

УДК 574.58:551.464.38(261.243)

РЕЖИМНАЯ ПЕРЕСТРОЙКА ЭКОСИСТЕМЫ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА ВСЛЕДСТВИЕ ИНВАЗИИ ПОЛИХЕТ *Marenzelleria arctica*

© 2014 г. А. А. Максимов¹, Т. Р. Еремина², Е. К. Ланге³,
Л. Ф. Литвинчук¹, О. Б. Максимова⁴

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

²Российский государственный гидрометеорологический университет, Санкт-Петербург

³Атлантическое отделение Института океанологии им. П.П. Ширинова РАН, Калининград

⁴Государственный научно-исследовательский институт озерного
и речного рыбного хозяйства, Санкт-Петербург

e-mail: alexeymaximov@mail.ru

Поступила в редакцию 05.09.2012 г., после доработки 04.03.2013 г.

Анализируются изменения концентраций минеральных соединений азота (нитраты и нитриты), фосфора и состояния планктонных сообществ восточной части Финского залива после масштабной инвазии полихет *Marenzelleria arctica*. Биоирригация и биотурбация донных отложений полихетами привела к резкому увеличению соотношения азот/фосфор в водах залива, что повлекло за собой каскадные изменения в планктоне. Вследствие уменьшения количества колониальных азотфиксирующих синезеленых водорослей, вызывающих “цветение” воды, снизилась общая биомасса фитопланктона и концентрация хлорофилла “а” (хл “а”). С исчезновением крупных колоний синезеленых и развитием мелких форм водорослей улучшилась кормовая база зоопланктона и увеличилась его биомасса. Рассчитанное количество фосфора, захораниваемое в донных осадках залива вследствие деятельности полихет, заметно превышало суммарную фосфорную нагрузку на Финский залив со стороны России. Сделан вывод, что инвазия *M. arctica* привела к кардинальной перестройке всей экосистемы восточной части Финского залива.

DOI: 10.7868/S0030157413060063

ВВЕДЕНИЕ

Антропогенное эвтрофирование является серьезной экологической проблемой для Балтийского моря [23]. В восточной части Финского залива наряду со значительной внешней биогенной нагрузкой с огромного и густонаселенного водосбора существенную роль в поступлении биогенных элементов играют внутриводоемные процессы: поступление их из донных осадков и транспорт с придонными течениями из западных районов залива [6]. При этом важное значение имеют кислородные условия придонных вод. В частности гипоксические явления сопровождаются увеличением концентрации фосфатов, вследствие их выхода из донных отложений [4, 15, 33, 34].

Известно, что организмы макрозообентоса играют важную роль в обменных процессах на границе вода–грунт, посредством биотурбации и биоирригации донных осадков [например 26]. В последние годы в макрозообентосе восточной части Финского залива произошли коренные изменения вследствие масштабной биологической инвазии, спровоцированной ухудшением кислородного режима и разрушением природных дон-

ных сообществ. В результате, чувствительные к недостатку кислорода ледниковые реликтовые ракообразные были заменены устойчивыми к гипоксии арктическими полихетами *Marenzelleria arctica* [12].

Донная фауна открытых районов восточной части Финского залива очень бедна в качественном отношении. Низкое видовое разнообразие обуславливает уникальную простоту донных сообществ, состоящих всего из нескольких массовых видов. Очевидно, что свойства таких простых сообществ сильно зависят от специфических особенностей экологии этих видов [11]. Поэтому следует ожидать, что резкое изменение структуры донных сообществ должно существенно повлиять на биогеохимические процессы в придонном слое, и, соответственно, на режим биогенных элементов в восточной части Финского залива и характеристики планктонных сообществ. В частности, в схожем по составу донного населения участке Балтики вблизи г. Стокгольма после увеличения численности полихет *Marenzelleria* произошло улучшение придонного кислородного режима, сопровождавшееся снижением концентрации фосфатов и хлорофилла [27, 30].

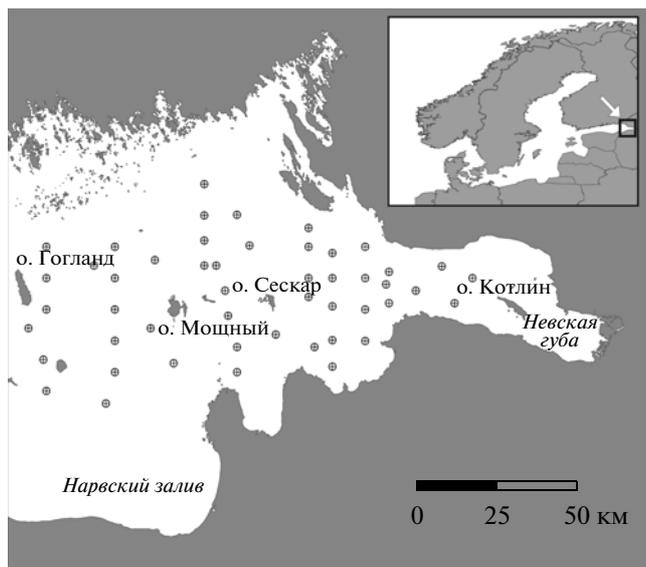


Рис. 1. Расположение станций отбора проб в восточной части Финского залива в 2004–2011 гг.

Цель данной работы — анализ последствий изменений в бентосе для пелагических сообществ восточной части Финского залива.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Использованные в работе данные были получены в ходе летних экспедиций (конец июля—начало августа) Российского государственного гидрометеорологического университета (РГГМУ) на акватории Финского залива между островами Котлин и Гогланд в период 2004–2011 гг. Общая схема сети станций приведена на рис. 1. Количество станций и состав выполненных на них работ несколько различались по годам исследования (табл. 1). В общем случае отбор гидрохимических проб для определения концентрации растворенного кислорода, фосфатов, нитратов и нитритов в

придонном горизонте вод осуществляли на ~40 станциях; биологических проб (концентрация хл “а”, фито- и зоопланктон, макрозообентос) — на 20 станциях, из которых на ~10 определяли первичную продукцию планктона. Существенное отклонение от вышеописанной схемы имело место только в 2008 г., когда отбор гидрохимических и планктонных проб провели по сокращенной сетке станций. Для характеристики макрозообентоса в этот год, в основном, были использованы материалы, собранные в начале июля 2008 г. в рамках рейса ФГУНПП “СЕВМОРГЕО”.

Воду для определения биомассы фитопланктона, первичной продукции и концентрации хл “а” отбирали батометром Рутнера интегрально из эвфотической зоны, толщина которой принималась равной утроенной прозрачности по диску Секки. Пробы фитопланктона (0.5 л) фиксировали раствором Люголя с добавлением формалина и уксусной кислоты. Первичная продукция определялась скляночным методом (в кислородной модификации): склянки в двойной повторности экспонировались в палубном инкубаторе с заборной водой в течение суток. При расчете продукции и P/B -коэффициента (отношение продукции к биомассе фитопланктона) принимали, что 1 мг кислорода соответствует 0.32 мг углерода, а доля последнего в сырой биомассе водорослей составляет 10%. Для определения концентрации хл “а” 500–1000 мл воды фильтровали через мембранный фильтр с диаметром пор около 0.8 мкм. Концентрация хл “а” определялась в ацетоновом экстракте спектрофотометрическим методом, рекомендованным ЮНЕСКО [35].

Зоопланктон отбирали путем тотального облова сетью Джеди горизонта 0–20 м и фиксировали 4% формалином. Для сбора макрозообентоса использовали дночерпатели Ван-Вина (площадь захвата 0.1 и 0.025 м²), а также гидравлический дночерпатель ДГ-0.08 (площадь захвата 0.08 м²), разработанный в ФГУНПП “СЕВМОРГЕО”. Грунт

Таблица 1. Объем использованного материала

Год	Показатель								
	кислород	фосфаты	нитриты	нитраты	хлорофилл	фитопланктон	зоопланктон	первичная продукция	бентос
2004	37	35	37	34	16	15	16	6	19
2005	41	40	41	29	17	19	16	8	19
2006	47	46	46	23	19	19	19	7	21
2007	44	45	45	35	20	20	19	9	23
2008	13	13	13	13	11	11	11	11	20
2009	38	38	38	37	24	24	23	17	29
2010	46	46	44	45	22	21	20	12	27
2011	38	37	37	36	18	18	18	10	24

Таблица 2. Численность (N , экз/м²), биомасса (B , г/м²) полихет и гидрохимические показатели (\pm стандартная ошибка) придонных вод восточной части Финского залива в 2004–2011 гг.

Год	N , экз/м ²	B , г/м ²	PO_4^{3-} , мкг/л	NO_3^- , мкг/л	NO_2^- , мкг/л	O_2 , мл/л
2004	12 ± 11	0.4 ± 0.42	89 ± 6.8	22 ± 3.5	1.0 ± 0.18	4.2 ± 0.17
2005	6 ± 2	0.2 ± 0.13	64 ± 4.3	73 ± 7.6	2.4 ± 0.32	4.8 ± 0.15
2006	12 ± 10	0.4 ± 0.23	129 ± 12.4	36 ± 4.8	2.6 ± 0.49	2.9 ± 0.25
2007	19 ± 7	0.1 ± 0.06	53 ± 4.3	28 ± 4.4	4.1 ± 0.40	4.7 ± 0.17
Средняя 2004–2007 гг.	12 ± 4	0.3 ± 0.12	84 ± 3.8	40 ± 2.7	2.5 ± 0.18	4.2 ± 0.09
2008	221 ± 119	0.6 ± 0.19	49 ± 7.8	210 ± 16.9	6.7 ± 2.36	4.5 ± 0.19
2009	5004 ± 604	11.4 ± 2.42	69 ± 4.7	190 ± 7.5	2.02 ± 0.42	3.4 ± 0.19
2010	4775 ± 938	23.8 ± 3.28	119 ± 8.6	125 ± 5.3	1.14 ± 0.10	1.6 ± 0.19
2011	7713 ± 1555	38.6 ± 4.47	80 ± 5.3	166 ± 5.2	3.79 ± 0.35	3.3 ± 0.18
Средняя 2009–2011 гг.	5831 ± 638	24.6 ± 2.02	89 ± 3.7	160 ± 3.5	2.31 ± 0.19	2.8 ± 0.11

Примечание. Жирным шрифтом выделены данные для года вселения *Marenzelleria arctica* (2008 г.), а также средние для до- (2004–2007 гг.) и постинвазионного (2009–2011 гг.) периодов.

промывали через капроновое сито с ячейей 0.4 мм. Остаток фиксировали 4% формалином.

Гидрохимические анализы и камеральную обработку биологических материалов проводили общепринятыми методами [14, 22]. Более подробные сведения по методике приведены в опубликованных ранее работах авторов, посвященных отдельным компонентам экосистемы [5, 8, 12, 13, 28]. Общий объем материала приведен в табл. 1. Поскольку целью работы являлась оценка межгодовых изменений, при анализе материала использовали средние величины, рассчитанные для всей исследованной акватории.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Резкое увеличение биомассы полихет *Marenzelleria* spp., впервые было отмечено в 2009 г., что объяснялось вселением и массовым развитием арктического представителя рода – *Marenzelleria arctica* [12]. Однако появление этого вида в восточной части Финского залива должно было произойти раньше, поскольку в популяции были обильно представлены крупные взрослые черви. По-видимому, десятикратное увеличение численности полихет, зафиксированное в 2008 г., связано с оседанием молоди именно *M. arctica*. Подросшие черви поколения 2008 г. обеспечили увеличение биомассы полихет на следующий год (табл. 2).

Значительные изменения имели место и в гидрохимии придонных вод (табл. 2). Резкое увеличение содержания неорганического азота (сумма концентраций нитритов и нитратов) совпало по времени с годом вселения *M. arctica*. Изменения содержания фосфатов были не столь очевидны. Однако необходимо иметь в виду, что динамика биогенных элементов в придонных водах, особен-

но фосфора, сильно зависит от кислородных условий. В течение периода наблюдений концентрация фосфатов отрицательно коррелировала с содержанием растворенного кислорода ($r = -0.81$). Для азота, в целом, была характерна противоположная тенденция (хотя и не столь строгая, как в случае с фосфором): содержание его увеличивалось с улучшением кислородных условий (рис. 2). В случае аналогичных кислородных условий постинвазионный период (2009–2011 гг.) отличался от предшествующего инвазии (2004–2007 гг.) более низким содержанием фосфора, а концентрация азота, наоборот, была заметно выше. Год появления *M. arctica* в восточной части Финского залива (2008 г.) занимал в этом отношении промежуточное положение (рис. 2). Изменение зависимости концентраций биогенных веществ от кислорода особенно заметно при сопоставлении данных, полученных в годы развития придонной гипоксии. В частности экстремальное падение концентрации кислорода в постинвазионный период в 2010 г. не сопровождалось столь значительным увеличением и снижением концентраций, соответственно, фосфатов и соединений азота, как более слабые гипоксические явления 2006 г. (табл. 2). Противоположные тенденции в динамике содержания азота и фосфора привели к изменению соотношения соединений этих биогенных элементов в придонных водах (рис. 2).

В планктонных сообществах в исследуемый период было отмечено существенное уменьшение концентрации хл “а” и биомассы фитопланктона (табл. 3). Причем это уменьшение почти целиком произошло за счет синезеленых водорослей. Особенно сильно снизилась биомасса азотфиксирующих видов родов *Anabaena*, *Aphanizomenon* и *Nodularia*. Биомасса остального фито-

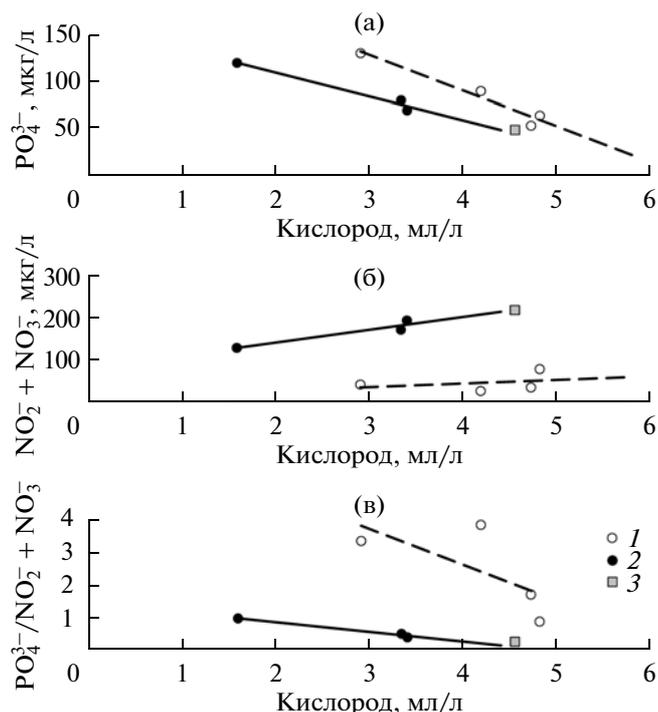


Рис. 2. Зависимость содержания фосфатов (а), неорганического азота (нитриты и нитраты) (б) и их соотношения (в) от концентрации кислорода. 1 – доинвазионный период (2004–2007 гг.), 2 – постинвазионный (2009–2011 гг.) период, 3 – год вселения *Marenzelleria arctica* (2008 г.).

планктона почти не изменилась (рис. 3). Первичная продукция фитопланктона тоже уменьшилась, но очень незначительно. Интересно, что при этом отмечена противоположная тенденция

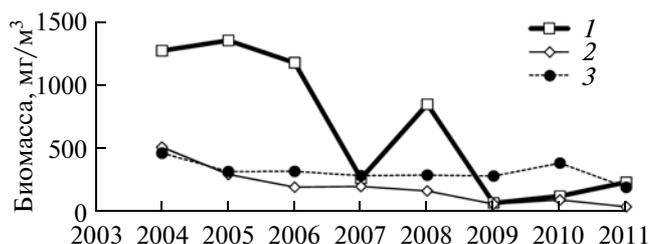


Рис. 3. Биомасса водорослей фитопланктона в восточной части Финского залива в 2004–2011 гг. 1 – общая биомасса сине-зеленых водорослей, 2 – биомасса водорослей родов *Anabaena*, *Aphanizomenon* и *Nodularia*, 3 – биомасса остального фитопланктона.

для P/B -коэффициента, величина которого увеличилась (табл. 3). Слабо выраженная тенденция к увеличению была отмечена также для прозрачности воды и биомассы зоопланктона. На протяжении периода исследований биомасса зоопланктона отрицательно коррелировала с количественными показателями фитопланктона, однако с P/B коэффициентом и прозрачностью воды были отмечены статистически значимые положительные связи (табл. 4). Как и в случае гидрохимических характеристик, наиболее резкие изменения планктона пришлись на 2008–2009 гг., когда большинство показателей изменились в 2–3 раза, а биомасса синезеленых водорослей снизилась более чем в 12 раз (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Инвазия полихет по времени совпала с радикальными изменениями в гидрохимии придон-

Таблица 3. Некоторые характеристики (\pm стандартная ошибка) планктонных сообществ восточной части Финского залива в 2004–2011 гг.

Год	S , м	$Chl-a$, мкг/л	$B_{\text{Суан}}$, мг/м ³	$B_{\text{Фитопл.}}$, мг/м ³	$A_{\text{опт}}$, г С/м ³ сут	P/B , сут ⁻¹	$B_{\text{зоопл.}}$, г/м ³
2004	2.4 \pm 0.17	9.7 \pm 1.09	1274 \pm 213	1736 \pm 240	0.41 \pm 0.13	2.38	0.24 \pm 0.02
2005	2.4 \pm 0.24	8.9 \pm 1.18	1355 \pm 261	1671 \pm 295	0.37 \pm 0.08	2.21	0.32 \pm 0.04
2006	3.2 \pm 0.17	4.7 \pm 0.77	1178 \pm 253	1496 \pm 29	0.32 \pm 0.11	2.15	0.76 \pm 0.16
2007	3.0 \pm 0.18	5.4 \pm 0.52	262 \pm 64	545 \pm 77	0.19 \pm 0.02	3.44	1.20 \pm 0.17
Средняя 2004–2007 гг.	2.8 \pm 0.10	7.2 \pm 0.46	1017 \pm 106	1362 \pm 120	0.32 \pm 0.05	2.55	0.63 \pm 0.06
2008	2.5 \pm 0.24	7.9 \pm 1.08	849 \pm 184	1137 \pm 223	0.24 \pm 0.03	2.13	0.64 \pm 0.08
2009	3.4 \pm 0.19	3.3 \pm 0.74	67 \pm 24	347 \pm 51	0.23 \pm 0.03	6.66	1.87 \pm 0.22
2010	2.7 \pm 0.14	3.8 \pm 0.45	121 \pm 12	504 \pm 88	0.23 \pm 0.03	4.57	0.64 \pm 0.15
2011	2.9 \pm 0.14	3.8 \pm 0.43	231 \pm 39	421 \pm 58	0.23 \pm 0.03	5.54	1.24 \pm 0.17
Средняя 2009–2011 гг.	3.0 \pm 0.09	3.7 \pm 0.32	140 \pm 16	424 \pm 39	0.23 \pm 0.02	5.59	1.25 \pm 0.11

Примечание. S , м – прозрачность воды; $Chl-a$, мкг/л – концентрация хлорофилла “а”; $B_{\text{Суан}}$, мг/м³ – биомасса сине-зеленых водорослей; $B_{\text{Фитопл.}}$, мг/м³ – общая биомасса фитопланктона; $A_{\text{опт}}$, г С/м³ сут – первичная продукция планктона; P/B , сут⁻¹ – P/B -коэффициент; $B_{\text{зоопл.}}$, г/м³ – биомасса зоопланктона. Жирным шрифтом выделены данные для года вселения *Marenzelleria arctica* (2008 г.), а также средние для до- (2004–2007 гг.) и постинвазионного (2009–2011 гг.) периодов.

Таблица 4. Коэффициенты корреляции между количественными характеристиками планктонных сообществ восточной части Финского залива

	S , м	$Chl-a$, мкг/л	$B_{Суап}$, мг/м ³	$B_{Фитопл.}$, мг/м ³	$A_{орт}$, г С/м ³ сут	P/B , сут ⁻¹	$B_{зоопл.}$, г/м ³
S , м	1.00						
$Chl-a$, мкг/л	-0.83	1.00					
$B_{Суап}$, мг/м ³	-0.55	0.81	1.00				
$B_{Фитопл.}$, мг/м ³	-0.58	0.82	0.99	1.00			
$A_{орт}$, г С/м ³ сут	-0.52	0.72	0.88	0.90	1.00		
P/B , сут ⁻¹	0.61	-0.77	-0.86	-0.86	-0.57	1.00	
$B_{зоопл.}$, г/м ³	0.87	-0.77	-0.77	-0.81	-0.70	0.83	1.00

Примечание. Обозначения те же, что в табл. 3. Жирным шрифтом выделены статистически значимые коэффициенты (уровень значимости $P < 0.05$).

ных вод и планктонных сообществ (табл. 2 и 3). В недавней статье [30] показано, что биоирригационная деятельность *Marenzelleria* (создание разветвленной сети каналов в толще грунта) способствует аэрации донных отложений, благодаря чему увеличивается способность грунтов удерживать соединения фосфора, и концентрация фосфатов в толще воды снижается. В то же время хорошо известно, что ряд биохимических процессов, идущих в анаэробных условиях, ведут к выделению газообразного азота с последующим его выходом в атмосферу [20, 36, 37]. Поэтому улучшение кислородного режима донных осадков вследствие биоирригации, по всей видимости, должно препятствовать потере соединений азота и, соответственно, росту их концентрации в водной среде. Кроме того, известно, что деятельность макрозообентоса обычно ведет к увеличению чистого поступления азотистых веществ из грунта в воду вследствие экскреции их самими животными и биотурбации (перемешивания) донных отложений. Особенно заметно этот эффект выражен на начальном этапе реколонизации донными животными безжизненных аноксигенных осадков [26], то есть в ситуации, которая наблюдалась в восточной части Финского залива в 2008–2009 гг. Таким образом, в случае азота все аспекты деятельности червей (биотурбация, биоирригация, экскреция) способствуют росту его концентрации. В случае фосфора эти факторы действуют в разных направлениях. Биоирригация путем аэрации донных отложений способствует удалению фосфатов из водной толщи. Экскреция фосфора червями, напротив, явно ведет к увеличению его концентрации в воде. Очевидно, это относится и к биотурбации. По крайней мере, в лабораторных экспериментах показано, что присутствие полихет увеличивало выход фосфатов из грунта [24]. По-видимому, это объясняет то, что изменения в содержании фосфора после инвазии полихет выражены слабее, чем неорганического азота. Изменение концентрации

фосфатов можно заметить, только если учесть ухудшение кислородного режима Финского залива, произошедшее в последние годы из-за климатических изменений [5]. Деятельность червей как бы частично компенсировала влияние гипоксии, уменьшив поступление фосфатов из донных отложений, вследствие чего их концентрация была существенно ниже, чем при таком же насыщении воды кислородом в доинвазионный период (рис. 2).

Отсутствие данных по аммонийному азоту не позволило нам рассчитать суммарную концентрацию неорганического азота и соотношение минеральных форм азота и фосфора. Однако несомненно, что многократное увеличение концентрации нитратов после инвазии полихет (с 2008 г.) отражает общую тенденцию роста содержания соединений азота в водах восточной части Финского залива, в результате которого не могло не произойти увеличение отношения азот/фосфор (N/P). Результаты многочисленных натуральных и экспериментальных исследований, а также практический опыт по удобрению рыбоводных прудов показали, что увеличение этого отношения подавляет развитие синезеленых водорослей [3, 9, 10]. Очевидно, отмеченное нами снижение биомассы синезеленых в восточной части Финского залива имеет ту же причину. Особенно резко снизилась биомасса азотфиксирующих видов синезеленых водорослей, которые в новых условиях относительного азотного избытка потеряли свое конкурентное преимущество.

Эти колониальные виды синезеленых, вызывающие “цветение” воды, можно характеризовать как экосистемных инженеров [18, 19], поскольку последствия их деятельности в значительной степени определяли состояние всей водной экосистемы Финского залива. Массовое развитие синезеленых ведет к снижению прозрачности воды и затенению других водорослей, живущих глубже. “Цветение” воды, которое обычно происходит в штилевую погоду, также изменяет альбедо водной

поверхности, способствуя нагреву воды и усилению стратификации водной толщи [2]. Таким образом, создаются условия для еще большего развития синезеленых, предпочитающих прогретые поверхностные горизонты воды [например 21, 31]. В силу крупных размеров колоний, низкой питательной ценности и токсичности многие виды синезеленых водорослей, как известно, слабо поедаются зоопланктоном [например 25]. Использование их в пищу преимущественно осуществляется через малоэффективную микробную пищевую цепь [17, 21], поэтому при преобладании в фитопланктоне колониальных форм синезеленых ухудшаются условия питания зоопланктонных организмов. Из-за слабого развития пастбищной цепи при отмирании водорослей образуется большое количество детрита, разложение которого ведет к истощению запасов кислорода. Ухудшение кислородного режима сопровождается выходом фосфатов из донных отложений и нарушением азотно-фосфорного баланса, замыкая порочный круг, стимулирующий развитие самих азотфиксирующих видов синезеленых. Последнее, впрочем, актуально для мелководных прибрежных участков, где оседающие водоросли быстро достигают дна, например, полное исчезновение кислорода во время интенсивного цветения отмечалось в сильно эвтрофированном Куршском заливе [1].

В глубоководной зоне восточной части Финского залива условия для ежегодного возникновения гипоксии отсутствуют, поскольку кислородный режим в значительной степени контролируется климатическими факторами [5]. Однако, в силу бедности донной фауны и преобладания в ее составе оксифильных реликтовых форм, после случаев гипоксии грунты восточной части Финского залива оставались практически безжизненными в течение долгого времени. Начальные стадии восстановительной сукцессии донных сообществ после заморов были представлены мелкими олигохетами сем. Naididae (преимущественно *Nais elinguis*) [16, 29]. Эти мелкие черви населяют поверхность дна, не проникая в толщу грунта. В условиях отсутствия биотурбации восстановительные условия в донных осадках даже при благоприятной кислородной ситуации в водной толще сохранялись в течение нескольких лет. Тонкая окисленная пленка образовывалась только на поверхности грунта, в зоне его непосредственного контакта с придонными водами, что являлось слабым препятствием для выхода фосфатов из донных отложений.

Вселение полихет *M. arctia* запустило обратный процесс. Биоирригация донных отложений червями привела к формированию мощного окисленного слоя донных осадков, даже, несмотря на резкое снижение содержания кислорода в придонных водах в последние годы. Вызванное

этим изменение соотношения азота и фосфора привело к уменьшению количества синезеленых, вследствие чего улучшились условия обитания для других водорослей. Из-за исчезновения крупных колониальных видов произошло резкое снижение биомассы фитопланктона и содержания хлорофилла. В тоже время первичная продукция изменилась несущественно, что указывает на развитие мелкоцветочных форм, характеризующихся более интенсивными продукционными процессами (высокий P/B -коэффициент). Также необходимо отметить, что некоторое уменьшение продукции в расчете на объем воды компенсировалось увеличением мощности слоя, где фотосинтез возможен, из-за повышения прозрачности. Поэтому, по-видимому, можно говорить о практически полном сохранении прежнего продукционного потенциала фитопланктона, несмотря на уменьшение биомассы. Вследствие использования мелких водорослей в более эффективной пелагической пастбищной цепи улучшилась кормовая база зоопланктона, что привело к увеличению его биомассы.

Таким образом, инвазия полихет привела к коренной режимной перестройке всей экосистемы Финского залива. По-видимому, в ближайшем будущем изменения скажутся и на более высоких трофических уровнях. В настоящее время сформировалась мощная кормовая база для рыб вследствие высоких биомасс зоопланктона и бентоса. Поэтому изменения в рыбном населении весьма вероятны. Спрогнозировать дальнейшее развитие ситуации довольно сложно. С одной стороны при инвазиях обычно после резкой вспышки численности популяции наблюдается некоторое снижение и стабилизация ее на более низком уровне. С другой стороны, известно, что биогеохимический эффект *Marenzelleria* наиболее выражен именно в многолетнем аспекте [30]. Масштабы изменений в биогеохимических процессах, вызванных инвазией полихет, можно представить из следующего расчета. По данным [30] при той плотности популяций полихет, как в восточной части Финского залива, деятельность червей в течение 5 лет увеличивает захоронение соединений фосфора в донных осадках примерно на 9.3 г/м^2 . Даже если предположить, что в восточной части Финского залива этот процесс ограничивается только наиболее глубоководными зонами аккумуляции донных отложений площадью 3600 км^2 [32], мы получим цифру равную 6690 т фосфора в год. Для сравнения отметим, что максимальная из известных нам оценок годового поступления фосфора в Финский залив с территории России равна 5233 т , а со сточными водами одного лишь г. Санкт-Петербурга до внедрения технологии по удалению фосфора — 1200 т [7]. Таким образом, увеличение поглощения фосфора донными осадками вследствие их биоирригации червями замет-

но превышает годовую внешнюю фосфорную нагрузку на Финский залив со стороны России, и эквивалентно почти 6 кратному объему фосфора, поступающего со сточными водами г. Санкт-Петербурга. Причем это минимально возможная оценка, поскольку деятельность червей вряд ли ограничивается только зонами аккумуляции, так как плотные популяции полихет в настоящее время оккупировали практически всю акваторию залива глубже 20 м.

Из данного расчета совершенно очевидно, что осуществляемая в последние годы программа по совершенствованию очистки сточных вод Санкт-Петербурга не могла привести к описанным изменениям гидрохимии придонных вод и планктонных сообществ в открытых районах восточной части Финского залива, поскольку инвазия полихет привела к изъятию количества фосфора, многократно превышающее его содержание в городских стоках. Кроме того, снижения концентрации фосфатов в водах залива не было отмечено в последние годы вследствие ухудшения кислородного режима (табл. 2). Деятельность червей, только частично скомпенсировала негативные последствия гипоксии. Позитивные изменения в планктоне произошли в связи с изменением только соотношения азот/фосфор на фоне увеличения абсолютных количеств обоих биогенных элементов. Особенно сильно увеличилась концентрация нитратного азота (табл. 2), что трудно связать с ростом эффективности работы очистных сооружений. При улучшении кислородного режима вследствие более благоприятных условий аэрации придонных вод произойдет снижение концентрации фосфатов, которое будет сопровождаться еще более глубокими изменениями в планктоне. В практическом отношении можно сделать вывод, что все мероприятия по снижению фосфорной нагрузки на восточную часть Финского залива в новых условиях, по-видимому, потеряли свою актуальность. Однако возможно встанет вопрос о необходимости разработки аналогичных мер в отношении азота.

Авторы благодарят за помощь в организации и проведении работ А.Е. Рыбалко (ФГУНПП «СЕВМОРГЕО») и всех участников экспедиций РГГМУ.

Работа выполнена при финансовой поддержке ФЦП «Мировой Океан», программ фундаментальных исследований РАН «Живая природа» и «Биологические ресурсы России», грантов Президента РФ (НШ-4496.2012.4) и РФФИ (№ 11-04-00591, № 08-04-92421 БОНУС_а, № 13-04-00962, № 13-05-41464 РГО_а и № 14-04-91721 Бонус_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александров С.В. Первичная продукция планктона в лагунах Балтийского моря (Вислинский и Куршский заливы). Калининград: АтлантНИРО, 2010. 228 с.
2. Бреховских В.Б., Казмирук В.Д., Вишневская Г.Н. Биота в процессах массопереноса в водных объектах. М.: Наука, 2008. 315 с.
3. Булгаков Н.Г., Левич А.П. Биогенные элементы в среде и фитопланктон: отношение азота к фосфору как самостоятельный регулирующий фактор // Успехи современной биологии. 1995. Т. 15. № 1. С. 13–23.
4. Еремина Т.Р., Карлин Л.Н. Современные черты гидрохимических условий в восточной части Финского залива // Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. С. 24–38.
5. Еремина Т.Р., Максимов А.А., Волощук Е.В. Влияние изменчивости климата на кислородный режим глубинных вод восточной части Финского залива // Океанология. 2012. Т. 52. № 6. С. 836–845.
6. Исаев А.В. Количественные оценки пространственно-временной изменчивости абиотических характеристик экосистемы восточной части Финского залива на основе данных наблюдений и математического моделирования. Автореф. дис. канд. географических наук. СПб: Российский государственный гидрометеорологический университет, 2010. 21 с.
7. Кондратьев С.А. Оценка биогенной нагрузки на Финский залив Балтийского моря с Российской части водосбора // Водные ресурсы. 2011. Т. 38. № 1. С. 56–64.
8. Ланге Е.К. Анализ структурных показателей позднелетнего фитопланктона Невской губы за 90-летний период // Сб. научных трудов ГосНИОРХ. 2006. Вып. 331. Т. 1. С. 146–231.
9. Левич А.П. Экологические подходы к регулированию типов цветения эвтрофных водоемов // Докл. РАН. 1995. Т. 341. № 1. С. 130–133.
10. Левич А.П., Максимов В.Н., Булгаков Н.Г. Теоретическая и экспериментальная экология фитопланктона: управление структурой и функциями сообществ. М.: Изд-во НИЛ, 1997. 192 с.
11. Максимов А.А. Макрозообентос восточной части Финского залива // Проблемы исследования и математического моделирования экосистемы Балтийского моря. Вып. 5 Экосистемные модели. Оценка современного состояния Финского залива. Ч. 2. Гидрометеорологические, гидрохимические, гидробиологические, геологические условия и динамика вод Финского залива. СПб.: Гидрометеоиздат, 1997. С. 405–416.
12. Максимов А.А. Крупномасштабная инвазия *Marenzelleria* spp. (Polychaeta; Spionidae) в восточной части Финского залива Балтийского моря // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 19–31.
13. Максимова О.Б. Влияние повышенной мутности воды на структурно-функциональные характеристики фитопланктона // Сб. научных трудов ГосНИОРХ. 2006. Вып. 331. Т. 1. С. 86–121.
14. Руководство по химическому анализу морских вод. СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. 264 с.
15. Савчук О.П. Исследования эвтрофикации Балтийского моря // Тр. государственного океанографического института. 2005. Т. 209. С. 272–285.

16. Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы / Под ред. Алимova А.Ф., Голубкова С.М. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 477 с.
17. Berglund J., Müren U., Båmstedt U., Andersson A. Efficiency of a phytoplankton-based and a bacteria-based food web in a pelagic marine system // *Limnol. Oceanogr.* 2007. V. 52. № 1. P. 121–131.
18. Berke S.K. Functional Groups of Ecosystem Engineers: A Proposed Classification with Comments on Current Issues // *Integrative and Comparative Biology.* 2010. V. 50. № 2. P. 147–157.
19. Breitburg D.L., Crump B.C., Dabiri J.O., Gallegos C.L. Ecosystem Engineers in the Pelagic Realm: Alteration of Habitat by Species Ranging from Microbes to Jellyfish // *Integrative and Comparative Biology.* 2010. V. 50. № 2. P. 188–200.
20. Conley D.J., Björck S., Bonsdorff E. et al. Hypoxia-Related Processes in the Baltic Sea // *Environmental science and technology.* 2009. V. 43. № 10. P. 3412–3420.
21. Dippner J.W., Vuorinen I., Daunys D. et al. Climate-related Marine Ecosystem Change // *Assessment of Climate Change for the Baltic Sea Basin.* Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2008. P. 309–376.
22. HELCOM 1988. Guidelines for the Baltic Monitoring Programme for the third stage; Part D. Biological Determinands // *Baltic Sea Environ. Proc.* 1988. № 27D. P. 161.
23. HELCOM, 2009. Eutrophication in the Baltic Sea – An integrated thematic assessment of the effects of nutrient enrichment and eutrophication in the Baltic Sea region // *Balt. Sea Environ. Proc.* 2009. № 115B. P. 1–148.
24. Hietanen S., Laine A.O., Lukkari K. The complex effects of the invasive polychaetes *Marenzelleria* spp. on benthic nutrients dynamics // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.* 2007. V. 352. P. 89–102.
25. Karjalainen M. Fate and effects of *Nodularia spumigena* and its toxin, nodularin, in Baltic Sea planktonic food webs // *Finnish Institute of Marine Research – Contributions.* 2005. № 10. P. 1–34.
26. Karlson K., Bonsdorff E., Rosenberg R. The Impact of Benthic Macrofauna for Nutrient Fluxes from Baltic Sea Sediments // *Ambio.* 2007. V. 36. № 2–3. P. 161–167.
27. Karlsson O.M., Jonsson P.O., Lindgren D. et al. Indications of Recovery from Hypoxia in the Inner Stockholm Archipelago // *Ambio.* 2010. V. 39. № 7. P. 486–495.
28. Litvinchuk L.F., Telesh I.V. Distribution, population structure and ecosystem effects of the invader *Cerropagis pengoi* (Polyphemoidea, Cladocera) in the Gulf of Finland and the open Baltic Sea // *Oceanologia.* 2006. V. 48(S). P. 243–257.
29. Maximov A.A. Changes of bottom macrofauna in the eastern Gulf of Finland in 1985–2002 // *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol., V. 52. № 4. P. 378–393.*
30. Norkko J., Reed D.C., Timmermann K. et al. A welcome can of worms? Hypoxia mitigation by an invasive species // *Global Change Biology.* 2012. V. 18. № 2. P. 422–434.
31. O'Neil J.M., Davis T.W., Burford M.A., Gobler C.J. The rise of harmful cyanobacteria blooms: The potential roles of eutrophication and climate change // *Harmful Algae.* 2012. V. 14. P. 313–334.
32. Pitkänen H. Eutrophication of the Finnish coastal waters: Origin, fate and effects of riverine nutrient fluxes // National board of waters and environment, Finland. Publications of the water and environment research institute. 1994. V. 18. P. 3–45.
33. Pitkänen H., Lehtoranta J., Räike A. Internal Nutrient Fluxes Counteract Decreases in External Load: The Case of the Estuarial Eastern Gulf of Finland, Baltic Sea // *Ambio.* 2001. V. 30. № 4–5. P. 195–201.
34. Pitkänen H., Välipakka P. Extensive deep water oxygen deficit and benthic phosphorus release in the eastern Gulf of Finland in late summer 1996 // *Proc. Final Seminar of the Gulf of Finland Year 1996.* Helsinki, 1997. P. 51–59.
35. Report of SCOR – UNESCO working group 17 on determination of photosynthetic pigments. Paris: UNESCO, 1964. 12 p.
36. Savchuk O.P. Large-Scale Dynamics of Hypoxia in the Baltic Sea // *Chemical Structure of Pelagic Redox Interfaces: Observation and Modeling.* Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2010. P. 1–24.
37. Vahtera E., Conley D.J., Gustafsson B.G. et al. Internal Ecosystem Feedbacks Enhance Nitrogen-fixing Cyanobacteria Blooms and Complicate Management in the Baltic Sea // *Ambio.* 2007. V. 36. № 2. P. 186–194.

Regime Shift in the Ecosystem of the Eastern Gulf of Finland due to Invasion of Polychaetes *Marenzelleria arctica*

A. A. Maximov, T. R. Eremina, E. K. Lange, L. F. Litvinchuk, O. B. Maximova

The changes in the concentrations of mineral nitrogen (nitrates and nitrites), phosphorus and state of planktonic communities in the eastern Gulf of Finland after large-scale invasion of polychaetes were analyzed. Bioirrigation and bioturbation of the bottom deposits by polychaetes resulted in a drastic increase of nitrogen/phosphorous ratio in the gulf waters that led to cascade changes of the plankton. Owing to decrease in abundance of colonial nitrogen-fixing blue-green algae, which formed surface water-bloom, the total biomass of phytoplankton and chlorophyll concentration decreased. Because of the disappearance of large colonies of blue-green algae and development of small-celled algae, the food supply for zooplankton improved and their biomass increased. We conclude that *M. arctica* invasion resulted in the cardinal reconstructions of entire ecosystem of the eastern Gulf of Finland. We calculated that phosphorus amount buried in the bottom sediments as consequence of polychaetes activity notably exceeds the external phosphorous load in the Gulf of Finland from the whole territory of Russia.