

УДК 591.524.12

ВЛИЯНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ ИНВАЗИЙ НА РАЗНООБРАЗИЕ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА В ЭСТУАРНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ (ОБЗОР)

© 2006 И.В. Телеш

Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург

В ходе многолетних исследований зоопланктона в экосистеме эстуария р. Невы, одного из крупнейших урбанизированных заливов Балтийского моря, была выявлена актуальность оценки биоразнообразия в связи с возрастающей ролью непреднамеренных интродукций чужеродных видов планктонных организмов в водные экосистемы. Проанализированы особенности планктонных сообществ в эстуариях Балтики в свете проблемы «биологического загрязнения» и современных представлений о «парадоксе солоноватых вод». Показано, что за последние 10 лет, прошедшие с момента успешной интродукции планктонного хищника *Cercopagis pengoi* в восточную часть Финского залива, этот рачок не оказал существенного ингибирующего влияния на большое видовое разнообразие зоопланктона в этом районе Балтийского моря. Разработанный автором метод количественной оценки пресса популяции вселенца на сообщество зоопланктона, апробированный на материале из оз. Онтарио (Северная Америка), продемонстрировал гораздо более сильное воздействие церкопагиса на аборигенный зоопланктон в этом водоеме по сравнению с эстуарием р. Невы. Полученные результаты свидетельствуют о сложности трофических взаимодействий в пелагических сообществах и специфике их видоизменений под влиянием популяций видов-вселенцев в экосистемах разного типа.

Введение

Инвазии чужеродных видов водных организмов в экосистемы-реципиенты представляют собой важную проблему современной биологии в целом и водной экологии в частности. Фундаментальное значение этой проблемы заключается в разработке теории биологических инвазий водных организмов на основе результатов натурных наблюдений и эмпирических данных о биологии видов-вселенцев и их взаимоотношениях с аборигенными сообществами в экосистемах-реципиентах. Возможность определения теоретических основ, путей и механизмов биологических инвазий, причин возникновения этого феномена и направлений его развития важно для современной биологической науки. В ходе расширения своего ареала виды-вселенцы воздействуют на разнообразие и функционирование сообществ. Ввиду негативного влияния на водные экосистемы некоторых популяций натурализовавшихся видов-вс-

ленцев, зачастую наносящих немалый экономический ущерб, особенно в урбанизированных водоемах и, в частности, в эстуариях, теоретические знания о закономерностях распространения и развития биологических инвазий имеют также важное прикладное значение.

Особенности эстуариев Балтийского моря

Балтийское море в целом и его прибрежные и эстуарные районы в последние десятилетия подвергаются особенно интенсивным исследованиям в связи с проблемой биологических инвазий. Эстуарии рек, несущих свои воды непосредственно в Балтийское море или его заливы, многочисленны и разнообразны как по размеру, морфологии и физико-химическим характеристикам воды, так и по структурным и функциональным параметрам экосистем. Наибольшее количество эстуариев, в том числе и эстуарии крупней-

ших рек, впадающих в Балтику (Одер, Висла, Неман, Нева, Луга и др.), расположены в южной и восточной частях моря. Подробные описания экологического состояния этих и других прибрежных экосистем Балтийского моря обобщены в ряде обзорных статей и монографий [51 и др.].

Анализ литературы по эстуарным экосистемам в Балтийском море позволил выявить наряду с общими чертами эстуариев также и целый ряд особых характеристик этих водоемов. А именно, эти эстуарии: бесприливные, солоноватоводные, мелководные, с сильным ветровым перемешиванием водных масс, имеют стохастический водообмен с открытой Балтикой, со значительным пространственным градиентом абиотических и биотических параметров, обусловленным главным образом физическими факторами, с интенсивным накоплением гуминовых веществ; они населены сообществами фито- и зоопланктона, отличающимися большим видовым разнообразием и доминированием эвритопных видов, характеризуются ярко выраженными бенто-пелагическими взаимодействиями, восприимчивы к загрязнению и эвтрофированию [53].

Особенности планктонных сообществ в эстуариях Балтики

Пелагические сообщества водных организмов в эстуариях имеют ряд специфических черт. Интегральным показателем взаимодействия сложного комплекса абиотических и биотических факторов в области смешения пресных и морских вод в эстуариях следует признать состав флоры и фауны [19].

Планктонные сообщества в мелководных и сильно опресненных Балтийских эстуариях формируются главным образом комплексом организмов, которые приносятся в эти водоемы с речными водами. В вершинах эстуариев в сообществах преобладают пресноводные и эвригалинные, реже – солоноватоводные виды, и среди них многочисленны фитофильные виды и формы, в массе развивающиеся в литорали и в мелких водоемах, ручьях и прудах на прилежащих территориях вблизи береговой линии эстуария. В нижней

части эстуариев преобладают чаще солоноватоводные виды, но нередки и представители как морской, так и пресноводной фауны.

Под влиянием естественных (например, градиент солености) и антропогенных (например, дноуглубительные работы) факторов в эстуариях формируется множество разнообразных экологических ниш, предоставляющих благоприятные условия для обитания большого числа популяций главным образом солоноватоводных и пресноводных видов планктонных организмов. Более того, чужеродные виды зоопланктона с высокой экологической пластичностью (например, хищные понто-каспийские ветвистоусые ракообразные *Cercopagis pengoi* Ostroumov, вселившиеся в Балтийское море в 1990-х годах) находят соответствующие биотопы и формируют первые самоподдерживающиеся популяции именно в водах эстуариев, изменяя, таким образом, их природное биологическое разнообразие.

Было показано, в частности, что благодаря небольшим глубинам, хорошему прогреву воды и низкой скорости водообмена в разных районах верхней, пресноводной части эстуария р. Невы (Невской губе) наблюдается большое таксономическое разнообразие зоопланктона [14]. Список видов планктонных простейших, коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных, обнаруженных в Невской губе с 1911 по 1984 г., включает 394 названия [14, 22]. Особенно богата и разнообразна в эстуарии фауна прибрежных мелководий и зарослей макрофитов. Видовое разнообразие зоопланктона в пресноводной Невской губе существенно превышает такое в центральной Балтике и в западной части Финского залива (рис. 1). Более того, структура сообщества зоопланктона в солоноватых водах эстуария р. Невы закономерно изменяется в градиенте солености (рис. 2).

Фаунистический анализ позволяет утверждать, что более 50% видов, обитающих в эстуарии р. Невы, встречаются в настоящее время также и в планктонных сообществах других эстуариев, лагун и мелководных прибрежных районов в южной и восточной час-

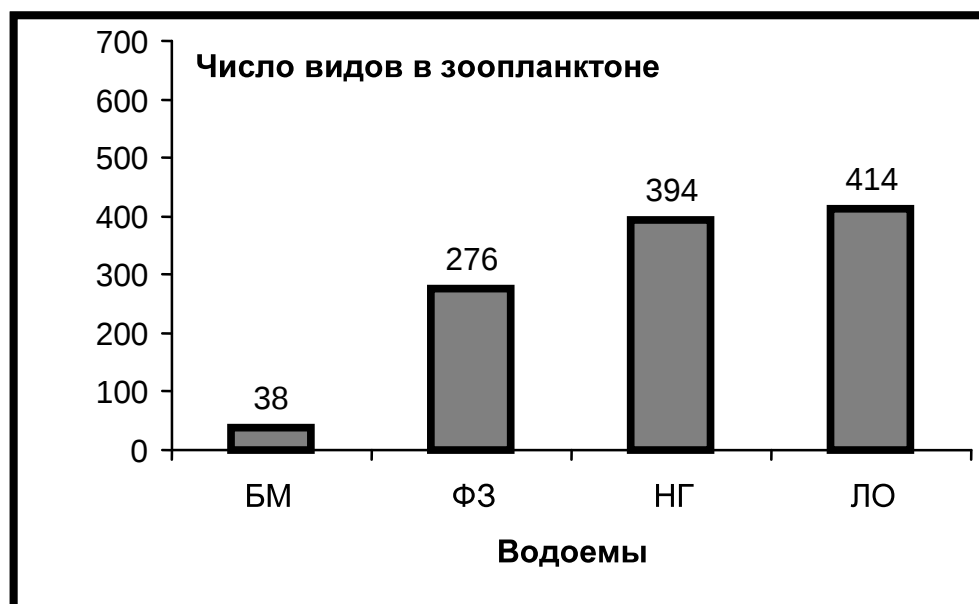


Рис. 1. Число видов в зоопланктоне центральной части Балтийского моря (БМ, [28]), Финском заливе (ФЗ, [12]), Невской губе (НГ, [14]) и Ладожском озере (ЛО, [6, 52])

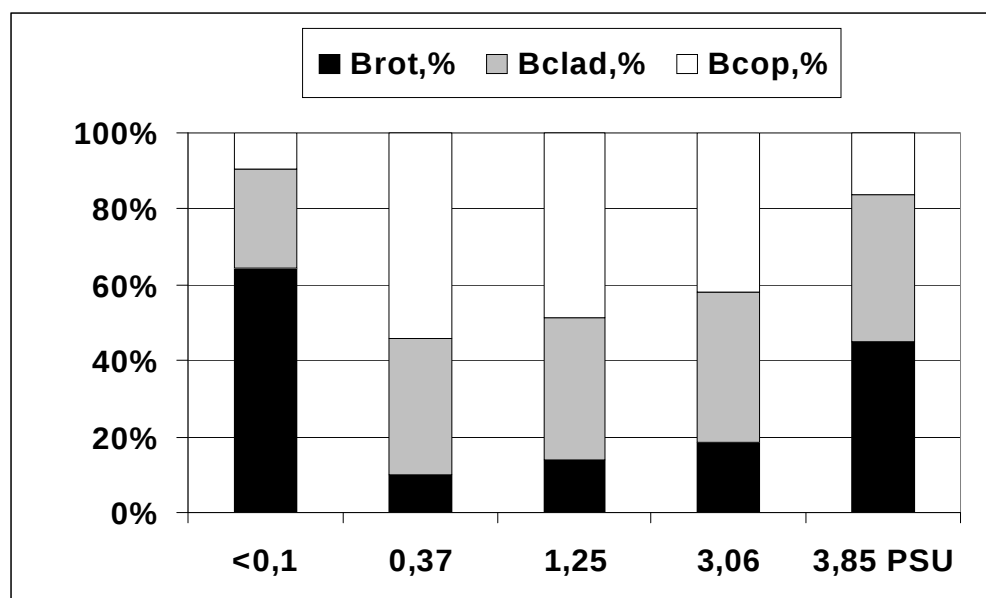


Рис. 2. Изменение структуры сообщества зоопланктона в градиенте солёности воды в эстуарии реки Невы: доля коловраток ($B_{rot},\%$), ветвистоусых ракообразных ($B_{clad},\%$) и веслоногих ракообразных ($B_{cop},\%$) в общей биомассе летнего зоопланктона

тах Балтийского моря. Сводка по видовому составу планктонных коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных в эстуарии р. Невы, Вислинском и Куршском заливах, а также в системе водоемов Дарсс-Цингст Боден Чейн (ФРГ), содержит информацию о 282 видах планктонных организмов, встречаю-

щихся в этих прибрежных водах Балтики [56, 57].

Разнообразен также и состав планктонных водорослей в эстуариях Балтики. Большое видовое богатство фитопланктона (323 вида) в пресных водах вершины эстуария р. Невы демонстрируют данные многолетних наблю-

дений В.Н. Никулиной [10]. Еще более богат и разнообразен фитопланктон в солоноватых водах Куршского залива (438 видов) и юго-востока Балтики – 422 вида [44].

Современные представления о разнообразии планктона и «парадоксе солоноватых вод» в эстуариях

Утверждение о большом видовом разнообразии эстуарного зоопланктона на первый взгляд противоречит классическим представлениям о «минимуме видов» и «парадоксе солоноватых вод», сформулированном Ремане [48, 49] и широко цитируемом в мировой литературе. Еще в начале XX в. Ремане, анализируя распределение в Балтийском море видов, относящихся к различным фаунистическим комплексам, обнаружил, что *собственно солоноватоводная фауна состоит из весьма небольшого числа видов – значительно меньшего, чем пресноводная или морская, и минимальное число видов наблюдается в диапазоне солёности 5-7‰* [48].

В дальнейшем оригинальные исследования разнообразия фауны, экологических особенностей и физиологии водных организмов в градиенте солёности воды, выполненные В.В. Хлебовичем [17, 18, 30, 31], дали объяснение этому явлению и положили начало развитию представлений о «критической солёности» природных вод и ее роли в эстуарных экосистемах. Учитывая особую барьерную роль природных вод с солёностью 5-8‰ в разделении фаун разного происхождения, О. Кинне предложил называть зону критической солёности в ядре эстуария «хорогалинной зоной» [32]. Как было показано позднее, границы критической солёности могут различаться в эстуариях открытых морей и в эстуариях рек, впадающих в замкнутые моря или моря-озера [1, 2, 20, 59].

Однако в наших исследованиях [53], как и в более ранних работах Л.А. Зенкевича [59] и А.А. Ярвекюльга [23], было обращено внимание на то, что общее количество видов в Балтийском море при солёности 5-8‰ оказывается даже большим, чем при более низкой и более высокой солёности.

Тем не менее, в современной литературе

ряд исследователей зачастую весьма вольно трактуют «парадокс солоноватых вод» Ремане, сводя его к общему утверждению о том, что «солоноватые эстуарные воды бедны видами» [26, 27]. Эти и ряд других авторов придерживаются мнения, что часто меняющиеся условия среды в эстуариях служат причиной относительно низкого видового разнообразия водных сообществ в этих водоемах [27, 34, 41].

В то же время последние исследования зоопланктона в эстуариях южной и восточной Балтики продемонстрировали иные результаты [53]. Наши выводы не противостоят отмеченному Ремане явлению минимума собственно солоноватоводных видов в ядре эстуария, т.е. в зоне смешения пресной и морской фауны при критической солёности 5-8‰, а напротив, подтверждают его, демонстрируя в то же время большое разнообразие зоопланктона при солёности ниже 5‰.

Таким образом, в настоящее время накоплено уже значительное количество данных, подтверждающих, что пресные и солоноватые воды эстуариев Балтики с солёностью ниже 5‰ отличаются большим богатством и разнообразием планктонных организмов, чем районы с солёностью 5-8‰ и выше. Полученные сведения дают основание для подтверждения актуальности явления «парадокса солоноватых вод», описанного Ремане [48], а также для критической оценки утверждений ряда авторов о бедности видами солоноватых вод в целом.

Явление «минимума видов» и проблема «биологического загрязнения» в эстуариях

Благодаря пониженной солёности, а также незначительному числу аборигенных видов морского и солоноватоводного происхождения, Балтийское море весьма сильно подвержено инвазиям чужеродных видов, особенно проникающих из эстуариев Черного и Каспийского морей, где солёностные условия сходны с таковыми в Балтике [21, 36]. Эстуарии и прибрежные лагуны Балтийского моря в большинстве своем представлены сложными экосистемами, характеризующимися зна-

чительным естественным разнообразием флоры и фауны. Тем не менее, именно в этих прибрежных водах из-за «минимума видов» в ядре эстуария, а также благодаря большой вариабельности гидрологических, гидрохимических и биологических параметров среды нередко создаются особенно благоприятные условия для натурализации чужеродных организмов планктона и бентоса, обладающих широкой экологической пластичностью [37, 53].

Эстуарий р. Невы представляет собой один из наиболее сильно эвтрофированных районов на востоке Балтийского моря, который постоянно подвергается интенсивному антропогенному воздействию, в том числе загрязнению неочищенными или частично очищенными сточными водами г. С.-Петербурга и его окрестностей, а также биологическим инвазиям. Серьезную проблему в настоящее время представляет «биологическое загрязнение» этого водоема видами-вселенцами, попадающими туда с балластными водами судов [11, 46]. В результате этого «биологическое загрязнение» становится серьезной угрозой видовому разнообразию и биологическим ресурсам всей водной системы Ладожское озеро-река Нева-Невская губа – восточная часть Финского залива.

Примеры оценки воздействия видов-вселенцев на аборигенные сообщества в водных экосистемах

В последние десятилетия некоторые виды-вселенцы быстро и успешно осваивают новые для них водоемы и начинают играть существенную роль в природных сообществах [4, 11]. В связи с этим возникает необходимость в количественной оценке эффекта вселения чужеродных видов и их воздействия на функционирование водных экосистем с целью прогнозирования возможных изменений экологического состояния этих водоемов.

Влияние вселенцев на аборигенные сообщества зоопланктона было изучено автором на примере хищных ветвистоусых ракообразных понто-каспийского происхождения *Cercopagis (Cercopagis) pengoi* (Ostroumov, 1891) в эстуарии р. Невы, постоянная попу-

ляция которых существует в восточной части Финского залива с 1995 г. [15, 45].

Результаты регулярных наблюдений за динамикой и распространением популяции *C. pengoi*, а также структурой, сезонной и межгодовой динамикой численности, биомассы и продукции зоопланктона в эстуарии р. Нева опубликованы ранее [15]. В целом в период наших наблюдений в Финском заливе в 90-е годы XX в. средняя численность *C. pengoi* колебалась в пределах 82-219 экз. м⁻³, биомасса вселенцев составляла 1-24% от общей биомассы зоопланктона. Рачки встречались в планктоне с конца июня до середины октября. Сезонный ход развития популяции характеризовался двумя пиками численности: при температуре воды 18-19,5°C (июль-август) и 12,5-14°C (сентябрь).

Зоопланктонное сообщество в эстуарии р. Невы в исследованный период отличалось таксономическим разнообразием и обилием, характерным для водоемов мезотрофного типа [54]. Основу сообщества (около 50% от общей биомассы зоопланктона) составляли веслоногие ракообразные *Eurytemora affinis* (Poppe), *Eudiaptomus gracilis* (Sars), *Mesocyclops leuckarti* Claus, *Thermocyclops oithonoides* Sars. Кроме того, в периоды максимальной плотности популяции *C. pengoi* в планктоне обычно наблюдалось массовое развитие ветвистоусых ракообразных *Bosmina longirostris* (O.F. Müller), *B. crassicornis* P.E. Müller, *Daphnia cristata* Sars и коловраток *Keratella cochlearis* (Gosse), *K. c. baltica* (Sokolova), *Keratella quadrata* (Müller), *Synchaeta* spp. и др.

Известно, что, наряду с *Leptodora kindti* Focke и *Bythotrephes* sp., *C. pengoi* является крупным планктонным хищником [9], который питается другими зоопланктерами, разрывая покровы тела жертвы на части и поглощая его содержимое [8]. И.К. Ривьер [50] считает, что *C. pengoi* питается науплиями, копеподами и взрослыми особями веслоногих ракообразных – калянид.

Чтобы оценить пресс популяции *C. pengoi* на сообщество зоопланктона, мы сопоставили рацион этих рачков, рассчитанный по уравнению Л.М. Сушени [13] для хищных

ракообразных, с величинами продукции потенциальных пищевых объектов церкопагиса: молоди веслоногих ракообразных, дафний, босмин и мелких коловраток. При этом продукцию зоопланктона определяли физиологическим методом Г.Г. Винберга [5]. Было установлено, что суточный рацион популяции *C. pengoi* пропорционален величинам суточной продукции нехищного зоопланктона. Кроме того, ранее было показано, что с ростом пресса *C. pengoi* на планктонное сообщество в нем снижается доля мелких коловраток и увеличивается средний индивидуальный вес нехищных ветвистоусых ракообразных [15]. Следовательно, в результате выедания церкопагисом мелких планктонных фильтраторов и седиментаторов происходит изменение размерной и трофической структуры сообщества зоопланктона.

В результате этого исследования впервые в гидробиологии была разработана математическая модель, предоставляющая метод количественной оценки степени воздействия хищного вида-вселенца на природное сообщество планктона [16]. Алгоритм данного расчета базируется на современных представлениях об экологических эффектах чужеродных видов [47] и основных принципах экологической физиологии и продукционной гидробиологии [3, 5, 7, 13].

Воздействие (I , IMPACT) популяции вида-вселенца на естественное сообщество животных может быть оценено как произведение величин, отражающих площадь места обитания вида в данном водоеме (R , м²), плотность его популяции (A , численность или биомасса под м²) и некую меру воздействия вида на сообщество или экосистему (E), рассчитанную на одну особь или на единицу биомассы: $I = R \cdot A \cdot E$ [47]. Для измерения степени воздействия (E) популяции *C. pengoi* на естественное сообщество зоопланктона нами [16] было предложено рассматривать величину пресса хищничества церкопагиса в период его максимального развития, т.е. долю, которую его рацион (C_i) составляет от суммарной продукции потенциальных жертв (P_{hz}). Величина удельного обилия *C. pengoi*, т.е. отношение его численности (N_i) к общей численно-

сти зоопланктона (N_z), была принята за меру количественного развития популяции, отражающую роль вида в сообществе (т.е. A). Степень распространения вида-вселенца по акватории данного водоема (R) оценивалась как отношение площади, заселенной особями данного вида (R_i), к общей площади водоема (R_{tot}). Таким образом, была получена формула для расчета суммарного воздействия (I , IMPACT) хищного вида-вселенца на сообщество зоопланктона [16]:

$$I = (R_i / R_{tot}) \cdot (N_i / N_z) \cdot (C_i / P_{hz}), \quad (1)$$

где показатель воздействия (I , IMPACT) выражен безразмерной величиной и может изменяться в пределах $0 \leq \text{IMPACT} \leq 1$.

Аналогичные расчеты с применением этой модели были выполнены для оз. Онтарио, (США), где этот же ветвистоусый планктонный хищник *C. pengoi* является самым недавним успешным вселенцем в озеро [38, 39]. Спустя всего три года после того, как этот рачок был впервые обнаружен в оз. Онтарио, в его ареал вошли также оз. Мичиган [25], оз. Эри [58], а также целый ряд озер в штате Нью-Йорк [39].

В настоящее время *C. pengoi* – один из наиболее массовых видов планктонных хищников в оз. Онтарио. Обычно церкопагис появляется в сообществе зоопланктона оз. Онтарио в небольшом количестве (< 30 экз. м⁻³) в конце июня, и его численность постепенно увеличивается, достигая максимума в период с конца июля до середины августа [40]. В то же время его максимальная численность неуклонно снижается год от года, по сравнению с первым годом после колонизации: от 1759 экз. м⁻³ в 1999 г. до 355 экз. м⁻³ в 2001 г. [40].

Полевые наблюдения на оз. Онтарио показали, что, вероятно, излюбленной пищей церкопагиса в этом озере помимо мелких ветвистоусых служат циклопы, так как вселение *C. pengoi* в этот водоем сопровождалось снижением численности молоди циклопов в эпилимнионе озера [24]. Ввиду того, что мелкие ветвистоусые ракообразные исторически доминировали в летнем сообществе зоопланк-

тона оз. Онтарио, ожидалось, что вселение в озеро хищного церкопагиса может изменить состав сообщества и снизить видовое разнообразие зоопланктона [29, 33, 43]. В связи с этим было предпринято исследование воздействия церкопагиса на более низкие звенья трофической сети, включающее анализ исторических данных по многолетней и сезонной динамике зоопланктона и фитопланктона в оз. Онтарио, лабораторные исследования питания церкопагиса и энергетические расчеты пищевых потребностей этого хищного вселенца [35].

Расчет пресса *C. pengoi* на сообщество зоопланктона оз. Онтарио с помощью предложенной нами модели [16] показал, что максимальному воздействию аборигенные виды подвергались в первый год (1999) после вселения церкопагиса в озеро, когда относительная доля этих рачков в планктоне была наиболее высокой. В последующие годы (2000 и 2001) пресс *C. pengoi* на нехищный зоопланктон оз. Онтарио снижался (рис. 3) в соответствии с сокращением относительной доли церкопагиса в общей численности и биомассе зоопланктона.

Исторические данные по зоопланктону оз. Онтарио хорошо согласуются с предположением о прессе хищничества церкопагиса на основных представителей сообщества зоопланктона. Сопоставление структуры сообщества и обилия зоопланктона в оз. Онтарио в периоды до и после вселения в это озеро церкопагиса свидетельствует о том, что доминирующий летом комплекс видов резко снизил численность после инвазии *C. pengoi* в озеро. Аналогичный результат наблюдался в Рижском и Финском заливах Балтийского моря, где произошло снижение численности босмин, дафний и коловраток после вселения *C. pengoi* в эти водоемы [16, 55].

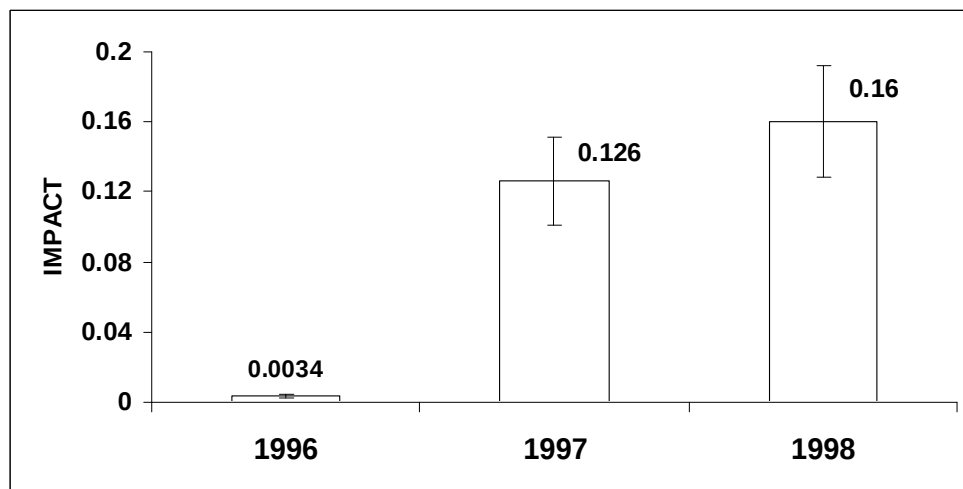
Таким образом, полевые, лабораторные и модельные исследования на оз. Онтарио показали, что в случае высоких концентраций церкопагиса в планктоне, этот хищник элиминирует существенную долю рачков-фитофагов зоопланктона, тем самым не только способствуя массовому развитию фитопланктона, но и составляя конкуренцию за пищу

рыбам-планктофагам [35].

Исследования показали, что характер динамики эффекта хищника *C. pengoi* в оз. Онтарио существенно отличается от динамики воздействия популяции того же вида на зоопланктон в эстуарии р. Невы. В оз. Онтарио пресс церкопагиса достигал значительно более высоких значений, чем в более мелководном солоноватом эстуарии реки Невы (табл. 1). Кроме того, в первый год после вселения рачка в оз. Онтарио его эффект там был максимальным, а в эстуарии р. Невы – минимальным.

Причины этих различий неизвестны, однако сопоставление абсолютных величин численности *C. pengoi* в период его массового развития в оз. Онтарио и в эстуарии р. Невы позволяет сделать некоторые предположения. В первую очередь поражают впечатление исключительно высокие абсолютные величины численности *C. pengoi* в период максимального пресса этого хищника в оз. Онтарио, которые достигали значений > 6000 экз. м^{-3} . Вероятно, развитие популяции *C. pengoi* в оз. Онтарио в этот период не было ограничено прессом планктоноядных рыб. Указанные величины для оз. Онтарио в 15,5 раз превышают максимальную численность церкопагиса в эстуарии р. Невы в период наиболее сильного воздействия этого рачка на зоопланктон. В то же время, количественное выражение максимального пресса популяции *C. pengoi* на зоопланктон в оз. Онтарио превышает таковое в эстуарии р. Невы всего в 5,3 раза. Характерно также, что численность церкопагиса в оз. Онтарио в период минимального пресса этого хищника на сообщество зоопланктона составляла достаточно высокую величину (400 экз. м^{-3}), совпадающую с плотностью популяции *C. pengoi* в эстуарии р. Невы в период максимального воздействия церкопагиса на эстуарный зоопланктон. Вероятно, необычайно высокая концентрация церкопагиса в оз. Онтарио, зарегистрированная в первый год после инвазии рачка в этот водоем, служит главной причиной, определяющей характер динамики пресса этого хищника на аборигенное сообщество зоопланктона. Это подтверждается и

А



Б

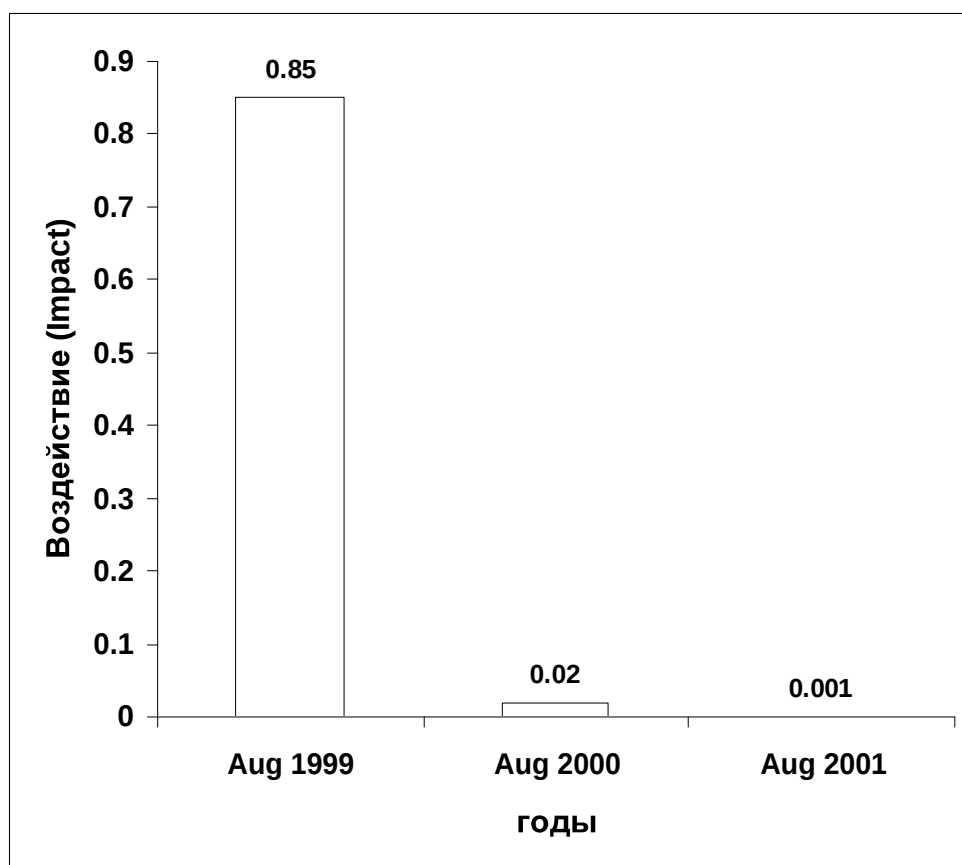


Рис. 3. Количественное выражение динамики пресса *C. pengoi* на сообщество зоопланктона: **А** – в эстуарии р. Невы, **Б** – в глубоководном районе оз. Онтарио, рассчитанное по уравнению (1) в первые три года после инвазии (**А** – данные из [16]; **Б** – данные из [35])

результатами полевых исследований, убедительно показавшими, что в первый же год после своего вселения в озеро церкопагис подрвал популяции основных доминирую-

щих видов ракообразных в оз. Онтарио. Это относится, в частности, к ветвистоусым рачкам *Bosmina longirostris* и циклопам *Diacyclops thomasi*, которые в последующие

Таблица. Сравнительная характеристика численности ($N_{\text{Cерco}}$, экз. м^{-3}) и пресса хищника *C. pengoi* (I, IMPACT) на аборигенное сообщество зоопланктона в оз. Онтарио [35] и в эстуарии р. Невы [15, 16] в течение первых трех лет после инвазии

Параметры	Озеро Онтарио	Эстуарий реки Невы
I_{max}	0,85	0,16
Сроки I_{max} (год после инвазии)	первый	третий
$N_{\text{Cерco}}$ при I_{max}	6200	400
I_{min}	< 0,0010	0,0034
Сроки I_{min} (год после инвазии)	третий	первый
$N_{\text{Cерco}}$ при I_{min}	400	60

годы больше уже не достигали столь высоких концентраций в планктоне оз. Онтарио, как до инвазии церкопагиса [35]. Расчеты трехлетней динамики соотношения пресса этого хищника и скорости продуцирования его пищевых объектов в оз. Онтарио продемонстрировали гораздо более сильное воздействие церкопагиса на аборигенный зоопланктон в этом водоеме по сравнению с эстуарием р. Невы. Выедание церкопагисом доминирующих планктонных фильтраторов (дафний и босмин) в оз. Онтарио привело к подрыву популяций этих рачков, вследствие чего в озере в течение двух последующих лет отмечались нехарактерно высокие величины концентрации хлорофилла «а» в воде [35]. Полученные результаты свидетельствуют о сложности трофических взаимодействий в пелагических сообществах и специфике их видоизменений под влиянием популяций видов-вселенцев в экосистемах разного типа.

Заключение

Таким образом, разнотипность и многообразие биотопов в эстуариях (а именно, наличие районов, различающихся по глубине, степени проточности, степени зарастания и видовому составу высшей водной растительности и т.п.) существенным образом влияет на видовое разнообразие и количественное развитие планктона. Планктонные сообщества в эстуариях характеризуются двумя важнейшими особенностями, отличающими их от соответствующих компонентов в экосистемах водоемов другого типа, а именно: а) закономерным изменением видового разнообразия, состава и количества зоопланктона в про-

странстве в градиентах физических, гидрологических и гидрохимических факторов; б) большим видовым разнообразием зоопланктона при солености ниже критической (т.е. < 5‰).

В ходе многолетних исследований в экосистеме эстуария р. Невы – крупнейшего урбанизированного водоема на северо-западе России – была выявлена актуальность детального изучения и мониторинга видовой и трофической структуры сообществ зоопланктона в связи с возрастающей ролью непреднамеренных интродукций чужеродных видов планктонных организмов в водные экосистемы этого региона. Показано, что за последние 10 лет, прошедшие с момента успешной интродукции *C. pengoi* в восточную часть Финского залива, этот планктонный хищник не оказал существенного ингибирующего влияния на видовое разнообразие зоопланктона в этом районе Балтийского моря. В то же время результаты наблюдений дают основания предполагать, что массовое развитие этого рачка может привести к изменению трофической структуры зоопланктонного сообщества в результате мощного пресса хищничества и, как следствие, к изменению трофического статуса водоема и подрыву кормовой базы рыб. Характер современного распределения *C. pengoi* по акватории Балтийского моря хотя и подвержен межгодовым колебаниям, но все-таки свидетельствует о происходящем процессе расширении ареала этого понтонно-каспийского вида из-за наличия благоприятных температурных, соленостных и трофических условий для его успешной акклиматизации в других районах Балтики.

Разработанный автором метод количественной оценки пресса популяции вселенца на сообщество зоопланктона представляет собой простейшую математическую модель, основанную на сопоставлении скорости продуцирования популяций планктонных организмов, служащих пищей для *C. pengoi*, и пищевых потребностей этого хищника, рассчитанных по зависимостям между массой тела, скоростью потребления пищи и уровнем обмена у водных организмов. Применение этой модели для оценки пресса церкопагиса на зоопланктон эстуария р. Невы и его динамики позволило выразить это воздействие количественно. Показано также, что с ростом пресса церкопагиса на планктонное сообщество эстуария р. Невы в нем снижается доля мелких планктонных фильтраторов и седиментаторов, т.е. происходит изменение размерной и трофической структуры сообщества зоопланктона.

Верификация разработанной модели была выполнена автором на материале по зоопланктону оз. Онтарио (Северная Америка), куда понто-каспийский хищник *C. pengoi* вселился в 1998 г. в ходе антропогенного расширения своего ареала. Расчеты трехлетней динамики соотношения пресса этого хищника и скорости продуцирования его пищевых объектов в оз. Онтарио продемонстрировали гораздо более сильное воздействие церкопагиса на аборигенный зоопланктон в этом водоеме по сравнению с эстуарием Невы.

Ввиду того, что *C. pengoi* является крупным планктонным хищником, способным

при определенных условиях среды оказать существенное влияние на видовое разнообразие, трофическую структуру и продукционные процессы в различных водных экосистемах, дальнейшие натурные наблюдения и экспериментальные исследования его биологии, особенностей питания и размножения необходимы для моделирования влияния этого вселенца на водные сообщества. Анализ и прогнозирование возможных экосистемных эффектов этого и других натурализовавшихся видов-вселенцев с помощью математических моделей представляют собой важное направление исследований и средство для решения целого ряда фундаментальных и прикладных проблем водной экологии. Чрезвычайно актуально, чтобы эти исследования сопровождались мониторингом биологического разнообразия водных сообществ водоемов-реципиентов.

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность академику А.Ф. Алимову за конструктивные критические замечания и обсуждение рукописи статьи. Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты № 04-04-49207, 05-04-90588), программы Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России», программы «Биоресурсы», Госконтрактов №№ 152 и 132, гранта Министерства образования и науки РФ «Ведущие научные школы: школа Продукционной гидробиологии» (НШ-1634.2003.4, НШ-5577.2006.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аладин Н.В. О смещении барьера критической солености в Каспийском и Аральском морях // Зоол. журн. 1983. Т. 62, № 3.
2. Аладин Н.В. Критический характер биологического действия каспийской воды соленостью 7-11‰ и аральской воды соленостью 8-13‰ // Тр. ЗИН АН СССР. 1989. Т. 196.
3. Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л., 1989.
4. Алимов А.Ф., Панов В.Е., Крылов П.И., и др.

Проблема антропогенного вселения чужеродных организмов в водоемы бассейна Финского залива // Экологическая обстановка в Санкт-Петербурге и Ленинградской области в 1997 году: Справочно-аналитический обзор. СПб., 1998.

5. Винберг Г.Г. (ред.). Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968.
6. Деньгина Р.С., Соколова М.Ф. О видовом составе зоопланктона Ладожского озера // Биологические ресурсы Ладожского озера. Л.: Наука, 1968.

7. Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. Киев, 1977.
8. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийские полифемиды в водохранилищах Дона и Днепра // Экология и биология пресноводных беспозвоночных / Тр. ИБВВ АН СССР. Наука, 1965. Вып. 8 (11).
9. Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. Хищные ветвистоусые Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae и Leptodoridae фауны мира. Л.: Наука, 1987.
10. Никулина В.Н. Динамика численности и биомассы фитопланктона // Невская губа: Гидробиологические исследования (Винберг Г.Г., Гутельмахер Б.Л., ред.). Л.: Наука, 1987.
11. Орлова М.И., Панов В.Е., Крылов П.И., Телеш И.В., Хлебович В.В. Изменения в планктонных и донных сообществах восточной части Финского залива Балтийского моря в связи с биологическими инвазиями // Структурно-функциональная организация пресноводных экосистем разного типа (Алимов А.Ф., Иванова М.Б., ред.) / Тр. ЗИН РАН. 1999. Т. 279.
12. Силина Н.И. Зоопланктон и его участие в биотическом круговороте // Экосистемные модели. Оценка современного состояния Финского залива. Часть II. Гидрометеорологические, гидрохимические, гидробиологические, геологические условия и динамика вод Финского залива (Давидан И.Н., Савчук О.П., ред.). СПб.: Гидрометеиздат, 1997.
13. Сущенко Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск, 1975.
14. Телеш И.В. Коловратки и ракообразные планктона // Невская губа: Гидробиологические исследования (Винберг Г.Г., Гутельмахер Б.Л., ред.). Л.: Наука, 1987.
15. Телеш И.В., Литвинчук Л.Ф., Большагин П.В., Крылов П.И., Панов В.Е. Особенности биологии понто-каспийского вида *Cercopagis pengoi* (Crustacea: Onychopoda) в Балтийском море // Виды-вселенцы в Европейских морях России / Тр. ММБИ КНЦ РАН. Апатиты, 2000.
16. Телеш И.В., Большагин П.В., Панов В.Е. Количественная оценка воздействия вида-вселенца *Cercopagis pengoi* (Crustacea: Onychopoda) на структуру и функционирование планктонного сообщества в Финском заливе Балтийского моря // Докл. РАН. 2001. Т. 377, № 3.
17. Хлебович В.В. Физиология эвригалинности: критическая соленость внешней и внутренней среды // Вопросы гидробиологии. М.: Наука, 1965. Т. 1.
18. Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 1974.
19. Хлебович В.В. К биологической типологии эстуариев Советского Союза // Гидробиологические исследования эстуариев. Л.: ЗИН АН СССР, 1986. Т. 141.
20. Хлебович В.В. Критическая соленость и хорогалиникум: современный анализ понятий // Тр. ЗИН АН СССР. 1989. Т. 196.
21. Хлебович В.В., Орлова М.И. Причины и тенденции антропогенного расселения эстуарных организмов // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах (Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г., ред.). М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004.
22. Хлебович Т.В. Планктонные инфузории // Невская губа: Гидробиологические исследования (Винберг Г.Г., Гутельмахер Б.Л., ред.). Л.: Наука, 1987.
23. Ярвеколье А.А. Донная фауна восточной части Балтийского моря. Таллин: Валгус, 1979.
24. Benoit H.P., Johannsson O.E., Warner D., Sprules W.G. & Rudstam L. Assessing the impact of a recent predatory invader: The population dynamics, vertical distribution and potential prey of *Cercopagis pengoi* in Lake Ontario // Limnol. and Oceanogr., 2002. Vol. 40.
25. Charlebois P.M., Raffenberg M.J., Dettmers J.M. First occurrence of *Cercopagis pengoi* in Lake Michigan // J. of Great Lakes Res., 2001. Vol. 27.
26. Day J.W., Hall C.A., Kemp W.M., Yanez-Arancibia A. Estuarine Ecology. New York: John Wiley, 1989.
27. Elliott M., McLusky D.S. The need for definitions in understanding estuaries // Estuarine, Coastal and Shelf Sci., 2002. Vol. 55.
28. Hernroth L., Ackefors H. The zooplankton of the Baltic proper. A long-term investigation of the fauna,

- its biology and ecology // Report to the Institute of Marine Res., 1979.
29. Johannsson O.E., Mills E.L., O'Gorman R. Changes in the nearshore and offshore zooplankton communities in Lake Ontario, 1981-1988 // Can. J. of Fisheries and Aquatic Sci., 1991. Vol. 48.
 30. Khlebovich V.V. Some peculiar features of hydrochemical regime and the fauna of mesohaline waters // Marine Biol. 1968. Vol. 2, № 1.
 31. Khlebovich V.V. Aspects of animal evolution related to critical salinity and internal state // Marine Biol. 1969. Vol. 2, № 4.
 32. Kinne O. Salinity – Animals – Invertebrates // Marine Ecology (Kinne O., ed.). London: Wiley Interscience, 1971.
 33. Lampman G.G., Makarewicz J.C. The phytoplankton zooplankton link in the Lake Ontario food web // J. of Great Lakes Res., 1999. Vol. 25.
 34. Laprise R., Dodson J.J. Environmental variability as a factor controlling spatial patterns in distribution and species diversity of zooplankton in the St. Lawrence Estuary // Marine Ecol. Progr. Series. 1994. Vol. 107.
 35. Laxson C.L., McPhedran K.N., Makarewicz J.C., Telesh I.V., MacIsaac H.J. Effects of the non-indigenous cladoceran *Cercopagis pengoi* on the lower food web of Lake Ontario // Freshwater Biol. 2003. Vol. 48.
 36. Leppäkoski E. Introduced Species – Resource or Threat in Brackish-Water Seas? Examples from the Baltic and Black Sea // EMECS'90. 1991. Vol. 23.
 37. Leppäkoski E., Olenin S., Gollasch S. The Baltic Sea – a field laboratory for invasion biology // Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management (Leppäkoski E., Gollasch S. & Olenin S., eds.). Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2002.
 38. MacIsaac H.J., Grigorovich I.A., Hoyle J.A., Yan N.D., Panov V.E. Invasion of Lake Ontario by the Ponto-Caspian predatory cladoceran *Cercopagis pengoi* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1999. Vol. 56.
 39. Makarewicz J.C., Grigorovich I.A., Mills E.L., et al. Distribution, fecundity and genetics of *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) (Crustacea, Cladocera) in Lake Ontario // J. of Great Lakes Res., 2001. Vol. 27.
 40. Makarewicz J.C., Damske B.T., Laxson C.L., MacIsaac H.J., Grigorovich I.A. Seasonal and vertical distribution, food web dynamics and contaminant biomagnification of *Cercopagis pengoi* in Lake Ontario // Proc. of the 10th Intern. Conf. on Aquatic Invasive Species. Alexandria PA, 2002.
 41. McLusky D.S. The estuarine ecosystem. John Wiley and Sons, New York, 1981.
 42. McLusky D.S. Marine and estuarine gradients // Netherlands J. Aquat. Ecol. 1993. Vol. 27.
 43. O'Gorman R., Bergstedt R.A., Eckert T.C. Prey fish dynamics and salmonine predator growth in Lake Ontario, 1978-84 // Can. J. of Fish. and Aquat. Sci. 1987. Vol. 44.
 44. Olenina I., Olenin S. Environmental problems of the south-eastern Baltic coast and the Curonian Lagoon // Baltic Coastal Ecosystems. Structure, Function and Coastal Zone Management (Schernewski G., Schiewer U., eds.). Berlin: Springer-Verlag, 2002.
 45. Panov V.E., Krylov P.I., Telesh I.V. The Caspian predatory cladoceran *Cercopagis pengoi* invades the Gulf of Finland // BFU Res. Bull. 1996. № 2.
 46. Panov V.E., Krylov P.I., Telesh I.V. The St. Petersburg harbour profile // Initial Risk Assessment of Alien Species in Nordic Coastal Waters (Gollasch S., Leppakoski E., eds). Nord 1999. V. 8.
 47. Parker I.M., Simberloff D., Lonsdale W.M., et al. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders // Biol. Invasions. 1999. V. 1.
 48. Remane A. Die Brackwasserfauna // Zool. Anz. (Suppl.). 1934. Bd. 7.
 49. Remane A. Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee // Tierwelt der Nord- und Ostsee. 1940. Lf. 34, Heft 1a.
 50. Rivier I.K. The Predatory Cladocera (Onychopoda: Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae) and Leptodoridae of the World. Leiden, Backhuys Publishers, 1998. (Guides to the Identification of the Microvertebrates of the Continental Waters of the World, 13).
 51. Schernewski G., Schiewer U., eds. Baltic Coastal Ecosystems: Structure, Function and Coastal Zone Management. Berlin: Springer Verlag, 2002.
 52. Telesh I.V. Species composition of planktonic Rotifera, Cladocera and Copepoda in the littoral

- zone of Lake Ladoga // *Hydrobiol.* 1996. Vol. 322.
53. *Telesh I.V.* Plankton of the Baltic estuarine ecosystems with emphasis on Neva Estuary: a review of present knowledge and research perspectives // *Mar. Poll. Bull.* 2004. Vol. 49.
54. *Telesh I.V., Alimov A.F., Golubkov S.M., Nikulina V.N., Panov V.E.* Response of aquatic communities to anthropogenic stress: a comparative study of Neva Bay and the eastern Gulf of Finland // *Hydrobiol.* 1999. Vol. 393.
55. *Telesh I.V., Ojaveer H.* The predatory water flea *Cercopagis pengoi* in the Baltic Sea: invasion history, distribution and implications to ecosystem dynamics // *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management* (Leppäkoski E., Gollasch S., Olenin S., eds.). Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2002.
56. *Telesh I.V., Heerkloss R.* Atlas of Estuarine Zooplankton of the Southern and Eastern Baltic Sea. Part I: Rotifera. Hamburg: Verlag Dr. Kovač, 2002.
57. *Telesh I.V., Heerkloss R.* Atlas of Estuarine Zooplankton of the Southern and Eastern Baltic Sea. Part II: Crustacea. Hamburg: Verlag Dr. Kovač, 2004.
58. *Therriault T.W., Grigorovich I.A., Kane D.D., et al.* Range expansion of the exotic zooplankter *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) into western Lake Erie and Muskegon Lake // *J. of Great Lakes Res.*, 2002. Vol. 28.
59. *Zenkevich L.A.* The classification of brackish water basins as exemplified by the seas of the USSR // *Arch. Oceanogr. Limnol.* (Venezia). 1959. V. II (suppl.).

IMPACT OF BIOLOGICAL INVASIONS ON DIVERSITY AND FUNCTIONING OF ZOOPLANKTON COMMUNITIES IN THE ESTUARINE ECOSYSTEMS OF THE BALTIC SEA (A REVIEW)

© 2006 Irena V. Telesh

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg

Long-term study of zooplankton in the Neva Estuary ecosystem, one of the largest urbanized gulfs of the Baltic Sea, revealed the actuality of biodiversity investigations related to the increasing role of unintentional introduction of invasive species of planktonic organisms into the aquatic ecosystems. Peculiarities of plankton communities in the Baltic estuaries were analyzed in relation to the problem of “biological pollution” and present-day viewpoint on the “paradox of brackish waters”. It was shown that during 10 years since planktonic predator *Cercopagis pengoi* successfully invaded the eastern Gulf of Finland these crustaceans have not caused significant inhibitory effects on the high species diversity in this region of the Baltic Sea. The original method for the evaluation of the invaders’ impact on zooplankton community elaborated by the author was verified using the data from Lake Ontario (North America). The study demonstrated the much stronger impact of *Cercopagis* on the aboriginal zooplankton community in Lake Ontario compared to the Neva Estuary ecosystem. Results of this investigation witness for the complexity of trophic interactions in the pelagic communities and specificity of their transformations under the impact of invasive species in aquatic ecosystems of different types.