

Министерство образования и науки Российской Федерации  
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ  
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ  
РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ

---

# ВЛИЯНИЕ ВИДОВ-ВСЕЛЕНЦЕВ НА ЭВТРОФИРОВАНИЕ МОРСКИХ ВОД БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

*Методическое пособие*



Санкт-Петербург  
2013

**УДК 574.58 + 57.047**

Влияние видов-вселенцев на эвтрофирование морских вод Балтийского моря. Методическое пособие для высших учебных заведений. Направление подготовки 022000 – Экология и природопользование. – СПб.: РГГМУ, 2013. – 40 с.

**ISBN 978-5-86813-351-0**

*Составители:*

Юрков А.П., канд. биол. наук, доц. каф. экологии РГГМУ,  
Маликов У.М., канд. биол. наук, доц. каф. экологии РГГМУ.

The influence of invasive species on marine eutrophication in the Baltic Sea. A manual for higher education institutions. Field of study 022000 – Ecology and Nature Management. – St. Petersburg: RSHMU Publishers, 2013. – 40 pp.

**ISBN 978-5-86813-351-0**

© Юрков А.П., Маликов У.М., 2013  
© Российский государственный гидрометеорологический университет (РГГМУ), 2013

## **ПРЕДИСЛОВИЕ**

Результатом «биологического загрязнения» водных экосистем чужеродными видами часто бывает сокращение видового разнообразия сообществ и изменение структуры трофических сетей. Подобные изменения могут приводить к усилению процесса эвтрофирования водного объекта и изменению качества воды. В связи с этим важным направлением современной водной экологии, как и гидробиологии, является изучение биологических инвазий.

В методическом пособии определены задачи и организация исследования влияния на процесс эвтрофирования новых видов-вселенцев, а также изучения и освоения теоретических основ возникновения инвазий в морских экосистемах с целью формирования у студентов знаний об изменениях трофических сетей, приводящих к эвтрофированию морских вод. Представленное методическое пособие призвано стать основой для: ознакомления студента с теоретическими основами процесса эвтрофирования; изучения эвтрофирования морских вод на примере Балтийского моря; изучения явления биологической инвазии на примере Балтийского моря; ознакомления с основными источниками антропогенных инвазий видов в морские экосистемы; изучения влияния видов-вселенцев на эвтрофирование морских вод на примере Балтийского моря; анализа необходимости контроля антропогенных инвазий. Основой для изучения являются знания, полученные по предметам: «Общая биология», «Экология», «Биоразнообразие», «Основы систематики и филогении живых организмов», «География». В результате изучения дисциплины студент должен: знать теоретические основы процессов эвтрофирования морских вод и биологической инвазии в морские экосистемы; источники антропогенных инвазий видов в морские экосистемы; современные методы исследования видовой структуры морских экосистем; уметь анализировать влияние видов-вселенцев на эвтрофирование морских вод; иметь представление о методах обработки, анализа и синтеза информации о процессах эвтрофирования морских вод, биологической инвазии в морских экосистемах и влиянии видов-вселенцев на эвтрофирование морских вод.

Методическое пособие структурировано по разделам и содержит как вопросы для самопроверки по темам дисциплины, так и рекомендованную литературу.

# 1. ТРАНСФОРМАЦИЯ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ В ПРОЦЕССЕ ЭВТРОФИРОВАНИЯ

Биологическая инвазия водных экосистем часто приводит к сокращению видового разнообразия сообществ и изменению структуры трофических сетей, что, в свою очередь, может стать причиной эвтрофирования и изменения качества воды. Биологические инвазии являются предметом исследования современной водной экологии и гидробиологии. Важным направлением современных исследований является изучение и освоение теоретических основ возникновения инвазий в морских экосистемах и их влияния на процесс эвтрофирования. Необходим анализ данных об изменениях трофических сетей, приводящих к эвтрофированию морских вод, а также изучение влияния на процесс эвтрофирования новых видов-вселенцев. В методическом пособии рассматривается процесс эвтрофирования морских вод и явление биологической инвазии на примере Балтийского моря, основные источники антропогенных инвазий видов в морские экосистемы, влияние видов-вселенцев на эвтрофирование морских вод на примере Балтийского моря, оценивается необходимость контроля антропогенных инвазий. Методическое пособие предназначено для обучения по направлению подготовки 022000 – экология и природопользование.

Балтийское море представляет собой внутреннее море бассейна Атлантического океана, связанное с Мировым океаном лишь узкими Датскими проливами (рис. 1) [1]. Повышение биологической продуктивности Балтийского моря в результате роста антропогенной нагрузки, приводящей к накоплению в воде биогенных элементов, обуславливает трансформацию его водных экосистем. Среди множества **биогенных элементов** (БЭ), влияющих на процесс эвтрофирования (азот, кислород, углерод, сера, кальций, калий, хлор, железо, марганец, кремний и др.) для водоемов умеренной зоны решающую роль играет фосфор. Для морских акваторий – фосфор, азот, либо их сочетание. Избыточное поступление в его акваторию Балтийского моря этих БЭ в результате смыва с удобряемых полей, с коммунальными стоками городов и отходами некоторых предприятий является основной экологической проблемой Балтики. Согласно данным А.В. Весман, поступление фосфо-

ра и азота в Балтийское море извне, включая поступление из Датских проливов и Каттегата, оценивается в 53 000 т фосфора и 10 600 т азота в год [2]. Примерно 50% азота приходит из атмосферы, в том числе через азотфиксацию. Фосфор приносится, главным образом, с суши – 90 %. БЭ приводят к увеличению **первичной продукции**, в результате органическое вещество перерабатывается не полностью, что приводит в условиях дефицита кислорода к их разложению с выделением сероводорода, приводящего к гибели морских организмов. Сероводород уже сконцентрировался в Борнхольмской, Готландской и Гданьской впадинах Балтийского моря.



Рис. 1. Карта-схема Балтийского моря и его водосборного бассейна

**Биогенные элементы** – 1) химические элементы, постоянно входящие в состав организмов и выполняющие жизненно необходимые биологические функции (кислород, углерод, фосфор, азот и др.); 2) вещества, возникающие в результате распада мертвых организмов; 3) растворенные в воде соли, необходимые растениям и автотрофным бактериям для поддержания жизнедеятельности [3]. В процессах эвтрофирования основными биогенными элементами являются фосфор и азот.

**Первичная продукция** – биомасса или энергия, накопленная продуцентами за единицу времени на единицу пространства. Различают валовую первичную продукцию (равную общему количеству продуктов фотосинтеза за определенный отрезок времени) и чистую первичную продукцию (равную разности между валовой первичной продукцией и той ее частью, которая использовалась на дыхание растений). Первичная продукция характеризует исходный уровень биологической продуктивности биоценозов [3].

В последние десятилетия происходит **эвтрофирование** прибрежных вод Балтийского моря, в том числе и в восточной части Финского залива. На снимках, сделанных с космического спутника NASA видно, что повышенное содержание сине-зелёных водорослей и цианобактерий вызывает сильнейшее эвтрофирование Балтийского моря (рис. 2) [2]. Эвтрофирование – это процесс закономерной смены стадий развития водных экосистем **водоемов**, вызванный ростом содержания БЭ (фосфора и калия) и в результате которого происходит рост первичной продукции – массовый рост микроскопических водорослей (постепенный при естественном росте содержания БЭ и резкий – при антропогенном поступлении БЭ), усиление **цветения воды** (цветение **фитопланктона**), увеличение концентрации хлорофилла-а, увеличение осадения органического вещества на дно, увеличение биомассы макробентоса выше **галоклина**, увеличение повторяемости и величины дефицита кислорода в придонных водах – возникновение явления **гипоксии**, уменьшение прозрачности воды, уменьшение глубины произрастания фукусовых водорослей, уменьшение биомассы макробентоса под галоклином и другие изменения в экосистемах, приводящие к гибели видов живых организмов, начиная с консументов более высокого порядка и заканчивая **упрощением экосистем**.



Рис. 2. Балтийское море в период цветения водорослей (спутниковые снимки NASA)

**Эвтрофирование** (евтрофирование, эвтрофикация, от др.-греч. εὐτροφία – хорошее питание, тучность, жирность) – повышение биологической продуктивности водных объектов в результате накопления в воде биогенных элементов [4].

**Водоем** – постоянное или временное скопление бессточных или с замедленным стоком вод в естественных или искусственных впадинах (озера, водохранилища, пруды, копани и т. д.). В широком смысле – обозначение морей и океанов [5].

**Цветение воды** – массовое развитие фитопланктона, вызывающее изменение окраски воды [3].

**Фитопланктон** – растительная часть планктона, распространенного в слое воды (в Мировом океане составляет в среднем 200 м), получающем солнечную энергию (эвфотическая зона). Фитопланктон – основной первичный продуцент органического вещества в водоемах, за счет которого существуют водные гетеротрофные организмы. Суммарная биомасса фитопланктона невелика по сравнению с биомассой зоопланктона (соответственно 1,5 и 21,5 млрд т), но из-за быстрого размножения его продукция в Мировом океане составляет около 550 млрд т (почти в 10 раз больше суммарной продукции всех животных океана) [3].

**Галоклин** – 1) зона резкого изменения солености воды от поверхности ко дну в сильно стратифицированном или двуслойном лимане; 2) слой воды в океане (море) с резко выраженным градиентом солености (как правило, положительным) [3].

**Гипоксия** – экстремальное состояние, при котором органы и ткани организма получают недостаточное количество кислорода [3].

**Упрощение экосистем** – уменьшение биоразнообразия в пределах экосистемы, ведущее к упрощению обменных энергетических и трофических процессов и снижению гомеостаза (способность организма или системы организмов поддерживать устойчивое динамическое равновесие в изменяющихся условиях среды) [3].

В процессе развития водоемы развиваются от ультраолиготрофных, олиготрофных и далее становятся мезотрофными, затем превращаются в эвтрофные и гиперэвтрофные. Происходит «старение» и гибель водоема с образованием **болот и заболоченных территорий**. Под воздействием хозяйственной деятельности этот естественный процесс приобретает специфические черты, становится антропогенным. Резко возрастают скорость и интенсивность повышения продуктивности экосистем. Так, если в естественных условиях эвтрофирование протекает за время в 1000 лет и более, то в результате антропогенного воздействия это может произойти в сто и даже тысячу раз быстрее. Такой крупный водоем, каким является Балтийское море, перешло из одного трофического статуса в другое всего за 20–25 лет.

**Болото** – экосистема, включающая избыточно увлажненный участок суши, часто со слоем торфа, покрытый специфической болотной растительностью, неодинаковой в различных климатических зонах. Различают верховые и низинные болота. Верховые болота располагаются на ровных водоразделах или высоких террасах и являются преимущественно олиготрофными, т.е. атмосферного питания. Поверхность их выпуклая. Они образуются путем заболачивания лесов и суходольных лугов. В умеренном и холодном климате растительность верховых болот состоит из мхов (сфагновых), пушицы, мелких кустарников и болотной сосны. Торф их беден минеральными веществами. Низинные болота, располагающиеся в понижениях рельефа: в долинах рек, на поймах и по берегам водоемов, имеют минеральное, т.е. эвтрофное питание. Часто образуются за счет зарастания озер и стариц. Покрываются травяной растительностью – камышом, осоками, хвощами, а также нередко гипновыми мхами (гипновое болото), зарослями черной ольхи и др. деревьев. Торф в них хорошо разложился, богат минеральными веществами. По Н.Я. Кацу [6], болота в СССР делятся на пять групп: 1) болота с толщиной слоя торфа более 50 см; 2) низинные болота минерального питания с толщиной торфа менее 50 см, или совсем без торфа (заболоченные луга, леса, тундры); 3) заболоченные земли с маломощным слоем торфа или с субстратом иного рода; 4) зарастающие водоемы; 5) засоленные болота, например, солончаки [7].

**Заболоченная территория** – территория, характеризующаяся длительным стоянием грунтовых вод на глубине менее 0,5 м от поверхности; покрыта влаголюбивой (болотной) растительностью неразложившейся органической массой (торф) и аморфным перегноем. При мощности слоя торфа более 0,5 м эти территории относят к болотам (торфяникам), а при маломощном слое торфа или субстрата иного рода к минеральным болотам, заболоченным лесам, лугам и тундрам (по Н.Я. Кацу) [6] или к заболоченным землям (по А.Н. Костякову) [8].

Высокие концентрации соединений фосфора и азота, поступающие с водами р. Нева, способствуют интенсивному росту нитчатых водорослей. На хорошо прогреваемых мелководьях продукция водорослей *Cladophora glomerata* достигает 800–900 г С/м<sup>2</sup> за вегетационный период [9]. Плавающие в мелководье водоросли и осевшие на дно в sublиторали водорослевые маты становятся одним из основных источников биогенных веществ, вновь поступающих в круговорот и стимулирующих рост новых водорослей [10]. Отметим, что сине-зеленые водоросли, образующиеся в процессе эвтрофирования, в результате своей жизнедеятельности производят сильнейшие токсины (алкалоиды, низкомолекулярные пептиды и др.), которые сами не используют, но они, попадая в водную толщу, представляют опасность для живых организмов и человека. Токсины могут вызывать цирроз печени, дерматиты у людей, отравление и гибель животных. Эвтрофирование является серьезной проблемой для морских и эстуарных систем, оно усугубляет проблему уменьшения доступности воды [11].

Основным ограничивающим фактором эвтрофирования является уменьшение сброса БЭ в водные экосистемы. Поскольку эвтрофирование водоемов стало серьезной глобальной экологической проблемой, по линии ЮНЕСКО начаты работы по мониторингу внутренних вод, контролю за эвтрофированием водоемов земного шара [12].

Оценка антропогенного влияния на процесс эвтрофирования водоемов имеет ряд проблем, связанных со сложностью установления различий между природными вариациями в развитии экосистем и вариациями, вызванными человеком. Природные вариации могут иметь сезонные, межгодовые колебания гидродинамических

процессов, климатические изменения, различные циклы развития биоты и другие. Таким образом, для предотвращения негативных эффектов эвтрофирования Балтики необходима разработка методов снижения поступления БЭ в водные экосистемы. Это особенно актуально в свете того, что Хельсинская Комиссия по защите морской среды Балтийского моря (ХЕЛКОМ) уже пришла к выводу о том, что основные негативные изменения в море связаны с процессом его эвтрофирования. К числу абиотических факторов, влияющих на процесс эвтрофирования, сейчас относят биогенную нагрузку от точечных и диффузных источников, а также из атмосферы, радиационно-термические (температуру воды и воздуха) и гидрологические (расход воды) характеристики. К числу биотических факторов целесообразно отнести влияние на процесс эвтрофирования как аборигенных (эндемичных) для данного водного объекта видов [11], так и видов-вселенцев [13]. Основными негативными последствиями эвтрофирования с точки зрения водопользования и водопотребления можно считать: 1) цветение воды, обилие токсичных водорослей может приводить к гибели иных гидробионтов; 2) гипоксия, губительная в том числе для ценных промысловых рыб; 3) при низком содержании кислорода в воде выделение сероводорода, также меняющего видовой состав гидробионтов. Так, по данным мировой статистики, примерно в 40–50 % случаев цветение воды вызывают токсигенные цианобактерии. В настоящее время следствием увеличения антропогенного пресса на водные экосистемы стало повсеместное развитие цианобактерий опасных для многих гидробионтов.

Балтийский регион является крупнейшим транснациональным регионом, на территории которого проживают более 140 млн человек и расположены крупные мегаполисы. Балтийское море играет важную роль в экономике всех прибалтийских государств и в международной экономике благодаря развитому промышленному и сельскохозяйственному производству в его бассейне. На берегах Балтики расположено более 150 портов, и на это море приходится 10 % от числа всех морских мировых грузоперевозок. Интенсивная хозяйственная деятельность на берегах Балтики не может не сказываться на экологическом состоянии отдельных районов моря. Так, значительное снижение содержания растворенного

кислорода в глубинных и придонных горизонтах моря в начале 1990-х годов, а также в самом начале XXI в., и резкое падение на этом фоне численности популяций многих водных животных, в том числе промысловых донных рыб, некоторые исследователи склонны объяснять преимущественно антропогенным воздействием, связанным с эвтрофикацией и загрязнением [14–16]. Однако осуществленные исследования [17–27] продемонстрировали, что главные крупномасштабные изменения основных звеньев экосистемы Балтийского моря во многом зависят также от колебаний климата и связанными с ними изменениями океанологического и гидрологического режимов.

С другой стороны, на развитие экосистем Балтики оказывает влияние такой сложно контролируемый фактор, как биологическая инвазия чужеродных видов. Солонатово-водный характер водных масс Балтики не является препятствием для акклиматизации в нем различных видов-вселенцев, как типично морских, так и пресноводных. Помимо своей связи с Атлантическим океаном через Датские проливы, Балтийское море и его водосборная площадь соединены с Понто-Каспийскими солеными морями (Черное, Азовское и Каспийское моря) посредством каналов и рек, которые были открыты начиная с 70-х годов XVII в. Вселение неэндемичных видов в Балтийское море и их дальнейшее распространение в бассейне привело к значительным изменениям в прибрежных экосистемах, в особенности, в составе и структуре биоценозов заливов и бухт [22–23; 28–31]. Поэтому анализ различных показателей климато-экологической ситуации в Балтийском море и оценка влияния природных условий на биоразнообразие отдельных районов представляются весьма целесообразными. Это позволит сформулировать предпосылки для прогноза распространения чужеродных видов и определить районы их наиболее вероятной локализации.

Чрезвычайная чувствительность к антропогенному воздействию Балтийского моря связана с тем, что водообмен с Мировым океаном, осуществляемый лишь через узкие и мелкие проливы, ведущие в Северное море, является существенно замедленным, период полного обновления воды составляет 30–50 лет. С другой стороны, море служит приемным бассейном более чем двухсот рек, включая такие крупнейшие реки, как: Нева, Висла, Западная

Двина, Неман, в которые попадает наибольшая часть **загрязняющих веществ**, образующихся в результате антропогенной деятельности на территории. В настоящее время поступление загрязняющих веществ превысило природную способность акватории к **самоочищению**. Все экологические проблемы Балтийского моря определяются его загрязнением из множества разнообразных источников через реки, трубопроводы, от эксплуатации судов и, наконец, из воздуха. Избыток биогенов, становится причиной эвтрофирования как открытого моря, так и прибрежных зон. Увеличилось число токсичных видов сине-зеленых водорослей, их цветение, помутнение воды, загрязнение береговой линии и рыболовных снастей.

**Загрязняющее вещество** – 1) вещество, способное причинить вред здоровью людей или окружающей среде. В законах ряда стран (США, ФРГ, Канада, Япония, Россия) устанавливается перечень конкретных загрязняющих веществ, выбросы которых следует контролировать и содержание которых при превышении установленных для них нормативов рассматривается как загрязнение. В ряде стран (Швеция, Великобритания) законодательно установлены довольно общие правовые стандарты для выбросов загрязняющих веществ. К основным загрязняющим веществам обычно относят: совокупность взвешенных частиц, диоксид серы, оксид углерода, углеводороды, диоксид азота, свинец; 2) вещество или смесь веществ, количество и (или) концентрация которых превышают установленные для химических, радиоактивных и иных веществ и микроорганизмов нормативы и оказывают негативное воздействие на окружающую среду [32].

**Самоочищение** – совокупность естественных процессов обезвреживания примесей, поступивших в природную среду (водоем, почву, атмосферный воздух) или в организмы. Длительность самоочищения резко меняется в зависимости от сложности и устойчивости экосистем и географической области, например, в маргинальных зонах и на Севере (с бедными экосистемами) оно идет очень медленно. Для многих стойких загрязняющих веществ (пестицидов, тяжелых металлов, детергентов, фенолов и др.) самоочищение может быть равно нулю [3].

***Вопросы для самопроверки:***

- 1) Какие биогенные элементы существуют, какие из них оказывают наиболее пагубное влияние на экосистемы морей и озер, приводя к эвтрофированию?
- 2) Что такое валовая и чистая первичная продукция?
- 3) Что такое эвтрофирование и к чему оно приводит?
- 4) Какие воды можно считать водоемом?
- 5) С чем связано «цветение воды»?
- 6) Что такое фитопланктон? Какова его роль в морских экосистемах?
- 7) Что такое галоклин?
- 8) Чем опасна гипоксия для гидробионтов?
- 9) Какие процессы включает процесс упрощения экосистемы?

## 2. РАЗНООБРАЗИЕ ВИДОВ-ВСЕЛЕНЦЕВ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ И ИХ НЕГАТИВНОЕ ДЕЙСТВИЕ НА ЭКОСИСТЕМЫ И ХОЗЯЙСТВЕННУЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЧЕЛОВЕКА

**Инвазией** называют включение в экосистему новых для нее чужеродных видов – видов-вселенцев. Результатом этого процесса является «биологическое загрязнение» водных экосистем. Объектом пристального внимания становится наблюдение за влиянием видов-вселенцев на функционирование экосистем морских и пресных водоемов. Возможно ли сокращение видового разнообразия сообществ и изменение структуры трофических сетей в результате активной инвазии новых видов? И может ли это приводить к эвтрофированию водного объекта и изменению качества воды? Существует множество путей переселения (естественной и антропогенной природы) организмов в экосистемы, где ранее они никогда не регистрировались. Биологические аспекты этой проблемы для водных организмов изучаются специалистами вот уже более 100 лет, однако наиболее острая необходимость в контроле и предупреждении данного явления возникла недавно.

**Инвазия** (от лат. *invasio* – нападение, вторжение) – 1) вторжение в какую-либо местность не характерного для нее вида животного; 2) вторжение в организм хозяина эндопаразитов; 3) включение в сообщество новых для него видов [3].

Способы и направления инвазии чужеродных видов часто называют «векторами» и условно делятся на естественные и антропогенные [33–34]. Считается, что естественные векторы обеспечивают самопроизвольное распространение популяций чужеродных видов, приводящее к относительно медленному, постепенному освоению ими биотопов внутри уже колонизированных водоемов или проникновению из одного водоема в другой, при наличии между ними непосредственной связи [35]. К антропогенным векторам относится любая человеческая активность, связанная с перемещением воды (например, балластных вод, содержащих планктон, включая пелагические личиночные стадии донных гидробионтов) или погруженных объектов (с прикрепленными

к ним взрослыми особями или молодью организмов-обрастателей) внутри или между бассейнами [34, 36–37]. Основными источниками антропогенных инвазий являются строительство водных каналов, марикультура и аквариумистика, а также различные аспекты судоходства, в том числе перевозка организмов в составе сообщества обрастания корпусов судов и с водяным балластом.

В Балтийском море мало (возможно и вообще отсутствуют) эндемические виды. Его флора и фауна состоит из видов различного экологического и биогеографического происхождения. Они включают в себя эвригалинные виды, которые пережили природное расширение ареала из Северной Атлантики и уцелели в течение предыдущих периодов истории моря, виды, обитающие в соленой и пресной воде, а также виды, недавно вселенные человеком. Таким образом, будучи ранее озером пост-ледникового периода, Балтийское море стало объектом как спонтанного, так и антропогенного вселения фауны и флоры на протяжении более 10 000 лет.

Анализ статистических данных показал, что общее число видов-вселенцев, обнаруженных в различных районах Мирового океана за последние 200 лет варьирует в широком диапазоне (табл. 1) [38, 39–47].

*Таблица 1*

**Общее число видов-вселенцев, обнаруженных в различных районах Мирового океана за последние 200 лет**

<b>Район</b>	<b>Число видов</b>	<b>Источник</b>
Побережье Сев. Америки	298	Ruiz et al., 2000
Средиземное море	240	Ruiz et al., 1997
Побережье Австралии	210	Hewitt, Martin, 2001
Черное море	142	Болтачев, Юрахно, 2002; Загородняя, Колесникова, 2003; Мильчакова, 2002; Сеничева, 2002; Александров, 2004
Балтийское море	98	Leppakoski, Olenin, 2000
Северное море	80	Exotic invaders ..., 1999

Общее количество видов организмов аллохтонного происхождения к 2006 г. в Балтийском море достигло 115 [48], причем около 40 % от общего количества обнаруженных новых видов беспозвоночных составили ракообразные. Инвазионные виды

успешно адаптируются в новых местообитаниях, особенно в биоценозах, и могут быстро увеличивать численность, оказывая влияние на другие звенья трофической сети. Контроль расселяющихся видов и изучение их роли в новых местообитаниях признаны одними из важнейших задач для мониторинга экосистемы Балтийского моря, особенно в его прибрежных и эстуарных участках [49].

Исследования, проведённые сотрудниками Зоологического института РАН, показали, что восточная часть Финского залива стала своего рода накопителем и инкубатором чужеродных видов организмов (табл. 2).

Таблица 2

**Список видов-вселенцев в Финском заливе**

Отряды и виды	Год первого обнаружения в Финском заливе	Ссылка
<b>Амфиподы (Amphipoda)</b>		
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i>	2004	Orlova et al., 2006
<i>Chelicorophium curvispinum</i>	2005	Herkul, Kotta, 2007; Малявин и др., 2008
<i>Pontogammarus robustoides</i>	1999	Berezina, Panov, 2003; Berezina, 2007b
<i>Gmelinoides fasciatus</i>	1996	Berezina, Panov, 2003
<i>Gammarus tigrinus</i>	2003	Pienimäki et al., 2004; Berezina, 2007c
<i>Orchestia cavimana</i>	2002	Kotta, 2000; Herkul et al., 2005
<b>Мизиды (Mysida)</b>		
<i>Hemimysis anomala</i>	1992	Salemaa, Hietalahti, 1993
<i>Paramysis intermedia</i>	2008	Herkul et al., 2009
<b>Равноногие (Isopoda)</b>		
<i>Jaera sarsi</i>	2004	Orlova et al., 2006; Berezina et al., 2011
<b>Кумовые раки (Cumacea)</b>		
<i>Stenocuma graciloides</i>	2004	Анцулевич, 2005; Orlova et al., 2006
<b>Десятиногие ракообразные (Decapoda)</b>		
<i>Eriocheir sinensis</i>	1933	Herborg et al., 2003; Ojaveer et al., 2007
<i>Palaemon elegans</i>	2003	Kekkonen, 2003

По данным А.А. Максимова, виды-вселенцы составляют около 5 % от общего числа видов Финского залива, но при этом часто доминируют в сообществах [13, 50, 51]. Большинство чужеродных видов являются выходцами из тепловодного Понто-Каспийского бассейна. В донных сообществах заметные изменения имеют место в относительно небольших по площади прибрежных сообществах, где доля чужеродных организмов в общей биомассе бентоса на отдельных станциях может достигать 96 % [13, 51, 52].

В 2006 г. в водах Балтийского моря обнаружены следующие инвазивные виды: *Cordylophora caspia*, *Marenzelleria neglecta*, *Patamothrix moldavensis*, *Isohaetides michaelsoni*, *Tubifex newaensis*, *Paranais frici*, *Tubificoides pseudogaster*, *Patamothrix vejdivskyi*, *Patamothrix heuseri*, *Cercopagis pengoi*, *Cornigerinus maeoticus*, *Evadne anonyx*, *Acartia tonsa*, *Pontogammarus robustoides*, *Gmelinoides fasciatus*, *Chaetogammarus warpachowskyi*, *Jaera sarsi*, *Stenocuma graciloides*, *Eriocheir sinensis*, *Balanus improvisus*, *Potamopyrgus antipodarum*, *Dreissena polymorpha*, *Dreissena bugensis*, *Prostoma puteale*, *Perccottus glenii*, *Mustela vison*, *Elodea canadensis*, *Acorus calamus*, *Phragmites altissimus*, *Gammarus tigrinus*, *Neogobius melanostomus*, *Protherorhynchus marmoratus* [53]. Среди перечисленных видов основными видами-вселенцами в Финский залив являются:

- 1) *Cercopagis pengoi* (Cladocera);
- 2) *Pontogammarus robustoides* (Amphipoda);
- 3) *Dreissena polymorpha* (Bivalvia);
- 4) *Balanus improvisus* (Cirripedia);
- 5) *Gmelinoides fasciatus* (Amphipoda);
- 6) *Marenzelleria neglecta* и
- 7) *M. arctica* (Polychaeta) (по материалам [53, 54]).

Рассмотрим влияние этих семи основных вселенцев на биоту Балтийского моря и на процесс его эвтрофирования более подробно.

Водяная блоха (*Cercopagis pengoi*) – один из видов-вселенцев, принесенных в Балтийское море с балластными водами и способный переживать низкотемпературный период года [55, 56]. Это крошечное ракообразное, наиболее отличительным признаком которого является длинный игловидный «хвост», который в 3–7 раз длиннее, чем его тело. Она естественна для Каспийского, Черного и Азовского морей. Впервые она была встречена в Балтийском мо-

ре летом 1992 г. Через десять лет она захватила воды восточной части Балтийского моря, составляя до 50 % всей биомассы зоопланктона в летнее время. Водяные блохи приводят к загрязнению рыболовных сетей, образуя липкую студенистую массу, приводя тем самым к экономическим потерям рыбаков [56]. В настоящее время этот крупный рачок, не имея естественных хищников и паразитов, хорошо приспособился и очень быстро увеличивает свою численность, вытесняя при этом местные виды. В настоящее время он существенно выедает кормовую базу промысловых рыб и активно заселил значительные площади Балтики. Выедание кормовой базы рыб ведет к снижению биоразнообразия и, как следствие, устойчивости экосистем [57]. Таким образом, кладоцера *C. pengoi* приводит к упрощению структуры сообщества экосистем Балтийского моря и снижает их устойчивость к внешним воздействиям, что является одним из механизмов, способствующих эвтрофированию.

Амфипода *Pontogammarus robustoides* – понто-каспийский вид-интродуцент, активно заселяющий эстуарий р. Нева, водоемы бассейна Балтийского моря и ставший массовым для Балтики [54, 58]. В зооценозах прибрежных сообществ доминируют по биомассе эврибионтные виды и группы животных (моллюски, амфиподы, хирономиды и ручейники). На многих участках виды-вселенцы (*Dreissena polymorpha*, *Gmelinoides fasciatus* и *P. robustoides*) составляли 40-90% общей биомассы. Особенностью распределения зообентоса в Финском заливе является значительная вариабельность его биомассы между разными участками. Это связано с высокой гетерогенностью прибрежных местообитаний и, в то же время, может быть результатом влияния на зооценозы комплекса факторов антропогенной природы, таких как эвтрофирование, загрязнение, интродукция видов. Анализ литературных данных свидетельствует в пользу того, что действие бокоплава *P. robustoides* на процесс эвтрофирования Балтийского моря подробно не исследовалось. Однако, учитывая тот факт, что виды-вселенцы зачастую составляют лишь малую долю всего видового богатства акватории, но, при этом, доминируют в большинстве местообитаний по биомассе, следует полагать, что инвазия данного вида может снижать устойчивость экосистем Финского залива.

Многие инвазивные виды сами способны активно влиять на процессы эвтрофирования посредством видоизменения биогеохимических циклов и/или структуры пищевой сети. Особо выделяют виды, которые непосредственным образом влияют на поступление биогенных веществ в водную среду. Популяции двустворчатых моллюсков *Dreissena polymorpha* (*Bivalvia*) являются источником легкодоступного для питания водорослей фосфора [59].

Вселенцы, такие как североамериканский рачок *Balanus improvisus*, понто-каспийский моллюск *Dreissena polymorpha* и др., достигают наибольшего количественного развития в эвтрофных районах [59–61]. Показана высокая ассимиляция некоторых неэндемичных видов в эстуариях Балтийского моря. Куронийская, Вистульская и Сзечинская лагуны, Немецкий Бодден и эстуарий Невы являются местом обитания большого числа хорошо обосновавшихся неэндемичных видов и могут считаться «центрами чужеродного разнообразия» вдоль Балтийского Побережья. На основании опубликованных результатов [62], минимальный темп распространения прикрепленного усонного рачка *Balanus improvisus* (*Cirripedia*) оценивается как 30 км в год в направлении из Кенигсберга (ныне Калининграда) (1844) до Турку (1868). Во многом такое быстрое распространение объясняется наличием в жизненном цикле свободно плавающей планктонной личинки.

С другой стороны, исследования выявили интересный факт, что в литоральных сообществах Балтики амфиподы *Gmelinoides fasciatus* и *Pontogammarus robustoides*, питающиеся водорослями, способны существенно снижать биомассу нитчаток [9].

С применением методов молекулярной идентификации видов живых организмов удалось показать, что Балтика в настоящее время активно осваивается несколькими морфологически очень схожими видами одного рода, два из которых обнаружены в пределах Финского залива: *Marenzelleria neglecta* Sikorski et Bick и *Marenzelleria arctica* (Chamberlin) [13, 63].

Исследование А.А. Максимова [13] показало, что количественное распределение макрозообентоса к 2008 г. было крайне неравномерным. Наблюдалась тенденция уменьшения показателей обилия бентоса с глубиной. К 2009 г. произошло резкое увеличение биомассы в глубоководной зоне вследствие вспышки числен-

ности чужеродных полихет *Marenzelleria* spp. (вероятные *Marenzelleria arctica*), что привело к коренному изменению в распределении макробентоса. Полихеты *Marenzelleria* spp. оккупировали большую часть акватории залива, заняв практически на всех глубоководных станциях господствующее положение в бентосе (рис. 3).

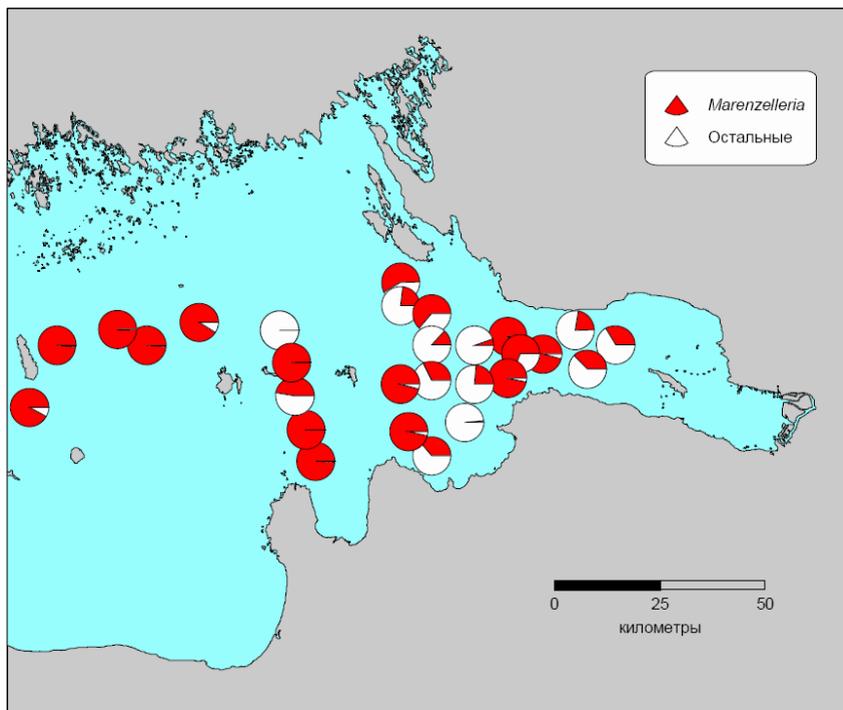


Рис. 3. Доля *Marenzelleria* spp. в общей биомассе макрозообентоса в 2009 г. [13]

Инвазия *M. arctica* привела на большей части акватории Финского залива фактически к вытеснению прочих видов макрозообентоса (рис. 3), монокультура *M. arctica* заменила существовавшее здесь ранее сообщество ледниковых реликтовых ракообразных, где столь же значительную роль, играли *M. affinis*, составлявшие на некоторых станциях свыше 99 % численности всего макрозообентоса [64]. Наблюдаемое резкое увеличение численности полихет произошло после исчезновения популяций амфипод вследствие гипоксии, и было особенно ярко выражено в наиболее

пострадавших от замора районах [13]. По-видимому, высокая устойчивость вселенцев к гипоксии представляет собой достаточно распространенное явление, в частности, увеличение роли инвазивных и криптогенных видов при низкой концентрации кислорода было отмечено в ходе полевых экспериментов, проведенных в Чесапикском заливе [65]. В сильно опресненной восточной части Финского залива, по-видимому, наряду с ухудшением кислородных условий определенное значение для полихет имело повышение солености после затоков североморских вод в Балтику [66].

Проникновение *M. arctia* в глубоководные районы коренным образом изменило характер восстановительной сукцессии донных сообществ восточной части Финского залива после заморозов. Полихеты способны существенно быстрее, чем местные донные животные, колонизировать свободные участки дна из-за наличия планктонной личинки, а также высокой толерантности к низким концентрациям растворенного кислорода взрослых червей. Последствия инвазии, по-видимому, имеют необратимый характер. При стойком улучшении кислородных условий, популяции реликтов будут восстанавливаться, и можно было бы ожидать образования донного биоценоза, состоящего из *M. arctia* и ледниковых реликтовых ракообразных *S. entomon* и *M. affinis*, такого же как в эстуариях Сибири [67]. Однако, по-видимому, в реальных условиях эпизодически повторяющейся гипоксии преимущество полихет сохранится, а мы и в дальнейшем будем наблюдать преобладание *M. arctia* в глубоководных районах. В последнем случае это можно рассматривать даже как положительный момент, поскольку образовавшиеся новые сообщества более устойчивы и жизнеспособны при сложившемся в настоящее время гидрохимическом режиме.

Последствия столь масштабной инвазии трудно однозначно оценить. Однако определенно они будут весьма значительны и затронут экосистему залива в целом. Полихеты-вселенцы перекапывают грунт значительно глубже (до 40 см), чем коренные обитатели Балтийского моря, что ведет к резкой интенсификации обменных процессов на границе вода – дно, в частности к увеличению поступления биогенных элементов из донных осадков [68, 69], способствуя усилению эвтрофирования, одной из главных экологических проблем Балтики. С другой стороны, биотурбационная и

биоирригационная деятельность червей, ведущая к проникновению кислорода в толщу грунта и формированию мощного окисленного слоя, по-видимому, будет ускорять процессы захоронения фосфатов и денитрификации в глубоководных донных осадках [70], что может иметь противоположный эффект на динамику биогенных элементов, снижая их поступление в водную толщу и, соответственно, способствовать уменьшению трофности и улучшению экологического состояния вершины Финского залива.

Вызванное гипоксией сокращение численности реликтовых ракообразных в восточной части Финского залива неблагоприятно отразилось на запасах таких важных в промысловом отношении рыб как корюшка и салака [71]. По данным польских исследователей, глубокое зарывание в грунт *Marenzelleria spp.* ухудшает их доступность для рыб-бентофагов в Южной Балтике [72]. Проблематичным представляется и переход на питание полихетами наиболее массовых промысловых видов Финского залива – корюшки и салаки, трофически тесно связанных с ледниковыми реликтами, которых они используют в качестве сезонной пищи в зимнее время [71]. Столь радикальные перемены в бентосе неизбежно должны отразиться на составе рыбного населения, что, в свою очередь, может повлечь за собой соответствующие каскадные эффекты на других трофических уровнях. По мнению А.А. Максимова [13], инвазия *M. arctia* в ближайшие годы может привести к кардинальной перестройке в масштабах всей экосистемы восточной части Финского залива вследствие существенных изменений биогеохимических процессов и трофических взаимоотношений.

На основании данных, полученных А.А. Максимовым [13], можно заключить, что действие полихет на процесс эвтрофирования Балтики не имеет единой направленности. С одной стороны, в мелководных районах они способны усиливать эвтрофирование, повышая поступление биогенных элементов из донных осадков. С другой стороны, в глубоководных районах Балтийского моря полихеты-вселенцы приводят к проникновению кислорода в толщу грунта, способствуя ускорению захоронения фосфатов и денитрификации в донных осадках и, соответственно, снижая трофность.

В Балтийском море мало, а возможно и вообще отсутствуют действительно эндемические виды – его флора и фауна состоит из видов различного экологического и биогеографического происхождения. Они включают в себя эвригалинные виды, которые пережили природное расширение ареала из Северной Атлантики и уцелели в течение предыдущих периодов истории моря, виды, обитающие в соленой и пресной воде, а также виды, недавно вселенные человеком. Таким образом, будучи ранее озером постледникового периода, Балтийское море стало объектом как спонтанного, так и антропогенного вселения фауны и флоры на протяжении более 10 000 лет. Общее количество видов организмов аллохтонного происхождения к 2006 г. в Балтийском море достигло 115 [48], причем около 40 % от общего количества обнаруженных новых видов беспозвоночных составили ракообразные.

Инвазионные виды успешно адаптируются в новых местообитаниях и могут быстро увеличивать численность, оказывая влияние на другие звенья трофической сети. Контроль расселяющихся видов и изучение их роли в новых местообитаниях признаны одними из важнейших задач для мониторинга экосистемы Балтийского моря, особенно в его прибрежных и эстуарных участках [49]. В табл. 3 представлены виды, оказывающие пагубное влияние на экосистемы и хозяйственную деятельность человека, взятые из списка 100 неэндемических видов, зарегистрированных в Балтийском Море (включая пролив Каттегат) на апрель 2001 года. Представлены данные о происхождении, вселении и путях распространения видов из работ Е. Леппакоски и С. Оленина, модифицированные Е. Леппакоски в 2001 г. [31, 61].

Исследования, проведенные сотрудниками Зоологического института РАН, показали, что восточная часть Финского залива стала своего рода накопителем и инкубатором чужеродных видов организмов (табл. 4). Наиболее активно биологическое разнообразие изменяется за счёт вселения донных организмов. Число видов вселенцев в сообществах донных животных эстуария реки Невы уже составляет 11,2 % от общего числа видов, но их доля в биомассе сообществ намного больше и достигает 40–80 % [51].

Из Невской губы и восточной части Финского залива организмы-вселенцы проникают в остальные регионы России, а из

России – в страны Западной Европы и Северной Америки. Вселение новых видов в экосистемы водоёмов может приводить к серьёзным изменениям функционирования их экосистем. [73].

Таблица 3

**Неэндемические виды Балтийского моря и их негативные влияния на среду и хозяйственную деятельность человека**

Тип пагубного влияния, биологический вид и его общепринятое название	Происхождение	Время вселения в Балтийское море	Вектор вселения
<b>1. Образование наростов на промышленных сооружениях, в системе водоснабжения, в судах и рыболовецких донатах</b>			
<i>Coscinodiscus walesii</i> , центричный диатом	Индийско-Тихоокеанское	1980-е	Судоходство или сопряженная с ним деятельность
<i>Cordylophora caspia</i> , гидроид соленоватых вод	Понто-Каспийское	начало 1800-х	Судоходство, каналы
<i>Styela clava</i> , кожистый морской асцидия	Тихоокеанское (северо-запад)	1990-е	Судоходство
<i>Ficopomatus enigmaticus</i> , трубчатый червь	Южное полушарие	1950-е	Судоходство
<i>Cercopagis pengoi</i> , водная блоха	Понто-Каспийское	1990-е	Судоходство
<i>Balanus improvisus</i> , водная уточка (рачок)	Североамери-канское	1840-е	Судоходство
<i>Dreissena polymorpha</i> , полосатая мидия	Понто-Каспийское	начало 1800-х	Судоходство, вселение через каналы
<b>2. Необходимые профилактические меры против наростов</b>			
<i>B. improvisus</i> , водная уточка (рачок)	Североамери-канское	1840-е	Судоходство
<i>C. caspia</i> , гидроид соленоватых вод	Понто-Каспийское	начало 1800-х	Судоходство, каналы
<b>3. Влияние на рыбное хозяйство, судоходство и курортное хозяйство</b>			
<i>Sargassum muticum</i> , японские водоросли	Азиатское (северо-восток)	1980-е	Ассоциированный
<i>Elodea canadensis</i> , канадские водоросли	С. Америка	1870-е	Декоративный
<i>C. pengoi</i> , одяная блоха	Понто-Каспийское	1990-е	Судоходство
<i>Eriocheir sinensis</i> , китайский краб	Азиатское (северо-восток)	1920-е	Судоходство
<b>4. Паразиты рыб и моллюсков</b>			
<i>Pseudodactylogyrus</i> spp., жаберные сосальщики (моногенети)	Тихоокеанское	1980-е	Ассоциированный
<i>Anguillicola crassus</i> , плавающие нематоды	Азиатское (северо-восток)	1980-е	Ассоциированный
<i>Crepidula fornicata</i> , скользящее бдюдечко (моллюск)	Североамери-канское	1940-е	Ассоциированный
<b>5. Урон наносимый деревянным объектам (сверление)</b>			
<i>Teredo navalis</i> , корабельный червь	Вероятно азиатское (северо-восток)	1700-е	Судоходство
<b>6. Влияние на качество воды; токсичные риски</b>			
<i>Alexandrium tamarense</i> , динофлагеллят	Неизвестно	Неизвестно	Судоходство
<i>Gyrodinium</i> spp., динофлагеллят	Неизвестно	1980-е	Судоходство
<i>Gymnodinium</i> spp., динофлагеллят	Неизвестно	1990-е	Судоходство
<i>B. canadensis</i> , канадский гусь	Североамери-канское	1930-е	Домашнее хозяйство
<b>7. Урон, наносимый сельскому хозяйству от перывапаа</b>			
<i>Branta canadensis</i> , канадский гусь	Североамери-канское	1930-е	Домашнее хозяйство
<b>8. Урон, наносимый берегам рытвем норок</b>			
<i>E. sinensis</i> , китайский краб	Азиатское (северо-восток)	1920-е	Судоходство
<i>Ondatra zibethicus</i> , ондатра	Североамери-канское	1920-е	Домашнее хозяйство
<b>9. Урон наносимый объектам охоты</b>			
<i>Mustela vison</i> , американская выдра	Североамери-канское	1920-е	Беглец

Таблица 4

**Общее число видов в сообществах донных и планктонных животных  
в эстуарии реки Невы и доля вселенцев**

Сообщества организмов	Общее число видов	Число видов-вселенцев	Доля вселенцев (%) от общего числа видов
Зоопланктон	190	7	3,6
Зообентос	196	22	11,2
Всего:	386	29	7,5

***Вопросы для самопроверки:***

- 1) Что означает понятие «инвазия» в широком и в узком смысле (применительно к морским экосистемам)?
- 2) Что такое вектор инвазии, какие вектора бывают?
- 3) Какова доля видов-вселенцев по количеству и какова доля чужеродных видов по биомассе?
- 4) Перечислите некоторые инвазивные виды Балтийского моря.
- 5) Опишите один из видов-вселенцев Балтийского моря.
- 6) Какие негативные влияния на морские экосистемы и хозяйственную деятельность человека в море могут оказывать виды-вселенцы?
- 7) Способны ли виды-вселенцы оказывать влияние на гомеостаз морских экосистем? Каким образом?

### 3. ВЗАИМОСВЯЗИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ИНВАЗИЙ И ПРОЦЕССА ЭВТРОФИРОВАНИЯ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

Эвтрофирование признано фактором, вызвавшим наиболее серьезные изменения природных экосистем Балтийского моря [74]. Известно, что нарушенные экосистемы особенно уязвимы к биологическим инвазиям. Эвтрофирование наряду с другими видами антропогенного воздействия ведет к снижению биологического разнообразия и нарушению функционирования балтийских сообществ, что в условиях постоянного заноса видов из других регионов вследствие активного судоходства способствует успешной натурализации чужеродных организмов и дальнейшей трансформации морских экосистем. Наибольшее число находок чужеродных видов в Балтийском море (так называемые «центры ксеноразнообразия») приурочено к самым эвтрофированным участкам – заливам и бухтам Южной Балтики, эстуарию реки Невы [61, 75]. Многие вселенцы также, как правило, достигают наибольшего количественного развития в эвтрофных районах [51, 59, 61]. Особенно значительна роль вселенцев оказывается в условиях, когда внешние воздействия приводят к полному разрушению природных сообществ, например при развитии гипоксийно-аноксийных явлений, часто наблюдающихся в эвтрофных водоемах. В восточной части Финского залива разрушение донных сообществ вследствие ухудшения кислородного режима спровоцировало масштабную биологическую инвазию, вследствие которой огромные площади глубоководных районов оказались заселенными практически монокультурой устойчивого к гипоксии чужеродного вида полихет *M. arctica* [13].

Исследования показывают, что к основным механизмам действия видов-вселенцев на процесс эвтрофирования является их способность изменять биогеохимические циклы, а также структуру пищевой сети. В этом отношении выделяют три группы чужеродных организмов. Во-первых, виды, меняющие поступление биогенных веществ в водную среду – “экосистемные инженеры” [76]. Например, популяции двустворчатых моллюсков *D. polymorpha* в местах их массового развития являются основным источником биодоступного фосфора, что в частности рассматривается как

возможная причина массового развития нитчатых водорослей в прибрежной зоне эстуария Невы [59]. Известно, что бентосные животные играют важную роль в обменных процессах на границе вода – грунт, посредством биотурбации (перемешивание донных осадков) и биоирригации (создание разветвленной сети каналов, способствующей проникновению кислорода в толщу грунта) донных осадков. Появление в Балтийском море полихет рода *Marenzelleria*, которые перекапывают грунт значительно глубже, чем коренные обитатели Балтийского моря, привело к резкой интенсификации потоков веществ между толщей воды и донными отложениями. Экспериментально показано, что деятельность этих полихет способствует увеличению поступления биогенных элементов из донных осадков [68, 69]. Однако по отношению к преобразованию труднодоступных для питания фосфорных соединений в биодоступные этот процесс, по-видимому, актуален только для хорошо аэрированных мелководных осадков. В глубоководных районах Балтийского моря биогеохимический цикл этого биогенного элемента тесно связан с кислородными условиями. Биотурбационная и биоирригационная деятельность полихет ведет к формированию мощного окисленного слоя донных осадков, что способствует увеличению захоронения в них фосфатов. Посчитано, что в районе г. Стокгольма, деятельность *Marenzelleria* sp. привела к удалению в два раза большего количества фосфора, чем городские очистные сооружения [77]; с чем связывают существенное снижение концентрации фосфатов и снижение уровня трофности вод этого района Балтийского моря после вселения полихет [77, 78]. Недавно аналогичные процессы отмечены и в российской части Финского залива, где после появления и массового развития полихет *M. arctica* в 2008–2009 гг. резко увеличилось соотношение азота к фосфору в водах залива, что повлекло за собой каскадные изменения в планктоне: уменьшилось количество колониальных азотфиксирующих синезеленых водорослей, вызывающих «цветение» воды; снизилась общая биомасса фитопланктона и концентрация хлорофилла «а» [79].

Ко второй группе относятся виды, способствующие усилению или напротив ослаблению симптомов эвтрофирования, таких как избыточное развитие планктонных и донных водорослей, ухудше-

ние оптических свойств воды. Некоторые проявления эвтрофирования частично могут быть непосредственным образом связаны с вселением чужеродных видов. Например, в ряде районов Балтики массовое развитие нитчатых водорослей вызвано вспышкой численности недавно вселившейся тихоокеанской нитчатки *Gracilaria vermiculophylla* [80]. В литоральных сообществах вершины Финского залива питающиеся водорослями чужеродные виды (амфиподы *Gmelinoides fasciatus* и *Pontogammarus robustoides*), напротив, являются одним из факторов, ограничивающим биомассу нитчаток вследствие их выедания [9].

Развитие планктонных водорослей может контролироваться интродуцированными видами **сестонофагов** [81]. Наиболее известный пример – представители рода *Dreissena*, вселившиеся во многие пресноводные и солоноватоводные водоемы мира, включая Балтийское море. Проникновение этих моллюсков в североамериканские Великие Озера привело к резкому снижению биомассы фитопланктона и увеличению прозрачности воды [82]. В Балтийском море распространение дрейссены, однако, ограничено сравнительно небольшими по площади участками с почти пресной водой, соответственно выраженное влияние моллюсков на качество воды имеет локальный характер [51, 59]. В этой связи большой интерес представляют недавние находки в Вислинском заливе Балтийского моря североамериканского солоноватоводного двустворчатого моллюска *Rangia cuneata*, который в силу своих экологических особенностей имеет широкие перспективы распространения, как в Вислинском заливе, так и в собственно Балтийском море [83, 84].

**Сестонофаг** – организмы, питающиеся сестоном, к которому относят совокупность всех взвешенных в воде органоминеральных частиц (детрит) и планктонных организмов, улавливаемых мелкоячеистой планктонной сетью. Сестонофагами являются веслоногие, оболочники, губки, мшанки, асцидии, погонофоры, некоторые ракообразные, полихеты, моллюски и др. [3].

Наконец, третью группу составляют виды, влияние которых на процессы эвтрофирования осуществляется косвенным образом

через изменение пищевых сетей. Надежных сведений о наличии такого рода взаимодействий в Балтийском море у нас нет. Однако несколько недавно вселившихся в Балтику видов могут потенциально привести к увеличению развития фитопланктона, как это было отмечено на других водоемах. В 1990-е годы в Балтику проникли хищные понто-каспийские ветвистоусые ракообразные *Cercopagis pengoi*. В оз. Онтарио эти хищники выедают значительную часть зоопланктонных рачков-фитофагов, способствуя массовому развитию планктонных водорослей. В Балтийском море подобного эффекта до сих пор не обнаружено, вероятно, из-за более низкой, чем в оз. Онтарио численности рачков [85]. По-видимому, похожая ситуация имеет место и с гребневиком *Mnemiopsis leidyi*, инвазия которого стала причиной коренной перестройки экосистем Черного и Каспийского морей. В 2006 г. этот вид был встречен в Балтийском море [86, 87]. В Чесапикском заливе вспышка численности гребневиков привела к ухудшению качества воды вследствие увеличения биомассы фитопланктона, несмотря на осуществленные мероприятия по снижению биогенной нагрузки. Это связано со значительным снижением численности питающихся фитопланктоном планктонных рачков вследствие выедания их гребневиками [88]. Недавно в экспериментальных исследованиях показана возможность возникновения такого каскадного эффекта в пелагических пищевых цепях западных и южных районов Балтийского моря [89]. Однако, численность и биомасса гребневиков в собственно Балтийском море слишком низки, чтобы существенно повлиять на зоопланктонное сообщество. Кроме того, неясным остается и таксономический статус ряда балтийских популяций гребневиков. По-видимому, распространение инвазионного вида *Mnemiopsis leidyi* ограничено только западной и южной частями моря, а на большей части акватории собственно Балтики гребневики представлены арктическим видом *Mertensia ovum*, влияние которого на планктон, очевидно, не столь драматично [90].

Анализ распространения и состояния популяций ракообразных класса Malacostraca, недавних вселенцев в Финский залив и другие районы Балтийского моря, показал, что наряду с продолжающимся расширением ареалов видов, возрастает и их значение в реципиентных местообитаниях. Конкуренция (в первую очередь,

за пищевые ресурсы), хищничество со стороны видов-вселенцев и, также, возможный принос вселенцами новых видов паразитов, патогенных для местной фауны могут быть причиной изменения структуры сообществ аборигенных видов. Дальнейшего изучения требуют межвидовые трофические взаимодействия вселившихся и аборигенных видов, поскольку они определяют возможности сосуществования популяций ракообразных. В большинстве своем преднамеренные интродукции высших ракообразных в изученном регионе проводили с целью обогащения кормовой базы рыб, но до сих пор не ясно: как повлияли эти мероприятия на рыбопродуктивность. Некоторые косвенные результаты указывают, что акклиматизация амфипод и мизид привела к пополнению пищевых ресурсов для рыб и, в конечном счете, увеличению продуктивности водных экосистем [91].

#### ***Вопросы для самопроверки:***

- 1) Какие районы Балтийского моря подвержены наибольшему эвтрофированию?
- 2) Какие типы воздействий на экосистемы Балтийского моря оказывают виды-вселенцы?
- 3) Какие виды называют «экосистемными инженерами»?
- 4) Способны ли виды-вселенцы замедлять процессы эвтрофирования?
- 5) Какие организмы называют сестонофагами?
- 6) Какие организмы способны усиливать процессы эвтрофирования?
- 7) Какие чужеродные виды гидробионтов способны оказывать опосредованное влияние на эвтрофирование через изменение пищевых сетей? Происходит ли это в Балтийском море?

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время виды-вселенцы играют важную роль в регуляции энергетических и трофических обменных процессов в экосистемах Балтийского моря. Основным источником их появления является интенсивное судоходство. Около половины видов имеют Понто-Каспийское происхождение [92]. Наиболее опасными для экосистем Балтики являются моллюск *Dreissena polymorpha*, кладоцера *Cercopagis pengoi* (понто-каспийского происхождения), полихета *Marenzelleria viridis* (северо-американского происхождения) и китайский мохнатоногий краб *Eriocheir sinensis* (азиатского происхождения) [37]. Данные наблюдений свидетельствуют о сложной взаимосвязи процессов биологических инвазий и эвтрофирования. С одной стороны, общая тенденция увеличения роли чужеродных организмов в Балтийском море в значительной степени определяется нарушением состояния самих природных экосистем, в том числе вследствие эвтрофирования. С другой стороны, некоторые инвазивные виды в результате своей жизнедеятельности сами могут активно влиять на динамику биогенных элементов в водоеме, ослаблять или усиливать проявления эвтрофирования. Распространение чужеродных видов справедливо считается угрозой для окружающей среды. Поэтому в литературе принято обычно концентрировать внимание на отрицательных сторонах биологических инвазий. Однако, изложенные материалы показывают, что весьма часто последствия деятельности новых видов (биофильтрация, аэрация донных отложений) способствуют уменьшению эвтрофирования и (или) его отрицательных проявлений, и в данном аспекте могут быть оценены как положительные явления. По-видимому, это может рассматриваться, как адаптация природных систем к меняющимся условиям среды, поскольку образующиеся в результате новые сообщества функционально более разнообразны и, очевидно, оказываются устойчивее в условиях возросшей биогенной нагрузки.

В целях снижения влияния опасных для экосистем Балтийского моря видов-вселенцев необходимо принятие мер по контролю сброса балластных вод, как основного источника “биологического загрязнения”, иные меры по предупреждению инвазии агрессивных видов, способных занять доминирующие позиции, включая

разработку законодательной базы для их осуществления. Необходим мониторинг чужеродных видов и их влияния на экосистемы, и отдельные виды гидробионтов, создание общей базы данных о видах-вселенцах с оценкой их возможного влияния на экосистемы, включение в систему мониторинга идентификации живых организмов молекулярно-генетическими методами.

Работа поддержана грантом ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009-2013 годы (Соглашение Минобрнауки РФ №14.В37.21.0651 от 20.08.2012 г.).

## Литература

1. HELCOM, 2001. Environment of the Baltic Sea area 1994–1998 // Balt. Sea Environ. Proc. № 82A. 26 p.
2. *Весман А.В.* Современные проблемы Балтийского моря. // Современные научные исследования и инновации. Март, 2012 [Электронный ресурс]. URL: <http://web.snauka.ru/issues/2012/03/10613>.
3. *Дедю И.И.* Экологический энциклопедический словарь. – Кишинёв: Гл. ред-я Молд. сов. энциклоп. 1990. – 408 с.
4. ГОСТ 17.1.1.01-77. Межгосударственный стандарт “Охрана природы. Гидросфера. Использование и охрана вод. Основные термины и определения” (введен 01.07.1978, утв. Постановлением Госстандарта СССР № 2237 от 16.09.1977). – 9 с.
5. Большой энциклопедический словарь / Под ред. И. Лапиной, Е. Маталиной, Р. Секачева, Е. Троицкой, Л. Хайбуллиной, Н. Яриной. – СПб.: Астрель, 2008. – 1248 с.
6. *Кац Н.Я.* Типы болот СССР и принципы их классификации. / Под ред. М.С. Боч, Т.Г. Абрамовой, Е.А. Галкиной. – Л.: Наука, Лен. отд., 1974. – 254 с.
7. Геологический словарь: в 2-х т / Под ред. К. Н. Паффенгольца и др. – М.: Недра, 1978. – 825 с.
8. *Костяков А.Н.* Основы мелиорации. 6-е изд. – М.: Сельхозгиз, 1960. – 862 с.
9. *Berezina N.A., Golubkov S.M., Gubelit J.I.* Grazing effects of alien amphipods on macroalgae in the littoral zone of the Neva Estuary (eastern Gulf of Finland, Baltic Sea) // Oceanological and Hydrobiological studies. 2005. Vol. 34. Suppl. 1. P. 63-82.
10. *Березина Н.А., Голубков С.М.* Макрозообентос прибрежной зоны Финского залива: структурные перестройки в связи с вселением новых видов и эвтрофированием // В сб. статей X научн. семинара «Чтения памяти К.М. Дерюгина». – СПб.: СПбГУ, 2008. с. 35-49.
11. *Остроумов С.А.* Синэкологические основы решения проблемы эвтрофирования // ДАН, 2001, т. 381, № 5, с. 709-712.
12. *Дмитриев В.В., Фрумин Г.Т.* Экологическое нормирование и устойчивость природных систем. – СПб.: СПбГУ, РГГМУ, 2004. – 294 с.
13. *Максимов А.А.* Крупномасштабная инвазия *Marenzelleria spp.* (Polychaeta; Spionidae) в восточной части Финского залива Балтийского моря // Росс. журн. биологич. инвазий, 2010, № 4, с. 19-31.
14. Assessment of the effects of pollution on the natural resources of the Baltic Sea. Baltic marine environmental protection commission // Helsinki commission. 1981. № 5B. P. 1-426.
15. *Bignert A., Nyberg E., Asplund L.* Comments Concerning the National Swedish Contaminant Monitoring Programme in Marine Biota. Report to the Swedish Environmental Protection agency. 2007. 128 p.
16. *Elmgren R.* Ecological and trophic dynamics in the enclosed, brackish Baltic Sea // ICES Symp. on biol. production on continental shelves in the temperate of the North Atlantic, Kiel, March 1982. № 27. P. 1-50.

17. Антонов А.Е. Крупномасштабная изменчивость гидрометеорологического режима Балтийского моря и ее влияние на промысел. – Л.: Гидрометеиздат. 1987. – 248 с.
18. Воробьев В.Н., Смирнов Н.П. Арктический антициклон и динамика климата Северной Полярной области. – СПб.: РГГМУ, 2003. – 82 с.
19. Воробьев В.Н., Дроздов В.В., Смирнов Н.П. Сезонная и многолетняя изменчивость циркуляции атмосферы и океана в Северной Атлантике // Уч. зап. РГГМУ, 2010, № 12.
20. Дроздов В.В., Смирнов Н.П., Гасанова Э.Г. Влияние солености воды на состав сообществ и формирование зон экотон в Балтийском море // Уч. зап. РГГМУ, 2005, с. 109-136.
21. Дроздов В.В. Особенности многолетней динамики гидрологического режима Балтики и причины возникновения экстремальных параметров водообмена между Балтийским и Северным морями // Изв. Русс. географич. общ-ва, 2010а, т. 142, № 4, с. 40-46.
22. Дроздов В.В., Смирнов Н.П., Фрумин Г.Т., Косенко А.В. Влияние климатообразующих процессов на океанологический режим Балтийского моря и экологические условия, необходимые для распространения чужеродных видов перемещающихся с балластными водами судов. // Журн. Общество. Среда. Развитие, 2012, № 4, с. 45-58.
23. Дроздов В.В., Фрумин Г.Т., Косенко А.В., Боев А.С. Разработка и анализ показателей трансграничного биологического загрязнения балластными водами судов экосистемы Балтийского моря // Уч. зап. РГГМУ, 2012, № 26, с. 64-77.
24. Дроздов В.В. Многолетняя динамика компонентов экосистемы Невской губы под влиянием природных факторов и гидростроительства // Экол. и промышл. России, 2010б, № 4, с. 68-75.
25. Дроздов В.В., Смирнов Н.П. Колебания климата и донные рыбы Балтийского моря. Монография. – СПб.: РГГМУ, 2009. – 249 с.
26. Смирнов Н.П., Воробьев В.Н., Кочанов С.Ю. Северо-Атлантическое колебание и климат. – СПб.: РГГМУ. 1998. – 122 с.
27. Belt Project. Seawater exchange of the Baltic. Measurement and methods // By Torben Schelde. Denmark, 1980. 107 p.
28. Алимов А.Ф., Никулина В.Н., Панов В.Е. и др. Гидробиологическая характеристика Невской губы Финского залива // Гидробиол. журн., 1993, т. 29, № 3, с. 3-14.
29. Вилер А. Определитель рыб морских и пресноводных Северо-Европейского бассейна. – М.: Легк. и пищ. пром-сть, 1983. – 428 с.
30. Дзебуадзе Ю.Ю. Проблемы инвазий чужеродных организмов // Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов: Сб. матер. круглого стола Всерос. конф. по экологич. безопасности. – М., 2002, с. 11-14.
31. Leppakoski E., Gollasch S., Gruszka P. et al. The Baltic – a sea of invaders // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2002. Vol. 59. P. 1175 – 1188.
32. Словарь терминов МЧС. 2010. // Словари и Энциклопедии на «Академике». URL: dic.academic.ru (дата обращения: 29.05.2013).
33. Carlton J. T. Patterns, process, and prediction in marine invasion ecology // Biological conservation, 1996a. Vol. 78. P. 97-106.

34. Johnson L. E., Padilla D. K. Geographic spread of exotic species: Ecological lessons and Opportunities from the invasion of the Zebra mussel *Dreissena polymorpha* // Biological Conservation 1996. Vol. 78. P. 23-33.
35. Leppakoski E. Introduced species – Resource or Threat in Brackish-water Seas? Examples from the Baltic and the Black Sea // EMECS'90, 23, 1991. P. 219-223.
36. Carlton J. T. Marine bioinvasions: the alteration of marine ecosystems by non-indigenous species // Oceanography. 1993б. Vol. 9 (1). P. 36-43.
37. Алимов А.Ф., Орлова М.И., Панов В.Е. Последствия интродукции чужеродных видов для водных экосистем и необходимость мероприятий по ее предотвращению. // Виды-вселенцы в Европейских морях России. Сб. научн. тр. – Апатиты, 2000, с. 12-23.
38. Александров Б.Г. Проблема переноса водных организмов судами и некоторые подходы к оценке риска новых инвазий. // Морський екологічний журнал, 2004, т. 3, № 1, с. 5-17.
39. Ruiz G. M., Fofonoff P.W., Carlton J.T., Wonham M.J., Hines A.H. Invasion of coastal marine communities in North America: apparent patterns, processes, and biases // Annual Review of Ecology and Systematics. 2000. № 31. P. 481-531.
40. Ruiz G. M., Carlton J.T., Grosholz E.D., Hines A.H. Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent and consequences // American Zoologist. 1997. № 37. P. 621-632.
41. Hewitt C. L., Martin R. B. Revised protocols for baseline port surveys for introduced marine species: survey design, sampling protocols and specimen handling. – Center for Research on Introduced Marine Pests. Technical Report № 22, CSIRO Marine Research, Hobart, 2001. 46 p.
42. Болтачев А.П., Юрахно В.М. Новые свидетельства продолжающейся медитерранеизации ихтиофауны Черного моря // Вопросы ихтиологии, 2002, № 42, № 6, с. 744–750.
43. Загородняя Ю. А., Колесникова Е. А. К проблеме проникновения чужеродных видов копепод в Черное море / Г. Г. Матишов (отв. ред.). Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны: тез. докл. междунар. конф. (Ростов-на-Дону, 16–19 июня 2003 г.), 2003, с. 80-82.
44. Мильчакова Н. А. О новых видах макрофитов Черного моря // Экология моря, 2002, № 62, с. 19-24.
45. Сеничева М.И. Новые и редкие для Черного моря виды диатомовых и динофитовых водорослей // Экология моря, 2002, № 62, с. 25-29.
46. Leppakoski E., Olenin S. Non-native species and rates of spread: lessons from the brackish Baltic Sea // Biological Invasions. 2000. № 2. P. 151–163.
47. Exotic invaders of the North Sea shore // Materials of the workshop at Wattenmeerstation Sylt, an Island research (19–22 February, 1998) – Helgoland. Meeresuntersuch. 1998–1999. 52. No 3-4. P. 217-400.
48. Leppäkoski E. Shipping – the most important vector of aquatic alien species // Book of Abstract of Fifth Environment Symposium of the Maj and Tor Nessling Foundation, 18-19 January 2007. Turku. Finland: Arken, 2007. P. 20.
49. Baltic Coastal Ecosystems. Schernewski G., Schiewer U. (Eds.). 2002. IX. 398 P.

50. Panov V.E., Bychenkov D.E., Berezina N.A., Maximov A.A. Alien species introductions in the eastern Gulf of Finland: current state and possible management options // Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol. 2003. Vol. 52. №3. P. 254-267.
51. Orlova M.I., Telesh I.V., Berezina N.A., Antsulevich A.E., Maximov A.A., Litvinchuk L.F. Effects of nonindigenous species on diversity and community functioning in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea) // Helgol. Mar. Res. 2006. Vol. 60. P. 98-105.
52. Фрумин Г.Т., Басова С.Л. Физико-географическое описание восточной части Финского залива. В кн. Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы // Под. ред. А.Ф. Алимова, С.М. Голубкова. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008, с. 16-19.
53. Телеш И.В. О распространении и значении вселенцев в восточной части Финского залива // Мат. докл. конф. «Биологические инвазии – поиск путей решения проблемы». 2007. – СПб.: СПб НЦ РАН, 2007, с. 125-131.
54. Бerezina N.A. Разнообразие зообентоса и роль видов-вселенцев в прибрежных сообществах Финского залива Балтийского моря. // Тез. докл. X Съезда гидробиологического общества при РАН. 28 сентября – 2 октября 2009, Владивосток, 2009, с. 41.
55. Телеш И.В., Литвинчук Л.Ф., Большагин П.В., Крылов П.И., Панов П.Е. Особенности биологии понто-каспийского вида *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Crasacea, Cladocera) в Балтийском море / В сб.: Виды-вселенцы в европейских морях России. – Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2000, с. 130-151.
56. Рускуле А., Курис М., Леупте Г., Ветемаа М., Заблескис Ш. Взгляни на Балтийское море – наше общее уникальное достояние / Под ред. А. Рускуле. – Рига: Балт. экологич. форум. 2009. – 82 с.
57. Алимов А.Ф., Орлова М.И., Панов В.Е. Последствия интродукций чужеродных видов для водных экосистем и необходимость мероприятий по их предотвращению / В кн.: Виды-вселенцы в европейских морях России. Сб. науч. тр. – Апатиты: Изд. Кольск. науч. центра РАН, 2000, с. 12-23.
58. Родионова Н.В., Крылов П.И., Панов В.Е. Проникновение хищной понто-каспийской кладоцеры *Cornigerius maeoticus maeoticus* (Pengo, 1879) в Балтийское море // Океанология, 2005, т. 45, № 1, с. 73-75.
59. Orlova M.I., Golubkov S.M., Kalinina L., N. I. *Dreissena polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae) in the Neva Estuary (eastern Gulf of Finland, Baltic Sea): Is it biofilter or source for pollution? // Marine Pollution Bulletin. 2004. Vol. 9. P. 196-205.
60. Orlova M.I., Telesh I.V., Berezina N.A., Antsulevich A.E., Maximov A.A., Litvinchuk L.F. Effects of nonindigenous species on diversity and community functioning in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea) // Helgol. Mar. Res. 2006. Vol. 60. P. 98-105.
61. Leppäkoski E., Olenin S. The Meltdown of Biogeographical Peculiarities of the Baltic Sea: The Interaction of Natural and Man-made Processes // Ambio. 2001. Vol. 30. № 4-5. P. 202-209.
62. Вилер А. Определитель рыб морских и пресноводных Северо-Европейского бассейна. – М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1983. – 428 с.
63. Blank M., Laine A.O., Jürss K. K. Bastrop R. Molecular identification key based on PCR/RFLP for three polychaete sibling species of the genus *Marenzelleria*, and the species' current distribution in the Baltic Sea // Helgol. Mar. Res. 2008. Vol. 62. P. 129-141.

64. Максимов А.А. Отношение *Pontoporeia affinis* Lindstrom к концентрации растворенного кислорода и некоторым другим факторам среды // Гидробиол. журн., 1993, т. 29, № 1, с. 16-24.
65. Jewett E.B., Hines A.H., Ruiz G.M. Epifaunal disturbance by periodic low levels of dissolved oxygen: native vs. invasive species response // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2005. Vol. 304. P. 31-44.
66. Еремина Т.Р., Карлин Л.Н. Современные черты гидрохимических условий в восточной части Финского залива // В кн.: Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы. – М.: Товарищ-во науч. изд. КМК, 2008, с. 24-38.
67. Пирожников П.Л. К истории изучения донной фауны крупных рек, водохранилищ и эстуарных районов // В кн.: Исслед. пресновод. и морск. беспозвоночн. животных. – Л.: Изд-во Зоологич. ин-та АН СССР, 1986, с. 5-10.
68. Karlson K., Hulth S., Ringdahl K., Rosenberg R. Experimental recolonisation of Baltic Sea reduced sediments: survival of benthic macrofauna and effects on nutrient cycling // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2005. Vol. 294. P. 35-49.
69. Hietanen S., Laine A.O., Lukkari K. The complex effects of the invasive polychaetes *Marenzelleria* spp. on benthic nutrients dynamics // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2007. Vol. 352. P. 89-102.
70. Karlson K., Bonsdorff E., Rosenberg R. The Impact of Benthic Macrofauna for Nutrient Fluxes from Baltic Sea Sediments // Ambio. 2007. Vol. 36. № 2–3. P. 161–167.
71. 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 // Докл. акад. наук, 2010, т. 432, № 3, с. 423-425.
72. Zmudzinski L. The effect of the introduction of the american species *Marenzelleria viridis* (Polychaeta, Spionidae) on the benthic ecosystem of Vistula Lagoon // Marine Ecology. 1996. Vol. 17(1–3). P. 221-226.
73. Алимов А.Ф., Голубков С.М. Изменения в экосистемах восточной части финского залива // Вестн. Росс. Акад. наук, 2008, т. 78, № 3, с. 223-230.
74. HELCOM, 2009. Eutrophication in the Baltic Sea – An integrated thematic assessment of the effects of nutrient enrichment in the Baltic Sea region // Balt. Sea Environ. Proc. No. 115B. 149 p.
75. Olenin S., Leppäkoski E. Non-native animals in the Baltic Sea: alteration of benthic habitats in coastal inlets and lagoons // Hydrobiologia. 1999. Vol. 393. P. 233-243.
76. Bouma T.J., Olenin S., Reise K., Ysebaer T. Ecosystem engineering and biodiversity in coastal sediments: posing hypotheses // Helgol. Mar. Res. 2009. Vol. 63. P. 95-106.
77. Norkko J., Reed D.C., Timmermann K., Norkko A., Gustafsson B.G., Bonsdorff E., Slomp C.P., Carstensen J., Conley D.J. A welcome can of worms? Hypoxia mitigation by an invasive species // Global Change Biology. 2011. Vol. 18. № 2. P. 422-434.
78. Karlsson O.M., Jonsson P.O., Lindgren D., Malmaeus J.M., Stehn A. Indications of Recovery from Hypoxia in the Inner Stockholm Archipelago // AMBIO. 2010. Vol. 39. P. 486-495.

79. Максимов А.А., Еремина Т.Р., Ланге Е.К., Литвинчук Л.Ф., Максимова О.Б. Режимная перестройка экосистемы восточной части Финского залива в последние годы // Сб. мат-лов XIII Междунар. экологич. форума "День Балтийского моря". – СПб., 2012, с. 80-82.
80. Weinberger F., Buchholz B., Karez R., Wahl M. The invasive red alga *Gracilaria vermiculophylla* in the Baltic Sea: adaptation to brackish water may compensate for light limitation // Aquat. Biol. 2008. Vol. 3. P. 251-264.
81. Wallentinus I., Nyberg C.D. Introduced marine organisms as habitat modifiers // Marine Pollution Bulletin. 2007. Vol. 55. P. 323–332.
82. Dermott R., Kerec D. Changes to the deepwater benthos of eastern Lake Erie since the invasion of *Dreissena*: 1979-1993 // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1997. Vol. 54. P. 922-930.
83. Ежова Е.Е. Новый вселенец в Балтийское море – моллюск *Rangia cuneata* (Bivalvia: Mactridae) // Морск. экологич. журн., 2012, т. 11, № 1, с. 29-32.
84. Рудинская Л.В., Гусев А.А. Вселение североамериканского двустворчатого моллюска *Rangia cuneata* (G.B. Sowerby I, 1831) (Bivalvia: Mactridae) в Вислинский залив Балтийского моря // Росс. журн. биологических инвазий, 2012, № 2, с. 115-128.
85. Телеш И.В. Влияние биологических инвазий на разнообразие и функционирование сообществ зоопланктона в эстуарных экосистемах балтийского моря (обзор) // Изв. Самарск. НЦ РАН, 2006, т. 8, № 3, с. 220-232.
86. Javidpour J., Sommer U., Shiganova T. First record of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in the Baltic Sea // Aquat Invasions. 2006. Vol. 1. № 4. P. 299-302.
87. Kube S., Postel L., Honnef C., Augustin C.B. *Mnemiopsis leidyi* in the Baltic Sea – distribution and overwintering between autumn 2006 and spring 2007 // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2. № 2. P.137-145.
88. Kemp W.M., Testa J.M., Conley D.J., Gilbert D., Hagy J.D. Temporal responses of coastal hypoxia to nutrient loading and physical controls // Biogeosciences. 2009. Vol. 6. P. 2985-3008.
89. Dinasquet J., Titelman J., Møller L.F. et al. Cascading effects of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* on the planktonic food web in a nutrient-limited estuarine system // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2012. Vol. 460. P. 49-61.
90. Gorokhova E., Lehtiniemi M., Viitasalo-Frösen S., Haddock S. Molecular evidence for the occurrence of ctenophore *Mertensia ovum* in the Northern Baltic Sea and implications for the status of *Mnemiopsis leidyi* invasion // Limnol. Oceanogr. 2009. Vol. 54. № 6. P. 2025-2033.
91. Berezina N.A., Strelnikova A.P. The role of the introduced amphipod *Gmelinoides fasciatus* and native amphipods as fish food in two large-scale north-western Russian inland water bodies: Lake Ladoga and Rybinsk Reservoir // Journal of Applied Ichthyology. 2010. Vol. 26. S2. P. 89-95.
92. 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 // Тр. Зоологич. ин-та РАН, 1999, т. 279, с. 305-325.

## Содержание

Предисловие . . . . .	3
1. Трансформация водных экосистем Балтийского моря в процессе эвтрофирования . . . . .	4
2. Разнообразие видов-вселенцев Балтийского моря и их негативное действие на экосистемы и хозяйственную деятельность человека . . . . .	15
3. Взаимосвязи биологических инвазий и процесса эвтрофирования Балтийского моря . . . . .	27
Заключение . . . . .	32
Литература . . . . .	34

## Contents

Preface . . . . .	3
1. Transformation of aquatic ecosystems in the Baltic Sea due to eutrophication . . . . .	4
2. Diversity of invasive species in the Baltic Sea and their negative effects on ecosystems and human economic activities . . . . .	15
3. The relationships of biological invasions and the process of eutrophication in the Baltic Sea . . . . .	27
Conclusions . . . . .	32
References . . . . .	34