На правах рукописи

ГУСЕВ
АНДРЕЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА МАКРОЗООБЕНТОСА В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

Специальность 03.02.10 – гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Борок, 2020

Работа выполнена в Атлантическом филиале Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» («АтлантНИРО»).

Научный руководитель:

Науменко Елена Николаевна, доктор биологических наук, доцент, заведующий кафедрой ихтиопатологии и гидробиологии, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Калининградский государственный технический университет» (г. Калининград).

Официальные оппоненты:

Мокиевский Вадим Олегович, доктор биологических наук, заведующий лабораторией экологии прибрежных донных сообществ, главный научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН (г. Москва).

Максимов Алексей Александрович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт РАН (г Санкт-Петербург).

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет» (г. Санкт-Петербург).

Защита состоится «___» _____ 2020 г. в «_____» часов на заседании диссертационного совета Д002.036.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН по адресу: 152742, Ярославская область, Некоузский район, пос. Борок, д. 109. Тел./факс: +7(48547) 24042, e-mail: dissovet@ibiw.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН по адресу: 152742, Ярославская область, Некоузский район, пос. Борок, д. 109 и на сайте http://www.ibiw.ru, с авторефератом – в сети Интернет на сайтах ВАК РФ (http://vak.minobrnauki.gov.ru/main) и ИБВВ РАН (http://www.ibiw.ru/)

Автореферат разослан «_____» _____ 2020 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук — Л.Г. Корнева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований. Донные сообщества в значительной степени определяют экологическую ситуацию в водных экосистемах. Для управления ими нужно понимать и прогнозировать их реакцию на изменение климата, антропогенные или природные факторы, для чего необходимы многолетние ряды данных которые позволяют оценить состояния бентических систем, экологических процессов в них и установления изменений в окружающей среде. В настоящее время водоемов неподверженных антропогенному воздействию практически не существует, что препятствует четкому выделению естественной изменчивости в сообществах макрозообентоса и установлению влияния на них климатических изменений (Zettler et al., 2017).

Долговременные крупномасштабные процессы изменения метеорологического и гидролого-гидрохимического режима Балтийского моря значительно влияют на функционирование сообществ. Вертикальные градиенты солености, стагнация придонных вод и усиление вентиляции связаны с формированием особенностей функционирования экосистемы моря и обусловлены соответствующими флюктуациями атмосферной и океанической циркуляций в Атлантическом секторе Северного полушария (Антонов, 1994). В начале 2000-х гг. была отмечена интенсификация циклонической активности в Атлантической части Северного полушария, которая выразилась в повышении максимальной скорости ветра и увеличении числа штормов, повышении *W* (западной) и *C* (меридиональной) форм атмосферной циркуляции и снижении *E* (восточной) циркуляции (Дубравин, Стонт, 2012; Стонт, Гущин, 2012). Возросло число затоков североморских вод, и наметились тенденции к увеличению солености воды в море и расширению зоны бентической «пустыни», то есть увеличение площади зон гипоксии (Зезера, 2009; Амосова и др., 2017). Параллельно с этими процессами постепенно стало сокращаться поступление биогенных веществ со стоком рек, впадающих в Балтийское море (Pastuszak et al., 2018а,б) и наблюдались изменения в локализации участков нагула бентосоядных рыб (Патокина, Калинина, 2000; Патокина, Нигматуллин, 2014, 2017 и Амосова и др., 2017). В юго-восточной Балтике ведется активная хозяйственная деятельность, связанная с разработкой морских нефтяных месторождений, донным промыслом, сбросом пульпы, свалкой грунтов, сбросом сточных вод и др. Остро стоит проблема непреднамеренного вселения инвазионных видов, которая резко обострилась в последние десятилетия (Gusev, Starikova, 2005; Warzocha et al., 2005; Dobrzycka-Krahel, Rzemykowska, 2010; Науменко и др., 2014; Janas, Kendzierska, 2014; Гусев и др., 2017; Olenin et al., 2017; Кочешкова, Ежова, 2018 и др.).

Все эти факторы оказывают влияние и на биотические компоненты экосистемы Балтийского моря, в том числе и на макрозообентос. Это придает актуальность долгосрочным программам мониторинга макрозообентоса и получению детализированных его характеристик в юго-восточной части Балтийского моря в изменяющих условиях существования.

Цель и задачи исследования. Цель работы – изучить особенности структурно-функциональных характеристик и динамики сообществ макрозообентоса в юго-восточной части Балтийского моря у побережья Калининградской области.

В связи с этим были поставлены следующие задачи:

1) Определить видовой состав макрозообентоса юго-восточной части Балтийского моря;

2) Изучить многолетнюю динамику структурно-функциональных характеристик сообществ макрозообентоса и доминирующих видов;

3) Исследовать влияние инвазионных полихет рода *Marenzelleria* на структуру и функционирование сообществ макрозообентоса;

4) Выделить факторы, которые определяют изменения структурно-функциональных характеристик макрозообентоса и особенности пространственно-биотопического распределения сообществ.

Научная новизна. Впервые определены 8 таксонов донных беспозвоночных рангом ниже рода, ранее не отмеченных в российских водах юго-восточной части Балтики. Впервые установлены достоверные изменения в структурно-функциональных характеристиках сообществ макрозообентоса и доминирующих видов, которые определялись наличием долговременных крупномасштабных процессов изменения метеорологического и гидролого-гидрохимического режимов Балтийского моря. Впервые показано, что снижение поступления биогенных веществ со стоком р. Висла оказывало определяющее влияние на изменение в структурно-функциональных характеристиках сообществ макрозообентоса. Отмечено присутствие трех видов инвазионных полихет рода *Marenzelleria*. Показано влияние инвазионных полихет рода *Marenzelleria* на структуру и функционирование сообществ макрозообентоса, установлено разнонаправленное влияние отдельных видов маренцеллярий на других представителей донной фауны в исследованном регионе. Впервые определены пространственно-биотопические границы обитания сообществ макрозообентоса. Показано, что на фоне изменений абиотических условий среды под действием антропогенных факторов границы размещения сообществ были относительно стабильными. Впервые определена продукция сообществ макрозообентоса в юго-восточной части Балтийского моря.

Теоретическая и практическая значимость работы. Установлен современный видовой состав макрозообентоса юго-восточной части Балтийского моря. Описана история его изучения. Выявлены особенности многолетней динамики численности, биомассы и продукции доминирующих видов. Показана роль доминирующих видов в формировании структурно-функциональных характеристик сообществ макрозообентоса. Показано, что циклические процессы изменения метеорологического и гидролого-гидрохимического режимов Балтики имели определяющее значение в многолетней динамике структурно-функциональной организации сообществ макрозообентоса. Полученные результаты дали представление о влиянии инвазии чужеродных видов на структурные и функциональные характеристики макрозообентоса, что имеет теоретическое значение.

Практическое значение результатов исследования заключается в том, что выполненная оценка экологического состояния экосистемы юго-восточной части Балтийского моря в условиях изменяющегося климата под усиливающимся воздействием антропогенных факторов, что послужило фундаментом для оценки биологической продуктивности района и кормовой базы промысловых рыб-бентофагов. Эти данные могут быть использованы при разработке предосторжного экосистемного подхода управления запасами промысловых рыб и регулирования промысла в условиях интенсивной эксплуатации биоресурсов.

Данные можно использовать при подготовке учебных пособий и чтении курсов лекций по «Гидробиологии», «Экологии» и другим биологическим дисциплинам при подготовке бакалавров и магистров в ВУЗах.

Личный вклад автора. Диссертационная работа – это результат многолетних исследований автора. Он лично участвовал в большей части рейсов, в которых осуществлялся сбор материалов. Обработка материала, цель и задачи исследования, анализ данных и интерпретация полученных результатов, основные положения и выводы были выполнены автором.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены и обсуждены на международных и всероссийских конференциях: «Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны» (Азов, 2003); «Baltic the Sea of Aliens» (Gdynia, Poland, 2004); «Biodiversity and functioning of aquatic ecosystems in the Baltic Sea Region» (Palanga, Lithuania, 2004); IX, X, XI Съезд Гидробиологического

общества РАН (Тольятти, 2006; Владивосток, 2009; Красноярск, 2014); «Research and management of eutrophication in coastal ecosystems» (Nyborg, Denmark, 2006); VIII, IX, X «День Балтийского моря» (Санкт-Петербург, 2007, 2008, 2009); 6th, 7th, 8th, 9th, 10th Baltic Sea Science Congress BMB (Rostock, Germany, 2007; Tallinn, Estonia, 2009; Saint-Perersburg, Russia, 2011; Klaipeda, Lithuania, 2013; Riga, Latvia, 2015); 42 th, 51th, 54th Estuarine and Coastal Sciences Association international symposium (Svetlogorsk, Russia, 2007; Klaipeda, Lithuania, 2012; Sesimbra, Portugal, 2014); Fifth Environment Symposium of the Maj and Tor Nessling Foundation «Alien species: environment, biorisks, future» (Arken, Turku, Finland, 2007); «Комплексное управление, индикаторы развития, пространственное планирование и мониторинг прибрежных регионов Юго-Восточной Балтики» (Калининград, 2008); IV, V Международная научная конференция, посвященная памяти Г.Г. Винберга (Санкт-Петербург, 2010, 2015); ICES Annual Science Conference (Gdansk, Poland, 2011; Copenhagen, Denmark, 2015); «Актуальные проблемы гидробиологии и ихтиологии» (Казань, 2012); «Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод» (Борок, 2012); X Международная научная конференция «Инновации в науке, образовании и бизнесе – 2012», (Калининград, 2012); «Актуальные вопросы рационального использования водных биологических ресурсов» (Звенигород, 2013); «Современные проблемы и перспективы рыбохозяйственного комплекса» (Москва, 2013); VI International Symposium «Invasion of alien species in Holarctic» (Borok, Russia, 2013); 12th International Conference «Littoral 2014. Facing present and future coast challenges» (Klaipeda, Lithuania, 2014); III, IV, V Балтийский морской форум, Международная научная конференция «Водные ресурсы, аквакультура и экология водоемов», (Калининград, 2015, 2016, 2017); «Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем III» (Санкт-Петербург, 2017); «Перспективы рыболовства и аквакультуры в современном мире» (Звенигород, 2018).

Основные положения диссертации, выносимые на защиту.

1. Структурно-функциональные характеристики доминирующих видов и сообществ макрозообентоса в юго-восточной части Балтийского моря определяются изменениями метеорологических и гидролого-гидрохимических условий среды и различаются по времени и характеру реакции.

2. Полихеты рода *Marenzelleria* оказывают разнонаправленное влияние на структуру и функционирование сообществ макрозообентоса.

3. Состояние макрозообентоса на глубинах 51-80 м определяется динамикой соленостной стратификации и температурой воды больше или меньше +5 °С, сочетание которых при их повышении формирует дефицит кислорода в грунтах при отсутствии гипоксийных условий в водах придонного слоя.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 16 научных статей и 1 монография. Из них 7 статей в журналах, рекомендованных ВАК, отечественных изданиях и рецензируемых зарубежных журналах, индексируемых в базах данных Web of science и Scopus.

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы и приложения. Список литературы включает 270 названий, из которых 137 на иностранных языках. Текст изложен на 177 страницах, проиллюстрирован 46 рисунками и 20 таблицами. Приложение состоит из 50 рисунков и 10 таблиц.

Благодарности. Выражаю искреннюю благодарность научному руководителю Е.Н. Науменко заведующий кафедрой ихтиопатологии и гидробиологии ФГБОУ ВО «КГТУ», д.б.н., доцент, за общее научное руководство, неоценимую помощь и поддержку при работе над диссертацией. Автор искренне признателен С.М. Голубкову заведующему лабораторией пресноводной и экспериментальной гидробиологии ЗИН РАН, чл.-корр. РАН, профессор, И.В. Телеш главному научному сотруднику лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии ЗИН РАН, д.б.н., Е.В. Балушкиной старшему научному сотруднику лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии ЗИН РАН, к.б.н. и С.Г. Денисенко заведующему лабораторией морских исследований

ЗИН РАН, д.б.н. за ценные советы и критические замечания. Отдельная благодарность Р.Н. Буруковскому кафедра ихтиопатологии и гидробиологии ФГБОУ ВО «КГТУ», д.б.н., профессор, сотрудникам Атлантического филиала ФГБНУ «ВНИРО» («АтлантНИРО»): Л.В. Рудинской научный сотрудник и Ч.М. Нигматуллину старший научный сотрудник за прочтение рукописи, консультации, ценные комментарии и замечания.

Особо признателен С.Н. Оленину доктору Морского исследовательского института, Клайпедский институт, профессор и Я. Варжохе доктор Морского Рыболовного Института, Гдыня, которые посодействовали введению в предмет исследования. Благодарю всех участников экспедиций Атлантического филиала ФГБНУ «ВНИРО» («АтлантНИРО») и ФГБУН Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН, с которыми мне посчастливилось работать в рейсах при сборе материалов, и особенно сотрудников «АтлантНИРО» А.С. Голуба, А.С. Зезеру, В.П. Шопова и сотрудника ИО им. П.П. Ширшова РАН С.А. Щуку, к.ф.-м.н. доцент, за огромный бесценный опыт в организации и проведении полевых исследований, работы и быта на научно-исследовательских судах.

Особая благодарность моим коллегам, сотрудникам лаборатории гидробиологии «АтлантНИРО» заведующему лабораторией к.б.н. С.В. Александрову, старшему научному сотруднику, к.б.н. В.В. Лидванову, к.б.н., с.н.с. А.С. Семеновой, старшему научному сотруднику, к.б.н. О.А. Дмитриевой, младшему научному сотруднику Н.П. Дюшкову, н.с. О.Г. Грабко, а также другим коллегам и друзьям из «АтлантНИРО», Атлантического отделения Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Зоологического института РАН.

Особую благодарность и признательность выражаю своей супруге Д.О. Гусевой за внимательное прочтение рукописи, терпение, помощь и постоянную поддержку во время работы над диссертацией.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Описание района исследования

В главе представлен обзор литературы, в котором рассматриваются районирование Балтийского моря, в том числе отдельно юго-восточной части Балтийского моря (Гданьский бассейн), особенности рельефа дна, прибрежной зоны и берегов, описывается распределение и свойства донных осадков. Приведены данные об общей атмосферной циркуляции, характере ветров и теплообороте над юго-восточной Балтикой. Обобщены данные о течениях (прибрежные, штормовые (разрывные), поверхностные, холодного промежуточного слоя, глубоководные, связанные с затоками североморских вод, каскадинг (зимне-весенняя конвекция), сгонно-нагонные (апвеллинг и даунвеллинг), вертикальные). Рассмотрена термогалинная структура вод в юго-восточной части Балтийского моря и ее сезонная динамика. Проведен анализ данных о «Больших балтийских затоках» и поступлении биогенных веществ в юго-восточную Балтику. Проанализирована роль бактериального сообщества и его влияние на развитие макрозообентоса в глубоководных частях моря. Описана история изучения макрозообентоса в юго-восточной части Балтийского моря.

Глава 2. Материал и методы исследований

Материалом для настоящей работы послужили пробы макрозообентоса собранные в территориальных водах и исключительной экономической зоне Российской Федерации в юго-восточной части Балтийского моря (рис. 1).

В течение 2001-2018 гг. пробы были собраны дночерпателем Ван-Вина с площадью захвата 0,1 м^2. На каждой станции отбирали по 1-5 проб (Dybern et al., 1976; HELCOM, 1988). Всего отобрана 1791 проба макрозообентоса на 698 станциях (табл. 1).

Сбор и камеральная обработка выполнены по общепринятым методикам (Методические..., 1983; Романова, 1983; Dybern et al., 1976; HELCOM, 1988).

Рис. 1. Общая схема расположения станций сбора макрозообентоса в юго-восточной части Балтийского моря

Таблица 1. Количество собранного материала за 2001-2018 гг., использованного в работе

Год	Месяц	Название судов	Количество	
			Станций	Проб
2001	август-сентябрь	МРТК "Удрия"	46	141
2002	август-сентябрь	МРТК "Удрия"	52	147
2003	август-сентябрь	МРТК "Удрия"	59	167
2004	июль август-сентябрь	НИС "Профессор Штокман" СТМ "Атлантниро"	49	112
2005	июль август	НИС "Профессор Штокман" СТМ "Атлантниро"	46	57
2006	июль август	НИС "Профессор Штокман" СТМ "Атлантниро"	45	92
2007	июль август	НИС "Профессор Штокман" СТМ "Атлантниро"	45	83
2008	июль август	НИС "Профессор Штокман" СТМ "Атлантида"	43	86
2009	июль	НИС "Шельф"	16	28
2010	июль октябрь-ноябрь	НИС "Профессор Штокман" СТМ "Атлантида"	43	82
2011	июль	МРТК 1073	16	27
2012	июль	МРТК К-2169 "Асаной"	19	63
2013	март июль	СТМ "Атлантида" МРТК 1129	38	114
2014	июль	МРТК "Кандава"	18	57
2015	май-июнь июль	СТМ "Атлантниро" МРТК 1071	38	146
2016	июль сентябрь-октябрь ноябрь	Т/х "Скиталец" СТМ "Атлантниро" НИС "Профессор Штокман"	34	99
2017	июль сентябрь-октябрь	НИС "Академик Николай Страхов" СТМ "Атлантниро"	38	121
2018	март июль	СТМ "Атлантниро" НИС "Академик Борис Петров"	53	169
Итого:			**698**	**1791**

Параллельно с отбором проб макрозообентоса на каждой станции выполняли измерения гидрологических характеристик при помощи гидрологического зонда. Использованы данные по температуре, солености и концентрации кислорода в придонном слое воды, любезно предоставленные А.С. Зезерой, С.В. Александровым и А.В. Креком.

На основе проведенного А.И. Бакановым (2005) анализа шкал встречаемости видов, автором предложена шкала встречаемости для видов макрозообентоса юго-восточной части Балтийского моря: константные виды, встречаются в более 75% обследованных пробах; постоянные – 50-75%; случайные – 4-25%; редкие – менее 4%.

Доминирующие виды в сообществах были выделены как по структурным показателям (биомасса), так и по функциональным (продукции) (Воробьев, 1949; Алимов, 1989; Алимов и др., 2013; Жирков, 2010).

Интегрированный экосистемный анализ использован для определения режимного «сдвига» или статистически значимых изменений в средних значениях численности, биомассы и продукции макрозообентоса и амплитуды их колебаний во временных рядах (Rodionov, 2004; WGIAB, 2011).

Продукцию отдельных видов и таксономических групп макробентоса рассчитывали физиологическим методом (Алимов, 1989; Алимов и др., 2013; Методы …, 1968). Коэффициент K_2 для большинства бентосных групп был принят 0,26 (Умнов, Алимов, 1979), для изопод и амфипод – 0,50 (Хмелева, 1973), мизид и декапод – 0,44 (Пастернак, 1977).

Продукция сообществ макробентоса (P_b) представлена как сумма продукций нехищных (P_f) и хищных видов (P_p), за вычетом энергии, рассеиваемой хищниками в процессе обмена (A_p) (Алимов, 1989; Алимов и др., 2013): $P_b = P_f + P_p - A_p$.

Статистическая обработка материала была выполнена общепринятыми методами в пакетах программ Primer®6, Statistica®6 и MS Excel. Картографический материал обрабатывали в пакете программ Surfer 10. Сообщества макрозообентоса выделены методом кластерного анализа стандартизированных и трансформированных (натуральный логарифм в виде *ln(x-1)*) данных численности таксонов по коэффициенту сходства Брея-Кертиса. Рассчитаны среднее значение (M) и стандартная ошибка среднего значения (m), индексы видового разнообразия Шеннона (H′, $\log_2$) и выравненности Пиелу (J′), критерии Стьюдента (t-test) и Фишера (F), корреляция Пирсона и статистический уровень значимости (p).

Глава 3. Экологическая и зоогеографическая характеристика макрозообентоса

В количественных сборах обнаружено 45 таксонов макрозообентоса, 40 из них – рангом ниже рода и 8 инвазионных видов. Отмечено изменение видового состава и снижение количества видов с увеличением глубины (рис. 2). Автором впервые была установлена принадлежность 8 таксонов донных беспозвоночных рангом ниже рода, ранее не отмеченных в российских водах юго-восточной части Балтики (*Pentacoelum punctatum*, *Piscicola pojmanskae*, *Jaera syei*, *J. ischiosetosa*, *J. praehirsuta*, *Eiuridice pulchra*, *Musculus discors* и *Rangia cuneata*).

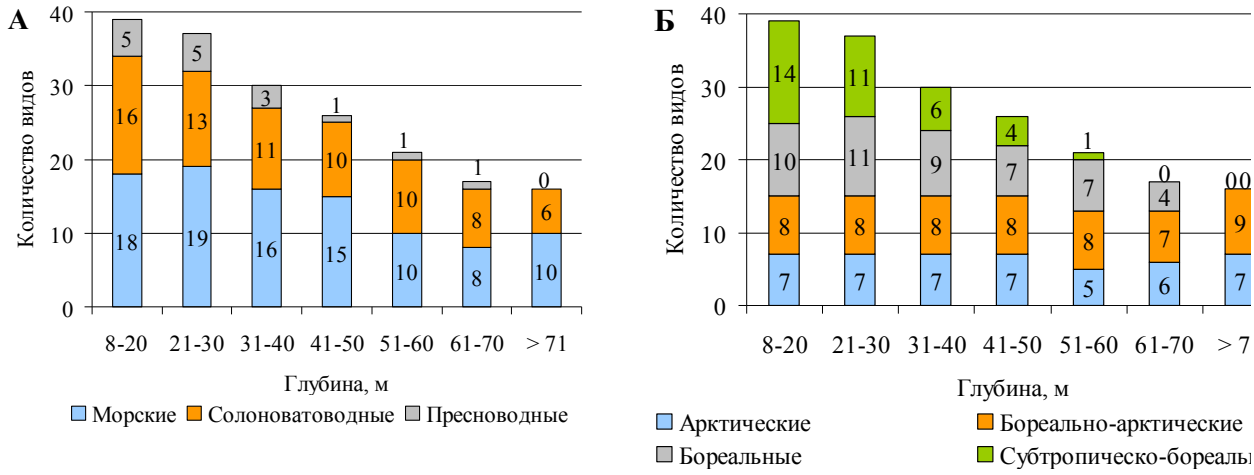

Рис. 2. Соотношения количества видов макрозообентоса по отношению к солености (А) и зоогеографическому происхождению (Б) в зависимости от глубины

По отношению к солености доминировали морские виды. Максимальное количество солоноватоводных и пресноводных видов обнаружено на глубинах 8-20 м. Для морских видов с возрастанием глубины характерно исчезновение теплолюбивых и появление холодолюбивых видов (рис. 2А).

В макрозообентосе преобладали субтропическо-бореальные виды. Максимальное количество субтропическо-бореальных и бореальных видов обнаружено на малых глубинах 8-30 м. Бореально-арктические и арктические были представлены приблизительно одинаковым количеством видов во всех диапазонах глубин. Для них было характерно исчезновение теплолюбивых и появление холодолюбивых видов с увеличением глубины (рис. 2Б).

Состав константных, постоянных и второстепенных видов совпадает с данными предыдущих исследований (Апполов, 1990; Olenin, 1997; Warzocha, 1995 и др.).

Глава 4. Многолетняя динамика структурно-функциональных характеристик макрозообентоса

К массовым были отнесены виды, доля которых в районе исследования составляла не менее 5% от общей численности, не менее 2% от общей биомассы и 2% от общей продукции (Ярвекюльг, 1979). Общее число массовых видов составило 10, среди них: ракообразные – 3 вида, полихеты – 3, двустворчатые моллюски – 3 и олигохеты. Доминирующими считали те виды, которые были массовыми по численности, биомассе и продукции – *Limecola balthica*, *Mytilus* spp. и *Marenzelleria* spp. Их доля составляла 58,0% от общей численности, 86,6% от общей биомассы и 78,3% от общей продукции зообентоса.

Лимеколы *Limecola balthica* (Linnaeus, 1758). Обитали на глубинах от 8 до 91 м, на песках, алевритах и илах, а также единичные особи на каменисто-гравийных грунтах, с температурой воды в придонном слое – 1,11-21,36 °С, соленостью – 6,15-12,59 ‰ и концентрацией кислорода – от 0,69 до 9,62 мл/л.

В межгодовой динамике численности, биомассы и продукции *L. balthica* выделено два различающихся периода: 2001-2007 гг. и 2008-2018 гг. (рис. 3). Первый период характеризовался более высокими значениями численности, биомассы и продукции, которые были статистически значимо в среднем в 2,5 раза выше, чем во втором. Однако для средней массы особи в эти периоды не установлено статистически значимых различий, и их величины были приблизительно на одном уровне (табл. 2).

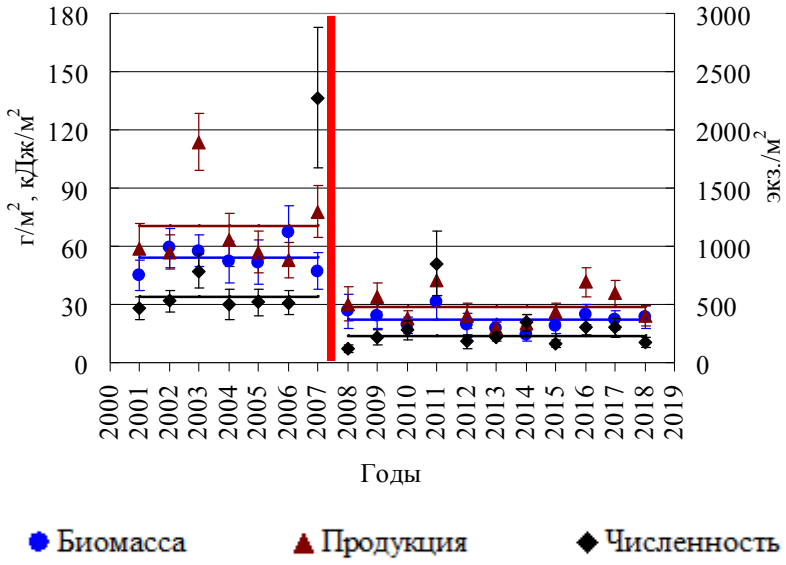

Рис. 3. Многолетняя динамика численности, биомассы и продукции *Limecola balthica* в юго-восточной части Балтийского моря в 2001-2018 гг. (M ± m).

Таблица 2. Структурно-функциональные характеристики поселений *Limecola balthica* в юго-восточной части Балтийского моря в различные периоды (M ± m)

Характеристика	Первый период 2001-2007 гг.	Второй период 2008-2018 гг.	Критерий Фишера	*p*-уровень
Численность, экз./м^2	566 ± 49	226 ± 19	$F_{(1,561)} = 46{,}876$	***< 0,001***
Биомасса, г/м^2	54,4 ± 3,8	21,9 ± 1,8	$F_{(1,617)} = 56{,}506$	***< 0,001***
Продукция, кДж/м^2	70,5 ± 4,8	28,4 ± 2,0	$F_{(1,617)} = 61{,}954$	***< 0,001***
Средняя масса особи, г/экз.	0,138 ± 0,009	0,125 ± 0,010	$F_{(1,617)} = 0{,}863$	0,3532

В работе М. Пастушак с соавторами (Pastuszak et al., 2018a) показано, что с начала 2000-х гг. отмечается общий тренд снижения поступления биогенных веществ со стоком р. Висла в юго-восточную часть Балтийского моря. Отмечены высокие положительные коэффициенты корреляции между поступлением биогенных веществ со стоком р. Висла и численностью, биомассой и продукцией лимекол. Корреляционные связи численности, биомассы и продукции лимекол со средней температурой, соленостью и концентрацией кислорода в придонном слое воды были недостоверными (табл. 3).

Таблица 3. Коэффициенты корреляции численности, биомассы и продукции *Limecola balthica* с средними значениями температуры, солености и концентрации кислорода в придонном слое воды и с данными (Pastuszak et al., 2018a) о поступлении за год биогенных веществ со стоком р. Висла (т/год) (корреляция Пирсона, жирным цветом выделены связи на уровне статистической значимости $p < 0{,}05$)

Характеристики	Коэффициенты корреляции (R)		
	Численность	Биомасса	Продукция
Общий азот	**0,62**	**0,80**	**0,64**
Нитратный азот	**0,65**	**0,86**	**0,69**
Аммонийный азот	**0,80**	**0,85**	**0,79**
Общий фосфор	**0,52**	**0,69**	**0,58**
Фосфаты	**0,62**	**0,71**	**0,64**
Придонная температура, °С	-0,13	-0,33	0,19
Придонная соленость, ‰	0,06	0,17	0,13
Концентрация кислорода, млO_2/л	-0,27	-0,46	-0,28

Температура воды в придонном слое влияла на батиметрическое распределение *L. balthica*. Это происходило на фоне увеличившейся частоты адвекций североморских вод в начале 2000-х гг., которые чаще стали приносить воды с повышенным теплозапасом (Амосова и др., 2017). В 2001-07 гг., когда температура воды на глубинах 51-80 м формировалась и удерживалась в течение большей части года ниже 5 °С, моллюски были способны переносить пониженное содержание кислорода до 2 млO_2/л (рис. 4А). В это время структурно-функциональные характеристики *L. balthica* были высокими, что способствовало увеличению глубины распространения и площади заселения (рис. 5).

В 2008-18 гг. на глубинах 51-80 м зарегистрированы более высокие температуры воды, она в среднем была выше +5 °С. В это время лимеколы держались на глубинах с относительно хорошими кислородными условиями более 4 млO_2/л (рис. 4Б). В результате чего наблюдалось почти полное исчезновение моллюсков на глубинах 61-80 м, уменьшалась глубина их распространения и площадь заселения (рис. 5).

Градиент температуры оказывает значительное влияние на развитие бактериальных сообществ, как в толще воды, так и в грунтах. При повышение температуры до +6 °С и выше, активизируется деятельность сульфатредуцирующих бактерий в грунтах, где начинает накапливаться сероводород. На этом фоне активно развиваются сернистые бактерии рода *Beggiatoa*, которые при наличии других бактерий на поверхности грунтов образуют бактериальные маты. В результате чего, кислородные условия в грунтах резко ухудшаются и все малоподвижные и зарывающиеся формы бентоса погибают (Корнеева и

др., 2015; Rosenberg, Diaz, 1993; Rumohr et al., 1996; Yücel et al., 2017 и др.).

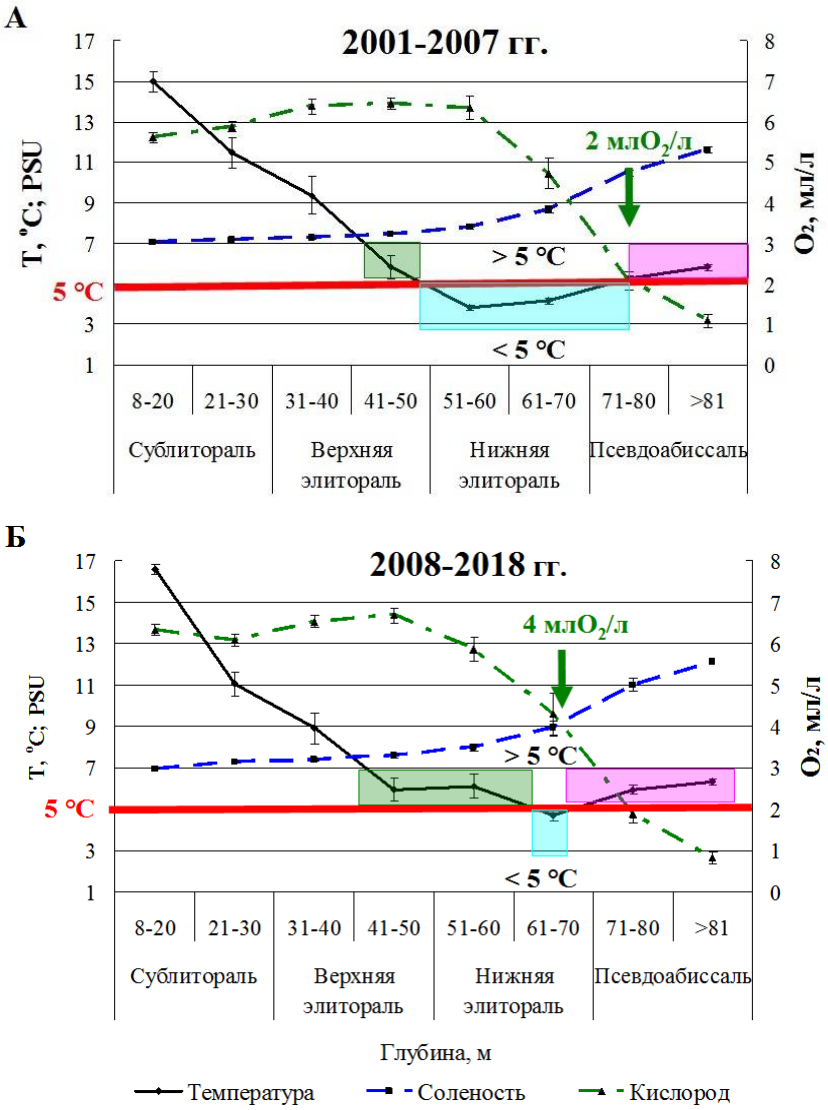

Рис. 4. Средние значения температуры (T, °C), солености (‰ = PSU) и содержания кислорода (O_2, мл/л) в придонном слое на различных глубинах в юго-восточной части Балтийского моря (M ± m). Условные обозначения: зеленый –придонная температура +6-5 °C, голубой – температура ниже +5 °C, розовый – глубоководный участок, где температура воды была выше +5 °C, красный – положение изотермы +5 °C.

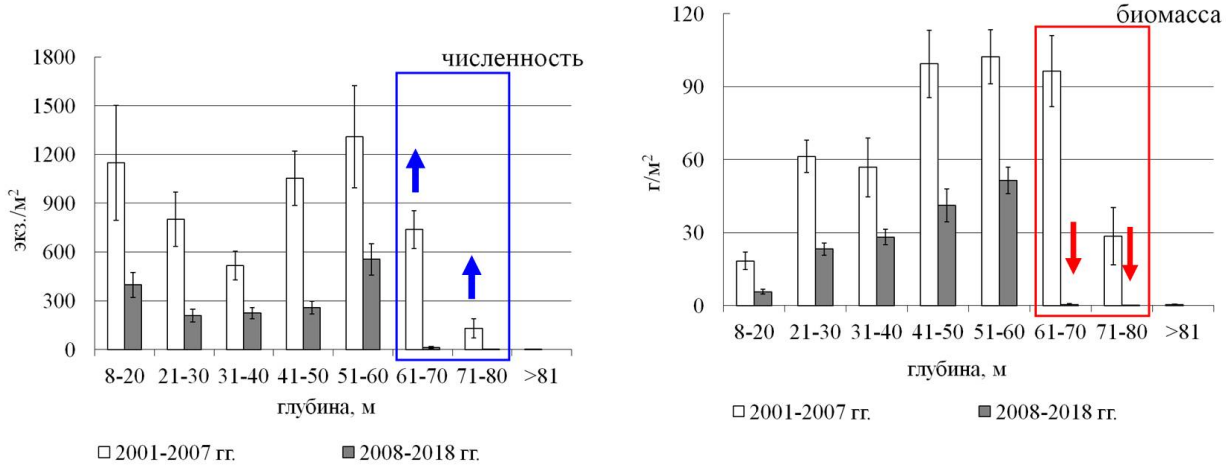

Рис. 5. Вертикальное распределение численности и биомассы *Limecola balthica* в юго-восточной части Балтийского моря в 2001-2007 гг. и 2008-2018 гг.

Обобщая вышесказанное, можно сделать следующее заключение. Снижение поступления биогенных веществ со стоком р. Висла в начале 2000-х гг. привело к уменьшению численности, биомассы и продукции *L. balthica* в среднем в 2,5 раза, что является прямым отражением снижения «хронического» органического загрязнения вод юго-восточной части Балтийского моря. На фоне увеличения солености вод Балтийского моря, наблюдаемого последние десятилетия и связанного с возрастанием частоты «Больших балтийских затоков», усилилась стратификация глубинных вод. Она привела к повышению температуры воды на глубинах более 51 м в 2008-2018 гг.

Мидии *Mytilus* spp. Linnaeus, 1758. В Балтийском море обитает два трудно идентифицируемых вида мидий *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 и *M. trossulus* Gould, 1850 (Kijewski et al., 2019; Väinölä, Strelkov, 2011). Они обнаружены на глубинах от 8 до 65 м на каменисто-гравийных грунтах, смешанных среднезернистых и грубозернистых песках, а также на мелкозернистых песках, крупнозернистых алевритах и мелкоалевритовых илах при наличии включений крупной фракции грунтов, при температуре воды в придонном слое – 1,11-20,01 °С, солености – 6,59-10,11 ‰ и концентрации кислорода – 1,06-9,62 мл/л.

В многолетней динамике численности, биомассы и продукции *Mytilus* spp. выделено два периода: 2001-2004 гг. и 2005-2018 гг. (рис. 6).

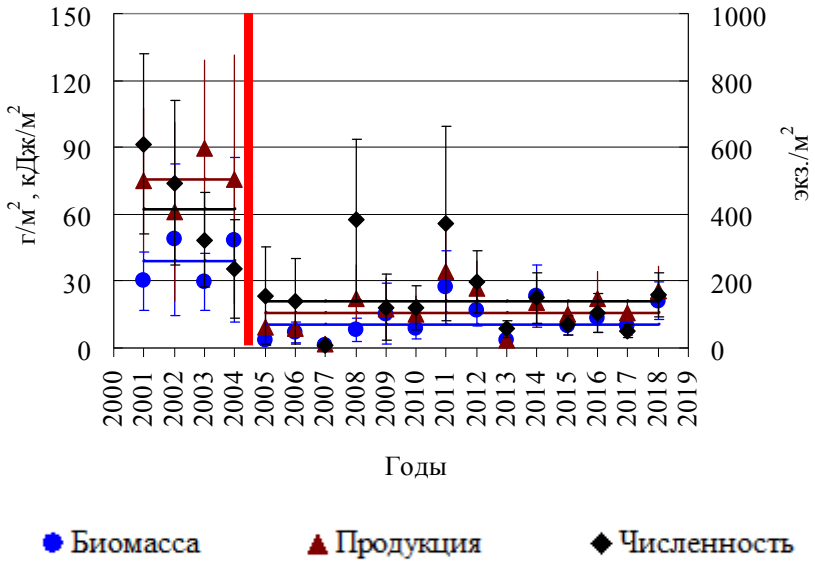

Рис. 6. Многолетняя динамика численности, биомассы и продукции *Mytilus* spp. в юго-восточной части Балтийского моря в 2001-2018 гг. (M ± m)

В первом периоде численность, биомасса и продукция были статистически выше более чем в 3 раза по сравнению со вторым. Средняя масса особи в эти периоды статистически различалась, во втором периоде она была примерно в 2 раза ниже, чем в первом (табл. 4), что свидетельствует об изменении размерно-возрастного состава мидии.

Отмечено снижение численности, биомассы и продукции мидий в 2005-2018 гг. на глубинах менее 30 м, тогда как на глубинах 31-50 м наблюдалось увеличение этих показателей по сравнению с 2001-2004 гг. (рис. 7).

Таблица 4. Структурно-функциональные характеристики поселений *Mytilus* spp. в юго-восточной части Балтийского моря в различные периоды (M ± m)

Характеристики	Первый период 2001-2004 гг.	Второй период 2005-2018 гг.	Критерий Фишера	p-уровень
Численность, экз./м^2	413 ± 103	140 ± 32	$F_{(1,617)}$ = 10,432	***0,0013***
Биомасса, г/м^2	38,9 ± 12,9	10,5 ± 1,6	$F_{(1,617)}$ = 9,406	***0,0023***
Продукция, кДж/м^2	75,7 ± 21,1	15,5 ± 2,6	$F_{(1,617)}$ = 15,779	***< 0,001***
Средняя масса особи, г/экз.	0,077 ± 0,014	0,041 ± 0,006	$F_{(1,617)}$ = 7,889	***0,0051***

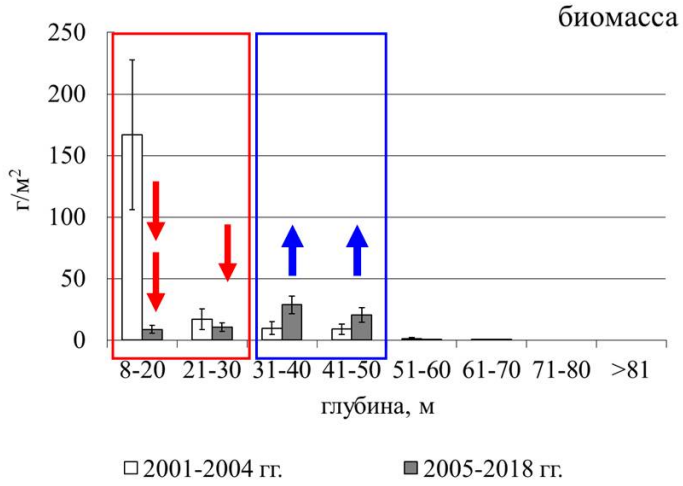

Рис. 7. Вертикальное распределение биомассы *Mytilus* spp. в юго-восточной части Балтийского моря в 2001-2004 гг. и 2005-2018 гг.

Численность, биомасса и продукция мидий имели высокий положительный коэффициент корреляции с поступлением аммонийного азота и фосфатов. Численность и продукция также определялись поступлением общего азота и общего фосфора (табл. 5).

Таблица 5. Коэффициенты корреляции численности, биомассы и продукции *Mytilus* spp. с средними значениями температуры, солености и концентрации кислорода в придонном слое воды и с данными (Pastuszak et al., 2018a) о поступлении за год биогенных веществ со стоком р. Висла (т/год) ((корреляция Пирсона, жирным цветом выделены связи на уровне статистической значимости $p < 0,05$))

Характеристики	Коэффициенты корреляции (R)		
	Численность	Биомасса	Продукция
Общий азот	**0,58**	0,33	**0,50**
Азот нитратный	0,36	0,23	0,38
Азот аммонийный	**0,65**	**0,57**	**0,74**
Общий фосфор	**0,69**	0,42	**0,59**
Фосфаты	**0,75**	**0,51**	**0,67**
Придонная температура, °С	-0,08	-0,07	0,15
Придонная соленость, ‰	-0,32	-0,24	-0,12
Концентрация кислорода, млO_2/л	0,27	0,20	0,09

Снижение поступления биогенных веществ со стоком р. Висла в начале 2000-х гг. оказывало отрицательное влияние на структурно-функциональные характеристики *Mytilus* spp. На глубинах менее 30 м изменения количественных характеристик были вызваны, прежде всего, климатическими факторами, такими как изменение атмосферной циркуляции, увеличение частоты штормов и повышение средних скоростей ветра, которые способствовали активному перераспределению донных осадков. На повышение количественных характеристик мидий на глубинах 31-50 м в северной части района исследования оказало положительное влияние установка МЛСП Д-6 в 2004 г., которая в настоящее время выступает как «искусственный риф». Он дал возможность сформироваться устойчивому в пространстве и времени поселению мидий и является источником для их распространения на прилегающие участки дна.

Полихеты рода маренцеллярия *Marenzelleria* Mesnil, 1896. В Балтийское море проникло три вида этого рода: *M. viridis*, *M. neglecta* и *M. arctia* (Bastrop, Blank, 2006; Blank et al, 2008; Kauppi et al., 2018; Olenin et al., 2017 и др.).

Идентификация видов очень сложна, и в настоящее время при мониторинге и исследовании многолетней динамики предложено регистрировать их как *Marenzelleria* spp. (Janas, Kendzierska, 2014; Maximov et al., 2015 и др.). В 2018 г. автором было установлено, что в районе исследования обитают две различающиеся формы полихет (рис. 8). Форма, А, была определена как *M. arctia* (рис. 8А). Форма Б – как *M. viridis* и/или *M. neglecta* (рис. 8Б). Ревизия проб за 2004-2014 гг. позволила установить, что *M. arctia* впервые появилась в юго-восточной Балтике в 2011 г.

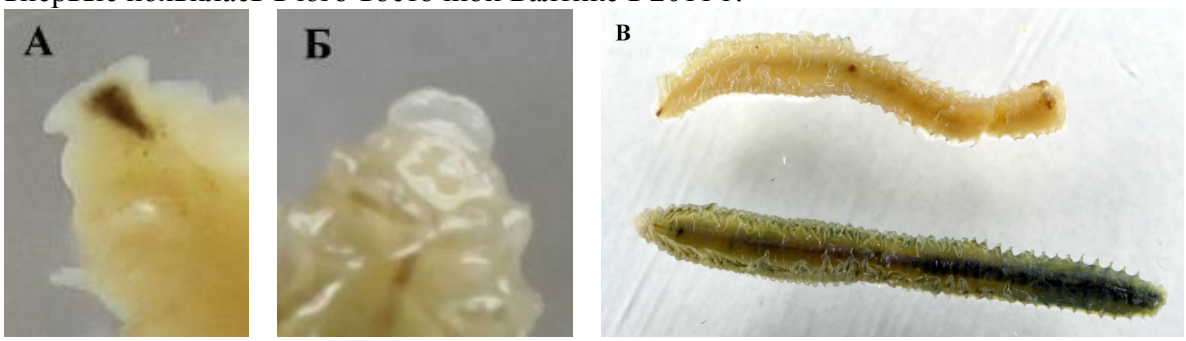

Рис. 8. Полихеты рода *Marenzelleria* в юго-восточной Балтике, ширина 10 сегмента 1,7-1,9 мм (А – простомиум *M. arctia*, Б – простомиум *M. neglecta*+*M. viridis*, В – передние части полихет, сегменты с жабрами: сверху – *M. arctia*, снизу – *M. neglecta*+*M. viridis*)

Полихеты рода *Marenzelleria* обнаружены на глубинах от 8 до 73 м на каменисто-гравийных грунтах, смешанных среднезернистых и грубозернистых песках, мелкозернистых песках, крупнозернистых алевритах и мелкоалевритовых илах. Маренцелярии обитали при температуре воды в придонном слое 1,11-21,44 °С, солености – 6,15-10,54 ‰ и содержании растворенного кислорода – от 1,79 до 9,62 мл/л.

Было выделено два периода 2001-2010 гг. и 2011-2018 гг. В первом периоде в районе исследования встречалась только форма Б, во втором – две формы А и Б (рис. 9).

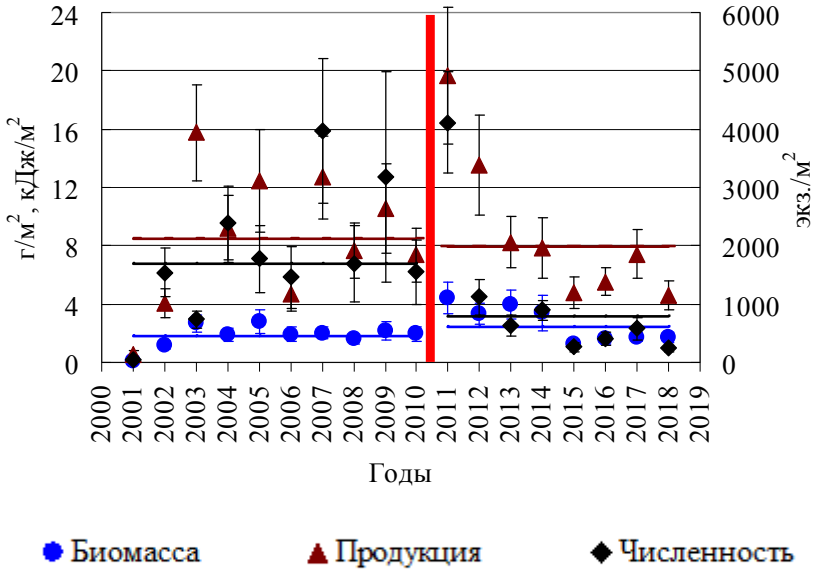

Рис. 9. Многолетняя динамика численности, биомассы и продукции *Marenzelleria* spp. в юго-восточной части Балтийского моря в 2001-2018 гг. (M ± m)

В период отсутствия формы А численность формы Б – была в 2 раза выше, биомасса в 1,5 раза ниже, по сравнению с периодом совместного присутствия форм А и Б. Продукция маренцеллярий в оба периода была приблизительно на одном уровне. Средняя масса особи возросла от первого ко второму периоду примерно в 3 раза (табл. 6).

В 2001-2010 гг. наиболее плотные поселения маренцеллярии формировали на глубинах менее 40 м, что соответствовало глубине летнего прогретого слоя воды. В 2011-2018 гг. значительно повысились численность, биомасса и продукция маренцеллярий на глубинах 41-60 м, что совпадало с первым обнаружением *M. arctia* в 2011 г. (рис. 10).

Таблица 6. Структурно-функциональные характеристики поселений *Marenzelleria* spp. в юго-восточной части Балтийского моря в различные периоды (M ± m)

Характеристики	Первый период 2001-2010 гг.	Второй период 2011-2018 гг.	Критерий Фишера	p-уровень
Численность, экз./м^2	1681 ± 203	797 ± 106	$F_{(1,617)} = 9{,}238$	***0,0025***
Биомасса, г/м^2	1,80 ± 0,16	2,45 ± 0,23	$F_{(1,617)} = 5{,}610$	***0,0181***
Продукция, кДж/м^2	8,5 ± 0,8	7,9 ± 0,7	$F_{(1,617)} = 0{,}246$	0,6204
Средняя масса особи, мг/экз.	2,2 ± 0,3	6,4 ± 0,5	$F_{(1,617)} = 54{,}457$	***< 0,001***

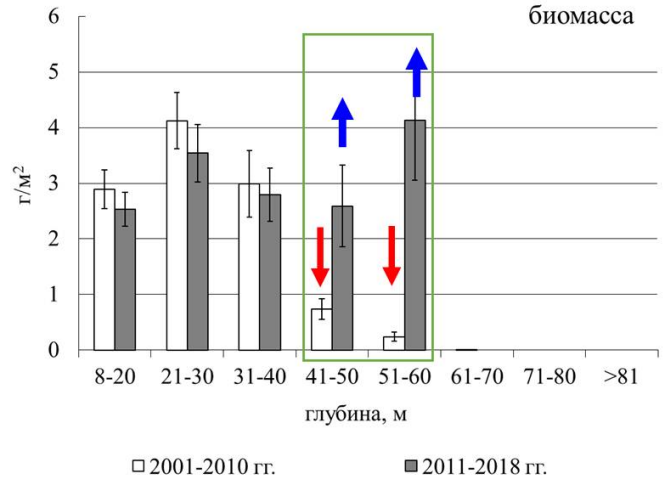

Рис. 10. Вертикальное распределение биомассы *Marenzelleria* spp. в юго-восточной части Балтийского моря в 2001-2010 гг. и 2011-2018 гг.

Отмечены значимые отрицательные корреляционные связи только биомассы маренцеллярий с общим фосфором (R = -0,49) и фосфатами (R = -0,60), что свидетельствовало об увеличении биомассы полихет со снижением в стоке соединений фосфора.

В 2001-2010 гг. полихеты *Marenzelleria* spp. оказывали негативное влияние на виды, встречающиеся на мягких грунтах *Pygospio elegans*, *Peringia ulvae* и на твердых *Mytilus* spp. и *Amphibalanus improvisus*, что возможно связано с их конкуренцией за местообитание. В 2011-2018 гг. для маренцеллярий отмечены положительные корреляции с восьмью видами, обитающими в пределах холодного промежуточного слоя (табл. 7).

Установлено, что в юго-восточной Балтике в настоящее время обитает три вида рода *Marenzelleria*. В прибрежной зоне моря на глубинах менее 30 м доминировала форма Б, виды *M. neglecta* и/или *M. viridis*, на глубинах более 40 м – форма А, вид *M. arctia*. Как это было показано ранее для Финского залива (Максимов и др., 2014), вселение *M. arctia* положительно сказалось на видах, обитающих в пределах холодного промежуточного слоя в летний период. Маренцеллярии за счет активной биотурбации улучшали кормовую базу других донных беспозвоночных.

Многолетняя динамика численности, биомассы и продукции макрозообентоса. На основе изменений в динамике доминирующих видов было выделено четыре временных периода: 2001-2004 гг., 2005-2007 гг., 2008-2010 гг. и 2011-2018 гг. Они определялись пятью факторами: изменением в стоке биогенных веществ р. Висла; усилением ветро-волновой активности и частоты адвекции североморских вод на фоне изменения атмосферной циркуляции; появлением инвазионных полихет *M. arctia*;

изменением температуры в слое воды ниже 51 м и установкой нефтяной платформы Д-6, которая является своего рода «искусственным рифом» на глубинах около 30 м.

Таблица 7. Коэффициенты корреляции *Marenzelleria* spp. с другими вида зообентоса ((корреляция Пирсона, жирным цветом выделены связи на уровне статистической значимости $p < 0,05$)

Вид	Период					
	2001-2010 гг.			2011-2018 гг.		
	Числен.	Биом.	Прод.	Числен.	Биом.	Прод.
Limecola balthica	0,53	0,05	0,48	**0,94**	0,06	0,34
Mytilus spp.	**-0,74**	-0,39	-0,11	**0,90**	0,31	0,57
Oligochaeta gen. spp.	0,04	**0,64**	**0,74**	**0,71**	**0,82**	0,40
Pygospio elegans	-0,01	**-0,69**	-0,10	**0,85**	0,39	0,27
Monoporeia affinis	-0,46	0,14	0,36	**0,94**	**0,89**	**0,94**
Amphibalanus improvisus	-0,56	**-0,71**	-0,60	0,22	-0,01	0,52
Halicryptus spinulosus	0,22	0,37	0,43	**0,83**	0,51	0,64
Bylgides sarsi	-0,43	0,24	0,57	**0,79**	0,52	0,57
Pontoporeia femorata	-0,28	0,13	-0,12	**0,75**	0,63	0,53
Peringia ulvae	**-0,65**	-0,59	-0,20	-0,19	0,17	-0,25

Динамика численности. В межгодовой динамике численности установлены статистически значимые различия между первыми тремя периодами 2001-2010 гг. и четвертым 2011-2018 гг. (табл. 8). В 2001-2010 гг. средняя численность макрозообентоса была около 4500 экз./м^2, в 2011-2018 гг. она снизилась до 2400 экз./м^2 (рис. 11).

Таблица 8. Проверка данных по численности макрозообентоса на наличие различий в разные периоды исследования (тест ANOVA, F – критерий Фишера, p – уровень)

Периоды/годы	2001-2004 гг.	2005-2007 гг.	2008-2010 гг.	2011-2018 гг.
1		$F_{(1,320)} = 1,475$	$F_{(1,284)} = 1,039$	**$F_{(1,413)} = 21,999$**
2	$p = 0,2254$		$F_{(1,202)} = 3,252$	**$F_{(1,331)} = 29,294$**
3	$p = 0,3088$	$p = 0,0728$		**$F_{(1,295)} = 10,784$**
4	**$p < 0,001$**	**$p < 0,001$**	**$p = 0,0012$**	

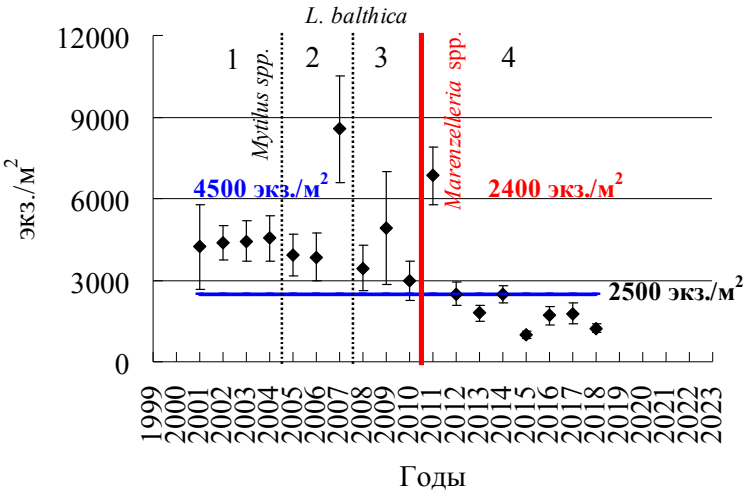

Рис. 11. Многолетняя динамика численности макрозообентоса в юго-восточной части Балтийского моря в 2001-2018 гг.

Динамика биомассы. В межгодовой динамике биомассы обнаружены статистически значимые различия между первым-вторым периодами 2001-2007 гг. и третьим-четвертым 2008-2018 гг. (табл. 9). В первом и втором периодах средние значения биомассы составляли 91 г/м^2, в третьем и четвертом – снизились до 46 г/м^2 (рис. 12).

Таблица 9. Проверка данных по биомассе макрозообентоса на наличие различий в разные периоды исследования (тест ANOVA, F – критерий Фишера, p – уровень)

Периоды/годы	2001-2004	2005-2007	2008-2010	2011-2018
1		$F_{(1,320)} = 3,639$	**$F_{(1,284)} = 8,847$**	**$F_{(1,413)} = 18,397$**
2	p = 0,0574		**$F_{(1,202)} = 8,784$**	**$F_{(1,331)} = 11,859$**
3	**p = 0,0032**	**p = 0,0034**		$F_{(1,295)} = 0,678$
4	**p < 0,001**	**p < 0,001**	p = 0,4108	

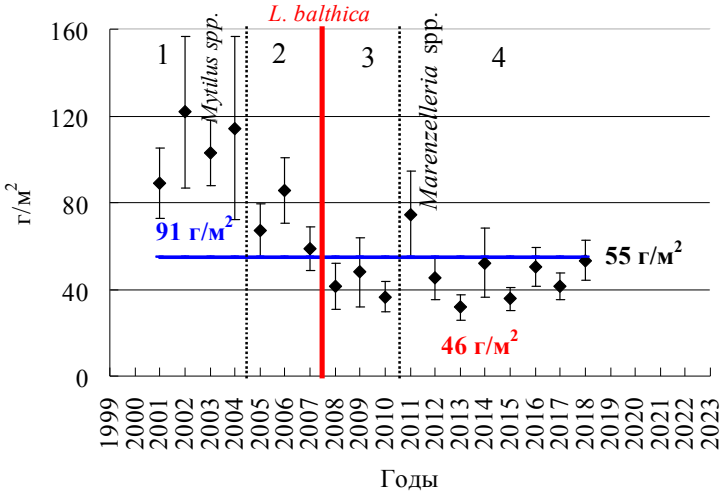

Рис. 12. Многолетняя динамика биомассы макрозообентоса в юго-восточной части Балтийского моря в 2001-2018 гг.

Динамика продукции. В межгодовой динамике продукции не обнаружено статистически значимых различий между 3 и 4 периодами (табл. 10). В первом периоде продукция достигала максимальных величин 168 кДж/м^2, во втором она снизилась в 2 раза (83 кДж/м^2). В третьем и четвертом периодах была минимальной – 63 кДж/м^2 (рис. 13).

Таблица 10. Проверка данных по продукции макрозообентоса на наличие различий в разные периоды исследования (тест ANOVA, F – критерий Фишера, p – уровень)

Периоды/годы	2001-2004	2005-2007	2008-2010	2011-2018
1		**$F_{(1,320)} = 8,871$**	**$F_{(1,284)} = 10,421$**	**$F_{(1,413)} = 23,875$**
2	**p = 0,0031**		**$F_{(1,202)} = 4,756$**	**$F_{(1,331)} = 6,129$**
3	**p = 0,0014**	**p = 0,0304**		$F_{(1,295)} = 0,266$
4	**p < 0,001**	**p = 0,0138**	p = 0,6066	

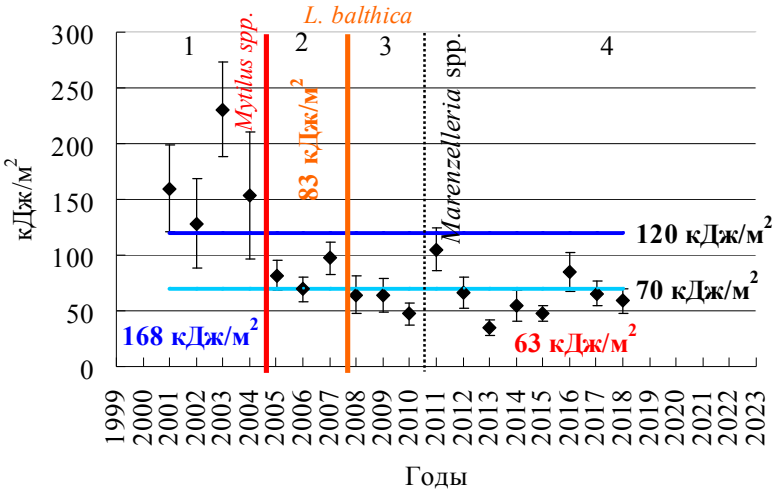

Рис. 13. Многолетняя динамика продукции макрозообентоса в юго-восточной части Балтийского моря в 2001-2018 гг.

Установлено снижение численности макрозообентоса от 2001-2010 гг. к 2011-2018 гг. примерно в 2 раза, биомассы от 2001-2007 гг. к 2008-2018 гг. в среднем в 2 раза, продукции от 2001-2004 гг. к 2005-2007 гг. в 2 раза и к 2008-2018 гг. – в 3 раза.

Структурные изменения. Сложность структуры макрозообентоса, ее неопределенность (энтропия) и однородность в 2001-2003 гг. были выше, чем в 2004-2011 гг. В эти годы индексы видового разнообразия Шеннона и выравненности Пиелу имели значительные межгодовые колебания, что существенно снижало неопределенность, и структура макрозообентоса становилась менее однородной. В 2012-2018 гг. сложность структуры макрозообентоса восстановилась до уровня 2001-2003 гг. (рис. 14).

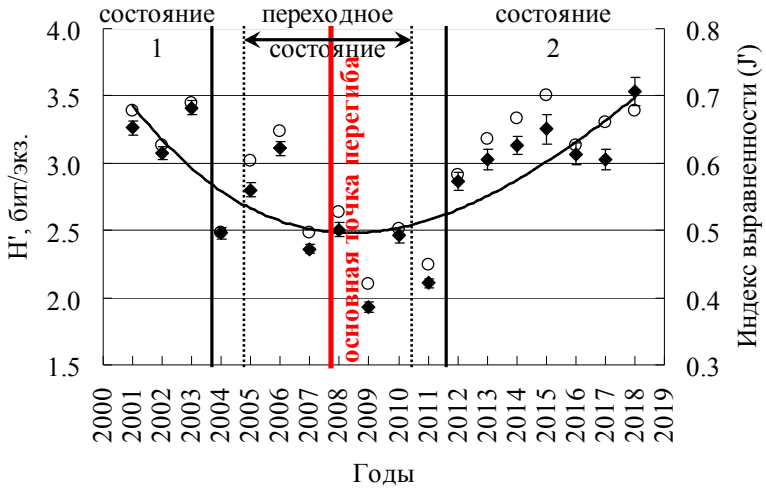

Рис. 14. Динамика индекса видового разнообразия Шеннона (H', бит/экз.) и индекса выравненности Пиелу (J') в юго-восточной части Балтийского моря в 2001-2018 гг. (пунктирные линии – соответствуют периодам, выделенным на основе динамики доминирующих видов *Limecola balthica*, *Mytilus* spp. и *Marenzelleria* spp., сплошные линии – ограничивали участки с высокой и низкой мерами сложности их структуры)

Таким образом, характер изменений в динамике численности, биомассы и продукции макрозообентоса совпадал с динамикой численности, биомассы и продукции доминирующих видов, и эти изменения в значительной степени зависели от стока биогенных веществ. Многолетняя динамика численности макрозообентоса определялась, главным образом, полихетами рода *Marenzelleria*, биомассы – двустворчатыми моллюсками *L. balthica*, продукции – двустворчатыми моллюсками *Mytilus* spp. и *L. balthica*.

Результаты интегрированного экосистемного анализа. Главные компоненты 1 и 2 (1ГК и 2ГК) объясняют 71,2 и 21,8% дисперсии, соответственно. 3ГК объясняет всего 7,0% дисперсии, и ее можно не учитывать. Результаты анализа первых двух компонент методом STARS позволили определить основные изменения по 1ГК в 2008 г. и дополнительно по 2ГК в 2007 г. и 2011 гг. (рис. 15). Нагрузки по 1ГК определялись следующими факторами: более высокими значениями биомассы и продукции макрозообентоса в 2001-2007 гг. по сравнению с 2008-2011 гг., что согласуется с динамикой биомассы и продукции, прежде всего, двустворчатого моллюска *L. balthica* и отчасти *Mytilus* spp. Нагрузки по 2ГК находились в тесной связи с динамикой численности макрозообентоса, и определялись динамикой инвазионных полихет рода *Marenzelleria*. Данные интегрированного экосистемного анализа подтвердили наличие изменений и/или режимный «сдвиг» в структурно-функциональных характеристиках макрозообентоса юго-восточной части Балтийского моря.

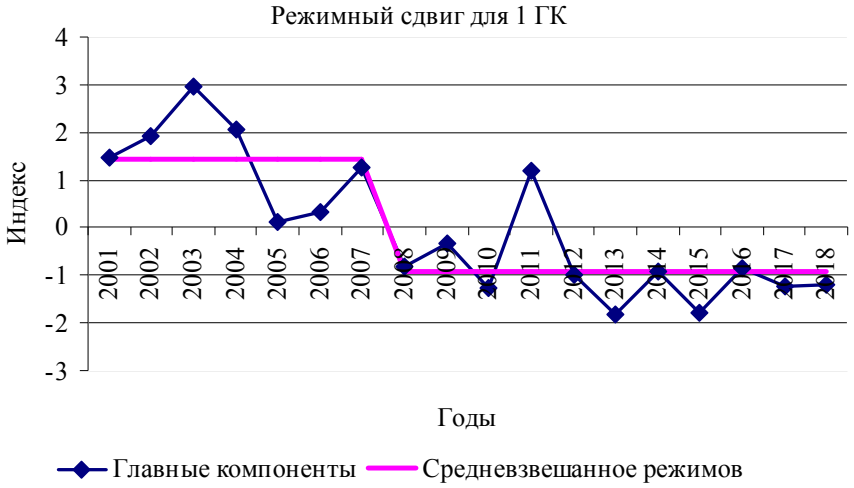

Рис. 15. Результаты интегрированного анализа двух компонент методом STARS для макрозообентоса юго-восточной части Балтийского моря в 2001-2018 гг.

Глава 5. Многолетняя динамика сообществ макрозообентоса

Исследования донных биоценозов или сообществ макрозообентоса в Балтийском море проводятся регулярно с начала 1960-х гг. (Зенкевич, 1963; Лукшенас, 1969; Ярвекюльг, 1979; Апполов, 1992; Рудинская, 2002; Гусев, Урбанович, 2004; Ежова, Спиридо, 2007; Warzocha, 1995). В юго-восточной части Балтийского моря на протяжении всего периода исследования было выделено пять сообществ макрозообентоса (рис. 16).

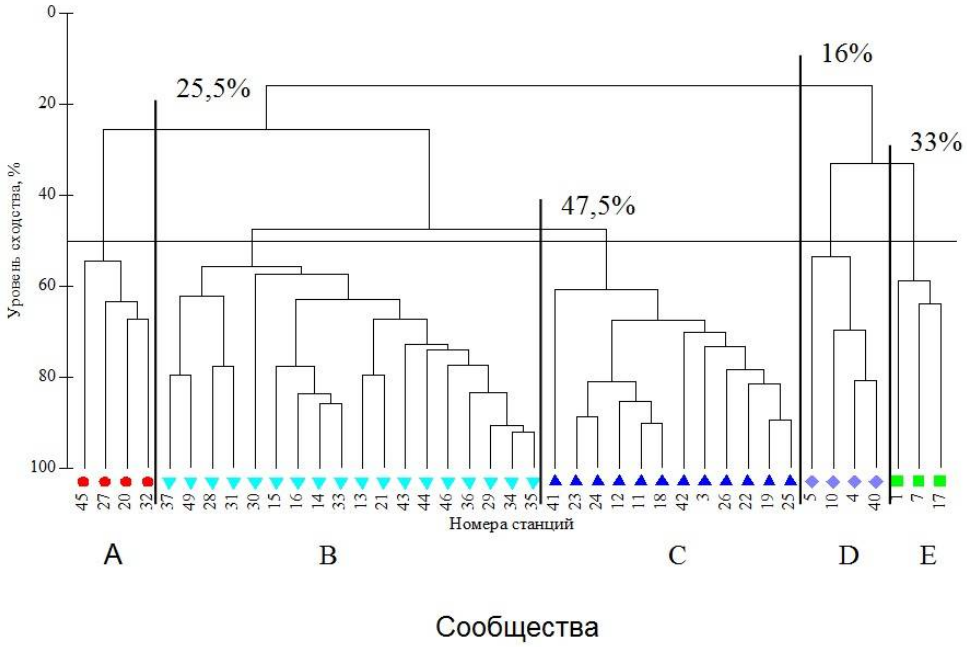

Рис. 16. Дендрограмма кластерного анализа, стандартизированных и трансформированных данных численности макрозообентоса в юго-восточной части Балтийского моря в 2004 г. (сообщества: A – *Mytilus* spp. – *A. improvisus* + *Gammarus* spp.; B – *L. balthica* – *Marenzelleria* spp. – *M. arenaria* – *C. glaucum* + *H. diversicolor*; C – *L. balthica* – *M. affinis* – *P. femorata* + *S. entomon* в 2001-2010 гг. и *L. balthica* – *M. affinis* – *P. femorata* – *Marenzelleria* spp. + *S. entomon* в 2011-2018 гг.; D – *L. balthica* + *H. spinulosus* + *B. sarsi*; E – *S. armiger* + *B. sarsi*)

В 2001-2007 гг. стабильно дифференцировались 4 сообщества: A, B, C и D, а в 2008-2018 гг. только три сообщества: A, B и C. Сообщество E имело временный характер.

Смена сообществ происходила с изменением глубины и удалением от берега. Площадь, занимаемая сообществами, значительно сократилась в 2008-2018 гг. по сравнению в 2001-2007 гг. (рис. 17).

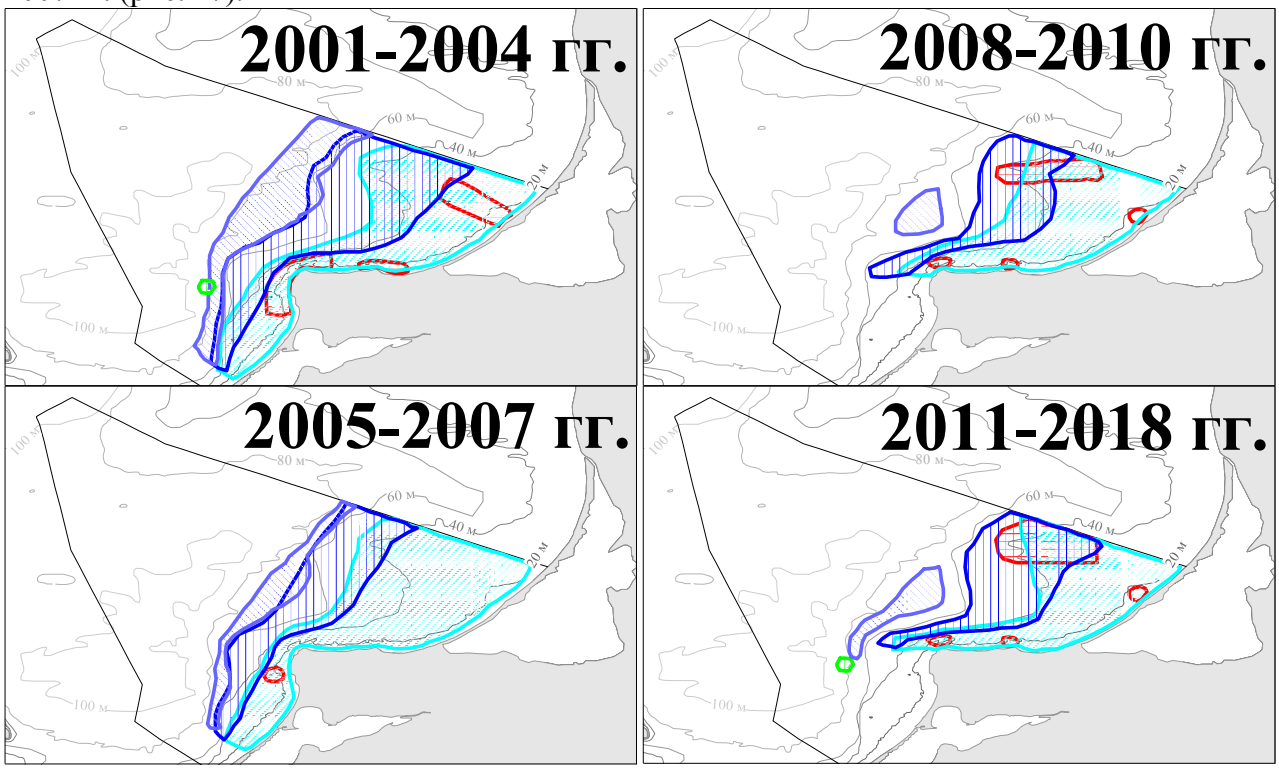

Рис. 17. Пространственное распределение сообществ макрозообентоса в различные периоды исследования в юго-восточной части Балтийского моря, 2001-2018 гг. (цветовые обозначения соответствуют условным обозначениям на рис. 16)

В 2005-2010 гг. отмечено увеличение процессов даунвеллинга, что приводило к большему проникновению теплых прогретых поверхностных вод в глубинные слои моря в летний гидрологический сезон. вследствие чего в пространственно-временной динамике нижней границы сообщества B и верхней границы сообщества C произошли изменения.

Биотопическое распределение сообществ и доминирующие виды представлены в таблице 11.

В динамике численности, биомассы и годовой продукции сообществ отмечена общая тенденция к их снижению от 2001-2004 гг. к 2011-2018 гг. (рис. 18, табл. 12).

На пространственное распределение сообществ оказывали влияние следующие факторы внешней среды: средняя глубина обитания сообщества, температура, соленость и концентрация кислорода в придонном слое (рис. 19). С увеличением средней глубины обитания сообщества A и солености воды его годовая продукция снижалась, а при возрастании температуры – увеличивалась. В сообществах B, C и D с увеличением глубины годовая продукция увеличивалась. В глубоководных сообществах C и D годовая продукция возрастала при увеличении солености и уменьшении температуры воды в придонном слое.

Все это в значительной мере повлияло на изменение нагульных площадей ценных промысловых бентосоядных рыб и, вероятно, сказалось на их локализации в юго-восточной части Балтийского моря.

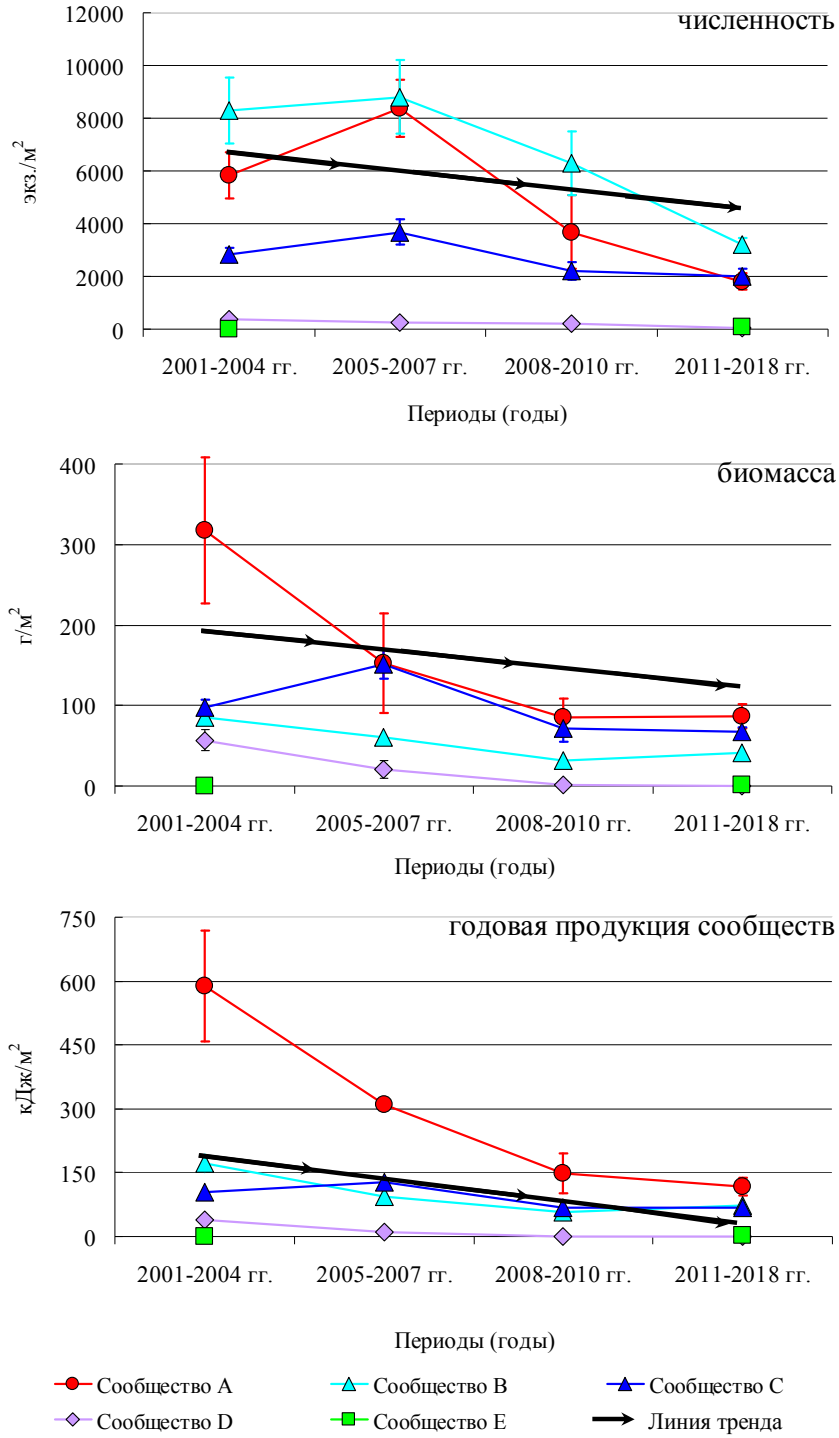

Рис. 18. Динамика численности, биомассы и годовой продукции в сообществах макрозообентоса в юго-восточной части Балтийского моря в 2001-2018 гг.

Таблица. 11. Биотопическое распределение и доминирующие виды сообществ макрозообентоса в юго-восточной части Балтийского моря в летний период

<table>
<tr><td rowspan="2">Факторы</td><td colspan="5">Сообщества</td></tr>
<tr><td>A</td><td>B</td><td>C</td><td>D</td><td>E</td></tr>
<tr><td rowspan="5">Условия среды</td><td colspan="3">Солоноватые балтийские воды</td><td colspan="2">Североморские воды</td></tr>
<tr><td colspan="3">Благоприятные кислородные условия</td><td colspan="2">Неблагоприятные кислородные условия</td></tr>
<tr><td colspan="2">Верхний квазиоднородный слой</td><td>Холодный промежуточный слой</td><td colspan="2">Глубинные воды</td></tr>
<tr><td colspan="2">Теплые воды (над термоклинном)</td><td colspan="3">Холодные воды (под термоклинном)</td></tr>
<tr><td>Твердые грунты</td><td colspan="4">Мягкие грунты</td></tr>
<tr><td>Соленость</td><td colspan="3">6-8 ‰</td><td>9-10 ‰</td><td>более 11 ‰</td></tr>
<tr><td>Кислород</td><td colspan="3">более 5 млO_2/л</td><td colspan="2">менее 4 млO_2/л</td></tr>
<tr><td>Глубина</td><td colspan="2">8-30 м</td><td>45-50 м</td><td colspan="2">более 70 м</td></tr>
<tr><td>Температура</td><td colspan="2">более 10 °C</td><td colspan="3">менее 8 °C</td></tr>
<tr><td>Тип грунтов</td><td>камни, галька</td><td>пески</td><td colspan="3">алевриты, илы</td></tr>
<tr><td rowspan="6">Доминирующие по биомассе и продукции виды</td><td colspan="5">Нехищные виды</td></tr>
<tr><td>Mytilus spp.</td><td colspan="3">Limecola balthica</td><td rowspan="3">Scoloplos armiger</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Amphibalanus improvisus</td><td colspan="2">Marenzelleria spp.
в сообществе C в 2011-2018 гг.</td><td rowspan="2">–</td></tr>
<tr><td>Cerastoderma glaucum
Mya arenaria</td><td>Monoporeia affinis
Pontoporeia femorata</td></tr>
<tr><td colspan="5">Хищные виды (в том числе со смешанным типом питания или всеядные)</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Gammarus spp.</td><td rowspan="2">Hediste diversicolor</td><td rowspan="2">Saduria entomon</td><td colspan="2">Bylgides sarsi</td></tr>
<tr><td>Halicryptus spinulosus</td><td>–</td></tr>
</table>

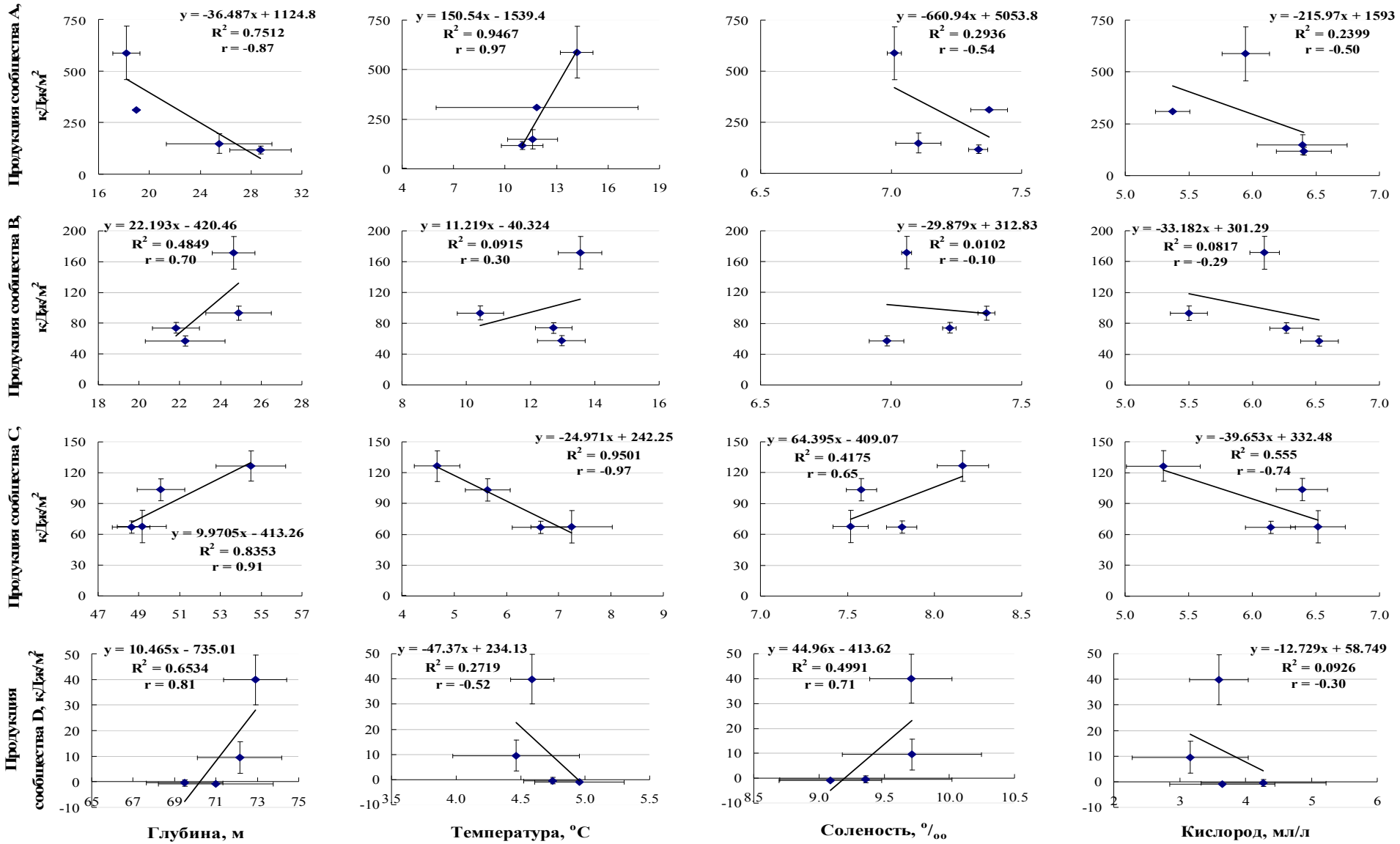

Рис. 19. Зависимость годовой продукции сообществ макрозообентоса от средней глубины, температуры, солености и концентрации кислорода в придонном слое в различные периоды исследования в юго-восточной части Балтийского моря, 2001-2018 гг.

Таблица 12. Структурно-функциональные характеристики сообществ макрозообентоса в различные периоды исследования, юго-восточная часть Балтийского моря (M ± m), функциональные характеристики в кДж/м^2

Характеристики сообщества	Периоды (годы)			
	2001-2004	2005-2007	2008-2010	2011-2018
Сообщество A				
Общее и среднее количество видов	29 (12,3 ± 0,7)	17 (13,0 ± 2,0)	25 (10,6 ± 1,4)	34 (10,1 ± 0,9)
Средняя численность, экз./м^2	5837 ± 877	8387 ± 1083	3681 ± 1382	1811 ± 317
Средняя биомасса, г/м^2	317,8 ± 90,8	152,9 ± 62,2	84,9 ± 23,0	86,2 ± 15,0
Годовая продукция нехищных видов	611,1 ± 135,2	320,6 ± 4,6	173,6 ± 61,2	125,0 ± 21,5
Годовая продукция хищных видов	9,8 ± 3,1	4,9 ± 1,6	10,6 ± 7,5	3,2 ± 1,0
Годовая ассимиляция хищных видов	33,4 ± 10,4	15,4 ± 4,4	36,0 ± 23,9	10,7 ± 3,3
Годовая продукция сообщества A	587,5 ± 130,0	310,1 ± 1,9	148,3 ± 48,0	117,5 ± 20,1
Сообщество B				
Общее и среднее количество видов	28 (9,6 ± 0,3)	27 (8,9 ± 0,4)	25 (8,4 ± 0,6)	36 (10,0 ± 0,3)
Средняя численность, экз./м^2	8297 ± 1255	8812 ± 1400	6288 ± 1220	3190 ± 271
Средняя биомасса, г/м^2	85,2 ± 9,0	60,3 ± 6,5	31,2 ± 3,9	41,2 ± 3,6
Годовая продукция нехищных видов	199,3 ± 23,7	106,1 ± 9,6	66,1 ± 6,9	85,8 ± 7,3
Годовая продукция хищных видов	9,7 ± 1,5	4,4 ± 0,6	2,5 ± 0,4	3,3 ± 0,3
Годовая ассимиляция хищных видов	37,5 ± 5,5	17,4 ± 2,2	11,5 ± 1,7	15,1 ± 1,2
Годовая продукция сообщества B	171,5 ± 21,1	93,2 ± 9,1	57,2 ± 6,6	74,0 ± 6,9
Сообщество C				
Общее и среднее количество видов	23 (8,9 ± 0,2)	22 (8,0 ± 0,4)	16 (7,6 ± 0,3)	24 (8,6 ± 0,2)
Средняя численность, экз./м^2	2819 ± 266	3682 ± 488	2192 ± 336	1991 ± 287
Средняя биомасса, г/м^2	97,1 ± 9,7	151,1 ± 17,8	71,7 ± 16,3	67,3 ± 6,1
Годовая продукция нехищных видов	120,7 ± 12,2	158,0 ± 17,4	80,6 ± 15,7	81,0 ± 6,5
Годовая продукция хищных видов	7,3 ± 0,9	12,7 ± 2,0	5,5 ± 1,1	5,8 ± 0,7
Годовая ассимиляция хищных видов	24,6 ± 2,9	44,2 ± 6,7	18,5 ± 3,7	19,9 ± 2,4
Годовая продукция сообщества C	103,4 ± 10,8	126,5 ± 14,8	67,6 ± 15,8	66,9 ± 6,0
Сообщество D				
Общее и среднее количество видов	11 (3,9 ± 0,3)	5 (2,9 ± 0,4)	5 (3,8 ± 0,3)	4 (2,2 ± 0,2)
Средняя численность, экз./м^2	358 ± 86	240 ± 113	203 ± 87	38 ± 13
Средняя биомасса, г/м^2	56,8 ± 12,8	20,6 ± 11,6	1,2 ± 0,7	0,2 ± 0,1
Годовая продукция нехищных видов	44,8 ± 10,3	15,6 ± 8,5	1,7 ± 1,2	0,15 ± 0,05
Годовая продукция хищных видов	1,4 ± 0,3	1,9 ± 0,9	0,5 ± 0,1	0,3 ± 0,1
Годовая ассимиляция хищных видов	6,4 ± 1,2	7,9 ± 3,6	2,7 ± 0,5	1,3 ± 0,4
Годовая продукция сообщества D	39,9 ± 9,8	9,5 ± 6,2	-0,4 ± 1,3	-0,9 ± 0,2
Сообщество E				
Общее и среднее количество видов	2 (2)	–	–	2 (2)
Средняя численность, экз./м^2	7	–	–	73 ± 70
Средняя биомасса, г/м^2	0,3	–	–	1,9 ± 1,9
Годовая продукция нехищных видов	0,33	–	–	3,16 ± 3,13
Годовая продукция хищных видов	0	–	–	0,03 ± 0,02
Годовая ассимиляция хищных видов	0	–	–	0,14 ± 0,10
Годовая продукция сообщества E	0,33	–	–	3,05 ± 3,05

ВЫВОДЫ

1. С 2000-х гг. макрозообентос юго-восточной части Балтийского моря пополняется за счет инвазионных форм и в настоящее время включает 45 видов. Установлена таксономическая принадлежность 8 таксонов донных беспозвоночных рангом ниже рода, впервые отмеченных для российских вод юго-восточной части Балтики.

2. Выделено пять сообществ макрозообентоса с доминированием двустворчатых моллюсков *Limecola balthica*. *Mytilus* spp. и полихет *Marenzelleria* spp. Их пространственное распределение определяется глубиной, типом грунтов, температурой и соленостью воды, а также концентрацией растворенного кислорода в придонном слое.

3. Отклик различных сообществ макрозообентоса на изменение метеорологических и гидролого-гидрохимических условий, наблюдающийся с 2003 г., происходит с задержкой по времени от 2 до 8 лет. Быстрее всего, через 2 года, реагируют прикрепленные сестонофаги *Mytilus* spp., затем, через 5 лет, зарывающиеся детритофаги *Limecola balthica* и последними, через 8 лет, полихеты рода *Marenzelleria*. Это обусловлено степенью воздействия и пространственными вариациями внешних факторов.

4. Структурно-функциональные перестройки в сообществах макрозообентоса обусловлены в основном тремя факторами: снижением поступления биогенных веществ со стоком р. Висла; усилением ветро-волновой активности, частоты адвекции североморских вод и повышением температуры и солености в слое воды глубже 51 м на фоне изменения атмосферной циркуляции; вселением инвазионной полихеты *Marenzelleria arctia*.

5. Годовая продукция в сообществах макрозообентоса снизилась с 168 кДж/м^2 в 2001-2004 гг. до 63 кДж/м^2 в 2008-2018 гг. Максимальное ее снижение (свыше 5 раз) отмечено в сообществах *Mytilus* spp. – *Amphibalanus improvisus* + *Gammarus* spp. и *Limecola balthica* + *Halicryptus spinulosus* + *Bylgides sarsi*.

6. Различные группировки полихет рода *Marenzelleria* по-разному воздействуют на структуру и функционирование сообществ макрозообентоса. В 2001-2010 гг. форма Б (*Marenzelleria viridis* и/или *M. neglecta*) негативно влияла на обилие *Mytilus* spp., *Peringia ulvae* и биомассу *Amphibalanus improvisus*, *Pygospio elegans*. В 2011-2018 гг., при совместном обитании форм А (*Marenzelleria arctia*), и Б зарегистрировано положительное влияние полихет на обилие и биомассу видов, обитающих на участках дна с температурой воды менее 13 °С.

7. Временная гипоксия в грунтах на глубинах 51-80 м, как и в глубоководной части Гданьской впадины (> 80 м), привела к сужению полосы глубин распространения макрозообентоса, что связано с усилением соленостной стратификации и повышением температуры воды (> +5 °С), сочетание которых приводит к активизации сульфатредуцирующих и сернистых бактерий. Следствием этого стало сокращение площади нагула бентосоядных рыб в 2008-2018 гг.

Список работ по теме диссертации
Публикации в изданиях из перечня ВАК

1. **Gusev A.** Distribution and abundance of *Marenzelleria neglecta* (Sikorski and Bick 2004) (Polychaeta, Spionidae) in the Kaliningrad zone of the Baltic Sea in September 2001 and 2002 / **A. Gusev**, I. Starikova // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2005. Vol. 34. Suppl. 1. P. 163-173.

2. **Гусев А.А.** Влияние факторов среды на распределение *Macoma balthic*a (Linnaeus 1758) и *Mytilus edulis* (Linnaeus 1758) в юго-восточной части Балтийского моря / **А.А. Гусев** // Вестник Российского гос. ун-та им. И. Канта. 2010. №. 7. С. 34-39.

3. Chukalova N.N. About the distribution of *Hydromermis contorta* Linstow, 1889 (Nematoda: Mermithidae) in waterbodies of the Kaliningrad Region (Russia) / N.N. Chukalova, **A.A. Gusev** // Acta Zoologica Lituanica. 2010. Vol. 20. No. 3. P. 209-214.

4. **Гусев А.А.** Рост и продукция двустворчатого моллюска *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758) (Cardiida: Tellinidae) в юго-восточной части Балтийского моря / **А.А. Гусев**, Е.М. Юргенс-Маркина // Биология моря. 2012. Т. 38. №. 1. С. 57-64.

5. Рудинская Л.В. Вселение североамериканского двустворчатого моллюска *Rangia cuneata* (G.B. Sowerby I, 1831) (Bivalvia: Mactridae) в Вислинский залив Балтийского моря / Л.В. Рудинская, **А.А. Гусев** // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2012. №. 2. С. 115-128.

6. **Гусев А.А.** Форма раковины, рост и продукция *Astarte borealis* (Schumacher, 1817) (Astartidae: Bivalvia) в юго-восточной части Балтийского моря / **А.А. Гусев**, Л.В. Рудинская // Океанология. 2014. Т. 54, №. 4. С. 498-504.

7. **Гусев А.А.** Новая регистрация Понто-Каспийской гаммариды *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) в юго-восточной части Балтийского моря (Калининградская область, Россия) / **А.А. Гусев**, Д.О. Гусева, С.А. Судник // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2017. № 2. С. 28-37.

Монография

8. **Гусев А.А.** Атлас-определитель мизид (Mysida, Crustacea) водоемов Калининградской области / **А.А. Гусев**, С.А. Судник, Д.О. Гусева. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 2016. 132 с.

Статьи, опубликованные в других изданиях

9. **Гусев А.А.** Видовой состав и экологическая характеристика макрозообентоса в Калининградской зоне Балтийского моря в сентябре 2001 года / **А.А. Гусев**, О.А. Урбанович // Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 2002-2003 годах. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, Т. 2. Экология гидробионтов. 2004. С. 4-19.

10. **Гусев А.А.** Батиметрическое распределение макрозообентоса в Калининградской зоне Балтийского моря в 2001 г. / **А.А. Гусев** // Морская флора и фауна северных широт: механизмы адаптации и регуляции роста организмов. Апатиты: 2004. С. 69-77.

11. **Гусев А.А.** Межгодовая динамика полихеты *Marenzelleria neglecta* (Sikorski, Bick, 2004) и массовых видов макрозообентоса юго-восточной части Балтийского моря / **А.А. Гусев**, Л.В. Рудинская // Сб. науч. тр., посвященный 120-летию со дня рождения Надежды Станиславовны Гаевской «Гидробиология и ихтиопаталогия». Калининград: ФГОУ ВПО «КГТУ», 2009. С. 33-41.

12. Александров С.В. Биологические сообщества / С.В. Александров, Г.В. Гришанов, **А.А. Гусев**, О.А. Дмитриева, Е.Е. Ежова и др. // Нефть и окружающая среда Калининградской области Т. II: Море / под ред. В.В. Сивкова, Ю.С. Каджояна, О.Е. Пичужкиной, В.Н. Фельдмана. Калининград: Терра Балтика, 2012. С. 128-152.

13. Рудинская Л.В. Макрозообентос // Нефть и окружающая среда Калининградской области Т. II: Море / Л.В. Рудинская, **А.А. Гусев** / под ред. В.В. Сивкова, Ю.С. Каджояна, О.Е. Пичужкиной, В.Н. Фельдмана. Калининград: Терра Балтика, 2012. С. 438-449.

14. Науменко Е.Н. Влияние видов-вселенцев на структуру зоопланктона и зообентоса в Вислинском заливе Балтийского моря / Е.Н. Науменко, Л.В. Рудинская, **А.А. Гусев** // Региональная экология РАН. 2014. № 1-2(35). С. 21-28.

15. **Гусев А.А.** Фауна зообентоса юго-восточной части Балтийского моря (Гданьский бассейн) в разные периоды исследований / **А.А. Гусев**, Л.В. Рудинская // Труды АтлантНИРО. Новая серия. 2017. Т. 1. № 3. С. 33-64.

16. **Гусев А.А.** *Rangia cuneata* (G.B. Sowerby I, 1832) / **А.А. Гусев**, И.Ю. Фенева // Самые опасные инвазионные виды России (ТОП – 100). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. С. 343-351.

17. **Гусев А.А.** *Platorchestia platensis* (Krøyer, 1845) / **А.А. Гусев**, И.Ю. Фенева, Д.О. Гусева // Самые опасные инвазионные виды России (ТОП – 100). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. С. 427-434.