

А. А. Максимов

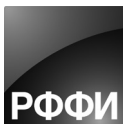
МЕЖГОДОВАЯ
И МНОГОЛЕТНЯЯ
ДИНАМИКА
МАКРОЗООБЕНТОСА

НА ПРИМЕРЕ
ВЕРШИНЫ
ФИНСКОГО
ЗАЛИВА



Нестор-История
Санкт-Петербург
2018

УДК 574.5:574.6
ББК 28.082
М 17



Издание осуществлено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований
по проекту № 18-14-00046, не подлежит продаже

М 17 Максимов А. А.

Межгодовая и многолетняя динамика макрозообентоса на примере вершины Финского залива. — СПб.: Нестор-История, 2018. — 260 с.

ISBN 978-5-4469-1486-9

На основе долговременных наблюдений в вершине Финского залива анализируются закономерности межгодовой и многолетней динамики макрозообентоса. Были выделены три группы изменений, связанные с действием разных факторов; при этом более долговременным изменениям соответствовали и большие пространственные масштабы. Краткосрочные (с периодом, не превышающим несколько лет) межгодовые колебания определялись циклическими биологическими процессами в популяциях и (или) сообществах донных макробеспозвоночных (конкуренция, отношения хищник — жертва). Эти процессы имели локальный характер и зависели от плотности популяций животных. Многолетние изменения определялись крупномасштабной динамикой гидрометеорологических факторов и распространялись на обширные участки акватории. Важнейшую роль при этом играли многолетние колебания речного стока и водообмена с Балтийским морем. Наиболее масштабные изменения были связаны с преобразованием фаунистического состава бентоса вследствие проникновения видов из других регионов. Появление вселенцев согласуется с многовековыми тенденциями развития фауны Балтийского моря в последлениковый период. Оно привело к перестройке всей экосистемы восточной части Финского залива. Особенно значительные изменения связаны с преобразованием биогеохимических процессов на границе раздела вода — дно после масштабной инвазии полихет *Marenzelleria arctica*. Сделан вывод, что последствия внедрения чужеродных организмов остаются наименее изученным аспектом динамики природных сообществ и экосистем. Книга предназначена для научных работников, студентов и аспирантов, специализирующихся в области гидробиологии и общей экологии.

ISBN 978-5-4469-1486-9



УДК 574.5:574.6
ББК 28.082

© А. А. Максимов, 2018
© Издательство «Нестор-История», 2018

Maximov A. A.

Interannual and long-term dynamics of macrozoobenthos (the case study from the inner Gulf of Finland). — Saint-Petersburg: Nestor-Historia, 2018. — 260 p.

ISBN 978-5-4469-1486-9

On the basis of long-term observations in the inner Gulf of Finland, patterns of the interannual and long-term dynamics of macrozoobenthos are analyzed. Three groups of changes were identified, related to the effect of various factors; at the same time, larger spatial scales corresponded to longer-term changes. The short-term (with a period not exceeding several years) interannual fluctuations were determined by cyclic biological processes in populations and (or) communities of benthic macroinvertebrates (competition, predator — prey relationships). These processes were local and depended on the density of animal populations. The long-term changes were determined by the large-scale dynamics of hydro-meteorological factors, and extended to the vast water area. The most important role was played by long-term fluctuations in the river runoff and water exchange with the Baltic Sea. The most large-scale changes were associated with transformation of the faunistic composition of benthos due to the penetration of species from other regions. The appearance of invaders is consistent with the centuries-old trends in development of the Baltic Sea fauna in the postglacial period. It led to reconstruction of the entire ecosystem of the eastern Gulf of Finland. Particularly significant changes are associated with the transformation of biogeochemical processes at the water — bottom interface after a large-scale invasion of the polychaetes *Marenzelleria arctica*. It is concluded that consequences of the introduction of non-indigenous species remain the least studied aspect of the dynamics of natural communities and ecosystems. Book is intended for scientist and students specializing in the field of hydrobiology and general ecology.

© A. A. Maximov, 2018

© Publishing house “Nestor-Historia”, 2018

Введение

Познание закономерностей многолетней динамики численности организмов представляет собой одну из важнейших и, пожалуй, самых трудных задач экологии. Это часть общей проблемы причины изменчивости природы Земли, которая, несмотря на длительную историю исследований, находится на начальной ступени понимания. В последние годы особенно усилился интерес именно к долгосрочным изменениям природных процессов в связи с дискуссиями по поводу последствий глобального потепления климата, возникновение которого связывают с влиянием хозяйственной деятельности человека.

Значительные межгодовые колебания численности животных — хорошо известное и распространенное явление. Несмотря на обилие накопленной информации, единого мнения о причинах таких колебаний до сих пор нет. Дальнейший прогресс в этом направлении во многом задерживается небольшим количеством долгосрочных экологических исследований (Long-Term Ecological..., 2010; *Voero et al.*, 2015). Особенно это касается водоемов, где относительно длинные ряды наблюдений имеются только у ихтиологов, использующих данные рыбопромышленной статистики (*Кляшторин, Любушин*, 2005). Специализированные программы мониторинга водных экосистем начаты сравнительно недавно и ведутся еще непродолжительное время (*Gray, Christie*, 1983; *Алимов*, 1991; *Jackson, Füreder*, 2006; *Максимов*, 2012). В этой области исследований академическая наука наиболее тесно соприкасается с запросами практики, поскольку корректная интерпретация данных экологического мониторинга невозможна без учета закономерностей многолетней динамики численности водных животных. Игнорирование этих закономерностей приведет к тому, что естественные изменения численности в некоторых случаях будут ошибочно истолковываться как результат антропогенного воздействия.

Из обитателей водоемов макрозообентос считается наиболее эффективным индикатором изменений природной среды. Причем для макрозообентоса особенно характерна именно долгосрочная (межгодовая и многолетняя) изменчивость, поскольку по сравне-

нию с планктоном донные организмы менее подвижны и имеют более длительный жизненный цикл, вследствие чего они менее чувствительны к сезонным и синоптическим колебаниям. Выявление общих закономерностей в динамике макрозообентоса затруднено различиями в составе донных сообществ, сложностью протекающих в них процессов, разнообразием факторов, влияющих на численность донных животных. Сравнение результатов, полученных в разных регионах, может осложняться несовпадением методик сбора и обработки материала. Все это на данном этапе исследований диктует целесообразность изучения изменений в бентосе на примере модельных водных объектов.

В данной работе в качестве такого модельного объекта использована вершина Финского залива, в гидрологическом отношении представляющая собой, по сути дела, эстуарий реки Невы. По целому ряду причин этот сильно опресненный участок Балтийского моря очень удобен для исследования динамических явлений в бентосе. Во-первых, поскольку в устье Невы расположен Санкт-Петербург, один из крупнейших научных центров России, Финский залив достаточно рано привлек внимание исследователей: первые сведения по донной фауне этого водоема относятся еще к середине XIX в. Во-вторых, как и многие другие эстуарии, вершина Финского залива отличается очень изменчивым гидрометеорологическим режимом, что позволило автору за относительно короткий промежуток времени проследить состояние бентоса в широком диапазоне условий внешней среды. В-третьих, анализ связей в донных сообществах здесь существенно упрощается вследствие крайне низкого видового разнообразия макрозообентоса, характерного для большей части исследованной акватории, которая населена всего несколькими видами донных макробеспозвоночных. Такая степень простоты структуры сообществ, которую мы наблюдаем в глубоководных районах восточной части Финского залива, обычно встречается только в экспериментальных условиях (Максимов, 2000). Наконец, донная фауна залива представлена широко распространенными пресноводными и морскими видами, что существенно облегчает интерпретацию результатов, поскольку биологические особенности этих видов, как правило, хорошо

изучены. Также наличие на исследованной акватории пресноводных и морских сообществ позволяет надеяться, что выявленные на примере вершины Финского залива закономерности могут быть экстраполированы на другие водные объекты и окажутся полезными при изучении динамики бентоса как в континентальных, так и в морских водоемах.

Для изучения динамики макрозообентоса автор использовал в основном собственные сборы на акватории залива в период с 1985 по 2016 г. В 1985–1990 гг. исследования проводились в рамках государственной темы, связанной со строительством сооружений защиты г. Ленинграда от наводнений. В 1990-х гг. сбор материала осуществляли в ходе рейсов научно-исследовательских судов в рамках следующих международных программ: проект «Балтика» (1991 г.), «Морской экологический патруль» (1995 г.), «Балтийский плавучий университет» (1996, 1997 и 1999 гг.). В последующие годы большая часть материала была получена в экспедициях Зоологического института Российской академии наук (ЗИН РАН) и Российского гидрометеорологического университета (РГГМУ). Финансирование этих работ осуществлялось главным образом за счет ФЦП «Мировой Океан» и грантов Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) 08-04-92421-БОНУС-а, 14-04-91721-БОНУС-а и 13-05-41464-РГО-а, полученных в рамках совместных программ РФФИ с Сообществом балтийских организаций в целях финансирования науки (BONUS EEIG) (проекты HYPER и СОСОА) и с Русским географическим обществом. Частичная финансовая поддержка была также оказана академическими программами фундаментальных исследований «Биоразнообразие и динамика генофонда», «Живая природа» и «Биологические ресурсы России», грантами РФФИ 02-04-48646-а, 05-04-49703-а, 08-04-00101-а, 11-04-00591-а, 13-04-00962-а, 14-04-00207-а. Часть материала в период с 1999 по 2003 г. и в 2008 г. была собрана за счет государственных программ мониторинга, выполняемых Северо-Западным управлением гидрометслужбы (СЗ УГМС), АО «Севморгео» и Балтийской дирекцией по техническому обеспечению надзора на море (Росприроднадзор). В 1998 г. сборы бентоса в Финском заливе были проведены В.Е. Пановым (ЗИН РАН) и любезно переданы им автору для обработки.

Выражаю свою искреннюю признательность за разнообразную помощь всем сотрудникам научных коллективов, где посчастливилось работать автору: Лаборатории гидроэкологических исследований Государственного гидрологического института (ГГИ), Государственного унитарного предприятия по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды при СЗ УГМС, Лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии ЗИН РАН. Я благодарю участников экспедиций РГГМУ и АО «Севморгео», экипажи научно-исследовательских судов за техническую помощь и содействие в отборе проб. Особая благодарность Т. Р. Ереминой (РГГМУ), А. В. Исаеву (РГГМУ) и А. Е. Рыбалко («Севморгео») за предоставленную возможность работы в составе экспедиций этих организаций и прекрасную организацию полевых исследований. В ходе работы я чувствовал постоянную поддержку и внимание со стороны руководителей Лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии ЗИН РАН — академика РАН А. Ф. Алимова и член-корреспондента РАН С. М. Голубкова. Выражаю им огромную признательность.

Глава 1

Методологические аспекты изучения многолетней динамики численности донных животных

1.1. Обзор представлений о причинах долговременных изменений природной среды

Хотя неодинаковость в проявлении различных природных событий в разные годы и периоды привлекала внимание людей с давних времен, до сих пор нет установившихся взглядов на причины многолетней изменчивости природных процессов. Многочисленные исследования, выполненные в различных областях науки, свидетельствуют о повторяемости природных явлений через относительно регулярные промежутки времени, т. е. циклическом (ритмическом)* характере изменчивости параметров окружающей среды (Максимов, 1995; Антонов, 2007). Однако единого мнения о самой сущности этих циклов нет. Одни ученые признают ведущую роль в возбуждении колебаний за внешними (экзогенными) факторами, другие — за внутренними (эндогенными).

Среди экзогенных факторов фигурирует внушительный список космических и геофизических сил: солнечная активность, приливные силы, нутация полюсов, изменение скорости вращения Земли (Максимов, 1970; Антонов, 2007). При интерпретации природных циклов разные авторы могут делать акцент на каком-либо одном факторе или рассматривать группу из нескольких взаимодействующих факторов. Наиболее часто для объяснения долговременной изменчивости используются ритмы солнечной активности. В то же время Г. К. Ижевский и его последователи, анализируя цикличность океанологических характеристик, особое значение уделяют долгопериодным приливным силам, связанным, прежде всего, с лунными циклами (Ижевский, 1961; Елизаров, 1985; 2005). Как

* В литературе имеются различные трактовки содержания этих терминов. Ниже они используются как синонимы.

правило, механизм влияния внешних сил сторонниками этого направления даже и не рассматривается. В качестве достаточного аргумента считается выделение в многолетней динамике изучаемого процесса колебаний, период которых совпадает с каким-либо известным космогеофизическим циклом. Множество действующих сил, близость периодов некоторых космических ритмов, возможность их интерференции — все это затрудняет однозначную интерпретацию результатов. Часто создается возможность нескольких параллельных трактовок, когда динамика природного процесса может быть равно успешно приписана действию разных факторов.

В то же время доказана возможность возникновения собственных колебаний в системах атмосфера — океан и атмосфера — суша (Монин и др., 1974; Найденов, 2004). Более того, такие эндогенные силы влияют на геофизические факторы, широко используемые для объяснения природных циклов. В частности, еще В. В. Шулейкиным (Шулейкин, 1968) показано, что нутация полюсов может быть связана с сезонным перераспределением воздушных масс, ведущим к изменению момента инерции и смещению оси вращения планеты.

Необходимо отметить, что взгляды исследователей на причины долговременных изменений, на роль внешних и внутренних факторов постоянно менялись. Причем поскольку накопление информации в ходе многолетних наблюдений происходит, в силу понятных объективных причин, очень медленно, перемены взглядов во многом связаны не с реальным прогрессом в исследованиях, а с внешними обстоятельствами общественной жизни, тем, что можно назвать «научной модой». В частности, уходящие корнями в глубокую древность представления о влиянии космоса на земную жизнь получили свое второе рождение в середине XX в., чему, несомненно, способствовало освоение человеком космического пространства (Владимирский, 2017).

Описанная ситуация в равной степени применима ко всем отраслям знаний, изучающим долговременные процессы в природной среде, в том числе и к биологическим дисциплинам. В экологии в течение почти 100 лет длилась дискуссия о том, связана ли динамика численности животных с внешними факторами (в роли

которых, как правило, рассматривались климатические) или с процессами, происходящими внутри самих популяций (внутривидовая конкуренция) и/или сообществ (межвидовая конкуренция, отношения хищник — жертва, паразит — хозяин). К концу XX в. накал дискуссии снизился, и в настоящее время, как правило, признается роль и внешних, и внутренних факторов (*Bjørnstad, Grenfell, 2001; Stenseth et al., 2002; Stenseth, 2007*). Тем не менее остается немало исследователей, отстаивающих категоричные точки зрения.

В последние годы приоритет все чаще отдается климатическим факторам (*Кляшторин, Любушин, 2005; Houlihan et al., 2007; White, 2008*), что, по-видимому, в немалой степени объясняется общественным вниманием к проблеме глобального потепления. В конце XX в. в области исследования экологических последствий изменчивости климата был достигнут существенный прогресс, связанный с разработкой ряда климатических индексов, являющихся интегральными показателями погодных условий для обширных регионов (*Stenseth et al., 2003; Forchhammer, Post, 2004; Stenseth, Mysterud, 2005*). Не будет сильным преувеличением сказать, что, по сути дела, лишь с появлением этих индексов для экологов стало возможным изучение влияния климата как такового, т. е. некой осредненной для обширного пространства и/или периода времени характеристики погодных условий. Тогда как ранее при экологических исследованиях все сводилось к анализу влияния скорее не климата, а отдельных метеорологических факторов. Для исследованного нами района наиболее актуален индекс североатлантического колебания (*NAO* от английского *North Atlantic Oscillation*), оказывающий существенное влияние на водные и наземные экосистемы региона (гл. 2). Связанные с *NAO* изменения гидрологических и гидрохимических условий среды отражаются на биоте морских и пресных вод, в том числе и на донных сообществах (*Tunberg, Nelson, 1998; Смирнов, Смирнов, 1998; Ottersen et al., 2001; Drinkwater et al., 2003; Straile et al., 2003; George et al., 2004; Максимов, 2012*).

Из космогеофизических факторов, привлекаемых для объяснения долгосрочной изменчивости природы, в биологии наибольшую популярность получили солнечные циклы (обычно 11-лет-

ний цикл появления солнечных пятен). Хотя попытки связать биологические явления с процессами на Солнце известны с античных времен, родоначальником этого направления, получившего название гелиобиология, обычно считают А.Л. Чижевского, видевшего в солнечной деятельности причину повторяемости эпидемий, вспышки численности насекомых и многих других периодических явлений в живой природе и обществе (*Чижевский, 1976; 1995*). Необходимо отметить, однако, что подавляющее большинство, если не все исследователи, изучавшие динамику численности самых разных групп животных, предполагали не прямое влияние солнечной активности, а опосредованное, через климатические циклы (*Максимов, 1984; 1989; Бирман, 2004; Кривенко и др., 2008; Кривенко, 2011*). Подразумевается, что солнечные циклы влияют на ход атмосферных процессов, определяя изменчивость климата. Непосредственным фактором, влияющим на численность животных, таким образом, фактически являются гидрометеорологические условия.

Между тем среди специалистов в области гидрометеорологии отношение к так называемым солнечно-земным связям весьма неоднозначно. Камнем преткновения здесь служит ничтожность межгодовых колебаний поступающего на Землю потока солнечного излучения, амплитуда которых не превышает 0,1% (напр.: *Монин, Сонечкин, 2005; Gray et al., 2010; Мелешко, Алексеев, 2014*). Непонятно, как столь слабые энергетические воздействия могут существенно повлиять на климат. Региональный характер солнечно-земных связей также не укладывается в теоретические представления о едином воздействии деятельности Солнца на климат. В частности, изменения гидрометеорологических характеристик даже в географически близких районах часто идут в противофазе. Почву для сомнений дают и многочисленные случаи исчезновения связи, и даже смена знака корреляции между рядами метеорологических данных и солнечной активностью (*Чистяков, 1997; Чернышев, 1999; Мохов и др., 2006*). Ряд так называемых гелиоидроклиматических циклов, по представлениям сторонников гелиобиологии связанных с солнечной деятельностью, может иметь другую физическую природу. В частности, 11-летний

Оглавление

Введение.....	4
---------------	---

Глава 1

Методологические аспекты изучения многолетней динамики численности донных животных

1.1. Обзор представлений о причинах долговременных изменений природной среды	8
1.2. Уровень интерпретации данных	14
1.3. Масштаб изменений	17

Глава 2

Описание района исследований

2.1. Краткая физико-географическая, гидрологическая и гидрохимическая характеристика вершины Финского залива	21
2.2. Крупномасштабные изменения гидрометеорологических факторов в вершине Финского залива в XX столетии	34
2.2.1. Основные режимобразующие факторы.....	34
2.2.2. Кислородный режим придонных вод	37

Глава 3

Материал и методы его сбора.....	45
----------------------------------	----

Глава 4

Общая характеристика донной макрофауны вершины Финского залива

4.1. История изучения.....	54
4.2. Качественный состав донной макрофауны	56
4.3. Причины фаунистической бедности макрозообентоса открытых районов восточной части Финского залива.....	62
4.4. Массовые виды донных макробеспозвоночных	64

Глава 5

Межгодовые и многолетние изменения количественного развития донных макробеспозвоночных

5.1. Общие вопросы	73
5.2. Межгодовые изменения	73
5.2.1. Восточный мелководный район	73
5.2.2. Глубоководная зона	78
5.3. Многолетние изменения	90
5.3.1. Изменения в глубоководной зоне, связанные с периодическим возникновением придонной гипоксии	90
5.3.2. Невская губа	95
5.3.3. Многолетние изменения макрозообентоса в Лужско-Копорском районе	109

Глава 6

Изменения видового состава макрозообентоса

6.1. История фауны	121
6.2. Вселение чужеродных видов кольчатых червей в глубоководные районы восточной части Финского залива	124
6.2.1. <i>Tubificoides pseudogaster</i>	125
6.2.2. <i>Marenzelleria arctica</i>	132
6.2.3. Биогеографические аспекты инвазии аннелид	140
6.3. Многолетняя динамика сообществ макрозообентоса	143

Глава 7

Влияние изменений в бентосе на экосистемные процессы

7.1. Общие вопросы	161
7.2. Биогеохимические последствия инвазии <i>Marenzelleria</i> spp. в Северной Балтике	162
7.3. Режимная перестройка экосистемы восточной части Финского залива вследствие масштабной инвазии полихет <i>Marenzelleria arctica</i>	165
7.4. Последствия изменений в бентосе для трофической структуры экосистемы восточной части Финского залива	172

Глава 8**Закономерности многолетней динамики макрозообентоса**

8.1. Значительная изменчивость макрозообентоса восточной части Финского залива и ее причины	183
8.2. Взаимодействие разномасштабных процессов	186
8.3. Динамические процессы в донных сообществах других водоемов	194
Выводы	200
Литература	203

Научное издание

Алексей Александрович Максимов

**Межгодовая и многолетняя динамика
макрозообентоса
на примере вершины Финского залива**

Корректор *М. А. Иванова*
Оригинал-макет *А. А. Крыласов*
Дизайн обложки *И. А. Тимофеев*

Подписано в печать 15.11.2018. Формат 60×90/16
Бумага офсетная. Печать офсетная
Усл.-печ. л. 16,25
Тираж 300 экз. Заказ № 1395

Издательство «Нестор-История»
197110 Санкт-Петербург, ул. Петрозаводская, д. 7
Тел. (812)235-15-86
e-mail: nestor_historia@list.ru
www.nestorbook.ru

Отпечатано в типографии
издательства «Нестор-История»
Тел. (812)235-15-86