (Panov, 1996; Курашов и др., 2006), эстуарии р. Невы — с 1996 г. (Panov et al., 1999; Березина, Максимов, 2016) и оз. Онежском — с 2001 г. (Березина, Панов, 2003; Барышев и др., 2021). К началу XXI века *G. fasciatus* стал обычным и массовым обитателем большинства водоемов Ленинградской, Псковской, Новгородской, Вологодской, и Ярославской областей, Республики Карелия (Berezina, 2007b; Березина, Максимов, 2016; Kurashov et al., 2012). Особенно широко распространен в пределах Вологодской обл.: заселяет многие водоемы, связанные с Волго-Балтийским водным путем — оз. Тудозеро, оз. Лозско-Азатское, Рыбинское водохранилище, оз. Кубенское, р. Сухона (Ивичева, 2018).

Совместно с вселением *G. fasciatus* произошло случайное вселение и других байкальских видов амфипод *Micruropus possolskii* Sowinsky 1915 и *M. wohlii* (Dybowsky 1874), поскольку этих видов не разделяли в посадочном материале. При проведении намеренных интродукций (1971–1975 гг.) амфипод из района Байкала в озера Карельского перешейка в посадочном материале *G. fasciatus* присутствовал и *M. possolskii*. К концу 2000-х гг. *M. possolskii* натурализовался в оз. Ладожском (Barbashova et al., 2013; Kurashov et al., 2020). В нативном ареале *M. possolskii* распространен в сорах и мелководных заливах оз. Байкал и в дельте р. Селенги.

Группа вселенцев из Северного Ледовитого океана включает реликтовые виды поздних кайнозойских морских трансгрессий, такие как *Gammaracanthus loricatus* (Sabine 1824), *G. aestuariorum* (Lomakina 1952) и *G. lacustris*, *Monoporeia affinis*. Этих арктических видов, проникших в пресные воды, называют “ледниковыми реликтами”. В межледниковые периоды из-за увеличения стока воды в океан перигляциальные подпрудные озера могли служить естественными “рефугиумами” для этих видов морского происхождения (Berezina et al., 2021). Группа этих ракообразных (*Gammaracanthus*, *Monoporeia*, *Pontoporeia*) сохранилась в Балтийском море, в устье Северной Двины, в реках карельского берега Белого моря, в реках Поное и Мезени, в устьях рек Дальнего Востока и в Охотском море. *M. affinis* относится к циркумполярным видам, населяющим многочисленные пресноводные озера арктической и субарктической зон, эстуарии и опресненные участки морей Ледовитоморского бассейна, включая Белое и

Карское моря. Этот вид был объектом акклиматизации в северные озера СССР (Грезе, 1958). Монопорейя отмечена в озерах Святое и Круглое на Новой Земле (Bespalaya et al., 2021) и в ряде глубоководных бореальных озер Северной Европы, Карелии, Мурманской, Ленинградской областей и в Балтийском море (Яковлев, 2005; Валькова и др., 2012; Березина, Максимов, 2016; Spikeland et al., 2016; Berezina et al., 2021). В Балтике *M. affinis* обитает в юго-восточной его части, восточнее линии, соединяющей острова Рюген и Борнхольм (Гусев и др., 2012), и в российских водах Финского залива (Maximov, Berezina, 2023).

Во всех северных морях и в Балтийском море (а также в дальневосточных морях) обитает морской арктический вид *Pontoporeia femorata* Krøyer 1842, который не встречается в пресной воде. Считается, что этот вид проник в Балтику с запада через Северное море (Ярвекюльг, 1979). *P. femorata* встречается в западной, центральной и юго-восточной частях Балтийского моря, включая Калининградскую обл. (Гусев и др., 2012). В прошлом *P. femorata* был типичным видом и в Финском заливе (Ленинградская обл.), а с 2000-х гг. стал редким, последний раз отмечен на глубинах >50 м в 2006 г. (Березина, Максимов, 2016).

Gammaracanthus lacustris населяет дно глубоководных озер Карелии (Онежское и Ладожское), бореальных озер Фенноскандии и Беларуси. В роде *Gammaracanthus* два вида — *G. lacustris* и *G. loricatus* (вид *G. loricatus* с тремя подвидами *typicus*, *aestuariorum* и *caspicus* по: Ломакина, 1950). *G. loricatus* обитает на морских побережьях северных морей, его подвида *G. loricatus aestuariorum* встречается в прибрежных озерах морского происхождения, солоноватых лагунах и эстуариях рек арктических морей (Dadswell, 1974; Berezina, 2004). Некоторые авторы (Väinölä et al., 2001) рассматривают *G. loricatus* и *G. aestuariorum* в статусе отдельных видов.

Виды из группы **Понто-Каспийских вселенцев** происходят из бассейнов Каспийского, Черного и Азовского морей, в т.ч. низовьев крупных рек (Волга, Кама и Дон). Они проникли в бассейн Балтийского моря и континентальные водоемы северной Европы в связи со строительством каналов и преднамеренных интродукций человеком (Berezina, 2007; Sorilaş-Ciocianu et al., 2023). Способность амфипод к миграциям по канално-речной сети сыграла заметную роль в расселении амфипод Понто-Каспийского происхождения на север России; миграции отмечали у многих видов этой группы (Бирштейн, 1935; Дедю, 1980).

Chelicorophium curvispinum (Sars 1895) — один из видов автохтонной фауны Каспийского моря и водоемов Азово-Черноморского бассейна, обитающий в пресных и олигогалинных водах при со-

лености до 5‰. За пределами анцестрального ареала он отмечен в реках Волга, Дон, Урал, Днепр, Днестр, Дунай. *C. curvispinum* является одним из самых распространенных видов в бассейне Балтийского моря (Малявин и др., 2008; Kurashov et al., 2010). Основными способами его заноса сюда из южных широт считают саморасселение по канално-речной сети и перевозка с судами, в балластных водах и в прикрепленных к днищу кораблей метаценозах. В 1920–1930-е гг. появились сведения о находках этого вида в Балтийском море: в Куршском и Вислинском заливах и Щецинской лагуне (Николаев, 1963), а также на разных участках, впадающих в них рек Неман, Висла, Нотек и др. (Малявин и др., 2008). В настоящее время этот вид стал обычным и многочисленным во многих частях Балтийского моря, включая Куршский, Вислинский и Финский заливы (Ezhova et al., 2005; Berezina et al., 2011); обнаружен в оз. Ладожском (Kurashov et al., 2010).

Dikerogammarus villosus (Sowinsky 1894) населяет крупные реки России — Волга, Дон, Кубань, и Западной Европы — Рона, Луара, Сена, Мозель, Маас, Рейн, Майн, Дунай, Везер, Эльба, Одер, Буг, Висла, Днепр (Berezina, Ćuris 2008; Gusev et al., 2017). В России обнаружен в Волжских водохранилищах (Сонина, Филинова, 2012; Курина, 2020), Крымских и Цимлянском водохранилищах (Любина, Саяпин, 2008) и Балтийском море (Gusev et al., 2017). В устье р. Висла недалеко от входа в Калининградский морской канал был отмечен в 2015 г. (Gusev et al., 2017). Вселение *D. villosus* возможно и в реки Ленинградской обл.

Dikerogammarus haemobaphes (Eichwald 1841) — также вид-вселенец из Понто-Каспийского региона. Широко распространен в пресноводных и солоноватых водоемах Европы, в т.ч. в юго-восточной части Балтийского моря, в Вислинском заливе (Гусев и др., 2012; Holopainen et al., 2016). В р. Волге *D. haemobaphes* и другие виды комплекса мигрировали вверх по течению, расширяя свои ареалы на тысячи км (Мордухай-Болтовской, 1960). В 1960-х гг. *D. haemobaphes* (вместе с *Obsogammarus obesus* (G.O. Sars 1894)) отмечен впервые в Горьковском водохранилище (Мордухай-Болтовской, Чиркова, 1971), в 1990-е гг. — в верхней части Горьковского водохранилища и в р. Волге у г. Ярославля (Баканов, 2003). В настоящее время *D. haemobaphes* зарегистрирован в Угличском водохранилище (Волга и ее жизнь, 2018). Эти находки свидетельствуют о фазе активного расселения *D. haemobaphes* по Северному инвазионному коридору и возможном скором вселении в водоемы Северо-Западного региона России.

В южной части Балтийского моря, озерах и реках его бассейна (Калининградской обл.), помимо двух видов рода *Dikerogammarus*, встречаются также другие виды из группы Понто-Каспийских

вселенцев — *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing 1899), *C. warpachowskyi* (G.O. Sars 1894), *Obesogammarus crassus* и *Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars 1894) (Berezina et al., 2011; Гусев и др., 2012; Cipilaş-Ciocianu, Sidorov, 2022). *C. ischnus* натурализовался в бассейне Балтийского моря уже в начале XX столетия, имея векторы инвазии, сходные с другими представителями этой группы (Berezina et al., 2011). Его присутствие неоднократно подтверждали в южных районах Балтийского моря, в бассейне р. Вислы и в Куршском заливе (Holopainen et al., 2016). *C. ischnus* пока не обнаружен в российских водах Финского залива. *C. warpachowskyi* обычен в Куршском заливе, реках Преголе, Дейме, Немане, Шешупе (Потютко, 2008; Гусев и др., 2012). В 2004 г. *C. warpachowskyi* был обнаружен и в восточной части Финского залива (близ г. Зеленогорска), хотя в последующие годы не встречался (Бережина, Максимов, 2016).

Первоначальный ареал понтокаспийских амфипод *P. robustoides* включал бассейны Черного, Азовского и Каспийского морей (Волга, Дон, Буг, Днепр, Днестр, Дунай, Прут, Терек, Кура, Кубань и др.). К концу XX в. вид расселился по течению крупных европейских рек (Висла, Одер, Неман, Эльба), проникнув и во многие озера и водохранилища в бассейне этих рек (Ezhova et al., 2005). В настоящее время это обычный и массовый компонент донных зооценозов в Вислинском и Куршском заливах (Berezina et al., 2011; Гусев и др., 2012). Отмечен в реках Преголя, Дейма, Неман, Шешупа и других, а также в оз. Форелевое Калининградской области (Гусев и др., 2012). В период 1999–2005 гг. был обнаружен в Нарвском заливе (Herkül et al., 2009), в нижнем течении и устье латвийских рек, впадающих в Балтийское море (Strode et al., 2013), в прибрежной зоне Рижского залива (Kalinkina, Berezina, 2010). Встречается при солёности 0.2–5.0‰ вдоль южного побережья Невской губы и в эстуарном районе на участке Дубки—Солнечное—Зеленогорск и Стрельна—Петергоф—Ломоносов с конца 1990-х г.г. (Berezina, Rapov, 2003). В 2011 г. и позднее в массе был найден в губах Копорской и Лужской и вдоль открытого побережья юго-восточной части Финского залива (Бережина, Максимов, 2016; Alekseev, Sukhikh, 2023). Кроме того, из Финского залива проник в оз. Ладожское (Kurashov, Barbashova, 2008) и натурализовался в его южной части (Kurashov et al., 2012).

К настоящему времени из 33 видов амфипод, обитающих в водах юго-восточной части Балтийского моря (Буруковский, 2018), большинство отмечено в эстуариях рек Калининградской обл., но из соседних регионов (стран) возможно в скором времени проникновение сюда новых видов, таких как *Melita palmata* (Montagu 1804), *Ampithoe rubricata* (Montagu 1818), *Leptocheirus hirsutimanus* (Spence Bate 1862) и японских капрелид *Caprella*

mutica Schurin 1935 (Kedra, 2010; Гусев и др., 2012; Daneliya, Laakkonen, 2012).

Зоогеографический состав чужеродных видов амфипод в континентальных водоемах Северо-Западного региона России определяется водными маршрутами, поскольку главный способ завоза связан с судоходством и формированием водных инвазионных коридоров, соединивших заливы Балтийского моря с районами-донорами инвазий. Кроме Северного инвазионного коридора, соединяющего через Волго-Донской канал и Волго-Балтийский путь Понто-Каспийскую область с Балтийским и Белым морями, важен и трансконтинентальный коридор, соединяющий внутренние и прибрежные воды северной Америки с Калининградским и Финским заливами Балтийского моря.

Преднамеренные интродукции амфипод как ценных кормовых объектов в водоемы Европейской части СССР активно проводились в прошлом веке, в 1950–1970х гг. (Takhteev et al., 2015). Они стали важным источником новых видов в регионе. Известно, что десятки видов (около 30) амфипод Понто-Каспийского комплекса, несколько видов Байкало-Сибирского распространения (*M. possolskii*, *M. wohlii*, *G. fasciatus*) и два вида арктического происхождения (*M. affinis* и *P. quadrispinosa*) неоднократно вселяли в северные континентальные водоемы (Takhteev et al., 2015). *Gammarus lacustris* также был объектом намеренных интродукций в центральной России, странах Балтии и в Сибири (Timm, Timm, 1993; Kozlov, 2013; Takhteev et al., 2015).

Причины и способы проникновения для каждого вида амфипод в исследуемом регионе как правило определяются комплексом антропогенных и естественных факторов. Среди них наиболее характерны для перечисленных видов: создание канально-речной сети, объединившей южные и северные моря; естественные миграции; расселение животных по коридорам; акклиматизационные мероприятия (Berezina, 2007). Возведение новых портовых комплексов и увеличение трафика судоперевозок иногда приводят к случайному заносу с балластными водами судов и в метаценозах, сформировавшихся на поверхности судов и других плавающих структур, а изменения климата и увеличение минерализации рек могут способствовать натурализации уже попавших в регион видов. Известны единичные случаи случайного заноса амфипод при использовании в аквакультуре в качестве живого корма для рыб и при проведении мероприятий (биоконтроль) по борьбе с некоторыми видами водорослей (например, нитчатыми водорослями). Некоторые виды (*M. possolskii* в озерах Карельского перешейка, *G. fasciatus* в Псковско-Чудском оз.) появились в регионе случайно при попытке вселения другого

вида амфипод (*G. lacustris*). Были случаи попадания амфипод в водоемы из лабораторных культур и с водными растениями, культивируемыми в парках.

Результаты современных исследований подтверждают данные о том, что реликты вторглись в Северную Европу с востока (Segerstråle, 1976; Махров и др., 2022). Область распространения реликтовых амфипод (*M. affinis*, *Gammaracanthus lacustris*, *P. quadrispinosa*), которые благодаря физиологической адаптации живут в пресной или разбавленной морской воде, совпадает с территорией трансгрессий Белого и Балтийского морей. Геологические исследования показывают, что оледенения в северной Европе (и прилегающих арктических регионах) простирались на севере России вплоть до Урала, создавая непрерывную сеть запруженных водоемов вдоль фронта льда. Уже из этого ясно, что реликтовые виды могли происходить из восточных районов за Уралом (Сибири). Кольские и Кандалакшские представители реликтовой фауны могли попасть на нынешние места обитаний во время озерно-ледниковой трансгрессии, мигрируя на север из подпружных водоемов севернее оз. Онежского (Segerstråle, 1976). Согласно молекулярно-генетическим и зоогеографическим данным последних лет (Махров и др., 2022), формирование холодноводной фауны Европы происходило в несколько этапов. Предположительно виды-вселенцы появились из локаций обширного древнего озера-моря восточнее Урала (Махров и др., 2022). Первая волна сибирских видов-вселенцев в Европу наблюдалась в плиоцене, а вторая волна — в последнее межледниковье. По мере отступления последнего ледника, в северо-восточную Европу проникли третья волна вселенцев из Сибири и некоторые группы из Северной Америки и бассейна Тихого океана.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Фауна амфипод континентальных водоемов Северо-Западного региона России имеет ряд особенностей, отличающих ее от других территорий земного шара. Высшие ракообразные легко распространяются в пределах выделяемых речных бассейнов и с трудом преодолевают водоразделы. Это изначально привело к бедности их видового состава в северных регионах, удаленных от горных регионов Средиземноморья и тропической Азии, где их разнообразие значительно. Большая часть северных территории Западной Палеарктики была подвержена оледенениям в плейстоцене, и фауна этих территорий изначально достаточно бедна в видовом отношении, на современном этапе эта черта остается основным отличием фауны многих групп в этом регионе. Вместе с тем антропогенное вмешательство и наблюдаемое на современном этапе потепление климата в север-

ных широтах России привели к распространению многих видов амфипод за пределы исторических ареалов и появлению в Северо-Западном регионе России видов из разных географических групп. Таким образом, районы обитания амфипод в водоемах региона определяются историей расселения видов. В будущем можно ожидать, что видовое богатство амфипод в этом регионе России будет увеличиваться, прежде всего, за счет вселения в водоемы видов из соседних регионов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена с использованием коллекционных материалов ЗИН РАН.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (государственное задание № 122031100274-7).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров Б.М., 1963. О нектобентических реликтовых ракообразных водоемов Карелии // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. Вып. 1. С. 239–243.
- Баканов А.И., 2003. Современное состояние бентоса Верхней Волги в пределах Ярославской области // Биология внутренних вод. № 1. С. 81–88.
- Барышев И.А., 2017. Таксономический состав и трофическая структура бентофауны пороговых участков рек Республики Карелия и Мурманской области // Биология внутренних вод. № 4. С. 50–60.
- Барышев И.А., Сидорова А.И., Георгиев А.П., Калинкина Н.М., 2021. Биомасса популяции, продукция за вегетационный период и биоресурсное значение инвазивного *Gmelinoides fasciatus* (Crustacea: Amphipoda) в Онежском озере // Биология внутренних вод. № 4. С. 433–436.
- Батурина М.А., Лоскутова О.А., Фефилова Е.Б., Хохлова Л.Г., 2012. Зообентос озера Большой Харбей (Большеземельская тундра): современное состояние и анализ ретроспективных данных // Известия Коми НЦ УрО РАН. Вып. 4. № 12. С. 21–29.
- Батурина М.А., Лоскутова О.А., Щанов В.М., 2014. Структура и распределение зообентоса озер Харбейской системы // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. Т. 7. № 4. С. 332–356.
- Березина Н.А., Губелин Ю.И., Жакова Л.В., Тимакова Т.М., Петухов В.А., Шаров А.Н., 2013. Структурные характеристики биотических сообществ каменистой литорали Выгозерского водохранилища // Труды Кар НЦ РАН. № 6. Сер. Экологические исследования. С. 52–62.
- Березина Н.А., Максимов А.А., 2016. Количественные характеристики и пищевые предпочтения бокоплавов (Crustacea: Amphipoda) в восточной части Фин-

- ского залива Балтийского моря // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. Т. 9. № 4. С. 409–426.
- Березина Н.А., Панов В.Е., 2003. Вселение байкальской амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Amphipoda, Crustacea) в Онежское озеро // Зоологический журнал. Т. 82. № 6. С. 731–734.
- Бириштейн Я.А., 1935. К вопросу о происхождении морских ракообразных в реках Понто-Каспийского бассейна // Зоологический журнал. Т. 14. № 4. С. 749–761.
- Буруковский Р.Н., 2018. Определитель бокоплавов (Crustacea, Amphipoda) Балтийского моря // Балтийский морской форум: Материалы VI Международного Балтийского морского форума, Калининград, 03–06 сентября 2018 года. Т. 3. Калининград: Калининградский государственный технический университет. С. 194–205.
- Валькова С.А., Кашулин Н.А., Даувальтер В.А., Сандимиров С.С., 2012. Структура и динамика сообществ зообентоса озера Имандра в зоне влияния медно-никелевого комбината // Труды Кольского научного центра РАН. № 3 (10). С. 166–183.
- Волга и ее жизнь, 2018. Сборник тезисов докладов Всероссийской конференции. Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 22–26 октября 2018 г. Ярославль: Филигрань. 158 с.
- Герд С.В., 1949. Биоценозы бентоса больших озер Карелии // Труды Карело-Финского государственного университета. Т. 4. Петрозаводск: Изд-во Карело-Финского гос. университета. 197 с.
- Гордеев О.Н., 1965. Высшие ракообразные озер Карелии // Фауна озер Карелии. Беспозвоночные. Москва–Ленинград: Наука. С. 153.
- Грезе В.Н., 1958. Реликтовые мизиды (*Mysis oculata* v. *relicta*) и понтопорей (*Pontoporeia affinis*) как объекты акклиматизации // Зоологический журнал. Т. 37. № 10. С. 1449–1461.
- Гусев А.А., Ежова Е.Е., Гусева Д.О., Рудинская Л.В., 2012. Высшие раки (Malacostraca) водоемов Калининградской области // Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод. Сборник лекций и докладов Международной школы-конференции. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 5–9 ноября 2012 г. Кострома: ООО Костромской печатный дом. С. 170–173.
- Дедю И.И., 1980. Амфиподы пресных и солоноватых вод Юго-Запада СССР. Кишинев: Штиинца. 224 с.
- Дитрих А.Н., Джабраилова Г.М., 2007. Экология морской блохи (*Talitrus saltator* Montagu, 1808) на побережье юго-восточной Балтики. Калининград: Издательство ФГБОУ ВПО КГТУ. 173 с.
- Жирков И.А., 2017. Биогеография. Общая и частная: суши, моря и континентальных водоемов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 568 с.
- Задоненко И.Н., Лейс О.А., Григорьев В.Ф., 1985. Результаты и перспективы акклиматизации байкальских гаммарид в водоемах СССР // Сборник научных трудов. Вып. 232. С. 30–34.
- Зверева О.С., Гецен М.В., Изъюрова В.К., 1964. Система реликтовых озер в Большеземельской тундре // Доклады АН СССР. Т. 165. № 3. С. 677–679.
- Ивичева К.Н., 2018. Фауна бокоплавов (Crustacea, Amphipoda) Вологодской области // Актуальные проблемы изучения ракообразных: Сборник тезисов и материалов докладов научно-практической конференции, посвященной 90-летию со дня рождения Николая Николаевича Смирнова, Борок, 17–20 мая 2018 года. Борок: ООО “Филигрань”. С. 21.
- Иоффе Ц.И., 1948. Донная фауна крупных озер Балтийского бассейна и ее рыбохозяйственное использование // Изв. ВНИОРХ. Т. 26. Вып. 2. С. 89–114.
- Камалтынов Р.М., 2001. Амфиподы (Amphipoda: Gammaroidea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 1: Озеро Байкал, кн. 1. Новосибирск: Наука. С. 572–831.
- Комулайнен С.Ф., Круглова А.Н., Барышев И.А., 2012. Структура и функционирование сообществ водных организмов в реках южного (Поморского) побережья Белого моря // Труды Кольского научного центра РАН. Т. 1. № 2. С. 110–127.
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Дудакова Д.С., Капустина Л.Л., Mitrukova G. и др., 2018. Экосистема Ладожского озера: современное состояние и тенденции ее изменения в конце XX–начале XXI в. Биосфера. Т. 10. № 2. Р. 65–121.
- Курашов Е.А., Барков Д.В., Анисимов А.А., 2006. Роль байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.) в формировании литоральных биоценозов острова Валаам (Ладожское озеро) // Биология внутренних вод. № 1. С. 74–84.
- Курина Е.М., 2020. Особенности распределения чужеродных видов макрозообентоса в заливах водохранилищ (на примере водоемов Средней и Нижней Волги) // Российский журнал биологических инвазий. Т. 13. № 1. С. 20–29.
- Линко А.К., 1898. Материалы к фауне Онежского озера // Труды Санкт-Петербургского общества естественных испытателей. Т. 29. № 1. С. 246–258.
- Ломаккина Н.Б., 1950. Систематика родов *Gammaracanthus* Bate и *Pontoporeia* Кюйер в связи с вопросом о происхождении ледниковых реликтов фауны СССР. Дис. ... канд. биол. наук. Л.
- Лоскутова О.А., Пономарев В.И., 2019. Фауна водоемов бассейна р. Малый Паток (Приполярный Урал). II. Беспозвоночные // Биология внутренних вод. № 4–2. С. 8–15.
- Любина О.С., Саяпин В.В., 2008. Амфиподы (Amphipoda, Gammaridea) из различных географических районов: видовой состав, распространение, экология. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 182 с.
- Малявин С.А., Березина Н.А., Хванг Дж.-Ш., 2008. О находке *Chelicorophium curvispinum* Sars 1895 (Amphipoda: Crustacea) в Финском заливе Балтийского моря // Зоологический журнал. Т. 87. № 6. С. 643–649.
- Махров А.А., Болотов И.Н., Винарский М.В., Артамонова В.С., 2022. Происхождение “ледниковых реликтов” Северной и Центральной Европы: четыре волны вселения холодноводных видов из Азии (Обзор) // Биология внутренних вод. № 6. С. 615–639.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., 1960. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.–Л.: Из-во АН СССР. 287 с.

- Мордохай-Болтовской Ф.Д., Чиркова Э.Н., 1971. О распространении байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в Горьковском водохранилище // Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л.: Наука. № 9. С. 38–42.
- Николаев И.И., 1949. О продвижении тепловодных и солоноватоводных элементов фауны и флоры во внутреннюю (восточную) Балтику // ДАН СССР. Т. 68. № 2. С. 397–400.
- Николаев И.И., 1963. Новые вселенцы в фауне и флоре Северного моря и Балтики. Зоологический журнал. Т. 42. № 1. С. 20–27.
- Новоселов А.П., Имант Е.Н., Артемьев С.Н., 2022. Современное состояние планктонных и бентосных сообществ устьевой области реки Северная Двина // Экология. Т. 60. № 3. С. 211–220.
- Новоселов А.П., Студенов И.И., Козьмин А.К., 2017. Видовое разнообразие и динамика показателей кормовой базы рыб оз. Лача. Ч. 2. Зообентос // Arctic Environmental Research. Т. 17. № 3. С. 233–244.
- Палатов Д.М., Шаповалов М.И., 2015. Материалы к изучению бокоплавов рода *Gammarus* (Amphipoda: Gammaridae) Северо-Западного Кавказа // Вестник Адыгейского государственного университета. Серия Естественно-математические и технические науки. № 3 (166). С. 75–81.
- Панов В.Е., 1987. Высшие ракообразные и их роль в зообентосе // Невская губа: Гидробиологические исследования. Г.Г. Винберг и Б.Л. Гутельмахер (Ред.). Ленинград: Наука. С. 145–150.
- Попова Н.М., 1936. К вопросу о продуктивности зообентоса озер Кончезерской группы в Карелии // Труды Бородинской биостанции в Карелии. Т. 8. Вып. 3. Ленинград.
- Потютко О.М., 2008. Фаунистическая характеристика бентоса литоральной зоны южного побережья Куршского залива Балтийского моря // Зоологический журнал. Т. 87. № 10. С. 1180–1191.
- Скориков А.С., 1910. К фауне Невской губы и окрестных вод о-ва Котлина // Санкт-Петербург: Тип. Имп. Акад. Наук. 17 с. Оттиск из “Ежегодника Зоол. музея Акад. наук”. Т. 15. С. 470–490.
- Сонина Е.Э., Филинова Е.И., 2012. Гаммариды пойменных участков Волгоградского водохранилища // Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод. Сборник лекций и докладов Международной школы-конференции. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 5–9 ноября 2012 г. Кострома: ООО Костромской печатный дом. С. 303–306.
- Старобогатов Я.И., 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Ленинград: Наука. 372 с.
- Чертопруд М.В., 2010. Биогеографическое районирование пресных вод Евразии по фауне макробентоса // Журнал общей биологии. Т. 71. № 2. С. 144–162.
- Чертопруд М.В., Крыленко С.В., Лукиных А.И., Глазов П.М., Дубовская О.П., Чертопруд Е.С., 2021. Особенности сообществ макрозообентоса малых арктических озер Евразии // Биология внутренних вод. № 4. С. 378–391.
- Яковлев В.А., 2005. Пресноводный зообентос северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика). Апатиты: Изд. Кол. науч. центра РАН. 145 с.
- Ярвекюльг А.А., 1979. Донная фауна восточной части Балтийского моря. Таллин: Валгус. 382 с.
- Яржинский Ф.Ф., 1870. О фауне ракообразных Онежского озера // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Т. 1. Р. 61–63.
- Alekseev V., Sukhikh N., 2023. Ust-Luga Seaport of Russia: Biological invasions and resting stages accumulation // Life. V. 13. № 1. 117. <https://doi.org/10.3390/life13010117>
- Barbashova M.A., Malyavin S.A., Kurashov E.A., 2013. First finding of Baikalian amphipod *Micrurupus possolskii* Sowinsky, 1915 (Amphipoda, Crustacea) in Lake Ladoga // Russian Journal of Biological Invasions. V. 4. № 4. P. 219–224.
- Bellan-Santini D., Costello M.J., 2001. Amphipoda // European register of marine species: a check-list of the marine species in Europe and a bibliography of guides to their identification. Costello M.J., Embrow C., White R.J. (eds). Collection Patrimoine Naturels V. 50. Paris: Muséum national d'Histoire naturelle. P. 295–308.
- Berezina N.A., 2004. Feeding ecology of the “glacial relict” amphipod *Gammaracanthus loricatus aestuariorum* in Lake Krivoe (White Sea basin) // Proceedings of the Zoological Institute RAS. (Annual Reports 2003). V. 300. SPb. P. 33–42.
- Berezina N.A., 2007. Invasions of alien amphipods (Amphipoda: Gammaridea) in aquatic ecosystems of North-Western Russia: Pathways and consequences // Hydrobiologia. V. 590. P. 15–29.
- Berezina N.A., 2007a. Expansion of the North American amphipod *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 to the Neva Estuary (easternmost Baltic Sea) // Oceanologia. V. 49. № 1. P. 129–135.
- Berezina N.A., 2007b. Changes in aquatic ecosystems of the north-western Russia after introduction of Baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus* // Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution, and threats. Gerardi F. (ed). Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology. V. 2. Springer, Dordrecht. P. 479–493. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6029-8_26
- Berezina N.A., Ďuris Z., 2008. Finding on the invasive amphipod *Dikerogammarus villosus* in the Vltava River (Czech Republic) // Aquatic invasions. V. 3. № 4. P. 455–460.
- Berezina N.A., Kalinkina N.M., Maximov A.A., 2021. Distribution and functional ecology of malacostracan crustaceans in Russian northern and Arctic lakes // Lake Water: Properties and Uses (Case Studies of Hydrochemistry and Hydrobiology of Lakes in Northwest Russia). Pokrovsky O.S. (eds). New York: Nova Science Publishers. P. 229–248.
- Berezina N.A., Panov V.E., 2003. Establishment of new gammarid species in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea) and their effects on littoral communities // Proceedings of the Estonian Academy of Sciences: Biology and Ecology. V. 52. № 3. P. 284–304.
- Berezina N.A., Petryashev V.V., 2012. Invasions of higher crustaceans (Crustacea: Malacostraca) in waters of the

- Gulf of Finland (Baltic Sea) // Russian Journal of Biological Invasions. V. 3. № 2. P. 81–91.
- Berezina N.A., Petryashev V.V., Razinkovas A., Lesutiene J., 2011. Alien malacostraca in the eastern Baltic Sea: pathways and consequences // In the Wrong Place – Alien Marine Crustaceans: Distribution, Biology and Impacts Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology. Galil B.S. (eds). V. 6. P. 301–322.
- Berezina N.A., Strelnikova A.P., 2010. The role of the introduced amphipod *Gmelinoides fasciatus* and native amphipods as fish food in two large-scale north-western Russian inland water bodies: Lake Ladoga and Rybinsk Reservoir // Journal of Applied Ichthyology. Special Issue: Alien Species in Aquaculture and Fisheries. V. 26. P. 89–95.
- Bespalaya Y., Przhiboro A., Aksenova O., Berezina N., Gofarov M. et al., 2021. Preliminary study of the benthic fauna in lakes of the Novaya Zemlya Archipelago and Vaigach Island (the Russian Arctic) // Polar Biology. V. 44. P. 539–557.
- Copilaş-Ciocianu D., Sidorov D., 2022. Taxonomic, ecological and morphological diversity of Ponto-Caspian gammaroidean amphipods: a review // Organisms Diversity & Evolution. V. 22. P. 285–315.
- Copilaş-Ciocianu D., Sidorov D., Šidagytė-Copilas E., 2023. Global distribution and diversity of alien Ponto-Caspian amphipods // Biological Invasions. V. 25. P. 179–195.
- Dadswell M.J., 1974. Distribution, ecology and postglacial dispersal of certain crustaceans and fishes in eastern North America // Publication in Zoology. National museum of natural sciences (Canada). № 11. Canada: Ottawa. 110 p.
- Daneliya M.E., Laakkonen H., 2012. The Japanese skeleton shrimp *Caprella mutica* (Amphipoda: Caprellidae) in Sweden (Eastern Skagerrak) // Marine Biodiversity Record. V. 5. <https://doi.org/10.1017/S1755267212000243>
- Ekman S., 1923. Süßwasserkrustaceen aus Nowaja Semlja // Report of the Scientific Results of the Norwegian Expedition to Novaya Zemlya 1921, Videnskapsselskapet I Kristiana. 10. P. 1–16.
- Ezhova E., Zmudzinski L., Maciejewska K., 2005. Long-term trends in the macrozoobentos of the Vistula Lagoon, southeastern Baltic Sea: species composition and biomass distribution // The Bulletin of the Sea Fisheries Institute. V. 164. № 1. P. 55–73.
- Graf D.L., Cummings K.S., 2007. Review of the systematics and global diversity of freshwater mussel species (Bivalvia: Unionoida) // Journal of Molluscan Studies. V. 73. P. 291–314.
- Graf D.L., Cummings K.S., 2021. A ‘big data’ approach to global freshwater mussel diversity (Bivalvia: Unionoida), with an updated checklist of genera and species // Journal of Molluscan Studies. V. 87. № 1. eyaa034. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyaa034>
- Gusev A.A., Guseva D.O., Sudnik S.A., 2017. New record of the Ponto-Caspian gammarid *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) in the southeastern part of the Baltic Sea (Kaliningrad oblast, Russia) // Russian Journal of Biological Invasions. V. 8. № 3. P. 218–225.
- Herkül K., Kotta J., Püss T., Kotta I., 2009. Crustacean invasions in the Estonian coastal sea // Estonian Journal of Ecology. V. 58. P. 313–323.
- Herkül K., Kotta J., Kotta I., 2006. Distribution and population characteristics of the alien talitrid amphipod *Orchestia cavimana* in relation to environmental conditions in the Northeastern Baltic Sea // Helgoland Marine Research. V. 60. P. 121–126.
- Holopainen R., Lehtiniemi M., Meier H.E.M., Albertsson J., Gorokhova E. et al., 2016. Impacts of changing climate on the non-indigenous invertebrates in the northern Baltic Sea by end of the twenty-first century // Biological Invasions. V. 18. № 10. P. 3015–3032.
- Kalinkina N.M., Berezina N.A., 2010. First record of *Pontogammarus robustoides* Sars, 1894 (Crustacea: Amphipoda) in the Gulf of Riga (Baltic Sea) // Aquatic Invasions. V. 5. № 1. P. 5–7.
- Kangur K., Kumari M., Haldna M., 2010. Consequences of introducing the invasive amphipod *Gmelinoides fasciatus* into large shallow Lake Peipsi: present distribution and possible effects on fish food // Journal of Applied Ichthyology. V. 26. № 2. P. 81–88.
- Karaman G.S., Pinkster S., 1977. Freshwater *Gammarus* species from Europe, North Africa and adjacent regions of Asia (Crustacea, Amphipoda) / Part 1. *Gammarus pulex*-group and related species // Bijdragen Tot De Dierkunde. V. 47. P. 1–97.
- Kedra M., (2010). A Checklist of marine species occurring in Polish marine waters, compiled in the framework of the PESI EU FP7 project // Database via World Register of Marine Species.
- Kelly D.W., Muirhead J.R., Heath D.D., Macisaac H.J., 2006. Contrasting patterns in genetic diversity following multiple invasions of fresh and brackish waters // Molecular Ecology. V. 15 (12). P. 3641–3653.
- Kipp R.M., 2007. *Gammarus tigrinus* fact sheet // Great Lakes Aquatic Nonindigenous Species Information System. <http://www.glerl.noaa.gov/res/>
- Kozlov O., 2013. *Gammarus lacustris* relocation in Ishim plain lakes: an impostor in the habitable home // Book of abstracts of the 15th International Colloquium on Amphipoda, 2-7 September 2013, Szczawnica, Poland. P. 54.
- Köhn J., Gosselk F., 1989. Bestimmungsschlüssel der Malakostraken der Ostsee // Mitteilungen aus dem Zoologische Museum in Berlin. № 65. S. 3–114.
- 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. V. 3. № 2. P. 253–256.
- Kurashov E.A., Barbashova M.A., Barkov D.V., Rusanov A.G., Lavrova M.S., 2012. Invasive amphipods as a factor of transformation of Lake Ladoga ecosystems // Russian Journal of Biological Invasions. V. 3. № 3. P. 202–212.
- 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. V. 1. P. 282–287.
- 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. V. 11. P. 326–331.
- Maximov A.A., Berezina N.A., 2023. Benthic opportunistic Polychaete/Amphipod Ratio: An indicator of pollution or modification of the environment by macroinvertebrates? // Journal of Marine Science and Engineering. V. 11. 190.
https://doi.org/10.3390/jmse11010190
- Økland F., Økland J., Økland K., Nordseth F., Nordby C., 2011. The unexpected discovery of a brackish water amphipod, *Gammarus zaddachi* Sexton, 1912, found isolated at 150 m depth in an inland freshwater lake in Norway // Crustaceana. V. 84. № 5/6. P. 701–706.
- Panov V.E., 1996. Establishment of the Baikalian endemic amphipod *Gmelinoides fasciatus* Stebb. in Lake Ladoga // Hydrobiologia. V. 322. P. 187–192.
- Panov V.E., Krylov P.I., Telesh I.V., 1999. The St. Petersburg harbour profile // Initial risk assessment of alien species in Nordic coastal waters. Gollasch S., Leppäkoski E. (eds). Copenhagen: Nord. P. 225–244.
- Segerstråle S., 1957. On the immigration of the glacial relicts of Northern Europe, with remarks on their prehistory // Commentationes Biologicae. [Societas Scientiarum Fennica]. V. 16. 117 p.
- Segerstråle S., 1958. On an isolated Finnish population of the relict amphipod *Pallasea quadrispinosa* G.O. Sars exhibiting striking morphological reduction, with remarks on other cases of morphological reduction in the species // Commentationes Biologicae. [Societas Scientiarum Fennica]. V. 17. 32 p.
- Segerstråle S.G., 1976. Immigration of glacial relicts into northern Europe // Boreas. V. 5. P. 1–7.
- Spikkeland I., Kinsten B., Kjellberg G., Nilssen J., Väinölä R., 2016. The aquatic glacial relict fauna of Norway – an update of distribution and conservation status // Fauna Norvegica. V. 36. P. 51–65.
- Strode E., Berezina N., Kalnins M., Balode M., 2013. New records of the amphipods *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 and *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 in Latvian waters of the Baltic Sea // BioInvasions Records. V. 2. № 1. P. 63–68.
- 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. V. 24. № 3. P. 335–370.
- Timm V., Timm T., 1993. The recent appearance of a Baikalian crustacean, *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) (Amphipoda, Gammaridae) in Lake Peipsi // Proceedings of the Estonian Academy of Sciences: Biology and Ecology. V. 42. P. 144–153.
- Vainio J.K., Väinölä R., 2003. Refugial races and postglacial colonization history of the freshwater amphipod *Gammarus lacustris* in Northern Europe // Biological Journal of the Linnean Society. V. 79. P. 523–542.
- Väinölä R., Vainio J.K., Palo J.U., 2001. Phylogeography of “glacial relict” *Gammaracanthus* (Crustacea, Amphipoda) from boreal lakes and the Caspian and White Seas // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 58. P. 2247–2257.
- Węstawski J.M., Draganska-Deja K., Legeżyńska J., Walczowski W., 2018. Range extension of a boreal amphipod *Gammarus oceanicus* in the warming Arctic // Ecology and Evolution. V. 8. № 15. P. 7624–7632.

ANALYSIS OF THE AMPHIPOD FAUNA OF CONTINENTAL RESERVOIRS IN THE NORTHWEST OF RUSSIA'S EUROPEAN PART

N. A. Berezina*

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia

*e-mail: nadezhda.berezina@zin.ru

The faunal composition of Amphipoda crustaceans of mainland water bodies in northwestern Russia is analyzed. To compile a checklist of amphipod species, data from original collections made in 1998–2021, the collections of the Zoological Institute, and literary information are used. To date, 29 species of amphipods have been recorded from the continental waters of the region. An arealogical analysis of the faunal composition reveals six groups or distribution patterns: Holarctic, West Palearctic, and North Atlantic estuaries, and further three groups of emigrants (settlers) from the Baikal-Siberian, Ponto-Caspian, and Arctic regions. The greatest species richness is recorded in estuarine sections of Baltic Sea rivers in the territories of the Leningrad and Kaliningrad regions, as well as fresh water bodies of the Republic of Karelia. In terms of species richness, estuarine species amphiatlantic in distribution and representatives of allochthonous faunas (invasive species) from the Ponto-Caspian basin dominate the region. The most common in the region are representatives of Holarctic and Palearctic patterns, as well as species of Arctic and Baikal-Siberian origins. Among them, the following species are most often to be recorded in lakes: *Gammarus lacustris*, *Monoporeia affinis*, *Pallaseopsis quadrispinosa* and *Gmelinoides fasciatus*, vs *G. zaddachi*, *G. oceanicus*, *G. tigrinus* and *Pontogammarus robustoides* in estuarine brackish waters. Human-mediated introductions, both intentional and accidental, must have facilitated the appearance of invasive species in the fauna of Russia's northwestern region. In the future, an increase in species richness in the region can be expected to occur in two ways: through the introduction of marine species into fresh waters and due to speciation.

Keywords: checklist, species richness, distribution, arealogy, introduced species