

УДК 574.587:591.524.11(261.243)

© А. А. Максимов^{1*}, Н. А. Березина¹, О. Б. Максимова², 2024

¹Зоологический институт Российской академии наук, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1

²Санкт-Петербургский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, 199053 Санкт-Петербург, наб. Макарова, д. 26

*alexeymaximov@mail.ru

МАКРОЗООБЕНТОС ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ВЛИЯНИЕ НА БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ

Статья поступила в редакцию 16.01.24, после доработки 03.06.2024, принята в печать 09.06.2024

Аннотация

Макрозообентос играет важную роль в биогеохимических процессах. В восточной части Финского залива в последние десятилетия макрозообентос быстро меняется вследствие массового развития чужеродных видов кольчатых червей. На основе данных наблюдений на 24 станциях в 2019–2021 гг. рассмотрено современное состояние донных сообществ Финского залива. По сравнению с началом 2010-х гг. в открытых районах залива увеличилась биомасса двусторчатых моллюсков *Macoma balthica*. Практически восстановились популяции ледниковых реликтовых ракообразных, сильно сократившиеся в начале 2000-х гг., вследствие придонной гипоксии. Это привело к снижению доли чужеродных полихет *Marenzelleria* spp. в численности и биомассе макрозообентоса. Также увеличилось количество олигохет за счет распространения чужеродного вида *Tubificoides pseudogaster*. Вследствие различий видов по образу жизни и биотурбационной деятельности произошедшие изменения в бентосе должны влиять на процессы на границе вода — дно. Вероятно, увеличение поступления фосфора из донных осадков в современных условиях по сравнению с периодом тотального доминирования полихет в донных сообществах в начале 2010-х гг.

Ключевые слова: зообентос, донные сообщества, чужеродные виды, полихеты, олигохеты, *Marenzelleria* spp., биотурбация, хлорофилл, Балтийское море

UDC 574.587:591.524.11(261.243)

© А. А. Maximov^{1*}, N. A. Berezina¹, O. B. Maximova², 2024

¹Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, 1 Universitetskaya Nab., 199034, St. Petersburg, Russia

²Saint Petersburg Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, 26 Nab. Makarova, 199053, St Petersburg, Russia

*alexeymaximov@mail.ru

MACROZOOBENTHOS OF THE EASTERN GULF OF FINLAND: CURRENT STATE AND INFLUENCE ON BIOGEOCHEMICAL PROCESSES

Received 16.01.24, Revised 03.06.2024, Accepted 09.06.2024

Abstract

Macrozoobenthos plays an important role in biogeochemical processes. In the eastern part of the Gulf of Finland, macrozoobenthos has been changing rapidly in recent decades due to the massive development of alien species of annelids. The current state of benthic communities in the Gulf of Finland is considered based on data at 24 stations in 2019–2021. In open areas of the bay, the biomass of the bivalves *Macoma balthica* increased as compared to the beginning of the 2010s. The populations of glacial relict crustaceans, which had greatly decreased in the early 2000s due to benthic hypoxia, have practically recovered. The abundance of oligochaetes has also increased due to the spread of the alien species *Tubificoides pseudogaster*. This led to a decrease in the proportion of alien polychaetes *Marenzelleria* spp. in the abundance and biomass of macrozoobenthos. Due to differences between species in living and bioturbation activity, the changes that have occurred in the benthos should affect the processes at the water–bottom interface. There is likely to be an increase in the supply of phosphorus from bottom sediments under modern conditions compared to the period of total dominance of polychaetes in benthic communities in the early 2010s.

Keywords: zoobenthos, benthic communities, alien species, polychaetes, oligochaetes, *Marenzelleria* spp., bioturbation, chlorophyll, Baltic Sea

Ссылка для цитирования: Максимов А.А., Березина Н.А., Максимова О.Б. Макрозообентос восточной части Финского залива: современное состояние и влияние на биогеохимические процессы // Фундаментальная и прикладная гидрофизика. 2024. Т. 17, № 2. С. 81–93. doi:10.59887/2073-6673.2024.17(2)-7

For citation: Maximov A.A., Berezina N.A., Maximova O.B. Macrozoobenthos of The Eastern Gulf of Finland: Current State and Influence on Biogeochemical Processes. *Fundamental and Applied Hydrophysics*. 2024, 17, 2, 81–93. doi:10.59887/2073-6673.2024.17(2)-7

1. Введение

Организмы макрозообентоса играют важную роль в биогеохимических процессах в водных экосистемах. Биотурбационная деятельность донных макробеспозвоночных изменяет физические и химические свойства поверхностного слоя донных осадков, существенным образом влияя на потоки биогенных элементов через границу раздела между водой и донными отложениями [1, 2].

Хотя изучению макрозообентоса восточной части Финского залива посвящены десятки публикаций, сведения эти несколько устарели, учитывая значительную временную изменчивость характерную для донного населения этого водоема. В последние десятилетия изменения в бентосе были связаны с массовым развитием чужеродных видов кольчатых червей, прежде всего полихет *Marenzelleria arctica* и олигохет *Tubificoides pseudogaster* [3, 4]. Кольчатые черви хорошо известны как преобразователи среды. Посредством биотурбации (перемешивания грунта) и биоирригации (создания сети каналов, способствующей проникновению кислорода в толщу грунта) они изменяют физическую структуру донных осадков и ускоряют обменные процессы на поверхности раздела между водой и донными отложениями [5, 6].

В последние годы исследования бентоса Финского залива проводились российскими экспедициями, работавшими в Балтийском море [7, 8]. Однако, подробных сведений по бентосу российских вод в этих работах не приводится. Опубликованы только данные по зообентосу станций, расположенных, преимущественно, к западу от о. Мощный [9].

Цели настоящей работы: 1) представить актуальные данные по составу и количественному развитию макрозообентоса района Финского залива между островами Котлин и Мощный. При этом особое внимание было уделено современному состоянию популяций недавно вселившихся видов кольчатых червей; 2) оценить возможные последствия изменений донной фауны для биогеохимических процессов в восточной части Финского залива.

2. Материалы и методы

Материал собирали на 24 станциях с 2019 по 2021 гг. (рис. 1). На девяти из них наблюдения проводили на протяжении всех трех лет исследований. Всего было выполнено 49 бентосных станций (включая повторные сборы на отдельных станциях) в диапазоне глубин 10–52 м: в августе 2019 г. (17 станций), сентябре 2020 г. (16 станций) и июле 2021 г. (16 станций). Данные по численности макрозообентоса в 2019 и 2020 гг. были частично (сборы на станциях глубже 27 м) опубликованы в работе [10], посвященной апробации в качестве индикатора экологического состояния балтийских вод нового индекса, основанного на соотношении полихет и амфипод, ранее предложенного для эстуарных и прибрежных сообществ [11].

Для сбора макрозообентоса использовали дночерпатель Ван-Вина (площадь захвата 0,025 м²). Как правило, на каждой станции отбирали три пробы. Грунт промывали через сито с ячейей 0,4 мм и фиксировали 4 % формалином. В лаборатории животных распределяли по видам или систематическим группам, подсчитывали их количество и взвешивали после обсушки на фильтровальной бумаге с точностью до 1 мг. Олигохет и личинок хирономид, определение которых требует предварительного препарирования материала, взвешивали вместе.

Разнообразие бентоса оценивали с помощью индекса Шеннона: $H = -\sum_{i=1}^N \frac{N_i}{N} \cdot \log_2 \left(\frac{N_i}{N} \right)$, где N_i — численность i -го вида, экз./м², N — суммарная численность всего макрозообентоса. Индекс был рассчитан только для 2019 и 2020 гг. поскольку в 2021 г. олигохет и личинок хирономид до вида не определяли.

Для характеристики трофических условий местообитаний макрозообентоса определяли содержание в воде хлорофилла «а». Через мембранный фильтр (Владипор, Россия) с диаметром пор около 1 мкм отфильтровывали 0,5–1 л воды, взятой интегрально из эвфотической зоны, толщина которой принималась равной утроенной величины прозрачности по диску Секки. Концентрацию хлорофилла «а» определяли в ацетоновом экстракте на спектрофотометре UV-1800 (Shimadzu, Япония) методом, рекомендованным ЮНЕСКО [12]. В пробах грунта определяли содержание органического углерода ($C_{орг.}$) методом Тюрина [13]. Результаты представлены в процентах на сухую массу донных отложений.

3. Современное распределение макрозообентоса

Исследованные участки залива сильно различались по уровню трофности (табл. 1). В районе о. Котлин концентрация хлорофилла «а» достигала почти 20 мкг/л и снижалась в западном направлении. В 2020 и 2021 гг. повышенное содержание хлорофилла (около 10 мкг/л) отмечалось также в Лужской губе и на станциях, расположенных вблизи Выборгского залива (20F и ФЗ-19). В открытых районах залива концентрация хлорофилла изменялась в пределах 1–6 мкг/л.

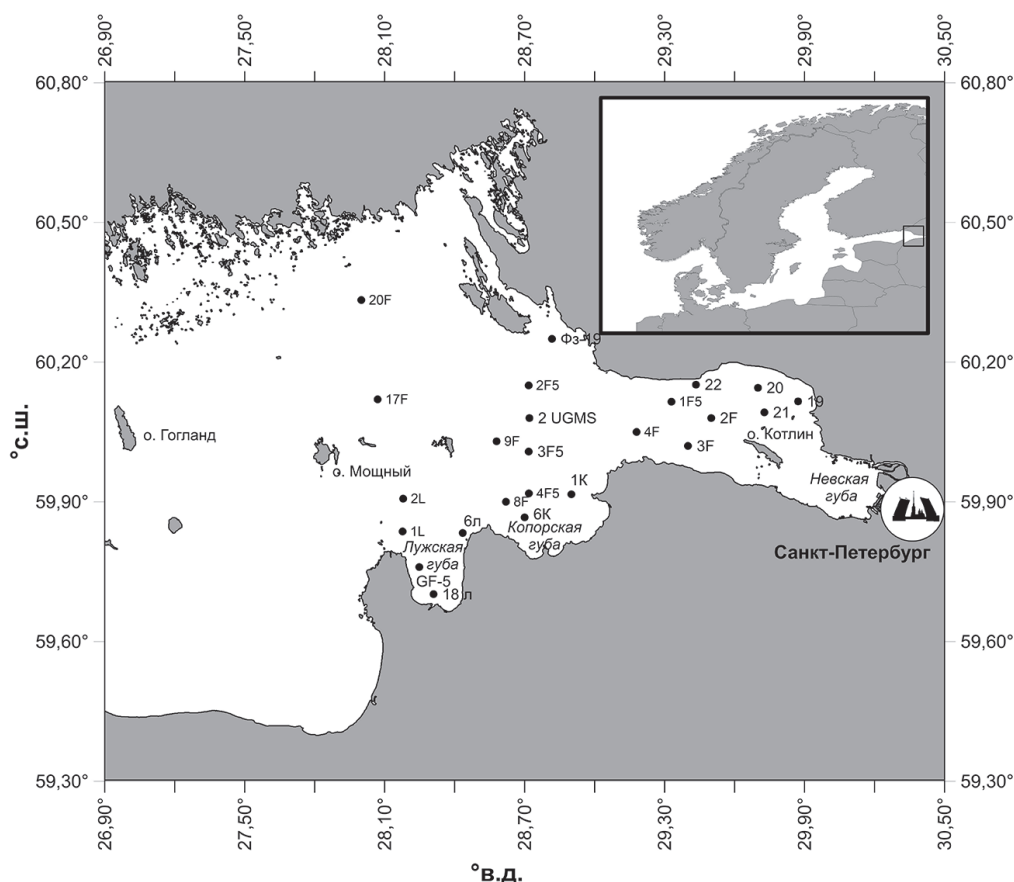


Рис. 1. Схема расположения бентосных станций в восточной части Финского залива

Fig. 1. Map with benthic stations in the eastern part of the Gulf of Finland

Распределение $C_{\text{орг}}$ (табл. 1) в целом соответствовало правилу вертикальной зональности. На песчаных грунтах, залегающих преимущественно на глубинах менее 20 м (станции 19, 21, 22), содержание органического углерода не превышало 1 %, на глубоководных илах в удаленных от берега районах (станции 17F, 20F) достигало 7 %.

Таблица 1

Table 1

Концентрация хлорофилла «а» (мкг/л) и содержание органического углерода ($C_{\text{орг}}$, %) на исследованных станциях в 2019–2021 гг.

Concentration of chlorophyll “a” ($\mu\text{g/l}$) and organic carbon content ($C_{\text{орг}}$, %) at the studied stations in 2019–2021

Станция	Хлорофилл «а», мкг/л			$C_{\text{орг}}$, %		
	Дата отбора			Дата отбора		
	6–9.08.19	15–17.09.20	27–29.07.21	6–9.08.19	15–17.09.20	27–29.07.21
19	17,26	нд	нд	0,5	нд	нд
20	19,16	нд	нд	4,1	нд	нд
21	11,04	12,08	12,19	0,9	2,4	2,1
22	11,5	нд	нд	0,4	нд	нд
2F	12,72	11,14	12,06	1,2	2,6	2,5
3F	12,51	12,36	13,81	1,5	0,7	0,6
1F5	7,49	нд	нд	2,6	нд	нд
4F	6,15	6,44	3,94	2,1	0,5	1,5

Станция	Хлорофилл «а», мкг/л			C _{орг.} , %		
	Дата отбора			Дата отбора		
	6–9.08.19	15–17.09.20	27–29.07.21	6–9.08.19	15–17.09.20	27–29.07.21
Фз-19	нд	10,43	6,17	нд	3,9	2,2
2F5	6,28	нд	нд	2,0	нд	нд
2UGMS	6,71	2,06	1,65	3,1	4,3	3,9
9F	4,62	8,33	2,45	2,5	5,9	2,0
3F5	5,97	нд	нд	0,5	нд	нд
1K	5,24	2,57	2,68	1,1	4,8	4,2
6K	4,64	7,08	5,29	3,1	4,7	3,9
8F	6,46	нд	4,89	2	нд	4,8
4F5	4,77	нд	нд	1,5	нд	нд
6л	нд	9,65	0,83	нд	0,5	1,2
18 л	нд	8,97	7,67	нд	5,3	6,0
20F	нд	9,66	1,39	нд	7,0	6,2
17F	5,54	4,42	2,31	4,1	7,1	5,8
1L	нд	6,98	5,4	нд	5,6	6,0
2L	нд	4,99	3,84	нд	7,0	6,9

Примечание: нд — нет данных

Макрозообентос исследованных участков Финского залива был представлен 40 видами, относящихся к следующим систематическим группам: олигохеты (23 вида), полихеты (3 вида), немертины (1 вид), моллюски (3 вида), ракообразные (4 вида) и личинки хирономид (6 видов).

Наиболее богатая в качественном отношении группа — олигохеты (23 вида). В глубоководной (> 30м) зоне залива распространены *Tubificoides pseudogaster* (подсемейство Tubificinae) и представители подсемейства Naidinae *Nais elinguis*, *Paranais litoralis*, *Paranais frici*. На более мелководных участках, как правило, доминируют *Potamothenix hammoniensis* и *Limnodrilus hoffmeisteri*. Последний вид доминировал на станциях, расположенных в сильно опресненном районе вблизи о. Котлин, на границе с Невской губой. Распространение большинства представителей остальных групп бентоса было ограничено мелководными прибрежными участками. Из полихет многочисленны и широко распространены были только *Marenzelleria* spp.¹, встреченные на всей исследованной акватории. Моллюски на большей части акватории были представлены одним видом *Macoma balthica*. ракообразные — двумя ледниковыми реликтовыми видами *Monoporeia affinis* и *Saduria entomon*. Остальные моллюски и ракообразные, также как немертины *Cyanophthalma obscura* и личинки хирономид преимущественно населяли прибрежные отмели и отсутствовали в глубоководных участках залива.

Численность и биомасса макрозообентоса варьировались в широких пределах (рис. 2 и 3). В целом, однако, можно отметить, что в открытых участках залива численность бентоса была ниже по сравнению с более мелководными участками в районе о. Котлин, Копорской и Лужской губах, где наблюдалось массовое развитие олигохет и полихет (рис. 2 и 4). Максимальная биомасса отмечена на станциях, расположенных вдоль южного побережья залива за счет двустворчатых моллюсков *M. balthica*, на долю которых приходилось до 90 % суммарной биомассы макрозообентоса (рис. 5).

Видовое разнообразие макрозообентоса было довольно высоким. Индекс разнообразия Шеннона в 2019–2020 гг. почти на всех станциях превышал 1 (рис. 6). Наиболее высокие величины индекса (>2.0) отмечены преимущественно на станциях с песчаным грунтом в Лужско-Копорском районе и вблизи о. Котлин.

¹ Группа трудноразличимых близкородственных видов, из которых в российских водах Финского залива отмечены два вида *Marenzelleria neglecta* и *Marenzelleria arctica* (Максимов, 2018). В открытых районах залива, где проводилось исследование, встречается главным образом *M. arctica*.

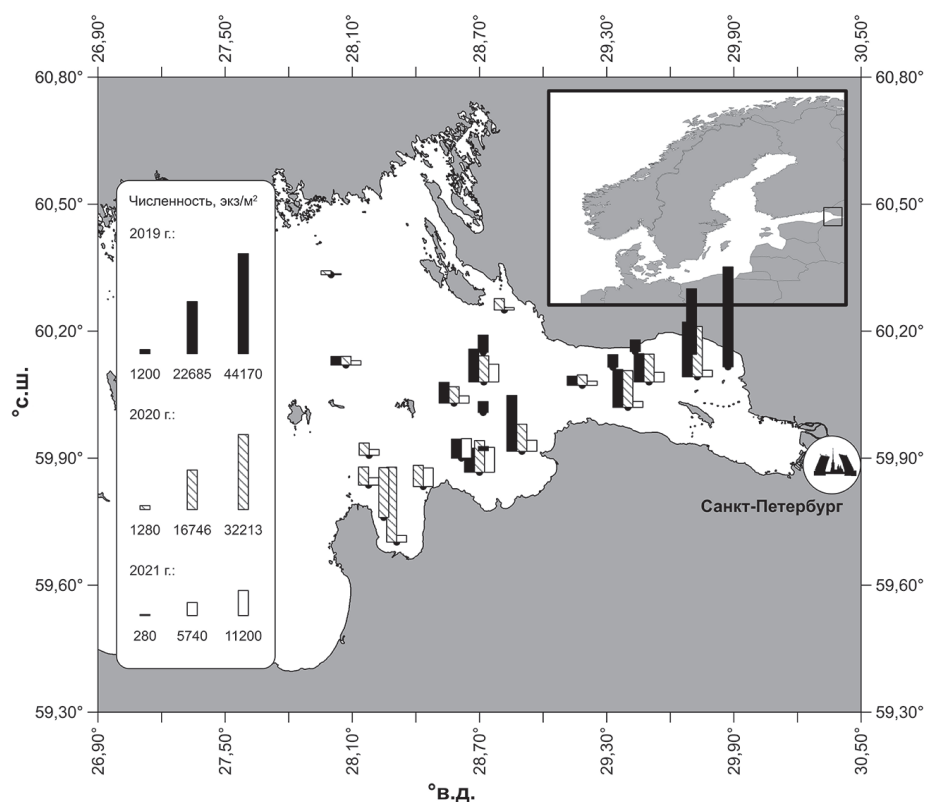


Рис. 2. Численность макрозообентоса (экз./м²) на исследованных станциях в 2019–2021 гг.

Fig. 2. Abundance of macrozoobenthos (ind./m²) at the studied stations in 2019–2021

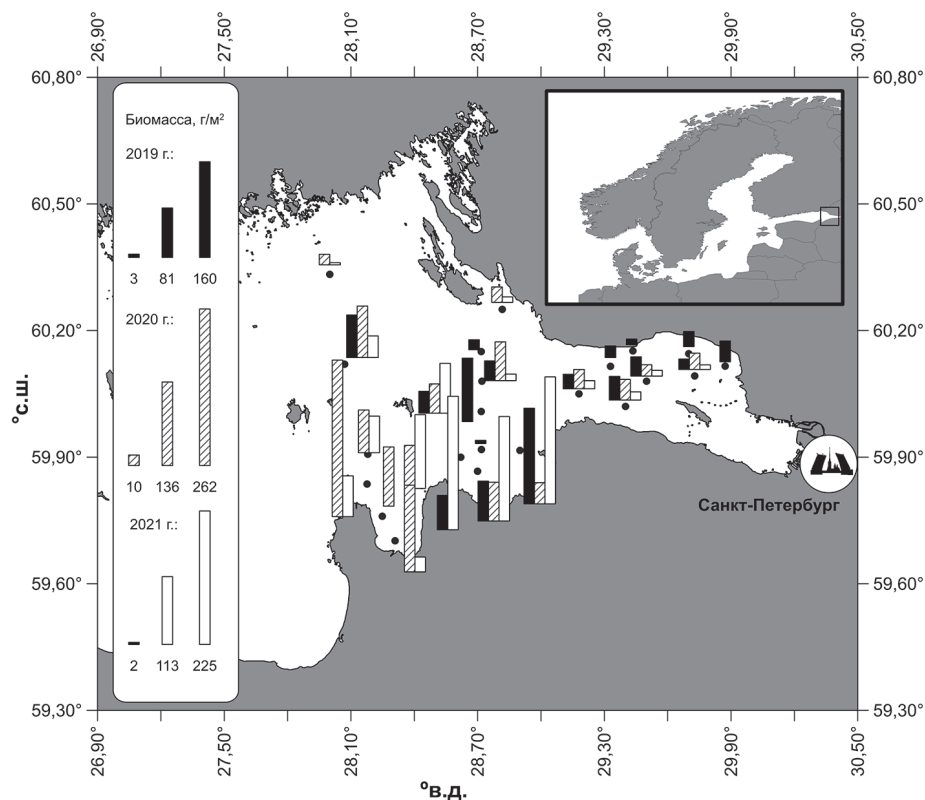


Рис. 3. Биомасса макрозообентоса (г/м²) на исследованных станциях в 2019–2021 гг.

Fig. 3. Biomass of macrozoobenthos (g/m²) at the studied stations in 2019–2021

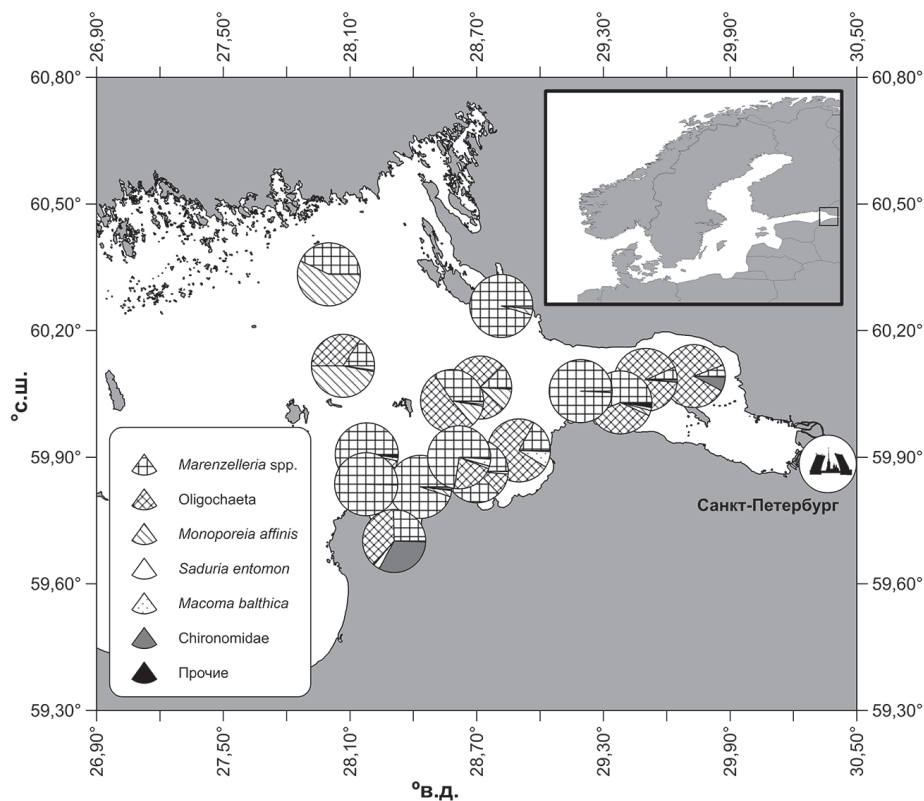


Рис. 4. Доля доминирующих таксонов в общей численности макрозообентоса в 2021 г.

Fig. 4. Share of dominant taxa in the total abundance of macrozoobenthos in 2021

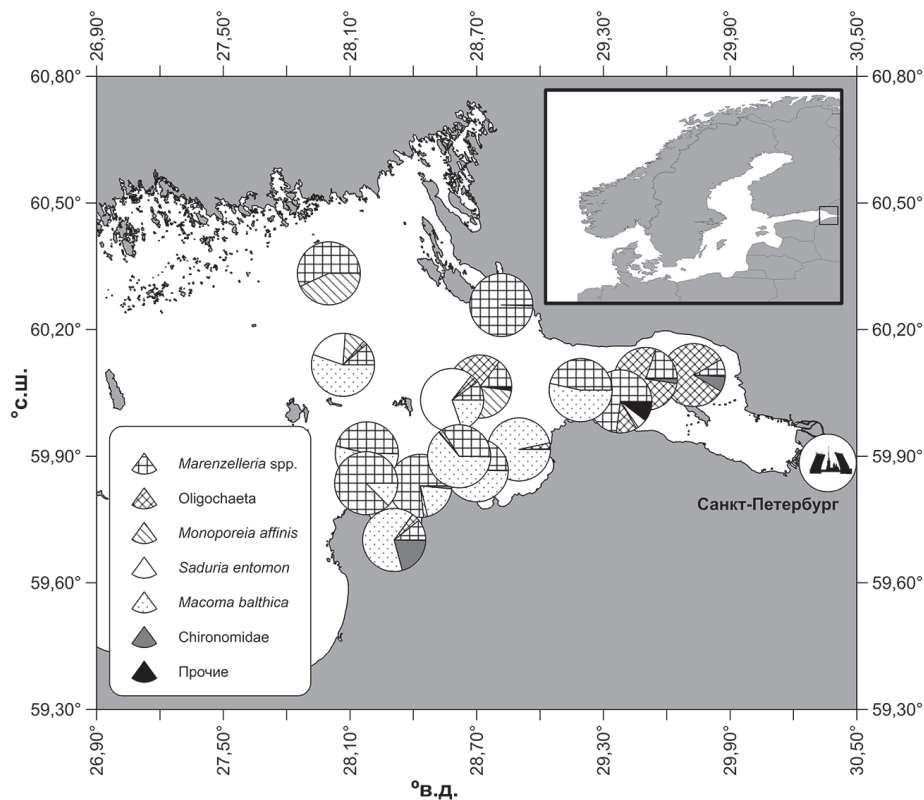


Рис. 5. Доля доминирующих таксонов в общей биомассе макрозообентоса в 2021 г.

Fig. 5. Share of dominant taxa in the total biomass of macrozoobenthos in 2021

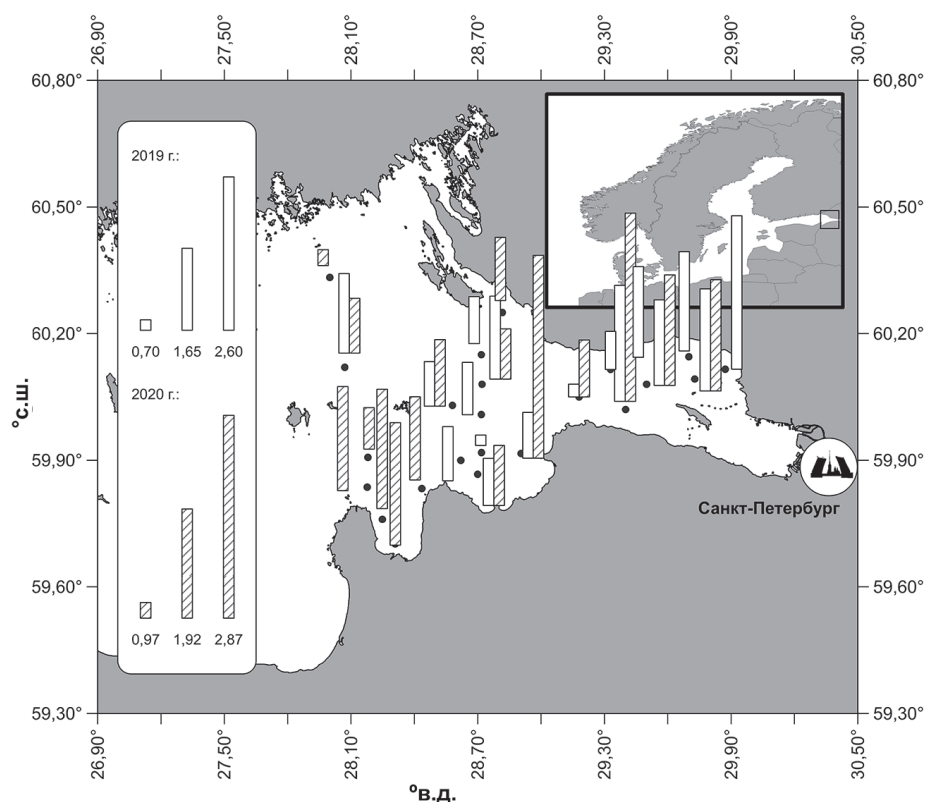


Рис. 6. Индекс разнообразия Шеннона макрозообентоса в 2019 и 2020 гг.

Fig. 6. Shannon index of macrozoobenthos diversity in 2019 and 2020

4. Чужеродные виды кольчатых червей

В начале XXI века донная фауна Финского залива пополнилась тремя видами кольчатых червей: *Tubificoides pseudogaster* (Oligochaeta; Tubificinae), *Marenzelleria arctica* (Polychaeta; Spionidae) и *Laonome xeprovala* (Polychaeta; Sabellidae). Первая находка *T. pseudogaster* в Финском заливе относится к концу прошлого столетия, однако, долгие годы обнаруженное локальное поселение оставалось единственным [3]. Активное распространение этих олигохет имело место уже в 2000-х гг., зона распространения этого вида особенно увеличилась в последние несколько лет. В 2019–2021 гг. *T. pseudogaster* был встречен на всех станциях глубже 30 м, за исключением ст. 20F (табл. 2). Несколько позднее (вероятно, в 2008 г.) в российские воды Финского залива проникли полихеты *M. arctica* [3]. Уже на следующий год они стали ведущим представителем макрозообентоса, заняв большую часть акватории залива, где вплоть до настоящего времени доминируют в составе донных сообществ по численности и биомассе. В 2019–2021 гг. эти полихеты были обнаружены на всех исследованных станциях (табл. 2). Последняя находка — полихета *L. xeprovala*, впервые обнаруженная в Лужской губе в 2018 г. [14]. В ходе данного исследования этот вид был найден только на ст. 18 л в Лужской губе в 2020 г. (табл. 2). В 2021 г. *L. xeprovala* не был обнаружен.

Таким образом, вселившиеся черви *T. pseudogaster* и *M. arctica* к настоящему времени стали одними из наиболее многочисленных представителей донной фауны восточной части Финского залива. Их роль особенно значительна в глубоководных районах, занимающих большую часть акватории залива, где присутствуют оба вида. Ситуация с недавно вселившимся *L. xeprovala* пока остается неясной. По мнению Тамулениса и др. [14], в будущем этот вид, вероятно, также сможет расселиться по всей акватории залива.

Сравнивая современные данные с данными исследований в период до инвазии *T. pseudogaster* и *M. arctica*, необходимо отметить существенное увеличение количественных характеристик макрозообентоса в глубоководных районах залива, причем не только за счет чужеродных червей.

Увеличение биомассы в значительной степени связано с массовым развитием нативных моллюсков *M. balthica*. Наши результаты свидетельствуют, что развитие вселенцев, в целом, не привело к заметному снижению численности и биомассы ранее обитавших в Финском заливе видов. В 2019–2021 гг. биомасса трех доминирующих нативных видов *M. affinis*, *S. entomon* и *M. balthica* в глубоководном районе составляла

Таблица 2

Table 2

Численность (экз./м²) чужеродных кольчатых червей на исследованных станциях в 2019–2021 гг.
 Для станций, на которых проводились повторные наблюдения, приведены минимальная и максимальная
 величины численности. Прочерк означает отсутствие вида

Abundance (ind./m²) of alien annelids at the studied stations in 2019–2021.
 For stations at which repeated observations were carried out, the minimum and maximum abundance
 values are given. A dash means no species

№ станции	Глубина, м	Грунт	<i>Marenzelleria</i> spp.	<i>Tubificoides pseudogaster</i>	<i>Laonome xeprovala</i>
19	10	илистый песок	1950	—	—
20	12	ил	160	—	—
21	13–14	ил	93–640	—	—
22	19	ил	540	—	—
2F	19–23	ил	280–6750	—	—
3F	20–24	Песчаный ил	1413–6490	—	—
1F5	26	ил	3960	—	—
4F	27–30	ил	1733–3280	—	—
Фз-19	27–28	ил	827–2947	—	—
2F5	38	ил	1190	4960	—
2 UGMS	35–38	ил	973–2800	6640–7320	—
9F	35–36	Ил, конкреции	960–1440	3800–6400	—
3F5	25	Глина, конкреции	3370	330	—
1K	20–21	Илистый песок	747–19080	—	—
6K	25–27	ил	5640–9800	160–573	—
8F	28–30	ил	2230–6347	5160	—
4F5	30	ил	1040	130	—
6л	27–29	ил	5973–7853	1013	—
18 л	10	ил	587–720	—	187
GF-5	22	ил	6627	—	—
20F	47–49	ил	120–780	0	—
17F	52	ил	280–2020	20–213	—
2L	33	ил	2173–2267	1587	—
1L	27	ил	3213–5400	13	—

около 40 г/м² (табл. 3), в то время как в доинвазионный период с 1965 по 1995 гг. средняя биомасса всего макрозообентоса там не превышала 27 г/м² [15]. Произошли некоторые изменения в структуре глубоководных донных сообществ вследствие уменьшения значимости ледниковых реликтовых ракообразных *M. affinis* и *S. entomon*. Однако численность их сократилась еще в доинвазионный период из-за ухудшения кислородного режима глубинных вод Финского залива. Снижение численности реликтовых амфипод *M. affinis* также наблюдалось на ранних стадиях инвазии *T. pseudogaster* [3]. Однако к настоящему времени популяция амфипод практически восстановилась. В частности, на станции 2 UGMS в 2019–2021 гг. биомасса *M. affinis* варьировалась в пределах 2,2–8,2 г/м², что вполне сопоставимо со среднегодовыми величинами биомассы, отмечавшимися здесь с 1985 по 1990 гг. — 2,1–20,97 г/м² [3]. Необходимо отметить, что увеличение численности и биомассы моллюсков *M. balthica* на фоне сокращения численности ракообразных характерно и для других районов Балтийского моря, что связывают с изменением климата [16].

Таблица 3

Table 3

Средняя биомасса доминирующих таксонов макрозообентоса в разных районах Финского залива в 2019–2021 гг.

Average biomass of dominant macrozoobenthos taxa in different areas of the Gulf of Finland in 2019–2021

Таксон	Мелководный район	Глубоководный район	Копорская губа	Лужская губа
<i>Marenzelleria</i> spp.	7,36±1,78	11,96±2,45	22,69±8,00	45,7±12,37
Oligochaeta	7,35±1,65	2,14±0,59	4,99±0,67	3,65±2,01

Окончание табл. 3

Fin table 3

Таксон	Мелководный район	Глубоководный район	Копорская губа	Лужская губа
<i>Monoporeia affinis</i>	0,13±0,05	1,97±0,51	0,26±0,10	0,61±0,36
<i>Saduria entomon</i>	0,4±0,31	11,4±4,56	0,02±0,01	<0,01
<i>Macoma balthica</i>	2,78±1,28	27,13±13,83	77,56±21,00	28,74±14,25
Chironomidae	0,95±0,47	<0,01	<0,01	2,88±1,77
Прочие	0,32±0,12	0,02±0,01	0,12±0,07	0,18±0,15
Макрозообентос	19,29±2,46	54,64±14,96	105,65±25,29	81,74±15,30

5. Влияние изменений макрозообентоса на биогеохимические процессы

Хотя роль донных организмов в обменных процессах на границе вода — грунт давно осознана [напр. 1], в исследовательской практике им долгое время не уделялось должного внимания. В частности, при моделировании биогеохимических процессов в Балтийском море внимание исследователей традиционно было сосредоточено на пелагических процессах [2, 17].

Макрозообентос в качестве фактора ускорения обменных придонных процессов в Балтийском море заинтересовал исследователей только в 2010-х гг., что связано с масштабной инвазией полихет рода *Marenzelleria*. Вселившиеся полихеты перекапывают грунт значительно глубже, чем местные балтийские виды донных беспозвоночных, существенно влияя на биогеохимические процессы в поверхностном слое донных осадков посредством их биотурбации (перемешивания) и биоирригации (создания сети каналов, способствующей проникновению кислорода в толщу грунта). Известно, что цикл фосфора тесно связан с кислородными условиями. При гипоксии наблюдается выход соединений фосфора из донных отложений [18]. Благодаря аэрации донных отложений полихетами увеличивается их способность удерживать соединения фосфора, и концентрация фосфатов в толще воды снижается [19, 20]. Резкие изменения в бентосе стимулировали исследования, посвящённые различным аспектам деятельности *Marenzelleria* spp., в разных регионах Балтийского моря. В частности, в восточной части Финского залива были исследованы изменения в донных отложениях залива после инвазии полихет [21, 22], оценено влияние представителей макрозообентоса на поток фосфатов на границе раздела вода—донные отложения [23], оценено преобразование биогенного режима водоема после инвазии полихет [24], проведено моделирование процесса эвтрофирования Финского залива [25] и биогеохимических процессов в донных отложениях [26] с учётом биоирригационной активности *Marenzelleria* spp.

Современный период отличается от начальной стадии инвазии, когда макрозообентос был представлен практически монокультурой *Marenzelleria* spp., значительно большей долей других видов в общей численности и биомассе бентоса (рис. 4, 5, табл. 3). По биомассе на большей части акватории на первое место вышли двустворчатые моллюски *M. balthica*. Увеличилась биомасса олигохет из-за распространения *T. pseudogaster* в глубоководных районах, где олигохеты ранее отсутствовали. В глубоководной зоне более значительную роль также стали играть реликтовые ракообразные. Перечисленные виды отличаются по образу жизни и, соответственно, влиянию на физико-химические свойства донных осадков и обменные процессы на границе воды и донных отложений.

M. arctica строят норки преимущественно U-образной формы [27]. Прокачивая через них воду, полихеты способствуют проникновению кислорода вглубь грунта. Реликтовые амфиподы *M. affinis* также способствуют аэрации донных отложений [28]. До инвазии полихет этот вид рассматривался как важнейший биотурбатор донных осадков в Балтийском море. Деятельность амфипод улучшает кислородный режим донных осадков, увеличивает скорость минерализации органических веществ, ускоряет денитрификацию и потоки биогенных веществ на границе вода—дно [28]. Причем влияние *M. affinis* и *Marenzelleria* spp. на придонные обменные процессы может быть особенно эффективно, поскольку оба вида способны к ночным вертикальным миграциям, выходя из донных отложений в водную толщу в ночное время [29]. С другой стороны, отмечен противоположный эффект действия амфипод и червей на концентрацию металлов (особенно, кадмия) в донных осадках Финского залива [10], что может свидетельствовать о наличии существенных различий в характере биотурбационной деятельности между *M. affinis* и *Marenzelleria* spp.

Биотурбация донных отложений моллюсками *M. balthica* стимулирует поступление фосфатов и соединений азота в водную толщу [30, 31], способствуя эвтрофированию. Хотя двустворчатые моллюски могут глубоко зарываться в грунт, в отличие от полихет и амфипод, они хуже вентилируют толщу донных осадков, по-видимому, поскольку используют для дыхания сифон, располагающийся вблизи поверхности дна. В тоже время глубокие норки этих моллюсков способствуют переносу поровых вод из анаэробных слоев

донных отложений в придонный слой, обогащая придонные воды неорганическими соединениями азота и фосфора [30, 31]. Однако, по-видимому, имеет место и противоположный эффект: в силу значительной (>10 лет) продолжительности жизни *M. balthica* значительное количество биогенных элементов накапливается в теле самих моллюсков и медленнее возвращается в водную среду.

Олигохета *T. pseudogaster* относится к подсемейству Tubificinae отряда Tubificida. Представители этого семейства существенно влияют на обменные процессы через границу раздела между водой и донными осадками, особенно в пресных водоемах, чему посвящена обширная литература [32]. Во всех работах отмечается увеличение выноса биогенных элементов в несколько раз в результате деятельности олигохет. Тубифициды зарываются в ил головным отделом. Они заглатывают грунт на глубине 2–5 см, пропускают его через кишечник и выбрасывают в виде фекальных пеллет на поверхность дна [5]. Вследствие такого, так называемого «конвейерного питания» олигохет происходит постоянное перемещение материала из нижних обедненных кислородом (и соответственно обогащенных фосфором) слоев грунта на границу вода — дно.

Данные натурных гидрохимических наблюдений и измерений потока фосфора через границу раздела между водой и донными отложениями в восточной части Финского залива, а также результаты математического моделирования свидетельствуют об уменьшении поступления фосфора из донных осадков в 2010-х гг. после вселения *M. arctica* [23–25]. Это привело к увеличению соотношения азот/фосфор и ряду положительных изменений в экосистеме залива, в частности, к уменьшению биомассы фитопланктона, особенно азотофиксирующих цианобактерий, и концентрации хлорофилла [24]. Исследования, проведенные в 2015 г., показали, что поток фосфора из донных отложений в восточной части Финского залива отрицательно коррелировал с численностью и биомассой полихет *M. arctica*, но положительно с биомассой олигохет *T. pseudogaster* [23]. В середине 2010-х гг. распространение *T. pseudogaster* было слишком локальным, а количество других видов донных животных на большинстве станций не было столь значительно, чтобы оказать какое-либо существенное воздействие на процессы в масштабах всего водоема. Весьма вероятно, что произошедшие к настоящему времени изменения бентоса привели к увеличению выноса фосфора из донных осадков по сравнению с периодом тотального доминирования полихет в донных сообществах. Однако точный ответ могут дать только натурные исследования фосфорного обмена на границе воды и донных отложений в современных условиях.

6. Заключение

Проведенные исследования подтвердили сложившееся представление о высокой динамичности донных сообществ восточной части Финского залива. К настоящему времени одними из наиболее многочисленных представителей донной фауны залива стали чужеродные кольчатые черви *T. pseudogaster* и *M. arctica*. Развитие чужеродных червей не привело к заметному снижению численности и биомассы ранее обитавших в Финском заливе видов, вследствие чего образовались богатые в качественном и количественном отношении донные сообщества. Слагающие сообщества виды отличаются по образу жизни и своему влиянию на физико-химические свойства донных осадков и биогеохимические процессы. Кроме того, учитывая высокую плотность популяций донных животных в Финском заливе, есть все основания полагать возможность межвидовых взаимодействий, например, из-за соединения систем ходов разных видов. В силу различий в характере биотурбационной активности доминирующих в макрозообентосе восточной части Финского залива видов в настоящее время трудно оценить даже направление обменных процессов на границе вода—дно.

Благодарности

Авторы благодарят В.Г. Власову и И.Г. Ципленкину (ЗИН РАН) за помощь в обработке и определении материала, и двух анонимных рецензентов, чьи полезные замечания помогли существенно улучшить текст статьи.

Финансирование

Работа выполнена по госзаданию Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (темы № 122031100274-7 и 122031100283-9) при частичной поддержке Программы приграничного сотрудничества Россия—Эстония, ER90 HAZLESS (2019–2021).

Funding

This work was carried out under the State order of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (theme № 122031100274-7 and 122031100283-9) with partial support of the Russia-Estonia Cross-Border Cooperation Program, ER90 HAZLESS (2019–2021).

Литература

1. Бреховских В.Ф., Казмирук В.Д., Вишневская Г.Н. Биота в процессах массопереноса в водных объектах. М.: Наука, 2008. 315 с.
2. Ehrnsten E., Savchuk O., Gustafsson B. Modelling the effects of benthic fauna on carbon, nitrogen and phosphorus dynamics in the Baltic Sea // Biogeosciences. 2022. Vol. 19. P. 3337–3367 doi:10.5194/bg-19-3337-2022
3. Максимов А.А. Межгодовая и многолетняя динамика макрозообентоса на примере вершины Финского залива. СПб.: Нестор-История, 2018. 260 с.
4. Golubkov S., Tiunov A., Golubkov M. Food-web modification in the eastern Gulf of Finland after invasion of *Marenzelleria arctica* (Spionidae, Polychaeta) // NeoBiota. 2021. Vol. 66. P. 75–94.
5. Anschutz P., Ciutat A., Lecroart P. et al. Effects of Tubificid Worm Bioturbation on Freshwater Sediment Biogeochemistry // Aquatic Geochemistry. 2012. Vol. 18. P. 475–497. doi:10.1007/s10498-012-9171-6
6. Kauppi L., Norkko J., Ikonen J., Norkko A. A Seasonal variability in ecosystem functions: quantifying the contribution of invasive species to nutrient cycling in coastal ecosystems // Marine Ecology Progress Series. 2017. Vol. 572. P. 193–207. doi:10.3354/meps12171
7. Крек А.В., Крек Е.В., Ежова Е.Е. и др. Экспедиционные исследования в Балтийском море в 55-м рейсе ПС “Академик Иоффе” // Океанология. 2021. Т. 61, № 4. С. 662–665. doi:10.31857/S0030157421040067
8. Ежова Е.Е. и др. Состояние зообентоса в восточной части финского залива и юго-восточной части Балтийского моря летом 2022 г. // Морские исследования и образование (MARESEDU)-2022. Труды XI Международной научно-практической конференции. Том III (IV). Тверь: ПолиПРЕСС, 2022. С. 146–150.
9. Гусев А.А., Бубнова Е.С. Состояние зообентоса и экологический статус вод вдоль центрального разреза Финского залива в 2020 г., Балтийское море // Труды ВНИРО. 2023. Т. 193. С. 152–161.
10. Maximov A.A., Berezina N.A. Benthic Opportunistic Polychaete/Amphipod Ratio: An Indicator of Pollution or Modification of the Environment by Macroinvertebrates? // Journal of Marine Science and Engineering. 2023. Vol. 11, N 1. P. 190. doi:10.3390/jmse11010190
11. Dauvin J.-C. Twenty years of application of Polychaete/Amphipod ratios to assess diverse human pressures in estuarine and coastal marine environments: A review // Ecological Indicators. 2018. Vol. 95. P. 427–435. doi:10.1016/j.ecolind.2018.07.049
12. Determination of photosynthetic pigments. Report of SCOR — UNESCO working group 17 on determination of photosynthetic pigments // Determination of photosynthetic pigments in sea-water. Paris: UNESCO, 1966. P. 9–18.
13. Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М.: МГУ, 1970. 488 с.
14. Тамулёнис А.Ю., Гагаев С.Ю., Стратаненко Е.А. и др. Инвазия полихеты *Laonome xeprovala* Bick & Bastrop, 2018 (Savellidae, Polysnaeta) в устья рек Луга и Хаболовка (Лужская губа, Финский залив) // Российский журнал биологических инвазий. 2020. Т. 13, № 1. С. 52–60.
15. Давидан И.Н., Савчук О.П. (ред.). 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.: Гидрометеиздат, 1997. 449 с.
16. Rousi H., Laine A.O., Peltonen H. et al. Long-term changes in coastal zoobenthos in the northern Baltic Sea: the role of abiotic environmental factors // ICES Journal of Marine Science. 2013. Vol. 70, N 2. P. 440–451. doi:10.1093/icesjms/fss197
17. Eilola K., Gustafsson B.G., Kuznetsov I. et al. Evaluation of biogeochemical cycles in an ensemble of three state-of-the-art numerical models of the Baltic Sea // Journal of Marine Systems. 2011. Vol. 88, N 2. P. 267–284. doi:10.1016/j.jmarsys.2011.05.004
18. Carstensen J., Conley D.J., Bonsdorff E. et al. Hypoxia in the Baltic Sea: Biogeochemical Cycles, Benthic Fauna, and Management // AMBIO. 2014. Vol. 43. P. 26–36. doi:10.1007/s13280-013-0474-7
19. Norkko J., Reed D.C., Timmermann K. et al. A welcome can of worms? Hypoxia mitigation by an invasive species // Global Change Biology. 2012. Vol. 18, N 2. P. 422–434. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02513.x
20. Maximov A., Bonsdorff E., Eremina T.R. et al. Context-dependent consequences of *Marenzelleria* spp. (Spionidae: Polychaeta) invasion for nutrient cycling in the Northern Baltic Sea // Oceanologia. 2015. Vol. 57, N 4. P. 342–348. doi:10.1016/j.oceano.2015.06.002
21. Еремина Т.Р., Волощук Е.В., Максимов А.А. Оценка биогеохимических изменений в донных отложениях восточной части Финского залива вследствие вселения полихет *Marenzelleria* spp. // Известия РГО. 2016. Т. 148, № 1. С. 55–71.
22. Волощук Е.В., Максимов А.А. Оценка влияния биотурбационной активности полихет *Marenzelleria Arctica* на содержание веществ в донных отложениях восточной части Финского залива // Фундаментальная и прикладная гидрофизика. 2017. Т. 10, № 2. С. 34–40.
23. Berezina N.A., Maximov A.A., Vladimirova O.M. Influence of benthic invertebrates on phosphorus flux at the sediment–water interface in the easternmost Baltic Sea // Marine Ecology Progress Series. 2019. Vol. 608. P. 33–43. doi:10.3354/meps12824

24. Максимов А.А., Еремина Т.Р., Ланге Е.К. и др. Режимная перестройка экосистемы восточной части Финского залива вследствие инвазии полихет *Marenzelleria arctica* // Океанология. 2014. Т. 54, № 1. С. 52–59. doi:10.7868/S0030157413060063
25. Isaev A.V., Eremina T.R., Ryabchenko V.A., Savchuk O.P. Model estimates of the impact of bioirrigation activity of *Marenzelleria* spp. on the Gulf of Finland ecosystem in a changing climate // Journal of Marine Systems. 2017. Vol. 171. P. 81–88. doi:10.1016/j.jmarsys.2016.08.005
26. Волощук Е.В., Ерёмина Т.Р., Рябченко В.А. Моделирование биогеохимических процессов в донных отложениях в восточной части Финского залива с использованием диагенетической модели // Фундаментальная и прикладная гидрофизика. 2015. Т. 8, № 4. С. 106–113.
27. Renz J.R., Forster S. Are similar worms different? A comparative tracer study on bioturbation in the three sibling species *Marenzelleria arctica*, *M. viridis*, and *M. neglecta* from the Baltic Sea // Limnology and Oceanography. 2013. Vol. 58, N6. P. 2046–2058. doi:10.4319/lo.2013.58.6.2046
28. Karlson K., Hulth S., Rosenberg R. Density of *Monoporeia affinis* and biogeochemistry in Baltic Sea sediments // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2007. Vol. 344. P. 123–135. doi:10.1016/j.jembe.2006.11.016
29. Lehtoranta J., Pitkänen H. Binding of phosphate in sediment accumulation areas of the eastern Gulf of Finland, Baltic Sea // Hydrobiologia. 2003. Vol. 492, N1. P. 55–67. doi:10.1023/A:1024869929510
30. Karlson K., Hulth S., Ringdahl K., Rosenberg R. Experimental recolonisation of Baltic Sea reduced sediments: survival of benthic macrofauna and effects on nutrient cycling // Marine Ecology Progress Series. 2005. Vol. 294. P. 35–49. doi:10.3354/meps294035
31. Viitasalo-Frösén S., Laine A., Lehtiniemi M. Habitat modification mediated by motile surface stirrers versus semi-motile burrowers: potential for a positive feedback mechanism in a eutrophied ecosystem // Marine Ecology Progress Series. 2009. Vol. 376. P. 21–32. doi:10.3354/meps07788
32. Жукова Т.В. Роль биоты в выносе биогенных элементов из донных отложений в воду (Обзор) // Гидробиологический журнал. 1997. Т. 33, № 6. С. 3–14.

References

1. Brekhovskikh V.F., Kazimiruk V.D., Vishnevskaya G.N. Biota in mass transfer processes in water bodies. Moscow, Nauka, 2008. 315 p. (In Russian).
2. Ehrnsten E., Savchuk O., Gustafsson B. Modelling the effects of benthic fauna on carbon, nitrogen and phosphorus dynamics in the Baltic Sea. *Biogeosciences*. 2022. Vol. 19. P. 3337–3367. doi:10.5194/bg-19-3337-2022
3. Maximov A.A. Interannual and long-term dynamics of macrozoobenthos (the case study from the inner Gulf of Finland). St. Petersburg, Nestor-Istoria, 2018. 260 p.
4. Golubkov S., Tiunov A., Golubkov M. Food-web modification in the eastern Gulf of Finland after invasion of *Marenzelleria arctica* (Spionidae, Polychaeta). *NeoBiota*. 2021, 66, 75–94.
5. Anschutz P., Ciutat A., Lecroart P. et al. Effects of Tubificid Worm Bioturbation on Freshwater Sediment Biogeochemistry. *Aquatic Geochemistry*. 2012, 18, 475–497. doi:10.1007/s10498-012-9171-6
6. Kauppi L., Norkko J., Ikonen J., Norkko A. Seasonal variability in ecosystem functions: quantifying the contribution of invasive species to nutrient cycling in coastal ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*. 2017, 572, 193–207. doi:10.3354/meps12171
7. Krek A.V., Krek E.V., Ezhova E.E. et al. Field research in the Baltic Sea on cruise 55 of the P/V Akademik Ioffe. *Oceanology*. 2021, 61, 4, 581–583. doi:10.1134/S0001437021040068
8. Ezhova E.E. et al. The state of zoobenthos in the eastern part of the Gulf of Finland and the southeastern part of the Baltic Sea in the summer of 2022. XI International conference Marine Research and Education (MARESEDU)-2022. V. III (IV). Tver, PoliPRESS. 2022, 146–150 (In Russian).
9. Gusev A.A., Bubnova E.S. State of zoobenthos and marine ecological status along the central part of the Gulf of Finland in 2020, Baltic Sea. *Trudy VNIRO*. 2023, 193, 152–161 (In Russian).
10. Maximov A.A., Berezina N.A. Benthic Opportunistic Polychaete/Amphipod Ratio: An Indicator of Pollution or Modification of the Environment by Macroinvertebrates? *Journal of Marine Science and Engineering*. 2023, 11, 1, 190. doi:10.3390/jmse11010190
11. Dauvin J.-C. Twenty years of application of Polychaete/Amphipod ratios to assess diverse human pressures in estuarine and coastal marine environments: A review. *Ecological Indicators*. 2018, 95, 427–435. doi:10.1016/j.ecolind.2018.07.049
12. Determination of photosynthetic pigments. Report of SCOR — UNESCO working group 17 on determination of photosynthetic pigments. *Determination of Photosynthetic Pigments in Sea-Water*. Paris, UNESCO, 1966, 9–18.
13. Arinushkina E.V. Manual to chemical analysis of soils. Moscow, MGU, 1970. 488 p. (In Russian).
14. Tamulyonis A.Y., Gagaev S.Yu., Stratanenko E. et al. Invasion of the Polychaeta *Laonome xeprovala* Bick & Bastrop, 2018 (Sabellidae, Polychaeta) into the Estuary of the Luga and Khabolovka Rivers (Luga Bay, Gulf of Finland). *Russian journal of biological invasions*. 2020, 11, 2, 148–154. doi:10.1134/S2075111720020113

15. Davidan I.N., Savchuk O.P. (eds.). Problems of research and mathematical modeling of the Baltic Sea ecosystem. Issue 5 Ecosystem models. Assessment of the current state of the Gulf of Finland. Part 2 Hydrometeorological, hydrochemical, hydrobiological, geological conditions and dynamics of waters in the Gulf of Finland. *St. Petersburg, Gidrometeoizdat*, 1997. 449 p. (In Russian).
16. Rousi H., Laine A.O., Peltonen H. et al. Long-term changes in coastal zoobenthos in the northern Baltic Sea: the role of abiotic environmental factors. *ICES Journal of Marine Science*. 2013, 70, 2, 440–451. doi:10.1093/icesjms/fss197
17. Eilola K., Gustafsson B.G., Kuznetsov I. et al. Evaluation of biogeochemical cycles in an ensemble of three state-of-the-art numerical models of the Baltic Sea. *Journal of Marine Systems*. 2011, 88, 2, 267–284. doi:10.1016/j.jmarsys.2011.05.004
18. Carstensen J., Conley D.J., Bonsdorff E. et al. Hypoxia in the Baltic Sea: Biogeochemical Cycles, Benthic Fauna, and Management. *AMBIO*. 2014, 43, 26–36. doi:10.1007/s13280-013-0474-7
19. Norkko J., Reed D.C., Timmermann K. et al. A welcome can of worms? Hypoxia mitigation by an invasive species. *Global Change Biology*. 2012, 18, 2, 422–434. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02513.x
20. Maximov A. et al. Context-dependent consequences of *Marenzelleria* spp. (Spionidae: Polychaeta) invasion for nutrient cycling in the Northern Baltic Sea. *Oceanologia*. 2015, 57, 4, 342–348. doi:10.1016/j.oceano.2015.06.002
21. Eremina T.R., Voloshchuk E.V., Maximov A.A. Assessment of biogeochemical changes in the sediments of the Eastern part of the Gulf of Finland due to invasion of polychaetes *Marenzelleria* spp. on evidence from observation data and modeling results. *Izvestiya RGO*. 2016, 148, 1, 55–71. (In Russian).
22. Voloshchuk E.V., Maximov A.A. Assessment of influence of *Marenzelleria* Arctia bioturbation activity on substances content in the sediments of the Eastern Gulf of Finland. *Fundamental and Applied Hydrophysics*. 2017, 10(2), 34–40.
23. Berezina N.A., Maximov A.A., Vladimirova O.M. Influence of benthic invertebrates on phosphorus flux at the sediment–water interface in the easternmost Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*. 2019, 608, 33–3. doi:10.3354/meps12824
24. Maximov A.A., Eremina T.R., Lange E.K. et al. Regime shift in the ecosystem of the eastern Gulf of Finland caused by the invasion of the polychaete *Marenzelleria arctica*. *Oceanology*. 2014, 54, 1, 46–53. doi:10.1134/S0001437013060052
25. Isaev A.V., Eremina T.R., Ryabchenko V.A., Savchuk O.P. Model estimates of the impact of bioirrigation activity of *Marenzelleria* spp. on the Gulf of Finland ecosystem in a changing climate. *Journal of Marine Systems*. 2017, 171, 81–88. doi:10.1016/j.jmarsys.2016.08.005
26. Voloshchuk E.V., Eremina T.R., Ryabchenko V.A. Modeling of biogeochemical processes in the sediments of the eastern part of the Gulf of Finland by means of diagenetic model. *Fundamental and Applied Hydrophysics*. 2015, 8, 4, 106–113. (In Russian).
27. Renz J.R., Forster S. Are similar worms different? A comparative tracer study on bioturbation in the three sibling species *Marenzelleria arctica*, *M. viridis*, and *M. neglecta* from the Baltic Sea. *Limnology and Oceanography*. 2013, 58, 6, 2046–2058. doi:10.4319/lo.2013.58.6.2046
28. Karlson K., Hulth S., Rosenberg R. Density of *Monoporeia affinis* and biogeochemistry in Baltic Sea sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2007, 344, 123–135. doi:10.1016/j.jembe.2006.11.016
29. Lehtoranta J., Pitkänen H. Binding of phosphate in sediment accumulation areas of the eastern Gulf of Finland, Baltic Sea. *Hydrobiologia*. 2003, 492, 1, 55–67. doi:10.1023/A:1024869929510
30. Karlson K., Hulth S., Ringdahl K., Rosenberg R. Experimental recolonisation of Baltic Sea reduced sediments: survival of benthic macrofauna and effects on nutrient cycling. *Marine Ecology Progress Series*. 2005, 294, 35–49. doi:10.3354/meps294035
31. Viitasalo-Frösén S., Laine A., Lehtiniemi M. Habitat modification mediated by motile surface stirrers versus semi-motile burrowers: potential for a positive feedback mechanism in a eutrophied ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*. 2009, 376, 21–32. doi:10.3354/meps07788
32. Zhukova T.V. Role of biota in flux of nutrients from bottom sediments into water (Review). *Gidrobiologicheskii Zhurnal*. 1997, 33, 6, 3–14 (In Russian).

Об авторах

МАКСИМОВ Алексей Александрович, ведущий научный сотрудник, доктор биологических наук, ORCID: 0000-0002-8581-6994, WoS ResearcherID R-9101-2016, Scopus Author ID 14060602000, SPIN-код: 6157-3210, e-mail: alexeymaximov@mail.ru

БЕРЕЗИНА Надежда Александровна, ведущий научный сотрудник, кандидат биологических наук, ORCID: 0000-0003-3057-5596, Web of Science ResearcherID: R-1968-2016, Scopus Author ID: 35581205300, SPIN-код: 5635-1779, e-mail: nadezhda.berezina@zin.ru

МАКСИМОВА Ольга Борисовна, старший научный сотрудник, кандидат биологических наук, Scopus Author ID 58671595400, SPIN-код: 9485-4859, e-mail: olgamaximova@mail.ru