

Review: Nye svar på forekomsten af såkaldte “istidsrelikter” blandt STORKREBSENE (MALACOSTRACA: MYSIDA, AMPHIPODA) i Furesø

Jakob Damgaard¹

Furesø nord for København har igennem mere end hundrede år været kendt som Danmarks eneste levested for tre særdeles interessante arter af storkrebs, nemlig kåren eller mysiden (*Mysida*) *Mysis relicta* Lovén 1862 (Ferskvandspungreje), samt tanglopperne (Amphipoda) *Monoporeia affinis* (Lindström 1855) (Hvid Østersøtangloppe) og *Pallasea quadrispinosa* Sars 1867 (intet dansk navn) (Fig. 1).

Siden dyrene første gang blev påvist af Wesenberg-Lund (1902, 1903) har grunden

til deres tilstedeværelse i søen været stærkt omdiskuteret, især om hvorvidt de repræsenterer en fauna af marine glacial relikter, der har overlevet i søen siden afslutningen af sidste istid. Selvom de seneste årtiers videnskabelige landvindinger endegyldigt synes at have afvist denne tolkning, så benyttes begrebet glacial reliket stadig rutinemæssigt i omtaler af dyrene. Denne artikel er skrevet i et forsøg på at stoppe denne praksis eller begrænse den til tilfælde, hvor der ikke er rimelig dokumentation for alternative forklaringer.

MARINE GLACIALRELIKTER, ISTIDSRELIKTER, ELLER NOGET HELT TREDJE?

Furesø er med sine op til 38 meter Danmarks dybeste sø. Den blev dannet under afslutningen af sidste istid, som en del af en smeltevandsdal, der i dag udgøres af Mølleå-systemet, hvor smeltevand – modsat nutidens strømretning – løb med stort tryk og derigennem spulede de blødere jordlag væk. Herved blottedes 60 millioner år gamle marine kalkaflejringer, hvilket er grunden til, at søens dybeste dele endnu i dag har en dramatisk topografi med meterhøje og nærmest lodrette vægge, samt at vandet i søen er meget kalkrigt.

Udforskningen af søens flora og fauna begyndte med Otto Friedrich Müller (1730-1784), der studerede og beskrev en række smådyr fra området omkring Frederiksdal. I 1897 oprettedes Københavns Universitets Ferskvandsbiologiske Laboratorium ved søbredden, og igennem årene foregik en række undersøgelser af søens fysiske, kemiske og biologiske forhold under ledelse af professorerne Carl Wesenberg-Lund (1867-1955) og Kaj Berg (1899-1972), og søens unikke betydning for ferskvandsbiologien er sammenfattet af Sand-Jensen (1995). I dag er søen genstand for en omfattende restaurering, ”Furesøprojektet”, hvorunder der opfiskes skidtfisk og udledes rent ilt til bundvandet for at udbedre nogle af de miljøskeer som søen har lidt under igennem det 20. århundrede (www.furesoeprojekt.dk).

Opdagelsen af de tre arter af storkrebs nær bunden af den i forvejen artsrige sø begejstrede Wesenberg-Lund. Årsagen var, at den indflydelsesrige svenske forsker Sven Lovén (1809-1895) havde beskrevet en lignende fauna fra flere store og dybe svenske søer, bl.a. Vättern (128 m) og Vänern (106 m); en fauna der ydermere omfattede bl.a. Hornet Ulk, *Triglopsis quadricornis* (L. 1758) og Østersøkrebs, *Saduria entomon* (L. 1758) (Lovén 1862). Sådanne arter var ikke tidligere fundet i søer, men lignende former var kendt fra både Østersøen og

Review: New answers to the occurrence of so-called “glacial relicts” among the macrocrustaceans (Malacostraca: Mysida, Amphipoda) in the lake “Furesø”

A rich benthic fauna including three malacostracan species - one mysid (*Mysis salemaai* Audzijonyte & Väinölä 2005) and two amphipods (*Monoporeia affinis* (Lindström 1855) and *Pallasea quadrispinosa* Sars 1867) - was discovered more than a century ago in Furesø north of Copenhagen by C. Wesenberg-Lund. With depths up to 38 m, Furesø is the deepest lake in Denmark, formed by meltwater at the end of the last glaciation period.

Wesenberg-Lund interpreted the fauna as representing “marine glacial relicts” with reference to discoveries of similar faunas in other Scandinavian lakes, all assumed to have been part of the arctic Yoldia-Sea, a predecessors of today’s Baltic Sea. According to this interpretation, the three species were trapped in former marine water bodies and succeeded to adapt as their environment gradually changed into fresh water.

Today, a better understanding of the taxonomy, phylogeny, distribution and ecology of the species has replaced this paradigm with a new one, in which the three species are recognized as genuine freshwater or euryhaline species endemic to northern Europe. However, while the marine element has gradually disappeared from the literature, the concept of “glacial relicts” still adheres to this fauna

even though the species’ co-occurrence in Furesø, no matter how isolated and intriguing their presence may seem from a national scientific point of view, is no evidence for a common historical origin. Most likely, their co-occurrence is caused by a fortunate combination of (1) Furesø being connected to the former “Ancylus Lake” and all its tributaries thereby allowing dispersal across a large geographical area, and (2) the presence of cold and well-oxygenated water near its deep bottom allowing species with low tolerance for high temperatures and oxygen deficiency to live there.

During the 20th century, Furesø has undergone increasing eutrophication, and many species of plants and invertebrates have disappeared from the lake. *Monoporeia affinis* was last recorded in 1954, and its probable extinction has been assigned to reduced oxygen levels in the deeper parts of the lake. However, food competition from the introduced zebra mussel (*Dreissena polymorpha* Pallas 1771) may also have played a role. Even though the habitable zone for *Pallasea quadrispinosa* and *Mysis salemaai* has been reduced, they still thrive in Furesø, and will probably benefit from the ongoing restoration of the lake.

Key words: *Mysis relicta*, *Monoporeia affinis*, *Pallasea quadrispinosa*, glacial relicts, Denmark, Furesø

¹Nørre Gymnasium, Mørkhøjvej 78, 2700 Brønshøj, email: Ja@norreg.dk

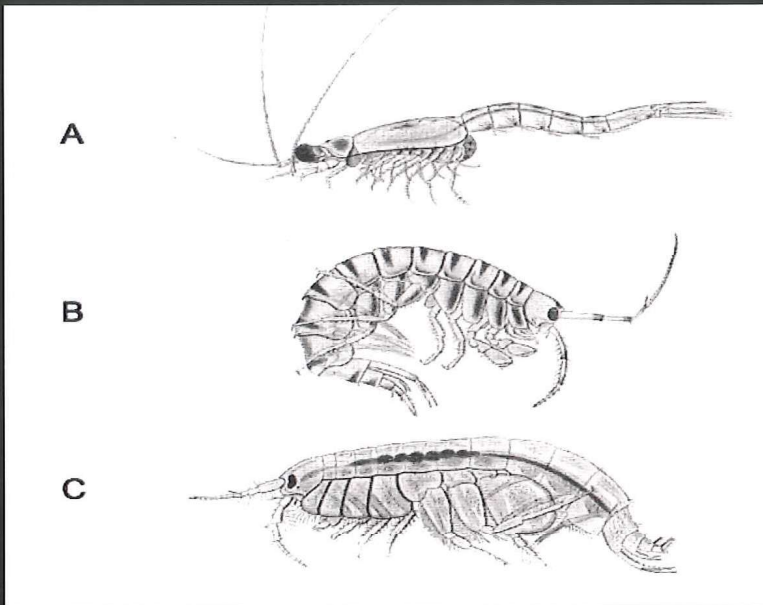


Fig. 1. De tre omtalte krebsdyr fra Furesø med angivelse af størrelse.

The three crustaceans from Furesø, NW-Zealand, Denmark. After Wesenberg-Lund (1937).

A. *Mysis salemaai* (15-18 mm)

B. *Pallasea quadrispinosa* (15-20 mm)

C. *Monoporeia affinis* (10-11 mm.)

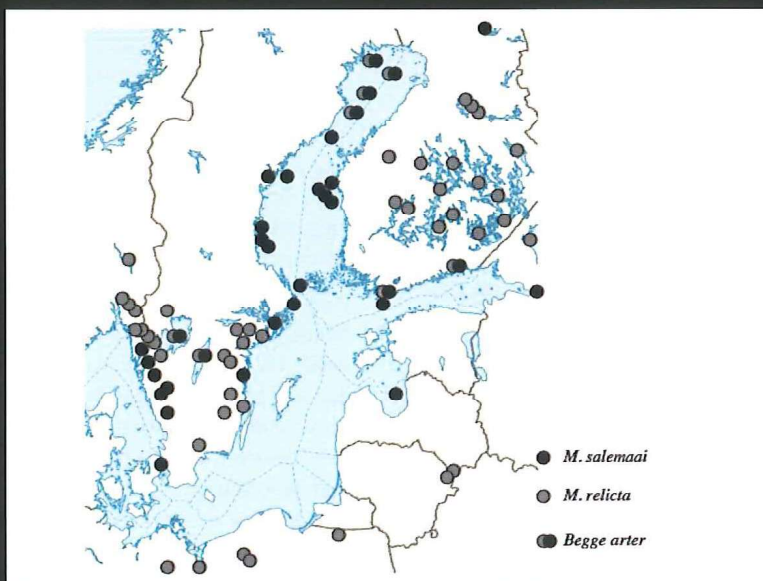


Fig. 2. Udbredelsen af *Mysis relicta* og *M. salemaai* omkring Østersøen.

Distribution of Mysis relicta and M. salemaai around the Baltic Sea. Efter Audzijonyte & Vainola (2005).

Ishavet, hvorfor dyrenes tilstedeværelse i høj grad blev kædet sammen med udviklingen i disse havområder. Østersøen, som er verdens største brakvandshav, gennemløb i Sen- og Postglaciertiden fire stadier med skift imellem fersk- og saltvand: Den Baltiske Issø (15.000-11.600 år før nu), "Yoldia-havet" (11.600-10.800 år før nu), "Ancylus-søen" (10.800-9.200 år før nu) og "Littorina-havet" (9.200-5.000 år før nu). Navnene henviser til subfossile skaller af periodernes typiske bløddyr, og eftersom biologien er velkendt hos deres nulevende slægtninge har man brugt forskellige skaller tilstedeværelse til at bestemme søens tidligere forhold. "Yoldia-havet" stod i forbindelse med Skagerrak via det mellemste Sverige, der hvor både Vänern og Vättern ligger, og på Lovéns tid mente man desuden, at vandet stod i forbindelse med Ishavet nordover igennem det nuværende Finland, og derfor kunne betegnes som et sund. Lovén fremsatte følgende teorien om, at dyrene repræsenterede marine glacialrelikter, der havde tilpasset sig de anderledes forhold, efter at landhævningen havde isoleret de store midtsvenske søer og omdannet "Yoldia-havet" til "Ancylus-søen". Selve reliktbegrebet går tilbage til tiden omkring 1875, og dets historie og anvendelse er gennemgået af Johansen (1908) og Holmquist (1962).

Wesenberg-Lund påbegyndte straks omfattende studier af arternes biologi, og fandt bl.a. ud af, at dyrene igennem det meste af året foretrak at opholde sig i Furesøs dybe og kolde bundvand, men at de om vinteren kom ind på lavere vand for at yngle. Dette styrkede hans tro på, at dyrene virkelig repræsenterede glacialrelikter, men han vidste også, at søen ikke på noget tidspunkt havde været en del af hverken "Yoldia-havet" eller "Ancylus-søen", og tolkede derfor bestandene som oprindeligt marine, men senere ferskvands-akklimatiserede dyr, der var havde søgt op i forskellige vandsystemer, dengang forbindelsen til Kattegat blev genetableret, og "Littorina-havet" efterfulgte "Ancylus-søen" (Wesenberg-Lund 1903). Wesenberg-Lund (1903: 233) definerede

en relik som: "Enhver i en sø indelukket, akklimatiseret havform uden hensyntagen til det tidspunkt, da akklimatiseringen fandt sted; alt efter tidspunktet for relikten indvandring betegnes den Kridttidsrelik, Istidsrelik, Nutidsrelik o.s.v." Der opstod imidlertid hurtigt en diskussion om denne tolkning, idet væsentlige forhold ved dyrenes udbredelse og biologi modsagde ideen om marine glacialrelikter (Referat fra Dansk Geologisk Forenings Møder og Ekskursioner. Meddelelser fra Dansk Geologisk Forening 1908(3): 226-232). For det første savnedes dokumentation for dyrenes oprindelige tilhørsforhold til det marine miljø, idet man nok vidste, at lignende former fandtes i brak- og saltvand, men også at flere af arterne tillige fandtes i søer, der aldrig havde været i forbindelse med marine miljøer. Dernæst viste målrettede indsamlinger med bundtrawl, at arterne var langt mere udbredte end oprindeligt antaget, og at bestande, der tidligere opfattedes som isolerede, faktisk lå indenfor et langt større udbredelsesområde. Endelig var der ikke nogen evidens for, at selve istiden skulle have haft nogen større indflydelse på dyrenes nuværende udbredelse, men at denne snarere skyldtes omstændigheder efter istidens afsmeltninger.

Da man begyndte at undersøge bundfaunaen andre steder i Danmark fandt man således, at tangloppen *P. quadrispinosa* også levede i andre - og ikke nødvendigvis dybe - sjællandske søer som Farum Sø, Esrum Sø, Sorø Sø og Tystrup Sø (Stephensen 1928), hvorimod de to andre arter aldrig er fundet i andre søer end Furesø. Selvom indflydelsesrige forskere fastholdt den oprindelige fortolkning af "marine istidsrelikter" (Ekman 1922; Spärck 1928; Wesenberg-Lund 1937), så blev den marine oprindelse for arterne efterhånden helt eller delvis opgivet, først i vore nabolande (fx. Segerstråle 1957, 1959a, 1962; Holmquist 1959, 1962, 1963) og efterhånden også herhjemme (Roen 1969; Wolff 1978; Kirk & Kirk 1984, men se Olsen 2002). Der bliver imidlertid endnu i dag holdt fast i betegnelsen "istidsrelikter" (fx. Sand-Jensen 1995; Hagerman

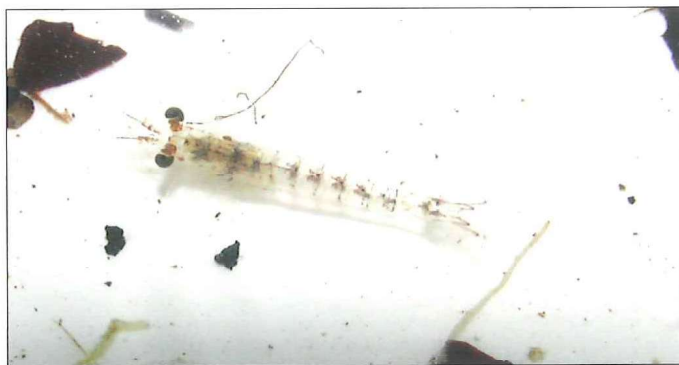
& Vismann 2006; Asmussen 2010), selvom talrige studier af arternes taxonomi, slægtskab, udbredelse og økologi som nævnt har givet anledning til genovervejelser om, hvorvidt denne betegnelse er rimelig.

Mysis relicta blev af Lovén (1862) opfattet som en variant af den marine *Mysis oculata* Fabricius, 1780, og arten blev siden registreret fra hele det arktiske område (Segerstråle 1962). Grundige morfologiske studier har imidlertid vist en betydelig variation indenfor arten (Väinölä et al. 2002), og med introduktionen af genetiske markører fandt man, at der er tale om et kompleks af fire nært beslægtede arter (Audzijonyte & Väinölä 2005). Ifølge denne revision er Vättern typelokalitet for den egentlige *M. relicta* Lovén 1862, og denne art findes kun omkring Østersøen samt i dennes inderste dele (Fig. 2). *M. seigerstralei* Audzijonyte & Väinölä 2005 er en kystnær art, der er udbredt i hele Arktis, mens den nordamerikanske indlandsart nu hedder *M. diluviana* Audzijonyte & Väinölä 2005. Den art, der kendes fra Furesø hedder nu *M. salemaai* Audzijonyte & Väinölä 2005, og har den Botniske Bugt som typelokalitet, men findes også på de Britiske Øer. *M. salemaai* lever sammen med *M. relicta* flere steder på og omkring den Skandinaviske Halvø samt i de inderste dele af Østersøen (Fig. 2). Nylige molekylærbiologiske studier har desuden afvist et nært slægtskab med *M. oculata* og andre marine former og har vist, at artsgruppens nærmeste slægtninge findes i Det Kaspiske Hav (Audzijonyte et al. 2005).

"*Pontoporeia affinis*" blev i lang tid angivet fra indsøer og brakke havområder i hele det arktiske område, og man regnede den marine *P. femorata* Krøyer 1842 for at være dens direkte stamform. Imidlertid viste en nylig revision (Bousfield 1989), at ferskvandsarterne var så forskellige fra *P. femorata*, at de måtte henføres til helt nye slægter, således at den nordeuropæiske art nu hedder *Monoporeia affinis*, mens den nordamerikanske art hedder *Diporeia hoyi* (Smith 1874). Fangster viser, at *M. affinis* kan overleve helt op til 13-14% saltholdig-

Fig. 3. *Mysis salemaai* fanget i Furesø nedenfor Frederiksdal Skov 27. oktober 2010 af Mogens Holmen.

Mysis salemaai collected by Mogens Holmen in Furesø near Frederiksdal Skov October 27 2010. Foto Mogens Holmen.



hed (Hagerman & Vismann 2006), og det store spænd i tolerancen overfor saltvand bestyrker andre indikatorer på, at der kan være tale om flere forskellige arter (Väinölä & Varvio 1989). *Pallasea quadrispinosa* har på samme måde en udbredelse omkring Østersøen og tilhører en slægt, der især er repræsenteret med talrige arter i Bajkalsøen i Sibirien (Segerstråle 1957, 1962). De tre Furesø-arter er derfor kun fjernt beslægtede med marine former, og selvom *Monoporeia affinis* og *Mysis salemaai* godt kan leve i kystnære områder i de inderste dele af Østersøen med lav salinitet, så må de i lighed med *Pallasea quadrispinosa* regnes for at være ferskvandsdyr, og med andre ferskvandsdyr som nærmeste slægtninge.

De tre arter har altså deres hovedudbredelse i og omkring Østersøen, og kan derfor ikke kaldes relikter på trods af deres i dansk sammenhæng isolerede forekomst i (og for *P. quadrispinosa*'s vedkommende desuden omkring) Furesø. At deres spredning til Furesø sandsynligvis er sket via "Ancyclus-søen" gør dem heller ikke til noget "istidsfænomen", eftersom denne enorme ferskvandssø afløste "Yoldiahavet" og eksisterede i et par årtusinder efter istidens ophør. Det faktum, at dyrene kun kendes fra Furesø, må bero på at søen havde sit udløb i "Ancyclus-søen", samt at dens kolde og iltrige bundvand byder på levesteder, der ikke findes i andre danske søer. Det er iøvrigt bemærkelsesværdigt, at Furesø rummer mange fisk, der også tåler en vis salinitet, og ligeledes lever i Østersøen, bl.a. Gedde *Esox lucius* L. 1758, Aborre *Perca fluviatilis* L. 1758, Sandart *Sander lucioperca* L. 1758, Knude *Lota lota* L. 1758, Ål *Anguilla anguilla* L. 1758, Trepigget Hundestejle *Gasterosteus aculeatus* L. 1758 og Smelt *Osmerus eperlanus* L. 1758, hvoraf sidstnævnte også har sit eneste naturlige levested på Sjælland netop i denne sø. Der er imidlertid ingen særlig grund til at antage, at Furesø's fauna er ankommet samtidig. *Mysis salemaai* og *Monoporeia affinis* har meget ringe spredningsevne, mens *Pallasea quadrispinosa* kan klare en vis mi-

gration opstrøms, og er dels fundet i floder (Segerstråle 1956), og dels i dele af Skandinavien, der ikke var direkte forbundne med Ancyclus-søen (Väinölä & Rockas 1990).

BEVARINGSMÆSSIG STATUS FOR DYRENE I FURESØ

De tre krebsdyrsarters tilstedeværelse og bevaringsmæssige status i Furesø blev grundigt undersøgt i forbindelse med et specialestudium (Kirk & Kirk 1984), hvorunder dyrene blev fisket med et slæbetrawl over bunden, hvor de opholder sig i dagtimerne. Resultatet af undersøgelsen (samt nye undersøgelser fra 1999 og 2002/2003 nævnt på "Furesøprojektet"'s hjemmeside) var, at såvel *Mysis salemaai* som *Pallasea quadrispinosa* stadig er vidt udbredte og trives fint i søen, selvom zonen, de lever i, er blevet indskrænket, og at begge arter i tilfælde af iltsvind kan migrere til mindre dybe områder af søen (Fig.3).

Monoporeia affinis er ikke dokumenteret fra søen siden 1954, hvor den allerede havde været i kraftig tilbagegang i årtier. Artens formodede uddøen i Furesø, og dermed i Danmark (når der ses bort fra strejfende individer i de danske dele af Østersøen), skyldes angiveligt, at den ikke tåler temperaturer højere end 14,5°C (Segerstråle 1978), mens en iltkoncentration under 4.0-4.5 mg O₂/l er kritisk (Segerstråle 1959b). Det er derfor muligt, at arten er blevet "fanget" i det kolde vand under springlaget om sommeren, og at efterkrigstidens øgede næringsstofbelastning medførte, at søens bundvand blev for iltfattigt (Kirk & Kirk 1984).

Den øgede forurening af Furesø, og de faldende iltkoncentrationer i det kolde bundvand, har utvivlsomt haft en negativ betydning for alle tre arter, idet det har reduceret den zone, der opfylder dyrenes krav om både relativ lav temperatur og højt indhold af opløst ilt. Om det så virkelig var eutrofieringen, der førte til, at *Monoporeia affinis* forsvandt fra søen, får vi næppe svar på, idet populationen i Furesø ikke længere er tilgængelig for undersøgelser og eksperimenter. Fra tilsvarende søer i Nordeuropa

har det imidlertid vist sig, at næringskonkurrence fra den invasive Vandremusling (*Dreissena polymorpha* Pallas 1771), der indvandrede i 1915 og idag findes i et enormt stort antal i Furesø, også kan have betydning for artens forsvinden (Eriksson Wiklund et al. 2008).

Furesø's isolerede beliggenhed gør, at en genetisk udveksling med andre bestande ikke er sandsynlig, og søens bestand af *Mysis salemaai* udviser som forventet en høj grad af genetisk isolation ift. bestande i vore nabolande (Audzijonyte & Väinölä 2006). Hvordan det forholder sig med *Pallasea quadrispinosa* er uvist, ligesom der ikke foreligger nogen nyere publicerede oplysninger om artens forekomst i Farum Sø eller i nogen andre søer i eller udenfor Mølleåsystemet. En taxonomisk revision af *Monoporeia affinis* vil også være ønskelig for at belyse om populationer i søer og havområder virkelig tilhører samme art, og undersøgelser af bestandenes genetiske diversitet og slægtskab kan give indikatorer på hvorfra og hvornår arten er indvandret.

SKAL MONOPOREIA AFFINIS REINTRODUCERES TIL FURESØ?

Mindre end et halvt århundrede efter at bestanden af *Monoporeia affinis* blev opdaget i Furesø forsvandt den for stedse. Dermed uddøde ikke blot en art, hvis tilstedeværelse i søen formodes kendt af enhver, der har beskæftiget sig med den danske ferskvandsfauna, men også en art der har spillet en væsentlig rolle i stofomsætningen i de dybeste dele af søen samt som fødegrundlag for mange af søens fisk. Såfremt det virkelig var det lave iltindhold nær bunden, der førte til artens uddøen, er dette næppe et problem i dag, hvor vandkvaliteten i søen er i fremgang, og bundvandet får tilført rent ilt. Man kan derfor i forbindelse med det igangværende restaureringsprojekt overveje at genindføre arten fra en af de bestande i vores nabolande, der må formodes at have den største lighed med den der tidligere levede i Furesø. Hvorvidt arten så kan sameksistere med den forholdsvis nyindvandrede vandre-

musling er derimod et åbent spørgsmål.

TAK

Mogens Holmen (Gadevang) takkes for brug af hans foto, og Henrik Carl fra Statens Naturhistoriske Museum takkes for oplysninger om smeltens forekomst på Sjælland

CITERET LITTERATUR

Asmussen J 2010: Mølleåen fra Bastrup Sø til Øresund. - Lindhardt & Ringhof, 144 pp.

Audzijonyte A, Damgaard J, Varvio SL, Väinölä R 2005: Phylogeny of *Mysis* (Crustacea, Mysida): history of continental invasions inferred from molecular and morphological data. - *Cladistics* 21:575-596.

Audzijonyte A & Väinölä R 2005: Diversity and distributions of circumpolar fresh- and brackish-water *Mysis* (Crustacea: Mysida): descriptions of *M. relicta* Lovén, 1862, *M. salemaai* n.sp., *M. segerstralei* n.sp. and *M. diluviana* n.sp., based on molecular and morphological characters. - *Hydrobiol.* 544:89-141.

Audzijonyte A & Väinölä R 2006: Phylogeographic analyses of a circumarctic coastal and a boreal lacustrine mysid crustacean, and evidence of fast post-glacial mtDNA rates. - *Mol. Ecol.* 15:3287-3301.

Bousfield EL 1989: Revised morphological relationships within the amphipod genera *Pontoporeia* and *Gammaracanthus* and the "glacial relict" significance of their postglacial distributions. - *Can. J. Fish. Aq. Sci.* 46: 1714-1725.

Ekman S 1922: Djurvärldens utbredningshistoria på Skandinaviska Halvön. - Albert Bonniers Förlag, Stockholm. 614 pp.

Eriksson Wiklund A-K, Sundelin B & Rosa R 2008: Population decline of amphipod *Monoporeia affinis* in Northern Europe: consequence of food shortage and competition? - *J. Expmt. Mar. Biol. Ecol.* 367: 81-90.

Hagerman L & Vismann B 2006: Østersøen. - I: Sand-Jensen K (ed.), *Naturen i Danmark*, bind I: Havet. Gyldendal, pp. 239-252.

Holmquist C 1959: Problems on Marine-glacial relicts - on account of investigations on the genus *Mysis*. Berlingska Bogtryckeriet Lund 1-270.

Holmquist C 1962: The relict concept - is it a merely zoogeographical conception? - *Oikos* 13(2): 262-292.

Holmquist C 1963: Dags att omvärdera de s. k. marin-glaciala relikterna? - *Fauna och Flora* 1963: 30-42.

Johansen AC 1908: Om brugen af betegnelsen "relikt" i naturhistorien. - *Meddr. Dansk Geol. Foren.*, København 14(3):157-168.

Kirk J & Kirk C 1984: Undersøgelser over *Mysis relicta* Lovén, *Pallasea quadrispinosa* (Sars) og *Pontoporeia affinis* Lindström i Furesøen 1983. - Upubl. specialrapport ved Ferskvandsbiologisk Laboratorium, Hillerød.

Lovén S 1862: Om några i Vetteren och Venern funna crustaceer. - Öfversigt af Kongliga Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar 1861(6): 285-314.

Olsen S 2002: Danmarks Søer og Åer. - Udgivet i samarbejde med Danmarks Naturfredningsforening. Politikens Forlag, 352 pp.

Røen U 1969: Dyrelivet på lavere vand i søerne. - I: A Nørrevang & T.J. Meyer (eds.), *Danmarks Natur* bind 5: De ferske vande. Politikens Forlag, pp. 302-343.

Sand-Jensen K 1995: Furesøen gennem 100 år. - *Naturens Verden* 5:176-187.

Segerstråle SG 1956: The distribution of glacial relicts in Finland and adjacent Russian areas. - *Soc. Sci. Fenn. Commentationes Biol.* 15(18): 1-35.

Segerstråle SG 1957: On the immigration of the glacial relicts of northern Europe, with remarks on their prehistory. - *Soc. Sci. Fenn. Commentationes Biol.* 16(16): 1-117.

Segerstråle SG 1959a: Istidsrelikternas indvandring och förhistoria. *Zool. Rev.* 21: 3-17.

Segerstråle SG 1959b: Synopsis of data on the crustaceans *Gammarus locusta*, *Gammarus*

oceanicus, *Pontoporeia affinis* and *Corophium volutator* (Amphipoda Gammaridea). *Soc. Scient. Fenn. Comm. biol.*, 20: 1-23.

Segerstråle SG 1962: The immigration and prehistory of the glacial relicts of Eurasia and North America. A survey and discussion of modern views. - *Int. Rev. der gesamten Hydrobiol. Hydrogr.* 47(1): 1-25.

Segerstråle, SG 1978: Upper limits of the depth range and temperature tolerance of the baltic *Pontoporeia affinis* (Amphipoda). *Ann. Zool. Fennici* 15: 200-201.

Spärck R 1928: Nordens Dyreverden. - Henrik Koppels Forlag. 566 pp.

Stephensen K 1928: Storkrebs II. Ringkrebs I. Tanglopper. - *Danmarks Fauna* bd. 32. 399 pp.

Väinölä R & Rockas H 1990: New distributional data on "glacial relict" crustaceans. *Ann. Zool. Fenn.* 27:215-220.

Väinölä R & Varvio S-L 1989: Molecular Divergence and Evolutionary Relationships in *Pontoporeia* (Crustacea: Amphipoda). - *Can. J. Fish. Aq. Sci.* 46:1705-1713.

Väinölä R, Audzijonytė A & Riddoch BJ 2002: Morphometric discrimination among four species of the *Mysis relicta* group. *Arch. Hydrobiol.* 155(3): 493-515.

Wesenberg-Lund C 1902: Sur l'existence d'une faune relicte dans le lac de Furesii. - *Oversigt Kgl. danske Vidensk. Selsk. Forhandl.* 257-306.

Wesenberg-Lund C 1903: Om en nulevende i vore søer indelukket marin arktisk istidsfauna. - *Geografisk Tidsskr.* 17:229-238.

Wesenberg-Lund C 1937: Ferskvandsfaunaen biologisk belyst. I + II. - Gyldendal, København, 833 pp.

Wolff T 1978: Krebsdyr. - I: H Hvass (ed.), *Danmarks Dyreverden* bd. 3. Rosenkilde og Bagger, pp. 97-178.