

УДК 574/577:591.95(261.245)

ВОЗДЕЙСТВИЕ ВСЕЛЕНЦА *CERCOPAGIS PENGOI* (OSTROUMOV, 1891) НА СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНУЮ ОРГАНИЗАЦИЮ ЗООПЛАНКТОНА ВИСЛИНСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

© 2019 Науменко Е.Н.^{a, b, *}, Телеш И.В.^{c, **}

^a Калининградский государственный технический университет, Калининград, 236022, РФ

^b Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Калининград, 236022, РФ

^c Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, 199034, РФ
e-mail: *elenan.naumenko@gmail.com, **Irena.Telesh@zin.ru

Поступила в редакцию 12.10.2018. После доработки 02.05.2019. Принята к публикации 16.05.2019.

Представлены результаты многолетних исследований в режиме мониторинга динамики численности вида-вселенца *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) в Вислинском (Калининградском) заливе Балтийского моря и его воздействия на структурно-функциональную организацию сообщества зоопланктона. Получены данные о влиянии вселенца на таксономическую структуру зоопланктона и его продукционные характеристики. Установлено, что в многолетнем аспекте сложность сообщества в целом увеличилась, а величина пресса *C. pengoi* на зоопланктон, рассчитанная по Импакт-индексу, снизилась. В то же время, численность и продукция доминирующих видов Rotifera, Cladocera и Copepoda снизились. Для прогностических целей рассчитано уравнение зависимости величины пресса хищного вселенца на сообщество зоопланктона от средней плотности его популяции.

Ключевые слова: Вислинский залив, Балтийское море, зоопланктон, *Cercopagis pengoi*, таксономическая структура, продукция, Импакт-индекс.

Введение

Расширение ареалов видов способствует увеличению биологического разнообразия, однако неконтролируемое вселение в водоёмы и натурализация потенциально опасных чужеродных организмов ставит актуальные задачи по изучению их воздействия на структурно-функциональную организацию сообществ гидробионтов и экосистем в целом [Алимов и др., 2004; Дгебуадзе и др., 2006, 2008; Telesh, 2017; Самые опасные..., 2018; Skarlato et al., 2018]. Чужеродные виды попадают в водоёмы разными путями, из которых наиболее важным является судоходство [Алимов и др., 2004]. При этом выжить в новых условиях и натурализоваться могут, как правило, только виды с эффективными адаптивными стратегиями и

широкой экологической валентностью, обладающие высокой конкурентной способностью [Скарлато, Телеш, 2017; Schubert et al., 2017]. Однако исход этих конкурентных взаимодействий не всегда благоприятен для популяций аборигенных видов [Telesh et al., 2016].

В 1992 г. в Рижском заливе Балтийского моря был впервые обнаружен новый для данного региона вид ветвистоусых ракообразных Понто-Каспийского происхождения – *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) [Ojaveer, Lumberg, 1995]. С этого этапа началась быстрая колонизация Балтики этим видом, и в течение нескольких лет он успешно распространился по всей акватории моря: с 1995 г. церкопагис обитает в Финском заливе [Panov et al., 1996], с 1997 г. – у побережья Швеции и в централь-

ной открытой части Балтики [Gorokhova et al., 2000], с 1999 г. – в Гданьской впадине и Слупском жёлобе, а также Гданьском, Вислинском и Куршском заливах [Науменко, Полунина, 2000; Panov et al., 1996, 1999; Telesh, Ojaveer, 2002].

Вселение относительно крупного (длина тела до 3.0 мм, длина хвостовой иглы в 3–7 раз превышает длину тела рачка) хищного беспозвоночного в Балтийское море и его эстуарии сразу же привлекло пристальное внимание исследователей. Были начаты наблюдения за динамикой численности этого вида и изучение его биологии, вскоре позволившие приблизиться к пониманию возможных причин, способствовавших его расселению [Телеш и др., 2000; Крылов и др., 2004; Телеш, 2006; Litvinchuk, Telesh, 2006]. Был разработан алгоритм оценки (Импакт-индекс) воздействия этого хищного вселенца на аборигенные планктонные сообщества [Телеш и др., 2001; Laxson et al., 2003], а также изучена его роль в трофических цепях высшего порядка [Antsulevich, Välipakka, 2000; Gorokhova et al., 2004]. Результаты этих исследований дали возможность охарактеризовать современный ареал и многие особенности биологии *C. pengoi* в Балтийском море и отдельных частях его акватории [Телеш, 2018].

Вислинский залив, расположенный в юго-восточной части Балтийского моря и представляющий собой полузамкнутый эвтрофный эстуарий лагунного типа [Науменко, 2010; Schubert, Telesh, 2017], также подвергся «атакам» чужеродных видов водных беспозвоночных. Этим инвазиям способствовал интенсивный водообмен с Балтийским морем, который в значительной степени определяет температурный и соленосный режимы в заливе, характеризующиеся существенными колебаниями параметров: например, солёность воды в заливе колеблется от 1 до 8‰ [Сенин и др., 2004].

Масштабные вселения чужеродных видов в Вислинский залив отмечались с 1989 г. [Науменко, 2010; Рудинская, Гусев, 2012]. Этот инвазионный процесс, продолжающийся уже в течение трёх десятилетий, можно разделить

на три периода. Первый период (1989–1999 гг.) связан с вселением и натурализацией североамериканского вида полихет *Marenzelleria neglecta* Sikorski & Bick, 2004 и изменениями в структуре донного сообщества Вислинского залива [Rudinskaya, 1999; Ежова и др., 2004]. Второй период (1999–2008 гг.) сопряжён с появлением и натурализацией хищных ветвистоусых рачков *C. pengoi*, которые стали важным компонентом планктонного сообщества Вислинского залива [Науменко, Полунина, 2000]. Третий период определяется масштабным вселением в залив в 2009 г. двустворчатых моллюсков *Rangia cuneata* (G.B. Sowerby I, 1832) [Рудинская, Гусев, 2012] и продолжается в наши дни.

В настоящее время в Вислинском заливе зарегистрировано в общей сложности 22 чужеродных вида из различных таксономических групп [Науменко, 2010; Рудинская, Гусев, 2012]. В составе сообщества зоопланктона из чужеродных видов следует особо отметить веслоногих ракообразных *Acartia tonsa* Dana, 1849 и хищных ветвистоусых рачков *C. pengoi*.

Преыдушие наблюдения за динамикой численности и биомассы *C. pengoi* в Вислинском заливе в режиме мониторинга позволили получить и обобщить сведения о сезонной и многолетней динамике популяции этого вселенца [Науменко, 2018], а также выявить особенности онтогенетического развития вида [Полунина, 2017]. В то же время, вопрос о воздействии церкопагиса на структуру и функционирование сообщества зоопланктона Вислинского залива долгие годы оставался открытым [Науменко, Телеш, 2008].

Целью данной работы было изучение функциональной роли популяции *C. pengoi* и количественная оценка воздействия этого хищного вселенца на таксономическую структуру, сложность сообщества и продукционные характеристики зоопланктона в Вислинском заливе.

Материал и методика

Материалом для данной работы послужили пробы зоопланктона, собранные в 1979–2016 гг. Пробы собирали в российской части Вис-

линского залива в режиме мониторинга один раз в месяц, с мая по ноябрь, на 9 стандартных станциях, расположенных согласно гидрологическому делению водоёма [Чечко, 2002] (рис.1).

Орудием лова служил 5-литровый планктонобатометр Дьяченко–Кожевникова [Столбунова, Кожевников, 1977]. На каждой станции отбирали интегральную пробу с трёх горизонтов (поверхностного: 0.5 м, среднего: 1.0–1.5 м и нижнего: более 2.5 м), которую процеживали через газ со стороной ячеи 150 мкм. Пробы фиксировали 4%-м формалином с добавлением сахарозы для предотвращения выпадения яиц из марсупиев у ветвистоусых ракообразных [Haney, Hall, 1973]. Для анализа использовали массив данных за май–август с 1979 по 2016 г., который составил 990 количественных проб.

Камеральную обработку проб осуществляли по общепринятой методике счётным методом Гензена [Киселёв, 1969; Салазкин и др., 1984]. Ракообразных сортировали на размерно-возрастные группы, соответствующие стадиям развития. У *Sopheroda* науплии классифициро-

вали на ортонауплии и метанауплии, копеподиты – на I–III и IV–V стадии, половозрелых особей – на самцов, самок без яйцевых мешков и самок с яйцевыми мешками. У *Cladocera* выделяли размерно-возрастные группы, соответствующие стадиям развития (линькам). У рачков *C. pengoi* размером от 0.50 мм до 3.00 мм выделяли размерные группы с шагом 0.25 мм. Биомассу организмов определяли по зависимостям массы тела от длины особи [Балушкина, Винберг, 1979а, 1979б].

Расчёт скорости продукции и интегральной продукции зоопланктона, а также его функциональных характеристик производили по программе Е.В. Щукиной; в основу алгоритма положены общепринятые способы расчёта продукции [Науменко, 2010]. Исходными данными для расчёта продукции зоопланктона служили: численность, средняя длина особи, стадия развития особи (для копепод), начало размерного интервала (для кладоцер), плодовитость; учитывалась поправка на температуру воды. При внесении температурных поправок коэффициент Q_{10} для длительности развития принимали равным 2–3, для скорости обмена

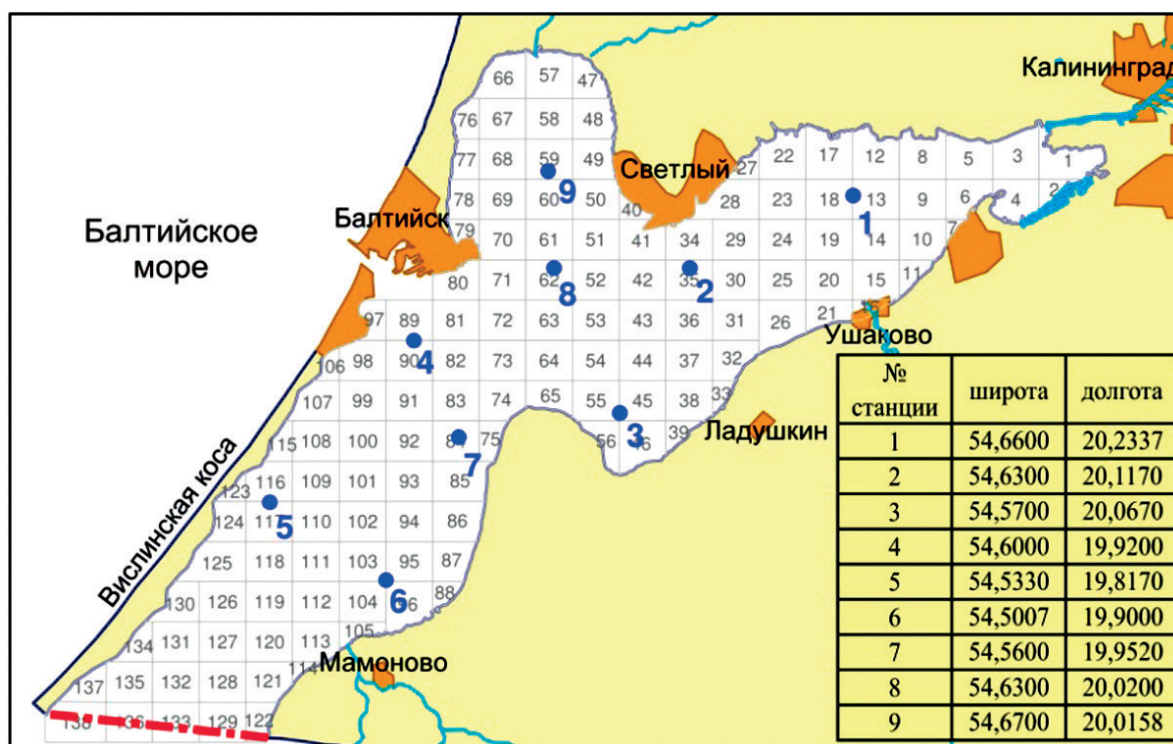


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб в Вислинском заливе [по Науменко, 2018, с изменениями].

2.25 [Иванова, 1985]. Энергетический эквивалент сырого вещества гидробионтов считали равным 0.5 кал/мг [Алимов и др., 2013].

Определение рационов беспозвоночных произведено с учётом усвояемости пищи, которая принималась равной для мирных 0.6, всеядных 0.7, хищников 0.8. К мирным беспозвоночным отнесены все кладоцеры (кроме лептодоры и церкопагиса), науплиальные и младшие копеподитные стадии всех веслоногих, а также вся популяция диаптомусов и коловратки (кроме аспланхн и трихоцерок). В число хищников включены IV–VI копеподитные стадии *Megacyclops viridis* Jurine, 1820 (численность которых в Вислинском заливе низка), коловратки рода *Trichocerca*, а также ветвистоусые ракообразные *Leptodora kindtii* Focke, 1844 и *C. pengoi*. Старшие копеподитные стадии остальных веслоногих рачков, а также аспланхны отнесены к всеядным видам [Крылов, 1989; Монаков, 1998].

Воздействие (Импакт-индекс, I) популяции *C. pengoi* на структуру и функционирование сообщества зоопланктона Вислинского залива было оценено по методу, основанному на соотношении рациона церкопагиса и продукции его потенциальных пищевых объектов [Телеш и др., 2001]. Расчёт выполняли по формуле:

$$I = (N_{\text{cerco}} / N_z) \times (C_{\text{cerco}} / P_{\text{hz}})$$

где I – мера воздействия (Импакт-индекс) церкопагиса на сообщество зоопланктона (безразмерная величина, изменяющаяся в пределах от 0 до 1), N_{cerco} – численность *C. pengoi* (экз./м³), N_z – общая численность зоопланктона (экз./м³), C_{cerco} – рассчитанный суточный рацион *C. pengoi* (кал/м³ за сутки), P_{hz} – суточная продукция нехищного зоопланктона, которым может питаться *C. pengoi* (кал/м³ за сутки).

Пресс хищного питания *C. pengoi* на сообщество зоопланктона оценивали в период максимальной численности вселенца. Основываясь на собственных и литературных данных, в качестве потенциальных жертв церкопагиса рассматривали всех нехищных ветвистоусых ракообразных, науплиев, копеподитов I–III стадий веслоногих ракообразных, а также I–VI

стадии Calanoida (*Eurytemora affinis*, *Acartia tonsa*) [Laxson et al., 2003].

При анализе данных материал был разделён на временные периоды: 1979–1988 гг. (отсутствие значимых вселенцев в экосистеме), 1989–1998 гг. (вселение и натурализация полихет *M. neglecta* [Науменко и др., 2014]), 1999–2008 гг. (вселение и натурализация *C. pengoi*), 2009–2016 гг. (вселение и натурализация двустворчатых моллюсков *R. cuneata* [Рудинская, Гусев, 2012]). Сравнительный анализ средних значений численности и биомассы изучаемых групп для этих четырёх периодов времени проводился с помощью множественного сравнения Тьюки при уровне значимости $p < 0.05$. В тех случаях, когда наблюдались значимые ($p < 0.05$) различия между средними значениями, то есть при наличии тренда, использовали нелинейные модели регрессии для количественного описания этих тенденций. Адекватность модели оценивали с помощью R^2 . Статистический анализ проводили с помощью Statistica 7 и с использованием языка R в среде R Studio 1.0.44.

Далее в таблицах и по тексту указаны среднеголетние значения численности, биомассы и других показателей и их среднеквадратическое отклонение ($\pm\sigma$); на рисунках отражены только $+\sigma$.

Результаты

Структура сообщества. Зоопланктон Вислинского залива представлен 74 таксонами рангом ниже рода: Rotifera – 36; Cladocera – 16; Copepoda – 22 (табл.).

В структуре сообщества зоопланктона по численности преобладали Rotifera и Copepoda, относительная численность которых в многолетнем аспекте существенно не менялась. Доля Cladocera была незначительной: 2–4% от общей численности зоопланктона (рис. 2).

По численности среди коловраток доминировали *Filinia longiseta* (36%); также преобладали *Keratella quadrata* (16%), *Brachionus angularis* (11%) и *K. cochlearis* (7%). (Полные латинские названия видов с указанием авторов приведены в Таблице.) У ветвистоусых

Таблица. Современный видовой состав зоопланктона Вислинского залива (**жирным** шрифтом выделены виды, впервые обнаруженные в заливе [по Науменко, 2010]).

№ п/п	Вид	Дата обнаружения	Место обнаружения	Источник
Rotifera Cuvier, 1817				
1	<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850		С*, П	Vanhöffen, 1917
2	<i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851		С, П	Vanhöffen, 1917
3	<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas, 1766		П	Róžańska, 1963
4	<i>Brachionus calyciflorus amphiceros</i> Ehrenberg, 1838		С, П	Vanhöffen, 1917
5	<i>Brachionus calyciflorus anureiformis</i> Brehm, 1909	05.07.1984	5**	Науменко, 2010
6	<i>Brachionus calyciflorus spinosus</i> Wierzejski, 1891	28.11.1986	4	Науменко, 2010
7	<i>Brachionus diversicornis homocerus</i> (Wierzejski, 1891)	16.08.1988	6	Науменко, 2010
8	<i>Brachionus leydigi</i> Cohn, 1862	07.06.1989	7–9	Науменко, 2010
9	<i>Brachionus plicatilis</i> Mueller, 1786	11.06.1979	9	Науменко, 2010
10	<i>Brachionus quadridentatus brevispinus</i> Ehrenberg, 1832	21.06.1984	1–3	Науменко, 2010
11	<i>Brachionus quadridentatus hyphalmyros</i> Tschugunoff, 1921	21.06.1984	1	Науменко, 2010
12	<i>Brachionus quadridentatus quadridentatus</i> Hermann, 1783		П	Róžańska, 1963
13	<i>Brachionus rubens</i> Ehrenberg, 1838	11.06.1979	1	Науменко, 2010
14	<i>Brachionus urceus</i> (Linnaeus, 1758)		С, П	Vanhöffen, 1917
15	<i>Euchlanis dilatata dilatata</i> Ehrenberg, 1832		С, П	Vanhöffen, 1917
16	<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)		С, П	Vanhöffen, 1917
17	<i>Hexarthra fennica</i> (Levander, 1892)		С	Róžańska, 1963
18	<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)		П	Róžańska, 1963
19	<i>Keratella cochlearis cochlearis</i> (Gosse, 1851)		С, П	Vanhöffen, 1917
20	<i>Keratella cochlearis tecta</i> (Gosse, 1851)		С, П	Róžańska, 1963
21	<i>Keratella cruciformis cruciformis</i> (Thompson, 1892)		С, П	Vanhöffen, 1917
22	<i>Keratella irregularis</i> Lauterborn, 1898		С, П	Vanhöffen, 1917
23	<i>Keratella quadrata</i> (O.F. Muller, 1786)		С, П	Róžańska, 1963
24	<i>Notholca acuminata</i> (Ehrenberg, 1832)		С, П	Vanhöffen, 1917
25	<i>Notholca squamula</i> (O.F. Muller, 1786)		П	Róžańska, 1963
26	<i>Notholca striata</i> (O.F. Muller, 1786)		П	Róžańska, 1963
27	<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925	03.05.1983	2	Науменко, 2010
28	<i>Polyarthra trigla</i> Ehrenberg		С, П	Vanhöffen, 1917
29	<i>Rotaria rotatoria</i> (Pallas, 1766)		С, П	Vanhöffen, 1917
30	<i>Synchaeta baltica</i> Ehrenberg, 1834	24.04.1989	4–9	Науменко, 2010
31	<i>Synchaeta grandis</i> Zacharias, 1893	23.06.2004	7	Науменко, 2010
32	<i>Synchaeta monopus</i> Plate, 1889	15.05.2003	3–9	Науменко, 2010
33	<i>Synchaeta</i> sp. Ehrenberg, 1832		С, П	Róžańska, 1963
34	<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)		П	Róžańska, 1963
35	<i>Trichocerca capucina</i> (Wierzejski and Zacharias, 1893)	21.06.1985	3–9	Науменко, 2010
36	<i>Trichocerca</i> sp. Lamarck, 1801		С	Vanhöffen, 1917

Cladocera Latreille, 1829				
37	<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller, 1776)		С, П	Vanhöffen, 1917
38	<i>Cercopagis pengoi</i> (Ostroumov, 1891)	09.08.1999	3–9	Науменко, 2010
39	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O.F. Müller, 1785)		П	Róžańska, 1963
40	<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (Jurine, 1820)		П	Крылова, 1985
41	<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Mueller, 1785)		П	Róžańska, 1963
42	<i>Daphnia cristata</i> Sars		П	Крылова, 1985
43	<i>Daphnia cucullata</i> G.O. Sars		С, П	Vanhöffen, 1917
44	<i>Daphnia longispina</i> (O.F. Mueller, 1785)		С, П	Vanhöffen, 1917
45	<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Liévin, 1848)		С, П	Vanhöffen, 1917
46	<i>Eubosmina coregoni</i> (Baird, 1857)		С, П	Vanhöffen, 1917
47	<i>Eubosmina maritima</i> (P.E. Müller, 1867)		С, П	Vanhöffen, 1917
48	<i>Evadne nordmanni</i> Lovén, 1836		М, С	Vanhöffen, 1917
49	<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)		С, П	Vanhöffen, 1917
50	<i>Moina</i> sp. Baird, 1850	16.08.1988	1	Науменко, 2010
51	<i>Pleopsis polyphemoides</i> (Leuckart, 1859)		М, С	Vanhöffen, 1917
52	<i>Pleuroxus uncinatus</i> Baird, 1850		С, П	Vanhöffen, 1917
Copepoda Milne-Edwards, 1840				
53	<i>Acartia bifilosa</i> (Giesbrecht, 1881)		М, С	Vanhöffen, 1917
54	<i>Acartia longiremis</i> (Lilljeborg, 1853)		М, С	Róžańska, 1963
55	<i>Acartia tonsa</i> Dana, 1849		С	Róžańska, 1963
56	<i>Canthocamptus staphylinus</i> (Jurine, 1820)	05.07.1994	1–4, 9	Науменко, 2010
57	<i>Cyclops scutifer</i> G.O. Sars, 1863	03.12.1991	1	Науменко, 2010
58	<i>Cyclops strenuus</i> Fischer, 1851		С, П	Vanhöffen, 1917
59	<i>Cyclops vicinus</i> Ulyanin, 1875		П	Róžańska, 1963
60	<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus, 1857)		С, П	Vanhöffen, 1917
61	<i>Diaptomus graciloides</i> Lilljeborg, 1888		П	Крылова, 1985
62	<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)		П	Крылова, 1985
63	<i>Eurytemora affinis</i> (Poppe, 1880)		С, П	Vanhöffen, 1917
64	<i>Eurytemora hirundoides</i> (Nordquist)		С, П	Vanhöffen, 1917
65	<i>Megacyclops gigas</i> (Claus, 1857)	23.05.1979	1, 9	Науменко, 2010
66	<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)		С, П	Vanhöffen, 1917
67	<i>Mesocyclops dybowskii</i> (Lande, 1890)	15.05.1997	1	Науменко, 2010
68	<i>Mesocyclops leukarti</i> (Claus, 1857)		С, П	Vanhöffen, 1917
69	<i>Nannopus palustris</i> Brady, 1880		С, П	Vanhöffen, 1917
70	<i>Nitokra hibernica</i> (Brady, 1880)		С, П	Vanhöffen, 1917
71	<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	15.05.1997	7	Науменко, 2010
72	<i>Pseudocalanus elongatus</i> (Boeck, 1865)		С, П	Róžańska, 1963
73	<i>Temora longicornis</i> (O.F. Müller, 1785)		С, П	Vanhöffen, 1917
74	<i>Thermocyclops oithonoides</i> (G.O. Sars, 1863)	29.06.1999	1	Науменко, 2010

Примечание: *С – солоноватоводная, П – пресноводная и М – морская части Вислинского залива; ** – номер станции (как на рис. 1).

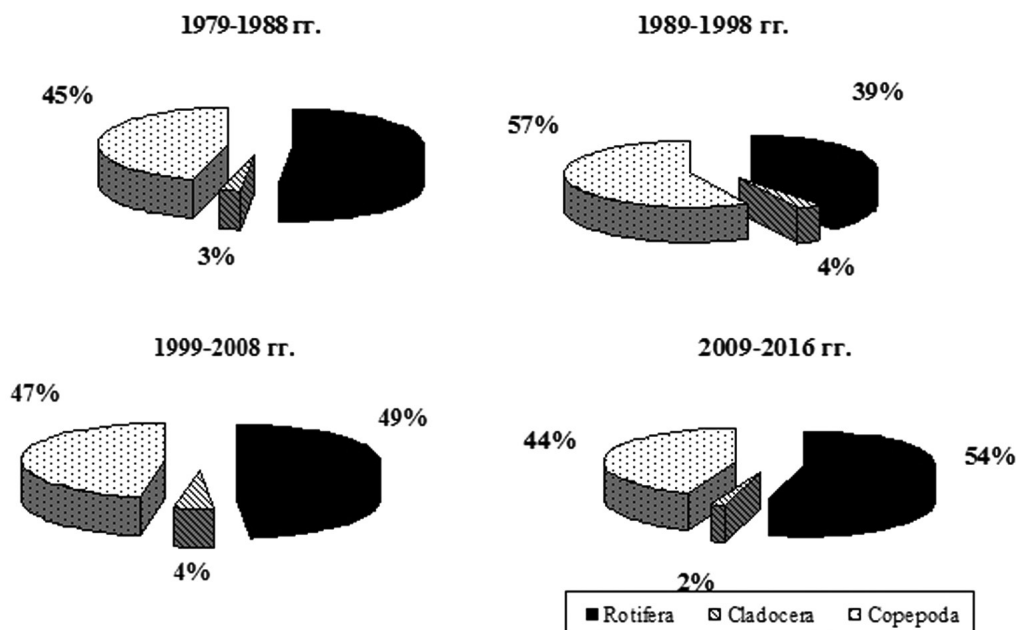


Рис. 2. Вклад Rotifera, Cladocera и Copepoda в структуру сообщества зоопланктона (% от общей численности, $p > 0.05$).

ракообразных по численности доминировали *Diaphanosoma brachiurum* (95%), у веслоногих ракообразных – *E. affinis* (70%) и *A. tonsa* (20%). Структура зоопланктона по биомассе менялась в разные временные периоды (рис. 3).

До вселения *C. pengoi* доля веслоногих ракообразных в биомассе зоопланктона Вис-

линского залива составляла 70%. Однако натурализация крупного хищника в планктонном сообществе в 1999–2008 гг. способствовала снижению вклада Copepoda в общую биомассу зоопланктона до 30%. Одновременно возросла роль Rotifera (44%). В летний период преобладали науплиальные и младшие копеподитные стадии *E. affinis* и *A. tonsa*, что выражалось в

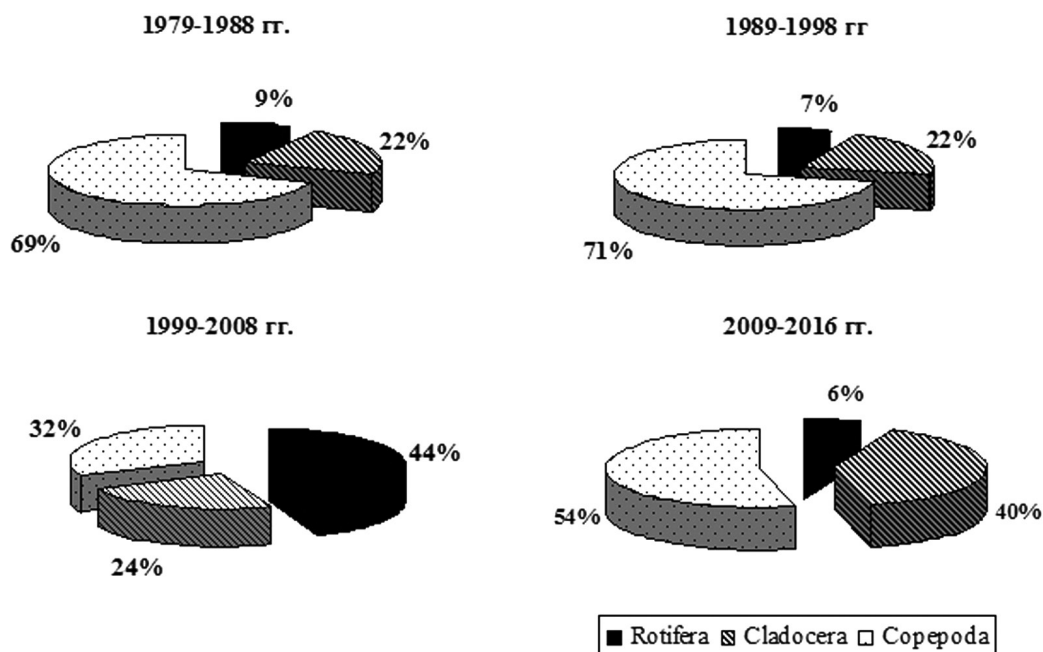


Рис. 3. Вклад Rotifera, Cladocera и Copepoda в структуру сообщества зоопланктона (% от общей биомассы, $p > 0.05$).

снижении биомассы копепод. Увеличение доли коловраток в биомассе зоопланктона связано с высокой численностью *F. longiseta* и *B. angularis*. Вселение и натурализация двустворчатых моллюсков *R. cuneata* изменили структуру биомассы зоопланктона. Ведущую роль стали играть ракообразные, причём возросло значение ветвистоусых ракообразных (до 40%) и были отмечены вспышки численности *D. brachiurum*.

Наблюдалась тенденция снижения численности коловраток *B. angularis* ($R^2 = 0.5$; $p < 0.05$) и *F. longiseta* ($R^2 = 0.9$; $p < 0.05$), в то время как динамика численности *K. quadrata* и *K. cochlearis* не имела чёткой направленности. Однако

в целом в многолетнем аспекте динамика численности массовых видов Rotifera была сходной (рис. 4).

В период вселения и натурализации *S. pengoi* отмечен пик численности вышеупомянутых видов коловраток, затем следовало снижение этого показателя. Следующий пик развития коловраток совпал с периодом вселения и натурализации моллюсков *R. cuneata*. В настоящее время численность коловраток резко снизилась. Численность доминирующих видов ветвистоусых и веслоногих ракообразных имела тенденцию к снижению (рис. 5).

Наиболее чётко снижение численности отмечено у *L. kindti* ($R^2 = 0.7$; $p < 0.05$) и *E. affinis*

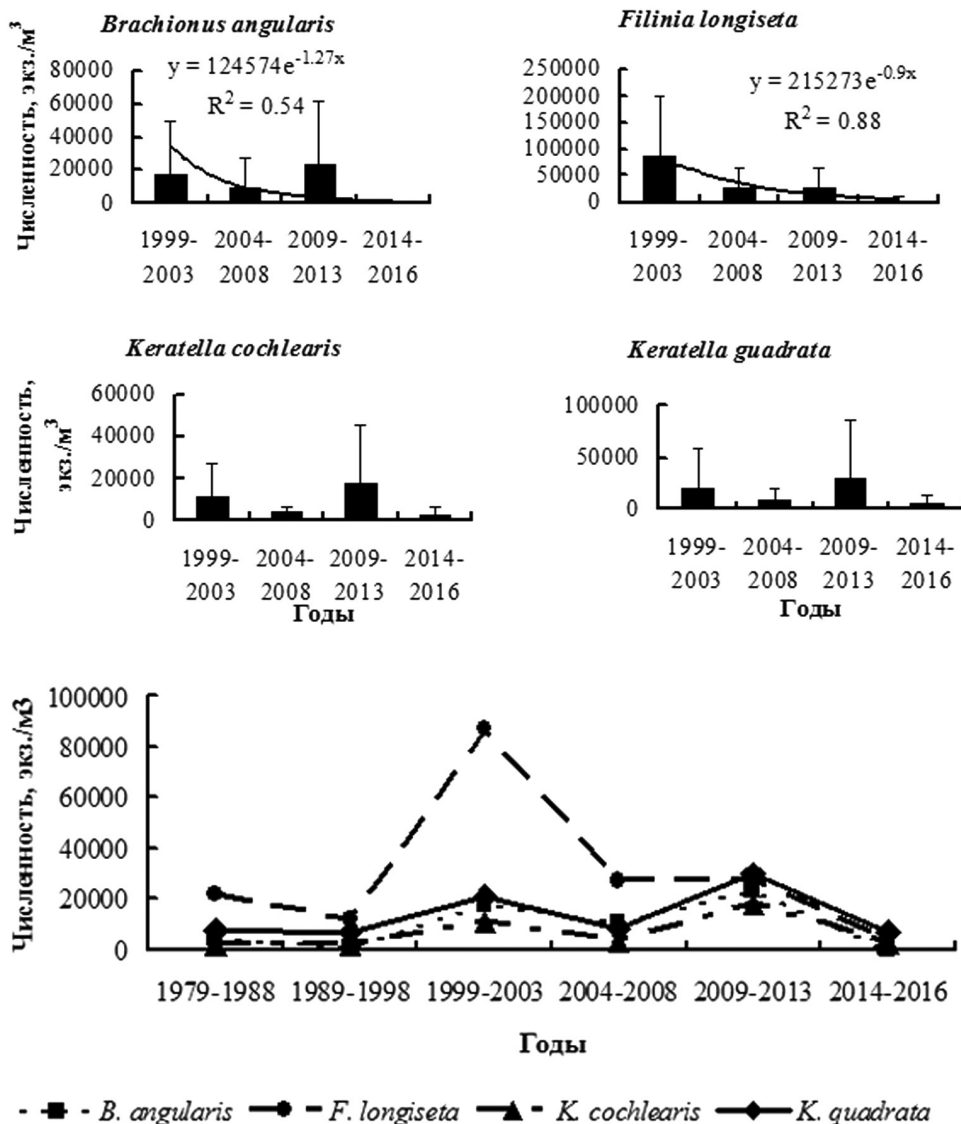


Рис. 4. Средняя за май – август численность массовых видов Rotifera и всех коловраток в Вислинском заливе.

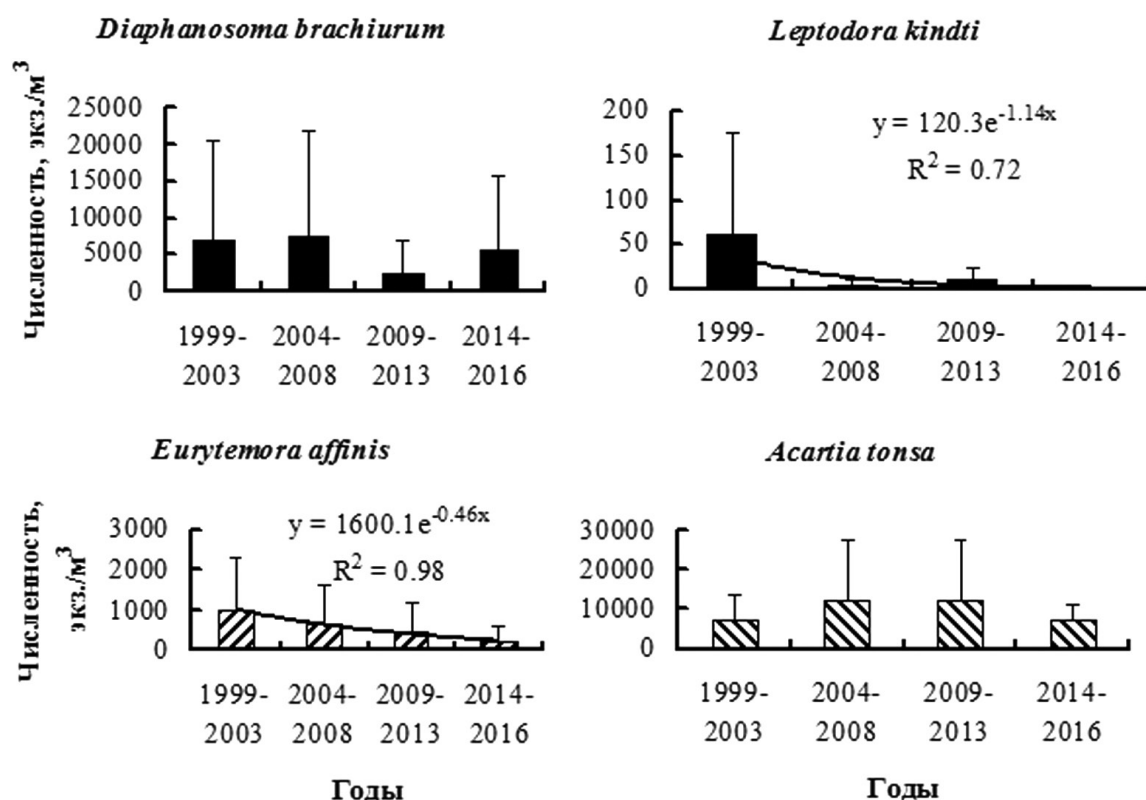


Рис. 5. Средняя за май – август численность массовых видов Cladocera и Copepoda в Вислинском заливе.

($R^2 = 0.98$; $p < 0.05$), в то время как у *D. brachium* и *A. tonsa* этого не наблюдалось.

Функционирование сообщества зоопланктона оценивали по величине суточной продукции (рис. 6).

Продукция коловраток и веслоногих ракообразных снижалась ($R^2 = 0.4$; $p < 0.05$). У ветвистоусых ракообразных в целом (за исключением лептодоры) такого тренда не наблюдалось, в то время как продукция зоопланктона в целом снизилась. Следует отметить устойчивое снижение суточной удельной скорости продукции (C_v) в популяции ведущего вида зоопланктона Вислинского залива – *E. affinis* ($R^2 = 0.97$; $p < 0.05$) после вселения и натурализации *S. pengoi* (рис. 7).

Воздействие хищного питания *S. pengoi* на сообщество зоопланктона, рассчитанное по Импакт-индексу, в период вселения и натурализации было незначительным: максимум $I = 0.1$ (рис. 8).

В дальнейшем до 2008 г. при одинаковой средней численности вида его воздействие на зоопланктон увеличивалось; однако после

натурализации вселенца в Вислинском заливе, начиная с 2009 г., отмечено резкое снижение величины Импакт-индекса. Рассчитано уравнение экспоненциальной зависимости величины пресса *S. pengoi* на зоопланктон от его средней численности в период максимальной плотности популяции вселенца (рис. 8 А).

Обсуждение

Вселение в планктонное сообщество хищного беспозвоночного, как правило, приводит к увеличению биологического разнообразия [Дгебуадзе и др., 2006, 2008; Самые опасные..., 2018] и одновременно способствует увеличению межвидовой конкуренции [Павлов и др., 2006; Telesh et al., 2016]. Вселение *S. pengoi* в солоноватоводный Вислинский залив Балтийского моря на первом этапе не привело к каким-либо существенным изменениям в таксономическом составе зоопланктона, составе доминирующих видов, а также структуре сообщества по численности [Науменко, Телеш, 2008]. В то же время, структура зоопланктона по биомассе в период натурализации вселенца

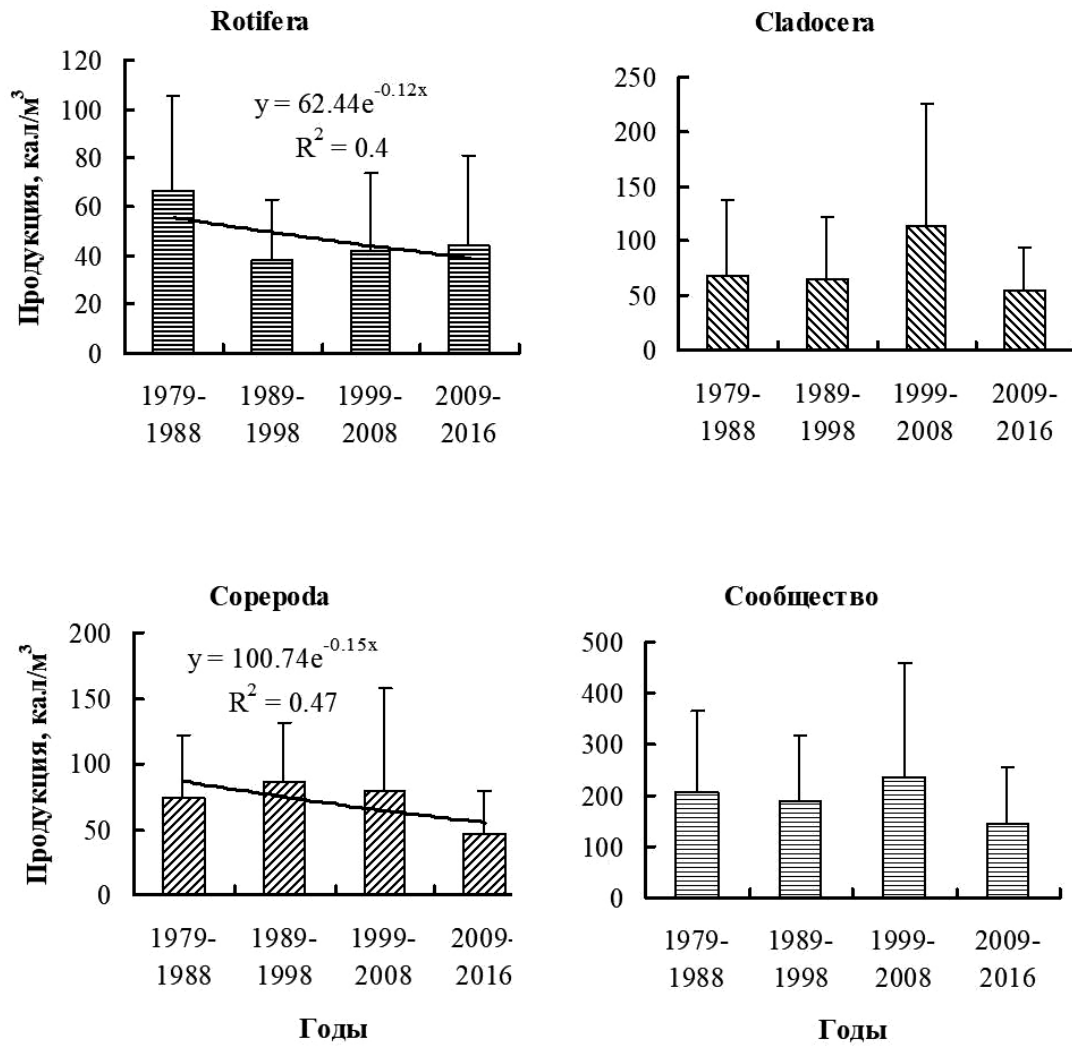


Рис. 6. Многолетняя динамика средней за май – август суточной продукции зоопланктона в Вислинском заливе.

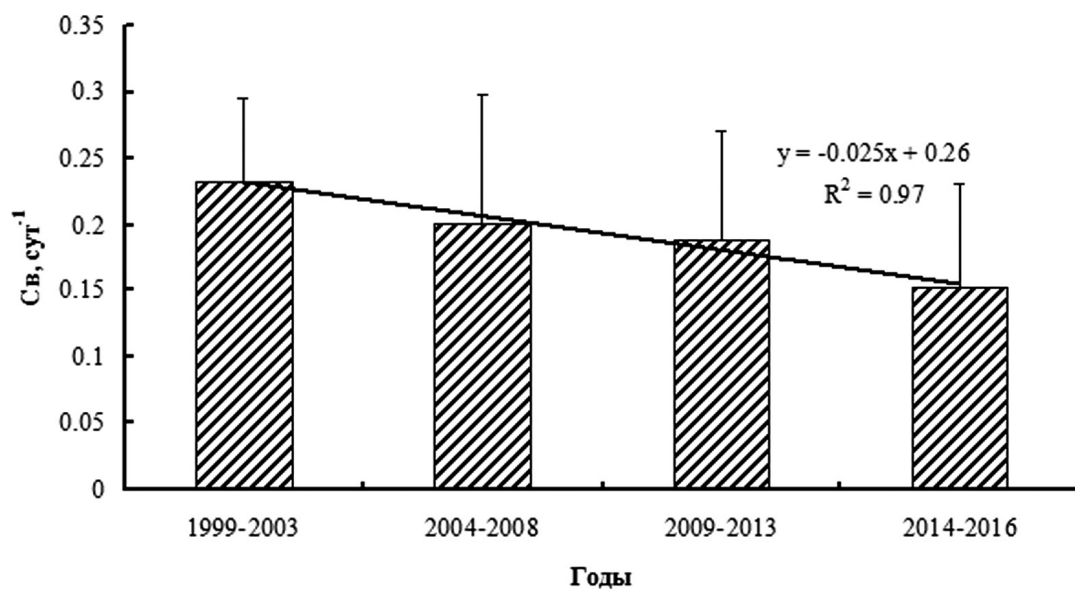


Рис. 7. Суточная удельная скорость продукции (Sw) популяции *Eurytemora affinis* в Вислинском заливе.

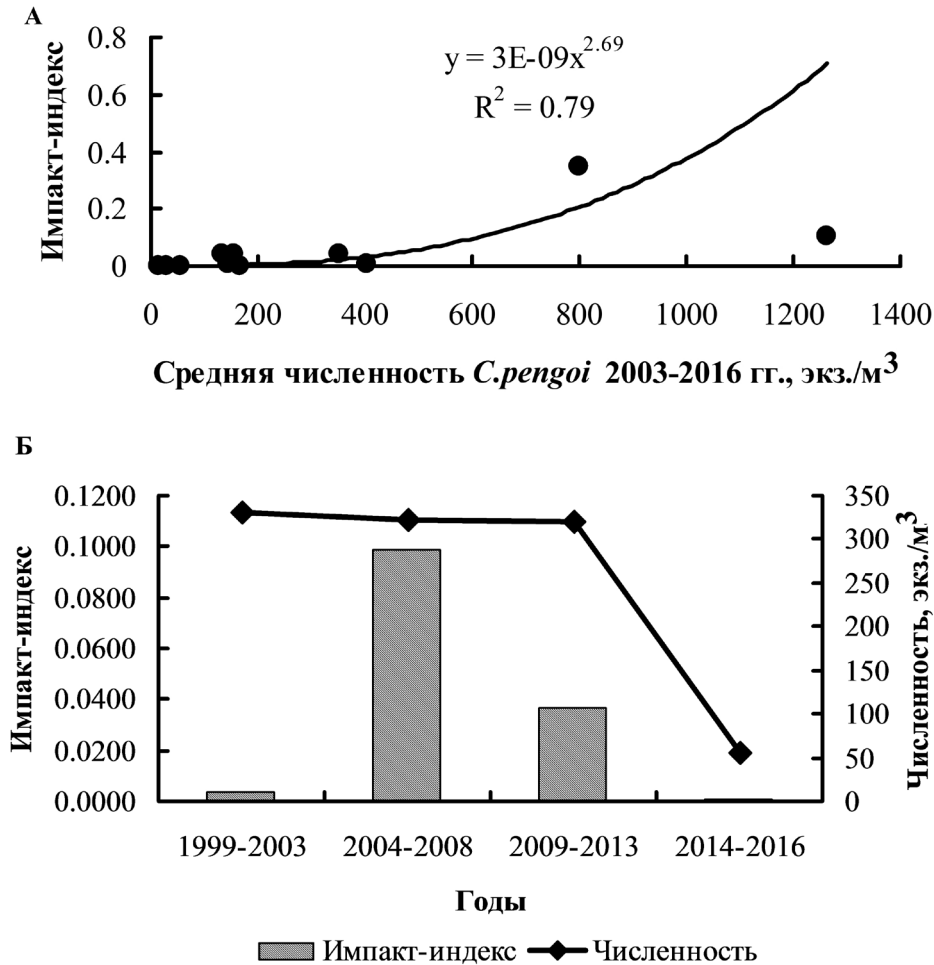


Рис. 8. Связь между воздействием *Cercopagis pengoi* на зоопланктон и среднегодовой численностью этого вселенца в Вислинском заливе. **А**, зависимость Импакт-индекса от средней численности *C. pengoi* ($n=14$; $R^2=0.79$; $p<0.05$); **Б**, величина пресса *C. pengoi* на зоопланктон и численность этого вида, осреднённые за разные периоды исследований (см. разъяснения в тексте; для этапов 1999–2003, 2004–2008 и 2009–2013 гг. $n=5$; для 2014–2016 гг. $n=3$).

(1999–2008 гг.) претерпела изменения: увеличилась относительная биомасса Cladocera, в то время как биомасса Copepoda значительно снизилась.

Следует отметить, что под воздействием видов-вселенцев, как правило, не происходит изменения видового состава, но часто отмечается смена доминирующих видов [Telesh et al., 2016]. Так, массовым видом в сообществе зоопланктона в солоноватоводной части эстуария р. Нева с конца 1990-х гг. стал *C. pengoi*, который успешно натурализовался в эстуарии и заменил веслоногих ракообразных *E. affinis*, которые доминировали ранее, до вселения церкопагиса [Телеш, 2006]. После вселения и натурализации церкопагиса в этом эстуарии увеличилась относительная биомасса

ветвистоусых ракообразных, которая затем снизилась вследствие сокращения популяции этих крупных рачков [Телеш, 2012]. Общее видовое разнообразие сообщества зоопланктона в Вислинском заливе после инвазии *C. pengoi* не увеличилось.

Увеличение продукции зоопланктона после вселения хищных беспозвоночных отмечалось во многих водоёмах [Алимов и др., 2004]. В Вислинском заливе в период натурализации *C. pengoi* (1999–2008 гг.) также наблюдалось повышение суточной продукции зоопланктона; увеличилась также и первичная продукция [Aleksandrov, Rudinskaya, 2016]. Однако после 2009 г., когда залив дополнительно подвергся инвазии мощных фильтраторов – двустворчатых моллюсков *Rangia cuneata*, произошло

снижение суточной продукции зоопланктона, особенно ветвистоусых и веслоногих ракообразных. Величина первичной продукции в заливе сократилась примерно в 3 раза [Aleksandrov, Rudinskaya, 2016]; при этом численность и биомасса доминирующего вида *E. affinis* снизились, уменьшилась также и удельная скорость продукции популяции этих копепод.

По мнению авторов, вселение в водоём мощного фильтратора создало напряжённые трофические отношения среди фитофагов, что также привело к снижению численности вселенцев *C. pengoi*, основу рациона которых составляли крупные коловратки, мелкие виды кладоцер и копеподы *E. affinis*. Ранее в эксперименте было показано, что *C. pengoi* может подавлять развитие популяции *E. affinis* [Lehtiniemi, Gorokhova, 2008]. Натурные данные подтвердили, что вселение *C. pengoi* в восточную часть Финского залива также способствовало снижению численности и биомассы доминирующего вида *E. affinis* [Телеш, 2012]. Несмотря на увеличение первичной продукции в этом районе, продукция зоопланктона снизилась, что повлекло изменение спектров питания промысловых видов рыб. В частности, показано, что в питании балтийской сельди стал преобладать *C. pengoi*, который заменил ранее составлявший основу их рациона вид, *E. affinis*; однако хищник-вселенец оказался менее калорийный, чем абориген-эвритемора, и это послужило одной из причин сокращения вылова балтийской сельди в Финском заливе [Голубков и др., 2010]. Между тем, новые данные о биологии *C. pengoi* в Финском заливе и рассчитанные уравнения соотношения между углеродной и сухой массой тела этих рачков [Telesh, 2017] в перспективе будут способствовать более точному описанию динамики трофических сетей в экосистемах водоёмов, подвергшихся инвазии *C. pengoi*, обладающего большим потенциалом к трансформации пелагических сообществ и способного воздействовать на баланс энергии в водоёме.

Сопоставление величин воздействия хищного питания *C. pengoi* на зоопланктон в разных районах Балтики позволяет утверждать, что пресс этого вселенца в Вислинском заливе

существенно ниже, чем, например, в Финском заливе [Litvinchuk, Telesh, 2006]. Начиная с 2009 г., величины Импакт-индекса *C. pengoi* в Вислинском заливе резко снизились, что определялось невысокой численностью вселенца. Тем не менее, инвазия нового хищника в Вислинский залив способствовала усложнению трофической сети и повышению устойчивости сообщества к внешним воздействиям [Науменко, 2010, 2018]. Впервые рассчитанные нами в рамках данного исследования уравнения зависимости величины пресса хищного вселенца на сообщество от средней численности *C. pengoi* и суточной продукции нехищного зоопланктона имеют прогностическое значение для оценки успешности инвазионного процесса в планктоне эстуарных экосистем.

Заключение

Многолетние наблюдения за динамикой зоопланктонного сообщества Вислинского залива показали, что появление в экосистеме нового крупного ракообразного, способного к хищному питанию, вызвало изменения в структуре и функционировании зоопланктона. Под воздействием *C. pengoi* отмечена трансформация структуры сообщества зоопланктона за счёт усложнения трофической сети, которая стала замыкаться двумя планктонными хищниками. В то же время, несмотря на снижение величин Импакт-индекса, отражающего трофический пресс вселенца на зоопланктон, отмечено достоверное снижение численности и продукции доминирующих видов и особенно *E. affinis*. Подобная тенденция изменений в планктоне под воздействием *C. pengoi* характерна и для других эстуариев Балтийского моря. Нами впервые рассчитано уравнение зависимости величины пресса *C. pengoi* на сообщество зоопланктона от средней численности этого хищного вселенца, имеющее прогностическое значение для оценки успешности инвазионного процесса в эстуариях. Кроме того, установлено, что после вселения в донное сообщество Вислинского залива мощного фильтратора – моллюска *Rangia cuneata*, планктонный хищник *Cercopagis pengoi* стал достоверно снижать свою численность вследствие ухуд-

шения трофических условий в пелагиали. В ближайшей перспективе эти процессы неизбежно приведут к трансформации трофической цепи в экосистеме Вислинского залива и сопутствующим изменениям в биологической продуктивности этого водоёма.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность рецензентам за внимательное прочтение рукописи.

Финансирование работы

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 19-04-00217).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Алимов А.Ф., Богущкая Н.Г., Орлова М.И., Паевский, В.А., Резник С.Я. Антропогенное распространение видов животных и растений: процесс и результат // В кн.: Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богущкой. М.; СПб.: Т-во научных изданий КМК. 2004. С. 16–43.
- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. Продукционная гидробиология. СПб.: Наука, 2013. 343 с.
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // В сб.: Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озёр / Под ред. Г.Г. Винберга. Л., 1979а. С. 58–72.
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // В сб.: Общие основы изучения водных экосистем / Под ред. Г.Г. Винберга. Л., 1979б. С. 169–172.
- Голубков С.М., Максимов А.А., Голубков М.С., Литвинчук Л.Ф. Функциональный сдвиг в экосистеме восточной части Финского залива под влиянием естественных и антропогенных факторов // Доклады Академии наук. 2010. Т. 432. № 3. С. 423–425.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Фенёва И.Ю., Айбулатов Д.Н. Роль биотических взаимоотношений в динамике сообществ ветвистоусых ракообразных // Успехи современной биологии. 2008. Т. 128. № 2. С. 160–170.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Фенёва И.Ю., Будаев С.В. Роль хищничества и конкуренции в инвазионных процессах на примере зоопланктонных сообществ // Биология внутренних вод. 2006. № 1. С. 67–73.
- Ежова Е.Е., Рудинская Л.В., Павленко-Лятун М.В. Вислинский залив. Макрозообентос // Закономерности структурно-функциональной организации водных экосистем различного типа. М.: Научный мир, 2004. С. 146–164.
- Иванова М.Б. Продукция ракообразных в пресных водах / Под ред. Г.Г. Винберга. Л.: Наука. 1985. 246 с.
- Киселёв И.А. Планктон морей и континентальных водоёмов. Т. 1. Вводные и общие вопросы планктонологии. Л.: Наука. 1969. 658 с.
- Крылов П.И. Питание пресноводного хищного зоопланктона / Под ред. И.П. Шамардиной // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Серия Общая экология. Биоценология. Гидробиология. 1989. Т. 7. 145 с.
- Крылов П.И., Большагин П.В., Быченков Д.Е., Науменко Е.Н., Полунина Ю.Ю. Инвазии хищных планктонных Cladocera и возможные причины их успеха // В кн.: Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богущкой. М.; СПб.: Т-во научных изданий КМК. 2004. С. 100–129.
- Крылова О.И. Функционирование планктона и бентоса Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря в связи с их экологическими различиями // АтлантНИРО. Калининград, 1985. 225 с. Деп. в ЦНИИТЭИРХ. 21.10.85; №714-рх.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных / Под ред. А.А. Стрелкова. М.: РАН, 1998. 320 с.
- Науменко Е.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря. Калининград: АтлантНИРО, 2010. 198 с.
- Науменко Е.Н. Сезонная и многолетняя динамика численности популяции вселенца *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) в Вислинском (Калининградском) заливе Балтийского моря // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 1. С. 29–38.
- Науменко Е.Н., Полунина Ю.Ю. *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Crustacea, Cladocera) – новый вселенец в Вислинский залив Балтийского моря // Виды-вселенцы в Европейских морях России. Труды ММБИ КНЦ РАН, Апатиты. 2000. С. 121–130.
- Науменко Е.Н., Рудинская Л.В., Гусев А.А. Влияние видов-вселенцев на структуру зоопланктона и зообентоса в Вислинском заливе Балтийского моря // Региональная экология. Специальный выпуск. 2014. № 1–2 (35). С. 21–28.
- Науменко Е.Н., Телеш И.В. Влияние вселенца *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) на структуру и функционирование сообщества зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря // Известия Самарского НЦ РАН. 2008. Т. 9. № 5/1. С. 244–252.
- Павлов Д.С., Фенёва И.Ю., Будаев С.В., Дгебуадзе Ю.Ю. Роль биотических взаимоотношений в инвазионных процессах на примере зоопланктонных сообществ // Доклады Академии наук. 2006. Т. 408. № 1. С. 139–141.

- Полунина Ю.Ю. Стратегии размножения чужеродных планктонных ракообразных в юго-восточной Балтике // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 4. С. 96–105.
- Рудинская Л.В., Гусев А.А. Вселение североамериканского двустворчатого моллюска *Rangia cuneata* (G.V. Sowerby I, 1831) (Bivalvia: Mactridae) в Вислинский залив Балтийского моря // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 2. С. 115–127.
- Салазкин А.А., Иванова М.Б., Огородникова В.А. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоёмах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИИОРХ. 1984. 33 с.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Т-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Сенин Ю.М., Смыслов В.А., Хлопников М.М. Общая характеристика Вислинского залива // В кн.: Закономерности гидробиологического режима водоёмов разного типа / Под ред. А.Ф. Алимова. М.: Научный мир. 2004. С. 17–18.
- Скарлато С.О., Телеш И.В. Развитие концепции максимального видового богатства протистов в зоне критической солёности воды // Биология моря. 2017. Т. 43. № 1. С. 3–14.
- Столбунова В.Н., Кожевников А.П. Видоизменённая модель планктонобаометра ДК для работы с лодки // Информ. бюлл. Биология внутр. вод / Под ред. Б.А. Флёрова. 1977. № 33. С. 69–73.
- Телеш И.В. Влияние биологических инвазий на разнообразие и функционирование сообществ зоопланктона в эстуарных экосистемах Балтийского моря (обзор) // Известия Самарского НЦ РАН. 2006. Т. 8. № 3. С. 220–232.
- Телеш И.В. Динамика биоразнообразия в градиенте солёности воды на примере зоопланктона эстуариев Балтийского моря // Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоёмов / Под ред. А.Ф. Алимова, С.М. Голубкова. СПб.: Наука, 2012. С. 67–82.
- Телеш И.В. *Cercopagis pengoi* – Церкопагис Пенго // В кн.: Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Т-во научных изданий КМК. 2018. С. 379–384.
- Телеш И.В., Большагин П.В., Панов В.Е. Количественная оценка воздействия вида-вселенца *Cercopagis pengoi* (Crustacea: Ouphoroda) на структуру и функционирование планктонного сообщества в Финском заливе Балтийского моря // Доклады Академии наук. 2001. Т. 377. № 3. С. 427–429.
- Телеш И.В., Литвинчук Л.Ф., Большагин П.В., Крылов П.И., Панов В.Е. Особенности биологии Понто-Каспийского вида *Cercopagis pengoi* (Crustacea: Ouphoroda) в Балтийском море // В кн.: Виды-вселенцы в Европейских морях России. Труды ММБИ КНЦ РАН, Апатиты. 2000. С. 130–151.
- Чечко В.А. Анализ пространственно-временной изменчивости взвешенного вещества Калининградского залива Балтийского моря // Водные ресурсы. 2002. Т. 29. № 4. С. 425–432.
- Aleksandrov S., Rudinskaya L. Effect of mollusk invasion and climate change on long-term changes of primary production in the lagoons of the Baltic Sea // Abstracts 51th European Marine Biology Symposium (Rhodes, 26–30 September 2016). Rhodes, 2016. P. 17.
- Antsulevich A., Välipakka P. *Cercopagis pengoi* – new important food object of the Baltic herring in the Gulf of Finland // International Review of Hydrobiology. 2000. Vol. 85. P. 609–619.
- Gorokhova E., Aladin N., Dumont H.J. Further expansion of the genus *Cercopagis* (Crustacea, Branchiopoda, Onychopoda) in the Baltic Sea, with notes on the taxa present and their ecology // Hydrobiologia. 2000. Vol. 429. P. 207–218.
- Gorokhova E., Fagerberg T., Hansson S. Predation by herring (*Clupea harengus*) and sprat (*Sprattus sprattus*) on *Cercopagis pengoi* in a western Baltic Sea bay // ICES Journal of Marine Science. 2004. Vol. 61. P. 959–965.
- Haney J.F., Hall D.J. Sugar-coated *Daphnia*: A preservation technique for Cladocera // Limnology & Oceanography. 1973. Vol. 18. No. 2. P. 331–333.
- 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 Biology. 2003. Vol. 48. P. 2094–2106.
- Lehtiniemi M., Gorokhova E. Predation of the introduced cladoceran *Cercopagis pengoi* on the native copepod *Eurytemora affinis* in the northern Baltic Sea // Marine Ecology Progress Series. 2008. Vol. 362. P. 193–200.
- Litvinchuk L.F., Telesh I.V. Distribution, population structure, and ecosystem effects of the invader *Cercopagis pengoi* (Polyphemoidea, Cladocera) in the Gulf of Finland and the open Baltic Sea // Oceanologia. 2006. Vol. 48 (S). P. 243–257.
- Ojaveer H., Lumberg A. On the role of *Cercopagis* (*Cercopagis*) *pengoi* (Ostroumov) in Pärnu Bay and the NE part of the Gulf of Riga ecosystem // Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Ecology. 1995. Vol. 5. P. 20–25.
- Panov V.E., Krylov P.I., Telesh I.V. The Caspian predatory cladoceran *Cercopagis pengoi* invades the Gulf of Finland // BFU Research Bulletin. 1996. No. 2. P. 80–81.
- Panov V.E., Krylov P.I., Telesh I.V. The St. Petersburg harbour profile // In: Gollasch S. and Leppäkoski E. (eds). Initial risk assessment of alien species in Nordic coastal waters. Nord 1999: 8. Nordic Council of Ministers, Copenhagen. 1999. P. 225–244.
- Różańska Z. Zooplankton Zalewu Wislanego // Zeszyty Naukowe Wysej Szkoły Rolniczej w Olsztynie. 1963. T. 16. No. 278. S. 41–57.
- Rudinskaya L.V. Water salinity impact upon bottom invertebrates structure in the Vistula Lagoon // Freshwater fish and the herring populations in the coastal lagoons.

- Environment and fisheries. Gdynia, Poland, 6–7 May 1998. Gdynia: Sea Fisheries Institute, 1999. P. 2002–219.
- Schubert H., Telesh I. Chapter 13: Estuaries and coastal lagoons // In: Snoeijs-Leijonmalm P., Schubert H., Radziejewska T. (eds.). Biological Oceanography of the Baltic Sea. Springer Science+Business Media Dordrecht. 2017. P. 483–509.
- Schubert H., Telesh I., Nikinmaa M., Skarlato S. Chapter 7: Physiological adaptations // In: Snoeijs-Leijonmalm P., Schubert H., Radziejewska T. (eds.). Biological Oceanography of the Baltic Sea. Springer Science+Business Media Dordrecht. 2017. P. 255–278.
- Skarlato S.O., Telesh I.V., Matantseva O.V., Pozdnyakov I.A., Berdieva M.A., Schubert H., Filatova N.A., Knyazev N.A., Pechkovskaya S.A. Studies of bloom-forming dinoflagellates *Prorocentrum minimum* in fluctuating environment: contribution to aquatic ecology, cell biology and invasion theory // Protistology. 2018. Vol. 12. No. 3. P. 113–157.
- Telesh I.V. Small details of big importance: Carbon mass determination in the invasive cladoceran *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) by the high temperature combustion method // NeoBiota. 2017. Vol. 33. P. 19–32.
- Telesh I.V., Ojaveer H. The predatory water flea *Cercopagis pengoi* in the Baltic Sea: invasion history, distribution and implications to ecosystem dynamics // In: Leppäkoski E., Gollasch S. and Olenin S. (eds). Invasive Aquatic species of Europe – distribution impacts and management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London. 2002. P. 62–65.
- Telesh I.V., Schubert H., Skarlato S.O. Ecological niche partitioning of the invasive dinoflagellate *Prorocentrum minimum* and its native congeners in the Baltic Sea // Harmful Algae. 2016. Vol. 59. P. 100–111.
- Vanhöffen E. Die niedere Tierwelt des Frischen Haffs // Sitzungsbericht der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin. 1917. No. 2. P. 113–147.

IMPACT OF THE INVASIVE SPECIES *CERCOPAGIS PENGROI* (OSTROUMOV, 1891) ON THE STRUCTURAL AND FUNCTIONAL ORGANIZATION OF ZOOPLANKTON IN THE VISTULA LAGOON OF THE BALTIC SEA

© 2019 Naumenko E.N.^{a, b, *}, Telesh I.V.^{c, **}

^a Kaliningrad State Technical University, Kaliningrad, 236022, Russia

^b Atlantic Research Institute of Fisheries and Oceanography, Kaliningrad, 236022, Russia

^c Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, 199034, Russia

e-mail: *elenan.naumenko@gmail.com, **Irena.Telesh@zin.ru

The article presents the results of long-term monitoring studies of the abundance dynamics of the invasive species *Cercopagis pengroi* (Ostroumov, 1891) in the Vistula (Kaliningradskiy) Lagoon of the Baltic Sea and its impact on the structural and functional organization of zooplankton community. The data on the effect of the invader on zooplankton taxonomic structure and productivity were obtained. It was discovered that, on the long run, the general complexity of plankton community increased, while the impact of *C. pengroi* on zooplankton measured by the Impact-index decreased. At the same time, abundance and production of the dominant species of Rotifera, Cladocera and Copepoda decreased. For the prognostic purposes, the equation was calculated to correlate the predation pressure of *C. pengroi* on zooplankton community with the average abundance of this invader.

Key words: Vistula Lagoon, Baltic Sea, zooplankton, *Cercopagis pengroi*, taxonomic structure, production, Impact index.