

ISSN 2658-3518

LIMNOLOGY & FRESHWATER BIOLOGY

2025, № 2

- > abiotic and biotic water components;
- > ecosystem-level studies;
- > systematics and aquatic ecology;
- > paleolimnology and environmental histories;
- > laboratory experiments and modeling

Subaquatic landscapes of Kenon Lake – the cooling reservoir of Chita TPP-1

Original Article

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGY

Shoydokov A.B.*, Matafonov P.V.

Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 16a Nedorezova str., Chita, 672014, Russia

ABSTRACT. Natural-technical systems are changing under the influence of climate and anthropogenic activities. Understanding the functioning of such systems is necessary in order to manage them and predict their development. The functioning of cooling reservoirs depends on climatic changes, changes in the level regime and the thermal effect of water discharge from thermal power plants. Understanding the geoecological situation in the bottom subsystem of a cooling reservoir is possible based on its study using a landscape approach. This approach is just beginning to be applied to the study of reservoirs. The purpose of the study was to identify and map the subaquatic landscapes of the main part of Kenon Lake. Six facies have been identified in the cooling reservoir of the Chita TPP-1. Facies differed in the type of bottom sediments, the presence of vegetation, the species composition of zoobenthos, as well as their quantitative and qualitative indicators. Facies are grouped into two types of landscapes. They differed in depth, type of sediments and composition of benthic invertebrates. The heated waters from Chita TPP-1 cause the formation of subaquatic landscapes in the northwestern and western parts of Kenon Lake. The results of the study show the current state of the main part of the subaquatic landscapes of Kenon Lake, formed under the influence of natural and natural-technical factors. It gives the opportunity to use geoinformation systems to analyze changes in the subaquatic landscapes and assess the geoecological situation in the bottom subsystem of the Kenon Lake.

Keywords: subaquatic landscapes, natural-technical system, thermal power plants, geoecological situation, benthic invertebrates, Kenon Lake, geoinformation systems

For citation: Shoydokov A.B., Matafonov P.V. Subaquatic landscapes of Kenon Lake – the cooling reservoir of Chita TPP-1 // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 2. - P. 187-204. DOI: [10.31951/2658-3518-2025-A-2-187](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2025-A-2-187)

1. Introduction

The formation, evolution and development of geosystems occurs simultaneously under the influence of climatic, spatial and temporal features of the geographical (landscape) shell of the Earth (Khotinsky, 1977; Sochava, 1978; Nikolaev, 1986; Skrylnik, 2018). However, in recent times, anthropogenic activities have been added to climate change. Its influence has changed the initially formed components of natural systems and the conditions of their functioning. The ongoing changes have led to the emergence of complex natural-technical systems (NTS). The stability and functioning of such systems depends on the state of their natural-technical subsystems. The functioning of the NTS causes the emergence of special geoecological situations and conditions (spatio-temporal, environmental,

natural and anthropogenic factors and environmental problems) in its subsystems. The occurrence of a geoecological situation affects the life and activities of the population.

One of the most common types of natural engineering systems that carry life-supporting functions are cooling reservoirs. They are NTS, the subaquatic landscapes of which are formed under the influence of additional heat energy and other factors caused by the activity of thermal power plants. In addition, they are connected by a common location and the exchange of matter and energy.

The cooling reservoir of the Chita TPP-1 occupies a central place in the Kenon NTS and is one of the key facilities in the production of heat and energy in the Trans-Basikal Territory (Itigilova et al., 1998). Despite hydrobiological research (Bazarova, 2012;

*Corresponding author.

E-mail address: shdkv1v.sc@yandex.ru (A.B. Shoydokov)

Received: September 10, 2024; **Accepted:** December 13, 2024;
Available online: April 22, 2025

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



Kuklin, 2017; Bazarova and Kuklin, 2023), hydrological (Vologdin, 1972), ecological (Tsybekmitova et al., 2017) and hydrochemical (Tokareva, 2015; Tokareva et al., 2016; Sharapov and Tokareva, 2016; Usmanova et al., 2018) etc. there is insufficient information on the spatial distribution of the components of the bottom subsystem to understand the current geoecological situation for the implementation of measures to preserve, restore and maintain the ecosystem of the Kenon Lake.

Conducting ecologically oriented limnological studies using a landscape approach makes it possible to determine the ecological state of the reservoir (Dudakova and Anokhin, 2021). In our opinion, landscape approach is also applicable to the assessment of the geoecological situation in the Kenon Lake. This approach makes it possible to identify important (vulnerable) areas of subaquatic landscapes that are subject to the greatest anthropogenic impact in the studied NTS.

The purpose of the study is to identify the subaquatic landscapes of the main part of the Chita TPP–1 cooling reservoir by types of bottom sediments, vegetation communities and bottom invertebrates.

2. Materials and methods

Kenon Lake (52.03915°N, 113.38446°E) is one of the largest reservoirs of the Upper Amur basin (Itigilova et al., 1998), located on the northwestern outskirts of Chita within the Chita depression on the second erosive-accumulative floodplain terrace at an altitude of 650 m (Shishkin, 1972). The lake is surrounded by residential buildings, industrial and technological enterprises (Fig. 1). According to the physical and geographical zoning, Kenon Lake belongs to the Chita-Ingodinsky settled-hollow district of the Ingodino-Ononsky hollow-mid-mountain province of the South Siberian Mountain region (Atlas of Transbaikalia, 1967). The climate of the territory is sharply continental. The watershed basin of the reservoir, as well as the Chitino-Ingodinskaya depression as a whole, belongs to areas of insufficient moisture.

In October 2022, according to our data the lake area was 15.2 km², length was 5.6 km, width (average)

was 2.9 km. The average depth was 4.8 m, the maximum depth reached 6.2 m.

The research was carried out on October 21-22, 2022 at 32 monitoring stations evenly distributed across Kenon Lake. The location of the stations was determined by geographical coordinates. Samples of bottom sediments, bottom invertebrates and macrophytes were taken in a single repeat using a Petersen dredger (PD 0.025) with a capture area of 0.025 m². The type of bottom sediments is determined directly on the reservoir in accordance with the guidelines (Abakumov, 1983). The samples of zoobenthos were washed from the soil through a mill sieve with a mesh size of 0.3 mm. Identification and quantitative accounting of organisms of benthic invertebrates was performed using microscopes MBS-10 and MicMed-1. The weight characteristics of the organisms were determined on the scales of the torsion VT-500. Underwater photography of the bottom landscapes of Kenon Lake was carried out in February 2024.

The landscape map was based on the types of sediments, the spatial distribution of macrophytes, as well as benthic invertebrates. The mean error is calculated in Microsoft Excel. Clustering of research stations in order to identify zoobenthos communities was performed in the Statistica 10 program based on the matrix of Serensen-Chekanovsky coefficients in the variant of quantitative characteristics calculated for pairs of stations based on the presence of the species and its biomass. Mapping of subaquatic landscapes of the main part of Kenon Lake and research stations based on the species similarity of benthic invertebrates was performed in the ArcGIS 10.8 program using Spatial Analyst tools without detailing the coastal zone of the reservoir. The map details have been finalized in the CorelDRAW graphics editor.

3. Results and discussion

The results of the performed studies show the heterogeneity of the distribution of bottom sediments, macrophytes and zoobenthos organisms in the main part of the subaquatic landscapes of Kenon Lake (Fig. 2, 3, 4, 5 and 6).

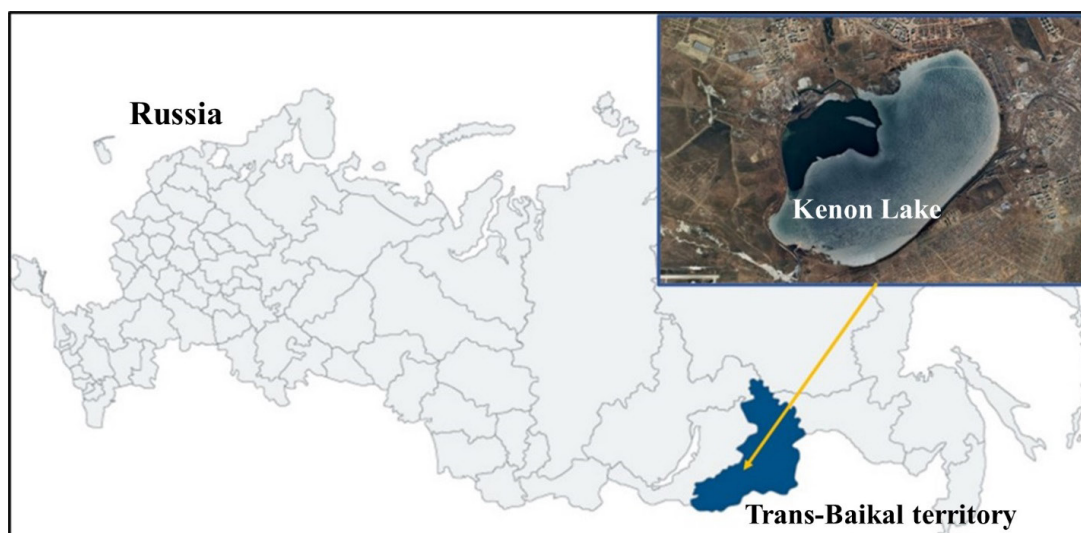


Fig.1. Location of Kenon Lake.

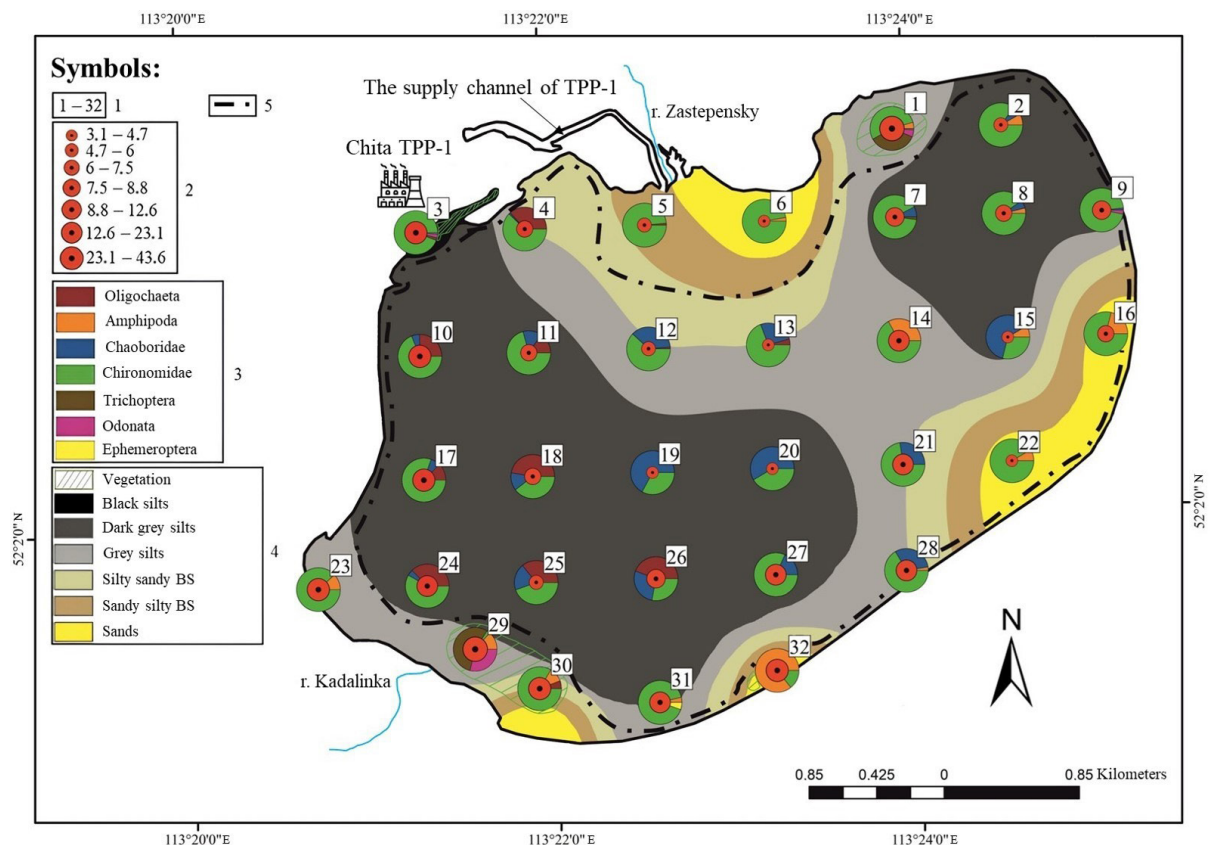


Fig.2. Map-scheme of the distribution of bottom sediments, vegetation and biomass of zoobenthos in the main part of sub-aquatic landscapes of Kenon Lake, October 2022. Symbols: 1 – numbers of research stations; 2 – values of biomass of zoobenthos, g/m²; 3 – zoobenthos; 4 - types of soil, where the BS – bottom sediments; 5 – the boundary between the shallow and deep-water landscapes of the lake.

In October 2022, the predominant type by area of bottom sediments in Kenon Lake were dark gray (47.7%) and gray (23.6%) silts, which together made up 71.3% of the lake area (Fig. 2). The rest lake area consisted of silty-sandy bottom sediments (12.5%), sandy-silty bottom sediments (8.8%), sandy bottom sediments (sands) (6.5%) and black silts (0.6%).

We have identified two main groups of stations based on differences in the species composition and abundance of zoobenthos according to the Serensen-Chekanovsky matrix (Fig. 3, 4). The first group of sta-

tions includes the first and second clusters. The first cluster includes nine mainly coastal research stations, where the abundance of benthic invertebrates of 7880 ± 2668 ind./m² and biomass of 12.8 ± 4.4 g/m² are at a relatively high level. The number of species in the samples here ranged from eight to 12. The indicated in Figure 6 by the symbol «t°» thermal influence stations of Chita TPP-1 in the northwestern and western parts of the lake are assigned to this cluster. The second cluster covers 19 research stations, mainly related to the deep-water part of the lake. Here, in conditions

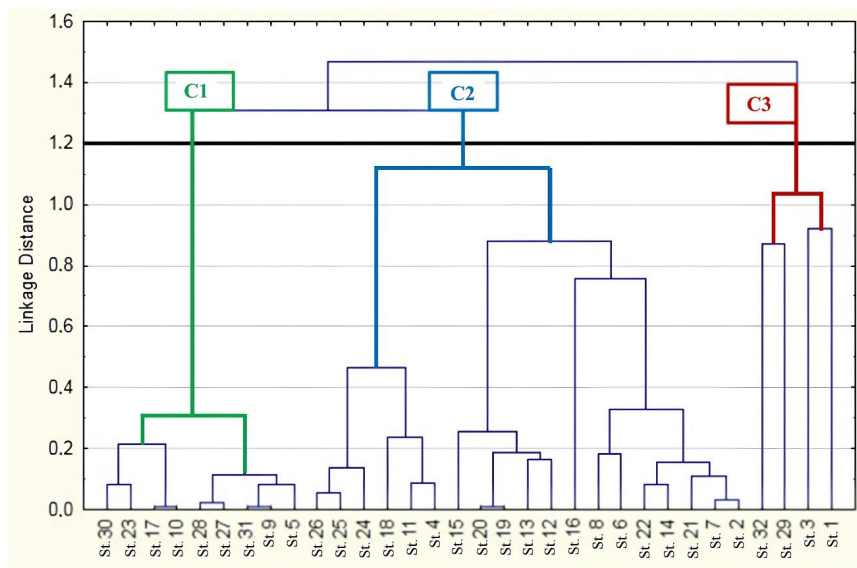


Fig.3. Clustering of zoobenthos research stations, October 2022.

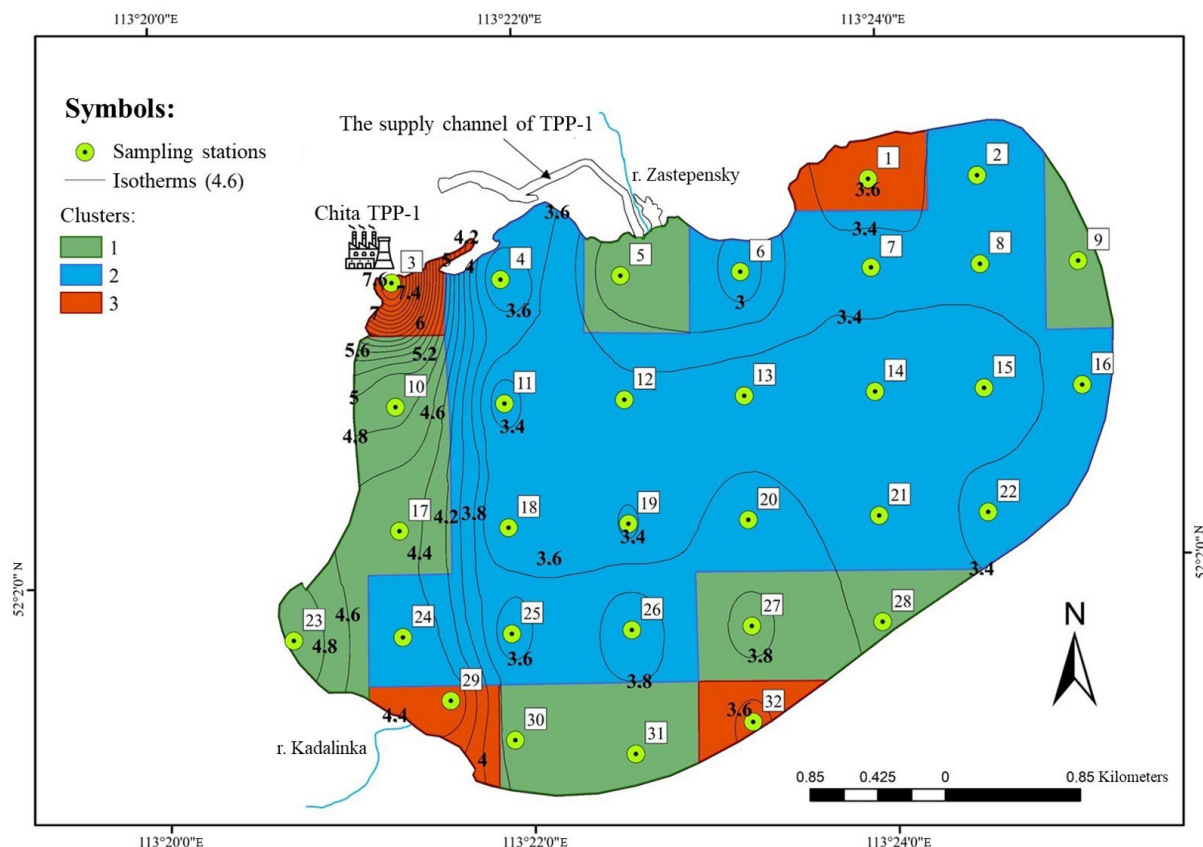


Fig.4. Schematic map of selected clusters (communities) of zoobenthos in Kenon Lake, October 2022.

of low temperature and lack of vegetation, zoobenthos is characterized by low numbers of 2867 ± 290 ind./m², biomass 6.6 ± 0.5 g/m² and diversity (from three to 11 species in the sample). The second group of stations includes only the third cluster, consisting of four stations belonging to a shallow zone up to a depth of 3.5 m (Fig. 2, 4) with vegetation. In comparison with other clusters, this group of stations is characterized by high numbers of 12670 ± 7955 ind./m², a significantly high biomass of 29.9 ± 7 g/m² of benthic invertebrates and a high abundance of species in samples – from 10 to 17.

The analysis of the distribution of zoobenthos communities, vegetation and types of bottom sediments by depth allows us to identify a significant boundary in Kenon Lake (3.8 – 4.1 m) (Fig. 5, 6).

Materials on the distribution of bottom sediments and bottom macrophytes, as well as zoobenthos, make it possible to identify subaquatic landscapes in the main part of the Chita TPP-1 cooling reservoir. In October 2022, they were presented: 1) a shallow landscape (or tract) (up to a depth of 4.1 m), including a shallow sub-landscape without vegetation, and a shallow sub- landscape with vegetation thickets; 2) a deep-water landscape (4.1 – 6.2 m) (Fig. 2).

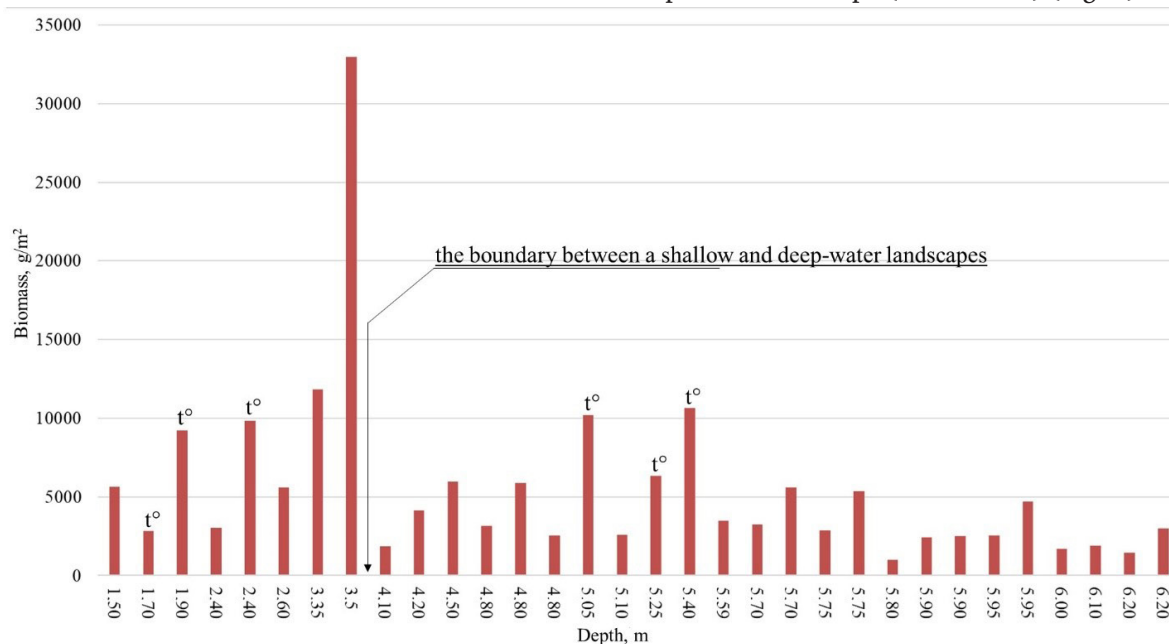


Fig.5. Distribution of the number of benthic invertebrates by depth in Kenon Lake, October 2022.

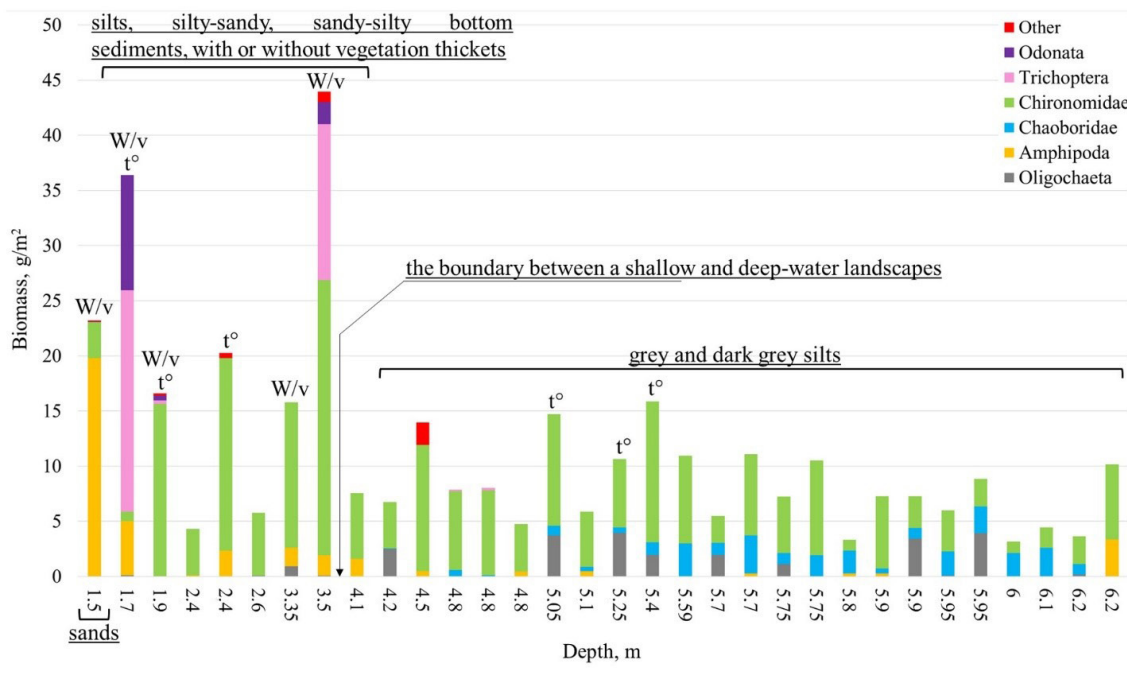


Fig.6. Distribution of biomass of benthic invertebrates by depth in Kenon Lake, October 2022. Symbols: W/v – with vegetation; t° - research stations in the zone of influence of heated waters.

The depth, types of bottom sediments and the presence of vegetation affect the confinement of bottom invertebrates to the landscapes identified by us in the main part of Kenon Lake. (Fig. 7).

The shallow landscape of Kenon Lake is a heterogeneous landscape, including facies of sands, silty-sandy bottom sediments, sandy-silty bottom sediments and silts, with or without vegetation. This landscape is characterized by the highest abundance and biomass of benthic invertebrates, among which the larvae of amphibiotic insects and amphipods predominate.

A shallow subsurface landscape without thickets of vegetation. In the sand facies of the southern part of Kenon Lake at a depth of 1.5 m, the Baikal littoral amphipod *Gmelinoides fasciatus* was the landscape-forming species dominating the zoobenthos in terms of abundance and biomass. In the sand facies of the southern part of Lake Kenon at a depth of 1.5 m the Baikal littoral amphipod *Gmelinoides fasciatus* was a landscape-forming species. It formed the main part of the abundance and biomass of zoobenthos. *Gm. fasciatus* has spread widely and populated many reservoirs of the Russian Federation (Matafonov, 2007; Kurashov et al., 2011a). *Gm. fasciatus* is able to transform the appearance of bottom landscapes by organizing trophic connections. It is involved in the accumulation and migration of chemical elements (Kurashov et al., 2011b). The amphipod connects the shallow and deep-water zones of the lake during its migrations (Shoydakov et al., 2024). From the point of view of management of natural and NTS, it can be used as a bioindicator of the state of bottom habitats (Berezina, 2016) and changes in littoral communities and the climate of the region (Matafonov, 2020).

In the silt facies, the larvae of the chironomids *Tanytarsus bathophilus*, *Tanypus punctipennis* and *Procladius choreus* can be attributed to landscape-forming organisms.

A shallow sub-landscape with thickets of vegetation (Fig. 8). The geoecological role of vegetation is well known, it precipitates suspended particles from the water column, is capable of accumulating heavy metals (Tsybekmitova et al., 2019), changes light and oxygen conditions, etc. In the northwestern part of the lake, at the outlet of the discharge channel of Chita TPP-1, on black silts in dense thickets of *Stuckenia pectinata* at a depth of 1.9 m, the larvae of the chironomids *Psectrocladius zetterstedti* and *Glyptotendipes gripekoveni* dominated in biomass (st. 3). In the northeastern part of the reservoir (st. 1), on gray silts in thickets of *Stuckenia pectinata* at a depth of 3.5 m, the chironomids *Polipedium* sp. (*Chironominae genuiae* N3 Lipina) and *Glyptotendipes gripekoveni*, caddisflies *Cyrnus fennicus*, as well as dragonflies *Ischnura elegans* dominated. In the thickets of *Chara fragilis* and *Stuckenia pectinata* on the sands at a depth of 1.7 m in the southern part of Kenon Lake in biomass in zoobenthos was dominated by caddisflies *Cyrnus fennicus*, dragonflies *Ischnura elegans* and chironomids *Tanytarsus bathophilus*.

The change of the aquatic and terrestrial phases of ontogenesis in dragonflies (Ketenchiev et al., 2018) determines their geoecological role in the transfer of matter from aquatic geosystems to terrestrial ones. A similar role in the littoral tract of Kenon Lake belongs to other amphibiotic insects, for example, caddisflies.

The deep-water landscape of Kenon Lake is a similar bottom landscape with a depth range of 4.1 – 6.2 m, including facies of gray and dark gray silts without vegetation. Low numbers and biomass of zoobenthos characterize this landscape with a predominance of larvae of diptera insects (Fig. 2, 3, 4 and 6). The landscape-forming organisms from zoobenthos here were the larvae of the chironomids *Tanytarsus bathophilus*, *Procladius choreus* and *Tanypus punctipennis*, oligochaetes *Limnodrilus hoffmeisteri* and the nectobentic chaoborids *Chaoborus flavicans*. The microrelief of the

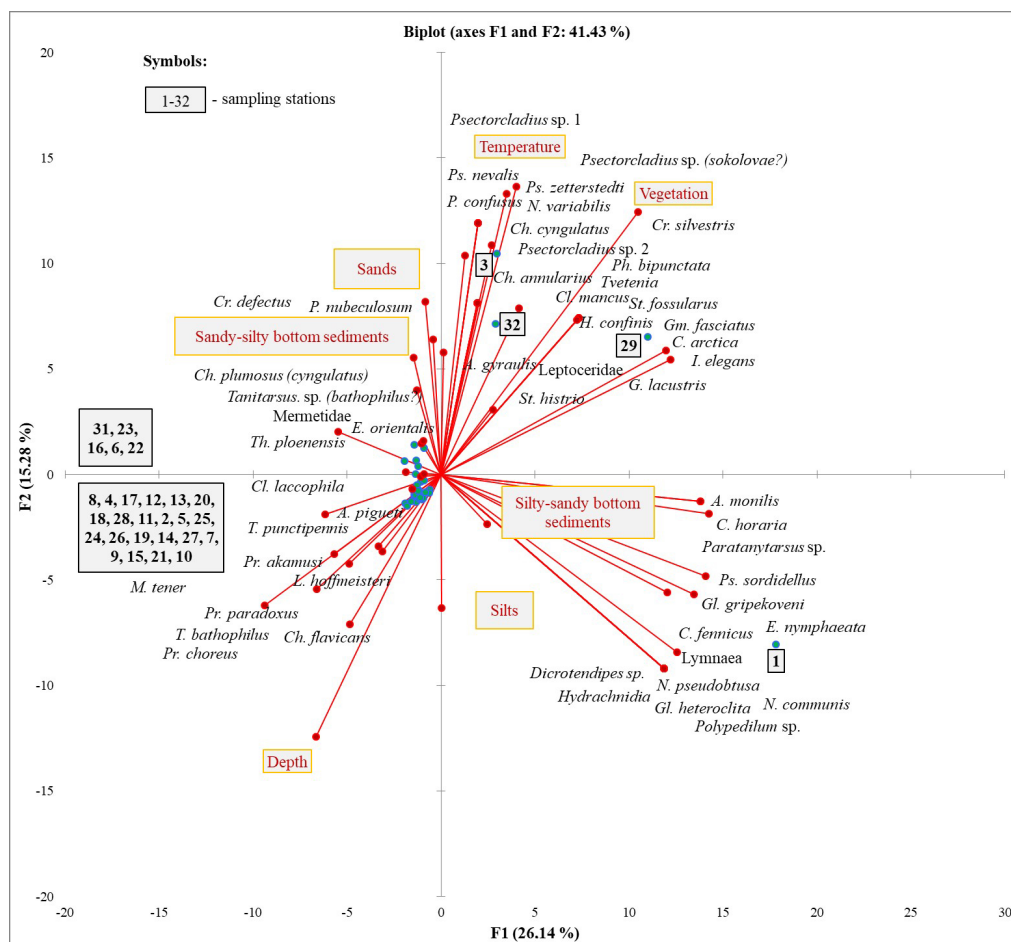


Fig.7. Distribution of zoobenthos species in the main part of the subaquatic landscapes of Kenon Lake depending on environmental factors, October 2022.

deep landscape (Fig. 9) represents numerous pits with houses of chironomids of the genus *Tanytarsus* on the surface of bottom sediments. Presumably, in the subaquatic landscapes of Kenon Lake, pits are formed when carp feed on zoobenthos organisms.

It is known that *Prosilocerus akamusi* chironomids, through their irrigation activities, contribute to the penetration of oxygen into deeper layers of bottom sediments, thereby influencing the reduction of phosphorus and iron content in them (Wenming et al., 2019; Yang et al., 2021). In Kenon Lake, in the deep-water landscape of the bottom subsystem, such a function, in addition to the chironomids *Prosilocerus akamusi* living in it, belongs to oligochaetes tubificides.

In the self-purification of natural-technical reservoirs, a significant role is played by chironomids during their emergence. According to research materials from 2004 (Klishko et al., 2005) in Kenon Lake, *Chironomus plumosus*, as the most widespread species of representatives of chironomids, made a significant contribution to its self-purification. In October 2022, the most common representative of the chironomids was *Tanytarsus bathophilus*. Presumably, he played a significant role in the self-purification of the cooling reservoir of the Chita TPP-1.

Changes in the subaquatic landscapes of the Chita TPP-1 cooling reservoir. It is difficult to identify patterns of changes in the types of bottom sedi-



Fig.8. Shallow subsurface landscape with vegetation thickets in the southern part of Kenon Lake, February 2024. 1 – facies of sands with thickets of *Chara tomentosa* and rags of *Stuckenia pectinata* at a depth of 1.5 m; 2 – facies of sandy silts with thickets of *Stuckenia pectinata* and *Chara fragilis* at a depth of 4.5 m.

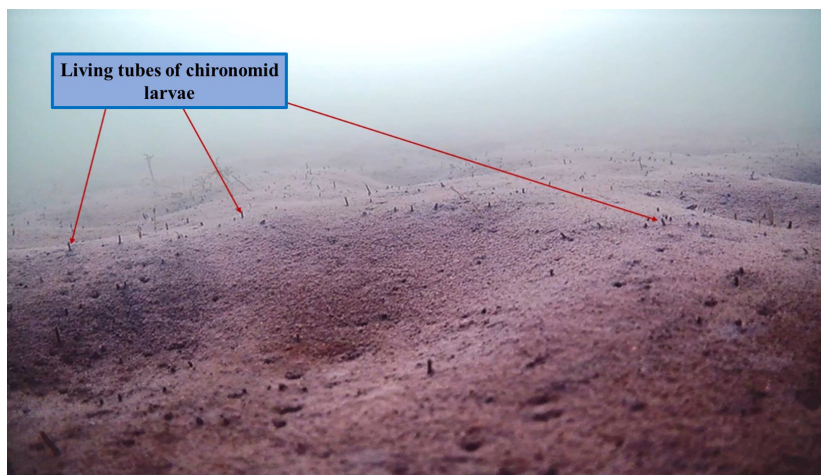


Fig.9. Deep-water landscape in the southern part of Kenon Lake, February 2024.

ments in Kenon Lake due to the lack of their maps. It can be assumed that in comparison with the materials of previous studies in 1985-1991 (Itigilova et al., 1998) the spatial distribution of bottom sediments has not undergone any significant changes. The reservoir level changes due to the climate and pumping of water from the Ingoda River. There is no doubt that the area of distribution of sands, silted sands, silts, etc. is affected by changes in the level regime of the lake. As in other reservoirs of the Trans-Baikal Territory (Matafonov, 2020), in dry years, dehumidification of sediments characteristic of shallow areas occurred in Kenon Lake. Rising water levels in the lake by 2022 contributed to their flooding.

Kenon Lake is a shallow reservoir of water characterized by significant changes in the degree of vegetation overgrowth. In 1986-1991, more than a third of the lake bottom area was covered with macrophytes, mainly Chara algae (Itigilova et al., 1998). In October 2022, macrophytes were present only at five of the 32 research stations and only up to a depth of 3.5 m and were mainly represented by pondweed (Fig. 2). According to the theory of the functioning of shallow lakes (Scheffer and Egbert, 2007), changes in the degree of overgrowth can be caused by the content of nutrients, the influence of fish, changes in lake level, the influence of climatic factors, etc.

Due to the limited distribution of benthic macrophytes, the main landscape-forming component in the cooling reservoir of Chita TPP-1 in October 2022 was benthic invertebrates. As with benthic macrophytes, the zoobenthos of Kenon Lake is subject to significant changes. In 1985-1991, the biomass structure of the Kenon Lake zoobenthos was dominated by chironomids of the genus *Chironomus* gr. *plumosus* and *Procladius ferrugineus*, mollusks *Sphaerium corneum* and *Pisidium inflatum*, oligochaetes *Tubifex tubifex* and chaoborids *Chaoborus cristallinus* (Itigilova et al., 1998). The biomass of chironomids in different parts of the lake during this period was about 50% of the mass of all zoobenthos organisms. In October 2022, chironomids of the genus *Chironomus* was found only once, mollusks *Sphaerium corneum* and *Pisidium inflatum*, oligochaetes *Tubifex tubifex* were not found. From the former composition of the dominants in 2022, the deep-water landscape was

dominated by chironomids of the genus *Procladius*, to which *Tanytarsus* and *Tanypus*, as well as chaoborids, were added. *Procladius choreus* is one of the five species of Tanypodines found massively in hypertrophic reservoirs (Anikina, 2012), in areas where there is minimal transparency, low oxygen content and high organic matter content. In a shallow landscape, a landscape-forming species has recently moved into the lake. The Kenon Baikal littoral amphipod *Gmelinoides fasciatus* is a species that avoids habitats with hypoxia and exposure to heated waters of power plants (Berezina, 2016).

4. Conclusions

For subaquatic landscapes formed in the cooling reservoir of the Chita TPP-1, six facies have been identified. Facies differed in the type of bottom sediments, bottom microrelief, and species composition of zoobenthos organisms. Facies are grouped into two types of landscape, which differ in morphometric parameters, the presence of vegetation and the composition of benthic invertebrates. In the northwestern and western parts of the lake, the formation of subaquatic landscapes occurs under the thermal influence of the Chita TPP-1. In the absence of vegetation at most stations, the landscape-forming organisms in the littoral landscape were amphipods (*Gmelinoides fasciatus*). In the facies of the deep-water landscape were chironomids (*Tanytarsus*, etc.), as well as oligochaetes *Limnodrilus*, and chaoborids leading a nectobenthic lifestyle. The composition of the landscape-forming organisms of zoobenthos determines the geoecological functions of benthic biota in the geosystem of the cooling reservoir (contribution to geochemical cycles; organization of links between aquatic and terrestrial geosystems; monitoring of the quality of the aquatic environment, etc.).

The obtained data for the first time give an idea of the current state of the subaquatic landscapes of Kenon Lake, formed under the influence of natural and natural-technical factors. The use of GIS technologies becomes possible in the analysis of changes, as well as in the assessment of the geoecological situation in the bottom subsystem of the lake.

Acknowledgements

The work was carried out according to the Program of Fundamental scientific research of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences “Geoecology of aquatic ecosystems of Transbaikalia in the conditions of modern climate and technogenesis, basic approaches to the rational use of waters and their biological resources” (state registration No. 121032200070-2).

The authors of the article express their gratitude to the head of the Laboratory of Aquatic Ecosystems, senior researcher, PhD B.B. Bazarova for assistance in identifying macrophytes, as well as senior researcher of the Laboratory of Aquatic Ecosystems, PhD N.A. Tashlykova for advice on the application of the method of multidimensional statistics.

Conflict of Interest

The authors declare that there is no conflict of interest.

References

- Abakumov V.A. 1983. Guidelines on methods of hydrobiological analysis of surface waters and bottom sediments. Leningrad: Hydrometeorological Publishing House. (in Russian)
- Anikina M.A. 2012. Ecological characteristics of the chironomid genus *Procladius* Skuse, 1889 (Diptera, Chironomidae) of the fauna of Russia. *Entomologicheskie i parazitologicheskie issledovaniya v Povolzh'e* [Entomological and parasitological studies in the Volga region] 10: 69-72. (in Russian)
- Atlas of Transbaikalia (Buryat ASSR and Chita region). 1967. Sochava V.B. Irkutsk: GUGK. (in Russian)
- Bazarova B.B., Kuklin A.P. 2023. The experience of using ocular and sonar surveys in the study of submerged aquatic vegetation of Kenon Lake (Eastern Transbaikalia). *Problemy botaniki Yuzhnoj Sibiri i Mongolii* [Problems of botany in Southern Siberia and Mongolia] 22(2): 34-38. (in Russian)
- Bazarova B.B. 2012. Long-term vegetation changes in Kenon Lake (Zabaikalsky Krai). *Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya «Biologiya. Ekologiya»* [Proceedings of Irkutsk State University. The series “Biology. Ecology”] 5(4): 18-23. (in Russian)
- Berezina N.A. 2016. The experience of using a new bio-indicator (*Gmelinoides fasciatus*) to assess the state of these habitats in the Gulf of Finland. *Voda: himiya i ekologiya* [Water: Chemistry and Ecology] 4: 42-49. (in Russian)
- Dudakova D.S., Anokhin V.M. 2021. Subaquatic landscapes of the Mantsinsaari and Lunkulansaari islands in the Riphean uplift zone in the eastern part of Lake Ladoga. *Izvestiya Rossijskoj akademii nauk. Seriya geograficheskaya* [News of the Russian Academy of Sciences. Geographical Series] 85(3): 433-445. (in Russian)
- Itigilova M.C., Chechel A.P., Zamana L.V. et al. 1998. Ecology of an urban reservoir. Novosibirsk: SB RAS. (in Russian)
- Ketenchiev H.A., Kozminov S.G., Amkhaeva L.Sh. et al. 2018. Ecological-faunal and zoogeographic analysis of dragonflies (Odonata) of the steppe zone of the northern macroscline of the Central Caucasus. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossijskoj akademii nauk* [Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences] 5(3): 433-440. (in Russian)
- Khotinsky N.A. 1977. The Holocene of Northern Asia. Moscow: Nauka. (in Russian)
- Klishko O.K., Avdeev D.V., Zazulina E.V. et al. 2005. The role of chironomids (Diptera, Chironomidae) in the biological migration of chemical elements in the ecosystem of anthropogenic reservoirs. In: Readings in memory of Vladimir Yakovlevich Levanidov, pp. 360. (in Russian)
- Kuklin A.P. 2017. Filamentous algae of Kenon Lake as an object of bioremediation. *Mezhdunarodnyj zhurnal prikladnyh i fundamental'nyh issledovanij* [International Journal of Applied and Fundamental Research] 3: 85-88. (in Russian)
- Kurashov E.A., Barbashova M.A., Barkov D.V. et al. 2011. General characteristics of the composition of alien species in the littoral zone of Lake Ladoga. In: Kurashov E.A. (Ed.), *The littoral zone of Lake Ladoga*. St. Petersburg, pp. 279-284. (in Russian)
- Kurashov E.A., Barkov D.V., Rusanov A.G. et al. 2011. The role of *G. fasciatus* in the formation of a transboundary flow of matter and energy in the littoral zone of Lake Ladoga. In: Kurashov E.A. (Ed.), *The littoral zone of Lake Ladoga*. St. Petersburg, pp. 350-356. (in Russian)
- Matafonov D.V. 2007. Ecology of *Gammarus lacustris* Sars (Crustacea: Amphipoda) in the reservoirs of Transbaikalia. *Izvestiya Rossijskoj akademii nauk. Seriya biologicheskaya* [Proceedings of the Russian Academy of Sciences. Biological series] 2: 188-196. (in Russian)
- Matafonov P.V. 2020. The life cycle of *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) and *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) in Lake Arachlei during the extremely low-water phase of the hydrological cycle. *Amurskij zoologicheskij zhurnal* [Amur Zoological Journal] 12(1): 16-25. (in Russian)
- Nikolaev V.A. 1986. The principle of historicism in modern landscape studies. *Vestnik Moskovskogo Universiteta, Seriya Geografiya* [Bulletin of the Moscow State University. Geography Series] 2: 3-10. (in Russian)
- Scheffer M., Egbert H. 2007. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia* 584(1): 455-466. DOI: [10.1007/s10750-007-0616-7](https://doi.org/10.1007/s10750-007-0616-7)
- Sharapov N.M., Tokareva O.Y. 2016. Problems of TPP water supply from a natural reservoir and ways to solve them using the example of Kenon Lake in Chita (Zabaikalsky Krai). *Vodoochistka. Vodopodgotovka. Vodosnabzhenie* [Water treatment. Water supply] 3(99): 36-46. (in Russian)
- Shishkin B.A. 1972. Physical and geographical characteristics of Kenon Lake (the cooling reservoir of the Chita GRES). *Zapiski Zabajkal'skogo otdeleniya Russkogo geograficheskogo obshchestva* [Notes of the Trans-Baikal branch of the Geographical Society of the USSR] 62: 3-16. (in Russian)
- Shoydokov A.B., Matafonov P.V., Borzenko S.V. 2024. Geoecological functions of the Baikal endemic amphipod *Gmelinoides fasciatus* in the bottom subsystem of the cooling reservoir of the Chita TPP-1. *Izvestiya Russkogo geograficheskogo obshchestva* [The Russian Geographical Society Herald] 156 (S2-1): 169-177. (in Russian)
- Skrylnik G.P. 2018. Space-time in the development of geosystems and natural risks. *Nauchnye gorizonty* [Scientific Horizons] 6(10): 123-148. (in Russian)
- Sochava V.B. 1978. Introduction to the doctrine of geosystems. Novosibirsk: Nauka. (in Russian)
- Tokareva O.Y. 2015. Changes in the chemical composition of Kenon Lake water under the influence of anthropogenic activity in its catchment area. *Vodnye resursy i vodo-pol'zovanie* [Water resources and water use] 7: 55-66. (in Russian)
- Tokareva O.Yu., Semenyuk M.P., Zaslonsky V.N. et al. 2016. Long-term changes in the chemical composition of lake waters. Kenon is influenced by CHP-1. In: XVI International Scientific and Practical Conference Kulagin readings: tech-

niques and technologies of production processes, pp. 139. (in Russian)

Tsybekmitova G.Ts., Kuklin A.P., Tashlykova N.A. et al. 2017. Ecological state of Lake Kenon – cooling reservoir of TPP-1 (Zabaikalsky Krai). *Vestnik Novosibirskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta* [Bulletin of Novosibirsk State Pedagogical University] 7(3): 194-208. DOI: [10.15293/2226-3365.1703.12](https://doi.org/10.15293/2226-3365.1703.12) (in Russian)

Tsybekmitova G.Ts., Kuklin A.P., Tsyganok V.I. 2019. Heavy Metals in Bottom Sediments of Lake Kenon (The Trans-Baikal Territory, Russia). *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 103: 286-291.

Usmanova L.I., Zamana L.V., Usmanov M.T. 2018. Geochemistry of groundwater and surface waters in the zone of influence of the Chita TPP-1 ash dump. In: *Proceedings of the third All-Russian Scientific conference with international participation “Geological evolution of the interaction of water with rocks*, pp. 379. DOI: [10.31554/978-5-7925-0536-0-2018-379-382](https://doi.org/10.31554/978-5-7925-0536-0-2018-379-382) (in Russian)

Vologdin M.P. 1972. Field studies of the hydrothermal regime of the Chitinskaya GRES cooling reservoir. *Zapiski Zabajkal'skogo filiala geograficheskogo obshchestva SSSR* [Notes of the Trans-Baikal branch of the Geographical Society of the USSR] 62: 16-24. (in Russian)

Wenming Y., Musong C., Ling L. et al. 2019. Mechanism of phosphorus mobility in sediments with larval (*Propilocerus akamusi*) bioturbation. *Environmental Science and Pollution Research* 27(7): 7538-7548. DOI: [10.1007/s11356-019-07404-z](https://doi.org/10.1007/s11356-019-07404-z)

Yang W., Yao J., He Y. et al. 2021. Nitrogen removal enhanced by benthic bioturbation coupled with biofilm formation: A new strategy to alleviate freshwater eutrophication. *Journal of Environmental Management* 292(20): 112814. DOI: [10.1016/j.jenvman.2021.112814](https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.112814)

Подводные ландшафты озера Кенон – водоема-охладителя Читинской ТЭЦ-1

Оригинальная статья

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGY

Шойдоков А.Б.^{1*}, Матафонов П.В.¹

Институт природных ресурсов, экологии и криологии Сибирского отделения Российской академии наук, ул. Недорезова, 16а, г. Чита, 672014, Россия

АННОТАЦИЯ. Изменение природно-технических систем под влиянием климата и антропогенной деятельности обуславливает необходимость понимания особенностей их функционирования для дальнейшего прогнозирования их развития, а также управления. Водоёмы-охладители – природно-технические системы, функционирование которых зависит от климатических изменений, изменений уровня режима и термического влияния сброса вод с теплоэлектростанций. Понимание геоэкологической ситуации в донной подсистеме водоема возможно на основе её изучения с применением ландшафтного подхода, который только начинает использоваться по отношению к изучению водоёмов. Целью исследования стало выделение и картографирование подводных ландшафтов основной части озера Кенон. В водоеме-охладителе Читинской ТЭЦ-1 выявлено шесть фаций, различающихся типом донных отложений, наличием растительности, видовым составом зообентоса, их количественными и качественными показателями. Фации сгруппированы в два типа урочищ, различающихся по глубине, типу донных отложений и составу донных беспозвоночных. Формирование подводных ландшафтов в северо-западной и западной части озера Кенон происходит под влиянием повышенной придонной температуры сбросной воды Читинской ТЭЦ-1. Полученные данные впервые дают представление о современном состоянии основной части подводных ландшафтов озера Кенон, сформированном под влиянием природных и природно-технических факторов, а также открывают возможность использования геоинформационных систем при анализе их изменений и оценке геоэкологической ситуации в донной подсистеме озера.

Ключевые слова: подводные ландшафты, природно-техническая система, теплоэлектростанции, геоэкологическая ситуация, донные беспозвоночные, озеро Кенон, геоинформационные системы

Для цитирования: Шойдоков А.Б., Матафонов П.В. Подводные ландшафты озера Кенон – водоема-охладителя Читинской ТЭЦ-1 // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 2. - С. 187-204. DOI: 10.31951/2658-3518-2025-A-2-187

1. Введение

Формирование, эволюция и развитие геосистем происходит одновременно под влиянием климатических, пространственных и временных особенностей географической (ландшафтной) оболочки Земли (Хотинский, 1977; Сочава, 1978; Николаев, 1986; Скрыльник, 2018). Однако, в недавнее время к климатическим изменениям добавилась антропогенная деятельность, влияние которой изменило изначально сформировавшиеся компоненты природных систем и условия их функционирования. Происходящие изменения привели к появлению сложных природно-технических систем

(ПТС), устойчивость и функционирование которых зависит как от состояния её природной, так и технической подсистем. Функционирование ПТС обуславливает появление особых геоэкологических ситуаций и условий (пространственно-временных, средообразующих, природно-антропогенных факторов и экологических проблем) в её подсистемах, существенно влияющих на жизнь и деятельность населения.

Одними из распространенных типов природно-технических систем, несущих в себе жизнеобеспечивающие функции, являются водоёмы-охладители. Они представляют собой ПТС, подводные ландшафты которых формируются под влиянием

*Автор для переписки.

Адрес e-mail: shdkv1v.sc@yandex.ru (А.Б. Шойдоков)

Поступила: 10 сентября 2024; **Принята:** 13 декабря 2024;
Опубликована online: 22 апреля 2025

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



дополнительного поступления тепловой энергии и других факторов, обусловленных деятельностью теплоэлектростанций, и связаны между собой общим местоположением и обменом веществом и энергией.

Водоём-охладитель Читинской ТЭЦ-1 занимает центральное место в Кенонской природно-технической системе и является одним из ключевых объектов в производстве тепла и энергии в Забайкальском крае (Итигилова и др., 1998). Несмотря на гидробиологические (Базарова, 2012; Куклин, 2017; Базарова и Куклин, 2023), гидрологические (Вологдин, 1972), экологические (Цыбекмитова и др., 2017) и гидрохимические (Токарева, 2015; Токарева и др., 2016; Шарапов и Токарева, 2016; Усманова и др., 2018) исследования водоёма для понимания сложившейся геоэкологической ситуации в озере Кенон и осуществлению мероприятий по сохранению, восстановлению и поддержанию его экосистемы недостаточно сведений о пространственном распределении компонентов донной подсистемы.

Проведение экологически ориентированных лимнологических исследований с использованием ландшафтного подхода позволяет определить экологическое состояние водоёма (Дудакова и Анохин, 2021). На наш взгляд такой подход применим и к оценке геоэкологической ситуации в оз. Кенон, т.к. он позволяет выделить ключевые (уязвимые) части подводных ландшафтов наиболее высокого антропогенного воздействия в изучаемой природно-технической системе.

Цель исследования – выделить подводные ландшафты основной части водоёма-охладителя Читинской ТЭЦ-1 по типам донных отложений, сообществам растительности и донных беспозвоночных.

2. Материалы и методы исследования

Озеро Кенон (52.03915°с.ш., 113.38446°в.д.) – один из самых крупных водоёмов Верхнеамурского бассейна (Итигилова и др., 1998), находящийся на северо-западной окраине г. Читы в пределах Читинской котловины на второй эрозионно-акку-

мулятивной надпойменной террасе на высоте 650 м (Шишкин, 1972), в окружении городских жилых, промышленных и технологических предприятий (Рис. 1). В своем физико-географическом положении водоём включают в Читино-Ингодинский остепненно-котловинный округ Ингодино-Ононской котловинно-среднегорной провинции Южно-Сибирской горной области (Атлас Забайкалья, 1967). Климат территории резко-континентальный. Бассейн водоёма, как и Читино-Ингодинская котловина в целом, относится к районам недостаточного увлажнения.

По нашим данным на октябрь 2022 г. площадь озера составляла 15,2 км², длина – 5,6 км, ширина (средняя) – 2,9 км. Средняя глубина – 4,8 м, максимальная – 6,2 м.

Исследования выполнены 21-22 октября 2022 г. на 32-х мониторинговых станциях, равномерно распределенных по озеру Кенон. Местоположение станций определяли по географическим координатам. Пробы донных отложений, донных беспозвоночных и макрофитов отобраны в однократной повторности с использованием дночерпателя Петерсена (ДЧ 0,025) с площадью захвата 0,025 м². Тип донных отложений определен непосредственно на водоёме в соответствии с руководством (Абакумов, 1983). Пробы зообентоса отмыты от грунта через мельничное сито с размером ячеек 0,3 мм. Идентификация и количественный учёт организмов донных беспозвоночных выполнен с использованием микроскопов МБС-10 и МикМед-1. Весовые характеристики организмов определены на весах торсионных ВТ-500. Подводная фотосъемка донных ландшафтов озера Кенон выполнена в феврале 2024 г.

Ландшафтную карту составляли на основе типов донных отложений, пространственного распределения макрофитов, а также донных беспозвоночных. Ошибка среднего рассчитана в программе Microsoft Excel. Кластеризация станций исследования с целью выделения сообществ зообентоса выполнена в программе Statistica 10 на основе матрицы коэффициентов Серенсена-Чекановского в варианте количественных признаков, рассчитанной для пар станций по присутствию вида и его биомассе. Картирование подводных ландшафтов основ-



Рис.1. Расположение озера Кенон.

ной части озера Кенон и станций исследования на основе видового сходства донных беспозвоночных выполнено в программе ArcGIS 10.8 с использованием инструментов Spatial Analyst без учёта береговой зоны водоёма. Доработка деталей карты выполнена в графическом редакторе CorelDraw.

3. Результаты и обсуждение

Результаты выполненных исследований показывают неоднородность распределения донных отложений, макрофитов и организмов зообентоса в основной части подводных ландшафтов озера Кенон (Рис. 2, 3, 4, 5 и 6).

Преобладающим по площади типом донных отложений в озере Кенон в октябре 2022 г. являлись тёмно-серые (47,7 %) и серые (23,6 %) илы, в совокупности, составившие 71,3 % от площади бентали (Рис. 2). Остальную её часть составили илесто-песчаные донные отложения (12,5 %), песчано-илистые донные отложения (8,8 %), песчаные донные отложения (пески) (6,5 %) и черные илы (0,6 %).

Различия видового состава и обилия зообентоса позволили выделить две основные группы станций на основе матрицы Серенсена-Чекановского (Рис. 3, 4). Первая группа станций включает первый и второй кластеры. К первому кластеру относятся девять преимущественно прибрежных станций исследования, где показатели численности донных беспозвоночных 7880 ± 2668 экз./м² и биомассы $12,8 \pm 4,4$ г/м² находятся на относительно

высоком уровне. Количество видов в пробах здесь находилось в диапазоне от восьми до 12. К этому кластеру отнесены станции термического влияния Читинской ТЭЦ-1 в северо-западной и западной части озера, обозначенные на Рисунке 6 символом «t°». Второй кластер охватывает 19 станций исследования, относящихся преимущественно к глубоководной части озера. Здесь, в условиях невысокой температуры и отсутствия растительности зообентос характеризуется низкими показателями численности 2867 ± 290 экз./м², биомассы $6,6 \pm 0,5$ г/м² и разнообразия (от трех до 11 видов в пробе). Вторая группа станций включает только третий кластер, состоящий из четырех станций, относящихся к мелководной зоне до глубины 3,5 м (Рис. 2, 4) с растительностью. В сравнении с остальными кластерами эта группа станций отличается высокими показателями численности 12670 ± 7955 экз./м², существенно высокой биомассой $29,9 \pm 7$ г/м² донных беспозвоночных и высоким обилием видов в пробах – от 10 до 17.

Анализ распределения компонентов донной подсистемы позволяет выделить значимую в озере Кенон границу (3,8 – 4,1 м) в распределении сообществ зообентоса, растительности и типов донных отложений по глубине (Рис. 5, 6).

Материалы о распределении донных отложений и донных макрофитов, а также зообентоса позволяют выделить подводные ландшафты в основной части водоёма-охладителя Читинской ТЭЦ-1. В октябре 2022 г. они были представлены:

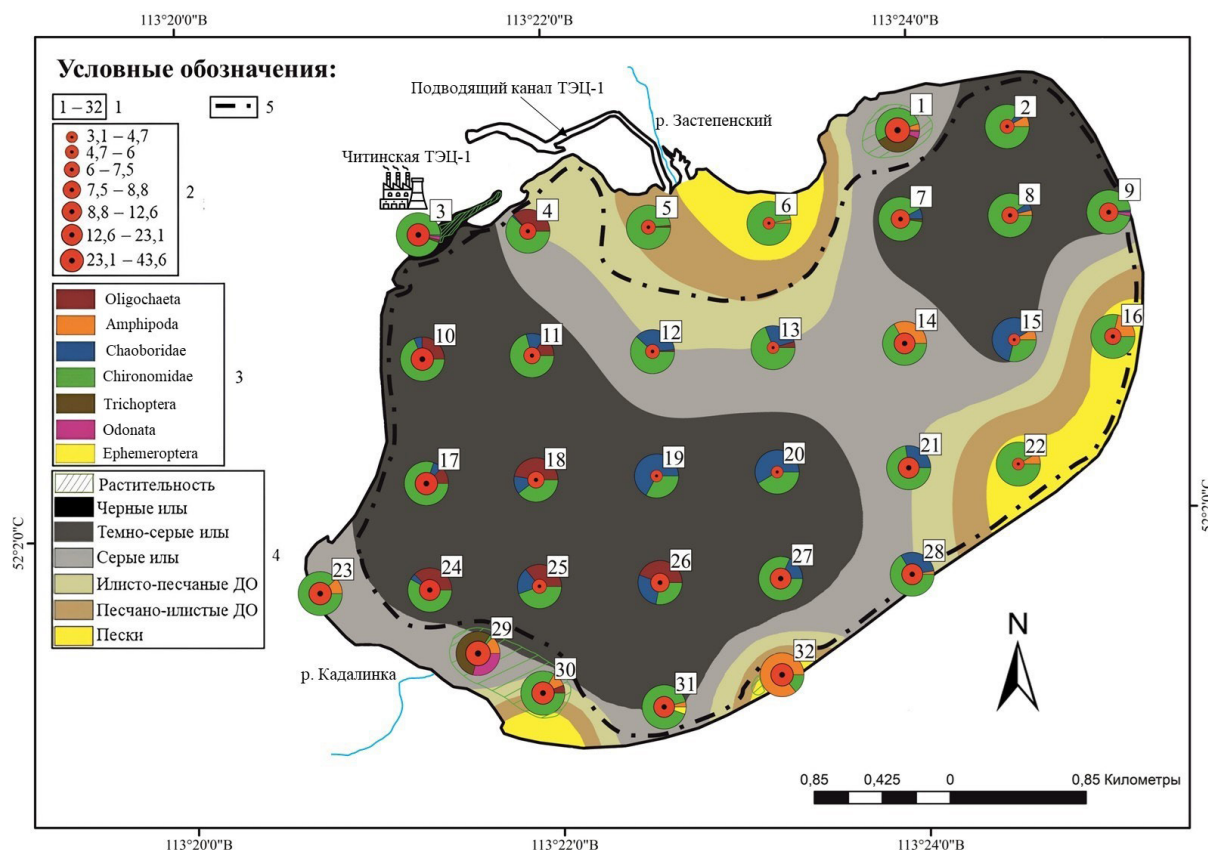


Рис.2. Карта-схема распределения донных отложений, растительности и биомассы зообентоса в основной части подводных ландшафтов озера Кенон, октябрь 2022 г. Условные обозначения: 1 – номера станций исследования; 2 – значения биомассы зообентоса, г/м²; 3 – зообентос; 4 – типы грунта, где ДО – донные отложения; 5 – граница между мелководной и глубоководной зоной озера.

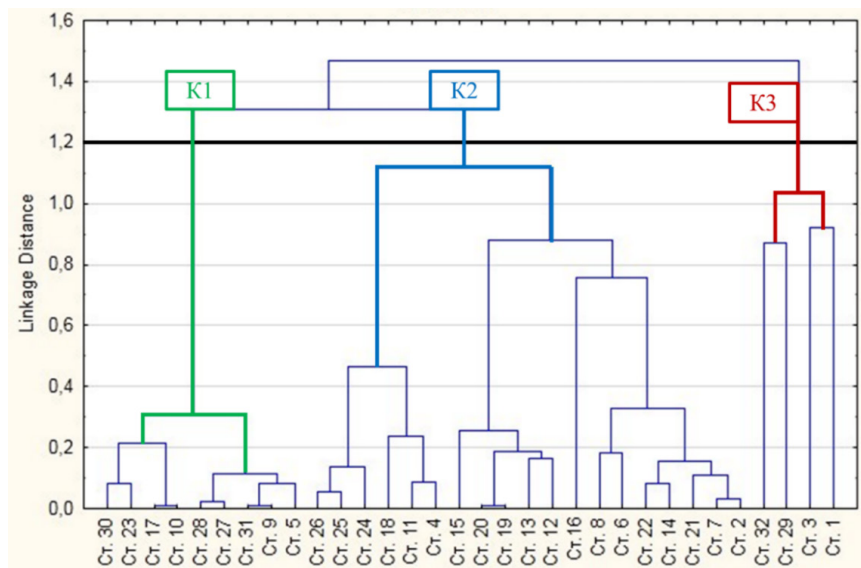


Рис.3. Кластеризация станций исследования по зообентосу, октябрь 2022 г.

1) мелководным урочищем (до глубины 4,1 м), включающим мелководное подурочище без растительности, и мелководное подурочище с зарослями растительности; 2) глубоководным урочищем (4,1 – 6,2 м) (Рис. 2).

Факторы окружающей среды (глубина, типы донных отложений и наличие растительности) влияют на приуроченность донных беспозвоночных к выделенным нами в основной части озера Кенон урочищам (Рис. 7).

Мелководное урочище озера Кенон представляет собой неоднородный ландшафт, включающий фации песков, илисто-песчаных донных отложений, песчано-илистых донных отложений и илов, с

растительностью или без таковой и характеризующийся наибольшими показателями численности и биомассы донных беспозвоночных, среди которых преобладают личинки амфибиотических насекомых и амфиподы.

Мелководное подурочище без зарослей растительности. В фации песков южной части озера Кенон на глубине 1,5 м ландшафтообразующим видом, доминирующим в зообентосе по численности и биомассе, была байкальская литоральная амфипода *Gmelinoides fasciatus*. Она широко распространилась и заселила многие водоёмы Российской Федерации (Матафонов, 2007; Курашов и др., 2011a). *Gm. fasciatus* способен преобразовы-

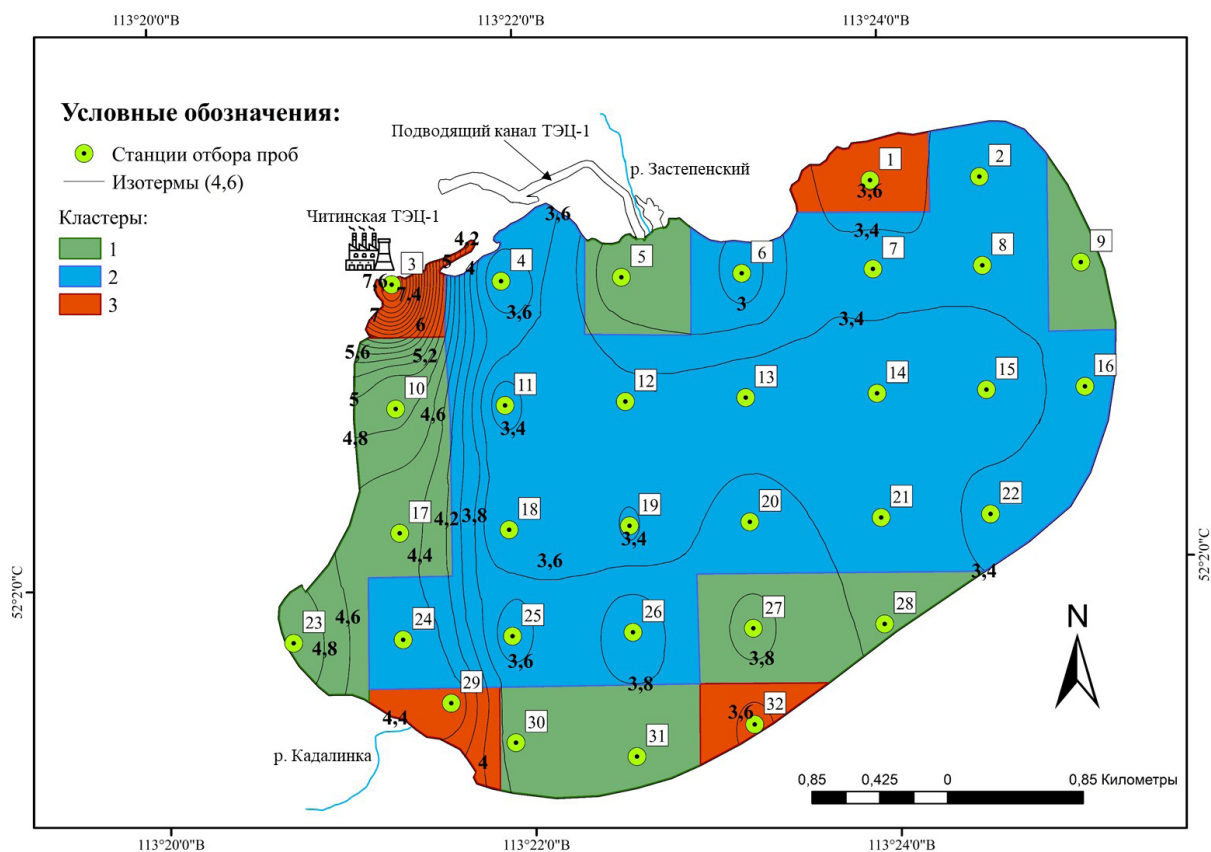


Рис.4. Карта-схема выделенных кластеров (сообществ) по зообентосу в озере Кенон, октябрь 2022 г.



Рис.5. Распределение численности донных беспозвоночных по глубине в озере Кенон, октябрь 2022 г.

вать облик донных ландшафтов путем организации трофических связей, участвует в накоплении и миграции химических элементов (Курашов и др., 2011b), осуществляет связь мелководной и глубоководной зон озера во время своих миграций (Шойдоков и др., 2024). С точки зрения управления природными и природно-техническими системами может быть использован в качестве биоиндикатора состояния донных местообитаний (Березина, 2016) и изменения литоральных сообществ и климата региона (Матафонов, 2020).

В фации илов к ландшафтообразующим организмам можно отнести личинок хирономид *Tanytarsus bathophilus*, *Tanypus punctipennis* и *Procladius choreus*.

Мелководное подурочище с зарослями растительности (Рис. 8). Геоэкологическая роль растительности общеизвестна, она осаждает взве-

шенные частицы из водной толщи, способна аккумулировать тяжелые металлы (Tsybekmitova et al., 2019), изменяет световые и кислородные условия и т.д. В северо-западной части озера, на выходе из сбросного канала Читинской ТЭЦ-1, на черных илах в густых зарослях *Stuckenia pectinata* на глубине 1,9 м по биомассе доминировали личинки хирономид *Psectrocladius zetterstedti* и *Glyptotendipes gripekoveni* (ст. 3). В северо-восточной части водоёма (ст. 1) на серых илах в зарослях *Stuckenia pectinata* на глубине 3,5 м, доминировали хирономиды *Polipedium* sp. (*Chironominae genuiae* N3 Lipina) и *Glyptotendipes gripekoveni*, ручейники *Cyrrnus fennicus*, а также стрекозы *Ischnura elegans*. В южной части озера Кенон (ст. 29 и 30) на песках в зарослях *Chara fragilis* и *Stuckenia pectinata* на глубине 1,7 м по биомассе в зообентосе доминировали ручейники *Cyrrnus fennicus*, стрекозы *Ischnura elegans* и хирономиды *Tanytarsus bathophilus*.

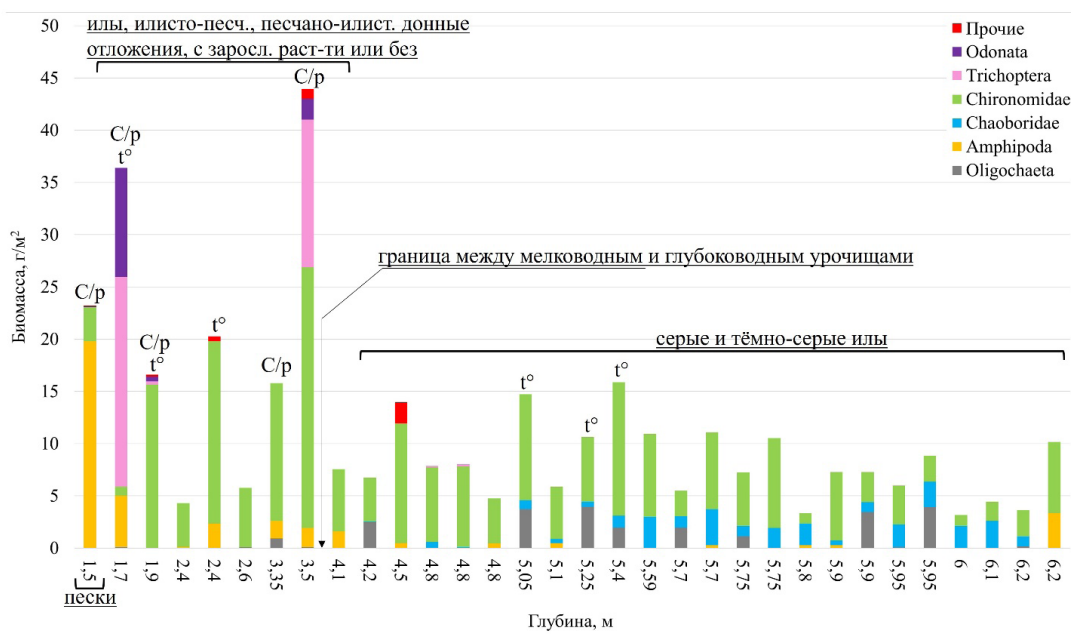


Рис.6. Распределение биомассы донных беспозвоночных по глубине в озере Кенон, октябрь 2022 г. Условные обозначения: C/p – с растительностью; t° - станции исследования в зоне влияния подогретых вод.

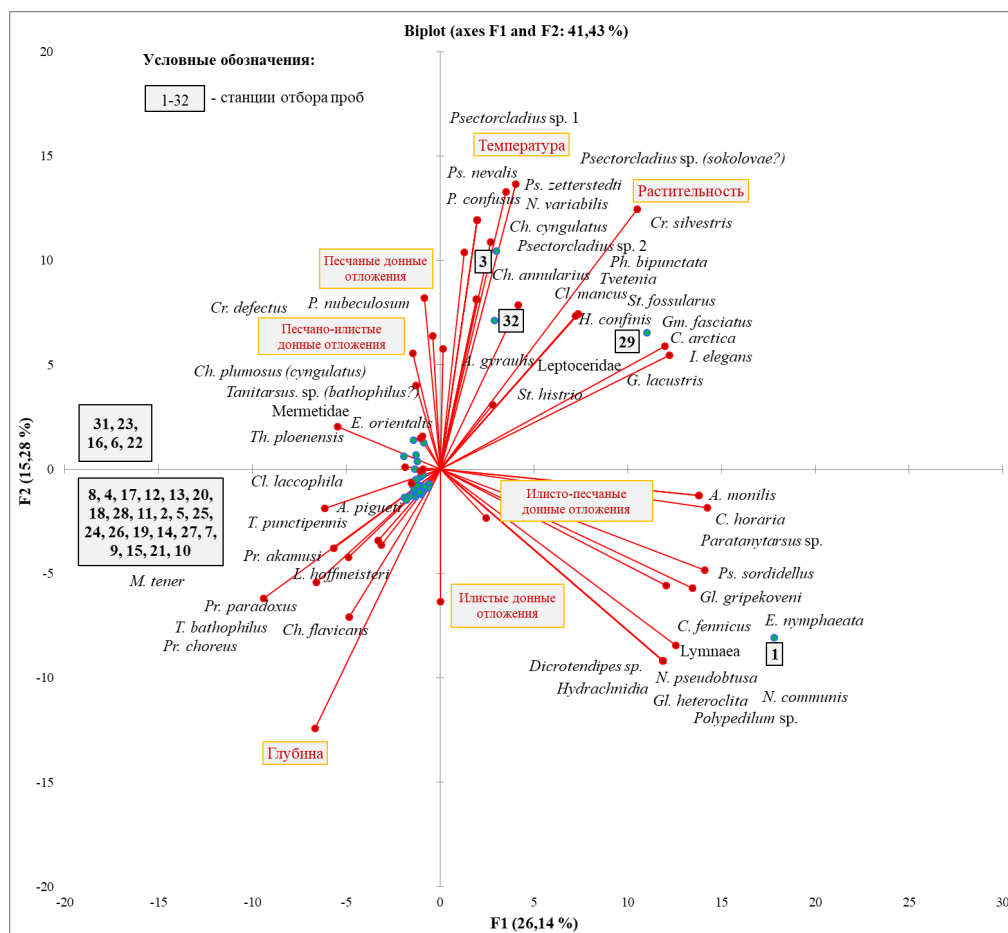


Рис.7. Распределение видов зообентоса в основной части подводных ландшафтов озера Кенон в зависимости от факторов окружающей среды, октябрь 2022 г.

Чередование водной и наземной фаз онтогенеза у стрекоз (Кетенчиев и др., 2018) обуславливает их геоэкологическую роль в переносе вещества из водных геосистем в наземные. Аналогичная роль в литоральном урочище озера Кенон принадлежит и другим амфибиотическим насекомым, например, ручейникам.

Глубоководное урочище озера Кенон представляет собой однотипный донный ландшафт диапазона глубин 4,1 – 6,2 м, включающий фации серых и тёмно-серых илов без растительности, и характеризуется невысокими показателями численности и биомассы зообентоса с преобладанием личинок двукрылых насекомых (Рис. 2, 3, 4 и 6). Ландшафтообразующими организмами из зообентоса здесь были личинки хирономид *Tanytarsus bathophilus*, *Procladius choreus* и *Tanypus punctipennis*, олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri* и ведущие нектобентический образ жизни хаобориды *Chaoborus flavicans*. Микрорельеф глубинного урочища (Рис. 9) представляет собой многочисленные ямки с трубками (домиками) хирономид рода *Tanytarsus* на поверхности донных отложений. Предположительно, на подводных ландшафтах озера Кенон ямки образуются при питании сазаном организмами зообентоса.

Известно, что хирономиды *Prosilocerus akamusi* своей ирригационной деятельностью способствуют проникновению кислорода в более глубокие слои донных отложений, тем самым оказывая влияние на снижение содержания в них фосфора

и железа (Wenming et al., 2019; Yang et al., 2021). В озере Кенон в глубоководном урочище донной подсистемы такая функция помимо обитающих в ней хирономид *Prosilocerus akamusi* принадлежит олигохетам-тубифицидам.

В самоочищении техногенных водоёмов существенная роль выполняется хирономидами при их вылете. По материалам исследований 2004 г. (Клишко и др., 2005) в озере Кенон *Chironomus plumosus*, как наиболее массовый вид из представителей хирономид, вносил значительный вклад в его самоочищение. В октябре 2022 г. наиболее распространенным представителем хирономид был *Tanytarsus bathophilus*, соответственно, существенная роль в самоочищении водоёма-охладителя Читинской ТЭЦ-1 выполнялась им.

Изменения в подводных ландшафтах водоёма-охладителя Читинской ТЭЦ-1. Закономерности изменений типов донных отложений в озере Кенон выявить затруднительно в связи с отсутствием их карт. Можно предположить, что в сравнении с материалами предыдущих исследований 1985-1991 гг. (Итигилова и др., 1998) пространственное распределение донных отложений особых изменений не претерпело. Вместе с тем несомненно, что колебания уровня режима озера Кенон под влиянием изменений климата и подкачки воды из р. Ингода в целях функционирования ТЭЦ-1 влияет на площадь распространения песков, заиленных песков, илов и т.д. Как и в других водоемах Забайкальского края (Матафонов,



Рис.8. Мелководное подурочище с зарослями растительности в южной части озера Кенон, февраль 2024 г. 1 – фации песков с зарослями *Chara tomentosa* и ветошью *Stuckenia pectinata* на глубине 1,5 м; 2 – фация песчаных илов с зарослями *Stuckenia pectinata* and *Chara fragilis* на глубине 4,5 м.

2020) в засушливые годы в озере Кенон произошло осушение характерных для мелководных участков донных отложений. Подъем уровня воды в озере к 2022 г. способствовал их затоплению.

Озеро Кенон является мелководным водоёмом, для которого характерны значительные изменения степени зарастания. В 1986-1991 гг. более трети площади дна озера было покрыто макрофитами, преимущественно харовыми водорослями (Итигилова и др., 1998). В октябре 2022 г. макрофиты присутствовали лишь на пяти из 32-х станций исследования и только до глубины 3,5 м и была представлена преимущественно рдестами (Рис. 2). Согласно теории функционирования мелководных озер (Scheffer and Egbert, 2007) изменения степени зарастания могут быть обусловлены содержанием биогенных элементов, влиянием рыб, изменением уровня озера, влиянием климатических факторов и т.д.

В связи с ограниченным распространением донных макрофитов основным ландшафтообразующим компонентом в водоёме-охладителе Читинской ТЭЦ-1 в октябре 2022 г. из бентоса были донные макробентосные беспозвоночные. Как и в отношении донных макрофитов зообентос озера Кенон подвержен значительным изменениям. свидетельствуют о В 1985-1991 гг. в структуре зообентоса озера Кенон по биомассе доминировали хирономиды рода *Chironomus* gr. *plumosus* и *Procladius ferrugineus*, моллюски *Sphaereum corneum* и *Pisidium inflatum*, олиго-

хеты *Tubifex tubifex* и хаобориды *Chaoborus cristallinus* (Итигилова и др., 1998). Биомасса хирономуса в разных частях озера в этот период составляла около 50% от массы всех организмов зообентоса. В октябре 2022 г. хирономиды pp. *Chironomus* встречались единично, моллюски *Sphaereum corneum* и *Pisidium inflatum*, олигохеты *Tubifex tubifex* не обнаружены. Из прежнего состава доминантов в 2022 г. в глубоководном урочище доминировали хирономиды рода *Procladius* к которым добавились *Tanytarsus* и *Tanytus*, а также хаобориды. *Procladius choreus* – один из пяти видов таниподин, встречающихся массово в гипертрофных водоёмах (Аникина, 2012), в зонах, где минимальная прозрачность, низкое содержание кислорода и большое содержание органического вещества. В мелководном урочище ландшафтообразующим видом стала недавно вселившаяся в оз. Кенон байкальская литоральная амфипода *Gmelinoides fasciatus* – вид, избегающий местообитаний с гипоксией и воздействием подогретых вод электростанций (Березина, 2016).

4. Заключение

Для подводных ландшафтов, сформированных в водоёме-охладителе Читинской ТЭЦ-1 выделены шесть фаций, различающиеся типом донных отложений, микрорельефом дна и видовым составом организмов зообентоса. Фации сгруппированы в два типа урочищ, которые различаются по морфо-

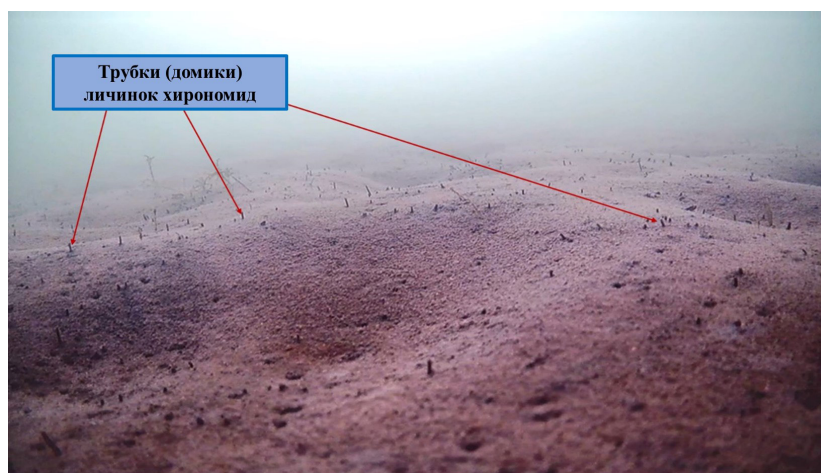


Рис.9. Глубоководное урочище в южной части озера Кенон, февраль 2024 г.

метрическим показателям, наличию растительности и составу донных беспозвоночных. В северо-западной и западной частях озера формирование подводных ландшафтов происходит под термическим влиянием Читинской ТЭЦ-1. При отсутствии на большинстве станций растительности, ландшафтообразующими организмами в литоральном урочище были амфиподы (*Gmelinoides fasciatus*), а в фациях глубинного урочища – хирономиды (*Tanytarsus* и др.), а также олигохеты *Limnodrilus*, и ведущие нектобентический образ жизни хабориды. Состав ландшафтообразующих организмов зообентоса определяет геоэкологические функции (вклад в геохимические циклы; организацию связей между водной и наземной геосистемами; осуществление мониторинга за качеством водной среды и т.д.) бентосной биоты в геосистеме водоема-охладителя.

Полученные данные впервые дают представление о современном состоянии подводных ландшафтов озера Кенон, сформированном под влиянием природных и природно-технических факторов, а также открывают возможность использования ГИС-технологий при анализе их изменений и оценке геоэкологической ситуации в донной подсистеме озера.

Благодарности

Работа выполнена по Программе фундаментальных научных исследований Сибирского отделения Российской академии наук «Геоэкология водных экосистем Забайкалья в условиях современного климата и техногенеза, основные подходы к рациональному использованию вод и их биологических ресурсов» (№ госрегистрации 121032200070-2).

Авторы статьи выражают благодарность заведующей лаборатории водных экосистем, старшему научному сотруднику, к.б.н. Б. Б. Базаровой за помощь в идентификации макрофитов, а также старшему научному сотруднику лаборатории водных экосистем, к.б.н. Н. А. Ташлыковой за оказанные консультации по применению метода многомерной статистики.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Scheffer M., Egbert H. 2007. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia* 584(1): 455-466. DOI: [10.1007/s10750-007-0616-7](https://doi.org/10.1007/s10750-007-0616-7)
- Tsybekmitova G.Ts., Kuklin A.P., Tsyganok V.I. 2019. Heavy Metals in Bottom Sediments of Lake Kenon (The Trans-Baikal Territory, Russia). *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 103: 286-291.
- Wenming Y., Musong C., Ling L. et al. 2019. Mechanism of phosphorus mobility in sediments with larval (*Propillocerus akamusi*) bioturbation. *Environmental Science and Pollution Research* 27(7): 7538-7548. DOI: [10.1007/s11356-019-07404-z](https://doi.org/10.1007/s11356-019-07404-z)
- Yang W., Yao J., He Y. et al. 2021. Nitrogen removal enhanced by benthic bioturbation coupled with biofilm formation: A new strategy to alleviate freshwater eutrophication. *Journal of Environmental Management* 292(20): 112814. DOI: [10.1016/j.jenvman.2021.112814](https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.112814)
- Абакумов В.А. 1983. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Ленинград: Гидрометеиздат.
- Аникина М.А. 2012. Экологические характеристики хирономид рода *Procladius* Skuse, 1889 (Diptera, Chironomidae) фауны России. *Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье* 10: 69-72.
- Атлас Забайкалья (Бурятская АССР и Читинская область). 1967. В: Сочава В.Б. (Ред.). Иркутск: ГУГК.
- Базарова Б.Б., Куклин А.П. 2023. Опыт использования глазомерной и эхолотной съемки при изучении погруженной водной растительности озера Кенон (Восточное Забайкалье). *Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии* 22(2): 34-38.
- Базарова Б.Б. 2012. Многолетние изменения растительности озера Кенон (Забайкальский край). *Известия Иркутского государственного университета. Серия «Биология. Экология»* 5(4): 18-23.
- Березина Н.А. 2016. Опыт использования нового биоиндикатора (*Gmelinoides fasciatus*) для оценки состояния донных местообитаний в Финском заливе. *Вода: химия и экология* 4: 42-49.
- Вологдин М.П. 1972. Натурные исследования гидротермического режима водоема-охладителя Читинской ГРЭС. *Записки Забайкальского филиала географического общества СССР* 62: 16-24.
- Дудакова Д.С., Анохин В.М. 2021. Подводные ландшафты островов Мантсинсаари и Лункулансаари в зоне рифейский поднятий в восточной части Ладожского озера. *Известия РАН. Серия географическая* 85(3): 433-445.
- Итигилова М.Ц., Чечель А.П., Замана Л.В. и др. 1998. *Экология городского водоема*. Новосибирск: СО РАН.
- Кетенчиев Х.А., Козьминов С.Г., Амхаева Л.Ш. и др. 2018. Эколого-фаунистический и зоогеографический анализ стрекоз (Odonata) степной зоны северного макросклона Центрального Кавказа. *Общая биология* 5(3): 433-440.
- Клишко О.К., Авдеев Д.В., Зазулина Е.В. и др. 2005. Роль хирономид (Diptera, Chironomidae) в биологической миграции химических элементов в экосистеме антропогенных водоемов. В: *Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова*, С. 360.
- Куклин А.П. 2017. Нитчатые водоросли озера Кенон как объект биоремедиации. *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований* 3: 85-88.
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Барков Д.В. и др. 2011. Общая характеристика состава чужеродных видов в литоральной зоне Ладожского озера. В: Курашов Е.А. (Ред.). *Литоральная зона Ладожского озера*. Санкт-Петербург, С. 279-284.
- Курашов Е.А., Барков Д.В., Русанов А.Г. и др. 2011. Роль *G. fasciatus* в формировании трансграничного потока вещества и энергии в литоральной зоне Ладожского озера. В: Курашов Е.А. (Ред.). *Литоральная зона Ладожского озера*. Санкт-Петербург, С. 350-356.
- Матафонов Д.В. 2007. Экология *Gammarus lacustris* Sars (Crustacea: Amphipoda) в водоемах Забайкалья. *Известия Российской академии наук. Серия биологическая* 2: 188-196.
- Матафонов П.В. 2020. Жизненный цикл бокоплавов *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) в озере Арахлей в экстремально маловодную фазу гидрологического цикла. *Амурский зоологический журнал* 12(1): 16-25.

Николаев В.А. 1986. Принцип историзма в современном ландшафтоведении. Вестник Московского государственного университета. Серия география 2: 3–10.

Скрыльник Г.П. 2018. Пространство-время в развитии геосистем и природные риски. Научные горизонты 6(10): 123-148.

Сочава В.Б. 1978. Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука.

Токарева О.Ю., Семенюк М.П., Заслоновский В.Н. и др. 2016. Многолетние изменения химического состава вод оз. Кенон под влиянием ТЭЦ-1. В: XVI Международная научно-практическая конференция Кулагинские чтения: техника и технологии производственных процессов, С. 139.

Токарева О.Ю. 2015. Изменение химического состава воды озера Кенон под воздействием антропогенной деятельности на его водосборной площади. Водные ресурсы и водопользование 7: 55-66.

Усманова Л.И., Замана Л.В., Усманов М.Т. 2018. Геохимия подземных и поверхностных вод в зоне влияния золоотвала Читинской ТЭЦ-1. В: Материалы третьей Всероссийской научной конференции с международным участием «Геологическая эволюция вза-

имодействия воды с горными породами, С. 379. DOI: [10.31554/978-5-7925-0536-0-2018-379-382](https://doi.org/10.31554/978-5-7925-0536-0-2018-379-382)

Хотинский Н.А. 1977. Голоцен Северной Азии. Москва: Наука.

Цыбекмитова Г.Ц., Куклин А.П., Ташлыкова Н.А. и др. 2017. Экологическое состояние озера Кенон – водоёма-охладителя ТЭЦ-1 (Забайкальский край). Вестник Новосибирского государственного педагогического университета 7(3): 194-208. DOI: [10.15293/2226-3365.1703.12](https://doi.org/10.15293/2226-3365.1703.12)

Шарапов Н.М., Токарева О.Ю. 2016. Проблемы водоснабжения ТЭС из природного водоема и пути их решения на примере озера Кенон в г. Чита (Забайкальский край). Водоочистка. Водоподготовка. Водоснабжение 3(99): 36-46.

Шишкин Б.А. 1972. Физико-географическая характеристика озера Кенон (водоёма-охладителя Читинской ГРЭС). Записки Забайкальского филиала географического общества СССР 62: 3-16.

Шойдоков А.Б., Матафонов П.В., Борзенко С.В. 2024. Геоэкологические функции байкальской эндемичной амфиоды *Gmelinoides fasciatus* в донной подсистеме водоёма-охладителя Читинской ТЭЦ-1. Известия Русского географического общества 156(S2-1): 169-177.

Scanning microscopy of the oral appendages of *Epischura baikalensis* females (Copepoda, Calanoida)

Original Article

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGY

Zaidykov I.Yu.*^{}, Naumova E.Yu.^{}

Limnological Institute of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Ulan-Batorskaya st., 3, Irkutsk, 664033, Russia

ABSTRACT. To date, there are difficulties in understanding the mechanism of capture of small particles, such as picoplankton, by representatives of Copepoda during feeding. In this regard, the morphology of oral appendages in *Epischura baikalensis* Sars 1900 (Copepoda, Calanoida) was studied using scanning electron microscopy (SEM). We obtained using scanning electron microscopy (SEM) some photographs of the mouth area of the endemic crustacean from Lake Baikal. Lobes of the labrum and labium, densely pubescent with long setae were described. The labrum and labium form a chamber around the esophagus, into which some pores open. It is assumed that through these pores, digestive enzymes are released into the oral cavity, contributing to the formation of a food lump. The article describes the peculiarities of the method of obtaining SEM preparations of *E. baikalensis* and discusses the role of the morphology of all oral appendages in the capture of food particles, including objects 1-4 µm in size.

Keywords: copepoda, feeding mechanism, labral glands, mouthpart, SEM

For citation: Zaidykov I.Yu., Naumova E.Yu. Scanning microscopy of the oral appendages of *Epischura baikalensis* females (Copepoda, Calanoida) // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 2. - P. 205-214. DOI: 10.31951/2658-3518-2025-A-2-205

1. Introduction

Epischura baikalensis Sars 1900 is an endemic Copepoda inhabiting the pelagic zone. This species is a key object of the lake's trophic networks and the most widespread representative of crustaceans, accounting for about 80% of the number and 70% of the biomass of zooplankton inhabiting the water column (Afanasyeva, 1998). According to some calculations, *E. baikalensis* can use about 30% of the total primary production of the lake in the course of its life activity per year (Votintsev and Afanasyeva, 1968; Afanasyeva, 1998). The crustacean is a key object in feeding of many fish and larger crustaceans. Despite large number of studies devoted to this species, there are differences in the description of its feeding mechanisms (Afanasyeva, 1998, Naumova and Zaidykov, 2020) and the taxonomy of the genus (Smirnov, 1936; Dussart and Defaye, 1983; Borutzky et al., 1991; Bowman et al., 2019).

In connection with this formulation of the problem, there is a need to revise and expand sets of morphological data in copepods (Jenner, 2010) to resolve controversial issues of their phylogeny. This problem is also relevant for the genus *Epischura*. Recently, there has been a growing number of studies devoted

to the study of cuticle organs (Lerosey-Aubril and Meyer, 2013) and the morphology of crustacean head appendages (Ortega-Hernandez et al., 2017), which is also important for evolutionary constructions. Thus, in Kolbasov et al. (2022), the description of the external structures of the body (including the labrum and labium) obtained by scanning electron microscopy was used for taxonomic reconstructions.

In addition to phylogenetic constructions, an important issue is also the assessment of the orientation of trophic relationships in ecosystems. It is currently considered that the energy flow in freshwater reservoirs from cyanobacteria is directed through the microbial loop of bacteria and small flagellates, rather than directly up the food chain to herbivorous zooplankton (Burkholder and Glibert, 2024). At the same time, the mechanics of the process of capturing small (up to 4 µm) food objects (picophytoplankton) by copepods are still poorly understood. The most important food items for *E. baikalensis* are phytoplankton, bacterioplankton and autotrophic picoplankton, the number of which undergoes strong seasonal and interannual fluctuations (Bashenkhaeva et al., 2023). Due to the high role of picophytoplankton over periods of decrease in the number of diatoms in Lake Baikal during the annual

*Corresponding author.

E-mail address: igorrock11@gmail.com (I.Yu. Zaidykov)

Received: October 01, 2024; **Accepted:** February 27, 2025;

Available online: April 22, 2025

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



cycle, the study of this mechanism is especially relevant for *E. baikalensis*. In the epipelagial of Lake Baikal, infusoria dominate among the protists (David et al., 2021), feeding on large mobile objects is difficult for epischura due to the peculiarities of the hydrodynamics of the oral extremities (Naumova and Zaidykov, 2020). Fluctuations in the number of diatoms occur not only during the year, but also at different years, and during periods of climatic cooling, there may be a significant and prolonged decrease in the number of diatoms or their complete loss from the phytoplankton of the lake, which is recorded by the paleontological chronicle of Lake Baikal (Kuzmin et al., 2001).

It is known that, while feeding, Calanoida scan the water current created by their limbs when moving (Kjørboe, 2011). They are able to detect hydromechanical and chemical stimuli emanating from food objects using specialized receptors. It has been established that chemo- and mechanoreception can be carried out due to sensitive setae (sensillum) located on the oral extremities, mainly antennae (antennae I) (Huys and Boxshall, 1991; Kjørboe, 2011; Heuschele and Selander, 2014). In addition, pores and bristles localized on the surface of the copepod body may participate in chemoreception (Elofsson, 1971; Heuschele and Selander, 2014). It was previously assumed (Afanasyeva, 1998) that *E. baikalensis* feeds by filtering food particles from the water column using mouthparts — I and II maxillae, and maxillipeds (Fig.1). Recent, more detailed studies (Naumova and Zaidykov, 2020) have shown that the structure of the oral appendages and the speeds at which they work do not allow them to be used for filtering food objects. Instead of filtering, maxillae and maxillipeds create a current of water and direct it to the mouth opening, where food particles are retained. At the same time, picocyanobacteria of about 1-4 μm in size are present in a significant amount in the food lump of *E. baikalensis* (Naumova et al., 2001).

The aim of the work is to study the ultrastructural features of the esophagus and labrum as a first step towards understanding the mechanisms of functioning of the digestive system, as well as the eating behavior of these animals. In the light of the available feeding data, it becomes relevant to study the structures involved in the process of trapping food particles.

2. Materials and methods

For the study, 479 specimens of mature *E. baikalensis* females were used, caught in Southern Baikal by Juday net and fixed with 4% formalin for three weeks. After fixation, the samples were washed in distilled water and dehydrated with a change of alcohols (30%, 50%, 70%, 96%), 3 shifts lasting 5 minutes for each concentration, and the alcohol residues were removed using hexamethyldisilazane (Laforsch and Tollrian, 2000). The samples were dried in the CPD-030 (BALZERS) installation using the “critical point drying” method. Next, all objects were coated with gold in the SCD-004 (BALZERS) installation and studied with a PHILIPS SEM 525 M electron microscope (SEM).

3. Results and discussion

Using scanning electron microscopy (SEM), the structural features of the mouth opening of females of the endemic crustacean *E. baikalensis* from Lake Baikal were studied.

The resulting photos show the lobes of the labrum and labium pubescent with setae of different lengths and thicknesses. The labrum (Fig. 2) consists of three lobes: the largest middle and two lateral. The length of the labrum setae varies in the range of 2.1-60.4 μm ; the width of the setae is 0.4-2.6 μm , and the distance between them is 2.3—5.0 μm (Table 1). The longest and thickest setae are located on the middle lobe of

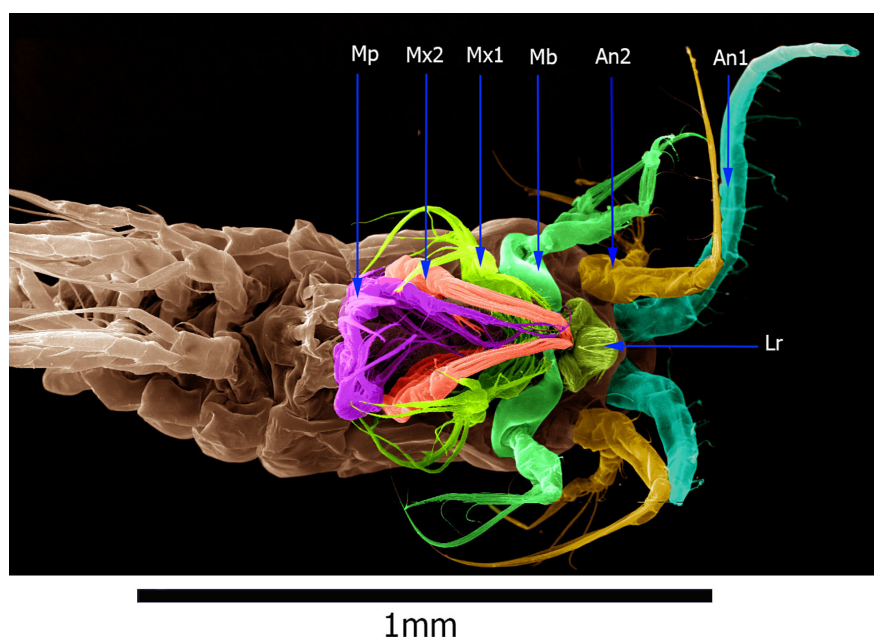


Fig.1. Female of *E. baikalensis* (SEM). The different groups of oral organs are highlighted in color. Mp — maxillipeds; Mx2 — II maxillae; Mx1 — I maxillae; Mb — mandibles; An2 — II antennae; An1 — I antennae (antennules); Lr — labrum.

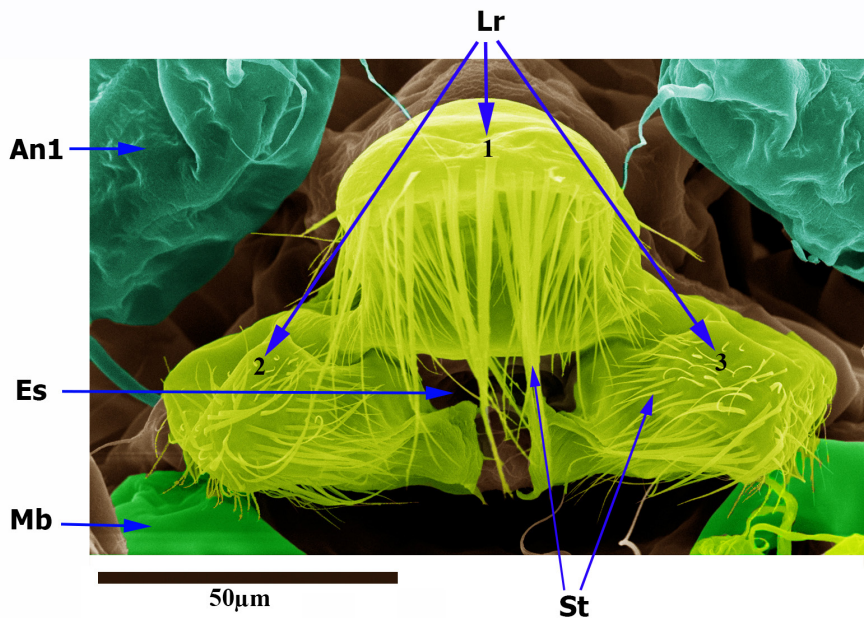


Fig.2. The area of the mouth opening in a female *E. baikalensis* (SAM). Lr — labrum, consisting of three lobes — the largest middle (1) and two lateral (2, 3); St — setae; the longest and thickest setae are located on the middle lobe of the labrum, while the lateral lobes are pubescent with smaller setae; Es — esophagus; An1 — fragment of the first antennae (antennules); Mb — fragment of the mandible.

the labrum, while the lateral lobes are pubescent with smaller setae. The labium (Fig. 3) is presented in the form of two large lobes, also covered with setae. The sizes of the setae on the labium have a smaller variation than on the labrum and are: length — 6.3-14.2 μm , and width — 0.3-1.8 μm . The distance between the setae on the labium comparable to that on the labrum and is 2.0-4.3 μm . The upper and labium form a chamber around the esophagus, into which pores with a diameter of 0.5 μm open (Fig. 3 A and B), three to the left and right of the esophagus, the distance between which is 1.5-2 μm . The pores are located on the inside of the lateral lobes of the labrum. We assume that digestive enzymes are secreted into the oral cavity through these pores. Studies of the digestive glands and their ducts in other copepods are described in the literature (Arnaud et al., 1988; Brunet et al., 1994; Bell et al., 2000; Øvergård et al., 2016), but this is the first time this has been done for *E. baikalensis*. It follows from the literature data (Arnaud et al., 1988; Brunet et al., 1994) that the outlets of the digestive glands found in Calanoida are usually multiple, opening into the oral cavity with several openings. Thus, in *Centropages typicus* (Arnaud et al., 1988), three pairs of pores with a diameter of 1 μm located on the posterior surface of the labrum and two pores with a diameter of 5 μm located on each of the lateral lobes are described. It is assumed that the secret excreted by the digestive glands of Copepoda is complex, including digestive enzymes of a glycoprotein nature and mucopolysaccharides that glue food particles (Arnaud et al., 1988; Brunet et al., 1994).

The nutrition of copepods induces the expression of digestive enzymes (Freese et al., 2012), although the mechanism of regulation of this process has not been described. It is known that copepods detect hydromechanical and chemical stimuli using specialized organs - chemo- and mechanosensitive setae (sencillas) located

on the antennae and mouthparts. It is possible that chemoreception uses small pores and setae on the surface of the body the processes of nerve cell dendrites come, to which, as has been found in some other copepods (Strickler and Bal, 1973; Huys and Boxshall, 1991; Heuschele and Selander, 2014). It is possible that chemoreception uses small pores and bristles on the surface of the body, the processes of nerve cell dendrites come, to which, as has been found in some other copepods. Similar spores and bristles on the surface of the body of *E. baikalensis* were discovered by us earlier (Naumova and Zaidykov, 2016).

The obtained data on the structure of the oral apparatus may indicate the leading role of the labrum and labium in capturing particles brought by the current of water. While the oral limbs (maxillae and maxillipeds) create bringing streams of water to the mouth, the lips form a kind of funnel into which the current of water is directed. The setae massively on the labrum and labium service to reduce the flow speed of the water and delay the trapped particles. Extracted by the pores located on the labrum, the secret may contain mucopolysaccharides binding particles, which allow the captured particles to be glued to the setae and form a food lump from them, which will be swallowed.

Table 1. The size of the setae and distances between them on the labrum and labium. The dimensions are presented in micrometers (μm).

	Labrum	Labium
The length of the setae	2.1-60.4	6.3-14.2
Width of the setae	0.4-2.6	0.3-1.8
The distance between the setae	2.3-5.0	2.0-4.3

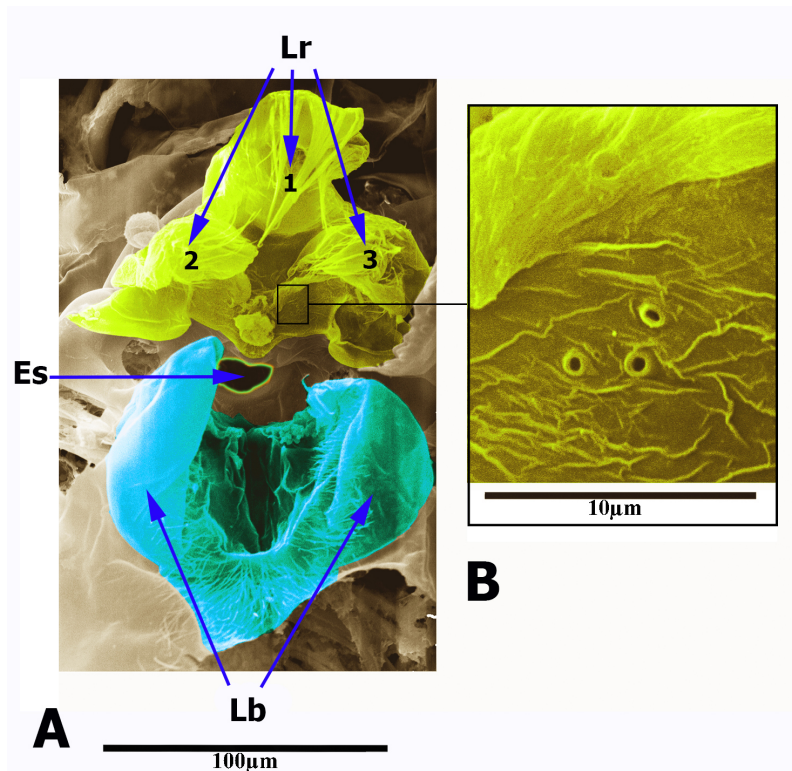


Fig.3. The area of the oral opening in the female *E. baikalensis* (SAM). A. Lr — the middle (1) and two lateral (2, 3) lobes of the labrum, pubescent with setae of different lengths; Es — esophagus; Lb — the lobes of the labium, covered with setae of different lengths, between which a food chamber is formed. B. Enlarged site the location of the pores on the labrum.

Most studies on the mechanisms of nutrition cover a small number of crustacean taxa. Although the description of the structures of the oral apparatus in Copepoda is found in the literature (Arnaud et al., 1988; Brunet et al., 1994; Bell et al., 2000; Øvergård et al., 2016), morpho-functional characteristics of such structures are difficult to compare. A detailed study of the glands of crustaceans opening into the esophagus area was carried out only for Mystacocarida – small crustaceans (0.3-1 mm) feeding on small detritus particles (Herrera-Alvarez et al., 1996). There are similar studies for larger crustaceans (Vogt, 2021).

In light of the low level of knowledge of this issue, the beginning of research on the fine structure of the digestive system in Copepoda is especially important. Equally important is the fact that *E. baikalensis* is endemic and the most widespread representative of crustaceans in Lake Baikal, accounting for about 80% of the number and 70% of the biomass of zooplankton inhabiting the water column (Afanasyeva, 1998). *E. baikalensis* is the only representative of Copepoda found massively, everywhere and year-round in the pelagial of Lake Baikal. This species was able to adapt to the unique features of this ancient, oligotrophic and deepest lake in the world. The structural features of the oral apparatus of *E. baikalensis* could have been formed under the pressure of selection due to the need to feed in an oligotrophic lake, which gave the species evolutionary advantages.

4. Conclusion

Using scanning electron microscopy in the endemic Baikal species *E. baikalensis*, densely pubes-

cent lips with different-sized setae were found in the area of the mouth opening, forming a trapping funnel. Pores open inside this funnel, which, in our opinion, serve to release digestive secretions. Digestive secrets can serve to glue food particles to the lip setae and form a food lump. Thus, a mechanism is being formed here that allows you to capture even small (about 4 μm) food particles.

Acknowledgements

The authors thank the Center for Collective Use (CCU) “Electronic Microscopy”, a part of the CCU “Ultramicroanalysis” of the LIN SB RAS. This study was supported by the State project No. 0279-2021-0005 (121032300224-8).

Conflict of interest

The authors declare no competing financial or personal interests.

References

- Afanasyeva E.L. 1998. Life cycle of *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida) in Lake Baikal. *Journal of marine systems* 15: 351-357.
- Arnaud J., Brunet M., Mazza J. 1988. Labral glands in *Centropages typicus* (Copepoda, Calanoida). I. Sites of synthesis, *Journal of Morphology* 197: 21-32.
- Bashenkaeva M.V., Titova L.A., Martsinechko A.S. 2023. Seasonal changes of phyto-, bacterioplankton and autotrophic picoplankton in the photic layer of Lake Baikal. *Limnology and Freshwater Biology* 2: 31-47. DOI: [10.31951/2658-3518-2023-A-2-31](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2023-A-2-31)

- Bell S., Bron J.E., Sommerville C. 2000. The distribution of exocrine glands in *Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongatus* (Copepoda: Caligidae). Contributions to Zoology 69 (1/2): 9-20.
- Borutzky E.V., Stepanova L.A., Kos M.V. 1991. Key to Freshwater Calanoida of the Soviet Union. Leningrad: Nauka. (in Russian)
- Bowman L.L., MacGuigana D.J., Gorchelsb M.E. et al. 2019. Revealing paraphyly and placement of extinct species within *Epischura* (Copepoda: Calanoida) using molecular data and quantitative morphometrics. Molecular Phylogenetics and Evolution 140 (106578): 1-7. DOI: [10.1016/j.ympev.2019.106578](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106578)
- Brunet M., Arnaud J., Mazza J. 1994. Gut structure and digestive cellular processes in marine Crustacea. Oceanography and Marine Biology: An Annual Review 32: 335-367.
- Burkholder J.M., Glibert P.M. 2024. Eutrophication and Oligotrophication. Encyclopedia of Biodiversity (Third Edition) 6: 442-478. DOI: [10.1016/B978-0-12-822562-2.00052-9](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822562-2.00052-9)
- David G.M., Moreira D., Reboul G. et al. 2021. Environmental drivers of plankton protist communities along latitudinal and vertical gradients in the oldest and deepest freshwater lake. Environmental Microbiology 23(3): 1436-1451. DOI: [10.1111/1462-2920.15346](https://doi.org/10.1111/1462-2920.15346)
- Dussart B.H., Defaye D. 1983. World Directory of Inland Water Copepod Crustaceans. I. Calanoides. Paris: CNRS. (in French)
- Elofsson R. 1971. The ultrastructure of a chemoreceptor organ in the head of copepod crustaceans. Acta Zoologica 52: 299-315.
- Freese D., Kreibich T., Niehoff B. 2012. Characteristics of digestive enzymes of calanoid copepod species from different latitudes in relation to temperature, pH and food. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology 162 (4): 66-72.
- Herrera-Alvarez L., Fernández I., Benito J. et al. 1996. Ultrastructure of the labrum and foregut of *Derocheilocaris remanei* (Crustacea, Mystacocarida). J. Morphol. 230: 199-217. DOI: [10.1002/\(SICI\)1097-4687\(199611\)230:2<199::AID-JMOR7>3.0.CO;2-C](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-4687(199611)230:2<199::AID-JMOR7>3.0.CO;2-C)
- Heuschele J., Selander E. 2014. The chemical ecology of copepods. Journal of Plankton Research 36(4): 895-913. DOI: [10.1093/plankt/fbu025](https://doi.org/10.1093/plankt/fbu025)
- Huys R., Boxshall G. 1991. Copepod evolution. London: The Ray Society.
- Jenner R.A. 2010. Higher-level crustacean phylogeny: Consensus and conflicting hypotheses. Arthropod Structure & Development 39: 143-153. DOI: [10.1016/j.asd.2009.11.001](https://doi.org/10.1016/j.asd.2009.11.001)
- Kjørboe T. 2011. What makes pelagic copepods so successful? Journal Of Plankton Research 33 (5): 677-685.
- Kolbasov G.A., Savchenko A.S., Dreyer N. et al. 2022. A synthesis of the external morphology of cypridiform larvae of Facetotecta (crustacea: Thecostraca) and the limits of the genus Hansenocaris. Ecology and Evolution 12(11): e9488. DOI: [10.1002/ece3.9488](https://doi.org/10.1002/ece3.9488)
- Kuzmin M.I., Karabanov E.B., Kawai T. et al. 2001. Deep Drilling on Lake Baikal: Main results. Russian Geology and Geophysics 42(1-2):8-34.
- Laforsch C., Tollrian R. 2000. A new preparation technique of daphnids for scanning electron microscopy using hexamethyldisilazane. Archiv fur Hydrobiologie 149: 587-596.
- Lerosey-Aubril R., Meyer R. 2013. The sensory dorsal organs of crustaceans. Biological Reviews 88: 406-426. DOI: [10.1111/brv.12011](https://doi.org/10.1111/brv.12011)
- Naumova E.Yu., Tanichev A.I., Tereza E.P. et al. 2001. The autotrophic picoplankton feeding of *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida). In: Takhteev V.V. (Ed.), Research of fauna of water bodies of Eastern Siberia. Irkutsk, pp. 35-42. (in Russian)
- Naumova E.Yu., Zaidykov I.Yu. 2016. Experience of Using of Fluctuating Asymmetry in Crustaceans to Assess the Impact of Environmental and Population Factors. Water: chemistry and ecology 2: 89-93.
- Naumova E.Yu., Zaidykov I.Yu. 2020. A comparative analysis of the mouthpart structures of two *Epischura* species (Copepoda, Calanoida) from lakes differing in their trophic status. Journal of Siberian Federal University. Biology 13 (4): 453-463. DOI: [10.17516/1997-1389-0318](https://doi.org/10.17516/1997-1389-0318)
- Ortega-Hernández J., Janssen R., Budd G.E. 2017. Origin and evolution of the panarthropod head - A palaeobiological and developmental perspective. Arthropod Structure & Development 46 (3): 354-379. DOI: [10.1016/j.asd.2016.10.011](https://doi.org/10.1016/j.asd.2016.10.011)
- Øvergård A.-C., Hamre L.A., Harasimczuk E. et al. 2016. Exocrine glands of *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae): Distribution, developmental appearance, and site of secretion. Journal of Morphology 277 (12):1616-1630. DOI: [10.1002/jmor.20611](https://doi.org/10.1002/jmor.20611)
- Smirnov S. 1936. *Epischura baicalensis* G. O. Sars from Kamchatka (Crustacea Copepoda) Trudy Zoologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR 3: 59-65.
- Strickler J.R., Bal A.K. 1973. Setae of the first antennae of the copepod *Cyclops scutifer* (Sars): their structure and importance. Proc Natl Acad Sci USA 70: 2656-2659.
- Vogt G. 2021. Synthesis of digestive enzymes, food processing, and nutrient absorption in decapod crustaceans: a comparison to the mammalian model of digestion. Zoology 147: 125945. DOI: [10.1016/j.zool.2021.125945](https://doi.org/10.1016/j.zool.2021.125945)
- Votintsev K.K., Afanasyeva E.L. 1968. Primary production utilization by organisms of the 1st heterotrophic level in lake baikal ussr fish zoo plankton. Doklady Biological Sciences 178 (1-6): 50-52.

Сканирующая микроскопия ротовых придатков у самок *Epischura baikalensis* (Copepoda, Calanoida)

Оригинальная статья

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGYЗайдыков И.Ю.*^{ID}, Наумова Е.Ю.^{ID}

Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, ул. Улан-Баторская, 3, Иркутск, 664033, Россия

АННОТАЦИЯ. До настоящего времени существуют трудности в понимании механизма захвата мелких частиц, таких как пикопланктон, представителями веслоногих раков при питании. В связи с этим с использованием сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) исследована морфология ротовых придатков у *Epischura baikalensis* Sars 1900 (Copepoda, Calanoida). Мы получили фотографии области рта эндемичных ракообразных из озера Байкал. Описаны доли верхней и нижней губы, густо опушенные длинными щетинками. Верхние и нижние губы образуют камеру вокруг пищевода, в которую открываются поры. Предполагается, что через эти поры осуществляется выход пищеварительных ферментов в ротовую полость, способствующих формированию пищевого комка. В статье описываются особенности метода получения СЭМ-препаратов *E. baikalensis* и обсуждается роль морфологии всех ротовых придатков в захвате частиц пищи, в том числе объектов размером 1-4 мкм.

Ключевые слова: copepoda, механизмы питания, лабральные железы, ротовые конечности, СЭМ

Для цитирования: Зайдыков И.Ю., Наумова Е.Ю. Сканирующая микроскопия ротовых придатков у самок *Epischura baikalensis* (Copepoda, Calanoida) // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 2. - С. 205-214. DOI: 10.31951/2658-3518-2025-A-2-205

1. Введение

Epischura baikalensis Sars 1900 – эндемичный веслоногий рачок, обитающий в пелагиали озера Байкал. Данный вид является ключевым объектом трофических сетей озера и самым массовым представителем ракообразных, составляя около 80% численности и 70% биомассы зоопланктона, населяющего водную толщу (Afanasyeva, 1998). По некоторым расчетам, *E. baikalensis* в ходе своей жизнедеятельности за год может использовать около 30% всей первичной продукции озера (Вотинцев и Афанасьева, 1968; Afanasyeva, 1998). Рачок является ключевым объектом в питании рыб и более крупных ракообразных. Несмотря на большое количество исследований, посвященных этому виду, имеются разногласия в описании механизмов его питания (Afanasyeva, 1998; Наумова и Зайдыков, 2020) и таксономии рода (Смирнов, 1936; Dussart and Defaye, 1983; Боруцкий и др., 1991; Bowman et al., 2019).

В связи с такой постановкой проблемы, возникает необходимость в пересмотре и расшире-

нии наборов морфологических данных у копепоид (Jenner, 2010) для решения спорных вопросов их филогении. Эта проблема актуальна и для рода *Epischura*. В последнее время растет число исследований, посвященных изучению органов кутикулы (Lerosey-Aubril and Meyer, 2013) и морфологии придатков головы ракообразных (Ortega-Hernández et al., 2017), что также важно для эволюционных построений. Так, в работе Kolbasov et al. (2022) описание внешних структур тела (в том числе верхней и нижней губ), полученное с помощью сканирующей электронной микроскопии, использовали для таксономических реконструкций.

Помимо филогенетических построений, важным вопросом является также оценка направленности трофических связей в экосистемах. В настоящее время считается, что поток энергии в пресноводных водоемах от цианобактерий направляется через микробную петлю бактерий и мелких жгутиконосцев к растительноядному зоопланктону (Burkholder and Glibert, 2024). При этом механика процесса улавливания мелких (до 4 мкм) пищевых объектов (пикопланктон) копеподами

*Автор для переписки.

Адрес e-mail: igorrock11@gmail.com (И.Ю. Зайдыков)

Поступила: 01 октября 2024; Принята: 27 февраля 2025; Опубликована online: 22 апреля 2025

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



ещё малоизученна. Наиболее важными объектами питания для эпишуры являются фитопланктон, бактериопланктон и автотрофный пикопланктон, численность которых претерпевает сильные сезонные и межгодовые колебания (Башенхаева и др., 2023). В связи с высокой ролью пикофитопланктона при снижении числа диатомовых в озере Байкал в течение годового цикла, для *E. baikalensis* изучение данного механизма особенно актуально. В эпипелагиали озера Байкал среди протистов доминируют инфузории (David et al., 2021), но питание такими крупными подвижными объектами для эпишуры затруднительно из-за особенностей гидродинамики ротовых конечностей (Наумова и Зайдыков, 2020). Колебание численности диатомовых происходит не только в течение года, но и в разные годы, а в периоды климатических похолоданий может происходить значительное и продолжительное снижение количества диатомовых или полное выпадение их из состава фитопланктона озера, что зафиксировано палеонтологической летописью Байкала (Кузьмин и др., 2001).

Известно, что, в процессе питания *Calanoida* сканируют создаваемый их конечностями при движении ток воды (Kjørboe, 2011). Они способны обнаруживать гидромеханические и химические раздражители, исходящие от пищевых объектов, используя специализированные рецепторы. Установлено, что хемо- и механорецепция может осуществляться за счет чувствительных щетинок, расположенных на ротовых конечностях, в основном антеннулах (антенны I) (Huys and Boxshall, 1991; Kjørboe, 2011, Heuschele and Selander, 2014). Кроме того, в хеморецепции могут принимать участие поры и щетинки, локализованные на поверхности тела копепод (Elofsson, 1971; Heuschele and Selander, 2014). Ранее считалось (Afanasyeva, 1998), что *E. baikalensis* питается, отфильтровывая пище-

вые частицы из водной толщи с помощью ротовых частей — I и II максилл, и максиллипед (Рис.1). Недавние, более детальные исследования показали (Наумова и Зайдыков, 2020), что строение ротовых конечностей и скорости, на которых они работают, не позволяют использовать их для фильтрации пищевых объектов. Вместо фильтрации максиллы и максиллипеды создают ток воды и направляют его к ротовому отверстию, где и происходит удержание пищевых частиц. При этом в пищевом комке *E. baikalensis* встречаются в значительном количестве пикоцианобактерии размером около 1-4 мкм (Наумова и др., 2001).

Целью работы является изучение ультраструктурных особенностей пищевода и верхней губы в качестве первого шага к пониманию механизмов функционирования пищеварительной системы, а также пищевого поведения этих животных. В свете имеющихся данных о питании, актуальным становится изучение структур вовлеченных в процесс улавливания пищевых частиц.

2. Материалы и методы

Для исследования использовали 479 экземпляров половозрелых самок *E. baikalensis* выловленных в Южном Байкале сетью Джеди и зафиксированных 4% формалином в течение трех недель. После фиксации образцы отмывали в дистиллированной воде и дегидратировали сменой спиртов (30%, 50%, 70%, 96%) по 3 смены длительностью 5 минут для каждой концентрации, а остатки спирта удаляли с помощью гексаметилдисилазана (Laforsch and Tollrian, 2000). Сушка объектов производилась в установке CPD-030 (BALZERS) методом «сушки в критической точке». Далее все объекты напыляли золотом в установке SCD-004 (BALZERS) и изучали в электронном микроскопе PHILIPS SEM 525 M (СЭМ).

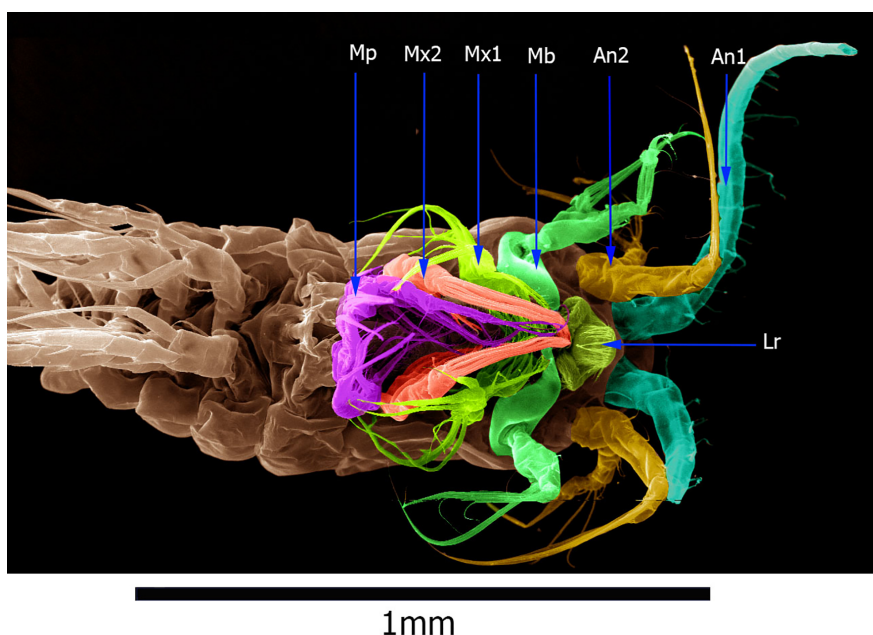


Рис.1. Самка *E. baikalensis* (СЭМ). Цветом выделены различные группы ротовых конечностей. Mp — максиллипеды; Mx2 — вторые максиллы; Mx1 — первые максиллы; Mb — мандибулы; An2 — вторые антенны; An1 — первые антенны (антеннулы); Lr — верхняя губа.

3. Результаты и обсуждение

С помощью сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) изучены структурные особенности ротового отверстия самки эндемичного рачка *E. baikalensis* из озера Байкал.

На полученных фотографиях видны лопасти верхней губы, опушенные щетинками разной длины и толщины. Верхняя губа (Рис. 2) состоит из трех лопастей: самой крупной средней и двух боковых. Длина щетинок верхней губы варьирует в диапазоне 2.1-60.4 мкм; ширина щетинок составляет 0.4-2.6 мкм, а расстояние между ними — 2.3-5.0 мкм (Таблица 1). Самые длинные и толстые щетинки расположены на средней лопасти верхней губы, в то время как боковые лопасти опушены щетинками размером поменьше. Нижняя губа (Рис. 3) представлена в виде двух крупных лопастей, тоже покрытых щетинками. Размеры щетинок на нижней губе имеют меньший разброс, чем на верхней губе и составляют: длинна — 6.3-14.2 м, а ширина — 0.3-1.8 мкм. Расстояние между щетинками на нижней губе сопоставимо с таковым на верхней губе и составляет 2.0-4.3 мкм. Верхняя и нижняя губа образуют камеру вокруг пищевода (эзофагуса), в которую открываются поры диаметром 0.5 мкм (Рис. 3А и В), по три слева и справа от эзофагуса, расстояние между которыми составляет 1.5-2 мкм. Поры расположены на внутренней стороне боковых лопастей верхней губы. Мы предполагаем, что через эти поры осуществляется секреция пищеварительных ферментов в ротовую полость. Исследования пищеварительных желез и их протоков у других копепоид описаны в литературе (Arnaud et al., 1988; Brunet et al., 1994; Bell et al., 2000; Øvergård et al., 2016), но для *E. baikalensis* подобное сделано впервые. Из литературных данных (Arnaud et al., 1988; Brunet et al., 1994) следует, что обнаруженные у калянид выходы пищеварительных желез,

Таблица 1. Размеры щетинок и расстояния между ними на верхней и нижней губах. Размеры представлены в микрометрах (мкм).

	Верхняя губа	Нижние губы
Длина щетинок	2.1-60.4	6.3-14.2
Ширина щетинок	0.4-2.6	0.3-1.8
Расстояние между щетинками	2.3-5.0	2.0-4.3

как правило, множественные, открывающиеся в область ротовой полости несколькими отверстиями. Так, у *Centropages typicus* (Arnaud et al., 1988) описано три пары пор диаметром 1 мкм, расположенных на задней стенке верхней губы и по две поры диаметром 5 мкм, расположенных на каждой из боковых лопастей. Предполагается, что секрет, выделяемый пищеварительными железами копепоид комплексный, включает пищеварительные ферменты гликопротеиновой природы и мукополисахариды, склеивающие пищевые частицы (Arnaud et al., 1988; Brunet et al., 1994).

Питание веслоногих ракообразных индуцирует экспрессию пищеварительных ферментов (Freese et al., 2012), хотя сам механизм регуляции данного процесса не описан. Известно, что копепоиды обнаруживают гидромеханические и химические раздражители, используя специализированные органы — хемо- и механочувствительные щетинки, расположенные на антеннах и ротовых частях. Возможно, что в хеморецепции используются небольшие поры и щетинки на поверхности тела, к которым, как это было обнаружено у некоторых других копепоид, подходят отростки дендритов нервных клеток (Strickler and Bal, 1973; Huys and Boxshall, 1991; Heuschele and Selander, 2014). Подобные поры и щетинки на поверхности тела *E. baikalensis* были обнаружены нами ранее (Наумова и Зайдыков, 2016).

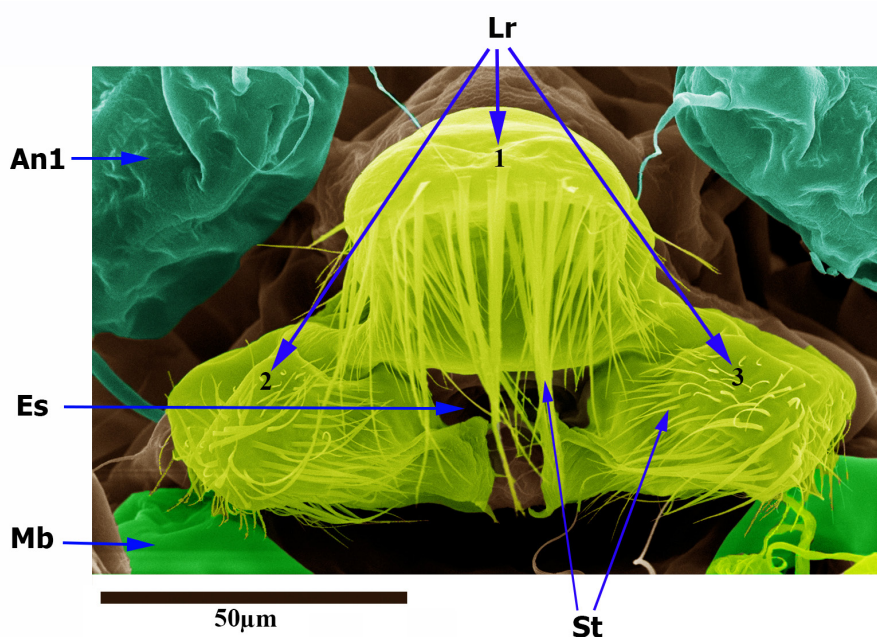


Рис.2. Район ротового отверстия у самки *E. baikalensis* (СЭМ). Lr — Labrum (верхняя губа), состоящая из трех лопастей — самой крупной средней (1) и двух боковых (2, 3); St — щетинки; самые длинные и толстые щетинки расположены на средней лопасти верхней губы, в то время как боковые лопасти опушены щетинками размером поменьше; Es — пищевод; An1 — фрагмент первых антенн (антеннулы); Mb — фрагмент мандибулы.

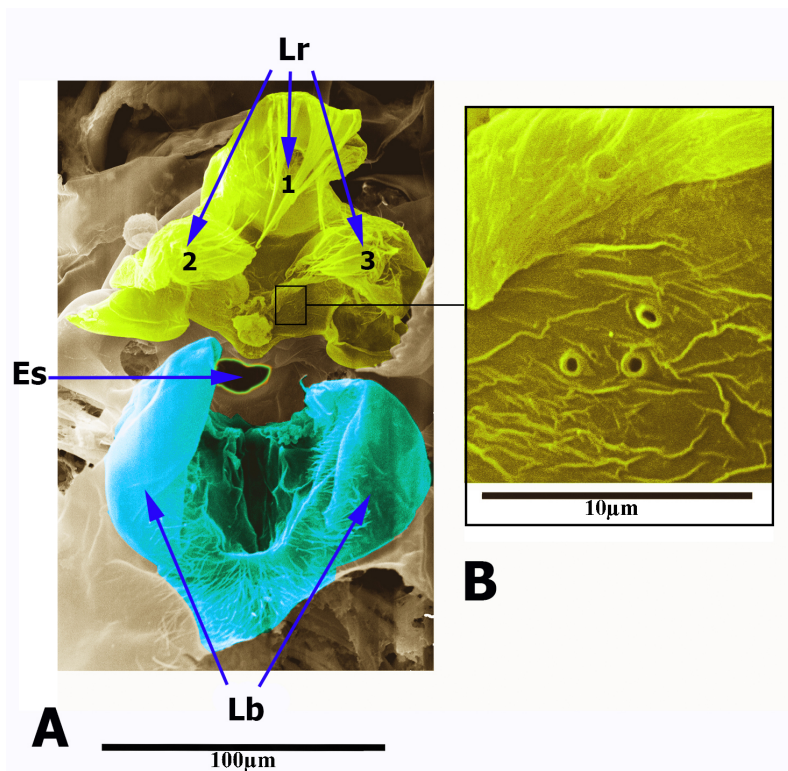


Рис.3. : Область ротового отверстия у самки *E. baikalensis* (СЭМ). А. Lr — Средняя (1) и две боковые (2, 3) лопасти верхней губы, опушенные щетинками разной длины; Es — пищевод; Lb — Лопасти нижней губы, покрыты щетинками разной длины, между которыми формируется пищевая камера. В. Увеличенный участок места расположения пор на верхней губе.

Наши данные хорошо соотносятся с высказанным предположением, что роль желез верхней губы у калянид может быть двояка (Arnaud et al., 1988): 1) производство мукополисахаридов для агглютидации частиц пищи (особенно растительных клеток); 2) продукция ферментов, важных в начальной фазе пищеварения, которая осуществляется в верхних отделах пищеварительного тракта, возможно, уже в камере, образованной лопастями губ.

Полученные данные о строении ротового аппарата могут говорить о ведущей роли верхней и нижней губ в улавливании приносимых током воды частиц. В то время как, ротовые конечности (максиллы и максиллипеды) создают приносящие потоки воды к ротовому отверстию, губы формируют подобие воронки, в которую направляется ток воды. Массово опушающие верхнюю и нижнюю губы щетинки служат для снижения скорости потока воды и задержки улавливаемых частиц. Выделяемый расположенными на верхней губе порами секрет может содержать связывающие частицы мукополисахариды, позволяющие приклеивать улавливаемые частицы к щетинкам и формировать из них пищевой комок, который будет проглочен.

Большинство исследований, касающихся механизмов питания, охватывают небольшое количество таксонов ракообразных. Хотя описание структур ротового аппарата у копепоид встречается в литературе (Arnaud et al., 1988; Brunet et al., 1994; Bell et al., 2000; Øvergård et al., 2016), морфо-функциональные характеристики таких структур трудно сопоставлять. Подробное исследование желез ракообразных, открывающихся в область эзофагуса, проведено только для *Mystacocarida* – мел-

ких рачков (0,3-1 мм), питающихся мелкими частицами детрита (Herrera-Alvarez et al., 1996). Имеются исследования и для более крупных раков (Vogt, 2021). В свете малой изученности данного вопроса, начало исследований тонкого строения пищеварительной системы у копепоид особенно важно. Не менее важным остается и то, что *E. baikalensis* является эндемиком и самым массовым представителем ракообразных в озере Байкал, составляя около 80% численности и 70% биомассы зоопланктона, населяющего водную толщу (Afanasyeva, 1998). *E. baikalensis* является единственным массово, повсеместно и круглогодично встречающимся в пелагиали озера Байкал представителем веслоногих ракообразных. Этот вид смог приспособиться к уникальным особенностям данного древнего самого глубокого в мире олиготрофного озера. Особенности строения ротового аппарата *E. baikalensis* могли сформироваться под давлением отбора, обусловленного необходимостью питаться в олиготрофном озере, что дало данному виду эволюционные преимущества.

4. Заключение

С помощью сканирующей электронной микроскопии у эндемичного байкальского вида *E. baikalensis* в районе ротового отверстия обнаружены густо опушенные разноразмерными щетинками губы, формирующие улавливающую воронку. Внутри этой воронки открываются поры, которые, по нашему мнению, служат для выделения пищеварительного секрета. Пищеварительный секрет может служить для приклеивания пищевых частиц к щетинкам губ и формирования пищевого комка.

Таким образом, здесь формируется механизм, позволяющий улавливать даже мелкие (около 4 мкм) пищевые частицы.

Благодарности

Авторы выражают благодарность центру коллективного пользования (ЦКП) «Электронная микроскопия» входящему в состав ЦКП «Ультрамикроанализ» ЛИН СО РАН. Данное исследование поддержано Государственным проектом No. 0279-2021-0005 (121032300224-8).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Afanasyeva E.L. 1998. Life cycle of *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida) in Lake Baikal. *Journal of marine systems* 15: 351-357.
- Arnaud J., Brunet M., Mazza J. 1988. Labral glands in *Centropages typicus* (Copepoda, Calanoida). I. Sites of synthesis, *Journal of Morphology* 197: 21-32.
- Bell S., Bron J.E., Sommerville C. 2000. The distribution of exocrine glands in *Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongatus* (Copepoda: Caligidae). *Contributions to Zoology* 69 (1/2): 9-20.
- Bowman L.L., MacGuigana D.J., Gorchelsb M.E. et al. 2019. Revealing paraphyly and placement of extinct species within *Epischura* (Copepoda: Calanoida) using molecular data and quantitative morphometrics. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 140 (106578): 1-7. DOI: [10.1016/j.ympev.2019.106578](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106578)
- Brunet M., Arnaud J., Mazza J. 1994. Gut structure and digestive cellular processes in marine Crustacea. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 32: 335-367.
- Burkholder J.M., Glibert P.M. 2024. Eutrophication and Oligotrophication. *Encyclopedia of Biodiversity (Third Edition)* 6: 442-478. DOI: [10.1016/B978-0-12-822562-2.00052-9](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822562-2.00052-9)
- David G.M., Moreira D., Reboul G. et al. 2021. Environmental drivers of plankton protist communities along latitudinal and vertical gradients in the oldest and deepest freshwater lake. *Environmental Microbiology* 23(3): 1436-1451. DOI: [10.1111/1462-2920.15346](https://doi.org/10.1111/1462-2920.15346)
- Dussart B.H., Defaye D. 1983. *World Directory of Inland Water Copepod Crustaceans. I. Calanoides*. Paris: CNRS. (in French)
- Elofsson R. 1971. The ultrastructure of a chemoreceptor organ in the head of copepod crustaceans. *Acta Zoologica* 52: 299-315.
- Freese D., Kreibich T., Niehoff B. 2012. Characteristics of digestive enzymes of calanoid copepod species from different latitudes in relation to temperature, pH and food. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 162 (4): 66-72.
- Herrera-Alvarez L., Fernández I., Benito J. et al. 1996. Ultrastructure of the labrum and foregut of *Derocheilocaris remanei* (Crustacea, Mystacocarida). *J. Morphol.* 230: 199-217. DOI: [10.1002/\(SICI\)1097-4687\(199611\)230:2<199::AID-JMOR7>3.0.CO;2-C](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-4687(199611)230:2<199::AID-JMOR7>3.0.CO;2-C)
- Heuschele J., Selander E. 2014. The chemical ecology of copepods. *Journal of Plankton Research* 36(4): 895-913. DOI: [10.1093/plankt/fbu025](https://doi.org/10.1093/plankt/fbu025)
- Huys R., Boxshall G. 1991. *Copepod evolution*. London: The Ray Society.
- Jenner R.A. 2010. Higher-level crustacean phylogeny: Consensus and conflicting hypotheses. *Arthropod Structure & Development* 39: 143-153. DOI: [10.1016/j.asd.2009.11.001](https://doi.org/10.1016/j.asd.2009.11.001)
- Kjørboe T. 2011. What makes pelagic copepods so successful? *Journal Of Plankton Research* 33 (5): 677-685.
- Kolbasov G.A., Savchenko A.S., Dreyer N. et al. 2022. A synthesis of the external morphology of cypridiform larvae of Facetotecta (Crustacea: Thecostraca) and the limits of the genus Hansenocaris. *Ecology and Evolution* 12(11): e9488. DOI: [10.1002/ece3.9488](https://doi.org/10.1002/ece3.9488)
- Laforsch C., Tollrian R. 2000. A new preparation technique of daphnids for scanning electron microscopy using hexamethyldisilazane. *Archiv fur Hydrobiologie* 149: 587-596.
- Lerosey-Aubril R., Meyer R. 2013. The sensory dorsal organs of crustaceans. *Biological Reviews* 88: 406-426. DOI: [10.1111/brv.12011](https://doi.org/10.1111/brv.12011)
- Ortega-Hernández J., Janssen R., Budd G.E. 2017. Origin and evolution of the panarthropod head - A palaeobiological and developmental perspective. *Arthropod Structure & Development* 46 (3): 354-379. DOI: [10.1016/j.asd.2016.10.011](https://doi.org/10.1016/j.asd.2016.10.011)
- Øvergård A.-C., Hamre L.A., Harasimczuk E. et al. 2016. Exocrine glands of *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae): Distribution, developmental appearance, and site of secretion. *Journal of Morphology* 277 (12):1616-1630. DOI: [10.1002/jmor.20611](https://doi.org/10.1002/jmor.20611)
- Strickler J.R., Bal A.K. 1973. Setae of the first antennae of the copepod *Cyclops scutifer* (Sars): their structure and importance. *Proc Natl Acad Sci USA* 70: 2656-2659.
- Vogt G. 2021. Synthesis of digestive enzymes, food processing, and nutrient absorption in decapod crustaceans: a comparison to the mammalian model of digestion. *Zoology* 147: 125945. DOI: [10.1016/j.zool.2021.125945](https://doi.org/10.1016/j.zool.2021.125945)
- Башенхаева М.В., Титова Л.А., Марцинченко А.С. и др. 2023. Сезонные изменения фито-, бактериопланктона и автотрофного пикопланктона в фотическом слое озера Байкал. *Limnology and Freshwater Biology* 2: 31-47. DOI: [10.31951/2658-3518-2023-A-2-31](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2023-A-2-31)
- Боруцкий Е.В., Степанова Л.А., Кос М.С. 1991. *Определитель Calanoida пресных вод СССР*. Санкт-Петербург: Наука.
- Вотинцев К.К., Афанасьева Э.Л. 1968. Об использовании первичной продукции Байкала организмами первого гетеротрофного уровня. *Докл. АН СССР* 178 (2): 455-457.
- Кузьмин М.И., Карабанов Е.Б., Каваи Т. и др. 2001. Глубоководное бурение на Байкале — основные результаты. *Геология и геофизика* 42 (1-2): 8-34.
- Наумова Е.Ю., Зайдыков И.Ю. 2016. Опыт применения флуктуирующей асимметрии у ракообразных для оценки влияния экологических и популяционных факторов. *Вода: химия и экология* 2: 89-93.
- Наумова Е.Ю., Зайдыков И.Ю. 2020. Сравнительный анализ строения ротовых конечностей двух видов рода *Epischura* (Copepoda, Calanoida) из озер с разным трофическим статусом. *Журнал Сибирского Федерального Университета. Биология* 13 (4): 453-463.
- Наумова Е.Ю., Таничев А.И., Тереза Е.П. и др. 2001. О питании *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida) автотрофным пикопланктоном в озере Байкал. В: Тахтеев В.В. (Ред.), *Исследование фауны водоемов Восточной Сибири*. Иркутск, С. 35–42.
- Смирнов С.С. 1936. *Epischura baicalensis* G.O. Sars (Crustacea, Copepoda) на Камчатке. *Труды ЗИН АН СССР* 3: 59-65.

Length-weight relationships and condition factors of Mormyridae species in the Niger River: implications for conservation and management

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGY

Souley S.M.N.^{1,2,3*}, Harouna M.³, Ado M.I.³, Youssoufa I.⁴

¹ Department of Water, Pollution and Sanitation, Faculty of Agronomic and Ecological Sciences, University of Diffa, BP 78 Diffa, Niger

² Atlantic Technical University - ISECMAR, S. Vicente, Cabo Verde

³ Directorate of Fisheries and Aquaculture; General Directorate of Water and Forests. Niamey, Niger

⁴ Department of Rural Engineering, Water and Forestry, Faculty of Agronomy and Environmental Sciences, Dan Dicko Dankoulodo University, Maradi, Niger

ABSTRACT. The length-weight relationship and condition factor of the ten most abundant Mormyridae species in the Niger River at Niamey were examined from August to November 2023. The species assessed were *Mormyrus rume*, *Campylomormyrus tamandua*, *Pollimyrus isidori*, *Brienomyrus niger*, *Hyperopisus bebe*, *Mormyrus macrophthalmus*, *Mormyrops anguilloides*, *Brevimyrus niger*, *Mormyrops oudoti*, *Cyphomyrus Psittacus*, and *Marcusenius cyprinoides*. Analysis of their length-weight relationships revealed “b” values ranging from 2.08 to 2.87, suggesting negative allometric growth across all species. Condition factor (k) values varied from 1.22 ± 0.31 for *H. bebe* to 10.48 ± 2.83 for *M. cyprinoides*, with no significant differences in average condition factors among the species. These findings highlight the potential vulnerability of Mormyridae species to environmental changes and anthropogenic pressures, emphasizing the need for targeted conservation measures. The results underscore the importance of sustainable fisheries management practices to preserve biodiversity and ensure the long-term productivity of the Niger River ecosystem. The observed negative allometric growth patterns indicate that environmental conditions may be suboptimal for these species, potentially due to factors such as habitat degradation, water quality issues, or overfishing. Addressing these challenges through habitat restoration and regulatory measures could enhance the resilience of fish populations and support sustainable fisheries.

Keywords: Mormyridae, length-weight analysis, condition factor, the Niger River, sustainable fisheries management

For citation: Souley S.M.N., Harouna M., Ado M.I., Youssoufa I. Length-weight relationships and condition factors of Mormyridae species in the Niger River: implications for conservation and management // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 2. - P. 215-221. DOI: 10.31951/2658-3518-2025-A-2-215

1. Introduction

The Mormyridae family (Teleostei: Osteoglossiformes), indigenous to Africa, flourishes in nearly all freshwater habitats throughout sub-Saharan Africa. These species are extensively found across the river systems of the Afro-tropical zone (Lowe-McConnel, 1972). Their environments vary widely, from bottom dwellers in murky, low-oxygen swamps to surface feeders in swift rapids (Hopkins, 1986). Despite these diverse habitats, they often inhabit waters laden with suspended particles (Moyle and Cech, 2000). They are characterized by small, terminal or elongated snout-like mouths, reduced eyes (adaptations to turbid habitats), and weak electric organ discharges for electrosensory

communication (Hopkins, 1986; Nelson et al., 2016). Their unique electrogenic and electrosensory systems, critical for navigation and social behavior, necessitate targeted conservation strategies to address habitat degradation and anthropogenic threats (Hopkins, 1986). Understanding their biological processes is essential for effective management and conservation.

A crucial tool in studying fish populations is the length-weight relationship (LWR), which is fundamental in biology, physiology, ecology, and fisheries management (Bolognini et al., 2013). The LWR is used to evaluate the condition and health of fish populations within aquatic ecosystems, providing vital information for managing fishery resources (Bagenal and Tesch, 1978; Hossain et al., 2006). It allows researchers to

*Corresponding author.

E-mail address: souleymanemamannourisouley1995@gmail.com (S.M.N. Souley)

Received: January 10, 2025; **Accepted:** February 27, 2025;
Available online: April 22, 2025

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



estimate a fish's weight based on its length, which is critical for assessing fishery yields (Froese, 2006; Froese et al., 2014). The condition factor, another important metric, indicates the fatness or overall health of fish and is used to compare the physiological well-being of populations across different environments and seasons (Le Cren, 1951; Lizama and Ambrósia, 2002). This metric also serves as an indicator of ecosystem disturbances, influenced by both biotic and abiotic factors (Baby et al., 2011).

Despite the importance of *LWR* and condition factors in ecological and fisheries research, there are few studies on these relationships in the Niger River, particularly in the Niamey region where human activities significantly impact the environment. The lack of comprehensive research on fish populations in this area hampers effective conservation efforts. To address this gap, more detailed studies on the diversity, biology, and ecology of fish in the Niger River are needed (Lalèyè, 2006). This study aims to bridge this knowledge gap by analysing the *LWR* of the ten most common Mormyridae species in the Niger River, providing essential data to support better management and conservation of the aquatic ecosystem.

2. Materials and Methods

Study location and selection of stations.

The research was conducted in Niamey town, located in South-West Niger, at coordinates 13°30'49" N and 2°6'35.3" E. With assistance from the National Fisheries and Aquaculture Directorate, three stations were chosen: Tondibia (13°33'52.0" N, 2°00'33.8" E) and Barrage Yantalla (13°31'9" N, 2°4'18" E) (Fig. 1).

The selection criteria included accessibility during the sampling period, the presence of Mormyridae species in local fishermen's catches, ease of collaboration with local fishermen and fishmongers, and sufficient distance between stations to ensure representative sector coverage.

Fish collection. Each station was visited twice a month between 7 a.m. and 10 a.m. to inspect the catches. Mormyridae samples were gathered from 34 fishermen and 9 fishmongers. The fishing gear, their characteristics, catches, and the numerical abundance of Mormyridae were documented. Various types of fishing gear (including shape, size, mesh size, and techniques) were examined to ensure the collection of specimens of all sizes (Lalèyè, 1995).

In total, 382 individuals of *M. rume*, 192 *M. cyprioides*, 165 of *C. tamandua*, 144 of *P. isidori*, 142 of *B. niger*, 99 of *H. bebe*, 54 of *M. macrophthalmus*, 51 of *M. anguilloides*, 23 of *B. niger*, 13 of *M. oudoti*, and 10 of *C. psittacus* were sampled.

After identification, the following morphometric characteristics of the species were measured:

- Total length (*TL*): Distance from the mouth to the end of the caudal fin.
- Standard length (*SL*): Distance from the mouth to the base of the tail fin.
- Total weight (*W*) of each fish.

Data. Fish length-weight relationships typically exhibit an allometric growth pattern (Palomares et al., 1996). These relationships are represented by regression equations of the form ($W = aTL^b$), where (*W*) is the total weight of the fish in grams, (*TL*) is the total length in centimetres, (*a*) is the initial growth coefficient.

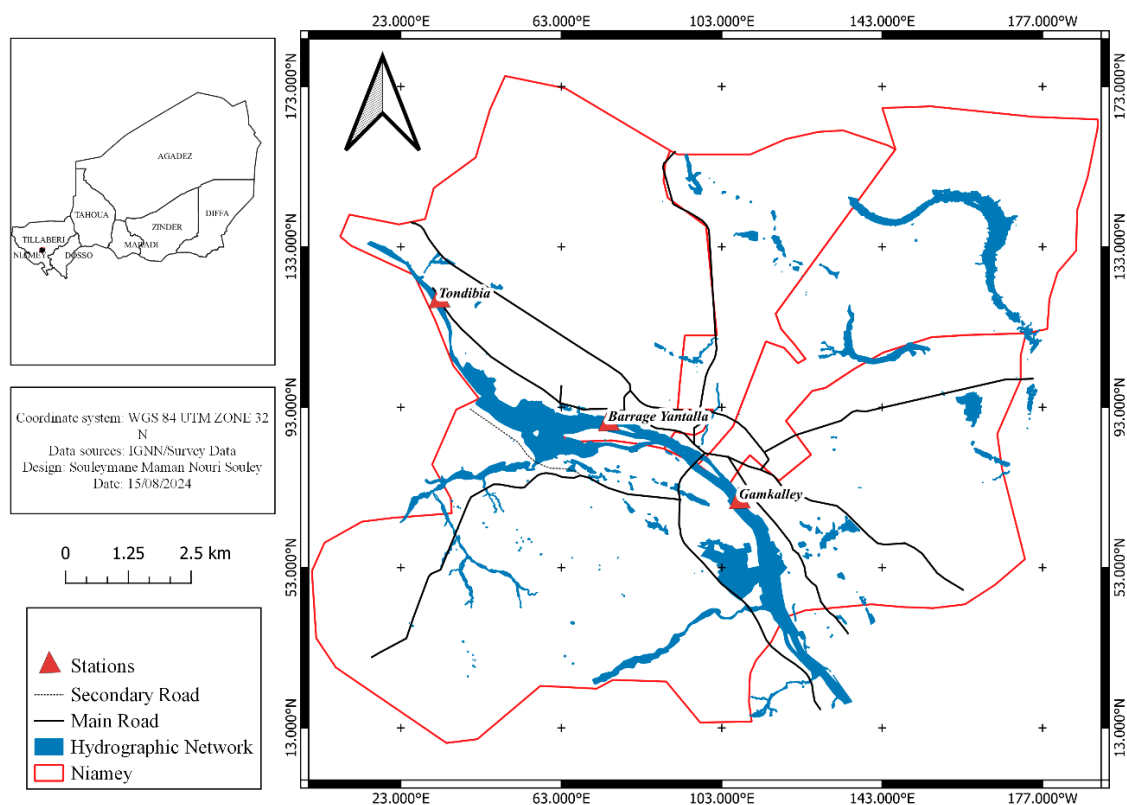


Fig.1. Study area.

cient, and (b) is the slope of the regression line. When (b) equals 3, the growth is isometric, but deviations from this value ($b \neq 3$) indicate allometric growth. Specifically, positive allometric growth occurs when ($b > 3$), and negative allometric growth occurs when ($b < 3$) (Shingleton, 2010). The 95% confidence intervals for (b) were calculated using Statview software (SAS Institute INC, 1992-1998).

To assess the condition factor of fish in the Niger River, the individual condition factor for each specimen was calculated using the equation ($K = 100 \frac{W}{TL^b}$) (Bagenal and Tesch, 1978), where (W) is the fish's weight in grams and (TL) is the total length in centimeters. This study included only species with at least 10 specimens, as recommended by previous research (Lalèyè, 2006; Konan et al., 2007; Tah et al., 2012; Lederoun et al., 2012).

3. Results

3.1. Morphometric variables

During the survey, 14 species of the Mormyridae family were recorded. Table 1 details the morphometric variables of the Mormyridae species collected during the study. A total of 1279 individuals from 15 different species were measured. The number of individuals per species ranged from a single specimen (*Marcusenius senegalensis* and *Petrocephalus bovei*) to 382 specimens (*Mormyrus rume*). The total length of the fish varied from 6.7 cm (*Pollimyrus isidori*) to 118.5 cm (*Marcusenius cyprinoides*), while the standard length ranged from 5 cm (*Pollimyrus isidori*) to 61 cm (*Mormyrus*

rume). The total weight of the specimens ranged from 3 g (*Brevimyrus niger* and *Pollimyrus. isidori*) to 5001 g (*Mormyrops anguilloides*).

3.2. Weight-length relationships of certain Mormyridae species

Figure 2 illustrates the length-weight relationships for Mormyridae species with sample sizes ≥ 10 individuals. The regression equations between total length and total weight, along with the coefficient of determination (R^2), are also shown. All relationships were highly significant ($p < 0.001$), with R^2 values ranging from 0.59 for *M. cyprinoides* to 0.97 for *M. rume*. The intercept values ('a'), representing the scaling coefficient of LWRs, ranged from 0.009 (*P. isidori*) to 0.09 (*M. cyprinoides*), with a mean of 0.031 ± 0.021 . Lower values (*P. isidori*) suggest lighter body mass per unit length compared to species with higher a (*M. cyprinoides*), which may correlate with differences in body shape, density, or ecological niche.

The slope values ('b') ranged from 2.08 (*M. macrophthalmus*) to 2.87 (*P. isidori*), averaging 2.86 with a standard deviation of 0.25. For all species, the 'b' values were statistically less than 3 ($b < 3$), indicating negative allometric growth. These results align with typical patterns observed in teleost fishes, where mass often increases slower than the cube of length due to metabolic or ecological constraints.

The condition factor (K) values averaged 3.63 with a standard deviation of 0.71, ranging from 0.99 for *P. isidori* to 10.48 for *M. cyprinoides*. Three species (27.27%) had K values between 0.5 and 1.3, while

Table 1. Morphometric variables of Mormyridae species from the River Niger

Species	N, ind.	TL, cm			SL, cm			W, g		
		Max	Avg	Min	Max	Avg	Min	Max	Avg	Min
<i>Mormyrus rume</i> (Valenciennes, 1847)	382	68	26.08	12	61	23.04	10.5	1691	154.08	12
<i>Marcusenius cyprinoides</i> (Linnaeus, 1758)	192	118.5	23.97	12.5	57	20.68	11	1500	118.09	15
<i>Campylomormyrus tamandua</i> (Günther, 1864)	165	55	28.99	12	47	25.14	9	1800	182.08	11
<i>Pollimyrus isidori</i> (Valenciennes, 1847)	144	27	9.44	6.7	24	8.10	5	122	9.69	3
<i>Brienomyrus niger</i> (Günther, 1866)	142	11	8.91	7	9	7.34	6	14	8.20	4
<i>Hyperopisus bebe</i> (Lacépède, 1803)	99	48	32.83	13	43	29.47	11	700	240.96	24
<i>Mormyrus macrophthalmus</i> (Günther, 1866)	54	31	22.81	13	25	19.21	11	164	67.31	20
<i>Mormyrops anguilloides</i> (Linnaeus, 1758)	51	63.5	30.42	16.5	57	27.58	15	5001	304.86	20
<i>Brevimyrus niger</i> (Steindachner, 1870)	23	28	14.80	7	23	12.24	6	128	38.52	3
<i>Mormyrops oudoti</i> (Daget, 1954)	13	33	22.7	11	30	20.82	10	185	82.08	13
<i>Cyphomyrus psittacus</i> (Boulenger, 1897)	10	14	12.65	11	12	10.65	9.5	29	22.1	14

the remaining nine species (72.73%) had values significantly higher than 1.5. The highest K value was observed in *M. cyprinoides* (10.48 ± 2.83).

Table 2 provides a detailed summary of the species-specific LWR parameters, including the number of individuals per species (N), regression statistics (a , b , R^2), the type of growth type, and the condition factor (K). This table offers a clear and concise overview, making it easier to understand the key aspects of the research and the health status of the fish populations studied.

4. Discussion

The length-weight relationship in fish is a crucial metric for assessing various biological factors such as fat reserves, overall health, and reproductive maturity. Generally, fish that are heavier for a given length are considered to be in better condition (Nwani et al., 2008). The parameter (b), which ranges between 2 and 4 (Hile, 1936), is used to evaluate the predominance of length or weight. A fish with perfect dimensional balance would have an isometric (b) value of 3 (Thomas et

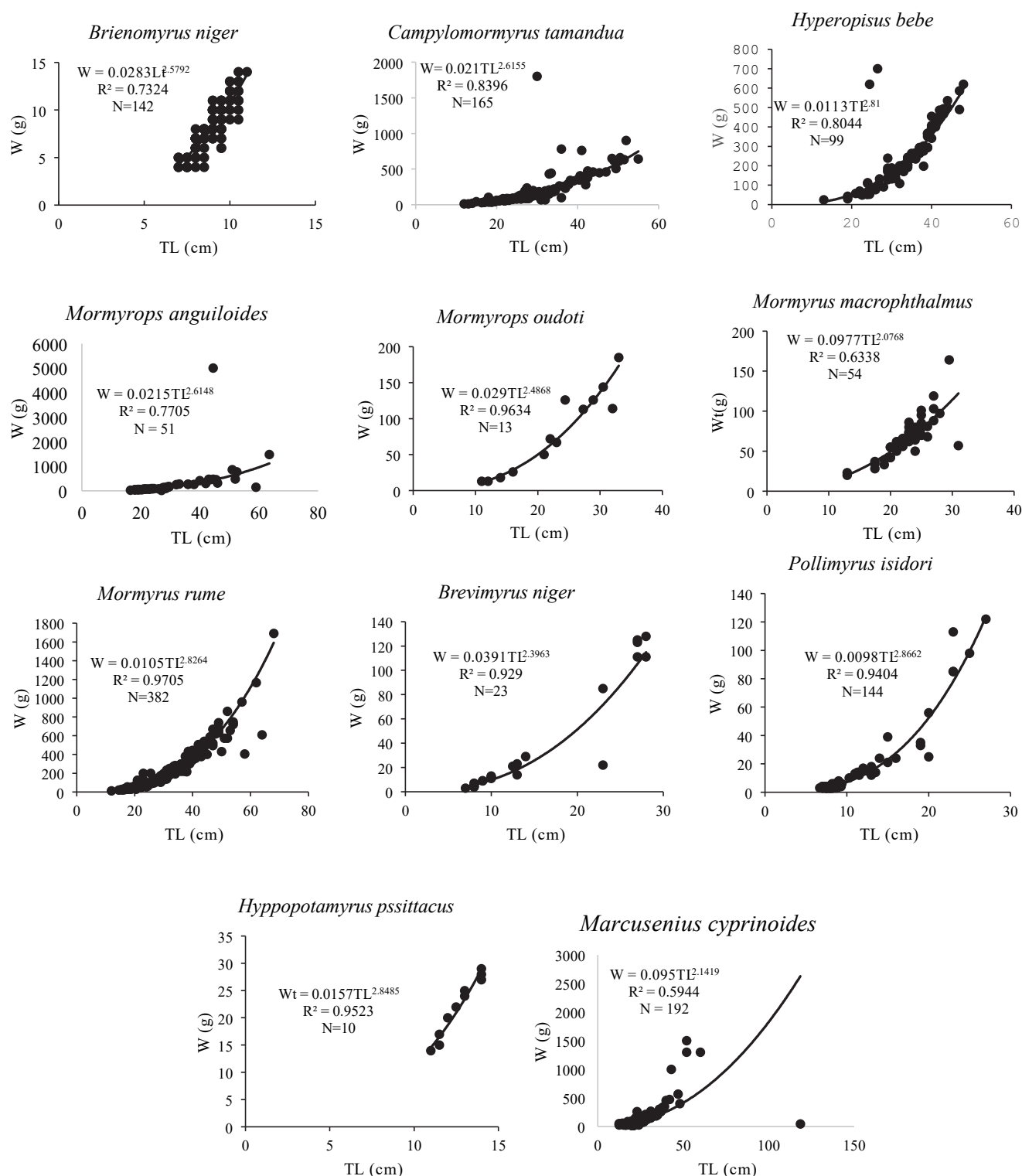


Fig.2. Weight-length relationship of some species of Mormyridae from the River Niger.

Table 2. Length-weight relationship parameters and growth types of Mormyridae fish in the Niger River

Species	N	R ²	a	b (CI à 95%)	K	Type of growth
<i>Mormyrus rume</i>	382	0.97	0.01	2.83(2.78-2.88)	1.05 ± 0.12	Negative allometry
<i>Marcusenius cyprinoides</i>	192	0.59	0.09	2.14(1.89-2.39)	10.48 ± 2.83	Negative allometry
<i>Campylomormyrus tamandua</i>	165	0.84	0.02	2.61(2.44-2.80)	2.33 ± 0.60	Negative allometry
<i>Pollimyrus isidori</i>	144	0.94	0.009	2.87(2.75-2.99)	0.99 ± 0.16	Negative allometry
<i>Brienomyrus niger</i>	142	0.73	0.03	2.57(2.31-2.84)	2.92 ± 0.32	Negative allometry
<i>Hyperopisus bebe</i>	99	0.80	0.01	2.81(2.53-3.09)	1.22 ± 0.31	Negative allometry
<i>Mormyrus macrophthalmus</i>	54	0.79	0.09	2.08(1.77-2.38)	9.81 ± 1.19	Negative allometry
<i>Mormyrops anguilloides</i>	51	0.77	0.02	2.61(2.21-3.02)	2.59 ± 1.001	Negative allometry
<i>Brevimyrus niger</i>	23	0.92	0.03	2.40(2.09-2.70)	4.04 ± 0.82	Negative allometry
<i>Mormyrops oudoti</i>	13	0.96	0.03	2.49(2.16-2.80)	2.92 ± 0.38	Negative allometry
<i>Cyphomyrus pssittacus</i>	10	0.95	0.01	2.85(2.33-2.37)	1.57 ± 0.07	Negative allometry

al., 2003). In this study, the correlation coefficients (R^2) between total length and total weight (W) were positive and very high for all species (0.84 ± 0.09), indicating that the fish grew in both length and weight. The (b) values obtained in this research ranged from 2.08 to 2.87, with an average of 2.57 ± 0.21 , which aligns with values reported in other studies, such as Largler et al. (1977) at 2.998, King (1996) at 2.912, Anibeze (2000) at 2.153, Stergiou and Moutopoulos (2001) at 2.989, Ezenwaji and Inyang (1998) at 2.970, and Nwani et al. (2008) at 2.905. The average (b) value of 2.57 suggests a pattern of positive allometric growth. According to Carlander (1969), the (b) exponent should typically be between 2.5 and 3.5. The (b) values of 2.4 for *B. niger*, *M. macrophthalmus*, and *M. cyprinoides* indicate strong negative allometric growth, with very high condition factors (K) (4.04, 9.81, and 10.48, respectively).

Evaluating the condition factor (K) is essential for understanding the optimal environmental conditions, feeding habits, and stocking densities for fish (Tsadu and Adebisi, 1997). In this study, *H. bebe* had the highest condition factor (1.22 ± 0.31), followed by *C. pssittacus* and *C. tamandua*. These results differ from Nwani et al. (2008), who found *M. rume* to have the best condition in the Anambara River, Nigeria.

All species exhibited negative allometric growth, which could be attributed to the sampling period. As Paugy and Lévêque (2006) noted, most fish species in the Sudan-Sahelian regions reproduce during the flood season, leading to increased energy expenditure at the expense of weight growth. This phenomenon has also been observed by Hamani (2015) and Oumarou (2018) in the ichthyological communities of the Sôau River in southern Benin and the Mormyridae communities in the Niger River.

The condition factor (K) values for fish in the Niger River during the study period were generally low, indicating suboptimal living conditions. Zerbo (2004) reported that runoff water could affect the physico-chemical parameters of the water body, impacting the physiological conditions of the fish.

5. Conclusion

This study provides essential insights into the length-weight relationships and condition factors of 14 Mormyridae species in the Niger River near Niamey. As one of the pioneering studies on the biology of these species, it lays a crucial groundwork for future research. The results offer valuable data that can aid researchers and policymakers in formulating effective strategies for the management and conservation of Mormyridae populations in this area. This foundational information will be key in promoting sustainable fisheries practices and ensuring the long-term preservation of these species.

The findings highlight the importance of understanding the biological and ecological characteristics of Mormyridae, which are vital for maintaining the health and stability of aquatic ecosystems. By establishing baseline data on the length-weight relationships and condition factors, this study contributes to a deeper comprehension of the growth patterns and overall health of these fish. Such knowledge is indispensable for developing targeted conservation efforts and mitigating the impacts of environmental changes and human activities on these species.

Moreover, this research underscores the need for continuous monitoring and further studies to track the changes in Mormyridae populations over time.

Future research should focus on exploring the effects of seasonal variations, habitat conditions, and anthropogenic pressures on the growth and health of these fish. By building on the foundation laid by this study, subsequent research can provide more comprehensive insights and support the development of adaptive management strategies that ensure the sustainability of Mormyridae populations in the Niger River.

Acknowledgements

The authors express their heartfelt gratitude to all the fishermen and fishmongers from the data collection stations for their invaluable cooperation and support. We also extend our sincere appreciation to the trainees from the Fisheries and Aquaculture Department for their assistance and dedication throughout the data collection process.

Conflict of Interest

The authors affirm that they have no potential conflicts of interest concerning the publication of this manuscript.

References

- Anibeze C.I.P., Inyang N.M. 2000. Oocyte structure, fecundity, and sex ratio of *Heterobranchius longifilis* (Valenciennes 1940) in the Idodo river basin, Nigeria, with comments on breeding biology. *Journal of Aquatic Sciences* 15: 59–61. DOI: [10.4314/jas.v15i1.19990](https://doi.org/10.4314/jas.v15i1.19990)
- Baby F., Tharian J., Abraham K.M. et al. 2011. Length-weight relationship and condition factor of an endemic stone sucker, *Garra gotyla stenorhynchus* (Jerdon, 1849), from two opposite-flowing rivers in the southern Western Ghats. *Journal of Threatened Taxa* 3(6): 1851–1855. DOI: [10.11609/JoTT.o2535.1851-55](https://doi.org/10.11609/JoTT.o2535.1851-55)
- Bagenal T.B., Tesch A.T. 1978. Conditions and growth patterns in freshwater habitats. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 75–89.
- Bolognini L., Domenichetti F., Grati F. et al. 2013. Weight-length relationships for 20 fish species in the Adriatic Sea. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 13: 555–560.
- Carlander K.D. 1969. Handbook of freshwater fishery biology, Vol. 1. The Iowa State University Press, Ames, IA, pp. 752.
- Ezenwaji H.M.G., Inyang N.M. 1998. Observations on the biology of *Clarias agboyiensis* Sydenham, 1980 (Osteichthyes: Clariidae) in the Anambra flood river system, Nigeria. *Fisheries Research* 36: 47–60.
- Froese R. 2006. Cube law, condition factor, and weight-length relationships: history, meta-analysis, and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology* 22: 241–253.
- Froese R., Thorson J.T., Reyes R.B. 2014. A Bayesian approach for estimating length-weight relationships in fishes. *Journal of Applied Ichthyology* 30: 78–85.
- Hamani H. 2015. Study of the exploitation of fish fauna in the Sô River, Benin (West Africa) [Mémoire de master, Faculté des Sciences Agronomiques, Université d'Abomey-Calavi, Bénin]. (in French)
- Hile R. 1936. Age and growth of the cisco *Leucichthys arcti* (Le Sueur) in the lakes of northeastern highlands, Wisconsin. *Bulletin of the United States Bureau of Fisheries* 48: 211–317.
- Hopkins C.D. 1986. Behavior of Mormyridae. In: Bullock T.H., Heiligenberg W. (Eds.), *Electroreception*. pp. 527–576.
- Hossain M.Y., Ahmed Z.F., Leunda P.M. et al. 2006. Condition, length-weight, and length-length relationships of the Asian striped catfish *Mystus vittatus* (Bloch, 1794) (Siluriformes: Bagridae) in the Mathabhangha River, south-western Bangladesh. *Journal of Applied Ichthyology* 22: 304–307. DOI: [10.1111/j.1439-0426.2006.00803.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00803.x)
- King R.P. 1996. Length-weight relationship of Nigerian coastal water fishes. *Naga ICLARM Quarterly* 19(4): 53–58.
- Konan K.F., Ouattara A., Ouattara M. et al. 2007. Weight-length relationships of 57 fish species from the coastal rivers in southeastern Ivory Coast. *Ribarstvo* 65(2): 49–60.
- Lalèye P. 1995. Comparative ecology of two species of *Chrysichthys* (Siluriformes, Claroteidae) from the lake Nokoué-Porto/Novo Lagoon Complex in Benin [Thèse de Doctorat, Université de Liège, Faculté des Sciences Agronomiques, Belgium]. (in French)
- Lalèye P.A. 2006. Length-weight and length-length relationships of fishes from the Ouémé River in Benin (West Africa). *Journal of Applied Ichthyology* 22(4): 330–333.
- Largler K.F., Bardack J.E., Miller R.R. et al. 1977. *Ichthyology* (2nd ed.). New York: John Wiley and Sons.
- Le Cren E.D. 1951. Length-weight relationship and seasonal cycle in gonadal weight and condition in perch (*Perca fluviatilis*). *Journal of Animal Ecology* 20: 201–219.
- Lederoun D., Lalèye P., Vreven E. et al. 2012. Length-weight and length-length relationships, and condition factors for 30 actinopterygian fish species from the Mono basin (Benin and Togo, West Africa). *Cybio* 40(4): 267–274.
- Lizama M.A.P., Ambrósia A.M. 2002. Condition factor in nine species of Characidae family in the upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology* 62(1): 113–124. DOI: [10.1590/S1519-69842002000100014](https://doi.org/10.1590/S1519-69842002000100014)
- Lowe-McConnell R.H. 1972. Freshwater fishes of the Volta and Kainji Lakes. Accra, Ghana: University Press.
- Moyle P.B., Cech J.J. 2000. Fishes: An introduction to ichthyology (4th ed.) New Jersey: Prentice Hall.
- Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. 2016. Fishes of the World. Hoboken: Wiley.
- Nwani C., Ezenwaji H., Eyo J.E. et al. 2008. Length-weight relationships and condition factor of four Mormyrid species of the Anambra River. *Animal Research International* 3(1): 426–430. DOI: [10.4314/ari.v3i1.40764](https://doi.org/10.4314/ari.v3i1.40764)
- Oumarou A. 2018. Diversity and exploitation of Mormyridae populations in the Niger River influenced by the Sand Control Program (PLCE) in Niger [Mémoire de master, Faculté des Sciences Agronomiques, Université d'Abomey-Calavi, Bénin]. (in French).
- Palomares M.L.D., Entsua-Mensah M., Osei-Abunyewa A. 1996. Length-weight relationships of fishes from tributaries of the Volta River, Ghana: Part 2 and conclusion. *NAGA, ICLARM Quarterly* 19(1): 45–47.
- Paugy D., Lévêque C. 2006. Les poissons des eaux continentales africaines: Diversité, écologie et utilisation par l'homme.
- Shingleton A.W. 2010. Allometry: The study of biological scaling. *Nature Education Knowledge* 3(10): 2.
- Stergiou K.I., Moutopoulos D.K. 2001. Review of length-weight relationships of fishes from Greek marine waters. *NAGA, ICLARM Quarterly* 24(1-2): 23–24.
- Tah L., Bi Goore G., Da Costa K.S. 2012. Length-weight relationships for 36 freshwater fish species from two tropical reservoirs: Ayamé I and Buyo, Côte d'Ivoire. *Revista de Biologia Tropical* 60(4): 1847–1856.
- Thomas J., Venu S., Kurup B.M. 2003. Length-weight relationship of some deep-sea fish inhabiting the continental slope beyond 250 m depth along the West coast of India. *NAGA, WorldFish Center Quarterly* 26(2): 17–21. URL: <http://ideas.repec.org/b/wfi/wfbook/36166.html>

Tsadu S.M., Adebisi A.A. 1997. Condition indices of pond-raised and wild populations of African catfish *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) (Pisces: Clariidae) on Plateau and Niger States. *Nigeria Journal of Aquatic Science* 12: 49-58.

Zerbo P. 2004. Contribution to the study of freshwater phytoplankton diversity: Case of Lounbila reservoir Burkina Faso [Mémoire de DEA, Université de Ouagadougou]. (in French)

Genetic diversity of members of the genus *Acinetobacter* (Proteobacteria) from the intestine of Baikal omul *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775)

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGY

Denikina N.N.^{id}, Belykh O.I.*^{id}, Sukhanova E.V.^{id}, Potapov S.A.^{id},
Krasnopeev A.Yu.^{id}, Khanaev I.V.^{id}, Anoshko P.N.^{id}, Dzyuba E.V.^{id}

Limnological Institute Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 3 Ulan-Batorskaya Str, 664033, Irkutsk, Russia

ABSTRACT. For the first time, we analyzed genetic diversity of members of the genus *Acinetobacter* (Moraxellaceae, Pseudomonadales, and Gammaproteobacteria) in the intestinal microbial communities of Baikal omul from the Selenga population. The entire data array obtained through high-throughput sequencing contained 2.9% of the 16S rRNA gene sequences (18 amplicon sequence variants) belonging to the genus *Acinetobacter*. Phylogenetic analysis revealed that the used 16S rRNA gene fragment did not resolve the taxonomic identification to species level. Despite the formation of stable clusters, they contained different species of the genus. The presence of opportunistic species, such as *A. lwoffii*, *A. johnsonii*, and *A. pittii*, among the detected *Acinetobacter* and the absence of signs of disease in fish indicates favorable environmental parameters of the Baikal omul habitat on the wintering grounds in the pelagic zone of Lake Baikal.

Keywords: genetic diversity, *Acinetobacter*, *Coregonus migratorius*, high-throughput sequencing

For citation: Denikina N.N., Belykh O.I., Sukhanova E.V., Potapov S.A., Krasnopeev A.Yu., Khanaev I.V., Anoshko P.N., Dzyuba E.V. Genetic diversity of members of the genus *Acinetobacter* (Proteobacteria) from the intestine of Baikal omul *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 2. - P. 222-237. DOI: 10.31951/2658-3518-2025-A-2-222

1. Introduction

The gastrointestinal (GI) microbiota is a highly specialized microbial community with a complex composition, which depends on multiple interactions between microorganisms, the host and its prey as well as the environment (Kers et al., 2019; Cui et al., 2022). Moreover, ecological parameters of the habitat, seasonal dynamics, host genetic characteristics and developmental stages, feeding intensity, and diet composition determine the diversity of GI microbial communities (Kim et al., 2021). The GI microbiota of fish mainly consists of aerobic or facultative anaerobic, as well as facultative and obligate anaerobic microorganisms. Among them, bacteria of the phyla Bacteroidetes, Firmicutes, and Proteobacteria can account for up to 90% of the gut microbiome of most fish species (Johny et al., 2021).

Rod shaped, gram negative, and strictly aerobic heterotrophic bacteria represent the genus *Acinetobacter* (Gammaproteobacteria: Pseudomonadales). *Acinetobacter* spp. show universal metabolic activity, using mainly simple sugars and

amino acids as a source of nutrition. *Acinetobacter* species contain several pathogenetically significant enzymes, such as serine proteinase, aminopeptidase, urease, acid phosphatase. Bacteria exhibit high lipolytic activity, possessing a set of lipases, some of which can act as pathogenicity factors. Many lipases are active in a wide temperature range, including low temperatures.

Members of the genus *Acinetobacter* are ubiquitous (soil, water, and dust) and colonize various surfaces and materials indoors. *Acinetobacter* spp. are the most common causative agents of severe hospital-acquired infections worldwide and are among the most dangerous nosocomial pathogens with multiple antimicrobial resistance. These free-living and widespread bacteria are often found in microbiomes of the outer skin and internal organs of fish (Austin, 2006; Sevellec et al., 2014; Lu et al., 2022; Bell et al., 2024). Some strains are fish pathogens (González et al., 2000; Coz-Rakovac et al., 2002; Yonar et al., 2010; Malick et al., 2020) resistant to antibiotics due to numerous antimicrobial resistance genes (Manchanda et al., 2010; Kozińska et al., 2014; Pękala-Safińska, 2018; Ali et al., 2022).

*Corresponding author.

E-mail address: belykh@lin.irk.ru (O.I. Belykh)

Received: November 22, 2024; **Accepted:** February 27, 2025;
Available online: April 22, 2025

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



A study of biodiversity and distribution of potentially pathogenic bacteria indicated that bacteria of the genera *Acinetobacter*, *Citrobacter*, *Enterobacter*, and *Pseudomonas* were common in the littoral zone of Lake Baikal. Notably, their numbers were small compared to the total number of bacteria, so was their contribution to the diversity of the lake’s microbial community, and species richness correlated with anthropogenic load (Drucker and Panasyuk, 2006). A study of the taxonomic structure of water microbiocenoses via targeted high-throughput sequencing revealed the dominance of the genus *Acinetobacter* (4-38% of the total diversity) in the coastal shallow areas of Lake Baikal in 2021 and 2022 (Zaytseva et al., 2023). An assessment of the diversity and antibiotic sensitivity of opportunistic bacteria isolated from plankton and biofilms also revealed that bacteria identified in biotopes belonged mainly to the genera *Acinetobacter*, *Bacillus*, *Citrobacter*, *Enterobacter*, *Enterococcus*, *Escherichia*, *Hafnia*, *Serratia*, *Shigella*, *Yersinia*, *Pseudomonas*, and *Staphylococcus* and are polyresistant to broad-spectrum antibiotics (Shtykova et al., 2020).

Baikal omul *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775), is a sufficiently well-studied commercial species: its high ecological and economic importance explains a constant attention to its biology. This is a highly migratory species with a complex spatial organization. Hydroacoustic surveys indicated its ubiquitous presence in the upper layers of epipelagic zone to depths of 350-400 m throughout the entire water area of Lake Baikal (Melnik et al., 2009). The number of rivers, in which Baikal omul reproduces, determines the number of its populations (Smirnov and Shumilov, 1984; Smirnov, 1992). The decline in the stocks of this species led to the introduction of a ban in 2017 on its commercial fishing and restrictions on recreational fishing. Mortality due to predation, parasites, and diseases is one of the factors that determine the natural loss of fish. More accurate predictions about the dynamics of Baikal omul stocks require adjustment of coefficients of its natural mortality (Anoshko et al., 2024). Members of the genus *Acinetobacter* were detected in the digestive system of whitefish, *Coregonus clupeaformis* (Mitchill, 1818), from North American lakes (Sevellec et al., 2014; Sevellec et al., 2019). Previously, molecular genetic analysis of bacteria associated with the outer skin of Baikal whitefish *Coregonus baicalensis* Dybowski, 1874, bream *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), and yellowfin sculpins *Cottocomephorus grewinkii* (Dybowski, 1874), from aquariums also identified members of this genus (Belkova et al., 2010; 2016). In this regard, and because of the need to assess mortality from diseases, it is important to conduct the primary screening of potentially pathogenic microorganisms in fish from Lake Baikal. Therefore, the aim of this study was to analyze genetic diversity of members of the genus *Acinetobacter* in the intestines of Baikal omul from the Selenga population.

2. Materials and methods

Sampling was carried out on 26 May 2022 in the Selenga shallows of Lake Baikal from the board

of the research vessel “G.Yu. Vereshchagin” (Fig. 1). Fish was caught for this study as part of the scientific research of Limnological Institute SB RAS under Permit for the catch of aquatic biological resources No. 382022031302 dated 2022 issued by the Angara-Baikal territorial administration of the Federal Agency for Fisheries.

The fish were caught with a multi-level trawl (vertical opening 10 m and opening along the ground rope 17.5 and 26.0 m) from depths of 110-130 m. Overall, five trawls were performed. Primary and laboratory processing of 930 specimens of Baikal omul were carried out according to generally accepted ichthyological methods (Chugunova, 1939; Pravdin, 1966). A system of morphological characters was used to determine the membership of the Baikal omul individuals in a certain population (Smirnov et al., 1987). Genetic diversity of potentially pathogenic microorganisms was analyzed on five immature individuals from the Selenga population (one specimen from each trawl) with no visual signs of disease (Table 1).

Immediately after catching, fragments of fish hindgut were taken in the laboratory under aseptic conditions. The total DNA was extracted from all specimens using the DNA-sorb-B kit (InterLabService, Russia). The extracted total DNA was dissolved in water; the obtained samples were pooled. Primers 343F and 806R flanking the V3-V4 region of the 16S rRNA gene were used for amplification. Nucleotide sequences were determined on a Miseq genome sequencer (Illumina, USA). Sequencing was performed at SB RAS Genomics Core Facility (Institute of Chemical Biology and Fundamental Medicine SB RAS, Russia).

The quality of sequences was checked using FastQC v. 0.11.8 (<https://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc/>) and TrimGalore v. 0.6.10 (<https://github.com/FelixKrueger/TrimGalore>). The DADA2 v. 1.26 package (Callahan et al., 2016) for the

Table 1. Biological characteristics of fish.

No	Weight, g	Total length, mm	Sex	Age, years
1	95.9	228	♂	2
2	161.2	274	♂	4
3	35.3	174	♂	2
4	79.5	220	♀	3
5	76.4	215	♂	3

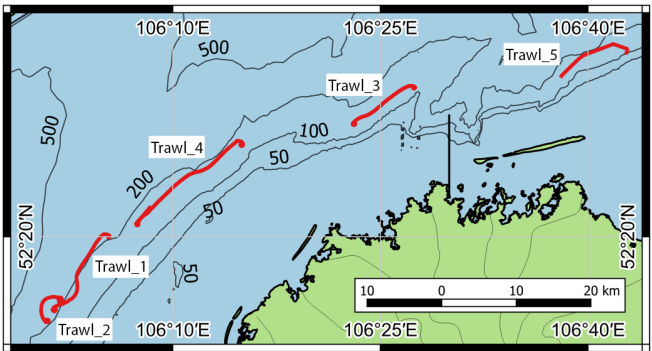
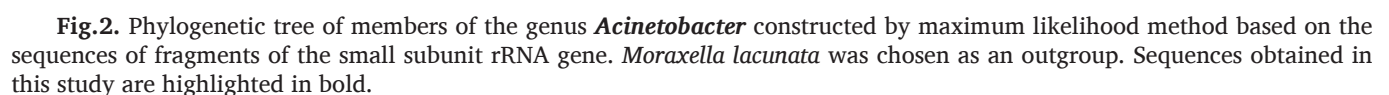


Fig.1. Map of the sampling area in the Selenga shallows; red lines indicate trawling trajectories.

The entire data array contained 2.9% of sequences belonging to the genus *Acinetobacter* (Moraxellaceae, Gammaproteobacteria, and Proteobacteria). At the same time, they were clustered into 18 ASVs, demonstrating their significant genetic diversity. The bioinformatic analysis, followed by sequences identification using BLAST, yielded the following results.

The most numerous sequences of members of the genus *Acinetobacter* (63.89%) were 100% identical to the *Acinetobacter johnsonii* sequences (Fig. 2). Strain *A. johnsonii* DBP-3 from a eutrophic water body can grow at 10-30°C and perform denitrification both under aerobic and anaerobic conditions, and its growth was also observed at 5°C (Li et al., 2013). *A. johnsonii* was previously isolated from different organs of diseased rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792). Autopsy of the infected fish revealed a septic form of infection (Bi et al., 2023). Strains *A. johnsonii* isolated from diseased trout and carp caused infection of these species, demonstrating pathogenic properties. Experimentally infected individuals and fish naturally infected with these bacteria had similar disease symptoms (Koziońska et al., 2014).



Sequences of the second most represented (26.11%) genotype were homologous (100%) to the *Acinetobacter lwoffii* sequences. *A. lwoffii* is the most common causative agent of severe nosocomial infections in humans (Ku et al., 2000; Regalado et al., 2009). Some studies mention *A. lwoffii* as a pathogenic microorganism causing diseases of fish of the genus *Schizothorax* Heckel 1838. Experiments confirmed its pathogenicity, and it was identified that infection with *A. lwoffii* can lead to pathological changes in many organs and tissues of fish (Cao et al., 2018). *A. lwoffii* was detected in diseased and dead Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758), indicating that infection with *A. lwoffii* caused their mortality (Ali et al., 2022). However, *A. lwoffii* was also detected in fish without signs of disease, for example, in the gut microbiome of the icefish *Chionodraco hamatus* (Lönnberg, 1905) (Lu et al., 2022).

Sequences identical (99.77%) to the *Acinetobacter radioresistens* sequences were less represented (3.65%). *A. radioresistens* is rarely mentioned in the scientific literature as a human pathogen due to its misidentification (Wang et al., 2019). *A. radioresistens* was reported in human skin microbiota (Seifert et al., 1997) and in chicken feces samples (Ngaiganam et al., 2019). *A. radioresistens* A154 isolate was obtained from Antarctic ornithogenic soil (Opazo-Capurro et al., 2019), and, subsequently, this opportunistic microorganism from the digestive system of birds was shown to cause secondary bacterial infection and lead to their mass mortality (Yildyrym et al., 2021). Whole genome sequencing of *A. radioresistens* isolated from the intestines of birds indicated a significant number of virulence-associated proteins in the genome of this species (Crippen et al., 2018).

Sequences closely related (100%) to *Acinetobacter bouvetii* were also minor (3.60%). The type strain was isolated from a wastewater treatment plant. Strain *Acinetobacter bouvetii* UAM25 was identified as producer of surfactant and emulsifying molecules (bioemulsifiers) (Ortega-de la Rosa et al., 2018).

Additionally, there was a small number (1.22%) of sequences homologous (100%) to *Acinetobacter haemolyticus*. *A. haemolyticus* is widespread in nature, often found in soils and water (Doughari et al., 2011), and is also pathogenic for humans (Grotiuz et al., 2006; Silva and Lipinski, 2014; Elhosseiny and Attia, 2018; Bai et al., 2020).

Gut microbial communities contained 1.18% of sequences identical (100%) to *Acinetobacter oryzae*, a nitrogen-fixing endophytic species isolated from rice leaves and stems (Chaudhary et al., 2012).

We obtained trace amounts (0.35%) of sequences closely related (99.08%) to the *Acinetobacter pittii* sequences. *A. pittii* is an opportunistic pathogen that can cause fatal infections in immunocompromised patients. Multidrug-resistant *A. pittii* was characterized as a novel fish pathogen for fish causing mortality in catla *Labeo catla* (Hamilton, 1822), and silver carps *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844), in China (Li et al., 2017).

Phylogenetic analysis revealed that the 16S rRNA gene fragment used did not resolve the taxonomic iden-

tification to species level. Despite the formation of stable clusters, they contained a set of different species of the genus *Acinetobacter* (Fig. 2).

In May and early June, Baikal omul inhabits near-bottom water layers and feeds on zooplankton (*Epishura baikalensis* Sars, 1900, *Cyclops kolenis* Lilljeborg, 1901, *Daphnia longispina* (O.F. Müller, 1776), etc.), macrohaptopus *Macrohaptopus branickii* (Dybowsky 1874), juvenile fish (mainly golomyankas, Comephoridae), benthic amphipods, and imago (adult) insects belonging to various orders (Gurova and Pastukhov, 1974; Volerman and Kontorin, 1983; Melnik et al., 2009). Zooplankton is the main food source of the young Baikal omul. From the age of 1+ and 2+, the proportion of macrohaptopus and fish gradually increases in its diet (Gurova and Pastukhov, 1974). Species of the genus *Acinetobacter* were detected in the main taxa of invertebrates (Ciliophora, Copepoda, Amphipoda, and Insecta) that were also observed in the food spectrum of Baikal omul. Members of the genera *Acidovorax*, *Acinetobacter*, *Pseudomonas*, etc. were identified in more than 20 species of ciliates (Ciliophora) (Zhang et al., 2024). Studies of microorganisms associated with microscopic marine invertebrates often indicate members of pathogenic genera (Wardeh et al., 2015). Studies of bacterial communities in Lake Biwa zooplankton identified *Acinetobacter* in *Daphnia pulicaria* Forbes, 1893, *Eodiaptomus japonicus* (Burckhardt, 1913), and *Cyclopoida* spp. (Tuhin et al., 2023). Members of the genus *Acinetobacter* were detected in *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880), suggesting that an increase in the proportion of these microorganisms in response to copper exposure may contribute to host defense against toxic substances (Colin et al., 2023). *Acinetobacter* demonstrated bacterial colonization of exoskeletons of copepods of the genus *Diaptomus* (Holland and Hergenrader, 1981). A study of insect bacterial diversity revealed the predominance of *Acinetobacter* in Lepidoptera (Naveed et al., 2024). Symbiotic bacteria of insects are involved in the metabolism of insecticides and herbicides (Zhao et al., 2022), plant toxins (Zhang et al., 2020), phenolic glycosides (Mason et al., 2016), and organochlorine pesticides (Ozidal et al., 2016). Unfortunately, information about members of the genus *Acinetobacter* associated with invertebrates of Lake Baikal is scarce. They were detected in freshwater sponges of the genera *Baicalospongia*, *Lubomirskia*, and *Swartschewskia* (Parfenova et al., 2008), and these bacteria predominated in amphipods, *Eulimnogammarus verrucosus* (Gerstfeldt, 1858) (Shchapova et al., 2023). Taking into account the virulence factors of *Acinetobacter*, namely, cell surface hydrophobicity and the composition of enzymes (urease, esterase, phosphatase, and lipase), bacteria of this genus can successfully adhere to host cells and colonize its outer skin and intestines.

In the coastal-bay zone, where juvenile Baikal omul feeds, fish mortality may be associated with predation by fish-eating birds. The decline in Baikal omul stocks coincides with a catastrophic increase in the number of great cormorants, *Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758) (Yelayev et al., 2021). The rapid pace of natural reintroduction of this species was due to its mass migration from other habitats caused by long-term drought

in Northeast China and Eastern Mongolia (Yelayev et al., 2024). In the ecosystem of Lake Baikal, the great cormorant is gradually mastering the ecological niche that it once occupied, forming new biocenotic links and relationships within biogeocenoses. Great cormorants can contribute to the emergence and spread of ornithoses and helminthiasis in their habitat (Yelayev et al., 2024). Moreover, huge colonies of birds are a source of numerous bacteria entering the lake water along with excrement. Studies of the cormorant gut microbiota indicated among the observed genotypes the genera with potential pathogenicity for humans and/or birds, such as *Campylobacter*, *Corynebacterium*, *Clostridium*, *Mycobacterium*, *Yersinia*, etc. Members of the genus *Acinetobacter* were also detected in the gut microbial community of this bird species (Laviad-Shitrit et al., 2017). Furthermore, antimicrobial-resistant bacteria were often identified in the gut of the great cormorant (Dias et al., 2012; Gross et al., 2022), including fish pathogens (Odoi et al., 2021). The stomach temperature, an indicator of the core body temperature, in great cormorants during foraging, varies dramatically, from 31 to 42°C (Grémillet et al., 1998). Because the growth temperature of natural *Acinetobacter* species and strains ranges from 33 to 35°C, and that of opportunistic isolates is 37°C, we can assume that intensive growth of strains in the intestines of birds is possible. Members of the genus *Acinetobacter* were also detected in the gut microbial communities of black-headed gulls *Larus ridibundus* Linnaeus, 1766 (Liao et al., 2019), and herring gulls *Larus argentatus* Pontoppidan, 1763 (Merkeviciene et al., 2017), which are common nesting species in the Selenga shallows (Popov, 2004). However, to date, there is no data on the participation of colonial birds in the circulation of pathogenic and opportunistic bacteria of fish in the ecosystem of Lake Baikal.

Sampling of Baikal omul was carried out in late May, immediately after the ice melted. During this period, bacteria of the genus *Acinetobacter* are among the dominant bacterial and microeukaryotic communities in the pelagic zone of the lake (Mikhailov et al., 2022). In view of the above, we can state that the detected microorganisms entered the intestines of Baikal omul from water and with food objects because they are strictly aerobic heterotrophs. Our detection of these opportunistic bacteria and the absence of signs of disease in fish indicate favorable environmental parameters of the Baikal omul habitat on the wintering grounds in the pelagic zone of Lake Baikal.

4. Conclusion

As part of the primary screening of potentially pathogenic microorganisms in fish of Lake Baikal using high-throughput sequencing of 16S rRNA gene amplicons, we identified the *Acinetobacter* spp. sequences (18 ASVs) in the intestines of Baikal omul from the Selenga population. Members of this genus are strictly aerobic heterotrophic bacteria. They are widespread in freshwater bodies, so they can enter the digestive tract of fish with water and/or food objects. The presence of the species *A. lwoffii*, *A. johnsonii*, and *A. pittii* known

as opportunistic bacteria among the detected ASVs and the absence of signs of disease in fish indicate favorable environmental parameters of the Baikal omul habitat on the wintering grounds in the pelagic zone of the lake. Our study also revealed a poor understanding of associations of members of the genus *Acinetobacter* with invertebrates of Lake Baikal and a complete lack of data on the participation of colonial birds in the circulation of pathogenic and opportunistic bacteria of fish in the lake ecosystem.

Funding and acknowledgments

This study was carried out within the framework of State Projects Nos.0279-2021-0015 (121032300269-9), 279-2021-0005 (121032300224-8), and 0279-2022-0004 (122012600083-9). The authors thank the crew of the research vessel “G.Yu. Vereshchagin” for assistance in collecting material.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

References

- Ali S.E., Mahana O., Mohan C.V. et al. 2022. Genetic characterization and antimicrobial profiling of bacterial isolates collected from Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) affected by summer mortality syndrome. *Journal of Fish Diseases* 45: 1857-1871. DOI: [10.1111/jfd.13710](https://doi.org/10.1111/jfd.13710)
- Anoshko P.N., Dzyuba E.V., Khanaev I.V. et al. 2024. Hydroacoustic studies of the structure of the Baikal omul feeding stock in the Selenga shallows of Lake Baikal. *Limnology and Freshwater Biology* 7(5): 1302-1317. DOI: [10.31951/2658-3518-2024-A-5-1302](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2024-A-5-1302)
- Austin B. 2006. The bacterial microflora of fish, revised. *Scientific World Journal* 6: 931-945.
- Bai L., Zhang S.C., Deng Y. et al. 2020. Comparative genomics analysis of *Acinetobacter haemolyticus* isolates from sputum samples of respiratory patients. *Genomics* 112(4): 2784-2793. DOI: [10.1016/j.ygeno.2020.03.016](https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2020.03.016)
- Belkova N.L., Denikina N.N., Sukhanova E.V. et al. 2016. Heterogeneity of the populations of organotrophic microorganisms on the skin of diseased fish. *Voda: Khimiya i ekologiya [Water: Chemistry and Ecology]* 4: 32-39. (in Russian)
- Belkova N.L., Sukhanova E.V., Denikina N.N. et al. 2010. Molecular-genetic monitoring of salmon fishes associated microflora: diversity and physiological status. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossijskoj akademii nauk [Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]* 12(1): 1108-1114. (in Russian)
- Bell A.G., McMurtrie J., Bolaños L.M. et al. 2024. Influence of host phylogeny and water physicochemistry on microbial assemblages of the fish skin microbiome. *FEMS Microbiology Ecology* 100(3): fiae021. DOI: [10.1093/femsec/fiae021](https://doi.org/10.1093/femsec/fiae021)
- Bi B., Yuan Y., Jia D. et al. 2023. Identification and pathogenicity of emerging fish pathogen *Acinetobacter johnsonii* from a disease outbreak in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture Research* 1995494: 1-13. DOI: [10.1155/2023/1995494](https://doi.org/10.1155/2023/1995494)
- Callahan B.J., McMurdie P.J., Rosen M.J. et al. 2016. DADA2: high-resolution sample inference from Illumina amplicon data. *Nature Methods* 13(7): 581. DOI: [10.1038/nmeth.3869](https://doi.org/10.1038/nmeth.3869)

- Cao S., Geng Y., Yu Z. et al. 2018. *Acinetobacter lwoffii*, an emerging pathogen for fish in *Schizothorax* genus in China. *Transboundary and Emerging Diseases* 65(6): 1816-1822. DOI: [10.1111/tbed.12957](https://doi.org/10.1111/tbed.12957)
- Chaudhary H.J., Peng G., Hu M. et al. 2012. Genetic diversity of endophytic diazotrophs of the wild rice, *Oryza alta* and identification of the new diazotroph, *Acinetobacter oryzae* sp. nov. *Microbial Ecology* 63(4): 813-821. DOI: [10.1007/s00248-011-9978-5](https://doi.org/10.1007/s00248-011-9978-5)
- Chugunova N.I. 1939. Rukovodstvo po izucheniyu vozrasta i rosta ryb [Guide to the study of age and growth of fish]. Moscow: Publishing house of the USSR Academy of Sciences. (in Russian)
- Colin Y., Arcanjo C., Da Costa C. et al. 2023. Decoupled responses of the copepod *Eurytemora affinis* transcriptome and its microbiota to dissolved copper exposure. *Aquatic Toxicology* 259: 106546. DOI: [10.1016/j.aquatox.2023.106546](https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2023.106546)
- Coz-Rakovac R., Strunjak-Perovic I., Popovic N.T. et al. 2002. Health status of wild and cultured sea bass in the Northern Adriatic Sea. *Veterinarni Medicina* 47: 222-226.
- Crippen C., Huynh S., Miller W.G. et al. 2018. Complete genome sequence of *Acinetobacter radioresistens* strain LH6, a multidrug-resistant bacteriophage-propagating strain. *Microbiology Resource Announcements* 7(5): e00929-18. DOI: [10.1128/MRA.00929-18](https://doi.org/10.1128/MRA.00929-18)
- Cui X., Zhang Q., Zhang Q. et al. 2022. Research progress of the gut microbiome in hybrid fish. *Microorganisms* 10(5): 891. DOI: [10.3390/microorganisms10050891](https://doi.org/10.3390/microorganisms10050891)
- Dias E., Morais P., Leopold M. et al. 2012. Natural born indicators: great cormorant *Phalacrocorax carbo* (Aves: Phalacrocoracidae) as monitors of river discharge influence on estuarine ichthyofauna. *Journal of Sea Research* 73: 101-108. DOI: [10.1016/j.seares.2012.06.012](https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.06.012)
- Doughari H.J., Ndakidemi P.A., Human I.S. et al. 2011. The ecology, biology and pathogenesis of *Acinetobacter* spp.: an overview. *Microbes and Environments* 26(2): 101-112. DOI: [10.1264/jsme2.me10179](https://doi.org/10.1264/jsme2.me10179)
- Drucker V.V., Panasyuk E.Y. 2006. Potentially pathogenic bacteria in a microbial community of Lake Baikal. *Hydrobiologia* 568(1): 267-271. DOI: [10.1007/s10750-006-0304-z](https://doi.org/10.1007/s10750-006-0304-z)
- Elhosseiny N.M., Attia A.S. 2018. *Acinetobacter*: an emerging pathogen with a versatile secretome. *Emerg. Microbes and Infection* 7(1): 33. DOI: [10.1038/s41426-018-0030-4](https://doi.org/10.1038/s41426-018-0030-4)
- González C.J., Santos J.A., García-López M.L. et al. 2000. Psychrobacters and related bacteria in freshwater fish. *Journal of Food Protection* 63(3): 315-321. DOI: [10.4315/0362-028x-63.3.315](https://doi.org/10.4315/0362-028x-63.3.315)
- Gross S., Müller A., Seinige D. et al. 2022. High rates of multidrug-resistant *Escherichia coli* in great cormorants (*Phalacrocorax carbo*) of the German Baltic and North Sea Coasts: indication of environmental contamination and a potential public health risk. *Pathogens* 11(8): 836. DOI: [10.3390/pathogens11080836](https://doi.org/10.3390/pathogens11080836)
- Grotiuz G., Sirok A., Gadea P. et al. 2006. Shiga toxin 2-producing *Acinetobacter haemolyticus* associated with a case of bloody diarrhea. *Journal of Clinical Microbiology* 44: 3838-3841. DOI: [10.1128/JCM.00407-06](https://doi.org/10.1128/JCM.00407-06)
- Grémillet D., Tuschy I., Kierspel M. 1998. Body temperature and insulation in diving Great Cormorants and European Shags. *Functional Ecology* 12: 386-394. DOI: [10.1046/j.1365-2435.1998.00199.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00199.x)
- Gurova L.A., Pastukhov V.D. 1974. Nutrition and food relationships of pelagic fish and seals of Lake Baikal. *Novosibirsk: Nauka*. (in Russian)
- Holland R., Hergenrader R. 1981. Bacterial epibionts of diaptomid copepods. *Transactions of the American Microscopical Society* 100: 56-65. DOI: [10.2307/3225784](https://doi.org/10.2307/3225784)
- Johny T.K., Puthusseri R.M., Bhat S.G. 2021. A primer on metagenomics and next-generation sequencing in fish gut microbiome research. *Aquaculture Research* 52: 4574-4600. DOI: [10.1111/are.15373](https://doi.org/10.1111/are.15373)
- Kers J.G., Velkers F., Fischer E.A.J. et al. 2019. Take care of the environment: housing conditions affect the interplay of nutritional interventions and intestinal microbiota in broiler chickens. *Animal Microbiome* 1: 10. DOI: [10.1186/s42523-019-0009-z](https://doi.org/10.1186/s42523-019-0009-z)
- Kim P.S., Shin N.R., Lee J.B. et al. 2021. Host habitat is the major determinant of the gut microbiome of fish. *Microbiome* 9: 166. DOI: [10.1186/s40168-021-01113-x](https://doi.org/10.1186/s40168-021-01113-x)
- Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution* 16: 111-120. DOI: [10.1007/BF01731581](https://doi.org/10.1007/BF01731581)
- Kozińska A., Paździor E., Pękala A. et al. 2014. *Acinetobacter johnsonii* and *Acinetobacter lwoffii* – the emerging fish pathogens. *Bulletin of the Veterinary Institute in Pulawy* 58: 193-199. DOI: [10.2478/bvip-2014-0029](https://doi.org/10.2478/bvip-2014-0029)
- Ku S.C., Hsueh P.R., Yang P.C. et al. 2000. Clinical and microbiological characteristics of bacteremia caused by *Acinetobacter lwoffii*. *European Journal of Clinical Microbiology & Infectious Diseases* 19(7): 501-505. DOI: [10.1007/s100960000315](https://doi.org/10.1007/s100960000315)
- Laviad-Shitrit S., Lev-Ari T., Katzir G. et al. 2017. Great cormorants (*Phalacrocorax carbo*) as potential vectors for the dispersal of *Vibrio cholerae*. *Scientific Reports* 7(1): 7973. DOI: [10.1038/s41598-017-08434-8](https://doi.org/10.1038/s41598-017-08434-8)
- Liao F., Gu W., Li D. et al. 2019. Characteristics of microbial communities and intestinal pathogenic bacteria for migrated *Larus ridibundus* in southwest China. *Microbiologyopen* 8(4): e00693. DOI: [10.1002/mbo3.693](https://doi.org/10.1002/mbo3.693)
- Li J., Cao J., Wang X. et al. 2017. *Acinetobacter pittii*, an emerging new multi-drug resistant fish pathogen isolated from diseased blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala* Yih) in China. *Applied Microbiology and Biotechnology* 101(16): 6459-6471. DOI: [10.1007/s00253-017-8392-4](https://doi.org/10.1007/s00253-017-8392-4)
- Li M.T., Liu J.H., Zhao S.J. et al. 2013. The characteristics of nitrate removal by the psychrotolerant denitrifying bacterium *Acinetobacter johnsonii* DBP-3, isolated from a low-temperature eutrophic body of water. *Journal of Environmental Science and Health, Part B* 48: 885-892. DOI: [10.1007/s00284-015-0979-3](https://doi.org/10.1007/s00284-015-0979-3)
- Lu Y., Li W., Li Y. et al. 2022. Population genomics of an icefish reveals mechanisms of glacier-driven adaptive radiation in Antarctic notothenioids. *BMC Biology* 20: 231. DOI: [10.1186/s12915-022-01432-x](https://doi.org/10.1186/s12915-022-01432-x)
- Malick R.C., Bera A.K., Chowdhury H. et al. 2020. Identification and pathogenicity study of emerging fish pathogens *Acinetobacter junii* and *Acinetobacter pittii* recovered from a disease outbreak in *Labeo catla* (Hamilton, 1822) and *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) of freshwater wetland in West Bengal, India. *Aquaculture Research* 51: 2410-2420. DOI: [10.1111/ARE.14584](https://doi.org/10.1111/ARE.14584)
- Manchanda V., Sanchaita S., Singh N.P. 2010. Multidrug resistant *Acinetobacter*. *Journal of Global Infectious Diseases* 2: 291-304. DOI: [10.4103/0974-777X.68538](https://doi.org/10.4103/0974-777X.68538)
- Mason C.J., Lowe-Power T.M., Rubert-Nason K.F. et al. 2016. Interactions between bacteria and aspen defense chemicals at the phyllosphere – herbivore interface. *Journal of Chemical Ecology* 42: 193-201. DOI: [10.1007/s10886-016-0677-z](https://doi.org/10.1007/s10886-016-0677-z)
- Melnik N.G., Smirnova-Zalumi N.S., Smirnov V.V. et al. 2009. Hydroacoustic surveys of Baikal omul. *Novosibirsk: Nauka*. (in Russian)
- Merkeviciene L., Ruzauskaite N., Klimiene I. et al. 2017. Microbiome and antimicrobial resistance genes in microbiota of cloacal samples from European herring gulls (*Larus argentatus*). *Journal of Veterinary Research* 61(1): 27-35. DOI: [10.1515/jvetres-2017-0004](https://doi.org/10.1515/jvetres-2017-0004)

- Mikhailov I.S., Galachyants Y.P., Bukin Y.S. et al. 2022. Seasonal succession and coherence among bacteria and microeukaryotes in Lake Baikal. *Microbial Ecology* 84: 404-422. DOI: [10.1007/s00248-021-01860-2](https://doi.org/10.1007/s00248-021-01860-2)
- Minh B.Q., Schmidt H.A., Chernomor O. et al. 2020. IQ-TREE 2: New models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era. *Molecular Biology and Evolution* 37: 1530-1534. DOI: [10.1093/molbev/msaa015](https://doi.org/10.1093/molbev/msaa015)
- Naveed W.A., Liu Q., Lu C. et al. 2024. Symbiotic bacterial communities of insects feeding on the same plant lineage: distinct composition but congruent function. *Insects* 15: 187. DOI: [10.3390/insects15030187](https://doi.org/10.3390/insects15030187)
- Ngaiganam E.P., Rolain J.M., Diene S.M. 2019. Detection of a new variant of OXA-23 carbapenemase in *Acinetobacter radioresistens* isolates from urban animals in Marseille, France. *Journal of Global Antimicrobial Resistance* 16: 178-180. DOI: [10.1016/j.jgar.2019.01.021](https://doi.org/10.1016/j.jgar.2019.01.021)
- Odoi O., Sugiyama M., Kitamura Y. et al. 2021. Prevalence of antimicrobial resistance in bacteria isolated from great cormorants (*Phalacrocorax carbo hanedae*) in Japan. *Japanese Journal of Veterinary Medical Science* 83(8): 1191-1195. DOI: [10.1292/jvms.21-0108](https://doi.org/10.1292/jvms.21-0108)
- Opazo-Capurro A., Higgins P.G., Wille J. et al. 2019. Genetic features of Antarctic *Acinetobacter radioresistens* strain A154 harboring multiple antibiotic-resistance genes. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology* 9: 328. DOI: [10.3389/fcimb.2019.00328](https://doi.org/10.3389/fcimb.2019.00328)
- Ortega-de la Rosa N.D., Vázquez-Vázquez J.L., Huerta-Ochoa S. et al. 2018. Stable bioemulsifiers are produced by *Acinetobacter bouvetii* UAM25 growing in different carbon sources. *Bioprocess and Biosystems Engineering* 41: 859-869. DOI: [10.1007/s00449-018-1920-5](https://doi.org/10.1007/s00449-018-1920-5)
- Ozdal M., Ozdal O.G., Alguri O.F. 2016. Isolation and characterization of α -Endosulfan degrading bacteria from the microflora of cockroaches. *Polish Journal of Microbiology* 65(1): 63-68. DOI: [10.5604/17331331.1197325](https://doi.org/10.5604/17331331.1197325)
- Parfenova V.V., Terkina I.A., Kostornova T.Y. et al. 2008. Microbial community of freshwater sponges in Lake Baikal. *Biology Bulletin of the Russian Academy of Sciences* 35: 374-379. DOI: [10.1134/S1062359008040079](https://doi.org/10.1134/S1062359008040079)
- Popov V.V. 2004. Ptitsy [Birds] (Aves). In: Timoshkin O.A. (Ed.), *Annotirovanny spisok fauny ozera Baikal i ego vodosbornogo basseina* [Annotated list of the fauna of Lake Baikal and its watershed basin]. Novosibirsk: Nauka. (in Russian)
- Pravdin I.F. 1966. *Rukovodstvo po izucheniyu ryb (preimushchestvenno presnovodnykh)* [Guide to the study of fish (primarily freshwater)]. Moscow: "Pishchevaya promyshlennost" Publishing House. (in Russian)
- Pečala-Safińska A. 2018. Contemporary threats of bacterial infections in freshwater fish. *Journal of Veterinary Research* 62: 261-267. DOI: [10.2478/jvetres-2018-0037](https://doi.org/10.2478/jvetres-2018-0037)
- Regalado N.G., Martin G., Antony S.J. 2009. *Acinetobacter lwoffii*: bacteremia associated with acute gastroenteritis. *Travel Medicine and Infectious Disease* 7(5): 316-317. DOI: [10.1016/j.tmaid.2009.06.001](https://doi.org/10.1016/j.tmaid.2009.06.001)
- Seifert H., Dijkshoorn L., Gerner-Smidt P. et al. 1997. Distribution of *Acinetobacter* species on human skin: comparison of phenotypic and genotypic identification methods. *Journal of Clinical Microbiology* 35(11): 2819-2825. DOI: [10.1128/jcm.35.11.2819-2825.1997](https://doi.org/10.1128/jcm.35.11.2819-2825.1997)
- Sevellec M., Laporte M., Bernatchez A. 2019. Evidence for host effect on the intestinal microbiota of whitefish (*Coregonus* sp.) species pairs and their hybrids. *Ecology and Evolution* 9(20): 11762-11774. DOI: [10.1002/ece3.5676](https://doi.org/10.1002/ece3.5676)
- Sevellec M., Pavey S.A., Boutin S. et al. 2014. Microbiome investigation in the ecological speciation context of Lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) using next-generation sequencing. *Journal of Evolutionary Biology* 27(6): 1029-1046. DOI: [10.1111/jeb.12374](https://doi.org/10.1111/jeb.12374)
- Shchapova Ye.P., Gurkov A.N., Adelshin R.V. et al. 2023. Issledovaniye mikrobioma gemolimfy endemichnogo baikalskogo vida amfipod *Eulimnogammarus verrucosus*. Razvitiye zhizni v protsesse abioticheskikh izmeneniy na Zemle [Study of the hemolymph microbiome of the endemic Baikal amphipod species *Eulimnogammarus verrucosus*. Development of life in the process of abiotic changes on Earth]. Irkutsk: Irkutsk State University Publishing House. DOI: [10.24412/cl-34446-2023-4-209-210](https://doi.org/10.24412/cl-34446-2023-4-209-210) (in Russian)
- Shtykova Yu.R., Suslova M.Yu., Podlesnaya G.V. et al. 2020. Antibiotic-resistant opportunistic bacteria in the coastal zone of Lake Baikal. *Limnology and Freshwater Biology* 4: 1026-1027. DOI: [10.31951/2658-3518-2020-A-4-1026](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2020-A-4-1026)
- Silva P.S., Lipinski R.W. 2014. Hemolytic uremic syndrome associated with *Acinetobacter hemolyticus*. *Renal Failure* 36: 1122-1124. DOI: [10.3109/0886022X.2014.917575](https://doi.org/10.3109/0886022X.2014.917575)
- Smirnov V.V., Shumilov I.P. 1984. Omuli Baikala [Omuls of Lake Baikal]. Novosibirsk: Nauka. (in Russian)
- Smirnov V.V., Voronov M.A., Voronov A.V. 1987. On the intraspecific structure of Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi). *Journal of Ichthyology* 27(2): 342-345. (in Russian)
- Smirnov V.V. 1992. Intraspecific structure of Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) Polish Archives of Hydrobiology 39: 325-333.
- Soubrier J., Steel M., Lee M.S.Y. et al. 2012. The influence of rate heterogeneity among sites on the time dependence of molecular rates. *Molecular Biology and Evolution* 29(11): 3345-3358. DOI: [10.1093/molbev/mss140](https://doi.org/10.1093/molbev/mss140)
- Tuhin T.R., Anny M.F.A., Liu X. et al. 2023. Symbiotic bacterial communities of zooplankters from Lake Biwa, Japan. *Plankton and Benthos Research* 18(4): 167-177. DOI: [10.3800/pbr.18.167](https://doi.org/10.3800/pbr.18.167)
- Volerman I.B., Kontorin V.V. 1983. Biologicheskoye soobshchestvo ryb i nerpy v Baikale [Biological communities of fish and seals in Lake Baikal]. Novosibirsk: Nauka. (in Russian)
- Wang T., Costa V., Jenkins S.G. 2019. *Acinetobacter radioresistens* infection with bacteremia and pneumonia. *IDCases* 15: e00495. DOI: [10.1016/j.idcr.2019.e00495](https://doi.org/10.1016/j.idcr.2019.e00495)
- Wardeh M., Risley C., McIntyre M.K. et al. 2015. Database of host-pathogen and related species interactions, and their global distribution. *Sci Data* 2: 150049. DOI: [10.1038/sdata.2015.49](https://doi.org/10.1038/sdata.2015.49)
- Yelayev E.N., Ananin A.A., Dorzhiev Ts.Z. et al. 2024. Bolshoy baklan (*Phalacrocorax carbo*): ekologiya, evolyutsiya i monitoring baikalskoy populyatsii: kollektivnaya monografiya [Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo*): ecology, evolution, and monitoring of the Baikal population: a multi-authored monograph]. Ulan-Ude: Publishing House of the Dorzhi Banzarov Buryat State University. (in Russian)
- Yelayev E.N., Dorzhiev Ts.Z., Ananin A.A. et al. 2021. Feeding ecology and epizootological value of the Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo*) during the secondary expansion of the Baikal region. *Yug Rossii: ekologiya, razvitie* [South of Russia: ecology, development] 16(4): 47-55. DOI: [10.18470/1992-1098-2021-4-47-55](https://doi.org/10.18470/1992-1098-2021-4-47-55) (in Russian)
- Yildrym E.A., Laptev G.Yu., Novikova N.I. et al. 2021. New pathogen *Acinetobacter radioresistens* as a cause of massive mortality in broilers. *Ptitsevodstvo* [Poultry] 5: 51-56. DOI: [10.33845/0033-3239-2021-70-5-51-56](https://doi.org/10.33845/0033-3239-2021-70-5-51-56) (in Russian)
- Yonar M.E., Karahan M., Kan N.I. et al. 2010. A study of *Acinetobacter* sp. infection in some cultured rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in Kahramanmaraş. *Journal of Fisheries Sciences* 4: 287-293. DOI: [10.3153/jfscm.2010031](https://doi.org/10.3153/jfscm.2010031)
- Zaytseva S.V., Dagurova O.P., Tsytrenova D.D. 2023. Diversity of microbial communities in shallow water and coastal ecosystems of Lake Baikal in the summer period of 2021–2022. *Nature of Inner Asia* 4(26): 12-22. DOI: [10.18101/2542-0623-2023-4-12-22](https://doi.org/10.18101/2542-0623-2023-4-12-22)

Zhang B., Xiao L., Lyu L. et al. 2024. Exploring the landscape of symbiotic diversity and distribution in unicellular ciliated protists. *Microbiome* 12 (96): 1-17. DOI: [10.1186/s40168-024-01809-w](https://doi.org/10.1186/s40168-024-01809-w)

Zhang S.K., Shu J.P., Xue H.J. et al. 2020. The gut microbiota in camellia weevils are influenced by plant secondary metabolites and contribute to saponin degradation. *Msystems* 5: e00692. DOI: [10.1128/mSystems.00692-19](https://doi.org/10.1128/mSystems.00692-19)

Zhao M., Lin X., Guo X. 2022. The role of insect symbiotic bacteria in metabolizing phytochemicals and agrochemicals. *Insects* 13: 583. DOI: [10.3390/insects13070583](https://doi.org/10.3390/insects13070583)

Генетическое разнообразие представителей рода *Acinetobacter* (Proteobacteria) из кишечника байкальского омуля *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775)

Деникина Н.Н.^{ID}, Белых О.И.*^{ID}, Суханова Е.В.^{ID}, Потапов С.А.^{ID},
Краснопеев А.Ю.^{ID}, Ханаев И.В.^{ID}, Аношко П.Н.^{ID}, Дзюба Е.В.^{ID}

Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, ул. Улан-Баторская, 3, Иркутск, 664033, Россия

АННОТАЦИЯ. Впервые проведен анализ генетического разнообразия представителей рода *Acinetobacter* (Moraxellaceae, Pseudomonadales, Gammaproteobacteria) в микробных сообществах кишечника байкальского омуля селенгинской популяции. Весь массив данных, полученных с использованием высокопроизводительного секвенирования, содержал 2,9% последовательностей гена 16S рРНК (18 ASV), принадлежащих роду *Acinetobacter*. Филогенетический анализ показал, что используемый фрагмент гена 16S рРНК не позволил разрешить таксономическую идентификацию до вида. Несмотря на формирование устойчивых кластеров, они содержали набор различных видов рода. Наличие среди обнаруженных *Acinetobacter* условно патогенных видов, таких как *A. lwoffii*, *A. johnsonii* и *A. pittii* и отсутствие у рыб признаков заболеваний свидетельствует о благоприятных экологических параметрах среды обитания байкальского омуля на местах зимовки в пелагиали озера Байкал.

Ключевые слова: генетическое разнообразие, *Acinetobacter*, *Coregonus migratorius*, высокопроизводительное секвенирование

Для цитирования: Деникина Н.Н., Белых О.И., Суханова Е.В., Потапов С.А., Краснопеев А.Ю., Ханаев И.В., Аношко П.Н., Дзюба Е.В. Генетическое разнообразие представителей рода *Acinetobacter* (Proteobacteria) из кишечника байкальского омуля *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 2. - С. 222-237. DOI: 10.31951/2658-3518-2025-A-2-222

1. Введение

Микробиота желудочно-кишечного тракта (ЖКТ) – это высокоспециализированное микробное сообщество со сложным составом, которое зависит от множества взаимодействий между микроорганизмами, хозяином и его кормовыми организмами, окружающей средой (Kers et al., 2019; Cui et al., 2022). Кроме того, разнообразие микробных сообществ ЖКТ определяется экологическими параметрами среды обитания, сезонной динамикой, генетическими особенностями и стадиями развития хозяина, интенсивности питания и состава рациона (Kim et al., 2021). Микробиота ЖКТ рыб в основном состоит из аэробных или факультативно-анаэробных, а также факультативных и облигатно-анаэробных микроорганизмов. Среди них бактерии филумов Bacteroidetes, Firmicutes и Proteobacteria могут составлять до 90% микробиома кишечника большинства видов рыб (Johny et al., 2021).

Род *Acinetobacter* (Gammaproteobacteria: Pseudomonadales) представлен палочковидными грамотрицательными строго аэробными гетеротрофными бактериями. *Acinetobacter* spp. характеризуются универсальной метаболической активностью, в качестве источника питания они используют преимущественно простые сахара и аминокислоты. Виды *Acinetobacter* содержат несколько патогенетически значимых ферментов: сериновую протеиназу, аминопептидазу, уреазу, кислую фосфатазу. Бактерии проявляют высокую липолитическую активность, располагая набором липаз, некоторые из которых могут выступать в качестве факторов патогенности. Многие липазы активны в широком температурном диапазоне, включая низкие температуры.

Представители рода *Acinetobacter* распространены повсеместно (в почве, воде, пыли), в помещениях они колонизируют различные поверхности и материалы. *Acinetobacter* spp. являются наиболее

*Автор для переписки.

Адрес e-mail: belykh@lin.irk.ru (О.И. Белых)

Поступила: 22 ноября 2024; Принята: 27 февраля 2025;
Опубликована online: 22 апреля 2025

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



Непосредственно после отлова, в лаборатории в асептических условиях брали фрагменты заднего отдела кишечника рыб. Суммарную ДНК из всех образцов выделяли с помощью набора «ДНК-Сорб В» (ИнтерЛабСервис», Россия). Выделенную суммарную ДНК растворяли в воде, полученные пробы объединяли. Для амплификации использовали праймеры 343F и 806R, фланкирующие участок V3-V4 гена 16S рРНК. Определение нуклеотидных последовательностей проводили на геномном секвенаторе Miseq (Illumina, США), секвенирование выполнено в ЦКП «Геномика» (ИХБФМ СО РАН, Россия).

Качество последовательностей проверяли с помощью FastQC v. 0.11.8 (<https://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc/>) и TrimGalore v. 0.6.10 (<https://github.com/FelixKrueger/TrimGalore>). Пакет DADA2 v. 1.26 (Callahan et al., 2016) для языка программирования R использовали для дальнейшей обработки, включающей в себя фильтрацию нецелевых и химерных последовательностей, а также кластеризацию в ASVs (Amplicon Sequence Variants – варианты последовательности ампликонов). Таксономическая классификация бактерий дана согласно базе данных Silva v.138.1 (<https://www.arb-silva.de>). В случае неидентифицированных последовательностей осуществляли дополнительный поиск с помощью BLAST-анализа (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov>). Индивидуальные последовательности зарегистрированы в GenBank: №№ PQ560058-PQ560062; PQ560066-PQ571968; PQ560072; PQ560073; PQ560107; PQ560108; PQ571972; PQ571990; PQ571992; PQ571994; PQ571997; PQ573330.

Дальнейший анализ последовательностей длиной 431 пн, включая выбор моделей нуклеотидных замен согласно BIC-критерию, проводили с использованием программы IQ-TREE2 (Minh et al., 2020). Филогенетическую реконструкцию эволюционной истории проводили методом максимального правдоподобия (Maximum-Likelihood) используя модель нуклеотидных замен K2P + R2 (Kimura, 1980; Soubrier et al., 2012). Бутстреп поддержки рассчитаны из 1000 реплик. В анализе использовали последовательности из базы GenBank, в качестве аут-группы – *Moraxella lacunata* NR036825.

3. Результаты и обсуждение

Весь массив полученных данных содержал 2,9% последовательностей, принадлежащих роду *Acinetobacter* (Moraxellaceae, Gammaproteobacteria, Proteobacteria). При этом они были сгруппированы в 18 ASV, что демонстрирует их значительное генетическое разнообразие. Согласно проведенному биоинформатическому анализу с последующей идентификацией последовательностей с помощью BLAST получены следующие результаты.

Самые многочисленные последовательности представителей рода *Acinetobacter* (63,89%) имели 100% сходство с последовательностями *Acinetobacter johnsonii* (Рис. 2). Штамм *A. johnsonii*

Таблица 1. Биологические характеристики рыб.

№	Масса, г	Общая длина, мм	Пол	Возраст, лет
1	95,9	228	♂	2
2	161,2	274	♂	4
3	35,3	174	♂	2
4	79,5	220	♀	3
5	76,4	215	♂	3

DBP-3 из эвтрофного водоема способен расти при 10–30°C и выполнять денитрификацию как в аэробных, так и в анаэробных условиях, кроме того, отмечен его рост при 5°C (Li et al., 2013). *A. johnsonii* ранее выделен из разных органов больных особей радужной форели *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792). При вскрытии зараженных рыб регистрировали септическую форму инфекции (Bi et al., 2023). Штаммы *A. johnsonii*, изолированные из больных форели и карпа, вызывали заражение этих видов, демонстрируя патогенные свойства. Экспериментально инфицированные особи и рыбы, зараженные этими бактериями естественным путем, имели схожие симптомы болезни (Kozinińska et al., 2014).

Последовательности второго по представленности (26,11%) генотипа гомологичны (100%) последовательностям *Acinetobacter lwoffii*. *A. lwoffii* является наиболее частым возбудителем тяжелых внутрибольничных инфекций человека (Ku et al., 2000; Regalado et al., 2009). В некоторых исследованиях *A. lwoffii* упоминается как патогенный микроорганизм, вызывающий заболевания рыб рода *Schizothorax* Heckel 1838. Экспериментальным путем подтверждена его патогенность и установлено, что заражение *A. lwoffii* может приводить к патологическим изменениям во многих органах и тканях рыб (Cao et al., 2018). *A. lwoffii* был обнаружен у больных и погибших особей тилпии *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758), указывая на то, что заражение *A. lwoffii* стало причиной их смертности (Ali et al., 2022). Однако, *A. lwoffii* также был детектирован у рыб без признаков заболевания, например, в микробиоме кишечника шиповатой белокровки *Chionodraco hamatus* (Lönnberg, 1905) (Lu et al., 2022).

В меньшей степени в микробиомах рыб (3,65%) представлены последовательности, имеющие сходство (99,77%) с последовательностями *Acinetobacter radioresistens*. *A. radioresistens* редко упоминается в научной литературе как возбудитель заболеваний человека по причине его неправильной идентификации (Wang et al., 2019). *A. radioresistens* был отмечен в микробиоте кожи человека (Seifert et al., 1997) и в образцах экскрементов кур (Ngaiganam et al., 2019). Изолят *A. radioresistens* A154 был получен из орнитогенной почвы Антарктики (Opazo-Carurro et al., 2019), а позднее показано, что этот условно-патогенный микроорганизм из пищеварительной системы птиц может являться возбудителем вторичной бактериальной инфекции и приводить к их массовой гибели (Йылдырым и др.,

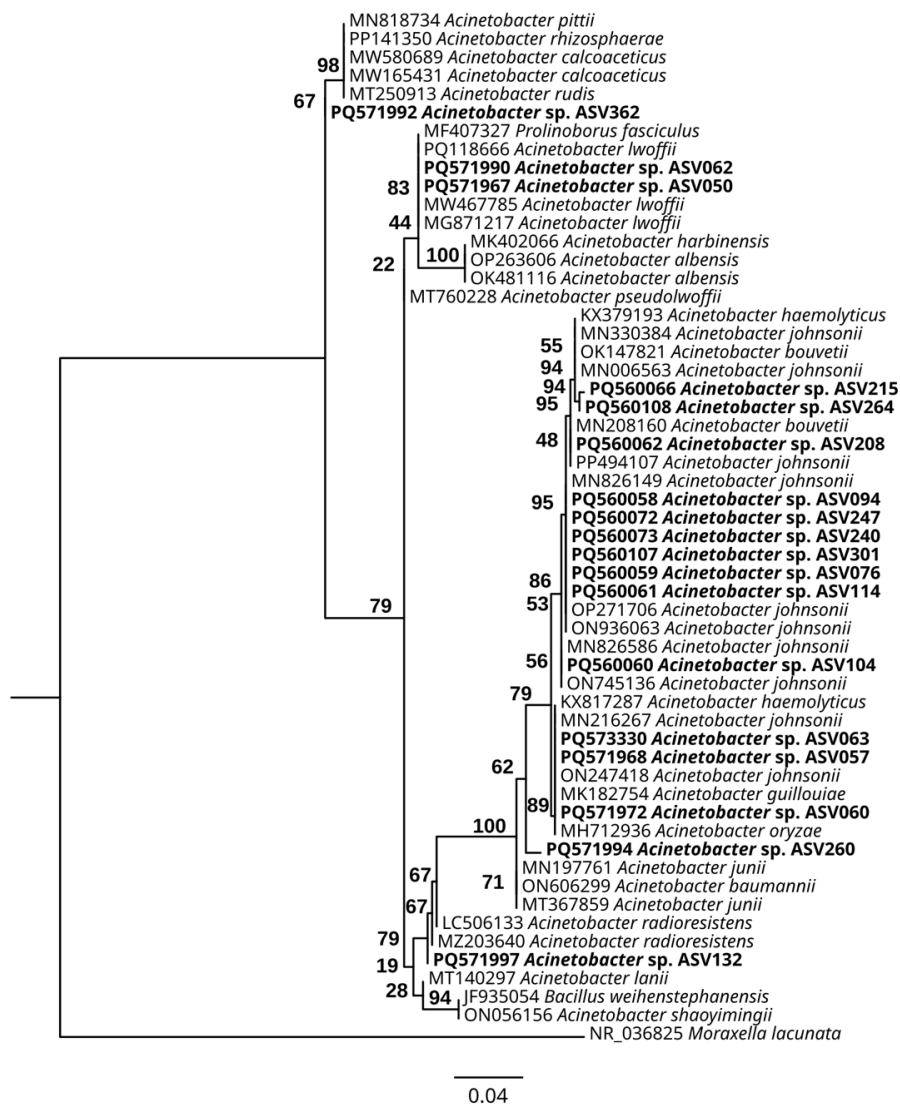


Рис.2. Филогенетическое древо представителей рода *Acinetobacter*, построенное методом максимального правдоподобия на основании последовательностей фрагментов гена малой субъединицы рРНК. В качестве аут-группы выбрана *Moraxella lacunata*. Жирным шрифтом выделены последовательности, полученные в данной работе.

2021). Результаты полногеномного секвенирования *A. radioresistens*, выделенного из кишечника птиц, показали, что в геноме данного вида присутствует значительное количество белков, связанных с вирулентностью (Crippen et al., 2018).

Последовательности, близкородственные (100%) *Acinetobacter bouvetii* были также немногочисленны (3,60%). Типовой штамм был выделен из очистных сооружений. Штамм *Acinetobacter bouvetii* UAM25 идентифицирован как производящий поверхностно-активные и эмульгирующие молекулы (биоэмульгаторы) (Ortega-de la Rosa et al., 2018).

Также получено небольшое количество (1,22%) последовательностей гомологичных (100%) *Acinetobacter haemolyticus*. *A. haemolyticus* широко распространен в природе, часто встречается в почвах и воде (Doughari et al., 2011), также является патогенным для человека (Grotiuz et al., 2006; Silva and Lipinski, 2014; Elhosseiny and Attia, 2018; Bai et al., 2020).

Микробные сообщества кишечника содержали 1,18% последовательностей, которые сходны

(100%) с *Acinetobacter oryzae* – азотфиксирующим эндобитным видом, изолированным из листьев и стеблей риса (Chaudhary et al., 2012).

В следовых количествах (0,35%) получены последовательности близкородственные (99,08%) последовательностям *Acinetobacter pittii*. *A. pittii* – условно-патогенная бактерия, способная вызывать смертельную инфекцию у пациентов с ослабленным иммунитетом. Полирезистентный *A. pittii* был охарактеризован как новый патогенный микроорганизм для рыб, вызывающий смертность у карпа *Labeo catla* (Hamilton, 1822) и белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) в Китае (Li et al., 2017).

Филогенетический анализ показал, что используемый фрагмент гена 16S рРНК не позволил разрешить таксономическую идентификацию до вида. Несмотря на формирование устойчивых кластеров, они содержали набор различных видов рода *Acinetobacter* (Рис. 2).

В мае и начале июня байкальский омуль обитает в придонных слоях воды и питается зоопланктоном (*Epishura baikalensis* Sars, 1900, *Cyclops*

kolensis Lilljeborg, 1901, *Daphnia longispina* (O.F. Müller, 1776) и др.), макрогектопусом *Macrohectopus branickii* (Dybowsky 1874), молодью рыб (преимущественно голомянок *Corephoridae*), донными амфиподами, имаго насекомых, принадлежащих к различным отрядам (Гурова и Пастухов, 1974; Волерман и Конторин, 1983; Мельник и др., 2009). Основу питания молоди байкальского омуля селенгинской популяции составляет зоопланктон. С возраста 1+, 2+ в его рационе постепенно возрастает доля макрогектопуса и рыбы (Гурова и Пастухов, 1974). Виды рода *Acinetobacter* были обнаружены в основных таксонах беспозвоночных животных (Ciliophora, Copepoda, Amphipoda и Insecta), которые также отмечены и в пищевом спектре байкальского омуля. Представители родов *Acidovorax*, *Acinetobacter*, *Pseudomonas* и др. были выявлены у более чем 20 видов инфузорий (Ciliophora) (Zhang et al., 2024). При исследовании микроорганизмов, ассоциированных с микроскопическими морскими беспозвоночными, часто детектируются представители патогенных родов (Wardeh et al., 2015). Исследования бактериальных сообществ зоопланктона озера Бива показали, что *Acinetobacter* присутствует у *Daphnia pulicaria* Forbes, 1893, *Eodiaptomus japonicus* (Burckhardt, 1913) и *Cyclopoida* spp. (Tuhin et al., 2023). Представители рода *Acinetobacter* были детектированы у *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880), предполагалось, что увеличение доли этих микроорганизмов в ответ на воздействие меди может способствовать защите хозяина от действия токсичных веществ (Colin et al., 2023). Показана бактериальная колонизация *Acinetobacter* экзоскелетов веслоногих рачков рода *Diaptomus* (Holland and Hergenrader, 1981). Изучение бактериального разнообразия насекомых показало преобладание *Acinetobacter* у чешуекрылых отряда *Lepidoptera* (Naveed et al., 2024). Симбиотические бактерии насекомых участвуют в метаболизме инсектицидов и гербицидов (Zhao et al., 2022), растительных токсинов (Zhang et al., 2020), фенольных гликозидов (Mason et al., 2016) и хлорорганических пестицидов (Ozdal et al., 2016). К сожалению, сведения о представителях рода *Acinetobacter*, ассоциированных с беспозвоночными животными озера Байкал малочисленны. Известно об их детекции у пресноводных губок родов *Baicalospongia*, *Lubomirskia* и *Swartschewskia* (Parfenova et al., 2008) и показано доминирование этих бактерий у амфипод *Eulimnogammarus verrucosus* (Gerstfeldt, 1858) (Щапова и др., 2023). С учетом факторов вирулентности *Acinetobacter*, а именно, гидрофобности клеточной поверхности и составу ферментов (уреаза, эстеразы, фосфатазы, липазы), бактерии этого рода могут успешно прилипать к клеткам хозяина и колонизировать его внешние покровы и кишечник.

В прибрежно-соровой зоне, где происходит нагул молоди байкальского омуля, смертность рыб может быть связана с хищничеством рыбоядных птиц. Сокращение запасов байкальского омуля совпадает с катастрофическим увеличением численности большого баклана *Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758) (Елаев и др., 2021). Быстрые темпы

естественной реинтродукции данного вида обусловлены массовым переселением его из других регионов обитания, вызванные многолетней засухой в северо-восточном Китае и восточной Монголии (Елаев и др., 2024). В экосистеме оз. Байкал большой баклан постепенно осваивает ту экологическую нишу, которую когда-то занимал, формируя новые биоценотические связи и отношения внутри биогеоценозов. Показано, что большие бакланы могут способствовать возникновению и распространению орнитозов и гельминтозов на территории своего обитания (Елаев и др., 2024). Кроме этого, огромные колонии птиц являются источником поступления в воду озера большого количества бактерий вместе с экскрементами. Исследования микробиоты кишечника баклана показали, что среди наблюдаемых генотипов были обнаружены рода с потенциальной патогенностью для человека и/или птиц, такие как *Campylobacter*, *Corynebacterium*, *Clostridium*, *Mycobacterium*, *Yersinia* и другие. Представители рода *Acinetobacter* также были детектированы в составе микробного сообщества кишечника этого вида птиц (Laviad-Shitrit et al., 2017). Кроме этого, в кишечнике большого баклана часто выявляли бактерии, устойчивые к противомикробным препаратам (Dias et al., 2012; Gross et al., 2022), в том числе и патогенные для рыб (Odoi et al., 2021). Температура желудка (показатель температуры ядра тела) у больших бакланов во время добычи пищи сильно варьирует, составляя от 31 до 42°C (Grémillet et al., 1998). Вследствие того, что температура роста природных видов и штаммов *Acinetobacter* находится в диапазоне 33-35°C, а условно патогенных изолятов при 37°C, можно предположить возможность интенсивного роста штаммов в кишечнике птиц. Представители рода *Acinetobacter* также были детектированы в составе микробных сообществ кишечника озерных чаек *Larus ridibundus* Linnaeus, 1766 (Liao et al., 2019) и серебристой *Larus argentatus* Pontoppidan, 1763 (Merkeviciene et al., 2017), которые являются обычными гнездящимися видами на Селенгинском мелководье (Попов, 2004). Однако, к настоящему времени данные об участии колониальных птиц в циркуляции патогенных и условно патогенных бактерий рыб в экосистеме озера Байкал отсутствуют.

Отбор проб байкальского омуля проводили в конце мая, сразу после таяния ледового покрова. Известно, что в этот период бактерии рода *Acinetobacter* являются одними из доминирующих в составе бактериальных и микроэукариотических сообществ в пелагической зоне озера (Mikhailov et al., 2022). С учетом вышесказанного, можно утверждать, что детектированные нами микроорганизмы поступили в кишечник байкальского омуля из воды и с кормовыми объектами, поскольку являются строго аэробными гетеротрофами. Детектирование нами этих условно патогенных бактерий и отсутствие у рыб признаков заболеваний свидетельствует о благоприятных экологических параметрах среды обитания байкальского омуля на местах зимовки в пелагиали озера Байкал.

4. Заключение

В рамках проведения первичного скрининга потенциально патогенных микроорганизмов в рыбах озера Байкал с помощью высокопроизводительного секвенирования ампликонов 16S рРНК в кишечнике байкальского омуля селенгинской популяции выявлены последовательности (18 ASV) *Acinetobacter* spp. Представители рода являются строго аэробными гетеротрофными бактериями. Они широко распространены в пресных водоемах, поэтому могут поступать в пищеварительный тракт рыб с водой и/или кормовыми объектами. Присутствие среди обнаруженных ASV последовательностей видов *A. lwoffii*, *A. johnsonii* и *A. pittii* – известных условно патогенных бактерий и отсутствие у рыб признаков заболеваний свидетельствует о благоприятных экологических параметрах среды обитания байкальского омуля на местах зимовки в пелагиали озера. Наше исследование также показало слабую изученность ассоциаций представителей рода *Acinetobacter* с беспозвоночными животными Байкала и полное отсутствие данных об участии колониальных птиц в циркуляции патогенных и условно патогенных бактерий рыб в экосистеме озера.

Источники финансирования и благодарности

Работа выполнена в рамках тем государственного задания №0279-2021-0015 (121032300269-9), №0279-2021-0005 (121032300224-8) и №0279-2022-0004 (122012600083-9). Авторы выражают благодарность команде НИС «Г.Ю. Верещагин» за помощь в сборе материала.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов

Список литературы

- Ali S.E., Mahana O., Mohan C.V. et al. 2022. Genetic characterization and antimicrobial profiling of bacterial isolates collected from Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) affected by summer mortality syndrome. *Journal of Fish Diseases* 45: 1857-1871. DOI: [10.1111/jfd.13710](https://doi.org/10.1111/jfd.13710)
- Austin B. 2006. The bacterial microflora of fish, revised. *Scientific World Journal* 6: 931-945.
- Bai L., Zhang S.C., Deng Y. et al. 2020. Comparative genomics analysis of *Acinetobacter haemolyticus* isolates from sputum samples of respiratory patients. *Genomics* 112(4): 2784-2793. DOI: [10.1016/j.ygeno.2020.03.016](https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2020.03.016)
- Bell A.G., McMurtrie J., Bolaños L.M. et al. 2024. Influence of host phylogeny and water physicochemistry on microbial assemblages of the fish skin microbiome. *FEMS Microbiology Ecology* 100(3): fae021. DOI: [10.1093/femsec/fae021](https://doi.org/10.1093/femsec/fae021)
- Bi B., Yuan Y., Jia D. et al. 2023. Identification and pathogenicity of emerging fish pathogen *Acinetobacter johnsonii* from a disease outbreak in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture Research* 1995494: 1-13. DOI: [10.1155/2023/1995494](https://doi.org/10.1155/2023/1995494)
- Callahan B.J., McMurdie P.J., Rosen M.J. et al. 2016.

DADA2: high-resolution sample inference from Illumina amplicon data. *Nature Methods* 13(7): 581. DOI: [10.1038/nmeth.3869](https://doi.org/10.1038/nmeth.3869)

Cao S., Geng Y., Yu Z. et al. 2018. *Acinetobacter lwoffii*, an emerging pathogen for fish in *Schizothorax* genus in China. *Transboundary and Emerging Diseases* 65(6): 1816-1822. DOI: [10.1111/tbed.12957](https://doi.org/10.1111/tbed.12957)

Chaudhary H.J., Peng G., Hu M. et al. 2012. Genetic diversity of endophytic diazotrophs of the wild rice, *Oryza alta* and identification of the new diazotroph, *Acinetobacter oryzae* sp. nov. *Microbial Ecology* 63(4): 813-821. DOI: [10.1007/s00248-011-9978-5](https://doi.org/10.1007/s00248-011-9978-5)

Colin Y., Arcanjo C., Da Costa C. et al. 2023. Decoupled responses of the copepod *Eurytemora affinis* transcriptome and its microbiota to dissolved copper exposure. *Aquatic Toxicology* 259: 106546. DOI: [10.1016/j.aquatox.2023.106546](https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2023.106546)

Coz-Rakovac R., Strunjak-Perovic I., Popovic N.T. et al. 2002. Health status of wild and cultured sea bass in the Northern Adriatic Sea. *Veterinarni Medicina* 47: 222-226.

Crippen C., Huynh S., Miller W.G. et al. 2018. Complete genome sequence of *Acinetobacter radioresistens* strain LH6, a multidrug-resistant bacteriophage-propagating strain. *Microbiology Resource Announcements* 7(5): e00929-18. DOI: [10.1128/MRA.00929-18](https://doi.org/10.1128/MRA.00929-18)

Cui X., Zhang Q., Zhang Q. et al. 2022. Research progress of the gut microbiome in hybrid fish. *Microorganisms* 10(5): 891. DOI: [10.3390/microorganisms10050891](https://doi.org/10.3390/microorganisms10050891)

Dias E., Morais P., Leopold M. et al. 2012. Natural born indicators: great cormorant *Phalacrocorax carbo* (Aves: Phalacrocoracidae) as monitors of river discharge influence on estuarine ichthyofauna. *Journal of Sea Research* 73: 101-108. DOI: [10.1016/j.seares.2012.06.012](https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.06.012)

Doughari H.J., Ndakidemi P.A., Human I.S. et al. 2011. The ecology, biology and pathogenesis of *Acinetobacter* spp.: an overview. *Microbes and Environments* 26(2): 101-112. DOI: [10.1264/jsme2.me10179](https://doi.org/10.1264/jsme2.me10179)

Drucker V.V., Panasyuk E.Y. 2006. Potentially pathogenic bacteria in a microbial community of Lake Baikal. *Hydrobiologia* 568(1): 267-271. DOI: [10.1007/s10750-006-0304-z](https://doi.org/10.1007/s10750-006-0304-z)

Elhosseiny N.M., Attia A.S. 2018. *Acinetobacter*: an emerging pathogen with a versatile secretome. *Emerg. Microbes and Infection* 7(1): 33. DOI: [10.1038/s41426-018-0030-4](https://doi.org/10.1038/s41426-018-0030-4)

González C.J., Santos J.A., García-López M.L. et al. 2000. Psychrobacters and related bacteria in freshwater fish. *Journal of Food Protection* 63(3): 315-321. DOI: [10.4315/0362-028x-63.3.315](https://doi.org/10.4315/0362-028x-63.3.315)

Gross S., Müller A., Seinige D. et al. 2022. High rates of multidrug-resistant *Escherichia coli* in great cormorants (*Phalacrocorax carbo*) of the German Baltic and North Sea Coasts: indication of environmental contamination and a potential public health risk. *Pathogens* 11(8): 836. DOI: [10.3390/pathogens11080836](https://doi.org/10.3390/pathogens11080836)

Grotiuz G., Sirok A., Gadea P. et al. 2006. Shiga toxin 2-producing *Acinetobacter haemolyticus* associated with a case of bloody diarrhea. *Journal of Clinical Microbiology* 44: 3838-3841. DOI: [10.1128/JCM.00407-06](https://doi.org/10.1128/JCM.00407-06)

Grémillet D., Tuschy I., Kierspel M. 1998. Body temperature and insulation in diving Great Cormorants and European Shags. *Functional Ecology* 12: 386-394. DOI: [10.1046/j.1365-2435.1998.00199.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00199.x)

Holland R., Hergenrader R. 1981. Bacterial epibionts of diaptomid copepods. *Transactions of the American Microscopical Society* 100: 56-65. DOI: [10.2307/3225784](https://doi.org/10.2307/3225784)

Johny T.K., Puthusseri R.M., Bhat S.G. 2021. A primer on metagenomics and next-generation sequencing in fish gut microbiome research. *Aquaculture Research* 52: 4574-4600. DOI: [10.1111/are.15373](https://doi.org/10.1111/are.15373)

- Kers J.G., Velkers F., Fischer E.A.J. et al. 2019. Take care of the environment: housing conditions affect the interplay of nutritional interventions and intestinal microbiota in broiler chickens. *Animal Microbiome* 1: 10. DOI: [10.1186/s42523-019-0009-z](https://doi.org/10.1186/s42523-019-0009-z)
- Kim P.S., Shin N.R., Lee J.B. et al. 2021. Host habitat is the major determinant of the gut microbiome of fish. *Microbiome* 9: 166. DOI: [10.1186/s40168-021-01113-x](https://doi.org/10.1186/s40168-021-01113-x)
- Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution* 16: 111-120. DOI: [10.1007/BF01731581](https://doi.org/10.1007/BF01731581)
- Kozińska A., Paździor E., Pękala A. et al. 2014. *Acinetobacter johnsonii* and *Acinetobacter lwoffii* – the emerging fish pathogens. *Bulletin of the Veterinary Institute in Pulawy* 58: 193-199. DOI: [10.2478/bvip-2014-0029](https://doi.org/10.2478/bvip-2014-0029)
- Ku S.C., Hsueh P.R., Yang P.C. et al. 2000. Clinical and microbiological characteristics of bacteremia caused by *Acinetobacter lwoffii*. *European Journal of Clinical Microbiology & Infectious Diseases* 19(7): 501-505. DOI: [10.1007/s100960000315](https://doi.org/10.1007/s100960000315)
- Laviad-Shitrit S., Lev-Ari T., Katzir G. et al. 2017. Great cormorants (*Phalacrocorax carbo*) as potential vectors for the dispersal of *Vibrio cholerae*. *Scientific Reports* 7(1): 7973. DOI: [10.1038/s41598-017-08434-8](https://doi.org/10.1038/s41598-017-08434-8)
- Liao F., Gu W., Li D. et al. 2019. Characteristics of microbial communities and intestinal pathogenic bacteria for migrated *Larus ridibundus* in southwest China. *Microbiologyopen* 8(4): e00693. DOI: [10.1002/mbio3.693](https://doi.org/10.1002/mbio3.693)
- Li J., Cao J., Wang X. et al. 2017. *Acinetobacter pittii*, an emerging new multi-drug resistant fish pathogen isolated from diseased blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala* Yih) in China. *Applied Microbiology and Biotechnology* 101(16): 6459-6471. DOI: [10.1007/s00253-017-8392-4](https://doi.org/10.1007/s00253-017-8392-4)
- Li M.T., Liu J.H., Zhao S.J. et al. 2013. The characteristics of nitrate removal by the psychrotolerant denitrifying bacterium *Acinetobacter johnsonii* DBP-3, isolated from a lowtemperature eutrophic body of water. *Journal of Environmental Science and Health, Part B* 48: 885-892. DOI: [10.1007/s00284-015-0979-3](https://doi.org/10.1007/s00284-015-0979-3)
- Lu Y., Li W., Li Y. et al. 2022. Population genomics of an icefish reveals mechanisms of glacier-driven adaptive radiation in Antarctic notothenioids. *BMC Biology* 20: 231. DOI: [10.1186/s12915-022-01432-x](https://doi.org/10.1186/s12915-022-01432-x)
- Malick R.C., Bera A.K., Chowdhury H. et al. 2020. Identification and pathogenicity study of emerging fish pathogens *Acinetobacter junii* and *Acinetobacter pittii* recovered from a disease outbreak in *Labeo catla* (Hamilton, 1822) and *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) of freshwater wetland in West Bengal, India. *Aquaculture Research* 51: 2410-2420. DOI: [10.1111/ARE.14584](https://doi.org/10.1111/ARE.14584)
- Manchanda V., Sanchaita S., Singh N.P. 2010. Multidrug resistant *Acinetobacter*. *Journal of Global Infectious Diseases* 2: 291-304. DOI: [10.4103/0974-777X.68538](https://doi.org/10.4103/0974-777X.68538)
- Mason C.J., Lowe-Power T.M., Rubert-Nason K.F. et al. 2016. Interactions between bacteria and aspen defense chemicals at the phyllosphere – herbivore interface. *Journal of Chemical Ecology* 42: 193-201. DOI: [10.1007/s10886-016-0677-z](https://doi.org/10.1007/s10886-016-0677-z)
- Merkeviciene L., Ruzauskaite N., Klimiene I. et al. 2017. Microbiome and antimicrobial resistance genes in microbiota of cloacal samples from European herring gulls (*Larus argentatus*). *Journal of Veterinary Research* 61(1): 27-35. DOI: [10.1515/jvetres-2017-0004](https://doi.org/10.1515/jvetres-2017-0004)
- Mikhailov I.S., Galachyants Y.P., Bukin Y.S. et al. 2022. Seasonal succession and coherence among bacteria and microeukaryotes in Lake Baikal. *Microbial Ecology* 84: 404-422. DOI: [10.1007/s00248-021-01860-2](https://doi.org/10.1007/s00248-021-01860-2)
- Minh B.Q., Schmidt H.A., Chernomor O. et al. 2020. IQ-TREE 2: New models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era. *Molecular Biology and Evolution* 37: 1530-1534. DOI: [10.1093/molbev/msaa015](https://doi.org/10.1093/molbev/msaa015)
- Naveed W.A., Liu Q., Lu C. et al. 2024. Symbiotic bacterial communities of insects feeding on the same plant lineage: distinct composition but congruent function. *Insects* 15: 187. DOI: [10.3390/insects15030187](https://doi.org/10.3390/insects15030187)
- Ngaiganam E.P., Rolain J.M., Diene S.M. 2019. Detection of a new variant of OXA-23 carbapenemase in *Acinetobacter radioresistens* isolates from urban animals in Marseille, France. *Journal of Global Antimicrobial Resistance* 16: 178-180. DOI: [10.1016/j.jgar.2019.01.021](https://doi.org/10.1016/j.jgar.2019.01.021)
- Odori O., Sugiyama M., Kitamura Y. et al. 2021. Prevalence of antimicrobial resistance in bacteria isolated from great cormorants (*Phalacrocorax carbo hanedae*) in Japan. *Japanese Journal of Veterinary Medical Science* 83(8): 1191-1195. DOI: [10.1292/jvms.21-0108](https://doi.org/10.1292/jvms.21-0108)
- Opazo-Capurro A., Higgins P.G., Wille J. et al. 2019. Genetic features of Antarctic *Acinetobacter radioresistens* strain A154 harboring multiple antibiotic-resistance genes. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology* 9: 328. DOI: [10.3389/fcimb.2019.00328](https://doi.org/10.3389/fcimb.2019.00328)
- Ortega-de la Rosa N.D., Vázquez-Vázquez J.L., Huerta-Ochoa S. et al. 2018. Stable bioemulsifiers are produced by *Acinetobacter bouvetii* UAM25 growing in different carbon sources. *Bioprocess and Biosystems Engineering* 41: 859-869. DOI: [10.1007/s00449-018-1920-5](https://doi.org/10.1007/s00449-018-1920-5)
- Ozdal M., Ozdal O.G., Alguri O.F. 2016. Isolation and characterization of α -Endosulfan degrading bacteria from the microflora of cockroaches. *Polish Journal of Microbiology* 65(1): 63-68. DOI: [10.5604/17331331.1197325](https://doi.org/10.5604/17331331.1197325)
- Parfenova V.V., Terkina I.A., Kostornova T.Y. et al. 2008. Microbial community of freshwater sponges in Lake Baikal. *Biology Bulletin of the Russian Academy of Sciences* 35: 374-379. DOI: [10.1134/S1062359008040079](https://doi.org/10.1134/S1062359008040079)
- Pękala-Safińska A. 2018. Contemporary threats of bacterial infections in freshwater fish. *Journal of Veterinary Research* 62: 261-267. DOI: [10.2478/jvetres-2018-0037](https://doi.org/10.2478/jvetres-2018-0037)
- Regalado N.G., Martin G., Antony S.J. 2009. *Acinetobacter lwoffii*: bacteremia associated with acute gastroenteritis. *Travel Medicine and Infectious Disease* 7(5): 316-317. DOI: [10.1016/j.tmaid.2009.06.001](https://doi.org/10.1016/j.tmaid.2009.06.001)
- Seifert H., Dijkshoorn L., Gerner-Smidt P. et al. 1997. Distribution of *Acinetobacter* species on human skin: comparison of phenotypic and genotypic identification methods. *Journal of Clinical Microbiology* 35(11): 2819-2825. DOI: [10.1128/jcm.35.11.2819-2825.1997](https://doi.org/10.1128/jcm.35.11.2819-2825.1997)
- Sevellec M., Laporte M., Bernatchez A. 2019. Evidence for host effect on the intestinal microbiota of whitefish (*Coregonus* sp.) species pairs and their hybrids. *Ecology and Evolution* 9(20): 11762-11774. DOI: [10.1002/ece3.5676](https://doi.org/10.1002/ece3.5676)
- Sevellec M., Pavay S.A., Boutin S. et al. 2014. Microbiome investigation in the ecological speciation context of Lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) using next-generation sequencing. *Journal of Evolutionary Biology* 27(6): 1029-46. DOI: [10.1111/jeb.12374](https://doi.org/10.1111/jeb.12374)
- Shtykova Yu.R., Suslova M.Yu., Podlesnaya G.V. et al. 2020. Antibiotic-resistant opportunistic bacteria in the coastal zone of Lake Baikal. *Limnology and Freshwater Biology* 4: 1026-1027. DOI: [10.31951/2658-3518-2020-A-4-1026](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2020-A-4-1026)
- Silva P.S., Lipinski R.W. 2014. Hemolytic uremic syndrome associated with *Acinetobacter hemolyticus*. *Renal Failure* 36: 1122-1124. DOI: [10.3109/0886022X.2014.917575](https://doi.org/10.3109/0886022X.2014.917575)
- Smirnov V.V. 1992. Intraspecific structure of Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi). *Polish Archives of Hydrobiology* 39: 325-333.
- Soubrier J., Steel M., Lee M.S.Y. et al. 2012. The influence of rate heterogeneity among sites on the time dependence of molecular rates. *Molecular Biology and Evolution* 29(11): 3345-3358. DOI: [10.1093/molbev/mss140](https://doi.org/10.1093/molbev/mss140)

Tuhin T.R., Anny M.F.A., Liu X. et al. 2023. Symbiotic bacterial communities of zooplankters from Lake Biwa, Japan. *Plankton and Benthos Research* 18(4): 167-177. DOI: [10.3800/pbr.18.167](https://doi.org/10.3800/pbr.18.167)

Wang T., Costa V., Jenkins S.G. 2019. *Acinetobacter radioresistens* infection with bacteremia and pneumonia. *IDCases* 15: e00495. DOI: [10.1016/j.idcr.2019.e00495](https://doi.org/10.1016/j.idcr.2019.e00495)

Wardeh M., Risley C., McIntyre M.K. et al. 2015. Database of host-pathogen and related species interactions, and their global distribution. *Sci Data* 2: 150049. DOI: [10.1038/sdata.2015.49](https://doi.org/10.1038/sdata.2015.49)

Yonar M.E., Karahan M., Kan N.I. et al. 2010. A study of *Acinetobacter* sp. infection in some cultured rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in Kahramanmaraş. *Journal of Fisheries Sciences* 4: 287-293. DOI: [10.3153/jfscom.2010031](https://doi.org/10.3153/jfscom.2010031)

Zhang B., Xiao L., Lyu L. et al. 2024. Exploring the landscape of symbiotic diversity and distribution in unicellular ciliated protists. *Microbiome* 12 (96): 1-17. DOI: [10.1186/s40168-024-01809-w](https://doi.org/10.1186/s40168-024-01809-w)

Zhang S.K., Shu J.P., Xue H.J. et al. 2020. The gut microbiota in camellia weevils are influenced by plant secondary metabolites and contribute to saponin degradation. *Msystems* 5: e00692. DOI: [10.1128/mSystems.00692-19](https://doi.org/10.1128/mSystems.00692-19)

Zhao M., Lin X., Guo X. 2022. The role of insect symbiotic bacteria in metabolizing phytochemicals and agrochemicals. *Insects* 13: 583. DOI: [10.3390/insects13070583](https://doi.org/10.3390/insects13070583)

Аношко П.Н., Дзюба Е.В., Ханаев И.В. и др. 2024. Гидроакустические исследования структуры нагульного стада байкальского омуля на Селенгинском мелководье оз. Байкал. *Limnology and Freshwater Biology* 7(5): 1302-1317. DOI: [10.31951/2658-3518-2024-A-5-1302](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2024-A-5-1302)

Белькова Н.Л., Деникина Н.Н., Суханова Е.В. и др. 2016. Гетерогенность популяций органотрофных микроорганизмов на внешних покровах больных рыб. *Вода: Химия и экология* 4: 32-39.

Белькова Н.Л., Суханова Е.В., Деникина Н.Н. и др. 2010. Молекулярно-генетический мониторинг ассоциированной микрофлоры лососевидных рыб: разнообразие и физиологический статус. *Известия Самарского научного центра РАН* 12(1): 1108-1114.

Волерман И.Б., Конторин В.В. 1983. Биологические сообщества рыб и нерпы в Байкале. Новосибирск: Наука.

Гурова Л.А., Пастухов В.Д. 1974. Питание и пищевые взаимоотношения пелагических рыб и нерпы Байкала. Новосибирск: Наука.

Елаев Э.Н., Ананин А.А., Доржиев Ц.З. и др. 2024. Большой баклан (*Phalacrocorax carbo*): экология, эволюция и мониторинг байкальской популяции: коллективная монография. Улан-Удэ: Издательство Бурятского государственного университета имени Доржи Банзарова.

Елаев Э.Н., Доржиев Ц.З., Ананин А.А. и др. 2021. Экология питания и эпизоотологическое значение большого баклана (*Phalacrocorax carbo*) в период вторичной экспансии Байкальского региона. *Юг России: экология, развитие* 16(4): 47-55. DOI: [10.18470/1992-1098-2021-4-47-55](https://doi.org/10.18470/1992-1098-2021-4-47-55)

Зайцева С.В., Дагурова О.П., Цыренова Д.Д. 2023. Разнообразие микробных сообществ мелководных и прибрежных экосистем озера Байкал в летний период 2021-2022 гг. *Природа Внутренней Азии* 4(26): 12-22. DOI: [10.18101/2542-0623-2023-4-12-22](https://doi.org/10.18101/2542-0623-2023-4-12-22)

Йылдырым Е.А., Лаптев Г.Ю., Новикова Н.И. и др. 2021. Новый патоген *Acinetobacter radioresistens* – причина массового падежа бройлеров. *Птицеводство* 5: 51-56. DOI: [10.33845/0033-3239-2021-70-5-51-56](https://doi.org/10.33845/0033-3239-2021-70-5-51-56)

Мельник Н.Г., Смирнова-Залуми Н.С., Смирнов В.В. и др. 2009. Гидроакустический учет ресурсов байкальского омуля. Новосибирск: Наука.

Попов В.В. 2004. Птицы (Aves). В книге: Тимошкин О.А. (Ред.), Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). Москва: Изд-во «Пищевая промышленность».

Смирнов В.В., Воронов М.А., Воронов А.В. 1987. О внутривидовой структуре байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi). *Вопросы ихтиологии* 27(2): 342-345.

Смирнов В.В., Шумилов И.П. 1984. Омули Байкала. Новосибирск: Наука.

Чугунова Н.И. 1939. Руководство по изучению возраста и роста рыб. Москва: Изд-во Академии наук СССР.

Щапова Е.П., Гурков А.Н., Адельшин Р.В. и др. 2023. Исследование микробиома гемолимфы эндемичного байкальского вида амфипод *Eulimnogammarus verrucosus*. Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле. Иркутск: Издательство ИГУ. DOI: [10.24412/cl-34446-2023-4-209-210](https://doi.org/10.24412/cl-34446-2023-4-209-210)

Amphipods (Crustacea: Amphipoda) of Lake Ladoga

Original Article

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGY

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

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

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

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

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

1. Introduction

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

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

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

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

*Corresponding author.

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

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

Available online: April 22, 2025

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



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

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

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

2. Materials and methods

2.1. Study area

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

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

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

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

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

2.2. Sampling and laboratory procedures

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

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

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

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

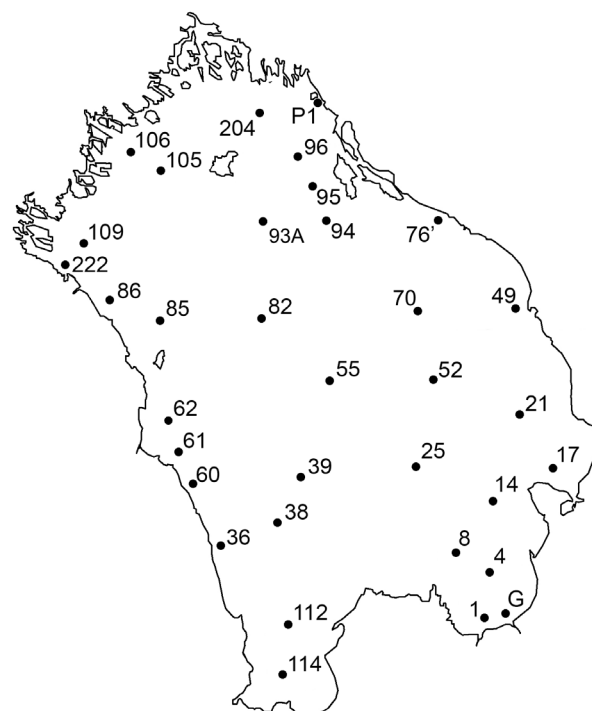


Fig.1. Locations of macrozoobenthos sampling stations (1–222, P1, G, 93A) in the open waters of Lake Ladoga in 2019–2023.

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

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

3. Results and discussion

3.1. Species composition and ecological features of amphipods

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

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

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

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

Table 1. List of amphipod species in Lake Ladoga.

Species	Origin	Open areas of the lake						Macrophyte thickets
		Depth (m)						
		141-230	101-140	71-100	51-70	18-50	0-17	0-1
Class Malacostraca								
Order Amphipoda								
Fam. Corophiidae								
<i>Chelicorophium curvispinum</i>	PC						+	+
Fam. Micruropodidae								
<i>Gmelinoides fasciatus</i>	B						+	+
<i>Micruropus possolskii</i>	B						+	+
Fam. Pontoporeiidae								
<i>Monoporeia affinis</i>	AO	+	+	+	+	+	+	
Fam. Gammaracanthidae								
<i>Gammaracanthus lacustris</i> *	AO					+		
Fam. Pallaseidae								
<i>Pallaseopsis quadrispinosa</i>	B		+	+	+	+	+	
Fam. Pontogammaridae								
<i>Pontogammarus robustoides</i>	PC						+	+
Fam. Gammaridae								
<i>Gammarus lacustris</i> *	H						+	+

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Note:

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

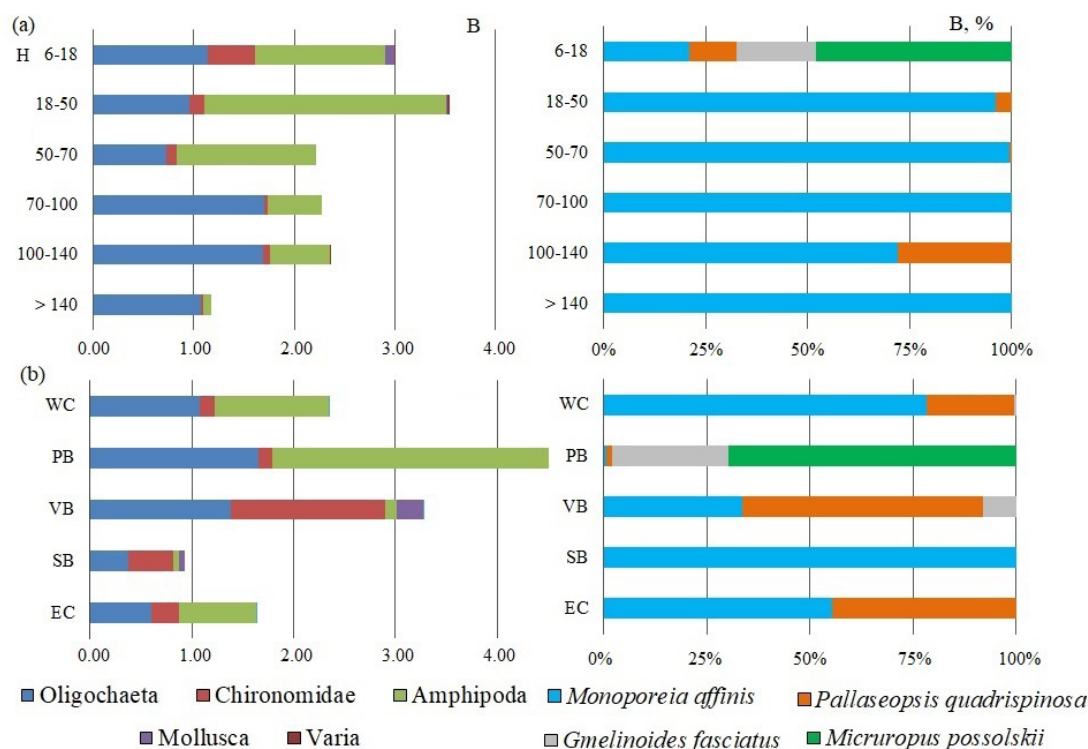


Fig.2. Biomass distribution (B, g/m²) of macrozoobenthos and its major taxonomic groups; proportional biomass contribution (B, %) of amphipod species in open lake areas (2019–2023, averaged data); (a) by depth (H, m); (b) by shallow water areas (WC – western coast, PB – Petrokrepost Bay, VB – Volkhov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

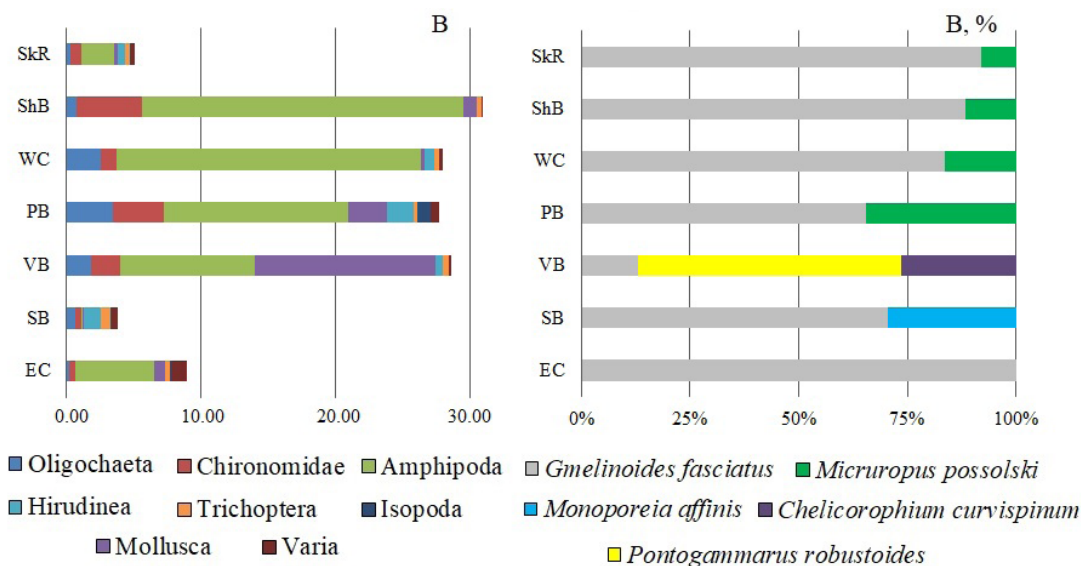


Fig.3. Biomass (B, g/m²) of macrozoobenthos and its major taxonomic groups; proportional biomass contribution (B, %) of amphipod species in littoral areas (2019 survey, depths 0.2–1.00 m): SkR – region of skerries, ShB – Shchuchiy Bay, WC – western coast, PB – Petrokrepost Bay, VB – Volkhov Bay, SB –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

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

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

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

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

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

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

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

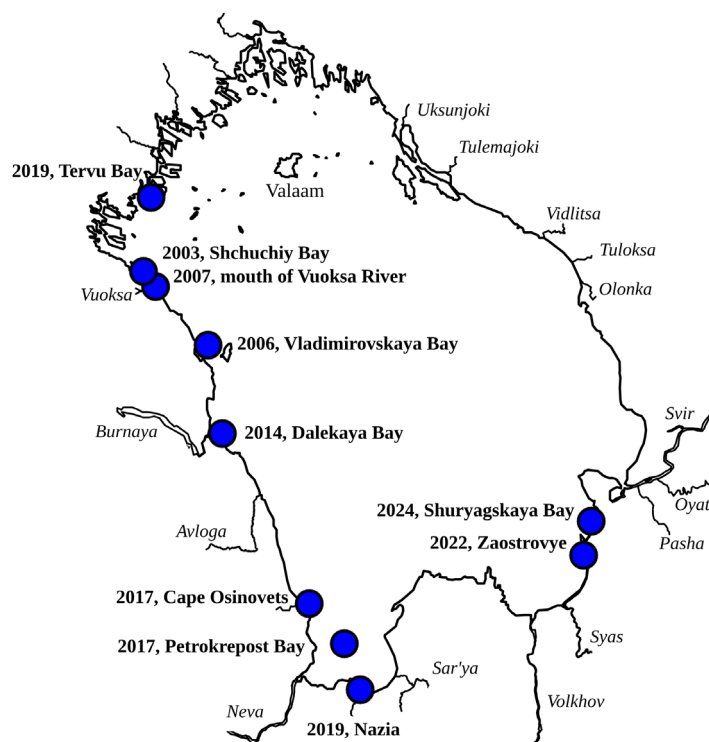


Fig.4. Dynamics of *Micruropus possolskii* distribution in Lake Ladoga.

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

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

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

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

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

4. Conclusion

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

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

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

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

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

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

Acknowledgements

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

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

Conflict of interest

The authors declare no conflicts of interest.

References

- Barbashova M.A., Trifonova M.S., Kurashov E.A. 2021. Features of the spatial distribution of invasive amphipod species the littoral of Lake Ladoga. *Russian Journal of Biological Invasions* 12 (2): 136–147. DOI: [10.1134/S207511172102003X](https://doi.org/10.1134/S207511172102003X)
- Barbashova M.A., Trifonova M.S., Kurashov E.A. 2024. Interannual dynamics of changes in macrozoobenthos communities in the littoral zone of Lake Ladoga. *Inland Water Biology* 17(5): 769–782. DOI: [10.1134/S1995082924700445](https://doi.org/10.1134/S1995082924700445)
- Bazikalova A.Ya. 1945. Amphipods of Lake Baikal. *Trudy Baikalskoi limnologicheskoi stantsii* [Proceedings of the Baikal Limnological Station] 11: 440. (in Russian)
- Beckman M.Y. 1962. Ecology and production of *Micruropus possolskii* (Saw) and *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.). *Trudy Limnologicheskogo instituta* [Proceedings of the Limnological Institute] 2(22): 141–155. (in Russian)
- Berezina N.A., Khlebovich V.V., Panov V.E. et al. 2001. Salinity resistance of the amphipod *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.) introduced into the basin of the Gulf of Finland (Baltic Sea). *Doklady akademii nauk* [Reports of the Academy of Sciences] 37(3): 414–416. (in Russian)
- Berezina N.A. 2007. Food spectra and consumption rates of four amphipod species from the North-West of Russia. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv fur Hydrobiologie* 168(4): 317–326. DOI: [10.1127/1863-9135/2007/0168-0317](https://doi.org/10.1127/1863-9135/2007/0168-0317)
- Berezina N.A., Zhakova L.V., Zaporozhets N.V. et al. 2009. Key role of the amphipod *Gmelinoides fasciatus* in reed beds of Lake Ladoga. *Boreal Environment Research* 14: 404–414.
- Berezina N., Maximov A. 2016. Abundance and food preferences of amphipods (Crustacea: Amphipoda) in the Eastern Gulf of Finland, Baltic Sea. *Journal of Siberian Federal University Biology* 10(4): 409–426. DOI: [10.17516/1997-1389-2016-9-4-409-426](https://doi.org/10.17516/1997-1389-2016-9-4-409-426)
- Burkovsky R.N., Sudnik S.A. 2018. Atlas-keys of amphipods (Crustacea, Amphipoda) of the Southeastern Baltic and estuaries of the Kaliningrad Oblast: a textbook. Kaliningrad: "Industrial printing house "Business Contact". (in Russian)
- Chernyaeva F.A. 1966. Morphometric characteristics of Lake Ladoga. In: Malinina T.I. (Ed.), *Gidrologicheskij rezhim i vodnyj balans Ladozhskogo ozera* [Hydrological regime and water balance of Lake Ladoga]. Leningrad, pp. 58–80. (in Russian)
- Current state and problems of anthropogenic transformation of the ecosystem of Lake Ladoga in a changing climate. 2021. In: Kondratiev S.A., Pozdnyakov S.R., Rumyantsev V.A. (Ed.). Moscow: Russian Academy of Sciences. (in Russian)
- Dudakova D.S., Petukhova M.D., Starukhina A.D. 2023. Features of diel migrations of *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) amphipods in the littoral zone of the Lake Ladoga skerries region. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN* [Transactions of the Karelian Research Centre RAS] 6: 84–96. DOI: [10.17076/lim1706](https://doi.org/10.17076/lim1706) (in Russian)
- Filippov A.A. 2006. Adaptability of the amphipod *Pontoporeia affinis* (Crustacea: Amphipoda) to salinity changes. *Russian Journal of Marine Biology* 32(3): 198–200. DOI: [10.1134/S1063074006030084](https://doi.org/10.1134/S1063074006030084)
- Gerd S.V. 1949. Benthic biocenoses of the large lakes of Karelia. *Trudy Karelo-Finskogo Gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of the Karelo-Finnish State University] 4. Petrozavodsk: Karelo-Finnish State University. (in Russian)
- Gordeev O.N. 1965. Higher crustaceans of the lakes of Karelia. In: Polyansky Yu.I. (Ed.), *Fauna of the lakes of Karelia. Invertebrates*. Moscow, Leningrad, pp. 153–171. (in Russian)
- Harris R.R., Bayliss D. 1990. Osmoregulation in *Corophium curvispinum* (Crustacea: Amphipoda), a recent coloniser of freshwater. *Journal of Comparative Physiology B* 160: 85–92.
- Hill C., Furst M., Hammar J. 1990. Introduction of the amphipods *Pallasea quadrispinosa* and *Gammaracanthus lacustris* into lakes in northern Sweden. *Annales Zoologici Fennici* 27: 241–244.
- Kaufman Z.S. 2011. Some questions of the formation of the fauna of the Onega and Ladoga lakes (a brief overview). *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN* [Transactions of the Karelian Research Centre RAS] 4: 64–76. (in Russian)
- Kuzmenko K.N. 1964. On the biology of the lake gammarus (*Gammarus lacustris* Sars) in Lake Ladoga. In: Kalesnik S.V. (Ed.), *Elements of the Ladoga Lake regime*. Moscow, Leningrad, pp. 57–66. (in Russian)
- Kurashov E.A. 1994. Meiobenthos as a component of the lake ecosystem. St. Petersburg: Alga Foundation. (in Russian)
- Kurashov E.A., Barkov D.V., Anisimov A.A. 2006. The role of the Baikalian invader *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) in formation of littoral biocenoses of the Valaam Island (Lake Ladoga). *Biologiya vnutrennix vod* [Inland Water Biology] 1:74–84. (in Russian)
- Kurashov E.A., Barbashova M.A. 2008. First record of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 from Lake Ladoga, Russia. *Aquatic Invasions* 3(2): 253–256. DOI: [10.3391/ai.2008.3.2.18](https://doi.org/10.3391/ai.2008.3.2.18)
- Kurashov E.A., Barbashova M.A., Panov V.E. 2010. First finding of Ponto-Caspian invasive amphipod *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895) (Amphipoda, Crustacea) in Lake Ladoga. *Russian Journal of Biological Invasions* 1(4): 282–287. DOI: [10.1134/S2075111710040053](https://doi.org/10.1134/S2075111710040053)
- Kurashov E.A., Barbashova M.A., Barkov D.V. et al. 2012. Invasive amphipods as a factor of transformation of Lake Ladoga ecosystems. *Russian Journal of Biological Invasions* 3(3): 202–212. DOI: [10.1134/S2075111712030058](https://doi.org/10.1134/S2075111712030058)
- Kurashov E.A., Barbashova M.A., Dudakova D.S. et al. 2018. Ladoga lake ecosystem: present-day conditions and trends in the late XX to early XXI century. *Biosfera* [Biosphere] 10(2): 65–121. DOI: [10.24855/BIOSFERA.V10I2.439](https://doi.org/10.24855/BIOSFERA.V10I2.439) (in Russian)
- Kurashov E.A., Trifonova M.S., Barbashova M.A. 2020. Expansion dynamics of *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915 (Amphipoda, Crustacea) in Lake Ladoga. *Russian Journal of Biological Invasions* 11(4): 326–331. DOI: [10.1134/S2075111720040050](https://doi.org/10.1134/S2075111720040050)
- Kurashov E.A., Barbashova M.A., Dudakova D.S. et al. 2021. The development of the invasive process in a changing

climate. In: Kondratiev S.A., Pozdnyakov S.R., Rummyantsev V.A. (Ed.), The current state and problems of anthropogenic transformation of the ecosystem of Lake Ladoga in a changing climate. Moscow, pp. 374–394. (in Russian)

Ladoga. 2013. In: Rummyantsev V.A., Kondratiev S.A. (Eds.). St. Petersburg: Nestor-History. (in Russian)

Littoral zone of Lake Ladoga. 2011. In: Kurashov E.A. (Ed.). St. Petersburg: Nestor-History. (in Russian)

Maksimov A.A. 2000. The role of *Monoporeia affinis* (Lindström) (Crustacea; Amphipoda) in the bottom communities of the eastern part of the Gulf of Finland. Abstract of the Cand. Sc. Dissertation, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia. (in Russian)

Malyavin S.A., Berezina N.A., Hwang J.S. 2008. About the Finding of *Chelicorophium curvispinum* (Amphipoda, Crustacea) in the Gulf of Finland of the Baltic Sea. Zoologicheskii Zhurnal [Zoological Journal] 87(6): 643–649. (in Russian)

Naumenko M.A. 1995. A new definition of the morphometric characteristics of Lake Ladoga. Doklady` akademii nauk [Reports of the Academy of Sciences] 345(4): 514–517. (in Russian)

Naumenko M.A. 2013. Analysis of morphometric characteristics of bottom relief of Lake Ladoga on the basis of the digital model. Izvestiya Rossiiskoi Akademii Nauk. Seriya Geograficheskaya [News of the Russian Academy of Sciences. Geographic Series] 1: 62-72. DOI: [10.15356/0373-2444-2013-1-62-72](https://doi.org/10.15356/0373-2444-2013-1-62-72) (in Russian)

Nikolaev I.I. 1975. Seasonal changes in invertebrate communities of the littoral and limnic zones of Lake Onega due to horizontal migrations of mass populations. In: Raspopov I.M. (Ed.), The littoral zone of Lake Onega. Leningrad, pp. 211–218. (in Russian)

Panov V.E., Pavlov A.M. 1986. The methodology of quantitative accounting of aquatic invertebrates in reeds thickets. Gidrobiologicheskij zhurnal [Hydrobiological Journal] 22(6): 87–88. (in Russian)

Panov V.E. 1994. Baikal endemic amphipoda *Gmelinoides fasciatus* Stebb. in Lake Ladoga. Doklady` akademii nauk [Reports of the Academy of Sciences] 336(2): 279–282. (in Russian)

Panov V.E. 1996. Establishment of the Baikalian endemic amphipod *Gmelinoides fasciatus* in Lake Ladoga. Hydrobiologia 322(1):187-192. DOI: [10.1007/BF00031826](https://doi.org/10.1007/BF00031826)

Panov V.E., Berezina N.A. 2002. Invasion history, biology and impacts of the Baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus*.

In: Leppäkoski E., Gollasch S., Olenin S. Invasive Aquatic Species of Europe – Distribution, Impacts and Management. Dordrecht, pp. 96–103.

Ryabinkin A.V., Polyakova T.N. 2008. Macrobenthos of the lake and its role in fish nutrition. In: Kukharev V.I., Lukin A.A. (Ed.), Bioresursy` Onezhskogo ozera [Bioresources of Lake Onega]. Petrozavodsk, pp. 67–91. (in Russian)

Red Book of the Republic of Karelia. 2020. In: Kuznetsov O.L., Artemyev A.V., Pavlov A.N. (Ed.). Belgorod: CONSTANT.

Salonen J.K., Hiltunen M., Figueiredo K. et al. 2019. Population structure, life cycle, and trophic niche of the glacial relict amphipod, *Gammaracanthus lacustris*, in a large boreal lake. Freshwater Biology 64(12): 2176–2188. DOI: [10.1111/fwb.13404](https://doi.org/10.1111/fwb.13404)

Stalmakova G.A. 1968. Zoobenthos of Lake Ladoga. In: Kalesnik S.V. (Ed.), Biologicheskie resursy` Ladozhskogo ozera (zoologiya) [Biological resources of Lake Ladoga (zoology)]. Leningrad, pp. 4–70. (in Russian)

Subetto D.A. 2002. The structure, features and history of the formation of bottom sediments. In: Rummyantsev V.A., Drabkova V.G. (Ed.), Ladozhskoe ozero — proshloe, nastoyashchee, budushchee [Lake Ladoga — past, present, future]. St. Petersburg, pp. 122–136. (in Russian)

Sushchenya L.M., Semenchenko V.P., Vezhnovets V.V. 1986. Biologiya i produkciya reliktovy`x rakooobrazny`x [Biology and production of relict crustaceans]. Minsk: Science and Technology. (in Russian)

Takhteev V.V., Berezina N.A., Sidorov D.A. 2015. Checklist of the Amphipoda (Crustacea) from continental waters of Russia, with data on alien species. Arthropoda Selecta 24(3): 335–370. DOI: [10.15298/arthscl.24.3.09](https://doi.org/10.15298/arthscl.24.3.09)

Timm T., Kangur K., Timm H. et al. 2001. Zoobenthos. In: Pihu E., Haberman J. (Ed.), Lake Peipsi. Flora and Fauna. Tartu, pp. 82–99.

Zooplankton and zoobenthos keys of fresh waters of European Russia. Volume 2. Zoobenthos. 2016. In: Alekseev V.R., Tsalolikhin S.Ya. (Ed.) Moscow – St. Petersburg: Association of Scientific Publications of the KMC. (in Russian)

Zuyev Yu.A., Zuyeva N.V. 2013. Research experience of macrozoobenthos rocky littoral zone of Lake Ladoga. Ucheny`e zapiski Rossijskogo gosudarstvennogo gidrometeorologicheskogo universiteta [Scientific notes of the Russian State Hydrometeorological University] 30: 134–147. (in Russian)

Амфиподы (Crustacea: Amphipoda) Ладожского озера

Оригинальная статья

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGY

Барбашова М.А.*, Трифонова М.С.

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

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

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

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

1. Введение

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

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

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

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

*Автор для переписки.

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

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

Опубликована online: 22 апреля 2025

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



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

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

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

2. Материалы и методы

2.1. Район исследования

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

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

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

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

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

2.2. Отбор проб и первичная обработка

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

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

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

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

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

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

3. Результаты и обсуждение

3.1. Видовой состав амфипод и их экологические особенности

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

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

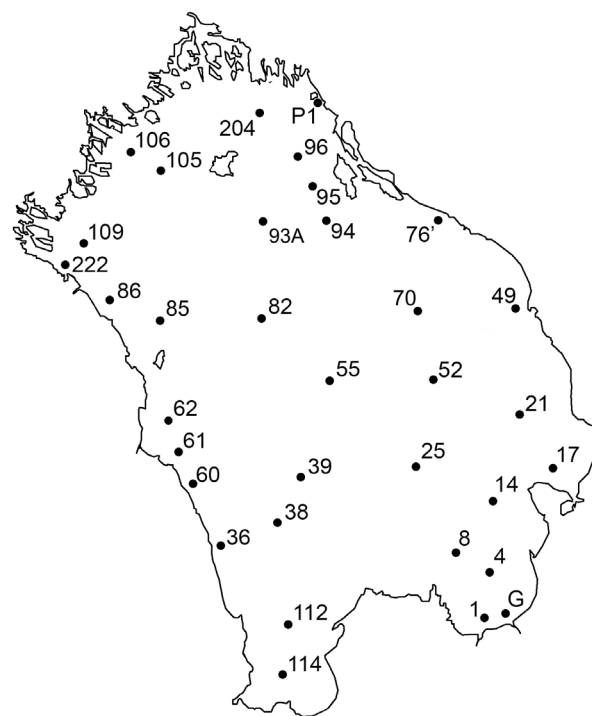


Рис.1. Схема расположения станций отбора проб макрозообентоса (1–222, P1, G, 93A) в открытой акватории Ладожского озера в 2019–2023 гг.

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

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

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

Таблица 1. Список видов амфипод Ладожского озера.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

3.2. Уровень количественного развития амфипод в открытых районах озера

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Примечание:
n – количество проб, в которых встречен вид; X – среднее; SE – стандартная ошибка; min – минимальное значение; max – максимальное значение.
* – участки мелководного района: ЗБ – западный берег, БП – бухта Петрокрепость, ВГ – Волховская губа, СГ – Свирская губа, ВБ – восточный берег.

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

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

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

Для количественных показателей макрозообентоса в различных районах литоральной

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

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

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

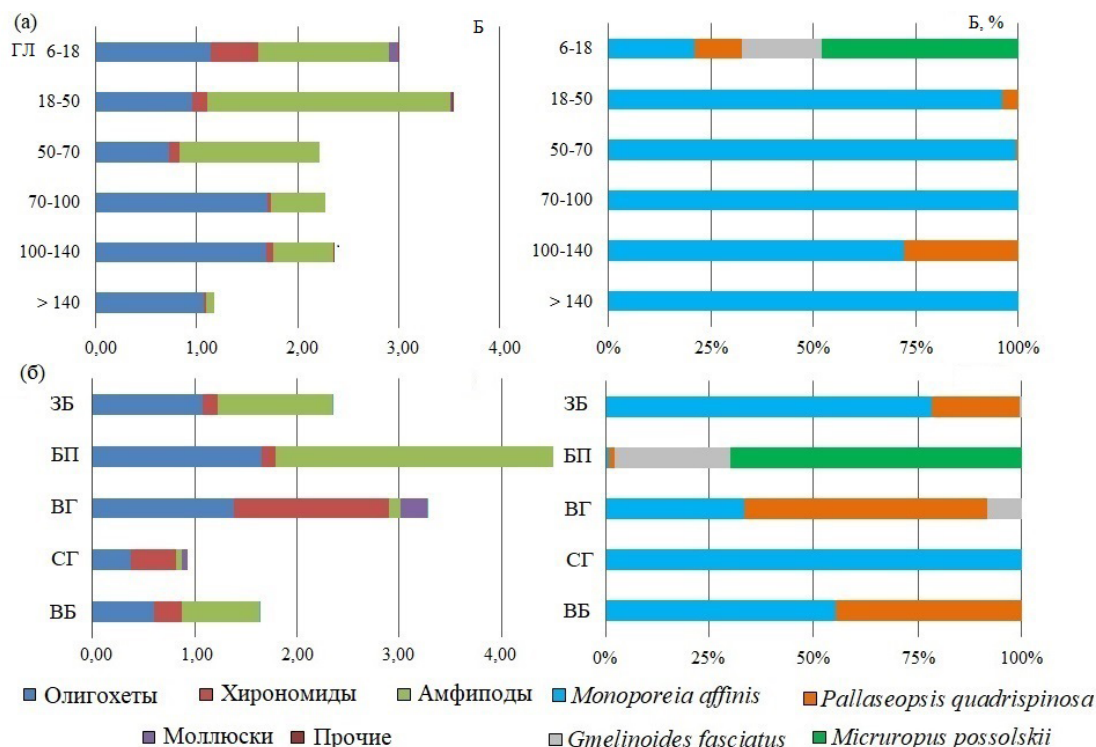


Рис.2. Распределение биомассы (Б, г/м²) макрозообентоса и его основных групп; соотношение биомасс (Б, %) разных видов амфипод в открытых районах озера в 2019–2023 гг. (усредненные данные); а) по глубинам (ГЛ, м); б) участкам мелководного района (ЗБ – западный берег, БП – бухта Петрокрепость, ВГ – Волховская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

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

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

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

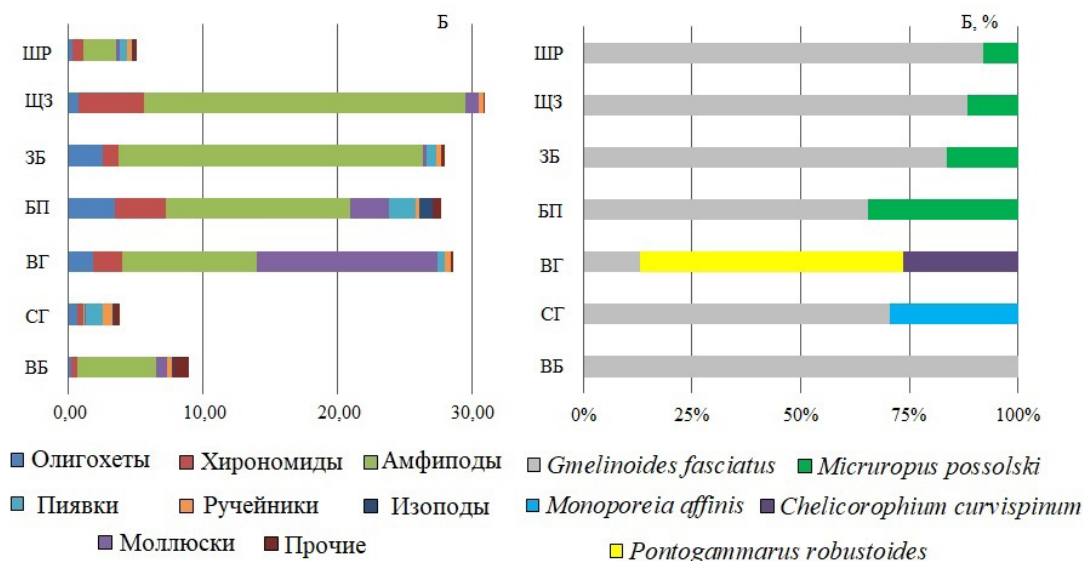


Рис.3. – Биомасса (Б, г/м²) макрозообентоса и его основных групп; соотношение биомасс (Б, %) разных видов амфипод в различных районах литоральной зоны озера в 2019 г. на глубинах от 0,2 до 1,00 м (ШР – шхерный район; ШЗ – Шучий залив; ЗБ – западный берег; БП – бухта Петрокрепость; ВГ – Волховская губа;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

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

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

Примечание:
n – количество проб, в которых встречен вид; X – среднее; SE – стандартная ошибка; min – минимальное значение; max – максимальное значение.
* – по материалам статьи (Barbashova et al., 2024).

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

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

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

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

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

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

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

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

4. Заключение

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

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

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

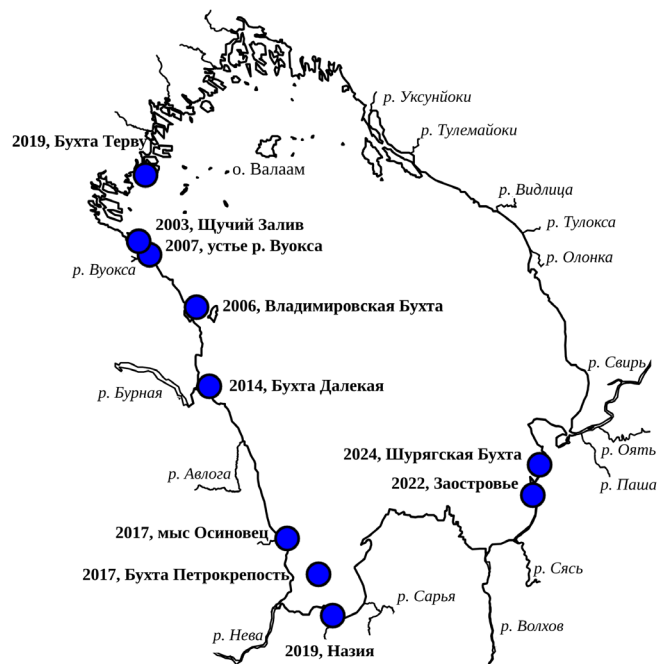


Рис. 4. – Динамика расселения *Micruropus possolskii* в Ладожском озере.

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

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

Благодарности

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

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

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

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Базикалова А.Я. 1945. Амфиподы озера Байкал. Труды Байкальской лимнологической станции 11: 440.
- Бекман М.Ю. 1962. Экология и продукция *Micrurorus possolskii* (Saw) и *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.). Труды Лимнологического института 2(22): 141–155.
- Березина Н.А., Хлебович В.В., Панов В.Е. и др. 2001. Соленостная резистентность интродуцированной в бассейн Финского залива (Балтийское море) амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.). Доклады академии наук 37(3): 414–416.
- Бурковский Р.Н., Судник С.А. 2018. Атлас-определитель амфипод (Crustacea, Amphipoda) юго-восточной Балтики и эстуариев Калининградской области: учебное пособие. Калининград: «Промышленная типография «Бизнес-Контакт».
- Герд С.В. 1949. Биоценозы бентоса больших озер Карелии. Труды Карело-Финского Государственного университета Том 4. Петрозаводск: Карело-Финский государственный университет.
- Гордеев О.Н. 1965. Высшие ракообразные озер Карелии. В: Полянский Ю.И. (Ред.), Фауна озер Карелии. Беспозвоночные. Москва, Ленинград, С. 153–171.
- Дудакова Д.С., Петухова М.Д., Старухина А.Д. 2023. Особенности суточных миграций амфипод *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) в литоральной зоне шхерного района Ладожского озера. Труды Карельского научного центра РАН 6: 84–96. DOI: [10.17076/lim1706](https://doi.org/10.17076/lim1706)
- Зуев Ю.А., Зуева Н.В. 2013. Опыт исследования макрозообентоса каменистой литорали Ладожского озера. Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического университета 30: 134–147.
- Кауфман З.С. 2011. Некоторые вопросы формирования фауны Онежского и Ладожского озер (краткий обзор). Труды Карельского научного центра РАН 4: 64–76.
- Красная книга Республики Карелия. 2020. В: Кузнецов О.Л., Артемьев А.В., Павлов А.Н. (Ред.). Белгород: КОНСТАНТА.
- Кузьменко К.Н. 1964. К биологии озерного гаммаруса (*Gammarus lacustris* Sars) Ладожского озера. В: Калесник С.В. (Ред.), Элементы режима Ладожского озера. Москва, Ленинград, с. 57–66.
- Курашов Е.А. 1994. Мейобентос как компонент озерной экосистемы. Санкт-Петербург: Алга-Фонд.
- Курашов Е.А., Барков Д.В., Анисимов А.А. 2006. Роль байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в формировании литоральных биоценозов о. Валаам (Ладожское озеро). Биология внутренних вод 1: 74–84.
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Дудакова Д.С. и др. 2018. Экосистема Ладожского озера: современное состояние и тенденции ее изменения в конце XX - начале XXI в. Биосфера 10(2): 65–121. DOI: [10.24855/BIOSFERA.V1012.439](https://doi.org/10.24855/BIOSFERA.V1012.439)
- Курашов Е.А., Барбашова М.А., Дудакова Д.С. и др. 2021. Развитие инвазионного процесса в условиях изменяющегося климата. В: Кондратьев С.А., Поздняков Ш.Р., Румянцев В.А. (Ред.), Современное состояние и проблемы антропогенной трансформации экосистемы Ладожского озера в условиях изменяющегося климата. Москва, с. 374–394.
- Ладога. 2013. В: Румянцев В.А., Кондратьев С.А. (Ред.). Санкт-Петербург: Нестор-История.
- Литоральная зона Ладожского озера. 2011. В: Курашов Е.А. (Ред.). Санкт-Петербург: Нестор-История.
- Максимов А.А. 2000. Роль *Monoporeia affinis* (Lindström) (Crustacea; Amphipoda) в донных сообществах восточной части Финского залива. Автореферат диссертации канд. биол. наук, Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия.
- Малявин С.А., Березина Н.А., Хванг Дж.-Ш. 2008. О находке *Chelicorophium curvispinum* (Amphipoda, Crustacea) в Финском заливе Балтийского моря. Зоологический журнал 87(6): 643–649.
- Науменко М.А. 1995. Новое определение морфометрических характеристик Ладожского озера. Доклады Академии Наук 345(4): 514–517.
- Науменко М.А. 2013. Анализ морфометрических характеристик подводного рельефа Ладожского озера на основе цифровой модели. Известия РАН. Серия Географическая 1: 62–72. DOI: [10.15356/0373-2444-2013-1-62-72](https://doi.org/10.15356/0373-2444-2013-1-62-72)
- Николаев И.И. 1975. Сезонные изменения в сообществах беспозвоночных литоральной и лимнической зон Онежского озера в связи с горизонтальными миграциями массовых популяций. В: Распопов И.М. (Ред.), Литоральная зона Онежского озера. Ленинград, с. 211–218.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Том 2. Зообентос. 2016. В: Алексеев В.Р., Цалолихин С.Я. (Ред.). Москва – Санкт-Петербург: Товарищество научных изданий КМК.
- Панов В.Е., Павлов А.М. 1986. Методика количественного учета водных беспозвоночных в зарослях камыша и тростника. Гидробиологический журнал 22(6): 87–88.
- Панов В.Е. 1994. Байкальская эндемичная амфипода *Gmelinoides fasciatus* Stebb. в Ладожском озере. Доклады академии наук 336(2): 279–282.
- Рябинкин А.В., Полякова Т.Н. 2008. Макробентос озера и его роль в питании рыб. В: Кухарев В.И., Лукин А.А. (Ред.), Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск, с. 67–91.
- Современное состояние и проблемы антропогенной трансформации экосистемы Ладожского озера в условиях изменяющегося климата. 2021. В: Кондратьев С.А., Поздняков Ш.Р., Румянцев В.А. (Ред.). Москва: Российская академия наук.
- Стальмакова Г.А. 1968. Зообентос Ладожского озера. В: Калесник С.В. (Ред.), Биологические ресурсы Ладожского озера (зоология). Ленинград, с. 4–70.
- Субетто Д.А. 2002. Строение, особенности и история формирования донных отложений. В: Румянцев В.А., Драбкова В.Г. (Ред.), Ладожское озеро — прошлое, настоящее, будущее. Санкт-Петербург, с. 122–136.
- Сущеня Л.М., Семенченко В.П., Вежновец В.В. 1986. Биология и продукция реликтовых ракообразных. Минск: Наука и техника.
- Черняева Ф.А. 1966. Морфометрическая характеристика Ладожского озера. В: Малинина Т.И. (Ред.), Гидрологический режим и водный баланс Ладожского озера. Ленинград, с. 58–80.
- Barbashova M.A., Trifonova M.S., Kurashov E.A. 2021. Features of the spatial distribution of invasive amphipod species the littoral of Lake Ladoga. Russian Journal of Biological Invasions 12 (2): 136–147. DOI: [10.1134/S207511172102003X](https://doi.org/10.1134/S207511172102003X)

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