

АМБИВАЛЕНТНОСТЬ ПЛАНКТОННЫХ ВСЕЛЕНЦЕВ И ТРАНСФОРМАЦИЯ СООБЩЕСТВ

© 2024 г. И. В. Телеш^а*, Е. Н. Науменко^б

^аЗоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

^бКалининградский государственный технический университет, Калининград, Россия

*e-mail: Irena.Telsh@zin.ru

Поступила в редакцию 10.02.2023 г.

После доработки 29.03.2023 г.

Принята к публикации 17.07.2023 г.

Амбивалентность планктонных вселенцев изучена на примере экосистемных эффектов инвазийных ветвистоусых рачков *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) в Вислинском заливе Балтийского моря. Исследовано влияние вселенца на таксономическую структуру и продуктивность планктона. Установлено, что в многолетнем аспекте пресс *C. pengoi* на зоопланктон сократился; численность, биомасса и продукция доминирующих видов Rotifera, Cladocera и Copepoda также снизились. Негативное воздействие *C. pengoi* на планктонное сообщество выразилось в сокращении кормовой базы молоди балтийской сельди и других рыб-планктофагов. Широкая экологическая ниша церкопагиса способствует расширению его ареала, что может привести к сокращению популяций рачков-фитофагов, усилению “цветений” воды и дальнейшему ухудшению кормовой базы рыб.

Ключевые слова: Вислинский залив, Балтийское море, зоопланктон, *Cercopagis pengoi*, продукция, Импакт-индекс, кормовая база рыб, “цветение” воды

DOI: 10.31857/S0320965224010165 **EDN:** yuyijl

ВВЕДЕНИЕ

Биологическое загрязнение водных экосистем, которое интенсифицировалось с середины XX в., вызывает серьезную озабоченность научного сообщества. Проникновение чужеродных видов в новые местообитания служит одной из причин глобальных изменений в биогеографии, которые тесно связаны с антропогенным воздействием на окружающую среду. Высокая скорость антропогенного расселения видов в новые экосистемы за последнее столетие вызывает как изменения экосистем-реципиентов, так и многочисленные, далеко идущие последствия для экономики прибрежных стран и здоровья их населения (Perrings, 2002; Алимов и др., 2004; Дгебуадзе и др., 2018; Ojaveer et al., 2021). Биологические инвазии могут оказывать значительное влияние на структуру и целостность аборигенных сообществ, и эти эффекты нередко выходят за рамки наиболее часто фиксируемых прямых экологических последствий (Feit et al., 2020). В частности, чужеродные виды могут вызывать быстрые и долгосрочные изменения в структуре и функциях экосистем — так называемые смены режимов, с серьезными последствиями для биоразнообразия, функционирования экосистемы, качества природных вод и здоровья населения (Shackleton et al., 2018). Эко-

логические последствия вселения чужеродных видов в морские экосистемы включают, помимо прочего, неоднозначные изменения трофических сетей и структуры сообществ, замещение местных видов из-за конкуренции и хищничества, а также распространение возбудителей болезней (Bax et al., 2003; Telsh et al., 2016, 2020; Ricciardi et al., 2021). В результате инвазии, с одной стороны, наблюдается увеличение биологического разнообразия водоема и нейтральный эффект вселения чужеродных видов, с другой — негативное влияние инвазии на экосистему (Ojaveer et al., 2021; Telsh, Naumenko, 2021; Vilizzi et al., 2021). В то же время, нередко отмечается запаздывание эффекта воздействия интродуцированного вида, в том числе из-за многомерной дифференциации трофических ниш, которая смягчает пресс вселенца на аборигенные сообщества (Telsh et al., 2016, 2021; Borza et al., 2021; Telsh, Naumenko, 2021). Однако механизмы, лежащие в основе инвазионных процессов и определяющие причинно-следственные связи в популяциях и сообществах водных организмов, пока недостаточно исследованы (Fussmann, Heber, 2002; Hillebrand et al., 2018). Это затрудняет прогностическое моделирование трансформации сообществ и оценку устойчивости водных экосистем к внешним стрессовым

воздействиям, например, биологическим инвазиям или “цветению” воды из-за токсичных и потенциально токсичных микроорганизмов (Karlson et al., 2021; Telesh et al., 2021). Выявление закономерностей протекания этих процессов требует знаний многолетней динамики состава, структуры и количественного развития водных сообществ.

Распресненные заливы, лагуны и эстуарии Балтийского моря, берега которых густо населены, и поэтому их прибрежные водные экосистемы подвержены усиленному антропогенному воздействию, служат эффективными природными “фильтрами” — буферными зонами между сушей и морем. В частности, одним из таких водоемов является Вислинский (Калининградский) залив, расположенный в юго-восточной части Балтийского моря и по гидрологическому режиму представляющий собой полуоткрытый эстуарий лагунного типа. Этот водоем солоноватоводный; его водный баланс в основном состоит из поступления морских вод через Балтийский пролив и стока рек, наиболее крупная из которых — р. Преголя. Соленость в заливе колеблется от 1–3‰ весной до 3,5–8‰ летом; температура воды летом в многолетнем аспекте составляет в среднем 20,5°C, в отдельные периоды повышается до 25°C (Chubarenko, 2008; Chubarenko, Zakirov, 2021). По величине первичной продукции (в среднем 316–512 г С/(м² · год)) водоем можно отнести к эвтрофным (Александров, 2010). Вислинский залив, находясь в зоне интенсивной судоходной, прочей хозяйственной и рекреационной деятельности, неоднократно подвергался инвазиям чужеродных видов, одним из которых стал *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891), Понто-Каспийский хищный вид планктонных кладоцер, впервые обнаруженный в этом водоеме в 1999 г. (Науменко, Полунина, 2000).

Целью данного исследования было изучить неоднозначную роль планктонных вселенцев в экосистеме Вислинского залива Балтийского моря на примере *C. pengoi* и дать анализ динамики его воздействия на аборигенное планктонное сообщество. Особое внимание было уделено рассмотрению возможного влияния популяции этих инвазийных хищников на структурно-функциональную трансформацию планктонных сообществ, способствующую усилению вредоносного “цветения” воды, вызываемого потенциально токсичными видами водорослей, и снижению рыбопродуктивности в регионе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследования послужили пробы зоопланктона, собранные в 1999–2020 гг. в режиме гидробиологического мониторинга российской части Вислинского (Калининградского) залива Балтийского моря. Пробы отбирали 5-литровым планктонобафометром ДК один раз

в месяц, с мая по октябрь, на девяти стандартных станциях, расположенных согласно гидрологическому делению водоема (рис. 1). Пробы брали с трех горизонтов — поверхностного (0,5 м), среднего (1,0–1,5 м) и нижнего (>2,5 м), фильтровали через газ с размером ячеек 147 мкм и фиксировали 4%-ным формалином с сахарозой. Камеральную обработку проб зоопланктона осуществляли счетным методом Гензена по общепринятой методике (Киселев, 1969; Салазкин и др., 1984). У ракообразных выделяли размерно-возрастные группы, которые соответствовали линьке у кладоцер и стадиям развития у веслоногих ракообразных. Науплиев подразделяли на ортонауплии и метанауплии, копепоидов — на I–III и IV–V стадии, половозрелых особей — на самцов, самок без яйцевых мешков и самок с яйцевыми мешками. У всех половозрелых самок подсчитывали количество яиц в марсупиях и яйцевых мешках. *Cercopagis pengoi* делили на размерные группы от 0,50 мм до 3,00 мм с интервалом 0,25 мм.

Биомассу организмов определяли по зависимостям массы тела от длины особи (Балушкина, Винберг, 1979а, 1979б). Для расчета функциональных характеристик зоопланктона, скорости его продуцирования и интегральной продукции использовали программу Е.В. Шукиной, в основу алгоритма которой положены общепринятые способы определения продукции водных организмов (Алимов и др., 2013). Исходными данными для расчета продукции зоопланктона служили: численность организмов, средняя длина особи, стадия развития особи (для копепоид), начало размерного интервала (для кладоцер), плодовитость, температура воды. При внесении температурных поправок коэффициент Q_{10} для длительности развития принимали равным 2–3, Q_{10} для скорости обмена — 2,25 (Иванова, 1985). Энергетический эквивалент сырого вещества гидробионтов считали равным 0,5 кал/мг (Алимов и др., 2013). Таксономическую принадлежность организмов определяли согласно современной синонимии по Integrated Taxonomic Information System (ITIS) (<http://www.itis.gov/>).

Воздействие популяции *C. pengoi* на структуру и функционирование сообщества зоопланктона Вислинского залива оценивали по Импакт-индексу, расчет которого основан на соотношении рациона церкопагиса и продукции его потенциальных пищевых объектов (Телеш и др., 2001):

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

где I — Импакт-индекс, отражающий воздействие 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),

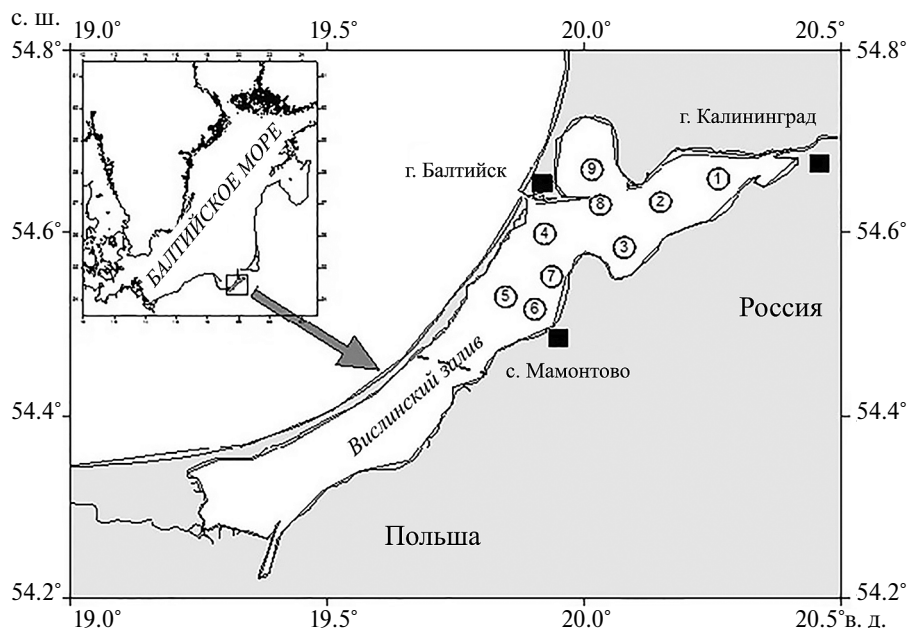


Рис. 1. Район исследований и расположение станций отбора проб зоопланктона (1–9) в Вислинском заливе.

$C_{\text{серсо}}$ — рассчитанный суточный рацион *C. pengoi* (кал./($\text{м}^3 \cdot \text{сут}$)), P_{hz} — суточная продукция нехищного зоопланктона, которым может питаться *C. pengoi* (кал./($\text{м}^3 \cdot \text{сут}$)).

Пресс *C. pengoi* на сообщество зоопланктона оценивали в период максимальной численности вселенца. В качестве потенциальных жертв *C. pengoi* рассматривали всех нехищных ветвистоусых и веслоногих ракообразных, в том числе *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) и *Acartia tonsa* (Dana, 1849).

Сравнительный анализ средних значений численности, биомассы и продуктивности выбранных групп зоопланктона проводили с использованием множественного сравнения Тьюки при уровне значимости $p < 0.05$. В тех случаях, когда различия между средними значениями были существенными ($p < 0.05$), т.е. при наличии тренда, для количественного описания этих трендов использовали модели нелинейной регрессии. Адекватность модели оценивали с помощью R^2 . Для того чтобы убрать “шумы”, при анализе материал разделяли на временные периоды: 1999–2004, 2005–2009 гг. (вселение и натурализация *Cercopagis pengoi*), 2010–2015 и 2016–2020 гг. Для статистического анализа использовали пакет программ Statistica v. 7 и языка R в R-Studio 1.0.44.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В 1999–2020 гг. в сообществе мезозоопланктона Вислинского залива по численности преобладали Copepoda и Rotifera, по биомассе — Copepoda и Cla-

docera (рис. 2). Доминировали коловратки *Filinia longiseta* (Ehrenberg, 1834), *Keratella quadrata* (Müller, 1786), *Brachionus angularis* Gosse, 1851 и *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851). Самыми многочисленными видами среди веслоногих рачков были каляноиды *Eurytemora affinis* и *Acartia tonsa*. На протяжении всего периода исследований наибольшей численностью характеризовались растительноядные ветвистоусые ракообразные *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin, 1848). На вселенца *Cercopagis pengoi* в целом приходилась относительно небольшая доля в общей численности ветвистоусых рачков (в среднем 12.3%), в то время как его доля в общей биомассе кладоцер была довольно значительной и составляла 44.6% в среднем за 1999–2020 гг. В 2010 г. в период максимального развития *C. pengoi*, когда его среднегодовые значения численности и биомассы были 778.3 экз./ м^3 и 1346.8 мг/ м^3 соответственно, вклад вселенца достигал 70% общей численности и 99% общей биомассы кладоцер.

Среднеголетняя биомасса доминирующего вида копепод *Eurytemora affinis*, основного кормового объекта планктоноядных рыб, была максимальной (5000 мг/ м^3) в мае 2017 г. В среднем в этот год вклад вида в общую биомассу веслоногих ракообразных достигал 70.2%, варьируя от 30% летом до 97% весной и осенью. На другой многочисленный вид копепод, *Acartia tonsa*, приходилось в среднеголетнем аспекте 16.7% общей биомассы копепод с вариациями от 1.2% весной и осенью до 64.3% летом. Сезонная динамика биомассы ведущих видов копепод была тесно связана с динамикой *Cercopagis pengoi* (рис. 3).

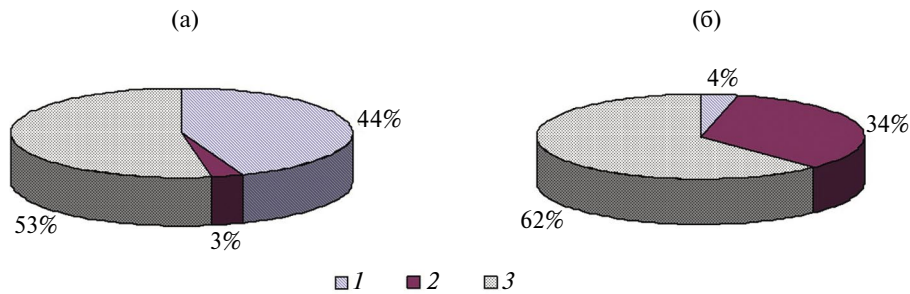


Рис. 2. Среднемноголетняя структура зоопланктона Вислинского залива по численности (а) и биомассе (б). 1 – Rotifera, 2 – Cladocera, 3 – Copepoda.

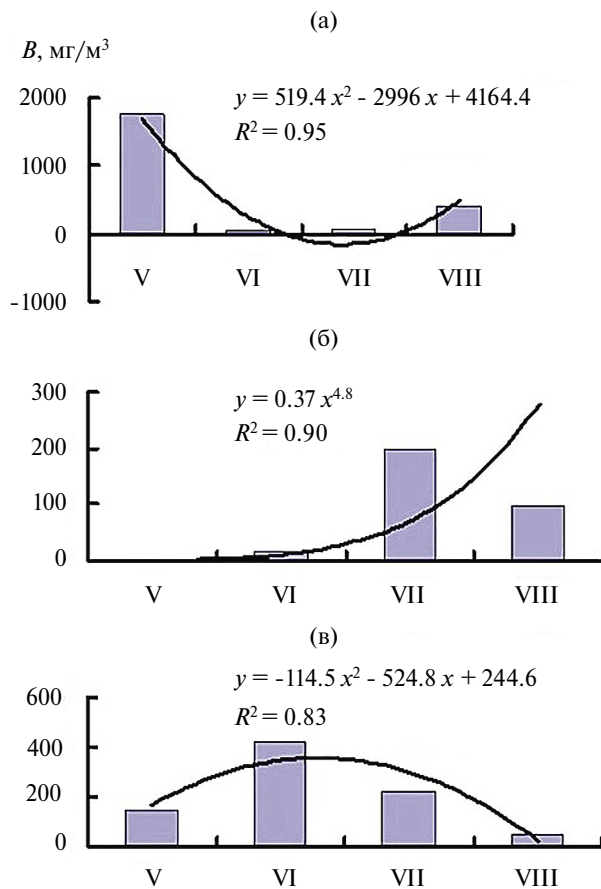


Рис. 3. Среднемноголетняя сезонная динамика биомассы (B) доминирующих видов ракообразных в Вислинском заливе: а – *Eurytemora affinis*; б – *Acartia tonsa*; в – *Cercopagis pengoi*.

Анализ многолетних данных позволил выявить тенденцию к снижению численности и биомассы коловраток и клadoцер в зоопланктоне Вислинского залива. У веслоногих ракообразных также в целом наблюдали долгосрочную тенденцию к снижению количественного развития (рис. 4, 5). Биомасса *Eurytemora affinis* после

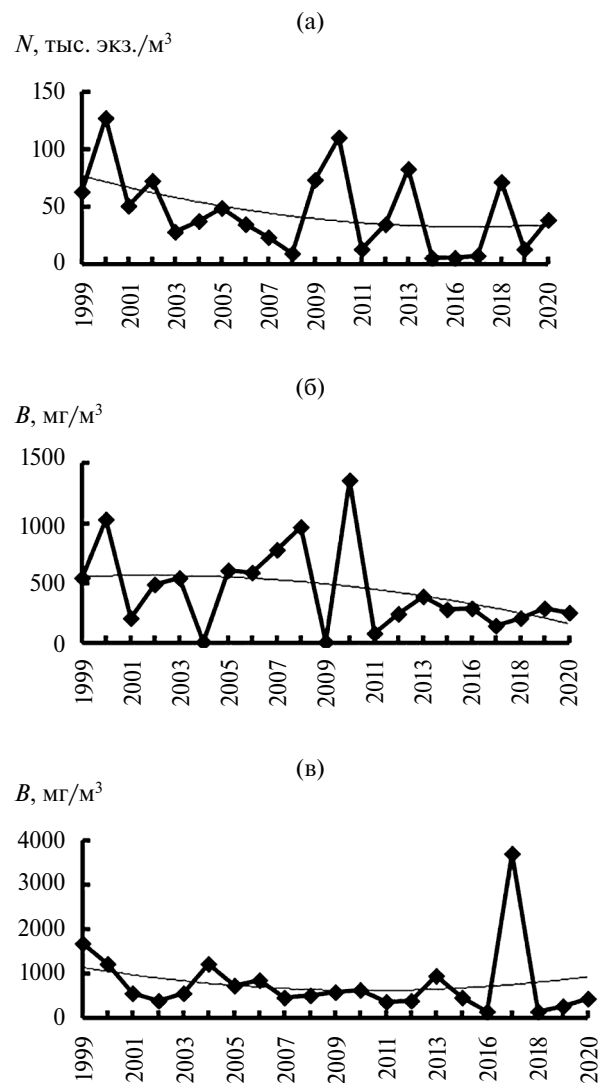


Рис. 4. Многолетняя динамика численности (N) Rotifera (а) и биомассы (B) Cladocera (б) и Copepoda (в) в Вислинском заливе в 1999–2020 гг.

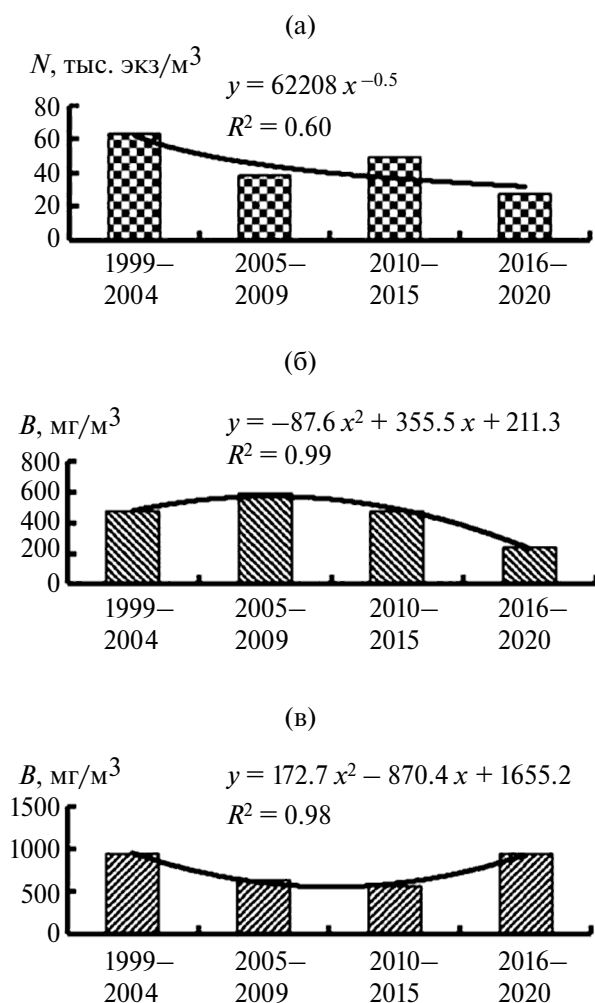


Рис. 5. Тренды многолетних изменений численности (N) Rotifera (а) и биомассы (B) Cladocera (б) и Copepoda (в) в Вислинском заливе в 1999–2020 гг.

длительного достоверного снижения в последний период (2016–2020 гг.) показала тенденцию к росту (рис. 6а) на фоне сокращения биомассы вселенца *Cercopagis pengoi* (рис. 6в). Долгосрочная динамика биомассы *Acartia tonsa* отражала обратную тенденцию и демонстрировала пологий куполообразный тренд с уменьшением биомассы в течение последнего десятилетия (рис. 6б). Удельная скорость продукции *Eurytemora affinis* закономерно снижалась (рис. 7).

Влияние пресса хищников *Cercopagis pengoi* на зоопланктон оценивали по Импакт-индексу во время максимального развития популяции этих рачков. Значения Импакт-индекса отрицательно коррелировали со среднемесячной суточной продуктивностью наиболее массовых копепоид (*Eurytemora affinis*) в те же месяцы. Максимальные значения воздействия хищного планктонного вселенца обычно регистрировали в июне (рис. 8).

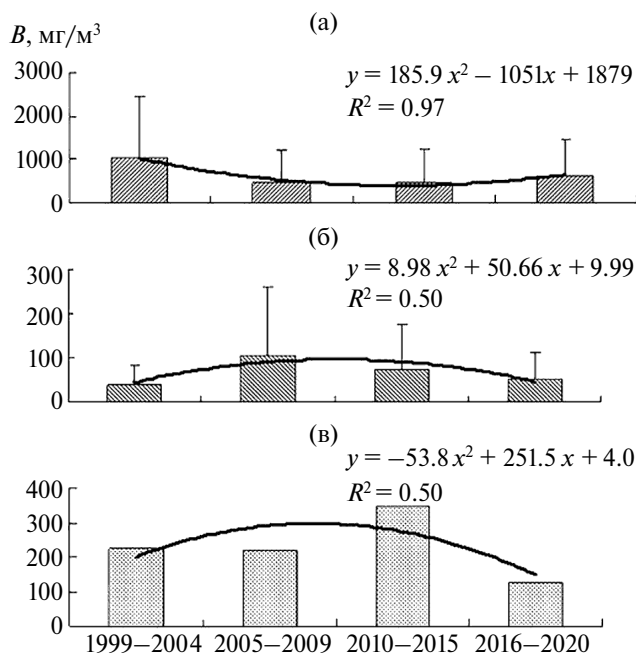


Рис. 6. Среднегодовная динамика биомассы (B) доминирующих видов Copepoda в Вислинском заливе. (а) — *Eurytemora affinis*; (б) — *Acartia tonsa* (указаны значения стандартного отклонения, +σ); (в) — *Cercopagis pengoi*.

В последующие месяцы — в июле и августе, т.е. после наивысшего пресса *Cercopagis pengoi* на зоопланктон, продукция *Eurytemora affinis* существенно снижалась (рис. 8). Этот результат позволил сделать вывод, что науплии и копеподиты младших стадий *E. affinis* служили предпочтительной пищей для церкопагиса в Вислинском заливе.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Воздействие видов-вселенцев может различаться в зависимости от абиотических условий в водоеме, структуры аборигенных сообществ и размеров экологических ниш чужеродных видов. Экологическая ниша хищного *Cercopagis pengoi*, нативного вида из Понто-Каспийского бассейна, вторгшегося в Балтийское море в 1992 г. (Ojaveer, Lumberg, 1995), довольно обширна. Так, *C. pengoi* очень устойчив к широкому диапазону солености и может населять как пресные воды, например, Великие озера Северной Америки (Laxson et al., 2003), так и морские — Южный Каспий с соленостью 12‰ (Bagheri et al., 2014). Исследования, выполненные в эстуарии р. Нева (восточная часть Финского залива, Балтийское море), показали, что биомасса *C. pengoi* была самой высокой при солености 2.6‰ и температуре воды ~18°C (Golubkov et al., 2020). Эти результаты согласуются с более ранними выводами, что *C. pengoi* занимает широкую экологическую нишу в олигогалинных

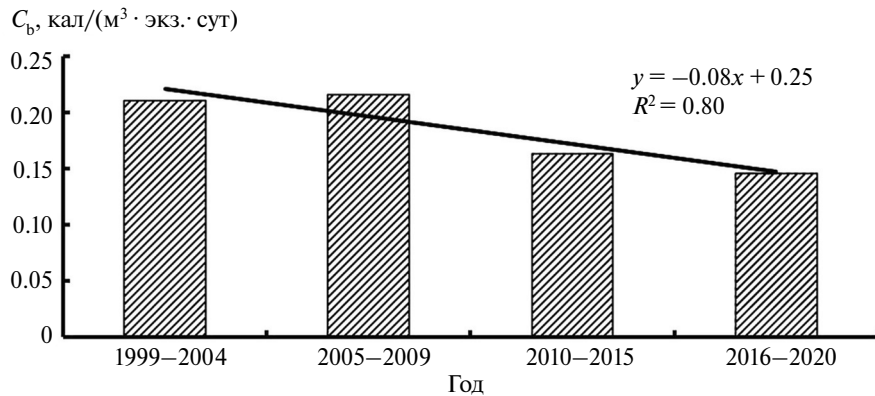


Рис. 7. Суточная удельная скорость продукции (C_b) *Eurytemora affinis*.

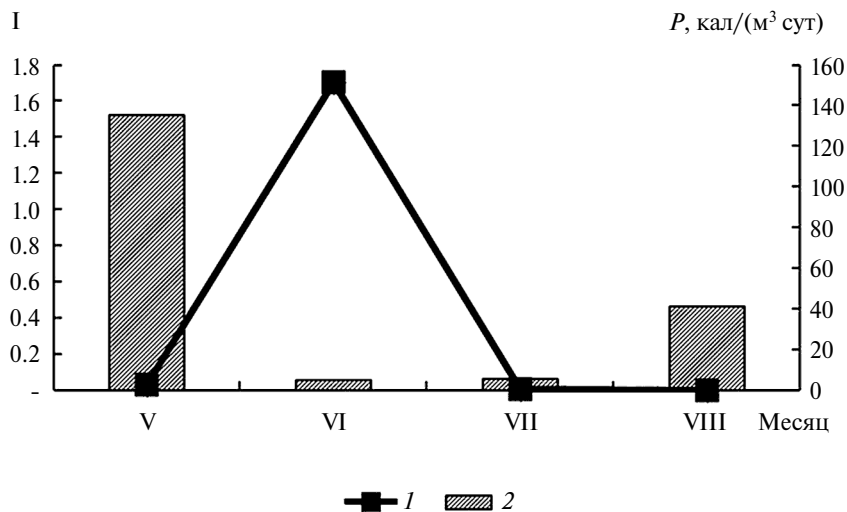


Рис. 8. Среднемесячная (май–август) динамика Импорт-индекса I (1) и суточной продукции P (2) *Eurytemora affinis* в Вислинском заливе (1999–2020 гг.).

и мезогалинных водах Балтики. Установлено, что в разных районах Балтийского моря этот вид чаще всего обитает при солености 0.3–6.0‰ и температуре 4–24°C (Ojaveer et al., 2004; Bielecka et al., 2014; Rowe et al., 2016; Helenius et al., 2017; Науменко, 2018).

По соотношению основных таксономических групп зоопланктон солоноватоводного Вислинского залива можно характеризовать как рачковый, т.к. по биомассе в нем преобладают ветвистосусые и веслоногие ракообразные. Характерно, что даже в нестабильных условиях среды при значительных флуктуациях солености воды (Chubarenko, Zakirov, 2021) соотношение таксономических групп в зоопланктоне этого залива относительно постоянное (Науменко, 2018).

До вселения крупного хищника *C. pengoi* в планктонное сообщество Вислинского залива в 1999 г.

(Науменко, Полунина, 2000) относительная биомасса веслоногих ракообразных в зоопланктоне залива летом достигала 70%. В результате натурализации *C. pengoi* в планктонном сообществе отмечено снижение доли *Sopropoda* летом в общей биомассе зоопланктона более чем вдвое, до 30% (Науменко, Телеш, 2019). Одновременно возросла роль мелких *Rotifera* (44%). В то же время летом, как правило, преобладали науплии и копеподиты младших стадий *Eurytemora affinis* и *Acartia tonsa*, что также способствовало сокращению биомассы копепод. Снижение биомассы копепод, служащих основной пищей молоди балтийской сельди и других рыб-планктофагов, негативно сказалось на состоянии их кормовой базы (Науменко, Телеш, 2019).

Вселение и натурализация нового планктонного хищника *C. pengoi* в Вислинский залив вы-

звали как положительные, так и отрицательные эффекты. Основным положительным эффектом послужило увеличение биологического разнообразия зоопланктона. Новый хищник способствовал перестройке пелагической трофической сети, что увеличило устойчивость сообщества зоопланктона в стрессовых условиях (Науменко, Телеш, 2019). Также этот вселенец повысил пищевую конкуренцию в планктонных и бенто-пелагических системах между несколькими видами беспозвоночных и рыб (Kotta et al., 2004; Ojaveer et al., 2004), стимулируя обмен энергией в сообществе и усиливая бенто-пелагические связи. Другая положительная роль *C. pengoi* в том, что в летний период он может составлять значительную долю в рационе основных видов планктоноядных рыб Вислинского залива и особенно молоди балтийской сельди (Науменко, Ушакова, 2018). Показано, что этот вид входит в рацион трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758), девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758), балтийской сельди (салаки) *Clupea harengus membras* (Linnaeus, 1760) и шпрота *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758) в Балтийском море (Gorokhova et al., 2004; Ojaveer et al., 2004). Более того, *Cercopagis pengoi* может составлять до 83% рациона балтийской сельди (Ojaveer, Lumberg, 1995) и до 100% рациона девятииглой колюшки (Lankov et al., 2010).

Однако наряду с положительными имеют также и негативные последствия вселения *C. pengoi* в Вислинский залив. В частности, в летний период снижается биомасса доминирующего вида зоопланктона *Eurytemora affinis* на фоне увеличения биомассы и пресса хищного питания *Cercopagis pengoi*. Это способствует ухудшению кормовой базы рыб-планктофагов, поскольку потребление церкопагисов может негативно сказываться на молоди рыб из-за травмирования их желудочно-кишечного тракта длинным и острым крючковатым хвостовым придатком этих крупных рачков (Antsulevich, Välipakka, 2000). Поэтому многие виды рыб избегают питания этими кладоцерами (Lankov, 2010).

Восстановление кормовой базы рыб-планктофагов в Вислинском заливе после негативного воздействия пресса *C. pengoi* обычно начинается только в июле–августе, в результате заноса предпочтительного пищевого объекта рыб — массового вида веслоногих ракообразных *Acartia tonsa*, из Балтийского моря с нагонными ветровыми течениями, которые преобладают в этот период (Szydlowski et al., 2019). Наши исследования показали, что хищничество *Cercopagis pengoi* в значительной степени определяет закономерное снижение удельной скорости продуцирования биомассы и результирующей продукции также и другого доминирующего вида веслоногих ракообразных, *Eurytemora affinis* (Науменко, Телеш, 2019). В настоящее время

наиболее значимым негативным воздействием *Cercopagis pengoi* на планктонное сообщество Вислинского залива можно считать пресс популяции этого вселенца на коловраток и веслоногих ракообразных, что ухудшает кормовую базу молоди и взрослых рыб-планктофагов и негативно сказывается на воспроизводстве рыбных запасов весенне-нерестующей балтийской сельди и нативных видов планктоноядных рыб Вислинского залива.

Кроме того, интенсивная элиминация церкопагисом рачков-фильтраторов и, таким образом, снижение контроля фитопланктона “сверху” может способствовать массовому развитию водорослей, вызывающему вредоносное “цветение” воды. Это, в свою очередь, создает риск повышения вероятности новых инвазий и опасность интенсификации цветения за счет уже натурализовавшихся одноклеточных планктонных протистов. Примером может служить потенциально токсичный вид динофлагеллят *Prorocentrum cordatum* (Ostenfeld) J.D. Dodge, 1975 (который сам не синтезирует токсины, но высокая концентрация его вторичных метаболитов может быть токсичной), эффективно осваивающий освобождающиеся ниши в прибрежных морских экосистемах (Telesh et al., 2016, 2020), включая Вислинский залив Балтики (Дмитриева, 2018). В частности, предыдущими исследованиями была дана оценка популяционной динамики динофлагеллят *Prorocentrum cordatum*, способных формировать массовое “цветение” воды, и их потенциальных потребителей — неритических копепод *Acartia tonsa*, служащих излюбленной пищей промысловых пелагических рыб в Вислинском заливе (Telesh et al., 2020). Мета-анализ доступных опубликованных данных показал, что в настоящее время в Балтийском море популяции обоих видов (динофлагеллят *Prorocentrum cordatum* и копепод *Acartia tonsa*) продолжают увеличивать свою численность. Установлено также, что основные параметры среды, необходимые для успешного развития *Prorocentrum cordatum*, сходны с таковыми для размножения *A. tonsa*, а периоды времени, в течение которых популяции обоих видов достигают максимального размера, в значительной мере совпадают (Telesh et al., 2020). Эти сведения косвенно указывают на возможность контроля цветения, вызываемого вредоносными протистами, “сверху” (рис. 9). Однако угнетение популяции копепод *Acartia tonsa* вследствие элиминации их церкопагисом неизбежно будет препятствовать этому контролю.

Расчеты показали, что в нынешних условиях регулирование “цветения” воды из-за потенциально токсичных динофлагеллят *P. cordatum* посредством их потребления копеподами *A. tonsa* маловероятно вследствие различий экологических ниш этих организмов по предпочтительным

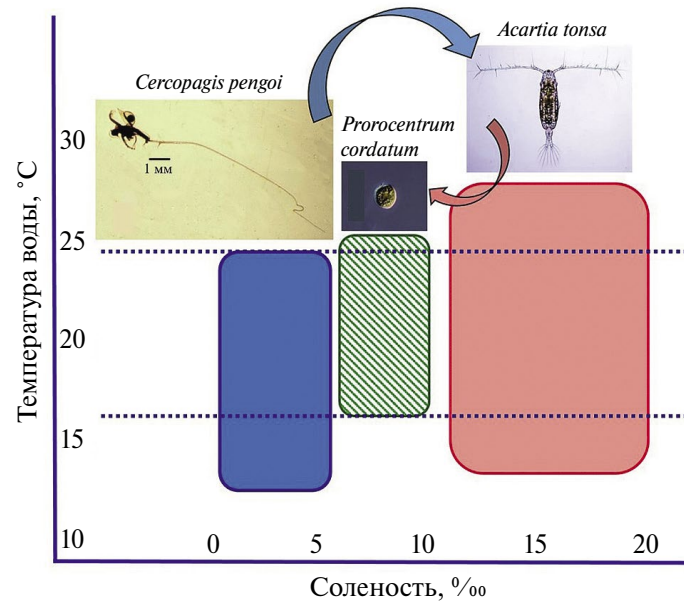


Рис. 9. Концептуальная модель трофических взаимодействий (стрелки) и относительных размеров экологических ниш (солёности, температуры воды) хищных ветвистоусых рачков *Cercopagis pengoi* (фото И.В. Телеш; линейка 1 мм), потенциально токсичных динофлагеллят *Prorocentrum cordatum* (фото из открытых источников; 20 мкм) и веслоногих ракообразных *Acartia tonsa* (фото Л.С. Светличного) в Балтийском море. Пунктиром отмечен диапазон перекрывания температурных ниш видов.

показателям солёности воды (Telesh et al., 2020). Между тем, продолжающиеся процессы эвтрофирования и опреснения прибрежных вод Балтики, а также глобальное изменение климата в сторону его потепления (Vuorinen et al., 2015) способны сместить структурное равновесие в фитопланктоне в направлении преобладания токсичных и потенциально токсичных видов водорослей, формирующих вредоносные цветения (Telesh, Naumenko, 2021). Этот вывод подтверждается также и существенным перекрыванием температурных ниш *Cercopagis pengoi*, *Acartia tonsa* и *Prorocentrum cordatum* (рис. 9). В этой связи дальнейшие исследования экологических ниш и особенностей межпопуляционных взаимодействий хищных ветвистоусых рачков *Cercopagis pengoi*, потенциально токсичных динофлагеллят *Prorocentrum cordatum* и их потребителей — неритических копепод *Acartia tonsa* необходимы для адекватной интерпретации сложных инвазионных процессов, происходящих в прибрежных водах Балтийского моря.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Амбивалентность хищных ветвистоусых вселенцев *C. pengoi* выражается в их неоднозначной и многоплановой роли в планктонном сообществе. С одной стороны, вселение этих ракообразных в Вислинский залив Балтийского моря обеспечило увеличение видового разнообразия планктонного сообщества, удлинит трофическую цепь,

интенсифицировало потоки энергии и расширило кормовую базу некоторых видов рыб. С другой стороны, *C. pengoi* конкурирует за пищу с молодью рыб, а пресс его хищного питания отрицательно влияет на продуктивность нехищного зоопланктона и его способность контролировать развитие водорослей, вызывающих “цветение” воды. В итоге роль *C. pengoi* в Вислинском заливе может быть охарактеризована как преимущественно негативное воздействие планктонного вселенца, модифицирующего пелагическое сообщество. Учитывая широкую экологическую нишу церкопагиса, его относительно крупные размеры и хищничество как преимущественный способ питания, можно предположить дальнейшее расширение ареала *C. pengoi* в прибрежных акваториях Балтики и, как следствие, усиление трансформации планктонных сообществ, приводящее к интенсификации вредоносных “цветений” воды, снижению качества природных вод и сокращению кормовой базы рыб.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 22-14-00056).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров С.В. 2010. Первичная продукция планктона в лагунах Балтийского моря (Вислинский

- и Куршский заливы). Калининград: Атлант НИРО.
- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. 2013. Продукционная гидробиология. СПб: Наука.
- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г., Орлова М.И. и др. 2004. Антропогенное распространение видов животных и растений: процесс и результат // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.; СПб.: Тов-во науч. изд. КМК. С. 16.
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. 1979а. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: ЗИН АН СССР. С. 58.
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. 1979б. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука. С. 169.
- Дебугадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А. 2018. Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). М.: Тов-во науч. изд. КМК.
- Дмитриева О.А. 2018. Встречаемость и многолетняя динамика вида-вселенца динофитовых водорослей *Prorocentrum minimum* в Вислинском заливе Балтийского моря в 2002–2010 годах // Тр. АтлантНИРО. Т. 2. № 1(5). Калининград: АтлантНИРО. С. 29.
- Иванова М.Б. 1985. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: Зоол. ин-т АН СССР.
- Киселев И.А. 1969. Планктон морей и континентальных водоёмов. Т. 1. Вводные и общие вопросы планктонологии. Л.: Наука.
- Науменко Е.Н. 2018. Сезонная и многолетняя динамика численности популяции вселенца *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) в Вислинском (Калининградском) заливе Балтийского моря // Рос. журн. биол. инвазий. № 1. С. 29.
- Науменко Е.Н., Полунина Ю.Ю. 2000. *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Crustacea, Cladocera) — новый вселенец в Вислинский залив Балтийского моря // Виды-вселенцы в европейских морях России. Сб. науч. тр. ММБИ КНЦ РАН, Апатиты. С. 121.
- Науменко Е.Н., Телеш И.В. 2019. Воздействие вселенца *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) на структурно-функциональную организацию зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря // Рос. журн. биол. инвазий. № 2. С. 64.
- Науменко Е.Н., Ушакова А.Ю. 2018. Спектры питания молоди рыб Вислинского залива Балтийского моря // Изв. Калининград. гос.-техн. ун-та. Т. 51. С. 13.
- Салазкин А.А., Иванова М.Б., Огородникова В.А. 1984. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоёмах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ.
- Телеш И.В., Большагин П.В., Панов В.Е. 2001. Количественная оценка воздействия вида-вселенца *Cercopagis pengoi* (Crustacea: Onychopoda) на структуру и функционирование планктонного сообщества в Финском заливе Балтийского моря // Докл. акад. наук. Т. 377. № 3. С. 427. <https://doi.org/10.1023/a:1019278212086>
- Antsulevich A., Välipakka P. 2000. *Cercopagis pengoi* — new important food object of the Baltic herring in the Gulf of Finland // Int. Rev. Hydrobiol. V. 85. P. 609. [https://doi.org/10.1002/1522-2632\(200011\)85:5/6<609:AID-IROH609>3.0.CO;2-S](https://doi.org/10.1002/1522-2632(200011)85:5/6<609:AID-IROH609>3.0.CO;2-S)
- Bagheri S., Niemann U., Mansor M., Yeok F.S. 2014. Biodiversity, distribution and abundance of zooplankton in the Iranian waters of the Caspian Sea off Anzali during 1996–2010 // J. Mar. Biol. Assoc. UK. V. 94. P. 129. <https://doi.org/10.1017/S0025315413001288>
- Bax N., Williamson A., Aguero M., Gonzalez E., Geeves W. 2003. Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity // Mar. Policy. V. 27. № 4. P. 313. [https://doi.org/10.1016/S0308-597X\(03\)00041-1](https://doi.org/10.1016/S0308-597X(03)00041-1)
- Bielecka L., Krajewska-Sołtys A., Mudrak-Cegiołka S. 2014. Spatial distribution and population characteristics of the invasive cladoceran *Cercopagis pengoi* in the Polish coastal zone seven years after the first record // Oceanol. Hydrobiol. Stud. V. 43. P. 201. <https://doi.org/10.2478/s13545-014-0134-y>
- Borza P., Arbačiauskas K., Zettler M.L. 2021. Multidimensional niche differentiation might buffer invasion impacts: the case of oligohaline corophiids (Crustacea: Amphipoda) in the Baltic Sea // Biol. Invasions. V. 23. P. 1891. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02479-7>
- Chubarenko B.V. 2008. The Vistula Lagoon // Transboundary waters and basins in the South-East Baltic. Kaliningrad: Terra Baltica. P. 37.
- Chubarenko B.V., Zakirov R.B. 2021. Water Exchange of Nontidal Estuarine Coastal Vistula Lagoon with the Baltic Sea // J. Waterway Port Coast. Ocean Eng. V. 147. № 4. P. e05021005. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)WW.1943-5460.0000633](https://doi.org/10.1061/(ASCE)WW.1943-5460.0000633)
- Feit B., Dempster T., Jessop T.S., Webb J.K., Letnic M. 2020. A trophic cascade initiated by an invasive vertebrate alters the structure of native reptile communities // Global Change Biol. V. 26. № 5. P. 2829. <https://doi.org/10.1111/gcb.15032>
- Fussmann G., Heber G. 2002. Food web complexity and chaotic population // Ecol. Lett. V. 5. P. 394. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00329.x>
- Golubkov M.S., Litvinchuk L.F., Golubkov S.M. 2020. Effects of environmental gradients on the biomass of alien *Cercopagis pengoi* in the Neva Estuary // Front. Mar. Sci. V. 7. P. e573289. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.573289>
- Gorokhova E., Fagerberg T., Hansson S. 2004. Predation by herring (*Clupea harengus*) and sprat (*Sprattus sprattus*) on *Cercopagis pengoi* in a western Baltic Sea bay // ICES J. Mar. Sci. V. 61. P. 959. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.06.016>

- Helenius L.K., Leskinen E., Lehtonen H., Nurminen L.* 2017. Spatial patterns of littoral zooplankton assemblages along a salinity gradient in a brackish sea: A functional diversity perspective // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* V. 198. P. 400.
<https://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2016.08.031>
- Hillebrand H., Langenheder S., Lebret K. et al.* 2018. Decomposing multiple dimensions of stability in global change experiments // *Ecol. Lett.* V. 21. P. 21.
<https://doi.org/10.1111/ele.12867>
- Karlson B., Andersen P., Arneborg L. et al.* 2021. Harmful algal blooms and their effects in coastal seas of Northern Europe // *Harmful Algae.* V. 102. P. e101989.
<https://doi.org/10.1016/j.hal.2021.101989>
- Kotta J., Simm M., Kotta I. et al.* 2004. Factors controlling long-term changes of the eutrophicated ecosystem of Pärnu Bay, Gulf of Riga // *Hydrobiologia.* V. 514. P. 259.
<https://doi.org/10.1023/B:hydr.0000018224.56324.44>
- Lankov A., Ojaveer H., Simm M. et al.* 2010. Feeding ecology of pelagic fish species in the Gulf of Riga (Baltic Sea): The importance of changes in the zooplankton community // *J. Fish Biol.* V. 77. № 10. P. 2268.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02805.x>
- Laxson C.L., McPhedran K.N., Makarewicz J.C. et al.* 2003. Effects of the nonindigenous cladoceran *Cercopagis pengoi* on the lower food web of Lake Ontario // *Freshwater Biol.* V. 4. P. 2094.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01154.x>
- Ojaveer H., Kotta J., Outinen O. et al.* 2021. Meta-analysis on the ecological impacts of widely spread non-indigenous species in the Baltic Sea // *Sci. Total Environ.* V. 786. P. e147375.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147375>
- Ojaveer H., Lumberg A.* 1995. On the role of *Cercopagis (Cercopagis) pengoi* (Ostroumov) in Pärnu Bay and the NE part of the Gulf of Riga ecosystem // *Proc. Estonian Acad. Sci., Ser. Ecol.* V. 5. P. 20.
<https://www.researchgate.net/publication/29725481>
- Ojaveer H., Simm M., Lankov A.* 2004. Population dynamics and ecological impact of the non-indigenous *Cercopagis pengoi* in the Gulf of Riga (Baltic Sea) // *Hydrobiologia.* V. 522. P. 261.
<https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000029927.91756.41>
- Perrings C.* 2002. Biological invasions in aquatic systems: The economic problem // *Bull. Mar. Sci.* V. 70. № 2. P. 541.
<https://www.researchgate.net/publication/233675727>
- Ricciardi A., Iacarella J.C., Aldridge D.C. et al.* 2021. Four priority areas to advance invasion science in the face of rapid environmental change // *Environ. Rev.* V. 29. P. 119.
<https://doi.org/10.1139/er-2020-0088>
- Rowe O.F., Guleikova L., Brugel S. et al.* 2016. A potential barrier to the spread of the invasive cladoceran *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) in the Northern Baltic Sea // *Reg. Stud. Mar. Sci.* V. 3. P. 8.
<https://doi.org/10.1016/j.rsma.2015.12.004>
- Shackleton R.T., Biggs R., Richardson D.M., Larson B.M.H.* 2018. Social-ecological drivers and impacts of invasion-related regime shifts: consequences for ecosystem services and human wellbeing // *Environ. Sci. Policy.* V. 89. P. 300.
<https://doi.org/10.1016/j.envsci.2018.08.005>
- Szydlowski M., Kolarski T., Zima P.* 2019. Impact of the artificial strait in the Vistula Spit on the hydrodynamics of the Vistula Lagoon (Baltic Sea) // *Water.* V. 11. № 5. P. e990.
<https://doi.org/10.3390/w11050990>
- Telesh I.V., Khanaychenko A.N., Skarlato S.O.* 2020. The interplay of two invaders: can blooms of the potentially toxic dinoflagellates *Prorocentrum cordatum* be down-regulated by the neritic copepods *Acartia tonsa*? // *Protistology.* V. 14. P. 103.
<https://doi.org/10.21685/1680-0826-2020-14-3-1>
- Telesh I.V., Naumenko E.N.* 2021. The impact of nuisance planktonic invaders on pelagic communities: a review of the Baltic Sea case studies // *Protistology.* V. 15. № 4. P. 206.
<https://doi.org/10.21685/1680-0826-2021-15-4-2>
- Telesh I.V., Schubert H., Skarlato S.O.* 2016. Ecological niche partitioning of the invasive dinoflagellate *Prorocentrum minimum* and its native congeners in the Baltic Sea // *Harmful Algae.* V. 59. P. 100.
<https://doi.org/10.1016/j.hal.2016.09.006>
- Telesh I., Schubert H., Skarlato S.* 2021. Abiotic stability promotes dinoflagellate blooms in marine coastal ecosystems // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* V. 251. P. e107239.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107239>
- Vilizzi L., Copp G.H., Hill J.E. et al.* 2021. A global-scale screening of non-native aquatic organisms to identify potentially invasive species under current and future climate conditions // *Sci. Total Environ.* V. 788. P. e147868.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147868>
- Vuorinen I., Hänninen J., Rajasilta M. et al.* 2015. Scenario simulations of future salinity and ecological consequences in the Baltic Sea and adjacent North Sea areas — implications for environmental monitoring // *Ecol. Indic.* V. 50. P. 196.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.10.019>

Ambivalence of Planktonic Invaders and Transformation of Communities

I. V. Telesh^{1, *} and E. N. Naumenko²

¹*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

²*Kaliningrad State Technical University, Kaliningrad, Russia*

**e-mail: Irena.Telesh@zin.ru*

The ambivalence of planktonic invaders has been studied using the example of ecosystem effects of the invasive cladoceran *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) in the Vistula Lagoon of the Baltic Sea. The influence of the invader on the taxonomic structure and productivity of plankton is studied. It is discovered that, in the long term, the predation pressure of *C. pengoi* on zooplankton has decreased; the abundance, biomass, and production of the dominant species Rotifera, Cladocera, and Copepoda also declined. The negative impact of *C. pengoi* on the planktonic community is reflected in a reduction in the food supply of juvenile Baltic herring and other planktivorous fish. The wide ecological niche of *Cercopagis* contributes to the expansion of its range, which can lead to a reduction in populations of phytophagous crustaceans, increased water blooms, and the further deterioration of the food supply of fish.

Keywords: Vistula Lagoon, Baltic Sea, zooplankton, *Cercopagis pengoi*, production, Impact Index, fish food supply, harmful algae bloom