

ДИНАМИКА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ ЗООПЛАНКТОНА В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ В ИЮЛЕ 2003 – 2015 ГГ. В СВЯЗИ С ТЕРМОХАЛИННЫМИ УСЛОВИЯМИ

Т.А. Шука^{1), 2)}, С.А. Шука¹⁾

¹⁾ Институт океанологии РАН,
Россия, 117997, г. Москва, Нахимовский проспект д. 36; t_pike@mail.ru; s_shchuka@mail.ru

²⁾ Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН,
Россия, 107258, г. Москва, ул. Глебовская, д. 20Б

Резюме. В работе приводятся оценки пространственного распределения и количественного развития чужеродных видов зоопланктона *Cercopagis pengoi*, *Evadne anonyx* (Cladocera) и *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) в юго-восточной части Балтийского моря в июле 2003 – 2015 гг. в связи с термохалинными условиями. Данными гидрофизических исследований подтверждены тенденции потепления и опреснения вод в Балтийском море в 2003 – 2013 гг., похолодания и увеличения солёности летом 2014 и 2015 гг. в результате затока североморских вод. *C.pengoi* и *E.anonyx* встречались преимущественно в поверхностных водах прибрежной зоны. Численность и биомасса *C.pengoi* увеличивались с повышением температуры и уменьшением солёности, достигая на отдельных горизонтах максимальных значений – соответственно 4800 экз./м³ и 1205.7 мг/м³, при температуре поверхностного слоя 22.8 °С и солёности 5.6 psu. При температуре ниже 20 °С район его распространения сокращался, а в 2004 и 2015 гг. при температуре 15 – 16 °С *C.pengoi* не обнаруживался. Численность *E.anonyx* увеличивалась с повышением температуры поверхностного слоя и с уменьшением солёности. Наибольшие плотности *E.anonyx* в водном столбе были определены при температуре выше 18 °С, максимальное значение отмечено при температуре 23.3 °С и солёности 6.3 psu – 1467 экз./м³. Пространственное распространение и численность *E.anonyx* в 2008 – 2015 гг. сократилось. Яйца гребневика *M.leidyi* встречались, начиная с 2010 года, на горизонтах ниже пикноклина при температуре от 2.2 до 9.3 °С, солёности – от 7.2 до 11.9 psu. Численность *M.leidyi* на отдельных горизонтах варьировала от 33 до 733 экз./м³, сырая биомасса – от 0.3 до 4.6 мг/м³. Показано, что инвазивные виды *C.pengoi*, *E.anonyx* и *M.leidyi* способны в благоприятных условиях многократно увеличивать свою численность. Дальнейшей перспективой исследований представляется изучение влияния «Большого затока» североморских вод на структурно-количественные показатели зоопланктона Балтийского моря.

Ключевые слова. Балтийское море, виды-вселенцы, *Cercopagis pengoi*, *Evadne anonyx*, *Mnemiopsis leidyi*, температура, солёность.

**THE DYNAMICS OF QUANTITATIVE CHARACTERISTICS
OF ALIEN SPECIES OF ZOOPLANKTON IN THE SOUTH-EASTERN
PART OF THE BALTIC SEA IN JULY OF THE YEARS 2003 – 2015
IN CONNECTION WITH THE THERMOHALINE CONDITIONS**

T.A. Shchuka ^{1), 2)}, S.A. Shchuka ¹⁾

¹⁾ P. P. Shirshov Institute of Oceanology RAS,
36, Nakhimovsky ave., 117997 Moscow, Russia; t_pike@mail.ru; s_shchuka@mail.ru

²⁾ Institute of Global Climate and Ecology,
20B, Glebovskaya, 107258, Moscow, Russia

Summary. The paper presents estimates of the spatial distribution and quantitative development of alien species of zooplankton *Cercopagis pengoi*, *Evadne anonyx* (Cladocera) and *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) in the south-eastern part of the Baltic Sea in July 2003 – 2015 in connection with thermohaline conditions. Hydrophysical data confirmed the trend of warming and freshening of water in the Baltic Sea in 2003 – 2013, cooling and increasing salinity in the summer of 2014 and 2015 as a result of the major Baltic inflow of North Sea waters. *C.pengoi* and *E.anonyx* occurred mainly in the surface waters of the coastal zone. Abundance and biomass *C.pengoi* increased with increasing temperature and decreasing salinity, reaching in some horizons maximum values – respectively 4800 ind/m³ and 1205.7 mg/m³ at a temperature of the surface layer 22.8 °C and salinity 5.6 psu. At temperatures below 20 °C, the area of its distribution declined, and in 2004 and 2015 at 15 – 16 °C *C.pengoi* was't detected. *E.anonyx* abundance increased with increasing surface temperature and a decrease in salinity. *E.anonyx* greatest density in the water column were determined at a temperature above 18° C, the maximum value observed at a temperature 23.3 °C and salinity 6.3 psu – 1467 ind/m³. Spatial distribution and abundance *E.anonyx* in 2008 – 2015 decreased. Eggs ctenophore *M.leidyi* met since 2010 at levels below pycnocline at from 2.2 to 9.3 °C, salinity – from 7.2 to 11.9 psu. *M.leidyi* number on separate horizons ranged from 33 to 733 ind/m³, wet biomass - from 0.3 to 4.6 mg/m³. It is shown that the invasive species *C.pengoi*, *E.anonyx* and *M.leidyi* capable of favorable conditions to increase their numbers multiply. Further prospects of research is the study of the influence of the major Baltic inflow North Sea waters in structural and quantitative indicators of zooplankton of the Baltic Sea.

Keywords. The Baltic sea, invader species, *Cercopagis pengoi*, *Evadne anonyx*, *Mnemiopsis leidyi*, temperature, salinity

Введение

Первой и наиболее распространённой причиной «естественного стресса» морской экосистемы определены колебания солёности. Экосистемы с изменчивой солёностью обычно характеризуются низким биоразнообразием и резкой сменой доминантных видов. Флуктуации климата и антропогенной нагрузки приводят к

сдвигам ареалов популяций аборигенов и вселению чужеродных видов. Показано, что содержание инвазивных видов в водах с низкой солёностью выше, чем в водах с солёностью более 20 psu, и ряд экзотических видов расширяется в экосистемах со значительными антропогенными нарушениями (Occhipinti-Ambrogi, Savini, 2003).

Экосистемы внутренних и прибрежных районов Балтийского моря, в том числе, юго-восточная часть, включая Куршский и Вислинский (Калининградский) заливы, относятся к наиболее чувствительным к изменениям климата стрессовым морским экосистемам.

Балтийское море – это море вселенцев, прибывших после последнего освобождения от ледника, где солёность – ключевой фактор, управляющий успехом вселения. Лишь немногие виды выживают в условиях, где солёность в поверхностном слое составляет от менее 2 до 10 psu. Успех эвригалинных видов в новых условиях зависит от их толерантности к солёности и адаптивной пластичности. Наличие вертикального и горизонтального градиента солёности в диапазоне до 20 psu обеспечивает видам-вселенцам широкий спектр местообитаний (Leppakoski et al., 2009). Поскольку большинство видов-вселенцев происходят из более тёплых районов, ожидается, что потепление увеличит будущие инвазии.

Один из основных регионов-доноров инвазивных видов для Балтийского моря – Понто-Каспийский бассейн, который последовательно соединяется с морем гидрографической сетью. Финский залив выступает конечным пунктом этого коридора проникновения (Rodionova, Panov, 2006). За последние 20 лет в Финском заливе несколько понто-каспийских видов беспозвоночных стали массовыми в прибрежных водах, включая кладоцер *Cercopagis pengoi* и *Cornigerius maoticus* (Родионова и др., 2005). На 2006 год в Балтийском море зарегистрировано более 120 чужеродных видов, среди них – семь видов зоопланктона (Leppakoski et al., 2009). В настоящее время в Куршском и Вислинском заливах Балтийского моря обитают 25 инвазивных видов (Naumenko, 2011).

Представленная работа посвящена недавним вселениям в Балтийское море понто-каспийских ветвистоусых рачков *Cercopagis pengoi* Ostroumov, 1891 и *Evadne anonyx* Sars, 1897 и гребневика *Mnemiopsis leidyi* Agassiz, 1865.

Впервые *C. pengoi* был обнаружен в 1992 году в Рижском заливе, затем в 1995 году – в Финском заливе (Телеш и др., 2000), в 1997 году – в водах Швеции, в 1999 году – в юго-восточной части Балтийского моря, в том числе в Куршском, Вислинском Гданьском заливах (Карасева, 2000; Науменко, Полунина, 2000; Науменко, Телеш, 2008; Ojaveer, Lumberg, 1995; Bielecka et al., 2000).

Другая кладоцера *E. anonyx* – коренной вид Каспийского и Аральского морей и эстуарных районов Чёрного и Азовского морей, вселился в восточную часть Финского залива по Волго-Балтийскому водному пути с балластными водами в 1999 г. (Литвинчук, 2005; Polluruu et al., 2008). *E. anonyx* – эвригалинный теплолюбивый вид, не рассматривался в качестве риска для инвазии – считалось, что этот вид не выживает при солёности 9 psu. В период с 2000 по 2004 гг. численность *E. anonyx* в Финском заливе выросла на порядок, что указывало на успешное утверждение вселенца в условиях низкой солёности (Rodionova, Panov, 2006). В российской части юго-восточной Балтики *E. anonyx* был впервые обнаружен нами в 2008 году (Цыбань и др., 2009; Shchuka, Shchuka, 2009).

Гребневик-вселенец *M.leidy* впервые был обнаружен в Балтийском море в 2006 г. (Hansson, 2006; Javidpour et al., 2006; Moller, Tiselius, 2011). Определение видовой принадлежности вселенца проводили по морфологическим признакам и при помощи ядерных и митохондриальных генетических биомаркеров (Ginderdeuren et al., 2012; Schaber et al., 2011). Естественные местообитания *M.leidy* включают эстуарии и прибрежные воды вдоль атлантических побережий Северной и Южной Америк. *M.leidy* мог попасть в Кильскую бухту с балластными водами из Америки или из Чёрного моря или с течением из Северного моря (Hansson, 2006).

Известно, что медузы и гребневики могут процветать в районах с высокой антропогенной нагрузкой, такой как перелов рыбы или эвтрофикация. Желтые умеренного пояса, вроде *M.leidy*, могут появляться в результате глобального потепления (Purcell, 2005). *M.leidy* проявляет типичные характеристики видов-вредителей: существование в широком диапазоне температуры и солёности, высокие скорости роста, выживание в очень эвтрофированных и загрязнённых водах и способность быстро колонизировать соседние и чужие ареалы (Kremer, 1994; Faasse and Ligthart, 2007).

Способность популяции *M.leidy* в Балтийском море выжить в зимних условиях сомнительна. Установлено, что с момента обнаружения *M.leidy* в центральной Балтике (Борнхольмская впадина и Слупский желоб) в 2007 году до 2009 года вид не формировал самовоспроизводящуюся популяцию, а ежегодно внедрялся в эти воды с осенне-зимней прибрежной адвекцией из западной Балтики (Schaber et al., 2011). В юго-восточной части Балтийского моря мы впервые обнаружили яйца *M.leidy* в 2010 году (Цыбань и др., 2013).

Целью нашей работы была оценка влияния меняющихся термохалинных факторов на распределение чужеродных видов зоопланктона: *C.pengoi* и *E.anonyx* (Cladocera) и гребневика *M.leidy* в юго-восточной части Балтийского моря.

Полигон мониторинга, как прибрежный район, очень сложен для изучения, поскольку здесь на морскую биоту воздействует множество меняющихся от года к году факторов, как климатических, так и антропогенных, отделить которые друг от друга невозможно. Поэтому в результате исследования распределения инвазивных видов мы можем ожидать лишь обнаружение некоторых трендов, но не строгих корреляций с термохалинными условиями.

К настоящему времени нами проведён анализ влияния представленных чужеродных видов на количественные и структурно-таксономические характеристики зоопланктона в юго-восточной Балтике (Shchuka, Shchuka, 2009). Это самостоятельное большое исследование, поэтому в настоящую работу оно включено не было.

Район и методы исследования

Исследования зоопланктона проводились в районе экологического мониторинга ООО «ЛУКОЙЛ-Калининградморнефть» на месторождении «Кравцовское» в российской части юго-восточной части Балтийского моря

в июле 2003 – 2015 гг., а также, в отдельные годы – в марте, мае и октябре на НИС «Профессор Штокман», МРТК, малых плавсредствах. Глубины изучаемого района варьируют от 7 до 110 м. На рис. 1 представлена схема расположения станций в районе мониторинга.

Температура и солёность воды измерялась, в большинстве наблюдений, гидрофизическим зондом Neil Brown Mark III. В качестве орудия лова зоопланктона использовался пластиковый батометр Нискина «Hydrobios» объёмом 30 л, поскольку в изучаемом районе моря в составе летнего зоопланктона преобладает мелкоразмерная (100 – 400 мкм) фракция (Современные методы..., 1983; Методические основы..., 1988). Пробы отбирали со стандартных горизонтов с учётом показаний STD-зонда, фильтровали через сито с ячейей 100 мкм, фиксировали 4% раствором формалина и далее обрабатывали стандартными методами (Методические основы..., 1988).

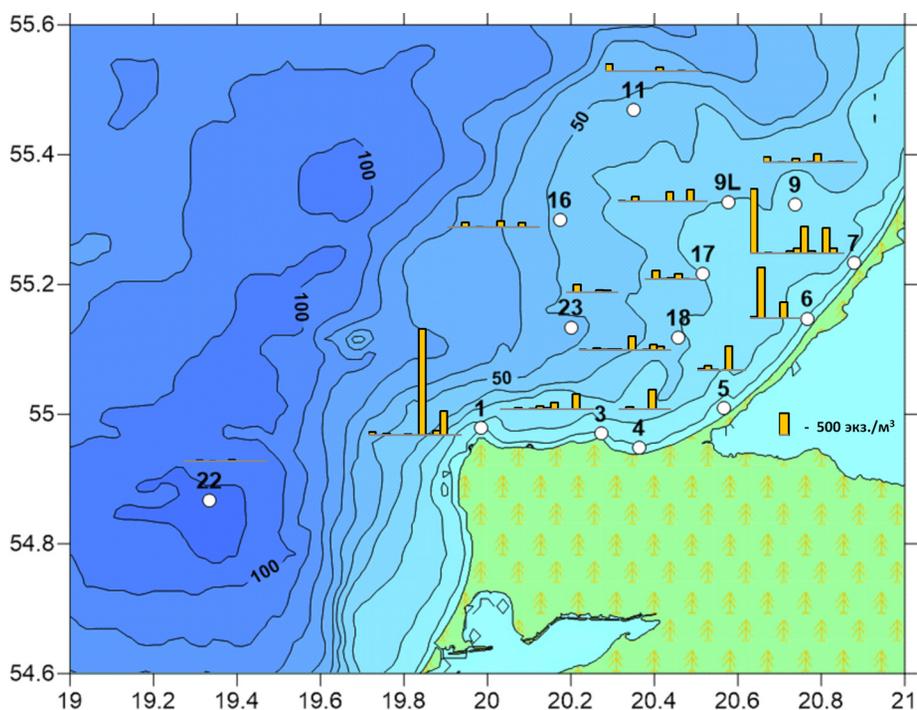


Рисунок 1. Схема расположения станций в районе мониторинга в юго-восточной части Балтийского моря и численность *Cercopagis pengoi* (Cladocera), экз./м³, в июле 2003 – 2015 гг. (на станциях 4 – 6, 17, 23 – в июле 2009 – 2015 гг.)

Обсуждение результатов

1. Термохалинная характеристика района

В регионе Балтийского моря в последние несколько десятилетий произошли изменения атмосферных условий – преобладающих направлений ветра и поверхностных температур, которые особенно выражены в зимний период.

Наблюдалось потепление и одновременное опреснение вод над галоклином (Getzlaff et al., 2011). В открытой части Балтийского моря (Борнхольмский бассейн, Слупский желоб и Гданьский бассейн) в последние 12 лет выявлены тренды повышения температуры в поверхностных водах – на $0.11\text{ }^{\circ}\text{C}$ в год, в глубоких водах – на $0.16\text{ }^{\circ}\text{C}$ в год и положительный тренд солёности (Rak, Wiczczonek, 2012). В период с 1998 по 2008 гг. в северной части моря – в Финском, Рижском и Ботническом заливах поверхностная температура увеличилась на $1\text{ }^{\circ}\text{C}$, а в северо-восточной части Борнхольмской впадины – на $0.3\text{--}0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ (HELCOM, 2013). По данным спутникового мониторинга, в целом поверхностная температура Балтийского моря в период с 1982 по 2013 гг. статистически достоверно увеличивалась в среднем на $0.05\text{ }^{\circ}\text{C}$ в год (Stramska, Białogrodzka, 2015). Ожидается, что изменения характера температуры, биогеохимии, солёности океана, уровня моря, циркуляции течений, отмеченные в последние десятилетия, продолжатся (Rilov et al., 2009).

Зимой 2014 – 2015 гг. произошёл очередной «Большой заток» североморских вод в Балтийское море. В период с 14.12 по 23.12.2014 г. в Балтийское море поступило около 4 гигатонн соли с 198 км^3 североморской воды. Это третий по величине заток за весь период наблюдений с 1880 года и мощнейший – с 1951 г. (Mohrholz et al., 2015).

В районе наших исследований в юго-восточной Балтике в июле 2003 – 2015 гг. диапазон изменений температуры поверхностного слоя на отдельных станциях составил от 14.6 до $25.7\text{ }^{\circ}\text{C}$. Средние значения для всего района изменялись от $15.4\text{ }^{\circ}\text{C}$ в 2004 и 2007 гг. до $23.0\text{ }^{\circ}\text{C}$ в 2010 году (рис. 2). Наиболее теплыми были 2003, 2005, 2006, 2010 и 2013 гг., самыми холодными – 2004, 2007 и 2015 гг. Если в период 2003 – 2013 гг. можно было наблюдать положительный тренд увеличения температуры поверхностного слоя на $0.1\text{ }^{\circ}\text{C}$, то уже в 2003 – 2015 этот тренд стал отрицательным с таким же отклонением.

Величины солёности поверхностного слоя на отдельных станциях варьировали от 5.6 до 7.4 psu , придонного горизонта 110 м (на глубоководной станции 22) – от 11.1 до 14.0 psu . Колебания средних значений солёности представлены на рис. 3. Самое значительное опреснение вод относилось к 2010 году из-за катастрофического наводнения в бассейне р. Вислы. Тренд уменьшения средней солёности в исследуемом районе в 2003 – 2013 гг. составил 0.3 psu как в поверхностном, так и в придонном слое. Однако в 2014 и 2015 гг. солёность стала расти и летом 2015 года под влиянием «Большого заточка» достигла максимума за весь период наблюдений.

Таким образом, тенденции потепления и опреснения вод в 2003–2013 гг., выявленные нами в юго-восточной Балтике в районе мониторинга, подтвердили результаты других работ (Getzlaff et al., 2011; Rak, Wiczczonek, 2012; HELCOM, 2013; Stramska, Białogrodzka, 2015). Однако летом 2014 и 2015 гг. наблюдался обратный тренд – снижение температуры и увеличение солёности в результате заточка североморских вод.

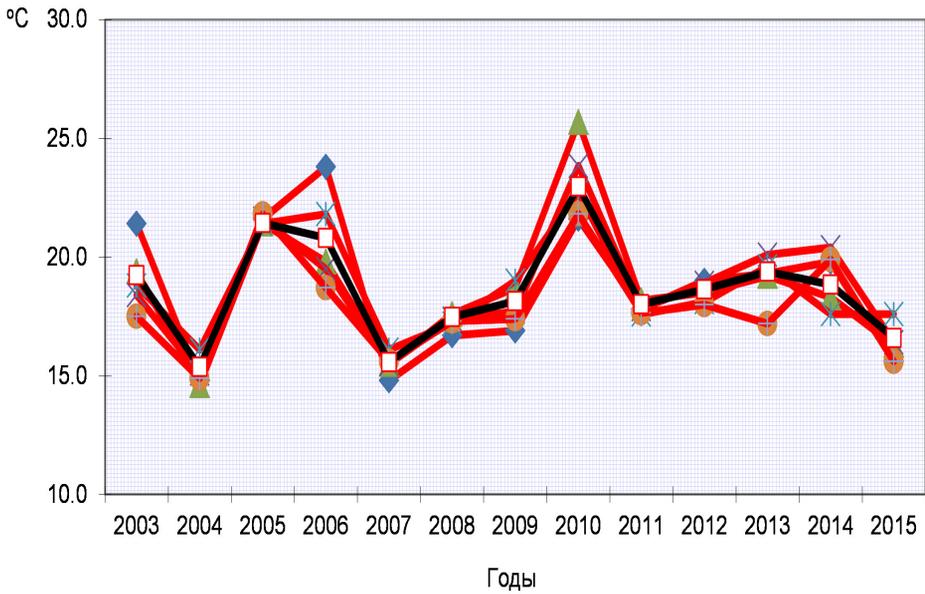


Рисунок 2. Температура поверхностного слоя на отдельных станциях района мониторинга (красные кривые) и её средние значения (чёрная кривая) в юго-восточной части Балтийского моря в июле 2003-2015 гг.

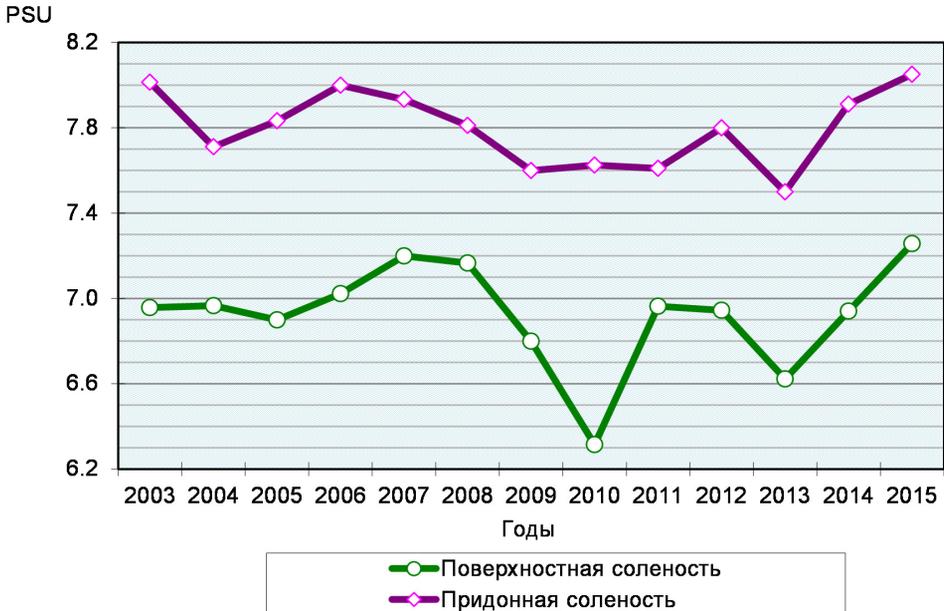


Рисунок 3. Средние значения поверхностной и придонной солёности в районе мониторинга в юго-восточной части Балтийского моря в июле 2003 – 2015 гг. на повторяющихся станциях (1, 3, 7, 9, 9L, 11, 16, 18, 22)

2. *Cercopagis pengoi*

По нашим данным, в юго-восточной части Балтийского моря в течение всего периода исследований в 2003 – 2015 гг. понто-каспийский хищный *Cercopagis pengoi* Ostroumov, 1891 (Cladocera) обнаруживался только летом в хорошо прогретых водах. (Цыбань и др., 2009; Shchuka, 2005; Shchuka, Shchuka, 2009). В пробах встречались ювенильные особи, самки с партенокарпическими яйцами, самки с латентными (зимующими) яйцами и самцы, что свидетельствовало об утверждении в этом районе размножающейся популяции вселенца (рис. 4 – 7).

C. pengoi встречался преимущественно в прибрежных водах на горизонтах 0 – 30 м. Отдельные особи в период массового развития обнаруживались на горизонтах 50 – 110 м. Наибольшие скопления этого вида регистрировались в прогретом опреснённом поверхностном слое (0 – 10 м) (рис. 8, 9)..



Рисунок 4. *Cercopagis pengoi* (Cladocera) в юго-восточной части Балтийского моря



Рисунок 5. Ювенильные особи *Cercopagis pengoi* (Cladocera) в юго-восточной части Балтийского моря .



Рисунок 6. Партеногенетическая самка *Cercopagis pengoi* (Cladocera) в юго-восточной части Балтийского моря

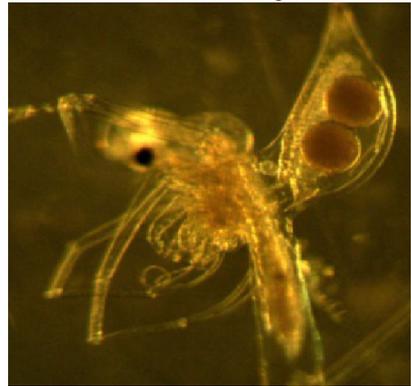


Рисунок 7. Самка *Cercopagis pengoi* (Cladocera) с латентными яйцами в юго-восточной части Балтийского моря.

В прибрежном районе с изобатой 10 – 20 м наблюдались наиболее плотные скопления *C.pengoi* (рис. 1, 10). При этом обращает на себя внимание, что максимальные значения численности этого вида были на участках, приближенных к выходам из Вислинского залива (Калининградский морской канал) – станция 1 и Куршского залива (Клайпедский морской канал) – станция 7. Таким образом, можно предположить, что ядро популяции *C.pengoi* находилось в районах, прилегающих к заливам, и в заливах и далее вид распространялся в глубоководной части Гданьского бассейна. Так, максимальная численность *C.pengoi*, определённая в Вислинском заливе – 12300 экз./м³ (Науменко, Телеш, 2008), была существенно выше максимальных значений, определённых нами в районе морского мониторинга.

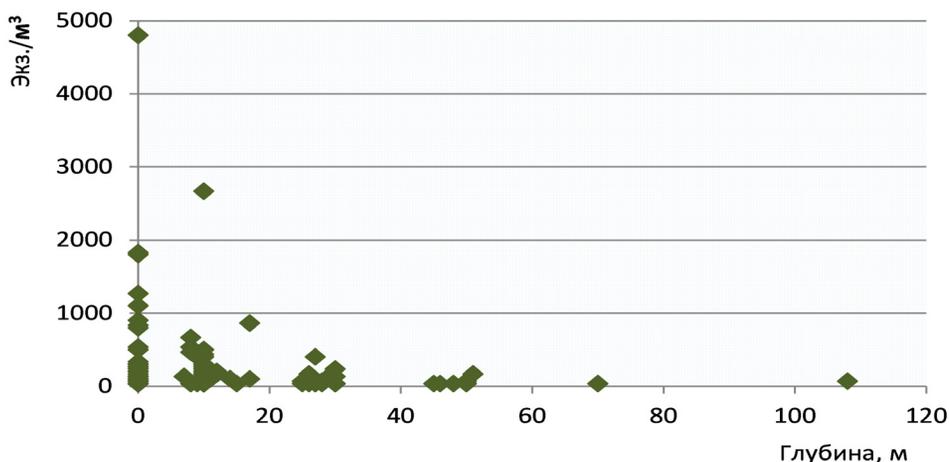


Рисунок 8. Распределение по глубине численности *Cercopagis pengoi* (Cladocera) в юго-восточной части Балтийского моря в июле 2003 – 2015 гг.

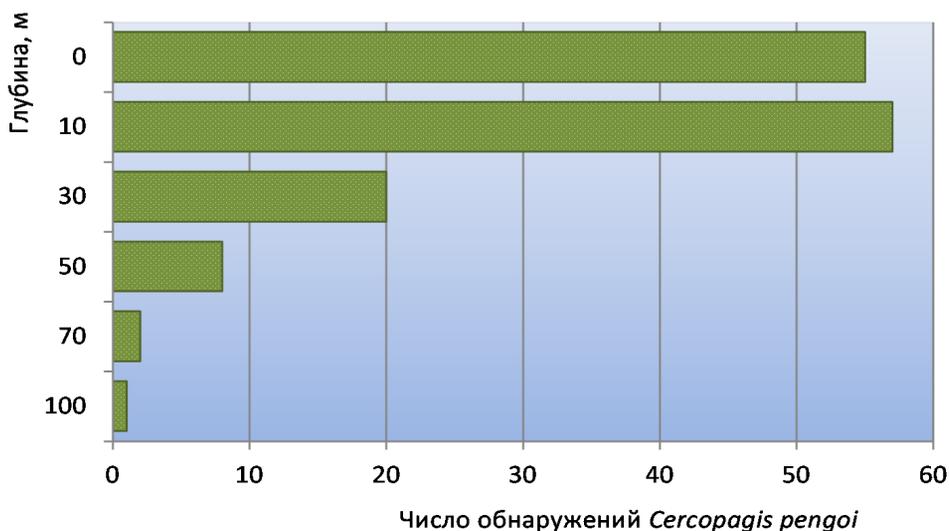


Рисунок 9. Встречаемость *Cercopagis pengoi* (Cladocera) в юго-восточной части Балтийского моря в июле 2003 – 2015 гг. на различных горизонтах

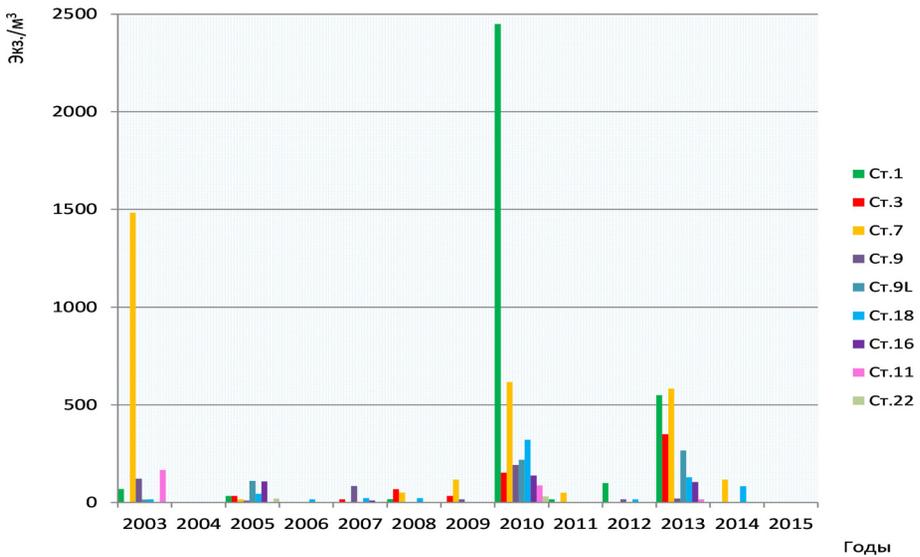


Рисунок 10. Распределение численности *Cercopagis pengoi* (Cladocera) в юго-восточной части Балтийского моря в июле 2003 – 2015 гг.

В российских водах Гданьского бассейна в период наших исследований *C.pengoi* не получил устойчивого распространения. *C.pengoi* встречался только в условиях тёплого лета при температуре от 2.4 до 25.7 °С и солёности 5.6 – 12.1 psu, достигая максимальных значений при температуре поверхностного слоя 22.8 °С и солёности 5.6 psu (рис. 11, 12). При низких температурах район распространения *C.pengoi* сокращался, а в холодных условиях 2004 и 2015 годах этот вид вообще не обнаруживался (рис. 10, 11).

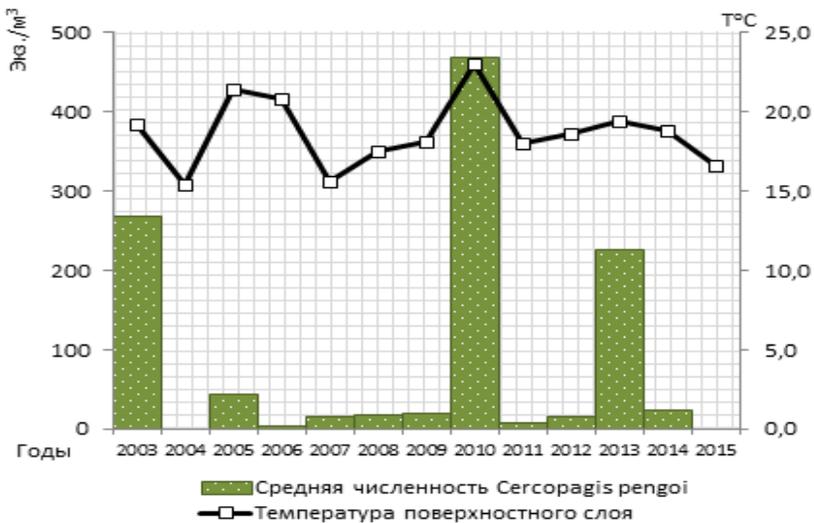


Рисунок 11. Средняя численность *Cercopagis pengoi* (Cladocera) и средняя температура поверхностного слоя в юго-восточной части Балтийского моря в июле 2003 – 2015 гг. на повторяющихся станциях (1,3,7,9,9L,11,16,18,22)

В Каспийском море теплолюбивый *C.pengoi* обитает водах с солёностью от 0 до 14 psu (большого диапазона, чем в районе нашего мониторинга), появляется примерно при таких же значениях температуры – 17 °С, и исчезает при её снижении до 13 – 16 °С, образуя латентные яйца. Также, как и в нашем исследовании, в восточной части Финского залива развитие *C.pengoi* начиналось при температуре 16 – 18 °С, а при аномально высокой температуре, отмечались случаи массового развития *C.pengoi* (Телеш и др., 2000; Науменко, Полунина 2000). В Ботническом заливе *C.pengoi* обнаруживался при более низких уровнях температуры – 10.6 °С и солёности 1.3 psu, максимальная численность регистрировалась при температуре 18 °С в 2006 году (Rowe et al., 2016). В сопредельных польских водах юго-восточной Балтики в июле 1999 году при максимальных значениях температуры (21.7-23.9 °С) была получена оценка численности *C.pengoi*, близкая к нашим – 1369 экз./м³. (Bielecka et al., 2000).

По данным (Науменко, 2015), в сопредельных водах Вислинского залива, куда *C. pengoi* был занесен нагонными ветрами из Балтийского моря, в 1999 году численность *C. pengoi* варьировала от 30 до 310 экз./м³. В 2000 году при температуре 18 – 19 °С численность *C.pengoi* в среднем составляла 200 экз./м³, варьировала в пределах от 140 до 12300 экз./м³. В холодном 2004 году *C.pengoi*, как и в наших наблюдениях, в пробах отсутствовал. Максимальные значения численности *C.pengoi* также были определены в 2010 году, минимальные величины относились к 2009, 2011, 2013 гг. Распределение *C.pengoi* определялось солёностью. Наибольшая численность *C.pengoi* отмечалась при солёности более 6 psu. В районах, удаленных от пролива, численность снижалась. (Науменко, Телеш, 2008; Науменко, 2015). В наших наблюдениях численность *C.pengoi* также колебалась в существенных, но гораздо меньших, пределах, при этом роста количественных показателей с момента вселения не наблюдалось за исключением лета с аномально высокой температурой и низкой солёностью. Многолетние исследования показали тренд увеличения численности с ростом температуры поверхностного слоя с одновременным снижением солёности в диапазоне регистрируемых значений (рис. 12, 13).

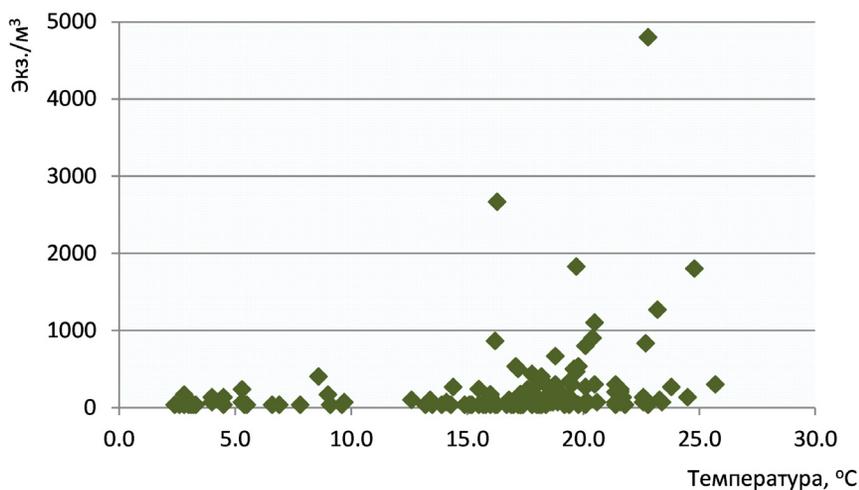


Рисунок 12. Численность *Cercopagis pengoi* (Cladocera) и температура в юго-восточной части Балтийского моря в июле 2003 – 2015 гг.

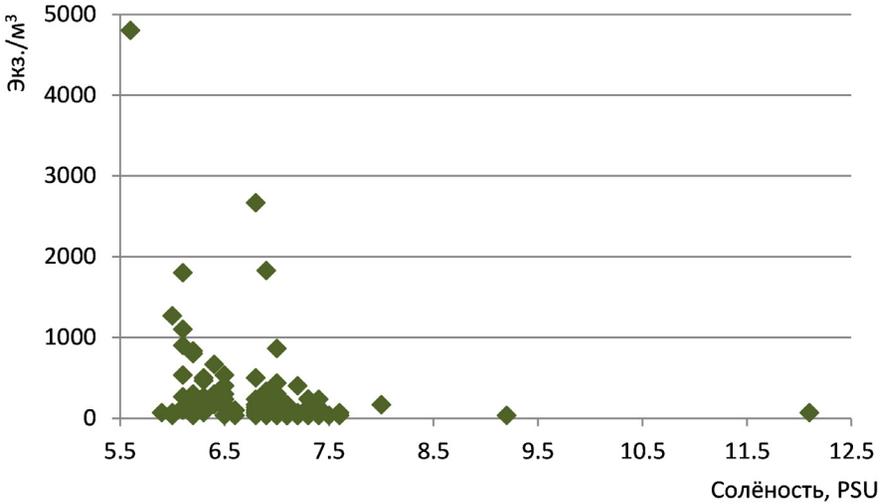


Рисунок 13. Численность *Cercopagis pengoi* (Cladocera) и солёность в юго-восточной части Балтийского моря в июле 2003 – 2015 гг.

Роль *C. pengoi* в новых условиях пока еще до конца не выяснена. Во время теплого лета 1997 года массовое развитие этого вида привело к забиванию сетей в Финском и Рижском заливах (Environment..., 2002). Уменьшение численности коренных кладоцер возможно связано с появлением чужеродных видов, главным образом, *Cercopagis pengoi* (Shchuka, Shchuka, 2009; Mudrak-Cegiolka et al., 2011).

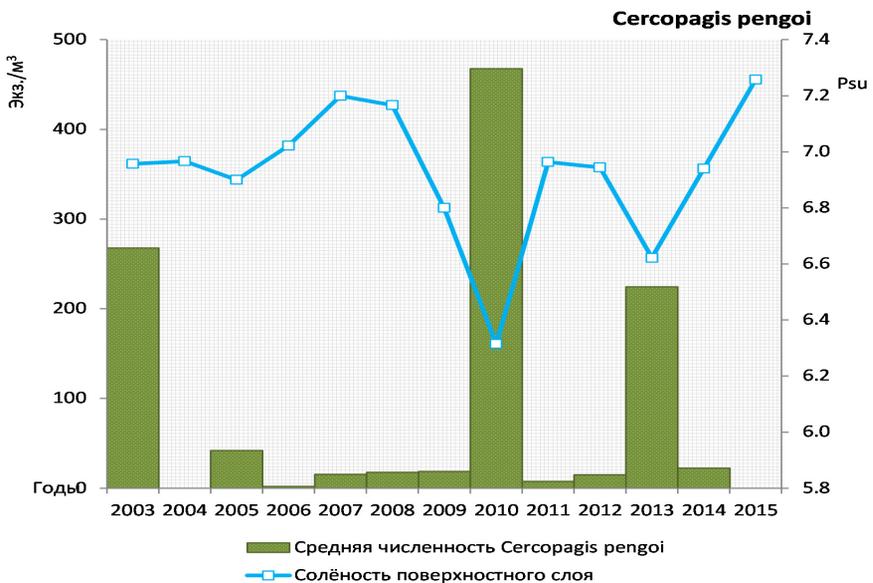


Рисунок 14. Средняя численность *Cercopagis pengoi* (Cladocera) и средняя солёность поверхностного слоя в юго-восточной части Балтийского моря в июле 2003 – 2015 гг. на повторяющихся станциях (1,3,7,9,9L,11,16,18,22)

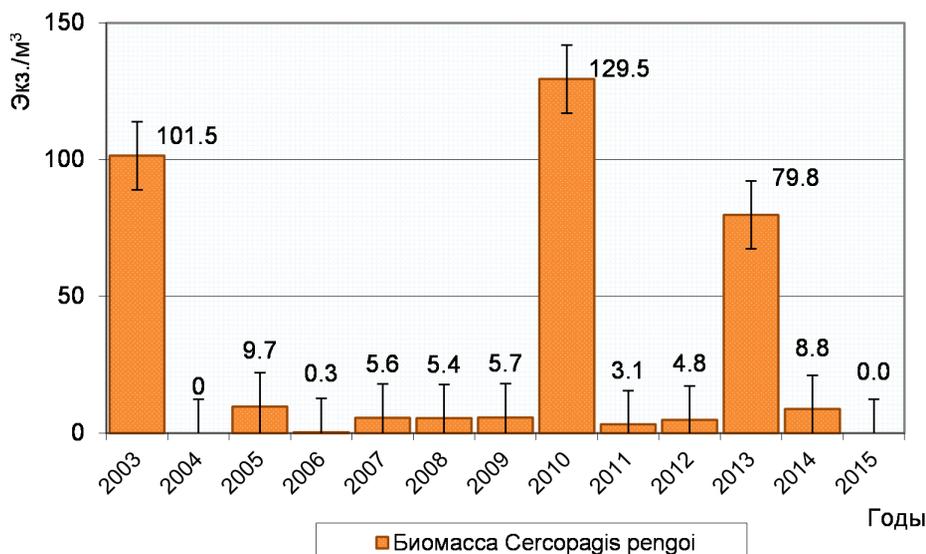


Рисунок 15. Средняя биомасса *Cercopagis pengoi* (Cladocera) в юго-восточной части Балтийского моря в июле 2003 – 2015 гг. на повторяющихся станциях (1,3,7,9,9L,11,16,18,22)

3. *Evadne anonyx*

В водах исследуемого района понто-арало-каспийский эндемик *E.anonyx* впервые был обнаружен нами июле 2008 года (Щыбань и др., 2009) (рис. 16).

В момент обнаружения летом 2008 года *E.anonyx* встречался примерно в тех же прибрежных водах, где обнаруживали *C.pengoi*, при температуре 16.9 – 18.2 °С и солёности 7.0 – 7.3 psu. Численность *E.anonyx* варьировала от 34 до 475 экз./м³. Максимальная численность *E.anonyx* была определена на поверхностном горизонте станции 18 (глубина 30м) – 339 экз./м³, максимальная биомасса – на поверхностном горизонте прибрежной станции 3 – 29.3 мг/м³. В среднем в водном столбе эти значения составляли около 140 экз./м³, биомасса – 14.7 мг/м³ (рис. 17).



Рисунок 16. Самка *Evadne anonyx* Sars, 1897 (Cladocera) в юго-восточной части Балтийского моря

В последующие годы (2009 – 2015 гг.) развитие *E. anonyx* в водах района существенно не изменилось. В июле 2009 году средняя численность в водной толще была также максимальна на станции 3 – 200 экз./м³ (рис. 17). В июле 2008 – 2009 годах максимальные и высокие значения средней численности *E. anonyx* были отмечены в прибрежных районах (станции 1, 3 – 7). В период аномально жаркого лета максимальное значение биомассы *E. anonyx* было определено на станции 23 – 1467 экз./м³, а на мелководных участках этот вид-вселенец не обнаруживался. Максимальная численность в водном столбе была отмечена на станции 23 с глубиной 50 м – 190 экз./м³ (рис. 17).

В 2011 году самые высокие значения численности и биомассы *E. anonyx* также были отмечены на станции 18 – 433 экз./м³ и 40.6 мг/м³, соответственно. В 2012 и 2014 годах максимальная численность *E. anonyx* в водном столбе была также определена на станции 23 и станции 18 на глубине 30 м – 133 экз./м³. Несколько более высокие плотности *E. anonyx* в поверхностном слое относились к 2013 году – 167 экз./м³ (станция 23). В 2015 году *E. anonyx* был обнаружен только в двух локализациях – станции 7 и 18 с низкой численностью – 33 экз./м³ (рис. 17). Таким образом, пространственное и количественное развитие вида-вселенца в летний период 2008 – 2015 годах сократилось.

Максимальные и высокие значения средней численности *E. anonyx* регистрировались в поверхностном слое (0 – 10 м) более глубоководных районов с изобатой 30 м и более. В центральной части района на станции 23 *E. anonyx* встречались во всём 50-метровом водном столбе (рис. 17 – 19).

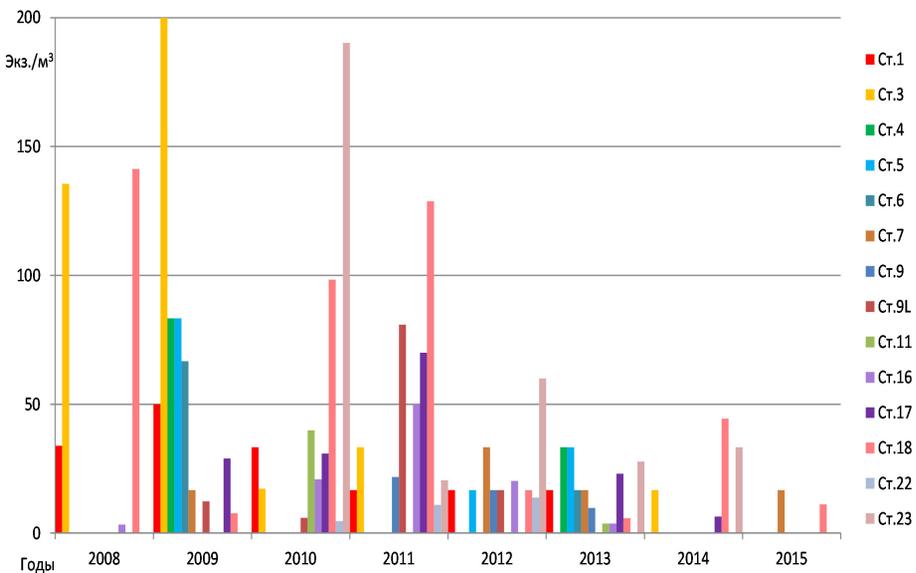


Рисунок 17. Распределение численности *Evadne anonyx* (Cladocera) в юго-восточной части Балтийского моря в июле 2008 – 2015 гг.

E. anonyx был обнаружен в водах с температурой от 3.5 до 24.5 °С (рис. 20). Численность *E. anonyx* увеличивалась с повышением температуры поверхностного слоя. Наибольшие концентрации этого вида были определены при температуре выше 18 °С, максимальное значение для водного столба отмечено при температуре 23.3 °С (рис. 21).

Только в районе станции 18 *E. anonyx* регистрировали летом каждый год, начиная с 2008 года. Значения температуры поверхностного слоя здесь колебались от 16.4 до 23.2 °С. Численность *E. anonyx* варьировала в широких пределах от 6 до 141 экз./м³ и существенно уменьшилась в 2012 – 2015 гг. (рис. 17,21).

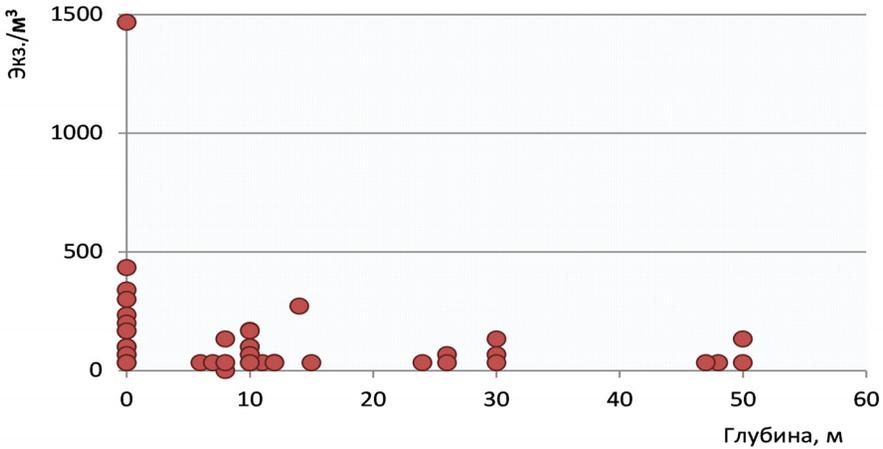


Рисунок 18. Распределение средней численности *Evadne anonyx* (Cladocera) в юго-восточной части Балтийского моря в июле 2008 – 2015 гг.

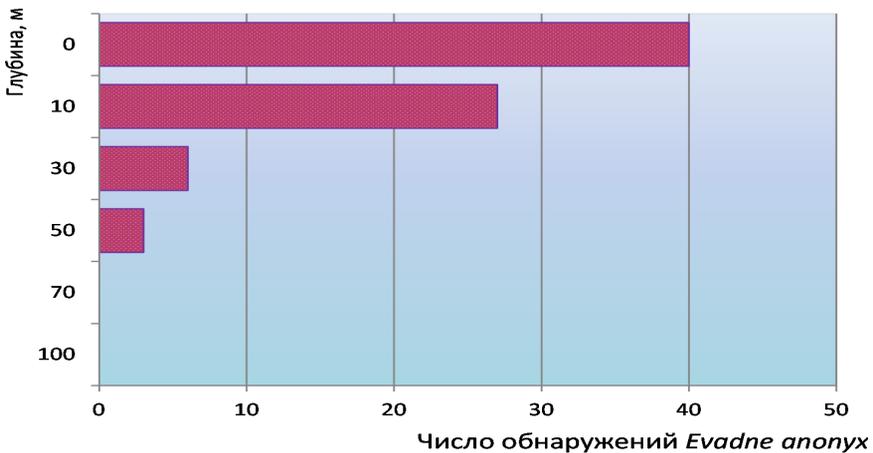


Рисунок 19. Встречаемость *Evadne anonyx* (Cladocera) на горизонтах водного столба в юго-восточной части Балтийского моря в июле 2008 – 2015 гг.

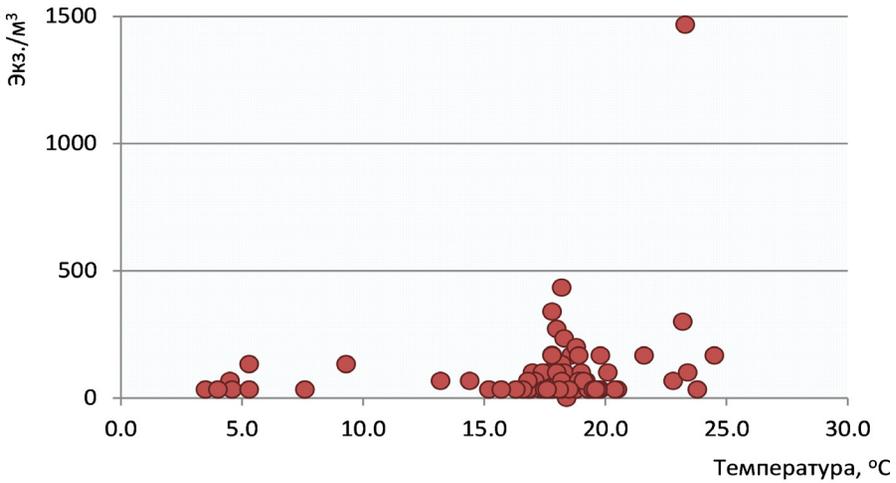


Рисунок 20. Численность *Evadne anonyx* (Cladocera) и температура поверхностного слоя в юго-восточной части Балтийского моря в июле 2008 – 2015 гг.

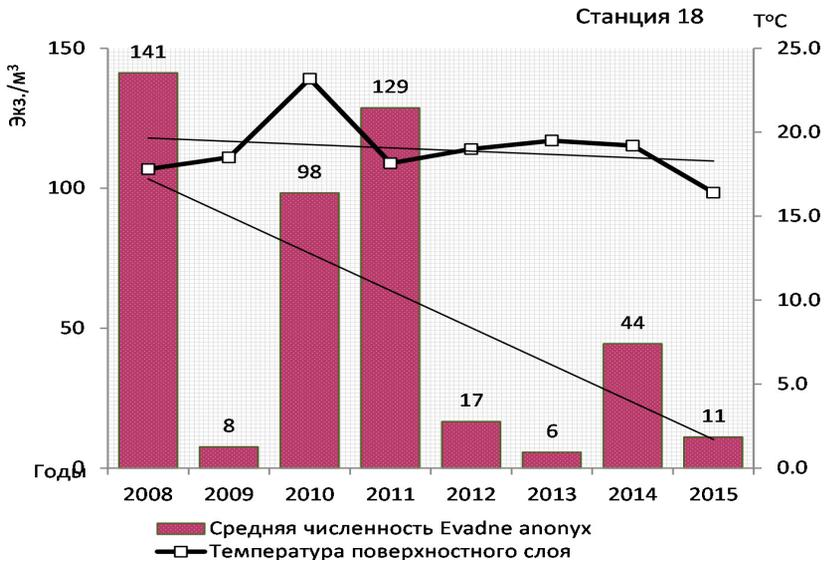


Рисунок 21. Средняя численность *Evadne anonyx* (Cladocera) и средняя температура поверхностного слоя и тренды их изменений в юго-восточной части Балтийского моря (станция 18) в июле 2008 – 2015 гг.

Для численности *E. anonyx* был показан незначительный тренд увеличения с уменьшением солёности в регистрируемом диапазоне от 5.6 до 7.6 psu. Максимальная численность *E. anonyx* – 1467 экз./м³ – была определена на поверхностном горизонте станции 23 при солёности 6.3 psu (рис. 22).

Средняя плотность популяции *E. anonyx* существенно уменьшилась в водах района со времени его обнаружения в 2008 году. Последнее относительно массовое развитие этого вида относилось к 2011 году. (рис. 17, 21).

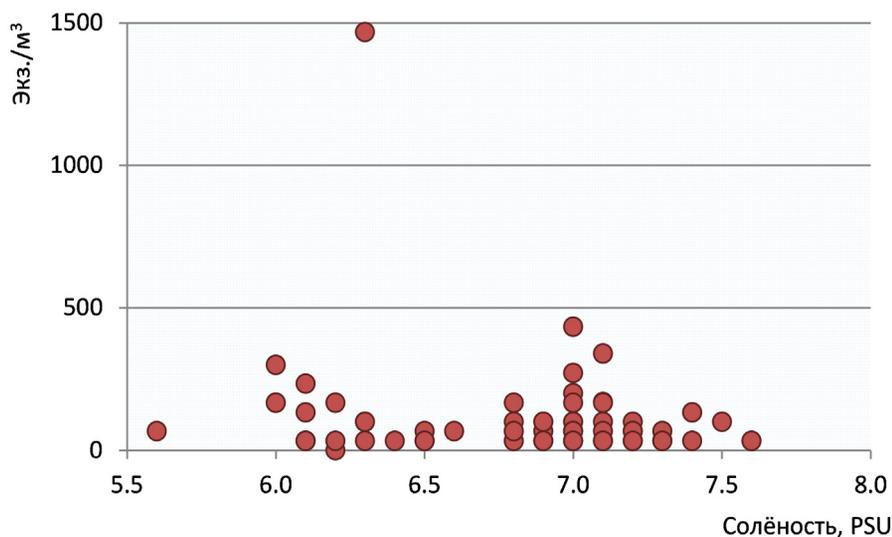


Рисунок 22. Численность *Evadne anonyx* (Cladocera) и солёность в юго-восточной части Балтийского моря в июле 2008 – 2015 гг.

В коренных местообитаниях *E. anonyx* обычно появляется в конце июня – начале июля при температуре 17-18 °С, и исчезает при температуре ниже 11 °С. Максимальные значения численности и биомассы в 2000 – 2004 г. в Финском заливе составляли соответственно 157 экз./м³ и 30.8 мг/м³ (Rodionova, Panov, 2006). В восточной части Финского залива развитие *E. anonyx* происходило при температурах от 11 до 24.5 °С и солёности от 1 до 3 ‰ (Литвинчук, 2005; Polluruu et al., 2008). В сопредельных польских водах юго-восточной части Балтийского моря *E. anonyx* численностью 6 экз./м³ был впервые обнаружен летом 2006 года в поверхностном 0 – 20 м слое с температурой от 4.2 до 23.6 °С, солёностью – от 4.6 до 7.5 psu. (Bielecka et al., 2014). По оценкам Родионовой и Полуниной, 2015, в юго-восточной Балтике летом 2010 года *E. anonyx* численностью 0.2 – 3.2 экз./м³ встречался в слое 0 – 10 м с температурой 15.6 – 16.9 °С и солёностью 4.6-5.6 psu.

Полученные нами оценки пространственного распределения и количественных показателей *E. anonyx* в июле 2008 – 2015 гг. расширили представления о возможностях данного инвазивного вида существовать в пограничных условиях температуры и солёности и существенно увеличивать свою численность при наступлении благоприятных условий. Уровень численности *E. anonyx*, определённый нами, был близок к величинам, полученным для Финского залива (Rodionova, Panov, 2006) и выше значений, полученных для юго-восточной части Балтийского моря (Родионова, Полунина, 2015; Bielecka et al., 2014).

4. *Mnemiopsis leidyi*

В российских водах юго-восточной части Балтийского моря первые обнаружения яиц гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidyi* Agassiz, 1865 из западной Атлантики, идентифицированных нами по морфологическим признакам, относились к июлю 2010 года (рис. 23).

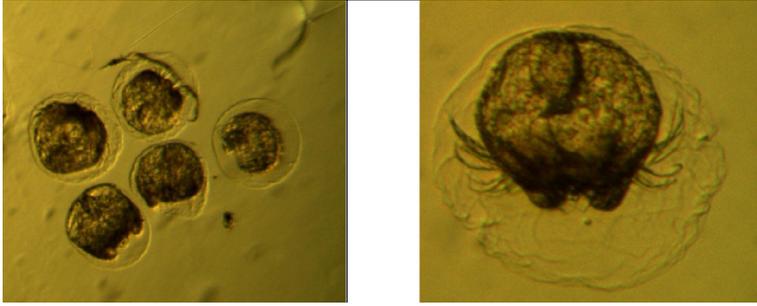


Рисунок 23. Эмбрионы *Mnemiopsis leidyi* Agassiz, 1865 в юго-восточной части Балтийского моря.

Яйца *M.leidyi* обнаруживались на глубоководных станциях 22 и 23 (рис. 1). Эмбрионы находились на разных стадиях развития и по размеру (без оболочки) варьировали от 225 до 350 мкм. Яйца *M.leidyi* встречались на горизонтах ниже пикноклина 30, 50, 70 и 108 м. Температура в местах обнаружения яиц гребневика изменялась от 2.2 до 9.3 °С, солёность – от 7.2 до 11.9 psu. В других районах обследованной части юго-восточной Балтики – на прибрежном мелководье и зоне 30-ти метровой изобаты яйца гребневика-вселенца обнаружены не были. Таким образом, местообитание ранних стадий *M.leidyi* в районе исследований было приурочено к глубоким водам с низкой температурой и высокой солёностью. Численность *M.leidyi* в водах района в июле 2010 – 2012 гг. на отдельных горизонтах варьировала от 33 до 733 экз/м³, сырая биомасса – от 0.3 до 4.6 мг/м³. На глубоководной станции 22 численность яиц гребневика была выше, чем на станции 23 и в среднем составляла от 40 до 320 экз./м³ с максимумом в июле 2011 года. В составе планктонного сообщества значение вида-вселенца было незначительным – его численность составляла не более 1.6 % от общей численности, биомасса не превышала 0.6 % от суммарной биомассы мезозoopланктона.

Молодые и взрослые особи этого вида в период исследований встречены не были, однако очевидно, что в исследованных и/или сопредельных водах половозрелые особи обитают. Хотя увеличения численности *M.leidyi* в период 2010 – 2015 гг. не прослеживалось, следует ожидать, что при благоприятных условиях экспансия этого вида, направленная из западной и центральной Балтики, продолжится.

M.leidyi – гермафродит, обладающий высоким репродуктивным потенциалом, способный стремительно образовать новую популяцию. *M.leidyi* становится половозрелым за 13 дней и за 23 дня может продуцировать 8000 яиц (Hansson, 2006). Для *Mnemiopsis* характерен широкий спектр пищевых источников, включая икринки и личинки рыб, различные виды планктонных животных и пелагические личинки разных донных беспозвоночных. Поскольку *M.leidyi* может быстро увеличивать плотность, как хищник, он может серьезно повредить зоопланктону, яйцам и личинкам рыб. (Ginderdeuren et al., 2012).

Появление *M.leidy* вызывает серьезное беспокойство, поскольку его внедрение в южные моря Европы повлекло негативные последствия. Гребневик *M.leidy* вселился в Чёрное море в 1980-х гг., а в 1999 году – в Каспийское море с балластными водами нефтяных танкеров. *M.leidy* жестко воздействовал на все уровни экосистемы и рыбный промысел в продуктивных Азовском, Чёрном и Каспийском морях. В Чёрном море внедрение чужеродного гребневика *Mnemiopsis* вначале сопровождалось серьезными последствиями, особенно для анчоуса и кильки. Ситуация изменилась после вселения хищного гребневика *Beroe ovata*, также происходящего из атлантических американских вод (Hansson, 2006). Условия в прибрежных водах Северной Европы, за исключением нескольких летних месяцев, находятся на нижнем пределе температурной толерантности *Mnemiopsis*, поэтому ожидается, что его влияние будет не таким существенным, как в Чёрном и Каспийском морях (Hansson, 2006).

Заключение

В районе многолетнего мониторинга в юго-восточной части Балтийского моря в июле 2003 – 2015 гг. определен диапазон изменений температуры и солёности. Подтверждены тенденции потепления и опреснения вод в 2003 – 2013 гг., выявленные ранее рядом авторов. Летом 2014 и 2015 гг. показан обратный тренд – снижение температуры и увеличение солёности в результате затока североморских вод.

В российских водах Гданьского бассейна вид-вселенец *Cercopagis pengoi* в период наших исследований не получил устойчивого широкого распространения. *C.pengoi* встречался преимущественно в поверхностном слое прибрежных вод только летом, достигая максимальных значений при температуре поверхностного слоя 22.8 °С и солёности 5.6 psu. При температурах ниже 20 °С район его распространения сокращался, а в холодных условиях 2004 и 2015 гг. (15 – 16 °С) этот вид не обнаруживался. За все время проведения исследований в 2003 – 2015 гг. повсеместное распространение *C.pengoi* с максимальной численностью и биомассой было отмечено только аномально жарким летом 2010 года. В водном столбе максимальная биомасса *C.pengoi* доходила 610.4 мг/м³, формируя до 35.1 % от общей биомассы зоопланктона. Присутствие в пробах особей различных возрастных стадий *C.pengoi* в 2010 году свидетельствовало об утверждении в этом районе размножающейся популяции вселенца. Экологический и хозяйственный эффект утверждения *C.pengoi* может проявиться, с одной стороны, в укреплении кормовой базы для рыб, с другой стороны, в создании трудностей для рыболовства забиванием сетей.

В июле 2008 года в водах исследуемого района нами впервые был обнаружен понто-арало-каспийский эндемик *Evadne anonyx*. Максимальные и высокие значения средней численности *E.anonyx* регистрировались в поверхностном слое не только в прибрежной зоне, но в более глубоководных районах. *E.anonyx* был обнаружен в водах с температурой от 3.5 до 24.5 °С.

Численность *E.anonux* увеличивалась с повышением температуры поверхностного слоя и с уменьшением солёности. Наибольшие концентрации этого вида были определены при температуре выше 18 °С, максимальное значение для водного столба отмечено при температуре 23.3 °С и солёности 6.3 psu – 1467 экз./м³. Пространственное распространение и количественное развитие вида-вселенца *E.anonux* в летний период 2008 – 2015 гг. сократилось. Экологический эффект от распространения этого чужеродного вида в юго-восточной Балтике в настоящее время не выявлен.

Яйца гребневика *Mntmiopsis leidyi* встречались, начиная с 2010 года, на горизонтах ниже пикноклина при температуре от 2.2 до 9.3 °С, солёности – от 7.2 до 11.9 psu. На прибрежном мелководье и зоне 30-ти метровой изобаты яйца гребневика-вселенца обнаружены не были. Местообитание ранних стадий *M.leidyi* в районе исследований было приурочено к глубоким водам с низкой температурой и высокой солёностью. Численность *M.leidyi* на отдельных горизонтах варьировала от 33 до 733 экз./м³, сырая биомасса – от 0.3 до 4.6 мг/м³. Значение *M.leidyi* было незначительным – его численность составляла не более 1.6 % от общей численности, биомасса не превышала 0.6 % от суммарной биомассы зоопланктона. Молодые и взрослые особи этого вида в период исследований встречены не были. Увеличения численности *M.leidyi* в период 2010-2015 гг. не прослеживалось, однако следует ожидать, что при благоприятных условиях экспансия этого плодовитого всеядного вида, направленная из западной и центральной Балтики, усилится.

Поскольку эффект «Большого залива» на экосистемы Балтийского моря должен проявиться в последующие после события годы, перспектива дальнейших исследований представляется в изучении изменения структурно-количественных характеристик биоты различных районов моря в ответ на этот климатический сигнал.

Благодарность

Авторы выражают благодарность сотрудникам АтлантНИРО, Атлантического отделения ИОРАН и ООО «ЛУКОЙЛ-Калининградморнефть», принявшим участие в получении материала для данного исследования.

Список литературы

Карасева Е.М. 2000. Первое обнаружение *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) в открытой части юго-восточной Балтики. – Тез. докл. науч. семинара, г. Мурманск, 27 – 28 января 2000 г. «Виды-вселенцы в европейских морях России» – Мурманск, ММБИ КНЦ РАН, с. 48 – 49.

Литвинчук Л.Ф. 2005. *Evadne anonux* Sars, 1897 (Cladocera, Polyphemoidea, Podonidae) – новый представитель фауны Балтийского моря. – В сб.: Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. /Отв. ред. И.К. Ривьер/. – Рыбинск: Изд. ОАО «Рыбинский дом печати», с. 240 – 248.

Методические основы комплексного экологического мониторинга. 1988. – М., Гидрометеиздат, 287 с.

Науменко Е.Н. 2015. Сезонная и многолетняя динамика численности популяции вселенца *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) в российской части Вислинского залива Балтийского моря. – Тез. докл. II Международной конференции «Актуальные проблемы планктонологии». – Калининград, Изд. КГТУ, с. 100.

Науменко Е.Н., Полунина Ю.Ю. 2000. *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Crustacea, Cladocera) – новый вселенец в Вислинский залив Балтийского моря. – В сб.: Виды-вселенцы в европейских морях России. – Мурманск, ММБИ КНЦ РАН, с. 121 – 129.

Науменко Е.Н., Телеш И.В. 2008. Влияние вселенца *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) на структуру и функционирование сообщества зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря. – Известия Самарского научного центра Российской академии наук, т. 10, № 5/1, с. 244 – 252.

Родионова Н.В., Крылов П.И., Панов В.Е. 2005. Проникновение хищной понто-каспийской кладоцеры *Cornigerius maeoticus maeoticus* (Pengo, 1879) в Балтийское море. – Океанология, т. 45, № 1, с. 73 – 75.

Родионова Н.В., Полунина Ю.Ю. 2015. Количественные показатели и структура популяции вида-вселенца *Evadne anonyx* (Cladocera) в Финском заливе и юго-восточной Балтике. – Тез. докл. II Международной конференции «Актуальные проблемы планктонологии». – Калининград, изд. КГТУ, с. 103 – 104.

Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. 1983. /Отв. ред. М.Е. Виноградов/. – М., Наука, 192 с.

Телеш И.В., Литвинчук Л.Ф., Большагин П.В., Крылов П.И., Панов В.Е. 2000. Особенности биологии понто-каспийского вида *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Crustacea, Cladocera) в Балтийском море. – В сб.: Виды-вселенцы в европейских морях России. – Мурманск, ММБИ КНЦ РАН, с. 130 – 151.

Цыбань А.В., Володкович Ю.В., Кудрявцев В.М., Кудрявцев А.В., Щука Т.А., Щука С.А. 2013. Состояние отдельных компонентов планктона экосистемы юго-восточной части Балтийского моря. – В «Обзоре состояния и загрязнения окружающей среды в Российской Федерации за 2012 год» /под ред. ак. РАН Ю.А. Израэль и др./ – М., Росгидромет, с. 134 – 138.

Цыбань А.В., Щука Т.А., Кудрявцев В.М., Щука С.А. 2009. Состояние некоторых компонентов планктона экосистемы юго-восточной части Балтийского моря. – В сб.: «Обзор состояния и загрязнения окружающей среды в Российской Федерации за 2008 год». /под ред. ак. РАН Ю.А. Израэль и др./ – М., Росгидромет, с. 152 – 160.

Bielecka L., Żmijewska M., Szyborska A. 2000. A new predatory cladoceran *Cercopagis pengoi* (Ostroumov 1891) in the Gulf of Gdańsk. *Oceanologia*, vol. 42 (3), p. 371 – 374.

Bielecka L., Mudrak-Cegiółka S., Kalarus M. 2014. *Evadne anonyx* G. O. Sars, 1897 – the first record of this Ponto-Caspian cladoceran in the Gulf of Gdańsk (Baltic Sea). *Oceanologia*, vol. 56, issue 1, p. 141 – 150, doi:10.5697/oc.56-1.141, <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0078323414500073-fn0005>.

Faasse M., Ligthart M. 2007. De Amerikaanse ribkwal *Mnemiopsis leidyi* A.Agassiz, 1865 in Zeeland. *Het Zeepaard*, 67(1), p. 27.

Getzlaff K., Lehman A., Hinrichsen H. 2011. The response of the Baltic Sea to climate variability. – In: Book of abstracts of the 8-th Baltic Sea Science congress, 22 – 26 august 2011, St. Peterburg, Russia, p. 15.

Ginderdeuren K., Hostens K., Hoffman S., Vansteenbrugge L., Soenen K., De Blauwe H., Robbens J., Vinex M. 2012. Distribution of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Belgian part of the North Sea. *Aquatic Invasions*, vol. 7, issue 2, p. 163 – 169.

Hansson H.G. 2006. Ctenophores of the Baltic and adjacent Seas – the invader *Mnemiopsis* is here! *Aquatic Invasions*, vol. 1, issue 4, p. 295 – 298.

HELCOM. 2013. Climate Change in the Baltic Sea area – HELCOM. Thematic Assessment in 2013. *Balt. Sea Environ. Proc.*, No. 137, 66 pp.

Javidpour J., Sommer U., Shiganova T. 2006. First record of *Mnemiopsis leidyi* A.Agassiz 1865 in the Baltic Sea. *Aquatic Invasions*, vol. 1, issue 4, p. 299 – 302.

Kremer P. 1994. Patterns of abundance for *Mnemiopsis* in US coastal waters: a comparative overview. *ICES Journal of Marine Science*, 51(4), p. 347 – 354.

Leppakoski E., Shiganova T., Alexandrov B. 2009. European Enclosed and Semi-enclosed Seas. – In: *Biological Invasions in Marine Ecosystems*. /Eds.: G. Rilov, J.A. Crooks/. – *Ecol. Studies*, vol. 204, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, p. 529 – 547.

Mohrholz V., Naumann M., Nausch G., Kruger S., Grawe U. 2015. Fresh oxygen for the Baltic Sea – An exceptional saline inflow after a decade of stagnation. *Journal of Marine Systems*, vol. 148, p. 152 – 166.

Moller L.F., Tiselius P. 2011. Population dynamics and predation impact of the introduced ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Gullmars fjord on the Swedish Skagerrak coast. – In: Book of abstracts of the 8-th Baltic Sea Science congress, 22 – 26 august 2011, St. Peterburg, Russia, p.134.

Mudrak-Cegiółka S., Marcin Kalarus M., Lidia Dzierzbicka-Głowacka L., Zmijewska M.I. 2011. Changes in structure and abundance of planktonic crustaceans at the beginning of the XXI century in the Gulf of Gdansk (Baltic Sea). – In: Book of abstracts of the 8-th Baltic Sea Science congress, 22 – 26 august 2011, St. Peterburg, Russia, p. 291.

Naumenko E. 2011. The invaders in the Curonian and the Vistula lagoons of the Baltic Sea. – In: Book of abstracts of the 8-th Baltic Sea Science congress, 22 – 26 august 2011, St. Peterburg, Russia, p. 294.

Occhipinti-Ambrogi A., Savini D. 2003. Biological invasions as a component of global change in stressed marine ecosystems. *Marine Pollution Bulletin*, vol. 46, p. 542 – 551.

Bielecka L., Mudrak-Cegiółka S., Kalarus M. 2014. *Evadne anonyx* G. O. Sars, 1897 – the first record of this Ponto-Caspian cladoceran in the Gulf of Gdańsk (Baltic Sea). *Oceanologia*, vol. 56, issue 1, p. 141 – 150, doi:10.5697/oc.56-1.141, <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0078323414500073-fn0005>.

Faasse M., Ligthart M. 2007. De Amerikaanse ribkwal *Mnemiopsis leidyi* A.Agassiz, 1865 in Zeeland. *Het Zeepaard*, 67(1), p. 27.

Getzlaff K., Lehman A., Hinrichsen H. 2011. The response of the Baltic Sea to climate variability. – In: Book of abstracts of the 8-th Baltic Sea Science congress, 22 – 26 august 2011, St. Peterburg, Russia, p. 15.

Ginderdeuren K., Hostens K., Hoffman S., Vansteenbrugge L., Soenen K., De Blauwe H., Robbens J., Vinex M. 2012. Distribution of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Belgian part of the North Sea. *Aquatic Invasions*, vol. 7, issue 2, p. 163 – 169.

Hansson H.G. 2006. Ctenophores of the Baltic and adjacent Seas – the invader *Mnemiopsis* is here! *Aquatic Invasions*, vol. 1, issue 4, p. 295 – 298.

HELCOM. 2013. Climate Change in the Baltic Sea area – HELCOM. Thematic Assessment in 2013. *Balt. Sea Environ. Proc.*, No. 137, 66 pp.

Javidpour J., Sommer U., Shiganova T. 2006. First record of *Mnemiopsis leidyi* A.Agassiz 1865 in the Baltic Sea. *Aquatic Invasions*, vol. 1, issue 4, p. 299 – 302.

Kremer P. 1994. Patterns of abundance for *Mnemiopsis* in US coastal waters: a comparative overview. *ICES Journal of Marine Science*, 51(4), p. 347 – 354.

Leppakoski E., Shiganova T., Alexandrov B. 2009. European Enclosed and Semi-enclosed Seas. – In: *Biological Invasions in Marine Ecosystems*. /Eds.: G. Rilov, J.A. Crooks/. – *Ecol. Studies*, vol. 204, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, p. 529 – 547.

Mohrholz V., Naumann M., Nausch G., Kruger S., Grawe U. 2015. Fresh oxygen for the Baltic Sea – An exceptional saline inflow after a decade of stagnation. *Journal of Marine Systems*, vol. 148, p. 152 – 166.

Moller L.F., Tiselius P. 2011. Population dynamics and predation impact of the introduced ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Gullmars fjord on the Swedish Skagerrak coast. – In: Book of abstracts of the 8-th Baltic Sea Science congress, 22 – 26 august 2011, St. Peterburg, Russia, p.134.

Mudrak-Cegiółka S., Marcin Kalarus M., Lidia Dzierzbicka-Głowacka L., Zmijewska M.I. 2011. Changes in structure and abundance of planktonic crustaceans at the beginning of the XXI century in the Gulf of Gdansk (Baltic Sea). – In: Book of abstracts of the 8-th Baltic Sea Science congress, 22 – 26 august 2011, St. Peterburg, Russia, p. 291.

Naumenko E. 2011. The invaders in the Curonian and the Vistula lagoons of the Baltic Sea. – In: Book of abstracts of the 8-th Baltic Sea Science congress, 22 – 26 august 2011, St. Peterburg, Russia, p. 294.

Occhipinti-Ambrogi A., Savini D. 2003. Biological invasions as a component of global change in stressed marine ecosystems. *Marine Pollution Bulletin*, vol. 46, p. 542 – 551.

Ojaveer H., Lumberg A. 1995. On the role of *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) in Parnu Bay and the NE part of the Gulf of Riga ecosystem. Proc. Estonian Acad. Sci. Ecol, vol. 5 (1/2), p. 20 – 25.

Pollupuu M., Simm M., Pollumae A., Ojaveer H. 2008. Successful establishment of the Ponto-Caspian alien cladoceran *Evadne anonyx* G.O. Sars 1897 in low-salinity environment in the Baltic Sea. Journal of plankton research, vol. 30, No. 7, p. 777 – 782.

Purcell J.E. 2005. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review. Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom, 85(3), p. 461 – 476.

Rak D., Wicczorek P. 2012. Variability of temperature and salinity over the last decade in selected regions of the southern Baltic Sea. Oceanologia, 54(3), p.339 – 354.

Rilov G, Crooks J.A. 2009. Marine Bioinvasions: Conservation Hazards and Vehicles for Ecological Understanding. – In: Biological Invasions in Marine Ecosystems. /Eds.: G Rilov, J.A. Crooks/. – Ecol.Studies, vol. 204, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, p. 3 – 11.

Rodionova N.V., Panov V.E. 2006. Establishment of the Ponto-Caspian predatory cladoceran *Evadne anonyx* in the eastern Gulf of Finland, Baltic Sea. Aquatic Invasions, vol. 1, issue 1, p. 7 – 12, doi 10.3391/ai.2006.1.1.3.

Rowe O. F., Guleikova L., Bruge S., Byström P., Andersson A. 2016. A potential barrier to the spread of the invasive cladoceran *Cercopagis pengoi* (Ostroumov 1891) in the Northern Baltic Sea. Regional Studies in Marine Science, vol. 3, p. 8 – 17, doi:10.1016/j.rsma.2015.12.004.

Schaber M., Haslob H., Huwer B., Harjes A., Hinrichsen H.H., Koster F.W., Storr-Paulsen M., Schmidt J.O., Voss R. 2011. The invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the central Baltic Sea: seasonal phenology and hydrographic influence on spatio-temporal distribution patterns. Journal of Marine Research, vol. 33, p. 1053 – 1065.

Shchuka T.A. 2005. Certain aspects of the zooplankton community state in the different parts of the Baltic Sea at the end 1990s-beginning of the 2000s years. – In: The Baltic changing ecosystem. Abstracts. 5th Baltic Sea Science Congress, Sopot, Poland, 20 – 24 June, p. 132.

Shchuka T., Shchuka S. 2009. On recent introduction *Cercopagis pengoi* and *Evadne anonyx* (Cladocera) in plankton community of the southeastern Baltic Sea in 2003-2008. – In: BSSC 2009 Abstract Book, August 17 – 21, Tallinn, Estonia, p. 242.

Stramska M., Białogrodzka J. 2015. Spatial and temporal variability of sea surface temperature in the Baltic Sea based on 32-years (1982 – 2013) of satellite data. Oceanologia, vol. 57, issue 3, p. 223 – 235.

Статья поступила в редакцию 25.04.2016.

После переработки 30.05.2016.