

На правах рукописи

Е. Науменко

НАУМЕНКО
Елена Николаевна

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЗООПЛАНКТОНА
КУРШСКОГО И ВИСЛИНСКОГО ЗАЛИВОВ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ**

03.00.18 – гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

**Санкт-Петербург
2009**

Работа выполнена в Атлантическом научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО), Калининград

Научный консультант:

Доктор биологических наук

Телеш Ирина Викторовна

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук

Голубков Сергей Михайлович

Доктор биологических наук, профессор

Кудерский Леонид Александрович

Доктор биологических наук, профессор

Саускан Владимир Ильич

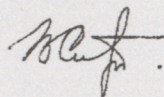
Ведущая организация: Институт биологии внутренних вод РАН

Защита состоится « 29 » апреля 2009 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.223.02 при Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., дом 1.
Факс: (812)-328-2941.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН.

Автореферат разослан « 5 » марта 2009 г.

Ученый секретарь
Диссертационного совета,
доктор биологических наук



Сиделева В.Г.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. В современном представлении эстуарий – это пограничная область между рекой и морем, представляющая собой полузамкнутую специфическую водную экосистему, характеризующуюся смешением морских и пресных вод, разнообразием взаимосвязанных биотических и абиотических структурных компонентов, закономерно изменяющихся в пространстве и времени, а также интенсивно протекающими химическими, физическими и биологическими процессами (Телеш, 2006). Эстуарные экосистемы играют важнейшую роль в Мировом океане. Здесь добывают миллионы тонн морепродуктов. Их активно используют для искусственного разведения рыб и беспозвоночных. Все эстуарии в той или иной мере находятся в зоне промышленной деятельности человека, которая влечет за собой химическое загрязнение, а также эвтрофирование. Эстуариям принадлежит важная роль барьерной зоны в Мировом океане (Емельянов, 1998), сдерживающей поступление в него биогенных элементов и загрязняющих веществ.

Российскую Федерацию омывают 12 морей, в которые впадает около 20 крупных рек, многие из которых образуют эстуарии. Куршский и Вислинский заливы Балтийского моря, согласно современным представлениям, тоже эстуарные водоемы (Хлебович и др., 2006). Оба водоема эвтрофны (Крылова, 1985; Александров и др., 2006) и испытывают значительное антропогенное воздействие. Постепенное ухудшение экологического состояния заливов позволяет их, наряду с эстуарием реки Невы, отнести к «горячим» точкам в Балтийском море (Алимов, Науменко, Телеш, 2003). Это требует постоянного контроля их экологического состояния и разработки мероприятий, направленных на защиту эстуарных экосистем от повреждающего воздействия хозяйственной деятельности человека.

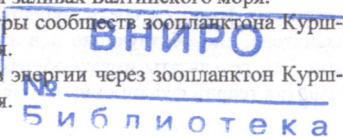
Зоопланктон служит одним из главных компонентов водных экосистем, регулирующих такие процессы, как седиментация и круговорот биогенных элементов (азот, фосфор, углерод). Консументы первого порядка в зоопланктоне – основное звено в переносе энергии от первичных продуцентов по трофической сети, а также пища для планктоноядных животных, в том числе и рыб. Планктонные беспозвоночные играют существенную роль в утилизации и экскреции биогенных элементов, структурируя потоки энергии в экосистеме. Кроме того, зоопланктон – хороший индикатор экологического состояния водоемов, так как быстро реагирует на их флуктуации. Изменения в составе и функционировании сообщества зоопланктона неминуемо сказываются на состоянии экосистемы в целом, и, наоборот, по состоянию зоопланктона можно судить о «здоровье» водной экосистемы. Данные о состоянии зоопланктона водоемов, таким образом, имеют общебиологическое и прикладное значение.

Сведения о структуре, особенностях организации и закономерностях функционирования зоопланктонных сообществ эстуариев позволяют проводить оценку экологического состояния водоемов, и разрабатывать научно-обоснованные меры по защите экосистем от последствий антропогенного воздействия. Это обуславливает их непреходящую актуальность.

Цель работы – изучение особенностей структуры и закономерностей функционирования сообществ зоопланктона Куршского и Вислинского заливов как закрытого и полукрытого эстуариев лагунного типа на основании результатов многолетнего мониторинга.

Задачи исследований:

1. Изучить видовой состав и разнообразие планктонных коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных и структурно-функциональные характеристики сообществ зоопланктона в Куршском и Вислинском заливах Балтийского моря.
2. Определить особенности трофической структуры сообществ зоопланктона Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря.
3. Определить особенности направления потоков энергии через зоопланктон Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря.



- Изучить влияние основных абиотических и биотических факторов на зоопланктон Куршского и Вислинского заливов.
- Исследовать воздействие чужеродных видов на структуру и функционирование зоопланктона в Вислинском заливе.

Положения, выносимые на защиту:

- Сообщество зоопланктона Куршского залива как закрытого эстуария лагунного типа отличается большей резистентностью к внешнему воздействию, что определяется особой сложностью трофических сетей, наличием хищников, замыкающих трофическую цепь и преимущественным переносом энергии через растительноядные виды.
- Сообщество зоопланктона Вислинского залива как полуоткрытого эстуария лагунного типа реагирует на величину градиента абиотических и биотических факторов увеличением числа всеядных видов и хищников в конечных звеньях трофической цепи, а также преимущественным переносом энергии через всеядные виды.
- Различия в функционировании зоопланктона в Куршском и Вислинском заливах определяются величиной градиента абиотических факторов, главным образом солёности воды.
- Зоопланктон в Куршском и Вислинском заливах имеет общие черты, которые определяются сходством в соотношении числа видов в трофических группах планктонных сообществ.
- В Вислинском заливе – полуоткрытом эстуарии лагунного типа, скорость оборота продукции зоопланктона и эффективность ее использования выше, чем в Куршском заливе – закрытом эстуарии лагунного типа.

Научная новизна. Впервые изучен видовой состав зоопланктона прибрежной части Куршского залива. Установлена таксономическая принадлежность 44 таксонов рангом ниже рода планктонных беспозвоночных, ранее для Куршского залива не указывавшихся, и 20 таксонов рангом ниже рода в Вислинском заливе. Произведен ретроспективный анализ видовой структуры зоопланктона Куршского и Вислинского заливов. Впервые проведено сравнительное исследование трофической структуры зоопланктона данных водоемов и выявлены различия и сходные черты между ними. Произведена оценка функциональной роли отдельных популяций и сообществ зоопланктона в Куршском и Вислинском заливах и выявлены различия в функционировании сообществ зоопланктона. Впервые проведен анализ степени использования продукции зоопланктона в полуоткрытой и закрытой лагунах, для чего были проведены экспериментальные работы по определению рационов массовых видов молоди рыб. Проведен сравнительный анализ воздействия факторов среды (температуры, солёности, концентрации хлорофилла «а», содержания биогенных элементов) на структурные и функциональные показатели зоопланктона. Показано, что повышение выносливости сообществ зоопланктона к внешнему воздействию в эвтрофных лагунах связано с наличием всеядных видов в составе конечных звеньев трофической цепи и преимущественным переносом энергии через этот компонент планктонных сообществ.

Теоретическое и практическое значение. По результатам многолетнего мониторинга выявлены сходства и различия в структурно-функциональной организации сообществ зоопланктона в Куршском и Вислинском заливах. Показана реакция сообществ зоопланктона на изменения факторов среды, обнаружены изменения в структуре и функционировании зоопланктона, способствующие повышению резистентности сообществ к внешнему воздействию. Эти результаты имеют общепланетное значение, могут служить для дальнейшего развития теории функционирования эстуарных и других водных экосистем.

Практическая значимость работы связана с установлением индикаторной роли зоопланктона в эстуариях для оценки их экологического состояния и биологической продуктивности. Результаты работы необходимы для оценки кормовой базы молоди рыб и планктофагов, как основы для реализации экосистемного подхода в управлении запасами рыб и регулировании промысла. Данные по видовому составу и количественному развитию зоопланктона используются при чтении курсов по гидробиологии и спецкурсов у магистров в ВУЗах.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены и обсуждены на Всесоюзных конференциях молодых ученых и специалистов (Рига, 1986, 1987); Областной научно-технической конференции «Актуальные задачи охраны природной среды Калининградской области» (Калининград, 1986); 22-ой Научной конференции по изучению водоемов Прибалтики «Биологические ресурсы водоемов бассейна Балтийского моря» (Вильно, 1987); Всесоюзной конференции «Питание морских рыб и использование кормовой базы как элементы промыслового прогнозирования» (Мурманск, 1988); IV-й и V-ой Всесоюзных конференциях по раннему онтогенезу рыб (Москва, 1988; Астрахань, 1991); VI Съезде Всесоюзного гидробиологического общества АН СССР (Мурманск, 1991); сессиях Международного совета по исследованию морей, ICES (Глазго, Великобритания, 1993, 1996; Абердин, Дания, 1995; Берген, Норвегия, 1999; Хельсинки, Финляндия, 2000); Втором эстуарном симпозиуме (Гданьск, Польша, 1993); 19-й Конференции балтийских океанографов (Сопот, Польша, 1994); 1-ой Международной рабочей группе по междисциплинарным подходам в экологии (Клайпеда, Литва, 1995); 2-ом Международном симпозиуме по взаимодействиям в прибрежной зоне океанов (Сопот, Польша, 1996); 2-ой Областной научно-практической конференции (Калининград, 1996); Международном симпозиуме «Пресноводные рыбы и популяции сельди в прибрежных лагунах: окружающая среда и рыболовство» (Гдыня, Польша, 1999); XVI Симпозиуме морских биологов Балтики (Клайпеда, Литва, 1999); Научном семинаре «Виды-вселенцы в Европейских морях России» (Мурманск, 2000); Международной конференции «Проблемы гидроэкологии на рубеже веков» (С.-Петербург, 2000); Международном научном семинаре «Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем» (Мурманск, 2001); Американско-Российском симпозиуме по инвазионным видам (Борок, 2001); совместном заседании объединенного пленума Центрального совета Гидробиологического общества при РАН и Научного совета по гидробиологии и ихтиологии РАН (Москва, 2001); Международной конференции «Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны» (Ростов-на-Дону, 2003); 9-й Конференции по промысловому прогнозированию (Мурманск, 2004); Международной научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Г.Г. Винберга (С.-Петербург, 2005); VII, VIII и IX Съездах Гидробиологического общества при РАН (Казань, 1996; Калининград, 2001; Тольятти, 2006); на заседании биологической секции Ученого Совета АтлантНИРО (Калининград, 1996, 2001, 2006); Международных эстуарных симпозиумах ECSA 34 и ECSA 42 (Гданьск, Польша, 2002; Калининград, 2007); совместном научном семинаре лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии и лаборатории морских исследований ЗИН РАН (С.-Петербург, 2008).

Финансовая поддержка. Работа выполнена при частичной поддержке Минпромнауки РФ (государственный контракт № 43.073.1.1.2511, рук. Акад. А.Ф. Алимов, 2002-2004 гг.).

Публикации. По теме диссертации опубликованы 65 работ в отечественных и зарубежных изданиях, в том числе 2 монографии, 7 статей в журналах, рекомендованных ВАК, 4 статьи в коллективных монографиях и 13 статей в прочих изданиях.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 312 страницах, включает введение, 6 глав, выводы, проиллюстрирована 51 таблицей и 64 рисунками. Библиографический список состоит из 517 источника, в т.ч. 147 иностранных. Приложение состоит из 22 таблиц, 43 рисунков.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность д.б.н. М.Б. Ивановой, которая была инициатором и вдохновителем этой работы, и искреннюю признательность д.б.н. Л.А. Кутиковой (ЗИН РАН) за неоценимую помощь в идентификации коловраток, новых для водоема. Особая благодарность д.б.н. С.М. Никитиной, профессору Российского государственного университета им. Канта и д.б.н. К. Мациевской, профессору Морского института рыболовства, Гдыня (Польша) за всемерную поддержку и продуктивное обсуждение результатов. Автор искренне признателен к.б.н. М.М. Хлопникову, к.б.н. В.А. Супину и д.б.н. А.Г. Архипову (АтлантНИРО) за обсуждение результатов работы. Автор благодарит к.г.-м.н. Ю.М. Сенина и с.н.с. В.А. Смыслова (лаборатория химического загрязнения вод АтлантНИРО) за любезно предоставленные сертифицированные данные по гидрохимии и хлорофиллу «а» заливов, которые были использованы в моделях.

Работа выполнена в лаборатории лиманов АтлантНИРО. Автор искренне благодарит заведующего научно-экспериментальной базы АтлантНИРО к.б.н. В.К. Старовойтова и сотрудников базы за содействие в сборе материала и проведении экспериментальных работ. Отдельная благодарность сотрудникам вычислительного центра АтлантНИРО и особенно программисту Е.В. Щукиной за неоценимую помощь написании программы и статистической обработке результатов, а также инженерам лаборатории лиманов Г.М. Заболотских и С.И. Лапицкой за техническую помощь при выполнении работы. Автор искренне благодарен В.А. Белозеровой, И.П. Шмановскому и И.А. Теницкой за помощь в подготовке рукописи.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. КЛАССИФИКАЦИЯ ЭСТУАРИЕВ И ИХ ОСОБЕННОСТИ

Разнообразие приморских водоемов очень велико, что служит основанием для непрекращающихся попыток их идентификации и классификации. До сих пор не существует четкого определения эстуария. В энциклопедических словарях эстуарии определены как воронкообразные расширения устьев рек, которые подвержены воздействию морских вод (Википедия, <http://en.wikipedia.org/>). Чаще всего цитируется определение Д. Притчарда (Pritchard, 1967), согласно которому эстуарий представляет собой полузамкнутый прибрежный водоем, имеющий свободную связь с открытым морем, и в котором морская вода перемешивается с материковым стоком. Под это определение попадают большинство прибрежных водоемов (Хлебович, 1986; Шибин и др., 2003; Caspers, 1967; Kjerfve, 1986). Однако какими бы ни были определения, все исследователи склоняются к тому, что главным признаком эстуария служит смешение морских и пресных вод. В то же время пространственные границы эстуариев в настоящее время не определены, и это – предмет дискуссий. Большинство исследователей склоняется к тому, что в эстуариях необходимо наличие градиента в зоне «критической солености» (Хлебович, 1974, 1986; Хлебович и др., 2006; Телеш, 2006). Согласно этим представлениям, Куршский и Вислинский заливы следует отнести к эстуарным экосистемам. Учитывая мелководность и степень замкнутости этих заливов, их можно позиционировать как эстуарии лагунного типа (Kjerfve, 1986). Выделяется три типа лагун. «Choked lagoons» (глухие лагуны) соответствуют русскому термину «закрытые» лагуны. Они располагаются параллельно побережью и связаны с морем длинным узким проливом (Kjerfve, 1986). В этих лагунах наиболее сильное воздействие на водообмен играют нагонные ветровые течения. Этому типу соответствует Куршский залив, а также Дарс-Цингстская лагуна на севере Германии. Второй тип – «restricted lagoons» (ограниченные лагуны), может характеризоваться как частично открытые, или полуоткрытые лагуны. Лагуны этого типа обычно ориентированы параллельно берегу и соединяются с морем двумя или более проливами, вследствие чего имеют хорошо выраженную циркуляцию, обусловленную воздействием приливов и ветра (Kjerfve, 1986). Этому типу лагун соответствует Вислинский залив, а также Венецианская лагуна. Третий тип – «leaky lagoons» (открытые лагуны). Они сильно вытянуты вдоль

берега и соединены с морем многочисленными проливами. Вследствие высокого водообмена с морем соленость воды в них мало отличается от морской. Примером таких лагун может служить Вадден Зее (Нидерланды) (Kjerfve, 1986).

В данной главе рассматриваются морфологические и гидрологические характеристики основных типов эстуариев.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для данного исследования послужили пробы зоопланктона и ихтиопланктона, собранные автором в Куршском и Вислинском заливах с 1974 по 2006 г., а также данные экспериментальных работ. В период с 1974 по 1992 г. исследования охватывали всю акваторию Куршского залива, с 1993 г. – только российскую (южную) часть. Сбор материала осуществляли по стандартной сетке станций традиционными орудиями лова, которые описаны в статьях (Науменко, 1988 а, 1992, 1994, 2006 а, 2007 а). Расположение станций было выбрано в соответствии с морфометрическим и гидрологическим районированием Куршского и Вислинского заливов (рис. 1).

Всего собрано и обработано автором 3358 проб зоопланктона, определена плодовитость у 17154 экз. самок ветвистоусых и веслоногих ракообразных, произведен биологический анализ 53839 экз. молоди рыб, проведено 36 серий опытов (108 опытных и 36 контрольных постановок) по экспериментальному определению рационов личинок рыб.

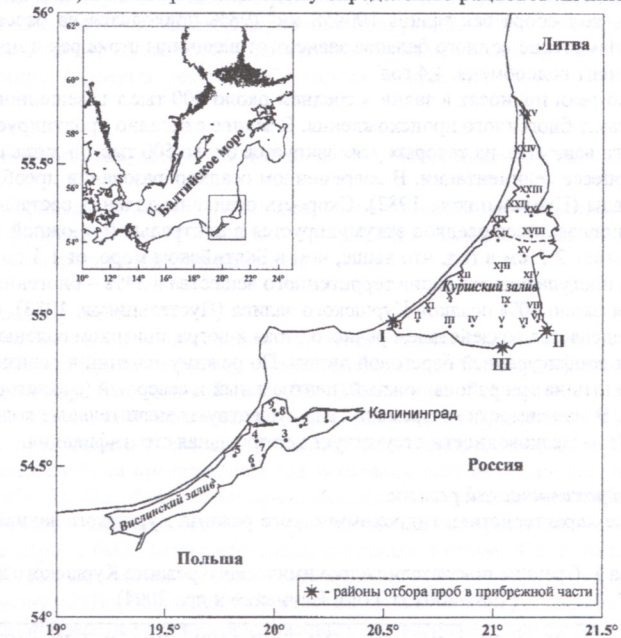


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб в Куршском и Вислинском заливах

Камеральную и статистическую обработку материала проводили общепринятыми методами (Салазкин и др., 1984). Далее в таблицах и по тексту указаны среднееголетние значения, среднеквадратическое отклонение (σ) и n – количество проб (определений). Методика экспериментальных исследований подробно изложена в соответствующей главе и в опубликованных ранее работах (Науменко, 2006, 2007 а). Таксономические списки из лите-

ратурных источников приводились в соответствие с современной синонимией, заимствованной из Integrated Taxonomic Information System (ITIS) (<http://www.itis.gov/>). Синонимия отсутствовавших в списке ITIS видов коловраток принималась автором по Л.А. Кутиковой (1970, 2005), ветвистоусых ракообразных – по Е.Ф. Мануйловой (1964) и Н.Н. Смирнову (1976), веслоногих ракообразных – по В. Dussart (1967, 1969) и К.А. Бродскому (1950). В данной главе описан математический аппарат, использованный при выполнении исследований, а также алгоритм оригинальной программы для ПЭВМ, разработанный автором и примененный для расчета продукции зоопланктона.

ГЛАВА 3. СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ЗООПЛАНКТОНА КУРШСКОГО ЗАЛИВА

3.1. Краткая характеристика Куршского залива

В главе приводятся сведения о происхождении водоема, его географическом положении, особенностях гидрологического, гидрохимического и гидробиологического режимов.

3.1.1. Физико-географическая характеристика

Современный облик залив приобрел примерно 4,0–4,5 тыс. лет тому назад. Средняя глубина водоема 3,8 м. Наибольшая глубина отмечена в южной части – 5,8 м (Гуделис, 1959). Площадь водосбора рек залива 100458 км² (98% приходится на бассейн р. Неман) (Дубра, 1978). Изменение водного баланса зависит от величины стока рек и притока воды из моря. Коэффициент водообмена: 4,4 год⁻¹.

Ежегодно реки приносят в залив в среднем около 400 тыс.т взвешенного вещества, в т.ч. около 300 тыс.т биогенного происхождения. В заливе ежегодно продуцируется около 600 тыс.т биогенного вещества, из которых утилизируется около 500 тыс.т и лишь около 60 тыс.т участвует в процессе седиментации. В современном осадкообразовании преобладают терригенные материалы (Пустельников, 1983). Скорость осадконакопления составляет 1,39 мм в год, причем основная масса осадков аккумулируется в центральной и южной частях залива. Здесь она достигает 2,7 мм в год, что выше, чем в Балтийском море, от 1,5 до 4 раз. В море выносятся 26% поступающего в залив терригенного вещества и 34% – биогенного. В целом в море выносятся около 50% осадков Куршского залива (Пустельников, 1983). Система течений залива определяется воздействием речного стока и ветра, притоком соленых вод, а также рельефом дна и конфигурацией береговой линии. По режиму течений и седиментации водоем можно разделить на три района: южный, центральный и северный (с акваторией Клайпедского пролива). В зависимости от времени года существуют значительные колебания температуры воды. Из-за мелководности отсутствует вертикальная стратификация.

3.1.2. Гидрохимический режим

Основные характеристики гидрохимического режима Куршского залива приведены в табл. 1.

Таблица 1. Средние показатели гидрохимического режима Куршского залива (1981–2001 гг.) (по: Науменко и др., 2004)

Показатель	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Среднее	ПДК
Температура, °С		3,8	8,8	13,7	18,0	21,1	20,2	13,8	9,0	4,9	5,2	11,8	
Хлориды, ‰		0,04	0,04	0,03	0,03	0,03	0,03	0,06	0,04	0,06		0,04	
Кислород, мг/л		14,5	12,5	11,9	10,2	13,6	10,2	10,5	10,8	12,3		11,8	6,0
pH		8,5	8,6	8,7	8,6	8,8	8,7	8,7	8,4	8,2	6,0	8,3	6,5–8,5
БПК ₅ , мг/л			4,6	4,0	4,0	11,6	7,1	4,8	5,0	3,2		5,5	2,0
Хлорофилл, мкг/л		44,1	64,6	43,5	41,5	181,8	140,2	102,9	156,4	51,3		91,8	
Минеральный фосфор, мкг P/л	52,0	13,7	11,2	18,3	27,5	64,1	61,6	35,7	25,0	20,9	35,0	31,3	200,0
Азот нитратный, мкг N/л	2047,7	1808,1	733,4	250,3	106,1	28,3	27,8	62,4	164,9	233,7	62,0	347,7	9100,0

3.1.3. Краткая биологическая характеристика залива

В данном разделе приводятся основные характеристики бактериопланктона, фитопланктона, макрофитов, первичной продукции, зообентоса и икhtiофауны Куршского залива. Показано, что за последние 40–60 лет в составе фитопланктона произошло изменение в составе доминирующих форм. Снизилась численность родов *Scenedesmus*, *Cyclotella*, ранее бывших доминантами (Schmidt-Ries, 1940; Уселите, 1959), увеличилось количество синезеленых водорослей родов *Gomphosphaeria*, *Mycrocystis*, *Lyngbya*, *Anabaena*, *Aphanizomenon* (Оленина, 1996; Семенова и др., 1998). Концентрация фитопланктона в небольших закрытых бухточках в период «цветения» может достигать огромных величин – до 2000 г/м³ (Оленина, 1998). В результате разложения водорослей в литорали создаются бескислородные зоны, что неблагоприятно сказывается на экологической ситуации.

Продуцирование первичного органического вещества наиболее интенсивно происходит в южной части водоема, увеличиваясь с запада на восток до 7 г/м³сут. Суммарная годовая первичная продукция составляет около 13000 кДж/м³ (Крылова, 1985). По величине первичной продукции водоем можно характеризовать как эвтрофный (Винберг, 1960).

Продукция хилономид за год может достигать 37,0 г/м²; олигохет – 5,8; кормовых моллюсков – 5,5, полихет – 0,5 г/м². Общая продукция бентосных беспозвоночных – 48,8 г/м², или 32 ккал/м². Отношение продукции бентоса к эффективной первичной продукции равно 32% (Крылова, 1985).

Вылов рыбы в Куршском заливе составляет 0,5% от эффективной первичной продукции фитопланктона, 0,4% – от валовой первичной продукции, 0,5% – от деструкции и 2,6% – от чистой продукции (Крылова, 1985). Данное соотношение свидетельствует о высокой степени эксплуатации сырьевых ресурсов Куршского залива (Винберг и др., 1981; Бульон, 1983).

3.2. Видовой состав, динамика численности и биомассы зоопланктона

В главе приводятся данные о видовом составе, динамике численности и биомассы зоопланктона прибрежной и открытой частей Куршского залива, а также влиянии абиотических и биотических факторов на эти показатели.

3.2.1. Видовой состав

Исследования фауны зоопланктона Куршского залива были начаты в 20-х годах XX века учеными Кенигсбергского университета. Наиболее полная фаунистическая характеристика зоопланктона представлена в монографии Шмидт-Риса (Schmidt-Ries, 1940). Зоопланктон залива в начале XX века отличался большим разнообразием и включал 181 таксон рангом ниже рода: простейших, коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных. Rotifera, Cladocera и Copepoda были представлены 138 таксонами рангом ниже рода, относившимися к 70 родам (табл. 2). Преобладали виды-индикаторы *o*-сапробных условий, составлявшие 48%, и *o*-β-мезосапробные виды (23%). Число видов-индикаторов *α*- и *β*-α-мезосапробных условий в этот период было незначительным, составляя в сумме 4%. В целом сообщество зоопланктона Куршского залива по сравнению с данными Шмидт-Риса (Schmidt-Ries, 1940) претерпело изменения (Науменко, 2008 б). В современный период коловратки, ветвистоусые и веслоногие ракообразные залива представлены 136 таксонами рангом ниже рода, относящимися к 66 родам (табл. 2). Увеличилось представительство веслоногих ракообразных, в то время как разнообразие коловраток уменьшилось. Количество видов-индикаторов *o*-сапробных условий снизилось до 37%, а число *o*-β-мезосапробных видов не изменилось (23%). Число видов-индикаторов *α*- и *β*-α-мезосапробных условий увеличилось, составляя в сумме 7%.

Были обнаружены виды-индикаторы *α*-мезосапробных/полисапробных условий. В составе зоопланктона найдены 44 вида, которые в заливе ранее (до наших исследований) не отмечались: 29 видов и подвидов коловраток, 7 – кладоцер, 8 – копепод. В то же время, по сравнению с данными немецких ученых начала XX века, в составе зоопланктона не регист-

рировались 43 таксона коловраток рангом ниже рода, 13 – кладоцер и 5 – копепод. В основном изменения в видовом разнообразии зоопланктона направлены на уменьшение количества олигосапробных видов и увеличение числа видов-индикаторов β -мезосапробных условий.

Таблица 2. Видовое богатство сообщества зоопланктона Куршского залива (Науменко, 2008 б)

Таксон	Schmidt-Ries, 1940		Данные автора	
	количество видов	количество родов	количество видов	количество родов
Rotifera	86	33	79	27
Cladocera	37	25	33	23
Copepoda	15	12	24	16
Всего	138	70	136	66

В составе доминирующих видов произошли изменения. В начале XX века Шмидт-Рис (Schmidt-Ries, 1940) отмечал среди доминантов *Asplanchna herrickii*, *Filinia longiseta*, *Pol-yarthra trigla*, *Keratella cochlearis*, *Chydorus sphaericus*, *Eubosmina coregoni*, представителей рода *Ceriodaphnia*, а также *Megacyclops viridis*, *Cyclops strenuus*. В современный период в число доминирующих видов в открытой части водоема входят *Keratella quadrata*, *E. coregoni*, *C. sphaericus*, *Daphnia longispina*, *Mesocyclops leuckarti*.

В прибрежной части Куршского залива состав доминирующих видов зависел от района исследований (Науменко, 2006) и включал эвритопные пресноводные виды. Наблюдалось различие в фауне зоопланктона в зарослях макрофитов и в открытой литорали (за пределами пояса макрофитов) прибрежной части Куршского залива.

В открытой части водоема отмечена тенденция к сокращению численности коловраток рода *Asplanchna*, *K. cochlearis*, *F. longiseta*, *P. trigla*, а также ракообразных рода *Ceriodaphnia* и *Cyclopoida* (Науменко, 2008 б). В то же время виды *C. sphaericus* и *M. leuckarti* значительно увеличили свою численность (табл. 3).

Таблица 3. Средняя численность (тыс. экз./м³) массовых видов зоопланктона Куршского залива (южная часть) летом (в скобках указаны минимальное и максимальное значения) (Науменко, 2008 б)

Вид	Schmidt-Ries, 1940	Данные автора				Средняя
		1986-1990	1991-1995	1996-2000	2001-2006	
<i>A. priodonta</i>	-	0,1 (0,03-0,6)	0,6 (0,1-1,5)	1,2 (0,02-5,0)	0,8 (0,03-4,8)	0,7
<i>A. herrickii</i>	76,4	-	-	-	-	-
<i>F. longiseta</i>	42,8	0,01 (0,0-0,1)	0,1 (0,1-0,3)	0,2 (0,1-0,5)	0,2 (0,1-0,5)	0,1
<i>K. cochlearis</i>	12,2	3,6 (1,2-13,2)	0,5 (0,5-1,1)	2,8 (0,3-9,8)	1,6 (0,3-4,5)	2,1
<i>K. quadrata</i>	5,6	14,9 (3,6-25,6)	7,5 (0,5-27,8)	14,0 (2,0-34,6)	5,7 (0,9-19,3)	10,5
<i>P. trigla</i>	79,8	0,5 (0,1-3,3)	0,0 (0,0-0,0)	0,2 (0,0-1,4)	0,0 (0,0-0,0)	0,2
<i>Synchaeta</i> spp.	6,6	0,8 (0,1-1,8)	0,3 (0,2-0,4)	0,5 (0,2-0,8)	0,0 (0,0-0,0)	0,4
<i>C. sphaericus</i>	60,4	61,5 (12,4-99,0)	136,8(27,9-313,3)	146,4(1,5-369,4)	225,1 (1,5-906,8)	142,5
<i>D. longispina</i>	3,2	18,2 (4,2-32,6)	18,0 (0,9-52,3)	20,2 (2,2-56,4)	8,6 (0,8-23,0)	16,2
<i>E. coregoni</i>	19,8	12,6 (0,1-47,2)	17,2 (1,0-17,1)	25,9 (0,1-123,8)	1,2 (0,03-6,5)	14,2
<i>D. brachyurum</i>	6,0	3,4 (0,0-16,3)	4,8 (0,4-10,6)	4,8 (0,1-6,1)	6,7 (0,2-25,8)	4,9
<i>Ceriodaphnia</i> spp.	138,2	0,5 (0,01-1,9)	0,0 (0,0-0,0)	0,0 (0,0-0,0)	0,0 (0,0-0,0)	0,1
<i>M. leuckarti</i>	-	34,1 (10,2-37,2)	31,3 (14,3-66,2)	19,6 (4,5-39,1)	23,5 (8,4-29,8)	27,1
<i>M. viridis+</i>	108,4	-	-	-	-	-
<i>C. strenuus</i>	-	-	-	-	-	-
<i>M. viridis</i>	-	0,6 (0,0-3,3)	0,4 (0,0-2,3)	0,5 (0,1-1,5)	0,5 (0,0-2,6)	0,5
<i>C. strenuus</i>	-	0,1 (0,0-0,7)	0,1 (0,0-0,5)	0,0 (0,0-0,0)	0,0 (0,0-0,0)	0,1

Среднегодовое индекс видового разнообразия Шеннона зоопланктона Куршского залива изменялись в довольно широких пределах: от 0,95 до 5,3 бит/экз., в среднем составляя 2,4-2,6 бит/экз. (Науменко et al., 1995, 1996). Анализ влияния факторов среды на величину индексов видового разнообразия Шеннона показал высокую зависимость его от концентрации хлорофилла «а» и БПК₅, а также от температуры воды (табл. 4).

Таблица 4. Зависимость индексов видового разнообразия Шеннона (H) сообщества зоопланктона Куршского залива от факторов среды (x) (R^2 – коэффициент детерминации)

Фактор	Уравнение	R^2
Хлорофилл «а»	$H=3,082 x^{-0,069}$	0,63
БПК-5	$H=2,665 x^{-0,084}$	0,34
Температура воды	$H=3,505 x^{-0,158}$	0,40

В годы, следовавшие за вспышками «цветения» фитопланктона, отмечено снижение индексов видового разнообразия (Науменко et al., 1995, 1996), что свидетельствовало об упрощении структуры планктонного сообщества. Данное обстоятельство связывается с вторичным загрязнением.

Фауна зоопланктона Куршского залива имеет общие черты с другими эстуариями Балтийского моря (Telesh, 2004; Telesh et al., 2002, 2004). Ретроспективный анализ видового богатства зоопланктона свидетельствует о том, что изменения в видовом составе отражают общую тенденцию, которая отмечается и в других эстуариях Балтийского моря, испытывающих антропогенное воздействие.

3.2.2. Сезонная динамика численности и биомассы зоопланктона

Сезонная динамика численности зоопланктона в северной (подверженной влиянию моря) и южной (пресноводной) части залива имела сходные черты, в которой четко выделялись 2 пика: весенний (май), летний (июль). Сезонная динамика биомассы зоопланктона характеризовалась одним пиком летом в июне, связанным с развитием ветвистых ракообразных, в период которого биомасса в северной части составляла в среднем $4,7 \pm 2,1$ ($n=22$) г/м³, в южной – $5,2 \pm 2,0$ ($n=69$) г/м³. Причем летний пик биомассы стал более плавным, представляя собой куполообразную кривую, охватывавшую июнь, июль и август. Подобные изменения в сезонной динамике численности и биомассы зоопланктона характерны для эвтрофируемых водоемов умеренной зоны европейской части северного полушария (Андроникова, 1996).

В период с 1993 по 2006 г. сезонная динамика численности и биомассы в российской (южной) части Куршского залива несколько изменилась. Динамика численности и биомассы характеризовалась 3-х вершинной кривой совпадавшей по времени (май, июль, октябрь). В периоды пиков численности зоопланктона составила: в мае 193 ± 145 ($n=118$) тыс.экз./м³, 319 ± 362 ($n=113$) тыс.экз./м³ в июле и 80 ± 81 ($n=82$) тыс.экз./м³ в октябре; биомасса $5,9 \pm 4,5$ г/м³, $3,8 \pm 3,7$ г/м³ и $1,4 \pm 1,3$ г/м³ соответственно. Отмечены общие черты в сезонной динамике численности доминирующих видов коловраток, ветвистых и веслоногих ракообразных в прибрежной и открытой частях Куршского залива (Науменко, 2006).

Наблюдения за плодовитостью ветвистых и веслоногих ракообразных позволили обобщить данные и рассчитать параметры уравнений регрессии (Науменко, 2006). Большинство ракообразных характеризовалось (по сравнению с водоемами умеренной зоны) высокой индивидуальной плодовитостью, которая имела максимальные значения у первой генерации рачков в апреле-мае и снижалась, как правило, в июне-июле. Возможными причинами снижения плодовитости у планктонных ракообразных служило ухудшение трофических условий в результате развития синезеленых водорослей, уменьшение размера тела самок под воздействием высокой температуры воды, а также пресс-молоди рыб, увеличивавший элиминацию крупных особей. Максимальная скорость рождаемости наблюдалась обычно в мае и августе. Смертность была наиболее высока в июне-июле. Ракообразные в прибрежной части характеризовались более высокими показателями динамики численности, чем в других водоемах (табл. 5).

По величине эффективной температуры (t_e) планктонные ракообразные Куршского залива могут быть подразделены на две группы. Первая представлена теплолюбивыми видами, эффективная температура у которых превышала 8°C. Это *E. coregoni*, *Sida crystallina*,

Megacyclops gigas, *C. sphaericus*, *Eucyclops serrulatus*. Во вторую группу входили умеренно-холодолюбивые виды, у которых значения t_0 находились в пределах 2-6°C (*M. viridis*, *D. longispina*, *Diaptomus graciloides*, *M. leuckarti*, *C. strenuus*, *Diacyclops bicuspidatus*). Необходимо заметить, что многие авторы считают *M. gigas* холодолюбивым эвритермным видом, а *D. longispina* – эвритермным. В условиях прибрежной части Куршского залива оба эти вида можно отнести к эвритермным (Науменко, 2006).

Среди факторов среды наибольшее значение для гидробионтов имеет температура воды. Анализ воздействия этого фактора на величину средней за вегетационный период (май-сентябрь) численности и биомассы зоопланктона показал, что в северной части залива температура воды оказывала на величину численности и биомассы зоопланктона более сильное воздействие, чем на эти же показатели в южной части залива (табл. 6).

Таблица 5. Средняя максимальная скорость увеличения численности (r_{mp}), рождаемости (b) и смертности (d) в естественных популяциях ракообразных северо-запада Европы и в прибрежной части Куршского залива (сут⁻¹) (Науменко, 2006)

Куршский залив (данные автора)			Водоёмы северо-запада Европы				озеро	автор
$r_{mp} \pm \sigma$	$b \pm \sigma$	$d \pm \sigma$	r_{mp}	$b \pm \sigma$	$d \pm \sigma$			
<i>Daphnia longispina</i>								
0,362±0,544	0,185±0,121	0,209±0,499	0,239	-	-	Зеленецкое	Иванова, 1975	
<i>Eubosmina coregoni</i>								
0,406±0,412	0,201±0,110	0,156±0,463	0,053	0,092±0,020	0,075±0,022	Ильмень	Степанова, 1972	
<i>Mesocyclops leuckarti</i>								
0,421±0,549	0,050±0,045	0,075±0,459	0,046	0,073±0,051	0,093±0,042	Ильмень	Степанова, 1972	
<i>Diaptomus graciloides</i>								
0,348±0,533	0,040±0,044	0,008±0,478	0,179	0,074±0,025	0,093±0,018	Ильмень	Степанова, 1972	
			0,150	0,022±0,007	0,034±0,004	Кривое	Иванова, 1975	

Таблица 6. Зависимость численности (N, тыс. экз./м³) и биомассы (B, г/м³) зоопланктона от температуры воды (T°C) в открытой части Куршского залива

Район	Зависимая переменная	Уравнение	R ²
Северная часть	N	N=1,012 T ^{2,001}	0,66
	B	B=0,153 T ^{1,263}	0,52
Южная часть	N	N=38,88 T ^{0,679}	0,16
	B	B=0,377 T ^{1,018}	0,59
Российская часть	N	N=27,983 T ^{0,695}	0,17
	B	B=0,347 T ^{0,847}	0,59

3.2.3. Влияние пресса молоди рыб на динамические показатели популяций планктонных ракообразных

Прессу рыб, как фактору динамики численности зоопланктона, гидробиологи уделяют достаточно много внимания. Результаты этих исследований подробно обсуждались А.М. Гиляровым (1987) в рамках популяционно-аналитического подхода. Большинство таких работ ранее было проведено на модельных популяциях и в рыбоводных прудах в условиях, позволяющих контролировать численность рыб (Некрасов, 1988; Камлюк, 1987; Алексеев, 1988; Johannsson, 1987; Vanni, 1986). Исследования автора заключались в том, чтобы по наблюдениям за динамикой зоопланктона в рыбохозяйственном водоеме изучить влияние пресса молоди рыб на динамические показатели естественных популяций планктонных ракообразных.

Анализ данных по численности и биомассе зоопланктона в водоемах, где зоопланктон подвержен прессу рыб и без него, свидетельствует о том, что увеличение численности рыб обычно не приводит к снижению суммарной биомассы зоопланктона. Детальные исследования Хрбачека (Hrbacek, 1962) показали роль пресса рыб в формировании видовой и размерной структуры кладоцер. Его выводы нашли свое подтверждение в работах других исследователей, указывавших на исчезновение из планктона крупных ветвистоусых рачков и изменение размерно-возрастной структуры их популяций в сторону преобладания особей младших возрастных групп (Гиляров, 1987; Nilsson et al., 1973; Zaret, 1978; Johannsson, 1987; Vanni, 1988). Замечено, что кладоцеры испытывают более сильный пресс со стороны рыб, чем веслоногие рачки такого же размера. В некоторых случаях может происходить даже выпадение из планктона отдельных видов. Пресс рыб, вызывая увеличение смертности, может и не вызывать значительных отклонений скорости изменения численности популяции, так как увеличение смертности компенсируется возрастанием рождаемости и плодовитости (Камлюк и др., 1977; Telesh, 1993).

Урожайность основных промысловых рыб залива в годы исследований автора в прибрежной части варьировала. По количеству молоди рыб, откармливавшейся в прибрежной части водоема, преобладали лещ, окунь и плотва. Температурный режим менялся незначительно. По оценкам ихтиологов, поколения леща, плотвы и окуня 1984 года рождения оценены как средние по урожайности. В 1985 г. на фоне средних по урожайности поколений окуня и плотвы появилось высокоурожайное поколение леща. Поколение леща 1986 года рождения также было оценено как высокоурожайное (Тэн, 1998), но его высокая численность связывалась не с эффективным нерестом, а с высокой выживаемостью личинок. Количество молоди, находившейся в прибрежной части залива, было наиболее высоким в 1985 г.

В этом же году наблюдался ряд изменений в структуре зоопланктона. Средняя за вегетационный сезон масса особи зоопланктона в 1985 г. была в 3 раза ниже, чем в 1984 г., и в 2 раза ниже, чем в 1986 г. (табл. 7), что свидетельствовало о сдвиге в размерно-возрастной структуре популяций в сторону преобладания молодых, более мелких особей.

Таблица 7. Численность (N, тыс. экз./м³), биомасса (B, г/м³) и средняя масса (W 10⁻³, мг) зоопланктона в прибрежной части Куршского залива за вегетационный период (Науменко, 2006)

Показатель	№ станции	Год		
		1984	1985	1986
N	заросли рдестов и осок	99,5	167,0	221,0
	заросли кувшинок и кубышек	92,6	86,7	216,4
B	заросли рдестов и осок	1,4	0,7	2,0
	заросли кувшинок и кубышек	0,9	0,4	2,2
W 10 ⁻³	заросли рдестов и осок	14,0	4,1	9,0
	заросли кувшинок и кубышек	9,6	4,8	10,2

Биомасса зоопланктона также снизилась примерно в 2-3 раза. Произошли изменения в видовом составе зоопланктона. Так, в 1986 г. в составе сообщества зоопланктона не регистрировались ветвистоусые рачки *Polyphemus pediculus*. Полифемусы присутствовали обычно в июльских пробах. В 1985 г. полифемусы были найдены только в одной пробе, и их численность достигала 0,01 тыс. экз./м³. В 1986 г. этот вид в пробах обнаружен не был. Исчезновение из планктона полифемусов, по-видимому, было связано с увеличением пресса молоди рыб в 1985 г. В это же время было зарегистрировано увеличение индивидуальной плодовитости ракообразных. Для *M. leuckarti*, *E. serrulatus* оно было достоверным (Науменко, 2006 а). Очевидно, это было связано с уменьшением конкуренции за пищевые ресурсы вследствие снижения численности популяции под воздействием пресса рыб. Кроме того, в популяциях ветвистоусых ракообразных в 1985 г. зафиксировано увеличение динамических показателей: мгновенных скоростей изменения численности (r_{mp}) и рождаемости (табл. 8).

Таблица 8. Среднесуточные характеристики динамики численности массовых популяций ракообразных в прибрежной части Куршского залива за вегетационный сезон (Науменко, 2006)

Популяция	Год	r_{mp}	b	
			средняя	σ
<i>D. longispina</i>	1984	1,456	0,213	0,124
	1985	1,525	0,240	0,243
	1986	0,987	0,126	0,086
<i>E. coregoni</i>	1984	1,033	0,236	0,237
	1985	1,530	0,316	0,197
	1986	0,815	0,104	0,108

Следует отметить, что в течение вегетационного сезона во все годы исследований в июле, когда в прибрежной части водоема появлялось большое количество молоди рыб, наблюдался сдвиг в размерной структуре сообщества зоопланктона, а также в число доминантов выходили мелкие клadoцеры (*C. sphaericus*). В отдельных популяциях возрастала численность неполовозрелых особей (Науменко, 2006). Данное обстоятельство трудно связать с периодом интенсивного размножения ракообразных, поскольку в это время индивидуальная плодовитость и мгновенная скорость рождаемости снижались (Науменко, 2006).

Все вышесказанное позволяет сделать вывод о том, что пресс молоди рыб оказывает влияние на популяции ракообразных, стимулируя их на включение компенсаторных механизмов. Это выражалось в увеличении плодовитости и динамических характеристик популяций (мгновенных скоростей изменения численности, рождаемости), что обусловлено улучшением трофических условий. По мнению автора, существует возможность использования динамических показателей модельной популяции ракообразных, как показателя нагрузки со стороны молоди рыб на зоопланктон.

3.3. Продукция зоопланктона

3.3.1. Сезонная динамика продукции зоопланктона

Процессы продуцирования зоопланктона в открытой (северной и южной) и прибрежной частях Куршского залива характеризовались одним пиком в июне-июле, совпадавшим, как правило, с пиком биомассы. В северной части в период пика среднесуточная скорость продукции зоопланктона составляла $885,4 \pm 479,4$ ($n=22$) $\text{кал}/\text{м}^3\text{сут.}$ В южной части в период пика скорость продукции составляла $864,4 \pm 263,5$ ($n=52$) $\text{кал}/\text{м}^3\text{сут.}$ В период с 1993 по 2006 г. пик продуцирования стал более растянутым – с мая по июль, кривая приобрела куполообразный вид. В период максимума в июле скорость продукции составляла $854,1 \pm 574,2$ ($n=113$) $\text{кал}/\text{м}^3\text{сут.}$ Максимум продуцирования, как и в предыдущие годы, определялся продуцированием ветвистоусых ракообразных. Процессы продуцирования зоопланктона в открытой литорали (за поясом макрофитов) характеризовались одним пиком летом в июле ($384,4 \pm 426,7$ $\text{кал}/\text{м}^3\text{сут.}$), совпадавшим с пиком численности и биомассы. В зарослях макрофитов наблюдалось 2 пика продукции в июне ($261,4 \pm 185,1$ $\text{кал}/\text{м}^3\text{сут.}$) и осенью в октябре ($54,6 \pm 3,9$ $\text{кал}/\text{м}^3\text{сут.}$).

В среднем за вегетационный сезон (V-IX) количество продукции составило: в северной части – 90 ± 50 ($n=78$) $\text{кал}/\text{м}^3$, в южной части 93 ± 35 ($n=219$) $\text{кал}/\text{м}^3$ в 1986-1992 гг. и около 94 ± 55 ($n=359$) $\text{кал}/\text{м}^3$ российской части залива за период 1993-2006 гг. В среднем за период с 1986 по 2006 г. в российской части Куршского залива зоопланктоном продуцировалось около 94 ± 52 ($n=578$) $\text{кал}/\text{м}^3$. Средняя удельная скорость продукции (C_b) зоопланктона за вегетационный период составила: в северной части – $0,34 \pm 0,16$ сут.^{-1} , в южной части – $0,29 \pm 0,07$ сут.^{-1} . Следует отметить, что удельная скорость продукции в северной части Куршского залива была выше, чем в южной и прибрежной частях (рис. 2).

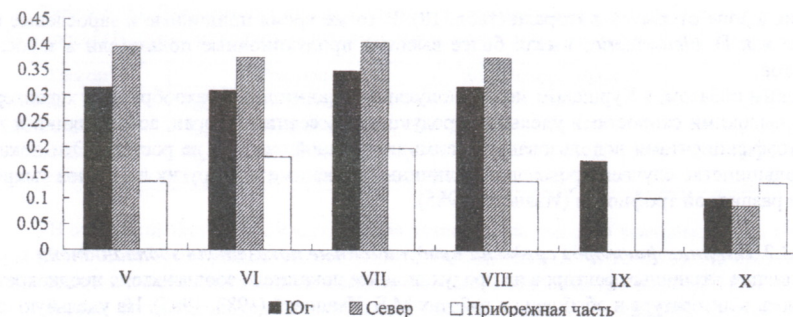


Рис. 2. Средняя за вегетационный сезон удельная скорость продукции (C_b , сут.^{-1}) в Куршском заливе (по: Науменко, 2006)

За счет генеративного роста зоопланктоном создавалось в среднем за вегетационный сезон 11% продукции, за год эта величина составляла 10%. В среднем зоопланктоном за вегетационный сезон утилизировалось 260 ± 140 $\text{ккал}/\text{м}^3$, за год эта величина составляла около 360 ± 180 $\text{ккал}/\text{м}^3$. Отношение рациона мирного зоопланктона к величине первичной продукции составило около 20%.

Расчет продукции популяций ракообразных Куршского залива показал, что роль отдельных видов в создании общей продукции зоопланктона не одинакова. Ведущую роль в формировании продукции зоопланктона в открытой части Куршского залива играли *D. longispina*, *C. sphaericus*, *D. brachyurum*, *Leptodora kindtii*, *M. leuckarti*. Популяции планктонных ракообразных характеризовались высокими скоростями удельной продукции, рассеяния энергии, ассимиляции и высокими коэффициентами использования ассимилированной энергии на рост K_2 (табл. 9).

Таблица 9. Средние за вегетационный сезон суточные показатели функционирования популяций ракообразных в российской части Куршского залива в 1986-2006 гг.

Популяция	C_b	$\frac{R}{B}$	$\frac{A}{B}$	$\frac{C}{B}$	$\frac{P_g}{P}$, %	K_2
<i>D. longispina</i>	0,31	0,14	0,44	0,77	8	0,69
<i>E. coregoni</i>	0,35	0,20	0,55	0,81	15	0,62
<i>C. sphaericus</i>	0,25	0,28	0,52	1,01	26	0,47
<i>D. brachyurum</i>	0,35	0,17	0,51	1,03	14	0,66
<i>L. kindtii</i>	0,20	0,10	0,30	0,38	1	0,66
<i>M. leuckarti</i>	0,14	0,45	0,59	0,88	4	0,24
<i>D. bicuspidatus</i>	0,13	0,51	0,64	0,96	4	0,21
<i>M. viridis</i>	0,14	0,40	0,54	0,73	6	0,26
<i>D. graciloides</i>	0,09	0,34	0,43	0,71	11	0,20
<i>C. strenuus</i>	0,10	0,33	0,43	0,94	12	0,22

Примечание: C_b – удельная скорость продукции, сут.^{-1} ; B – средняя биомасса, $\text{кал}/\text{м}^3$; R – траты на обмен, $\text{кал}/\text{м}^3\text{сут.}$; A – ассимилированная энергия, $\text{кал}/\text{м}^3\text{сут.}$; C – рацион, $\text{кал}/\text{м}^3\text{сут.}$; P_g/P – генеративная и общая продукция, $\text{кал}/\text{м}^3\text{сут.}$; K_2 – коэффициент использования ассимилированной энергии на рост

В литорали Куршского залива наибольшую продукцию создавали *D. longispina*, *C. sphaericus*, *S. crystallina*, *M. leuckarti*, *E. serrulatus*, *M. viridis*. Наблюдалось также различие в функционировании популяций в зарослях макрофитов и открытой литорали, наиболее четко проявившееся у видов, имеющих приуроченность к определенному биотопу. Так, пелагический вид *M. leuckarti* характеризовался в два раза более высокими показателями проду-

цирования в зоне открытой литорали (табл. 10). В то же время придонные и зарослевые виды, такие как *D. bicuspidatus*, имели более высокие продукционные показатели в зарослях макрофитов.

Таким образом, в Куршском заливе популяции планктонных ракообразных характеризовались высокими скоростями удельной продукции, рассеяния энергии, ассимиляции и высокими коэффициентами использования ассимилированной энергии на рост K_2 . Эти показатели в большинстве случаев превышали величины, указанные для других водоемов умеренной зоны различной трофности (Иванова, 1985).

3.3.2. Влияние факторов среды на продукционные показатели зоопланктона

Влияние различных факторов на продукционные показатели зоопланктона неоднократно обсуждалось в литературе и обобщено в работах М.Б. Ивановой (1983, 1985). На удельную скорость продукции популяций ракообразных оказывает влияние целый комплекс факторов, к важнейшим из которых следует отнести температуру, трофические условия, пресс хищников. Бесспорно, температура оказывает на рост и обмен беспозвоночных значительное влияние (Винберг, 1969, 1983, 1987; Галковская и др., 1973). Однако в ряде случаев ее воздействие может нивелироваться действием других составляющих. В литературе имеется достаточно свидетельств о том, что факторы среды слабо влияют на удельную скорость продукции популяций. Было рассмотрено влияние температуры воды и средней массы особи, являющейся отражением размерно-массовой структуры популяций, на удельную скорость продукции (C_b) сообществ коловраток, клadoцер, копепод в прибрежной части Куршского залива.

Таблица 10. Средние за вегетационный сезон суточные показатели функционирования популяций ракообразных в прибрежной части Куршского залива в 1986 г. (обозначения см. табл. 9) (Науменко, 2006)

Станция	Популяция	C_b	$\frac{R}{B}$	$\frac{A}{B}$	$\frac{C}{B}$	$\frac{P_g}{P}$, %	K_2
Открытая вода	<i>D. longispina</i>	0,43	0,19	0,63	1,06	6	0,68
	<i>E. coregoni</i>	0,68	0,21	0,75	1,25	6	0,56
	<i>C. sphaericus</i>	0,28	0,29	0,57	0,94	18	0,49
	<i>S. crystallina</i>	0,43	0,17	0,60	0,99	15	0,72
	<i>M. leuckarti</i>	0,07	0,40	0,47	0,69	10	0,15
	<i>D. bicuspidatus</i>	0,04	0,33	0,37	0,55	4	0,07
	<i>M. viridis</i>	0,10	0,42	0,55	0,73	42	0,19
	<i>E. serrulatus</i>	0,10	0,43	0,53	0,79	30	0,17
	<i>D. graciloides</i>	0,13	0,29	0,37	0,62	15	0,31
	<i>M. gigas</i>	0,07	0,10	0,38	0,65	59	0,18
<i>C. strenuus</i>	0,01	0,11	0,12	0,17	0	0,04	
Заросли макрофитов	<i>D. longispina</i>	0,41	0,19	0,59	0,99	8	0,70
	<i>E. coregoni</i>	0,43	0,22	0,65	1,08	21	0,65
	<i>C. sphaericus</i>	0,31	0,30	0,61	1,01	25	0,50
	<i>S. crystallina</i>	0,35	0,15	0,50	0,83	11	0,69
	<i>M. leuckarti</i>	0,05	0,37	0,42	0,61	4	0,13
	<i>D. bicuspidatus</i>	0,09	0,56	0,65	0,97	1	0,12
	<i>M. viridis</i>	0,08	0,32	0,41	0,54	33	0,16
	<i>E. serrulatus</i>	0,11	0,42	0,53	0,80	30	0,20
	<i>D. graciloides</i>	0,07	0,32	0,39	0,65	24	0,17
	<i>M. gigas</i>	0,14	0,29	0,56	0,76	50	0,22
<i>C. strenuus</i>	0,01	0,06	0,08	0,12	0	0,03	

Установлена высокая зависимость C_b от температуры ($R^2=0,40-0,92$) и средней массы особи ($R^2=0,48-0,90$). На среднюю массу особи существенное влияние оказывала температура воды ($R^2=0,40-0,92$) (Науменко, 2006). Средняя за вегетационный период скорость продукции имела высокую зависимость от величины средней биомассы. Наиболее тесная зависимость средней скорости продукции от биомассы получена для ветвистоусых ракообразных (табл. 11).

Таблица 11. Зависимость средней скорости продукции (P_{cp} , кал/м³сут.) от средней биомассы (B_{cp} , кал/м³) основных таксономических групп зоопланктона (Науменко, 2006)

Таксон	Уравнение	Кол-во определений	$r \pm m$
Rotifera	$P_{cp}=(0,896 \pm 0,042) B_{cp} + 4,95$	108	$0,90 \pm 0,02$
Cladocera	$P_{cp}=(0,401 \pm 0,007) B_{cp} - 3,19$	107	$0,98 \pm 0,00$
Copepoda	$P_{cp}=(0,066 \pm 0,006) B_{cp} + 14,8$	114	$0,75 \pm 0,04$
Весь зоопланктон	$P_{cp}=(0,288 \pm 0,014) B_{cp} - 18,2$	116	$0,88 \pm 0,02$

В открытой части Куршского залива установлена высокая зависимость C_b от температуры ($R^2=0,75-0,77$) и средней массы особи зоопланктона ($R^2=0,73-0,79$). На среднюю массу особи зоопланктона существенное влияние оказывала температура воды ($R^2=0,50-0,75$).

Кроме того, исследовали зависимость средней скорости продукции зоопланктона и его основных групп от биомассы. Зависимость аппроксимировали линейной функцией. Связь между параметрами имеет высокие коэффициенты корреляции (табл. 12).

Таблица 12. Зависимость средней за вегетационный период скорости продукции (P_{cp} , кал/м³сут.) от средней биомассы (B_{cp} , мг/м³) основных групп зоопланктона в российской части Куршского залива

Таксон	Уравнение	R^2
Rotifera	$P_{cp}=0,0895 B_{cp} + 20,712$	0,61
Cladocera	$P_{cp}=169,08 B_{cp} - 98,29$	0,86
Copepoda	$P_{cp}=0,1057 B_{cp} - 20,863$	0,80
Весь зоопланктон	$P_{cp}=178,62 B_{cp} - 182,52$	0,88

Продукция зоопланктона за вегетационный сезон пропорциональна количеству энергии, рассеиваемой им за этот же период времени (Иванова, 1985; Алимов, 1989). В литорали Куршского залива это соотношение было $P=0,60 R$, в открытой части Куршского залива $P=1,44 R$. Все это свидетельствует о том, что процессы продуцирования зоопланктона в Куршском заливе более интенсивны, чем во многих других водоемах умеренной зоны (Иванова, 1985).

3.4. Роль зоопланктона в питании молоди рыб

Многочисленные исследования свидетельствуют о том, что для большинства рыб на ранних стадиях онтогенеза зоопланктон служит едва ли не единственной доступной по размерам пищей. Наличие же такого корма на этом этапе развития способствует повышению выживаемости личинок и служит одним из факторов, управляющим динамикой численности многих видов рыб (Никольский, 1974; Дехник и др., 1985). Общеизвестно, что уровень смертности на ранних этапах развития рыб оказывает существенное влияние на численность промысловой части популяции.

Несмотря на многообразие подходов, все исследования свидетельствуют о том, что обеспеченность пищей – это сложный комплексный фактор, зависящий не только от количества и качества доступного корма, но и от физиологического состояния потребителя. Он реализуется через комплекс биологических показателей консумента: темп роста, улитанность, жирность, численность поколений, плодовитость и др., и во многих случаях определяет величину численности поколений рыб (Синюкова, 1969; Половкова и др., 1981; Липская, 1989; Farris, 1960; Crowder et al., 1987; Dabrowski et al., 1988; Boisclair et al., 1989).

Основу промысловых уловов в Куршском заливе, как указывалось выше, составляет лещ (*Abramis brama* L.). Ежегодно уловы этого вида достигают 1-2 тыс.т, это 30% общего вылова рыбы в водоеме (Голубкова, 2004). Учитывая значение леща в промысле, весьма актуально выяснение различных факторов, оказывающих влияние на его динамику численности. В связи с этим, автор попытался определить соотношение между развитием кормовой

базы и скоростью роста, служащее косвенным показателем обеспеченности пищей личинок леща, а также использование продукции зоопланктона лещом на ранних стадиях онтогенеза. Выбор независимой переменной в анализе определялся биологией и характером питания личинок и сеголеток. Учитывалось количество кормовых планктонных беспозвоночных. Удельную скорость линейного и массового роста рыб рассчитывали по формулам Шмальгаузена - Броди (Алимов, 1989).

3.4.1. Спектры питания молоди леща, снетка и чехони

В главе приводятся литературные сведения о питании молоди леща, снетка и чехони в Куршском заливе.

Личинки леща потребляют до 80% растительной пищи, состоящей из зеленых, синезеленых и диатомовых водорослей. Из животной пищи отмечены *Alona* sp., *Bosmina* sp., *Cyclops* sp., яйца беспозвоночных и коловратки (Панасенко, 1972). По мере развития личинок в питании все большее значение приобретают ветвистоусые ракообразные и копепоидитные стадии веслоногих рачков. Зоопланктон служащий пищей лещу до возраста 3-4-х лет (Панасенко, 1976; Ривьер, Житенева, 1976). Молодь леща потребляет доминирующие в зоопланктоне формы, доступные по своим экологическим и морфологическим особенностям на соответствующем этапе развития (Еремеева, 1948). Согласно данным В.А. Панасенко (1971), при переходе на внешнее питание (этапы C_1 и C_2) в результате недостатка корма происходит массовая гибель личинок.

Снеток в Куршском заливе является основным планктофагом. В период перехода на внешнее питание личинки снетка также потребляют мелкий зоопланктон: коловраток, науплиальные стадии веслоногих рачков. Коловратки в рационе играют значительно меньшую роль, чем веслоногие ракообразные, доля которых достигает 80% от массы пищевого комка. По мере роста в пище личинок снетка появляются ветвистоусые ракообразные: мелкие босмины, дафнии, диафанозомы. Начиная с этапа E , снеток захватывает крупный зоопланктон, например, лептодор. Ранний переход на питание крупными ветвистоусыми ракообразными отмечалось у личинок снетка и в других водоемах (Иванова, 1982). По данным К.А. Снежиной (1971) в Куршском заливе, наряду с лептодородой, *D. longispina* служит для снетка излюбленной пищей.

В Куршском заливе питание чехони (как и в ареале) изучено слабо. На ранних стадиях основу питания чехони в Куршском заливе составляет мелкий зоопланктон. По мере роста чехони в питании все большую роль начинают играть ветвистоусые ракообразные, особенно высока элективность в отношении *E. coregoni* и *L. kindtii* (Белова, 2005). Начиная с двухлетнего возраста, чехонь, переходит на хищное питание. Особенно велика доля сеголетков судака и снетка. Одна босмина и лептодоры продолжают быть излюбленной пищей.

3.4.2. Экспериментальное определение рационов личинок леща

В условиях эксперимента проведено изучение интенсивности питания леща на ранних стадиях онтогенеза естественным кормом. Исследовались особи, выловленные в прибрежной части Куршского залива. Определен рацион, соответствовавший тратам на обмен («поддерживающий» рацион), установлена «пороговая» концентрация кормовых организмов, при которой личинки имели «поддерживающий» рацион, а также концентрация кормовых организмов, при которой личинки не питались. Кроме того, исследовалась зависимость величины рациона личинок от их массы, стадии развития и концентрации кормовых организмов. Методика проведения эксперимента изложена в статье (Науменко, 2007 б).

Для выяснения воздействия рыб на кормовую базу был проведен расчет параметров уравнений «функционального отклика». В качестве независимой переменной использовалась биомасса кормовых организмов в конце опыта. В связи с тем, что по мере роста личинок рыб происходит смена объектов питания и уровня обмена, данные о рационах ранжировались по массе и этапу развития личинок. Параметры уравнений приведены в табл. 13, 14. Высокий коэффициент корреляции (r) свидетельствует об удовлетворительной аппроксимации результатов.

Таблица 13. Зависимость рациона личинок леща (C , мг) от конечной концентрации кормовых организмов (K , мг/л) (n – количество рыб, использованных в анализе) (Науменко, 1988 в, 2007 б)

Масса личинок, мг	n	Уравнение	$r \pm m$
1,5-5,0	29	$C=0,010 K+0,638$	0,78±0,05
6,0-20,0	28	$C=0,142 K+10,53$	0,74±0,06
25,0-35,0	7	$C=0,298 K+1,664$	0,81±0,09
36,0-60,0	10	$C=0,170 K+7,069$	0,66±0,13

Таблица 14. Зависимость ($Y=a X b$) рациона личинок леща от массы тела (W , мг) при различной концентрации зоопланктона (Науменко, 1991 г, 2007 б)

Биомасса зоопланктона в контроле, мг/л	n	a	b	X_1	σ_{x_1}	Y_1	σ_{y_1}
До 10	22	0,052	0,869	8,36	7,16	0,37	0,31
11-100	35	0,291	0,860	22,90	19,32	5,14	5,24
101-200	8	0,936	0,836	26,65	19,04	14,84	11,92
Более 200	13	1,933	0,788	9,38	16,02	3,95	2,18

Представив рацион (C) как двумерный вектор с составляющими – масса личинок (W) и биомасса зоопланктона в конце опыта (B_K), получено уравнение множественной регрессии:

$$C = (0,191 \pm 0,023)W + (0,089 \pm 0,025)B_K - 1,300. \quad (1)$$

Уравнение рассчитано для личинок массой от 2,4 до 64,3 мг, биомассы зоопланктона от 0,4 до 39,0 мг/л, критерий Фишера 56,05, $R^2=0,28 \pm 0,04$. Данная зависимость была использована для оценки рациона личинок леща и степени обеспеченности его пищей в Куршском заливе.

3.4.3. Использование продукции зоопланктона молодь рыб в прибрежной части Куршского залива

Продукцию, выходящую за пределы сообщества зоопланктона и доступную рыбам, т.е. «реальную» продукцию общепринято рассчитывать по формуле, в которой она составляет разность между суммой продукции мирных и хищных беспозвоночных и рационом хищников (Винберг и др., 1965; Алимов, 1979, 1989; Иванова и др., 1983, 1986). Допуская, что рыбы имеют преимущество в охоте перед хищными беспозвоночными, «реальная» продукция принималась равной сумме продукции мирного и хищного зоопланктона с учетом доступных размеров жертв.

Подкаданный расчет рационов по формуле (1) и балансовым методом (Алимов, 1989), сопоставление их с величиной «реальной» продукцией показал, что в 1984 г. личинками леща в прибрежной части Куршского залива использовалось от 30 до 56% продукции. Рацион, рассчитанный балансовым методом, ни разу не превысил величину «реальной» продукции. В среднем за период с мая по июль молодь рыб потреблялось до 45% доступной продукции зоопланктона (Науменко, 1991 б; 2006). Личинки леща в 1984 г. имели высокую скорость роста, что свидетельствовало о хорошей обеспеченности пищей (рис. 3).

Иная ситуация сложилась в 1985 г. Как указывалось выше, в 1985 г. появилось высокоурожайное поколение леща. Рационы личинок, рассчитанные балансовым методом, значительно превосходили величину «реальной» продукции (Науменко, 2006). Они же, рассчитанные на основе реальной кормовой базы по уравнению регрессии, полученному на основании экспериментальных работ (уравнение 1), были ниже трата на обмен, что свидетельствовало о том, что личинки испытывали дефицит пищи. В 1985 г. удельная скорость роста у личинок леща была ниже, чем в 1984 г. (рис. 3).

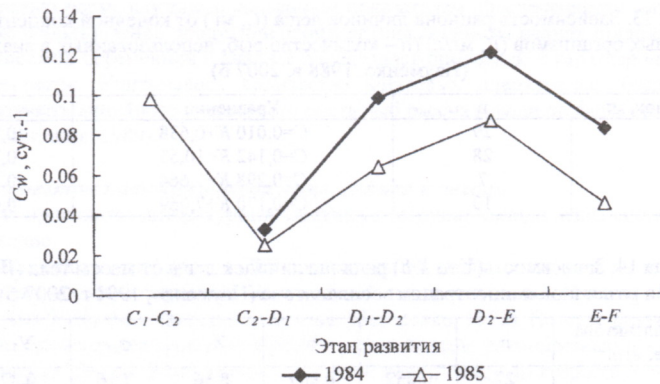


Рис. 3. Удельная скорость весового роста (C_w) молоди леща в прибрежной части Куршского залива (Науменко, 2006)

Если учесть, что без ущерба для кормовой базы может выдаться до 60% продукции, то в 1985 г. только 15% рациона личинок леща могли быть покрыты за счет продукции зоопланктона. Следовательно, в этом году должна была наблюдаться их повышенная естественная смертность, что было подтверждено наблюдениями. Рацион личинок, рассчитанный с учетом величины кормовой базы по формуле (1), составил в 1985 г. 74% от «реальной» продукции зоопланктона. Превышение суммарным рационом рыб величины интегральной продукции кормовых организмов отмечается исследователями довольно часто. Особенно это имеет место при подекадном определении пищевых потребностей рыб. В целом же за вегетационный сезон величина суммарного рациона рыб обычно не превышала интегральной продукции кормовых организмов. Погрешности определения рационов рыб и кормовой базы подробно рассмотрены А.А. Умновым (1986 а) на примере ихтиоценоза оз. Щучье. Большое значение имеет точность определения численности рыб и их суммарного рациона. Оптимальным изъятием, по-видимому, следует считать не более 60% продукции кормовой базы. При такой величине элиминации зоопланктона в литорали Куршского залива наблюдались низкая смертность молоди леща и высокая удельная скорость их роста.

Автором показана возможность прогнозирования величины пополнения леща по наблюдениям за ростом личинок и динамикой зоопланктона. Это чрезвычайно важно для обоснования рационального использования запасов леща, так как позволяет выявить флюктуации урожайности поколений с большей заблаговременностью – до того, как они проявят себя в учетных траловых уловах в возрасте 4+ и 5+ лет.

3.4.4. Прогнозирование вылова снетка и чехони по кормовой базе

Снеток. Значительные колебания численности снетка делают точность прогнозирования его вылова и поиск альтернативных методов оценки численности популяции снетка весьма актуальными. В первую очередь проверялась гипотеза о наличии функциональной зависимости между количеством личинок на нерестилище и численностью науплиальных и копепоидитных стадий веслоногих ракообразных (Науменко, 1991 а; Науменко и др., 1988). Получены параметры уравнения регрессии, описывающего данную зависимость:

$$N_n = (0,354 \pm 0,076) N_c + 33,66 \quad (2)$$

где N_n – численность личинок снетка на нерестилище, экз./м³; N_c – численность науплиальных и копепоидитных стадий веслоногих ракообразных на нерестилище снетка, тыс.экз./м³. Коэффициент корреляции и его ошибка $r=0,87 \pm 0,09$.

Вторая задача, стоявшая перед нами, – это выявление связи между кормовыми условиями в Куршском заливе и биологическим состоянием и численностью сеголетков снетка. Проведение регрессионного анализа позволило выявить высокую связь между этими параметрами при использовании в качестве независимой переменной средней биомассы ветвистоусого рачка *D. longispina* за июнь-август (Науменко, 1988 в; Науменко и др., 1988; Науменко, 1993). Параметры уравнений регрессии приведены в табл. 15.

Таблица 15. Параметры уравнений регрессии, связывающих среднесуточный прирост, массу и запас снетка Куршского залива осенью и биомассу *D. longispina* в июне-августе (Науменко и др., 1988)

№ п/п	Уравнение регрессии	$r \pm m$
1	$C_w = (0,00497 \pm 0,001) B_D + 0,00828$	$0,92 \pm 0,06$
2	$C_w = (0,00398 \pm 0,001) B_D - 0,0000008 \Pi_r + 0,0105$	$0,98 \pm 0,02$
3	$w = (0,616 \pm 0,138) B_D - 0,000172 \Pi_r + 1,84$	$0,95 \pm 0,04$
4	$\Pi_3 = 2010,0 - (617,0 \pm 181,4) B_D$	$-0,81 \pm 0,14$

Примечание. C_w – среднесуточный прирост массы снетка с момента перехода на внешнее питание до осенней учетной съемки, г; B_D – средняя биомасса дафний в июне-августе, г/м³; Π_r – показатель численности снетка, млн.экз.; w – средняя масса сеголетков снетка осенью, г; Π_3 – показатель запаса снетка, т

Полученные зависимости показывают, что среднесуточный прирост массы снетка служит одним из основных показателей обеспеченности его пищей. Он отражает как уровень развития кормовой базы, так и внутривидовую конкуренцию.

Среди планктонных ракообразных залива *D. longispina* имеет важное значение как кормовой объект. От состояния популяции дафний летом зависят биологические показатели снетка – основного планктофага залива, а осенью – распределение сеголетков леща по акватории водоема (Науменко, 1987). Была установлена прямая связь летней биомассы дафний с температурой воды в августе предыдущего года (Науменко, 1988 б). Рассчитаны параметры уравнений, которые позволяют рассчитать кормовую базу снетка с заблаговременностью 1 год (табл. 16).

Таблица 16. Параметры уравнений регрессии, связывающих численность и биомассу зоопланктона с гидрологическими условиями в Куршском заливе (Науменко, 1988 б)

№ п/п	Уравнение регрессии	$r \pm m$
1	$N_{\text{сop}} = (68,51 \pm 14,84) T_{X-90} - 490,6$	$0,90 \pm 0,09$
2	$N_{\text{Roi}} = (99,13 \pm 31,04) T_{X-XI} - 527,4$	$0,82 \pm 0,15$
3	$B_{\text{Roi}} = (38,33 \pm 10,24) T_{X-XI} - 189,5$	$0,86 \pm 0,12$
4	$B_D = (0,774 \pm 0,181) T_{VII} - 13,3$	$0,85 \pm 0,10$
5	$B_D = (0,543 \pm 0,085) T_{IV} - 2,22$	$0,92 \pm 0,06$

Примечание. T_X – среднесуточная температура воды в октябре предыдущего года, °С; T_{X-XI} – средняя температура октября-ноября предыдущего года, °С; T_{VII} – среднесуточная температура августа предыдущего года, °С; T_{IV} – среднесуточная температура апреля текущего года, °С; $N_{\text{сop}}$ – численность веслоногих ракообразных в мае, тыс.экз./м³; N_{Roi} – численность коловраток в мае, тыс.экз./м³; B_{Roi} – биомасса коловраток в мае, мг/м³

Однако термические условия апреля оказывали более сильное влияние на развитие дафний летом. Оправдываемость прогноза вылова снетка по ожидаемой кормовой базе входила в допустимый 30%-ный интервал (заблаговременность 1-2 года). Оправдываемость уточненного прогноза по фактической кормовой базе составила более 90% (заблаговременность 2 мес. до учетной траловой съемки). Метод использовался автором при прогнозировании вылова снетка в Куршском заливе в период с 1995 по 2001 г.

Чехонь. Вылов чехони в Куршском заливе составляет от 100 до 500 т в год (данные Запбалтийского бассейна). Продолжительность ее жизни 7-8 лет. Численность и вылов чехони, так же как и снетка, подвержена значительным колебаниям. Исследовалась зависимость количественных показателей кормового зоопланктона и численности обловленных поколений чехони. Была установлена зависимость между средней численностью ветвистоусых ракообразных *E. coregoni* в летний период и выловом чехони:

$$B_v = -32,139 \ln(N_E) + 527,76 \quad (3)$$

где B_v – вылов чехони, т; N_E – средняя за июнь-август численность *E. coregoni*, экз./м³, $R^2 = 0,65$.

Таким образом, обеспеченность пищей молоди рыб находит свое выражение в скорости ее весового роста, которая, в свою очередь, служит показателем, как трофических условий, так и внутривидовой конкуренции. Данные по кормовой базе рыб могут быть использованы в целях оценки возможного вылова рыб.

3.5. Трофическая структура зоопланктона

В последние годы отмечены признаки «вторичного» загрязнения Куршского залива, проявляющиеся в постоянном «цветении» и даже «гиперцветении» фитопланктона. Реакция сообщества зоопланктона на экологические изменения оценивалась по изменению длины трофической сети в сообществе зоопланктона. Подробно принципы выделения трофических группировок в сообществе зоопланктона и схемы трофической сети зоопланктона изложены в ранее опубликованных статьях (Науменко, 2001, 2005; Науменко, 2007).

По способу добывания пищи в зоопланктоне Куршского залива были выделены три трофические группировки: растительноядные, всеядные и хищники. Основную биомассу создавали фильтраторы (около 90% биомассы). Преобладала *D. longispina*. По типу питания примерно 77% видов относились к фильтраторам, 14% – к всеядным и 8% видов – хищники.

Трофическая сеть зоопланктона Куршского залива отличалась сложностью. Количество видов и трофических групп в сообществе изменялось по сезонам незначительно. Длина трофической цепи была постоянна, и замыкалась главным хищником – *L. kindtii*, что обеспечивало стабильность длины трофической цепи. Количество циклических связей и каннибалов в сообществе слабо менялось в сезонном и межгодовом аспектах. Уменьшение сложности трофической сети отмечалось в годы, следовавшие за «гиперцветением» фитопланктона. Это обстоятельство можно связать с воздействием вторичного загрязнения, связанное с разложением отмершего фитопланктона. Наибольшее воздействие на показатели длины трофической сети оказывали содержание нитратов ($R^2 = 0,50-0,90$) и концентрация хлорофилла «а» ($R^2 = 0,70-0,99$). Это воздействие носило, в основном, положительный характер (Науменко, 2008 а, Науменко, 2008).

Основной поток энергии через зоопланктон в Куршском заливе направлялся через растительноядные виды, в основном Cladocera (Rotifera – 60, Cladocera – 820 и Copepoda – 180 кал/м³ в сутки) (Науменко, 2004 а, 2009).

ГЛАВА 4. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИСЛИНСКОГО ЗАЛИВА

4.1. Краткая характеристика Вислинского залива

4.1.1. Физико-географическая характеристика

Вислинский залив – полуоткрытый солоноватоводный водоем в юго-восточной части Балтийского моря. Площадь зеркала Вислинского залива в пределах России равна 472,5 км² (общая площадь – 838 км²). Средняя глубина всего залива 2,7 м, в российской части – 3,1 м, наибольшая глубина отмечена в районе пролива и составляет 5,2 м. Площадь водосборного бассейна Вислинского залива – 23870 км², из них в границах России – 9285,6 км² (Нечай и др., 1971). В залив впадают более десяти рек и речек, сток которых составляет 3,67 км³. Самая крупная и многоводная среди них – Преголя.

Реками приносится в залив ежегодно в среднем 27 мг/л взвешенных веществ (Пустельников, 1974; Чечко, 2002, 2006), т.е. в среднем около 104 тыс.т. Это существенно влияет на экосистему Вислинского залива и выступает в качестве переносчика загрязняющих веществ и их сорбента (Богданов и др., 2004). В расходной части баланса осадков залива преобладает вынос терригенного материала в море и утилизация биогенного материала в заливе. В разные сезоны года на режим течений оказывают влияние различные факторы. Так летом и осенью преобладают ветровое воздействие и обмен с морем. Весной к ним добавляется сток рек. Зимой основным фактором служит водообмен с морем (Ельцева, 1971). Водообмен с морем значителен и составляет до 10 раз в год.

4.1.2. Гидрохимический режим

Особое значение в определении гидрохимического режима имеет водообмен с морем, ветровое перемешивание и сток рек. Основные характеристики приведены в табл. 17.

Таблица 17. Средние показатели гидрохимического режима Вислинского залива (1981-2001 гг.) (по: Сенин и др., 2004)

Показатель	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	Средняя	ПДК
Температура, °С	0,2	2,6	8,3	14,4	18,2	18,2	20,5	13,7	9,8	4,7	11,1	
Соленость, ‰		3,4	2,6	3,1	3,6	3,8	4,3	4,2	4,5	4,3	3,8	
Кислород, мг/л		13,7	14,5	10,8	10,4	9,8	9,8	9,8	10,9	12,1	11,0	6,0
Фосфор минеральный, мкг/л	103,8	24,6	15,0	16,5	45,6	48,2	96,7	39,8	47,9	45,6	48,4	200,0
Азот нитратный, мкг N/л	152,3	865,3	465,9	92,8	25,8	69,7	25,7	36,8	71,7	207,3	201,3	9100,0
БПК5, мг O/л		5,7	6,4	5,0	4,4	4,2	4,9	3,3	3,6	3,7	4,6	2,0
Хлорофилл «а», мкг/л	37,3	36,0	35,8	37,7	48,7	44,8	40,1	43,0	51,8	42,3	41,7	
pH	7,9	8,4	8,8	8,6	8,7	8,6	8,6	8,4	8,4	8,2	8,5	6,5-8,5

4.1.3. Краткая биологическая характеристика

В данном разделе приводятся основные характеристики бактериопланктона, фитопланктона, макрофитов, первичной продукции, зообентоса и ихтиофауны Вислинского залива. Показано, что в XXI веке уточненный список фитопланктона насчитывает 935 таксонов ниже рода (Semionova et al., 2007). В составе альгофлоры Вислинского залива зарегистрированы виды новых таксономических групп *Chrysophyta*, *Cryptophyta*, *Chlorophyta* (Semionova, 2006).

В последние годы в Вислинском заливе, как и в Куршском, участились вспышки численности и биомассы синезеленых водорослей и «цветение» воды, которые в семидесятые годы носили спорадический характер. Численность и биомасса водорослей значительно выросла и достигала весной около 11 млрд. кл/м³, биомасса 20 г/м³. Летний пик развития фитопланктона стал более растянутым (август-сентябрь). Численность фитопланктона составляла до 14 млрд.кл./м³, биомасса – 23 г/м³ (Semionova, 2006; Semionova et al., 2007). Характерной особенностью фитопланктона Вислинского залива является то, что солоноватоводные и пресноводные виды, входящие в состав сообщества, имеют морфологически меньший объем клеток, чем в пресных и морских водах (Крылова, Науменко, 1992). Эта особенность определяла более высокую скорость продуцирования фитопланктона (Крылова, 1985). В среднем за год в Вислинском заливе в поверхностном слое продуцируется до 12500 кДж/м² органического вещества, что позволяет отнести залив к эвтрофным водоемам. Изменений в сезонной динамике и величине первичной продукции в течение последних 30 лет не обнаружено (Крылова, 1985; Александров и др., 2006).

Величина продукции хирономид в среднем за год достигала 89,0 г/м²; олигохет – 5,9; полихет – 3,1 г/м². Суммарная продукция бентоса, по многолетним данным, составила в среднем 33,0 г/м², или 260 ккал/м² в год. Отношение продукции бентоса к чистой продукции фитопланктона равно 32%, к валовой – 8% (Крылова, 1985; Крылова и др., 1992). Следует отметить, что в период натурализации *Marenzelleria viridis* количество продукции бентоса снизилось за счет угнетения хирономид (Ежова и др., 2004).

В питании рыб-бентофагов Вислинского залива (плотва) главную роль играют хирономиды (леп), олигохеты, полихеты (угорь) и мелкие моллюски, которые формируют кормовую бентос (Хлопников, 1992). Вселение полихеты *M. viridis* значительно ухудшило кормовую базу основной промысловой рыбы Вислинского залива – леща, так как марензеллерия недоступна лещу для потребления. Бентос играет значительную роль в регенерации биогенных элементов из грунтов. В результате биотурбации происходит перемешивание слоя грунта до глубины 20 см и освобождение биогенов, что способствует увеличению трофности воды залива. Основными биотурбаторами в заливе являются полихеты (Chechko et al., 1999; Ежова и др., 2004).

4.2. Видовой состав, динамика численности и биомассы зоопланктона

4.2.1. Видовой состав

Первые упоминания об изучении фауны Вислинского залива прусскими учеными относятся к 1845 г. и обобщены Ванхоффеном (Vanhöffen, 1917). Rotifera, Cladocera и Copepoda, по данным Ванхоффена, включали 71 таксон рангом ниже рода, относившимся к 49 родам (табл. 18).

Таблица 18. Видовое богатство сообщества зоопланктона Вислинского залива (Науменко, 2008 в)

Таксон	Vanhöffen, 1917		Данные автора	
	количество видов	количество родов	количество видов	количество родов
Rotifera	26	13	35	14
Cladocera	22	16	16	12
Copepoda	23	20	23	16
Всего	71	49	74	42

Как и в Куршском заливе, в этот период в Вислинском заливе преобладали виды-индикаторы *o*-сапробных условий, составлявшие 44% от общего числа видов, и *o*-*β*-мезосапробные виды (14%). Число видов-индикаторов *α*- и *β*-*α*-мезосапробных условий в этот период было незначительным, составляя в сумме 4%.

В составе зоопланктона Вислинского залива в современный период зарегистрировано 74 таксона рангом ниже рода, относившихся к трем таксономическим группам (Rotifera, Cladocera, Copepoda) и принадлежавших к 42 родам. До наших исследований 20 таксонов рангом ниже рода для Вислинского залива не отмечались: 12 видов и подвидов коловраток, 2 – клadoцер, 6 – колепод (Науменко, 2007, 2008 в). Количество видов-индикаторов *o*-сапробных условий снизилось до 36%, число *o*-*β*-мезосапробных видов уменьшилось до 10%. Количество видов-индикаторов *β*-*α*-мезосапробных условий увеличилось до 13%. По сравнению с данными вековой давности не зарегистрированы 11 таксонов рангов ниже рода коловраток, 11 – клadoцер и 12 – колепод (Науменко, 2008 в). В основном изменения в видовом составе зоопланктона, как и в Куршском заливе, выразились в уменьшении значения олигосапробных видов и увеличении числа видов-индикаторов *β*-мезосапробных условий.

Состав доминирующих видов в сообществе несколько изменился. По данным Ванхоффена (Vanhöffen, 1917) и Рича (Riech, 1927), в их число входили *F. longiseta*, *P. vulgaris*, *D. brachyurum*, *Acartia bifilosa*, *Eurytemora affinis*, *M. viridis*. В современный период это коловратки *Brachionus angularis*, *F. longiseta*, *K. cochlearis*, *K. quadrata*; клadoцеры *D. brachyurum*;

веслоногие ракообразные *A. bifilosa*, *E. affinis*, *M. viridis*. Наибольшее видовое богатство отмечалось в опресненных районах, прилегающих к устьям рек. В годы с повышенной соленостью количество видов в зоопланктоне снижалось, преобладали эвригаллинные и солоноватоводные беспозвоночные. В периоды с низкой соленостью воды распространение пресноводных форм достигало Балтийского пролива (Науменко, 1992; Науменко, 1999 а). В количественном отношении отмечена тенденция к увеличению численности *B. angularis* и *K. cochlearis* (табл. 19).

Таблица 19. Средняя численность (тыс. экз./м³) массовых видов зоопланктона Вислинского залива (российская часть) летом (в скобках указаны минимальное и максимальное значения) (Науменко, 2008 в)

Вид	Год					Средняя
	1981-1985	1986-1990	1991-1995	1996-2000	2001-2006	
<i>B. angularis</i>	3,7 (0,1-22,4)	2,0 (0,1-28,5)	1,8 (0,0-0,1)	5,6 (1,5-22,1)	43,6(0,1-252,7)	11,3
<i>F. longiseta</i>	17,9 (0,1-63,3)	36,1 (0,1-133,9)	4,7 (0,1-25,6)	18,6 (0,4-124,3)	16,1(0,01-72,6)	18,7
<i>K. cochlearis</i>	3,4 (0,1-21,4)	1,7 (0,3-6,9)	4,7 (0,8-14,0)	4,8 (0,6-22,0)	15,7 (1,8-32,0)	6,0
<i>K. quadrata</i>	2,5 (0,3-20,1)	5,6 (2,3-74,7)	1,4 (0,2-7,0)	4,1 (0,1-53,3)	9,4 (0,03-45,9)	4,6
<i>D. brachyurum</i>	6,5 (0,1-38,0)	5,7 (0,1-26,4)	6,2 (0,1-35,4)	5,9 (0,1-35,2)	11,2 (0,02-64,9)	7,1
<i>M. viridis</i>	3,1 (0,1-9,4)	1,5 (0,04-5,9)	0,0 (0,0-0,07)	0,9 (0,01-2,7)	0,0 (0,00-0,06)	1,1
<i>E. affinis</i>	7,1 (1,1-22,4)	21,6 (5,7-51,5)	27,8 (0,8-104,8)	16,2 (3,0-52,6)	8,0 (0,1-35,4)	16,1
<i>A. tonsa</i>	-	-	7,6 (1,3-17,7)	3,6 (0,2-12,5)	5,4 (0,1-21,8)	5,5

В российской и польской частях Вислинского залива доминирующие виды зоопланктона идентичны и характерны для солоноватоводных бассейнов южной Балтики. Так в системе боденов Дарс-Зингст в числе доминантов тоже отмечаются *B. calyciflorus*, *K. cochlearis*, *F. longiseta*, *E. affinis* (Heerkloss et al., 1991). Общность доминирующих видов зоопланктона в этих водоемах определяется сходным градиентом солености. Соленость воды контролирует видовой состав зоопланктона в большей степени, чем величину численности и биомассы. Это подтверждается и польскими исследователями (Adamkiewicz-Chojnacka et al., 1985).

Среднеголетние значения индексов видового разнообразия Шеннона зоопланктона Вислинского залива варьировали от 1,2 до 2,3 бит/экз., составляя в среднем 1,8±0,42 бит/экз. Среднеголетнее значение индекса выравненности Пиелу составило 0,6±0,08 бит/экз. На величину индексов Шеннона из факторов среды наибольшее влияние оказывала температура воды (r=0,66) и соленость воды (r=минус 0,5) (Науменко, 1996, 2007 а; Науменко, 1996 б). Исследование воздействия температуры и солености на величину индексов Шеннона и Пиелу показало, что влияние температуры было особенно значительным у ветвистоусых ракообразных. Воздействие же солености сильнее всего сказывалось на видовом разнообразии коловраток и веслоногих ракообразных (табл. 20).

Таблица 20. Коэффициенты детерминации индексов Шеннона и Пиелу зоопланктона Вислинского залива в зависимости от факторов среды (Y=aXb) (Науменко, 2007 а)

Группа	Индекс, бит/экз.	Температура, °C	Соленость, ‰
Rotifera	H	0,29	-0,54
	E	0,21	-0,53
Cladocera	H	0,75	0,02
	E	0,75	0,06
Copepoda	H	0,24	0,22
	E	-0,53	0,65
Весь зоопланктон	H	0,66	-0,48
	E	-0,09	0,32

Для оценки тенденций изменения экологической ситуации в Вислинском заливе был проведен анализ динамики численности массовых видов-индикаторов сапробности. В период с 1991 по 1995 г., соответствовавший экономическому кризису, относительная численность индикаторов β -мезосапробных и β - α -мезосапробных условий резко снизилась и наметилась тенденция к увеличению доли олигосапробных организмов. В последний период в связи с оживлением хозяйственной деятельности можно сделать вывод об увеличении загрязненности воды Вислинского залива (Науменко, 2007 а).

4.2.2. Динамика численности и биомассы

Основу зоопланктона по численности и биомассе в Вислинском заливе составляли *Sorceroda*, доля которых по численности в среднем за вегетационный период колеблется от 45 до 58%, по биомассе – от 64 до 78%. В сезонной динамике численности зоопланктона Вислинского залива обычно наблюдалось два пика: весенний (май) и летний (август) (Науменко, 1992, 2004, 2007 а; Науменко, 1996). В отдельные годы летний пик бывал слабо выражен или отсутствовал. В период весеннего максимума численности зоопланктона достигала 388 ± 285 ($n=169$) тыс.экз./м³, в среднем составляя за вегетационный сезон (май-сентябрь) 168 ± 128 ($n=707$) тыс.экз./м³. Летний пик численности зоопланктона всегда значительно ниже весеннего и часто отсутствовал.

В сезонной динамике биомассы зоопланктона фиксировались два пика: весной (в мае) и летом (в августе). В периоды пиков биомасса зоопланктона достигала: весной $2,3 \pm 1,6$ ($n=169$) г/м³, летом $1,3 \pm 1,0$ ($n=112$) г/м³. В среднем биомасса зоопланктона за вегетационный период составляла $1,1 \pm 0,7$ г/м³. Пик численности и биомассы весной связан с развитием коловраток и веслоногих ракообразных. Летний пик определялся развитием ветвистоусых и веслоногих ракообразных. Как правило, пики численности и биомассы зоопланктона совпадали по времени.

Наибольшую плотность в Вислинском заливе образовывал вид *Eurytemora affinis*, на долю которого приходилось около 30% численности и 60% биомассы всего зоопланктона и около 80% численности и 90% биомассы *Sorceroda*. Популяция *E. affinis* доминировала в составе зоопланктона в течение всего года. Условия воспроизводства этого рачка определяли количественные показатели зоопланктона (Науменко, 1992, 2007 а). По данным автора, размножение рачков начинается весной при температуре воды около 6°C. Зависимость массы кладки от массы самки эвритеморы аппроксимировали степенной функцией (Иванова, 1983). С помощью критерия достоверности Стьюдента оценивали различия в массе самок и массе кладок по месяцам. Достоверных различий между этими параметрами в апреле и мае не было установлено, что позволило объединить ряды и построить общую зависимость для этого периода (табл. 21).

Таблица 21. Коэффициенты уравнений регрессии, связывающие массу кладки ($W_{кл.}$, кал) и массу самки (W_c , кал) *E. affinis* ($W_{кл.} = a W_c^b$) (Науменко, 1992)

Месяц	Количество определений, экз.	a	b	Коэффициент детерминации R^2
Апрель-май	590	28,395	1,433	0,6100
Июнь	270	0,005	0,003	0,0006
Июль	260	220,8	1,735	0,2600
Август	218	3,343	1,045	0,3300
Сентябрь	60	0,016	0,190	0,0130
Октябрь	183	0,623	0,723	0,1300
Ноябрь	76	1,137	0,949	0,1200
Декабрь	14	0,583	0,680	0,1300

По мнению ряда исследователей (Гиляров, 1987), снижение плодовитости ракообразных летом может быть связано с тем, что лимитирующим фактором для них служит пища. По данным О.И. Крыловой (Крылова, 1985), в районе эвритеморы преобладают водоросли и детрит, причем размер пищевых частиц не превышает 50 мкм. В июле в заливе наблюдается цветение синезеленых водорослей, которые образуют колонии большого размера (Крылова, 1985; Semionova et al., 2007). То же самое отмечено в сентябре, когда осеннее повышение температуры воды способствовало вспышке синезеленых.

В водоеме можно выделить районы, где плодовитость самок эвритеморы в летний период (особенно в июле-августе) примерно в два раза ниже, чем за их пределами. Это Приморская и Ладушкинская бухты (станции 9, 3) и предустьевое пространство р. Преголя (станция 1) (см. рис. 1). В этих районах происходит сброс бытовых стоков. Высокая температура воды способствовала созданию неблагоприятных экологических условий, которые вызвали снижение плодовитости рачков. Данное обстоятельство подтверждает значение плодовитости животных как буферной системы между организмом и средой и возможности использовать данные о плодовитости гидробионтов в целях экологического мониторинга.

Среди показателей динамики популяции эвритеморы были рассмотрены мгновенные скорости рождаемости, изменения численности и смертности. Мгновенная скорость рождаемости характеризует потенциальные возможности увеличения численности популяции и зависело от абсолютной плодовитости особей, составляющих популяцию, ее полового состава и продолжительности развития яиц, на которую значительное влияние оказывала температура воды. Наибольшее значение воспроизводства численности популяции эвритеморы отмечено в августе ($0,42 \text{ сут}^{-1}$), наименьшее – в апреле-мае ($0,19 \text{ сут}^{-1}$) (табл. 22).

Таблица 22. Средние значения мгновенной скорости рождаемости (b , сут^{-1}), скорости изменения численности (r' , сут^{-1}) и смертности (d , сут^{-1}) популяции *E. affinis* в Вислинском заливе (Науменко, 1992)

Месяц	b	r'	d
Апрель-май	0,19	-	-
Июнь	0,21	0,020	0,23
Июль	0,33	-0,030	0,36
Август	0,42	0,060	0,36
Сентябрь	0,22	0,003	0,22
Октябрь	0,07	-0,006	0,08
Среднее	0,24	0,001	0,24

Несмотря на то, что весной у эвритеморы очень высокая плодовитость, низкая температура воды способствовала уменьшению мгновенной скорости рождаемости. Температура также оказывала более сильное влияние на скорость воспроизводства численности популяции, чем половая структура и плодовитость особей. Максимальные значения мгновенной скорости изменения численности и смертности в популяции наблюдались в июле-августе ($0,06$ и $0,36 \text{ сут}^{-1}$).

4.2.3. Воздействие факторов среды на численность и биомассу зоопланктона

В условиях пассивного эксперимента с использованием данных многолетнего мониторинга был проведен анализ факторов, влияющих на развитие зоопланктона. Наиболее важными факторами, воздействующими на динамику численности и биомассы зоопланктона, являлись температура, меняющийся градиент солености и пресс молодки балтийской сельди, которая откармливается здесь в течение лета. В годы с высокой плотностью молодки балтийской сельди в сообществе зоопланктона отмечалась структурная перестройка. Из состава сообщества исчезали крупные ракообразные, а также их старшие копепоидные стадии, численность и биомасса зоопланктона резко снижались, примерно в 10-100 раз, составляя не более $0,1-0,01 \text{ г/м}^3$ (Науменко, 1992, 2007 а; Красовская, Науменко и др., 1987; Науменко, 1999 а).

В качестве независимой переменной использовали среднемесячные и интегральные значения температуры и солености воды. В однофакторном эксперименте корреляция между численностью и биомассой зоопланктона и температурой была выше, чем с соленостью. Ведущую роль температуры в изменении численности и биомассы зоопланктона указывали польские коллеги (Adamkiewicz-Chojnacka et al., 1985). Влияние солености, по их мнению, сказывалось в большей мере на видовом составе зоопланктона, чем на его количестве. Однако совокупное воздействие температуры и солености обладало эмерджентными свойствами (коэффициент корреляции r от минус 0,79 до минус 0,92). В результате получена серия уравнений регрессии, которые могут быть использованы с прогностическими целями (табл. 23).

Таблица 23. Уравнения регрессии зависимости численности (N_{year} , тыс. экз./м³) и биомассы (B_{year} , г/м³) зоопланктона от температуры (T , °C) и солености (S , ‰) воды в Вислинском заливе (римскими цифрами у переменных указан месяц) (Науменко, 2007 а)

Уравнение регрессии	$r \pm m$
$N_{\text{year}} = 665,00 - 77,30 T_{\text{IV}} - 0,95 S_{\text{III-IV}}$	-0,85±0,12
$B_{\text{year}} = 3,05 - 0,37 T_{\text{IV}} + 0,08 S_{\text{III-IV}}$	-0,84±0,13

Уравнения свидетельствуют, что гидрологические условия весны определяют среднегодовую численность и биомассу зоопланктона, вероятно, оказывая воздействие на воспроизводство планктонных животных.

4.3. Продукция зоопланктона

4.3.1. Сезонная динамика продуцирования зоопланктона

Процессы продуцирования зоопланктона в Вислинском заливе характеризовались двумя пиками: весной, в мае (279,01±245,65 (n=169) кал/м³ сут.), и летом, в августе (272,24±262,53 (n=112) кал/м³ сут.), совпадавшими, как правило, с пиками численности и биомассы Весенний максимум связан с развитием веслоногих ракообразных. Летний пик – с продуцированием кладоцер. В периоды пиков средняя удельная скорость продукции (C_b) зоопланктона достигала весной 0,37 сут⁻¹, летом 0,42 сут⁻¹.

Средняя удельная скорость продукции зоопланктона за вегетационный период составила 0,34±0,11 и 0,22±0,16 сут⁻¹ за год. Коэффициент эффективности использования энергии на рост K_2 варьировал от 0,16 до 0,56, в среднем составляя 0,48±0,11 (V-IX) и 0,43±0,14 (IV-XII). За счет генеративного роста зоопланктоном создавалось в среднем за вегетационный сезон 14% продукции, за год эта величина составляла 11%. В среднем за вегетационный сезон количество продукции составило 26±14 (n=707) ккал/м³, за год – 30±21 (n=966) ккал/м³. Зоопланктоном за вегетационный сезон утилизировалось 90±82 ккал/м³, за год эта величина составляла около 104±95 ккал/м³.

Вклад отдельных популяций далеко не одинаков. Ведущая роль в продуцировании зоопланктона в Вислинском заливе принадлежала популяциям *E. affinis* и *D. brachyurum*. Эти популяции создавали в среднем за вегетационный сезон около 80% общей продукции зоопланктона. Роль остальных популяций значительно меньше.

Отношение продукции зоопланктона в Вислинском заливе к валовой первичной продукции составило 2,7%, к чистой – 10,7%, что свидетельствует о высокой степени передачи энергии по трофической сети (Науменко и др., 1991; Науменко et al., 1993 а, б).

4.3.2. Воздействие факторов среды на скорость продукции зоопланктона

На удельную скорость продукции популяций ракообразных оказывал влияние целый ряд факторов, к важнейшим из которых следует отнести температуру, трофические условия, пресс хищников и возрастную структуру популяций. Автором было рассмотрено воздействие температуры воды, солености и средней массы особи в сообществах коловраток, кладоцер и copepod, а также всего зоопланктона на удельную скорость продукции (C_b). Результаты приведены в табл. 24-25.

Таблица 24. Зависимость удельной скорости продукции (C_b) основных групп зоопланктона в российской части Вислинского залива от температуры (T , °C) и солености (S , ‰) воды (Науменко, 2007 а)

Таксон	Уравнение	R^2
Rotifera	$C_b = 0,1022 T - 0,1814$	0,76
Cladocera	$C_b = 0,0279 T - 0,0716$	0,72
Copepoda	$C_b = 0,0126 T - 0,0153$	0,91
Весь зоопланктон	$C_b = 0,0216 T - 0,0473$	0,86
Rotifera	$C_b = 860,26 S^{-4,8668}$	0,11
Cladocera	$C_b = 0,05 S^{1,1273}$	0,01
Copepoda	$C_b = 4446,8 S^{-7,3999}$	0,28
Весь зоопланктон	$C_b = 167890 S^{-9,6686}$	0,36

Таблица 25. Зависимость удельной скорости продукции от средней массы особи (W_{cp}) основных групп зоопланктона в российской части Вислинского залива

Таксон	Уравнение	R^2
Rotifera	$C_b = -1051,6 W_{cp} + 2,336$	0,68
Cladocera	$C_b = -0,133 W_{cp} + 0,1247$	0,21
Copepoda	$C_b = 0,0003 W_{cp}^{-1,2453}$	0,56
Весь зоопланктон	$C_b = 0,0015 W_{cp} + 0,0013$	0,81

Таким образом, основными факторами, влияющими на удельную скорость продукции зоопланктона в Вислинском заливе, служили температура и размерный состав популяций. Соленость воды на скорость продуцирования зоопланктона существенного воздействия не оказывала. В летний период на величину скорости продукции зоопланктона стимулирующее влияние оказывал пресс молоди балтийской сельди (коэффициент корреляции 0,8), который реализовывался через изменение размерно-возрастной структуры популяций планктонных беспозвоночных.

4.4. Использование продукции зоопланктона беспозвоночными и планктофагами

Основные потребители продукции зоопланктона в Вислинском заливе – молодь рыб (включая молодь балтийской сельди), сеток и чехонь (до двухлетнего возраста). Кроме того, зоопланктоном питаются хищные беспозвоночные (церкопагисы, лептодоры, мизиды и др.). В рационе хищных беспозвоночных значительную роль играют фитопланктон и детрит (Крылова, 1985).

4.4.1. Питание молоди рыб и планктофагов

Вислинский залив – основное нерестилище весенне-нерестующей балтийской сельди *Clupea harengus membras* L. Нерестовая часть популяции балтийской сельди в заливе не питается. Однако ее молодь интенсивно потребляет зоопланктон. Численность молоди так высока, что все аборигенные виды вытесняются на периферию водосема в предустьевые пространства (Кейда, 2004). Особенностью биологии балтийской сельди в Вислинском заливе служат значительные колебания численности отдельных поколений. Многие авторы считают, что основной причиной гибели ее личинок является низкий уровень обеспеченности пищей на ранних стадиях онтогенеза. Спектры питания и его интенсивность меняются по мере увеличения массы молоди балтийской сельди и в зависимости от стадии развития (Жудова, 1978).

По данным А.М. Жудовой (1978) и Н.Н. Янченко (1992), веслоногие ракообразные служат личинкам балтийской сельди излюбленной пищей. В периоды появления высокоурожайных поколений линейный среднесуточный прирост молоди балтийской сельди снижался перед скатом в море в 2-3 раза, что способствовало большой смертности ее молоди в Балтий-

ском море (Красовская, Науменко и др., 1987; Красовская, 1992). Численность молоди балтийской сельди колеблется в значительных пределах – от 0,98 до 200 экз./м³ (Красовская, Науменко и др., 1987). Среднеголетняя величина составляет около 4,8 экз./м³.

Второй по численности планктофаг в Вислинском заливе – сеток *Osmerus eperlanus eperlanus morpha spirinchus* Pallas. Как и у молоди балтийской сельди, основными объектами питания сетка в Вислинском заливе служат веслоногие ракообразные, которые доминируют в составе зоопланктона. В периоды появления высокоурожайных поколений балтийской сельди в пищевых трактах сетки присутствовали нетрадиционные объекты, такие как неотобентические веслоногие ракообразные из подотряда Harpacticoida (Янченко, 1992). С молодь балтийской сельди у сетки складываются напряженные трофические отношения, которые достигали максимума (до 76%) в вечерние часы, ночью пищевая конкуренция между видами отсутствовала.

Молодь остальных видов рыб существенной роли в определении трофической конкуренции не играла в связи с незначительной численностью.

4.4.2. Питание планктонных беспозвоночных

Основные хищники в составе зоопланктона – *L. kindtii* и *C. pengoi*. Это крупные хищные пелагические ветвистоусые ракообразные. По данным Э.Д. Мордухай-Болтовской (1958), излюбленной пищей лептодор служат мелкие клadoцеры, имеющие мягкие покровы. Это молодь босмин, дафний, перидофнии. Крупные ракообразные и клadoцеры с плотными покровами (хидориды) в пищу лептодорам не используются. В кишечниках лептодор часто находят челюстные аппараты беспанцирных коловраток. Подобный способ добывания пищи и спектр питания отмечен и у церкопагисов (Мордухай-Болтовской и др., 1987). Будучи крупными планктонными хищниками (длина *L. kindtii* достигает 1 см, а *C. pengoi* 3-4 мм), эти виды могут нападать на ранних личинок рыб, повреждая их.

Другие хищные клadoцеры – *E. nordmanni* и *P. polyphemoides*, в основном, потребляют фитопланктон, инфузорий, яйца копепод. Потребление в пищу мезозоопланктона не отмечалось (Крылова, 1985). К тому же численность этих видов в Вислинском заливе низка.

4.4.3. Утилизация продукции зоопланктона

Для оценки величины использования продукции зоопланктона молодь рыб и хищными беспозвоночными необходимы сведения об их рационах и численности. Плотность личинок балтийской сельди в Вислинском заливе перед скатом в Балтийское море определялась с учетом объема профильтрованной воды орудием лова с постоянным раскрытием (Красовская, 1992, 1996). Рационы личинок балтийской сельди определяли по результатам экспериментальных работ К. Опалинского и К. Мациевской (Opalinski et al., 2005). В соответствии с полученными ими уравнениями баланса энергии, молодь балтийской сельди, промышленовой длиной 50 мм и массой 70 мг потребляла 0,263 кал на один миллиграмм массы особи. При средней численности молоди 4,8 экз./м³, рацион балтийской сельди составил 86 кал/м³ в сутки (табл. 26).

Таблица 26. Средняя суточная продукция зоопланктона (P_p , кал/м³), продукция «мирного» зоопланктона (P_m , кал/м³) и суточные рационы хищных планктонных беспозвоночных (C_x , кал/м³) и личинок балтийской сельди (C_s , кал/м³) (Науменко, 2007 а)

Параметр	Период			% от P_p		
	IV-VII	IV-IX	IV-XII	IV-VII	IV-IX	IV-XII
P_m	123,7	140,1	83,9			
P_p	166,3	179,3	113,5			
C_x	42,6	39,2	29,7	34,4	28,0	35,4
C_s	86,5			52,0		

В среднем молодь балтийской сельди в период нагула (апрель-июль) утилизировалась около 50% «реальной» продукции зоопланктона. Учитывая, что рацион хищных планктонных беспозвоночных составлял около 30% от продукции «мирного» зоопланктона, можно заключить, что в Вислинском заливе складываются напряженные отношения между планктофагами и хищными планктонными беспозвоночными. Изъятие более 60% продукции зоопланктона негативно сказывается на состоянии кормовой базы планктофагов и приводит к снижению показателей роста молоди балтийской сельди и других планктофагов (Красовская, Науменко и др., 1987; Янченко, 1992). Однако высокий водообмен с Балтийским морем способствует быстрому восстановлению количественных показателей зоопланктона и не позволяет снизиться его численности и биомассе до критических величин.

4.4.4. О возможности использования данных по кормовой базе для прогнозирования вылова рыбы

На основании данных по спектрам питания балтийской сельди и размерной структуры жертв был проведен регрессионный анализ с целью получения моделей, позволявших прогнозировать численность молоди балтийской сельди в заливе и ее кормовую базу. В качестве независимой переменной использовались среднемесячные и интегральные значения температуры и солёности воды, а также численность молоди балтийской сельди в июне (N_c). В качестве зависимой переменной были использованы: биомасса Copepoda (B_{cop}), продукция Copepoda (P_{cop}), численность коловраток в мае (N_{RV}), численность младших стадий веслоногих ракообразных в мае (N_{copV}), биомасса и продукция кормового зоопланктона (B_{zoo} , P_{zoo}) в июне. В результате получена серия уравнений регрессии, которые могут быть использованы с прогностическими целями (табл. 27).

Таблица 27. Уравнения регрессии зависимости численности (N , тыс. экз./м³), биомассы (B , г/м³) и продукции (P , кал/м³) зоопланктона от температуры (T , °C) и солёности (S , ‰) воды в Вислинском заливе (римскими цифрами у переменных указан месяц) (Науменко, 2007 а)

Уравнение регрессии	r±m
$N_c=3595,4-454,5 B_{copV}-189,1 T_V$	0,44±0,40
$N_c=21,0 B_{copVI}+0,098 T_{VI}+11,45$	0,89±0,15
$N_c=0,30 P_{copVI}-0,543 T_{VI}-11,45$	0,84±0,21
$N_c=16,78-0,0067 N_{RV}-0,0015 T_V$	0,59±0,33
$N_c=6,95 T_{VI}-156,25 B_{zoo}-61,25$	0,78±0,28
$N_c=1,389 T_{VI}-306,45 P_{zoo}-38,34$	0,84±0,21
$B_V=3,82-1,34 T_{XI-II}-0,02 S_{XI-II}$	-0,88±0,13
$N_V=868,00-125,00 T_{XI-II}-125,00 T_{XI-II}-89,40 S_{XI-II}$	-0,92±0,08
$N_{RV}=518,00-6,18 T_{XI-II}-79,00 S_{XI-II}$	-0,85±0,16
$N_{copV}=109,00-22,60 T_{XI-II}-8,21 S_{XI-II}$	-0,85±0,16

Наиболее высокие коэффициенты корреляции получены для зависимостей между численностью молоди балтийской сельди в июне и количественными показателями июньского зоопланктона. Это определяется высокой пищевой активностью молоди рыб в тот период. Высокая корреляция между майским зоопланктоном и солёностью и температурой воды в осенне-зимний период связана, по-видимому, с условиями зимующей популяции животных. Уравнения дают возможность прогнозирования урожайности поколений балтийской сельди в раннем онтогенезе.

4.5. Трофическая сеть зоопланктона

Подробно принципы выделения трофических группировок в сообществе зоопланктона Вислинского залива изложены в ранее опубликованных работах (Науменко, 2000 а, 2007 а; Науменко, 1999, 2002, 2007). По способу добывания пищи в зоопланктоне Вислинского залива, как и в Куршском, были выделены три трофические группировки: растительноядные, всеядные и хищники. По типу питания примерно 78% видов относятся к фильтраторам, 16% – к всеядным и 6% видов – хищники. Основную биомассу создавали всеядные виды (около 90% биомассы). Преобладали *E. affinis*, биомасса которых достигала 60% от общей биомассы.

Трофическая сеть сообщества зоопланктона в Вислинском заливе была простой и значительно варьировала как в сезонном, так и межгодовом аспектах. В мае, июне и августе замыкалась на главного хищника *L. kindtii*. В остальные месяцы (конец июня, июль и ноябрь) трофическая цепь значительно упрощалась и замыкалась на всеядные виды (Науменко, 200 а). В 2000 г. в сообществе зоопланктона появился новый вид – хищная клadoцера *Cercopagis pengoi*. Результатом явилось изменение трофической сети зоопланктона, в весенний период трофическая цепь стала замыкаться на двух главных хищников. Увеличилась сложность трофической сети, а также количество видов (N_s), трофических (St_r) и потенциальных конкурентных (Sk) взаимодействий, число видов-каннибалов (N_{can}), фильтраторов (N_{ph}) и всеядных (N_{om}) количество циклических связей, когда один вид охотится на другой и наоборот (N_{cycl}), а также число главных хищников, которые в сообществе не потребляются (N_{top}). Средний за вегетационный период коэффициент связности структуры сообщества зоопланктона Брайнда (Briand, 1983) снизился и составил 0,98 при среднемгодовом значении 1,74 (таблица 28).

Таблица 28. Средние за вегетационный сезон показатели длины трофической цепи в сообществе зоопланктона Вислинского залива (Науменко, 2007 а, 2009)

Показатель	1980	1990	1991	2000	Средняя
N_s	9,1±1,1	5,4±1,9	4,4±1,5	11,3±2,3	7,6±1,7
St_r	37,3±11,6	17,4±13,0	15,0±11,2	50,7±17,2	30,1±13,2
Sk	36,9±11,6	16,2±12,9	15,0±11,2	50,7±17,2	29,7±13,2
N_{ph}	4,4±1,0	2,8±1,3	2,4±0,5	5,3±1,2	3,7±1,0
N_{om}	4,3±0,5	2,4±1,5	2,2±1,6	4,8±1,2	3,4±1,2
N_{can}	4,7±0,8	2,4±1,5	2,2±1,6	4,7±4,7	3,5±1,3
N_{cycl}	4,4±2,6	2,2±1,5	1,6±1,5	7,8±6,3	4,0±3,5
N_{top}	0,6±0,5	0,0±0,0	0,0±0,0	1,0±0,9	0,4±0,4
C_s	1,15±0,34	1,82±0,70	3,02±1,20	0,98±0,97	1,74±0,62
Кол-во проб зоопланктона	63	45	45	54	207

Новый хищник способствовал усложнению трофической сети в зоопланктоне и увеличению выносливости сообщества к внешним воздействиям (Науменко, 1999 е; Науменко, 2007 а; Науменко, Телеш, 2008). Повышение выносливости сообществ к внешнему воздействию рядом авторов связывается со сложностью трофической сети (Briand et al., 1987; Sprules et al., 1988; Locke et al., 1997).

Произошло перераспределение потоков энергии через зоопланктон. Несмотря на то, что, как и до вселения церкопагисов, основной поток энергии в Вислинском заливе идет через веслоногих ракообразных (Науменко, 2004 б), в настоящее время поток энергии через ветвистоусых ракообразных значительно увеличился (Науменко, 2007 а). Итак, основной поток энергии через зоопланктон в Вислинском заливе направляется через всеядные виды в основном Copepoda (Rotifera – 50, Cladocera – 90 и Copepoda – 220 кал/м³ в сутки).

В Вислинском заливе наибольшее воздействие на показатели длины трофической сети оказывали содержание общего фосфора ($R^2=0,50-0,88$), величина солености воды ($R^2=0,55-0,85$) и хлорофилла «а» ($R^2=0,70-0,99$) (Науменко, 2008 а).

Глава 5. Влияние видов-вселенцев на зоопланктон

В Вислинском заливе с настоящее время зарегистрирован 21 чужеродный вид из различных таксономических групп, которые проникли в залив в обозримом прошлом (Науменко, 2003; Крылов, Большагин, Панов, Быченков, Науменко и др., 2001 а, 2004; Крылов, Большагин, Быченков, Думнич, Науменко и др., 2001 б; Орлова, Анчулевич, Ежова, Науменко, 2006). Из вселенцев в составе сообщества зоопланктона Вислинского залива следует отметить веслоногих ракообразных *Acartia tonsa* Dana (Rozanska, 1963; Науменко, 2000 б; Науменко, 1999) и относительно недавних вселенцев – ветвистоусых рачков *Cercopagis pengoi* (Науменко и др., 2000; Науменко et al., 2000).

Если *A. tonsa* на состав и структуру зоопланктона Вислинского залива влияния не оказала, то *C. pengoi* вызвал перестройку сообщества (Науменко, 2001 а, 2007 б). Первое обнаружение *C. pengoi* в Вислинском заливе в пробах зоопланктона относится к 19 августа 1999 г., когда *C. pengoi* был зафиксирован практически по всей акватории залива, кроме опресненного предустьевое пространства реки Преголи (Науменко и др., 2000).

Появление нового хищника вызвало изменения в таксономической, видовой и размерной структурах зоопланктона. Воздействие популяции *C. pengoi* на структуру и функционирование сообщества зоопланктона Вислинского залива было оценено по методу, основанному на соотношении рациона церкопагиса и продукции его потенциальных пищевых объектов (Телеш и др., 2001). Расчет выполняли по формуле:

$$I = (N_{cerco}/N_z) \times (C_{cerco}/P_{hz}) \quad (4)$$

где I – мера воздействия (импакт) церкопагиса на сообщество зоопланктона (безразмерная величина, изменяющаяся в пределах от 0 до 1), N_{cerco} – численность *C. pengoi* (экз./м³), N_z – общая численность зоопланктона (экз./м³), C_{cerco} – рассчитанный суточный рацион *C. pengoi* (кал/м³ за сутки), P_{hz} – суточная продукция нехищного зоопланктона, который может питаться *C. pengoi* (кал/м³ за сутки) (Телеш и др., 2001).

Пресс хищного питания *C. pengoi* на сообщество зоопланктона оценивали в период максимальной численности вселенца. Основываясь на собственных и литературных данных, в качестве потенциальных жертв церкопагиса рассматривали всех нехищных ветвистоусых ракообразных, науплиев и копепоидов I–III стадий веслоногих ракообразных (Науменко, Телеш, 2008).

Численность рачков в период вселения изменялась от 30 до 310 экз./м³ и составляла в среднем 2% от общей численности и 10% от общей биомассы зоопланктона. Популяция была представлена особями с длиной тела от 1,00 до 2,75 мм. Основу популяции (более 50% ее численности) составляли ювенильные особи. Половая зрелость рачков обычно отмечалась при достижении ими длины тела 1,75 мм. Плодовитость изменялась от 6 до 20 яиц на самку. Количество гамогенетических самок было невелико – около 1% от общей численности популяции; большинство самок имели по 1 зимнему яйцу. Численность самцов была примерно такой же, как и гамогенетических самок.

Можно утверждать, что вид успешно натурализовался в Вислинском заливе в 1999 г., и уже в 2000 г. его численность составила в среднем по акватории 260 экз./м³. Максимальная численность *C. pengoi* была зарегистрирована 25 мая 2000 г. и составила 12300 экз./м³ на станции №7, прилегающей к Балтийскому проливу, минимальная (140 экз./м³) 5 мая на станции №2 (см. рис. 1). Вид отмечался практически по всей акватории залива, кроме опресненного предустьевое участка р. Преголя (станция 1). В последующие годы численность церкопагисов стабилизировалась на уровне 100-150 экз./м³. В 2004 г. численность рачков была низкой и в пробах зоопланктона они отсутствовали. Однако в 2005 г. был зафиксирован новый пик численности *C. pengoi* (рис. 4). Популяция во все годы исследований была представлена особями с длиной тела от 0,5 до 2,50 мм, а сезонная динамика популяции характеризовалась пиком численности в июле.

Распределение *C. pengoi* по акватории определялось величиной солености воды. Наибольшая численность рачков отмечалась на станциях, расположенных вблизи морского пролива, где соленость воды превышала 6‰. В районах, удаленных от пролива, количество рачков резко снижалось. Причем, как правило, выживали половозрелые особи.

Результаты расчета воздействия хищного питания *C. pengoi* на зоопланктон Вислинского залива показали, что пресс этого вселенца на аборигенное сообщество в целом за исследованный период был не велик (0,0004-0,017), а максимальное значение импакта церкопагиса наблюдалось в 2003 г. (Науменко, Телеш, 2008) (рис. 4).

В то же время прослеживается тенденция роста пресса *C. pengoi* на аборигенное сообщество зоопланктона Вислинского залива в течение 5 лет после инвазии и натурализации этих вселенцев в данном водоеме. Характерно, что в 2003 г. при численности церкопагиса 336 экз./м³ его воздействие на аборигенное сообщество зоопланктона было выше, чем в 2005 г. при вдвое большей численности вселенца (рис. 4). Эти результаты свидетельствуют о том, что специфика структуры сообщества зоопланктона в Вислинском заливе обуславливает зависимость величины импакт-фактора не столько от доли *C. pengoi* в общей численности зоопланктона, сколько от соотношения рациона этих рачков и продукции их потенциальных жертв. Анализ многолетних данных показал, что появление в экосистеме Вислинского залива нового крупного рачка, способного к хищному питанию, вызвало изменения в видовой, таксономической и размерной структуре зоопланктона. К настоящему времени в весеннем сообществе зоопланктона (в мае-июне) увеличилась относительная численность коловраток (рис. 5). Их относительная биомасса и средняя масса особи снизились, так как среди коловраток преобладали мелкие виды – *K. cochlearis*, а также *F. longiseta*.

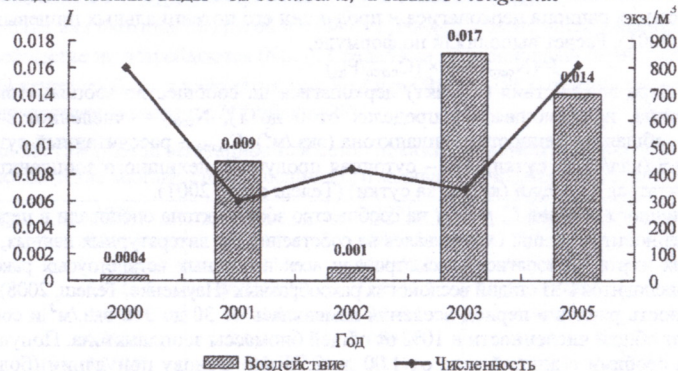


Рис. 4. Величины воздействия (I) хищного питания *C. pengoi* на сообщество зоопланктона Вислинского залива в периоды максимальной численности (экз./м³) этих рачков в 2000-2005 гг. (Науменко, Телеш, 2008)

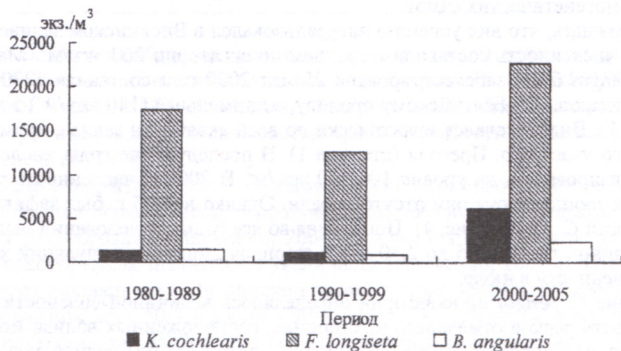


Рис. 5. Численность (N , экз./м³) отдельных видов Rotifera в сообществе зоопланктона Вислинского залива до и после вселения *C. pengoi* (Науменко, Телеш, 2008)

После исчезновения из планктона *C. pengoi* (в августе) эти показатели восстановились на среднееголетнем уровне. Относительная численность Cladocera (без *C. pengoi*) не изменилась, тогда как относительная биомасса и средняя масса особи увеличились. Среди ветвистоусых рачков преобладал крупный вид – *D. brachyurum* (табл. 29).

Таблица 29. Относительная численность (N , %) и биомасса (B , %) основных групп зоопланктона в Вислинском заливе (средние значения за май-август) (Науменко, Телеш, 2008)

Организм	N			B		
	1980-1989	1990-1999	2000-2005	1980-1989	1990-1999	2000-2005
Rotifera	49,6±14,1	30,7±19,2	51,7±19,0	12,1±10,6	5,1±6,5	4,5±1,3
Cladocera	2,0±2,4	4,5±9,0	2,2±2,9	12,6±14,7	14,2±16,5	34,3±20,1
Copepoda	48,4±14,0	64,8±17,2	46,1±18,9	75,3±18,2	80,7±19,2	61,2±21,2

В отсутствие церкопагиса (в конце вегетационного сезона) относительная биомасса и средняя масса особи клadoцер также восстанавливались на среднееголетнем уровне. Рост численности *C. pengoi* по акватории не сопровождался вытеснением местных видов хищных клadoцер, которые представлены в Вислинском заливе ветвистоусым ракообразным *L. kindti*; напротив, он проходил на фоне их большего по сравнению с предыдущими годами количественного развития. Так средняя численность лептодор за период с 1979 по 1999 г. составляла 30,0±71,8 экз./м³, а с 2000 по 2005 г. – 31,3±56,3 экз./м³. Оба вида присутствовали в планктоне с мая по август, но пик численности у лептодор был в мае, а у церкопагисов – в июле.

Относительная численность и биомасса, а также средняя масса особи Copepoda под прессом *C. pengoi* снизились. Среди веслоногих ракообразных преобладали науплиальные и младшие копеодитные стадии. Копеоды восстанавливали свое значение только к осени. Отмеченные изменения свидетельствуют о том, что в Вислинском заливе *C. pengoi* потреблял крупных коловраток (синхет, брахионусов), мелких клadoцер, в т.ч. босмин, а также копеодитные стадии Calanoida – *E. affinis*, *Acartia* spp. Новый хищник способствовал увеличению удельной скорости продукции зоопланктона (рис. 6).

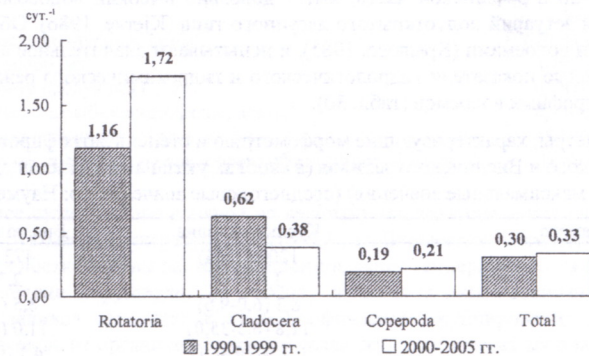


Рис. 6. Удельная скорость продукции (C_b , сут⁻¹) зоопланктона до и после вселения *C. pengoi* (по: Науменко, Телеш, 2008)

Изменения наблюдались также и в трофической структуре зоопланктона. Увеличилось количество трофических и потенциальных конкурентных взаимодействий, что указывало на повышение конкуренции в сообществе зоопланктона. Новый хищник способствовал удлинению и усложнению трофической сети в зоопланктоне, а также увеличению биологического разнообразия сообщества (см. табл. 28).

Сопоставление величин воздействия хищного питания *C. pengoi* на зоопланктон в разных районах Балтики позволяет утверждать, что пресс этого вселенца в Вислинском заливе существенно (в среднем по порядку величин) ниже, чем, например, в Финском заливе (Litvinchuk, Telesh, 2006). В то же время следует учитывать, что результирующее влияние вида-вселенца на природное сообщество складывается не только из последствий его прямых трофических взаимодействий с аборигенными видами, но также представляет собой результат конкурентных взаимодействий и пресса планктоноядных рыб (Телеш, 2006). В настоящее время имеются лишь предварительные данные о конкурентных отношениях между *C. pengoi* и другими планктонными хищниками в восточной части Финского залива (Krylov et al., 1999), а также о потреблении *C. pengoi* балтийской сельдью (Телеш и др., 2000). Данные об использовании церкопагиса в пищу рыбами Вислинского залива пока отсутствуют. Тем не менее установлено, что существенное сходство пищевого спектра церкопагиса и планктоноядных рыб может способствовать снижению кормовой базы важных промысловых видов рыб; в то же время в период максимального развития популяции рачки *C. pengoi* составляют значительную часть пищевого комка этих рыб (Telesh, Ojaveer, 2002).

В главе проведен анализ факторов, которые способствовали проникновению чужеродного вида ветвистоусых ракообразных *C. pengoi* в Вислинский залив (Крылов, Большагин, Панов, Быченков, Науменко и др., 2004).

Глава 6. ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА В КУРШКОМ И ВИСЛИНСКОМ ЗАЛИВАХ

Куршский и Вислинский заливы Балтийского моря согласно современным представлениям позиционируются как эстуарии лагунного типа (Хлебович, 1986; Хлебович и др., 2006; Шибин и др., 2006). Куршский залив имеет значительно меньший водообмен с морем, чем Вислинский, и представляет собой, по сути, закрытый эстуарий лагунного типа. Вислинский залив, особенно в российской части, имеет довольно высокий водообмен с морем и представляет собой эстуарий полукрытого лагунного типа (Kjerfve, 1986). Оба водоема являются эвтрофными водоемами (Крылова, 1985), и испытывают значительное антропогенное воздействие. Основные показатели гидрологического и гидрохимического режимов заливов характерны для эвтрофных водоемов (табл. 30).

Таблица 30. Параметры, характеризующие морфометрию и степень эвтрофирования российской части Куршского и Вислинского заливов (в скобках указана общая площадь водоема и минимальные и максимальные значения) (среднегодовые значения по: Науменко, 2009)

Параметр	Куршский залив	Вислинский залив
Площадь, км ²	1200 (1584)	472,5 (840)
Средняя глубина, м	3,8 (5,9)	2,7 (5,2)
pH	8,3 (6,0-9,6)	8,5 (7,0-9,5)
O ₂ , мг/л	11,8 (6,5-35,0)	11,0 (2,0-30,2)
Соленость, ‰	0,1 (0,01-4,0)	4,1 (0,15-8,0)
Минеральный фосфор, мкг/л	31,3 (0-438,0)	48,4 (0-283,0)
Нитратный азот, мкгN/л	347,7 (1,0-2700,0)	201,3 (1,0-2440,0)
Прозрачность по диску Секки, м	0,5 (0,1-1,5)	0,6 (0,3-3,5)
Хлорофилл "а", мг/м ³	91,8 (2,0-1418,0)	41,7(4,6-424,7)
Скорость водообмена, год ⁻¹	4,2	8,9

Видовая структура. В видовом отношении планктонные коловратки, ветвистоусые и веслоногие ракообразные Куршского залива примерно в два раза богаче, чем Вислинского залива. По сравнению с данными немецких ученых начала XX века, видовой состав обоих эстуариев претерпел изменения. В основном изменения коснулись видов-

индикаторов *o*-сапробных условий. Была выделена группа общих и специфичных видов для обоих заливов. Несмотря на различия в гидрологическом режиме, регистрировались общие виды, которые представлены пресноводными формами, в то время как специфичные виды существенно различались. В Куршском заливе это пресноводные эвригаллинные виды, в Вислинском – солоноватоводные и пресноводные эвригаллинные виды (Науменко, 2009). Следует отметить, что фауна зоопланктона в заливах имеет общие черты с другими эстуариями Балтийского моря, такими, как Невская губа, Дарсс-Цингст Боден Чейн (Телеш, 2006; Telesh, 2004).

Известно, что разнообразие экосистемы пропорционально ее сложности. При нарушении экосистемы отмечается снижение индексов видового разнообразия Шеннона. Это связано с доминированием ограниченного числа видов. С увеличением числа видов величина индексов видового разнообразия Шеннона, как правило, увеличивается. Низкие значения индекса Шеннона в Вислинском заливе связаны с доминированием ограниченного количества видов в солоноватых водах (эффект Ремане) и значительным воздействием градиента солености воды на видовое разнообразие.

Численность и биомасса. В количественном развитии сообществ зоопланктона Куршского и Вислинского заливов отмечались различия, обусловленные разной структурой сообществ. Основу численности и биомассы зоопланктона в Куршском заливе создавали Cladocera, среди которых доминировала *D. longispina*. В Вислинском заливе преобладали Copepoda, более 80% биомассы которых создавала *E. affinis*. Среднегодовалая численность и биомасса зоопланктона, а также средняя масса особи зоопланктона в Вислинском заливе были ниже, чем в Куршском (табл. 31).

Таблица 31. Средние за вегетационный сезон (V-IX) показатели структуры и функционирования сообщества зоопланктона в Куршском и Вислинском заливах (Науменко, 2009)

Показатель	Куршский залив	Вислинский залив
Численность, тыс. экз./м ³	249,5±104,5	178,3±130,1
Биомасса, г/м ³	4,4±1,4	1,2±0,8
Суточная скорость продукции, кал/м ³	629,3±345,6	177,2±187,8
Средняя масса особи, мг	0,019±0,006	0,007±0,003
Удельная скорость продукции C _b , сут. ⁻¹	0,28±0,06	0,33±0,11
Средняя численность рыб-планктофагов, экз./м ³	0,24±0,12	4,7±4,3
Суточный рацион рыб-планктофагов, кал/м ³	45,1±33,0	86,5±80,0
Степень утилизации продукции зоопланктона рыбами-планктофагами, %	10,9±9,9	52,0±440,0

Наиболее существенное влияние на величину численности и биомассы зоопланктона в обоих заливах оказывала температура воды ($r=0,7$), а в Вислинском совместное воздействие температуры и солености было выше, чем отдельное влияние температуры (r =минус 0,85).

Трофическая структура. По способу добывания пищи зоопланктон Куршского и Вислинского заливов относится к трем трофическим группировкам: растительноядным, хищникам и всеядным организмам. Трофическая сеть сообщества зоопланктона Куршского залива характеризовалась сложностью и стабильностью во времени и замыкалась на главного хищника – *L. kindtii*. В Вислинском трофическая сеть была более простой и значительно варьировала по сезонам. Главный хищник – *L. kindtii* – замыкал трофическую цепь периодически. Несмотря на сходство в соотношении количества видов в трофических группах, параметры длины трофической цепи зоопланктона в заливах существенно различались. В обоих лагунах отмечено высокое значение потенциальных конкурентных взаимодействий (S_k), примерно равное числу реализованных (S_{tr}), что свидетельствует о довольно слабой конкуренции за пищевые ресурсы в лагунах. Натурализация в 2000 г. в Вислинском заливе *C. pengoi* привела к усложнению трофической сети и увеличению показателей длины трофической сети (см. табл. 28). В результате трофическая цепь стала замыкаться в весенне-летний период

двумя главными хищниками – *L. kindtii* и *C. pengoi*. Новый хищник способствовал усложнению трофической сети и увеличению биологического разнообразия. На длину трофической сети в Куршском заливе наиболее существенное влияние оказывала концентрация хлорофилла «а» ($R^2=0,7-0,98$) и нитратного азота ($R^2=0,32-0,90$), в Вислинском заливе – соленость воды ($R^2=0,54-0,85$), концентрация хлорофилла «а» ($R^2=0,74-0,99$) и концентрация минерального фосфора ($R^2=0,43-0,88$).

Продукция зоопланктона. Суточная скорость продукции зоопланктона в Куршском заливе была выше, чем в Вислинском. В то же время удельная скорость продукции в Вислинском заливе – выше, чем в Куршском. Средняя масса особи, служащая показателем размерно-массовой структуры популяций, в Вислинском заливе ниже, чем в Куршском/

Основными потребителями продукции зоопланктона являются в Куршском заливе – сеголетки снетка, в Вислинском – сеголетки балтийской сельди. Отношение рациона снетка к суммарной продукции зоопланктона составляло от 2 до 60%, в среднем – 10,9%; отношение рациона молоди балтийской сельди к суммарной продукции зоопланктона было от 4 до 1000%, в среднем составляя 52,0%. Высокая степень утилизации продукции зоопланктона в Вислинском заливе была возможна без существенных последствий для сообщества зоопланктона вследствие высокого водообмена с Балтийским морем, способствовавшему восстановлению планктонного сообщества (занос из морской акватории) вследствие преобладания в июне-июле нагонных морских течений.

На величину удельной скорости продукции в заливах наиболее существенное влияние оказывали температура воды и средняя масса особи в сообществах (табл. 32, 33).

Таблица 32. Связь факторов среды с удельной скоростью продукции зоопланктона (C_b , сут⁻¹) (Т – средняя за вегетационный сезон температура воды, °С; R^2 – коэффициент детерминации)

Показатель	Куршский залив			Вислинский залив		
	уравнение	R^2	n	уравнение	R^2	n
Rotifera	$C_b = -0,0007 T + 0,664$	0,000	1070	$C_b = 0,102 T - 0,181$	0,76	1200
Cladocera	$C_b = 0,018 T + 0,0016$	0,88	1070	$C_b = 0,028 T - 0,072$	0,71	1200
Copepoda	$C_b = 0,010 T - 0,026$	0,81	1070	$C_b = 0,013 T - 0,015$	0,91	1200
Весь зоопланктон	$C_b = 0,015 T + 0,0004$	0,78	1070	$C_b = 0,022 T + 0,047$	0,86	1200

Таблица 33. Зависимость удельной скорости продукции зоопланктона (C_b , сут⁻¹) от средней массы особи в сообществе (w, мг)

Показатель	Куршский залив		Вислинский залив	
	уравнение связи	R^2	уравнение связи	R^2
Rotifera	$C_b = 0,060 w^{-0,38}$	0,82	$C_b = -1051,6 w + 2,336$	0,68
Cladocera	$C_b = 0,167 w^{-0,09}$	0,01	$C_b = -0,013 w + 0,125$	0,21
Copepoda	$C_b = 0,0007 w^{-2,71}$	0,86	$C_b = 0,0003 w^{-1,345}$	0,56
Весь зоопланктон	$C_b = -10,06 w + 0,40$	0,16	$C_b = 0,0015 w + 0,0013$	0,81

Воздействие температуры воды на удельную скорость продукции зоопланктона носит опосредованный характер и вводится как температурная поправка $Q_{10}=2,25$, рекомендованная Г.Г. Винбергом (Винберг, 1983). Высокая зависимость C_b зоопланктона от температуры воды свидетельствует о правильности выбора $Q_{10}=2,25$.

Основной поток энергии через зоопланктон в Куршском заливе направлялся через растительноядные виды в основном Cladocera, в Вислинском – через всеядные виды в основном Copepoda. В полуоткрытом Вислинском заливе отмечено увеличение отношения ассимилированной энергии хищниками к энергии, ассимилированной растительноядными планктонными беспозвоночными (рис. 7).

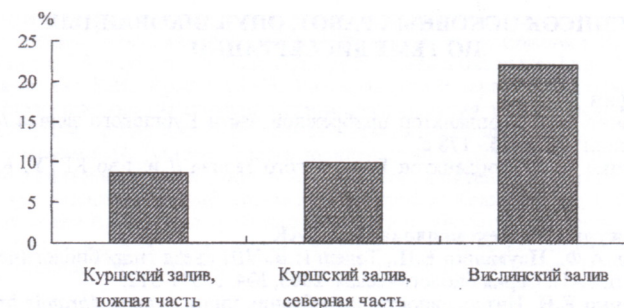


Рис. 7. Отношение энергии, ассимилированной хищниками, к энергии, ассимилированной «мирным» беспозвоночными в сообществах зоопланктона Куршского и Вислинского заливов, %

ВЫВОДЫ

1. Сообщества зоопланктона в Куршском и Вислинском заливах различаются по видовому разнообразию коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных, которое снижается по мере увеличения солёности воды, по величине и структуре численности, биомассы, также по количеству и скорости продуцирования.

2. В Куршском и Вислинском заливах как в закрытом и полуоткрытом эстуариях лагунного типа отмечается сходство трофической структуры сообществ зоопланктона, которое выражается в сопоставимом соотношении видов в трофических группировках зоопланктона, в высоком числе потенциальных трофических взаимодействий, свидетельствующих о достаточно слабой конкуренции за пищевые ресурсы.

3. Сообщество зоопланктона в Куршском заливе как закрытом эстуарии лагунного типа характеризуется стабильностью и высокой резистентностью к внешним воздействиям, что обеспечивается сложностью трофической сети и постоянным наличием в конечных звеньях трофической цепи хищников, а также переносом энергии через растительноядные виды по пастбищному пути.

4. Сообщество зоопланктона в Вислинском заливе как полуоткрытом эстуарии лагунного типа подвержено значительным флуктуациям абиотических и биотических факторов. Механизмом, обеспечивающим выносливость сообщества зоопланктона к внешнему воздействию, служит наличие в конечных звеньях трофической цепи всеядных видов, перенос энергии через этот компонент трофической цепи преимущественно по детритному пути, а также увеличение значения хищничества.

5. Основными факторами, влияющими на удельную скорость продукции зоопланктона в Куршском и Вислинском заливах, являются температура воды и размерно-массовый состав популяций. Солёность воды не оказывает существенного воздействия на удельную скорость продуцирования зоопланктона. Пресс молоди рыб и рыб-планктофагов в летний период также вызывал увеличение удельной скорости продукции зоопланктона благодаря изменениям размерно-массовой структуры зоопланктона.

6. Скорость оборота продукции зоопланктона и степень ее использования в Вислинском заливе выше, чем в Куршском, что определяется заносом планктонных беспозвоночных с течениями из моря.

7. Вселение чужеродного вида – хищной клadoцеры *C. pengoi* в Вислинский залив способствовало усложнению трофической сети зоопланктона, увеличению его биологического разнообразия, что благоприятствовало повышению выносливости сообщества зоопланктона к внешнему воздействию и увеличивало удельную скорость его продукции.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Монографии

- 1 **Науменко Е.Н.** Зоопланктон прибрежной части Куршского залива // изд-во АтлантНИРО, Калининград, 2006. - 178 с.
- 2 **Науменко Е.Н.** Зоопланктон Вислинского залива // изд-во КГТУ, Калининград, 2007 а. - 169 с.

Статьи в журналах, рекомендованных ВАК

- 1 Алимов А.Ф., **Науменко Е.Н.**, Телеш И.В. VIII съезд гидробиологического общества РАН // Известия АН. Серия биологическая. 2003, №4, с. 511-512.
- 2 **Науменко Е.Н.** Интенсивность потребления пищи лещом *Abramis brama* L. (Cypriniformes, Cyprinidae) на ранних стадиях онтогенеза в эксперименте // Биология внутренних вод, № 3. - 2007 б. - С. 65-72.
- 3 **Науменко Е.Н.** Влияние факторов среды на трофическую цепь в сообществе зоопланктона Куршского и Калининградского (Вислинского) заливов Балтийского моря // Вестник Российского государственного университета им. И. Канта, Серия Естественные науки, вып. 7, 2008 а. - С. 36-43.
- 4 **Науменко Е.Н.** Видовое разнообразие зоопланктона Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря // Труды Зоологического института РАН. Т. 312, №1/2, 2008 б. - С. 155-164.
- 5 **Науменко Е.Н.**, Телеш И.В. Влияние вида-вселенца *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) на структуру и функционирование зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 10, №5/1, 2008. - С. 244-252.
- 6 **Науменко Е.Н.** Зоопланктон в эстуариях разного типа (на примере Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря) // Биология внутренних вод, №1. 2009. - С. 75-86.
- 7 **Naumenko E.N.** The energy flows through the zooplankton in the opened and closed estuaries // Fishery and Aquaculture in Lithuania, VIII. Vilnius, 2008, p. 50-59.

Статьи в коллективных монографиях

- 1 **Науменко Е.Н.** Куршский залив. Зоопланктон // Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа / под ред. А.Ф. Алимова, М.Б. Ивановой - М.: изд-во «Научный мир», 2004 а. - С. 124-129.
- 2 **Науменко Е.Н.** Вислинский залив. Зоопланктон // Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа / под ред. А.Ф. Алимова, М.Б. Ивановой. - М.: изд-во «Научный мир», 2004 б. - С. 141-146.
- 3 **Науменко Е.Н.**, Сенин Ю.М., Смыслов В.А. Общая характеристика Куршского залива // Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа / под ред. А.Ф. Алимова, М.Б. Ивановой. - М.: изд-во «Научный мир», 2004. - С. 15-17.
- 4 Крылов П.И., Большагин В.Е., Панов В.Е., Бученков Д.Е., **Науменко Е.Н.**, Полунина Ю.Ю. Инвазии хищных планктонных Cladocera и возможные причины их успеха // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богучковой. - М.-СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. - С. 100-130.

Статьи в прочих изданиях

- 1 **Науменко Е.Н.** Сравнительная уловистость планктонобатора ДК и планктоночерпателя системы Ф.И. Вовка // Доступность морских промысловых объектов для орудий лова и технических средств наблюдений: Сб. науч. тр./ Атлант.НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. - 1988 а. - С. 72-76.
- 2 **Науменко Е.Н.** Зависимость развития кормового зоопланктона от гидрологических условий Куршского залива Балтийского моря // Промыслово-океанографические исследования в Атлантическом океане и юго-восточной части Тихого океана: Сб. науч. тр./ Атлант.НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. - 1988 б. - С. 109-115.
- 3 **Науменко Е.Н.**, Носкова Е.Д. Биологическое состояние популяции снетка Куршского залива в связи с развитием кормовой базы // Экологические рыбохозяйственные исследования в Атлантическом океане и юго-восточной части Тихого океана: Сб. науч. тр./ Атлант.НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. - 1988. - С. 107-117.

- 4 **Науменко Е.Н.** Многолетняя динамика и современное состояние зоопланктона Вислинского залива // Экологические рыбохозяйственные исследования в Вислинском заливе Балтийского моря: Сб. науч. тр./ Атлант.НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. - 1992. - С. 33-51.
 - 5 **Науменко Е.Н.**, Крылова О.И. Фитопланктон и первичная продукция Вислинского залива // Экологические рыбохозяйственные исследования в Вислинском заливе Балтийского моря: Сб. науч. тр./ Атлант.НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. - 1992. - С. 14-32.
 - 6 **Науменко Е.Н.** Видовой состав зоопланктона Куршского залива Балтийского моря // Гидробиологические исследования в Атлантическом океане и бассейне Балтийского моря: Сб. науч. тр./ Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии Калининград, 1994. - С. 20-33.
 - 7 **Науменко Е.Н.** Длина трофической сети в сообществе зоопланктона Вислинского залива и влияние на нее факторов среды // Гидробиологические исследования в бассейне Атлантического океана: Труды АтлантНИРО: Калининград, изд-во АтлантНИРО, 2000 а. - Т. 1. - С. 37-49.
 - 8 **Науменко Е.Н.** Динамика численности вселенца *Acartia tonsa* Dana в Вислинском заливе Балтийского моря // Виды-вселенцы в Европейских морях России/Сб. науч. тр.: Мурманский морской биологический институт, Апатиты 2000 б. - С. 113-120.
 - 9 **Науменко Е.Н.**, Полунина Ю.Ю. *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Crustacea, Cladocera) – новый вселенец в Вислинский залив Балтийского моря // Виды-вселенцы в Европейских морях России/Сб. науч. тр.: Мурманский морской биологический институт, Апатиты 2000 а. - С. 121-129.
 - 10 **Науменко Е.Н.** Длина трофической сети в сообществе зоопланктона Куршского залива Балтийского моря в связи с экологическими условиями // Труды АтлантНИРО/ Гидробиологические исследования в бассейне Балтийского моря, Атлантическом и Тихом океанах на рубеже тысячелетий. Ч. 1. - Калининград, 2005. - С. 73-87.
 - 11 **Naumenko E.N.** Seasonal and long-term dynamics of zooplankton community composition, abundance and biomass in the Curonian Lagoon of the Baltic Sea // Systems research in ecology: Linking watershed, riverine and marine processes. - First International Workshop on Interdisciplinary Approaches in Ecology, Klaipeda, August 28-30, 1995 а. - P. 23-35.
 - 12 **Naumenko E.N.**, Golubkova T.A., Senin Yu.M. Seasonal variation in zooplankton diversity in the Curonian Lagoon (Baltic Sea) // Systems research in ecology: Linking watershed, riverine and marine processes. - First International Workshop on Interdisciplinary Approaches in Ecology, Klaipeda, August 28-30, 1995. - P. 17-22.
 - 13 **Naumenko E.N.** Species composition, seasonal and long-term dynamics of zooplankton abundance and biomass in the Vistula Lagoon of the Baltic Sea // Freshwater fish and the herring populations in the coastal lagoons- Environment and Fisheries (Proceedings of Symposium) - Gdynia, Poland, 6-7 May 1998. - Sea Fisheries Institute, Gdynia, 1999 а, p. 161-173.
- Доклады на сессиях Международных организаций (ICES)**
- 1 **Naumenko E.N.** Evaluation de la biomasse de la population d'eperlan *Osmerus Eperlanus Eperlanus Morpha Spirinchus L.* // ICES, Doc., С.М. 1993 /J:17. - 8 p.
 - 2 **Naumenko E.N.**, Krylova O.I., Khlopnikov M.M. Production of hydrobionts and structure of food grid within the ecosystem of Vistula Bay in the Baltic Sea // ICES, Doc., С.М. 1993 /L:28. - 16 p.
 - 3 **Naumenko E.N.** Species composition, seasonal and long-term dynamics of zooplankton abundance and biomass in the Vistula Lagoon of the Baltic Sea // ICES, Doc., С.М. 1995 b /L:19 - 10 p.
 - 4 **Naumenko E.N.** Species composition, seasonal and long-term dynamics of zooplankton abundance and biomass in the Curish Lagoon of the Baltic Sea // ICES, Doc., С.М. 1996 / L:13 Ref.J- 20 p.
 - 5 **Naumenko E.N.**, Golubkova T.A., Senin Yu.M. Dynamics of zooplankton species diversity indices in the Curish Lagoon of the Baltic Sea // ICES, Doc., С.М. 1996 / L:12 Ref.J- 13 p.
 - 6 **Naumenko E.N.** Trophic chain length of zooplankton community in Vistula lagoon and environment factors impact // ICES, Doc., С.М. 1999 /Z:09- 26 p.
 - 7 **Naumenko E.N.**, Yu. Polunina. New Cladocera species - *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Crustacea) in the Vistula Lagoon on the Baltic Sea // ICES, Doc., С.М. 2000 / U:14 p.

Доклады на Международных и национальных конференциях

- 1 **Науменко Е.Н.** Биотические отношения сеголеток леща и зоопланктона в Куршском заливе // Материалы 22-ой научной конференции по изучению водоемов Прибалтики «Биологические ресурсы водоемов бассейна Балтийского моря» - Вильнюс, 1987. - С. 133-134.

2 Красовская Н.В., Науменко Е.Н., Янченко Н.Н. Особенности роста и питания мальков салаки в Вислинском заливе Балтийского моря в 1985 г. // Материалы 22-ой научной конференции по изучению водоемов Прибалтики «Биологические ресурсы водоемов бассейна Балтийского моря» - Вильнюс, 1987.- С. 86-88.

3 Науменко Е.Н. Зависимость рациона личинок леща и плотвы от массы тела при различных концентрациях кормового зоопланктона// Материалы IV Всесоюзной конференции по раннему онтогенезу рыб. - М., ч. II, 1988 в.- С. 21-22.

4 Науменко Е.Н. Многолетняя динамика структуры сообщества и индексов видового разнообразия зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря// Материалы VII съезда гидробиологического общества РАН, т.1., 1996.- С.133-135

5 Науменко Е.Н. Продукция массовых видов зоопланктона Куршского залива Балтийского моря// Проблемы гидроэкологии на рубеже веков: Тез. докл. международной конференции, С-Петербург, 23-29 октября 2000 г. – С-Петербург: Зоологический институт РАН, 2000 в.- С. 120-121.

6 Науменко Е.Н. Трофическая структура зоопланктона Куршского и Вислинского заливов в связи с экологическими условиями// Тезисы докладов 8 Съезда гидробиологического общества при РАН/Тез. докл. 8 Съезда гидробиологического общества РАН, Калининград, 16-23 сентября 2001 г. – Калининград: АтлантНИРО, 2001.- Т.1.- С. 258-259.

7 Крылов П.И., Большагин П.В., Быченков Д.Е., Панов В.Е., Науменко Е.Н., Думнич Н.В., Полунина Ю.Ю. Изменения структуры водных сообществ как условие и возможная причина успешной натурализации чужеродных видов зоопланктона// Тез. докл. VIII съезда Гидробиологического общества РАН. Т. 1. Калининград, 16-23 сентября 2001: Калининград, 2001 а.- С. 18-19.

8 Крылов П.И., Большагин П.В., Быченков Д.Е., Думнич Н.В., Науменко Е.Н., Панов В.Е., Полунина Ю.Ю. Многолетние изменения сообществ и особенности биологии хищных клadoцер, определяющие успех их инвазий// Американско-Российский симпозиум по инвазионным видам. Тез. докл. Борок, 27-31 августа 2001 б.- С. 102-104.

9 Науменко Е.Н. Виды-вселенцы в Куршском и Вислинском заливах Балтийского моря// Тез. докл. между. конф. «Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны», Ростов-на-Дону, 16-19 июня 2003 г. – Ростов-на-Дону, 2003.- С. 108-109.

10 Науменко Е.Н. Особенности переноса энергии через зоопланктон в эстуариях открытого и закрытого типов // Материалы Международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Г.Г. Винберга «Водная экология на заре XXI века» (С-Петербург, 3-7 октября 2005 г.). С-Петербург, 2005.- С. 168.

11 Науменко Е.Н. Продукция массовых видов зоопланктона и ее использование рыбами планктофагами в Куршском заливе Балтийского моря // IX Съезд Гидробиологического общества РАН. Тезисы докладов (Тольятти 18-22 сентября 2006 г.). Т. II.Тольятти, 2006 б.- С. 55.

12 Орлова М.И., Анцулевич А.Е., Ежова Е.Е., Науменко Е.Н. Крупные эстуарии российского сектора Балтийского моря как регионы-реципиенты биологических инвазий: причины и последствия// IX Съезд Гидробиологического общества РАН. Тезисы докладов (Тольятти 18-22 сентября 2006 г.). Т. II.Тольятти, 2006.- С. 71.

13 Naumenko E.N. Long-time dynamics and present state of zooplankton in the Vistula Lagoon of the Baltic Sea//19-th Conference of the Baltic Oceanographers: Abstracts. - Sopot, Poland, 1994 а.- P. 165.

14 Naumenko E.N. Long-Time dynamics of zooplankton in the Kurshsky Lagoon of the Baltic Sea//19-th Conference of the Baltic Oceanographers: Abstracts. - Sopot, Poland, 1994 б.- P. 164.

15 Naumenko E.N. Long-term dynamics of zooplankton structure and species diversity indices in Vistula Lagoon of the Baltic Sea// Functioning of coastal ecosystems in various geographical regions: Abstracts of Land-Ocean Interactions in the Coastal Zone, Second International Symposium, Sopot, Poland, 1996 б.- P. 48.

16 Naumenko E.N. Zooplankton trophic chain of the Vistula and Curonian Lagoons of the Baltic Sea under environment impact// Estuaries and other brackish areas – pollution barriers or sources to the sea?: ECSA Symposium 34 (Abstracts) 15-20 September, 2002, Gdansk-Sopot, Poland, 2002, p. 52.

17 Naumenko E. Zooplankton of the estuaries of different types// Estuarine ecosystems: structure, function and management: ECSA Symposium 42 (Abstracts) 16-22 September 2007, Kaliningrad-Svetlogorsk, Russia, p. 82.

Заказ 43 Подп. в печать 05.02.09 Усл. печ. л. 2,0
Формат 60x84 1/16 Тираж 150

236000, г. Калининград, АтлантНИРО,
ул. Дм. Донского, 5, тел. 21-56-34