

*На правах рукописи*

**МАКСИМОВ**

Алексей Александрович

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ МЕЖГОДОВОЙ И МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ  
МАКРОЗООБЕНТОСА**  
**(на примере вершины Финского залива)**

Специальность 03.02.10 – гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Санкт-Петербург – 2019

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Зоологический институт Российской академии наук.

**Официальные  
оппоненты:**

**Наumenko Елена Николаевна**  
доктор биологических наук, доцент  
Федеральное государственное бюджетное  
образовательное учреждение высшего образования  
Калининградский государственный технический  
университет, кафедра ихтиопатологии и  
гидробиологии, заведующая кафедрой

**Спиридов Василий Альбертович**  
доктор биологических наук  
Федеральное государственное бюджетное учреждение  
науки Институт океанологии им. П.П. Ширшова  
Российской академии наук,  
лаборатория экологии прибрежных донных  
сообществ, ведущий научный сотрудник

**Щербина Георгий Харлампиевич**  
доктор биологических наук  
Федеральное государственное бюджетное учреждение  
науки Институт биологии внутренних вод им.  
И.Д. Папанина Российской академии наук, лаборатория  
экологии водных беспозвоночных, главный научный  
сотрудник

**Ведущая  
организация:**

Федеральное государственное бюджетное  
образовательное учреждение высшего образования  
Санкт-Петербургский государственный университет

Защита состоится «\_\_\_\_\_» 2019 г. в «14» часов на заседании диссертационного совета Д 002.223.03 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Зоологический институт Российской академии наук по адресу: 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Зоологического института Российской академии наук, <http://www.zin.ru/>

Автореферат разослан «\_\_\_\_\_» 2019 г.

Ученый секретарь  
Специализированного совета,  
кандидат биологических наук

Петрова Екатерина Анатольевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** Познание закономерностей многолетней динамики численности организмов представляет собой одну из важнейших и, пожалуй, самых трудных задач экологии. Это часть общей проблемы причины изменчивости природы Земли, которая, несмотря на длительную историю исследований, находится на начальной ступени понимания. В последние годы интерес к долгосрочным изменениям природных процессов особенно усилился в связи с дискуссиями по поводу последствий глобального потепления климата, возникновение которого связывают с влиянием хозяйственной деятельности человека. В этой области исследований академическая наука наиболее тесно соприкасается с запросами практики, поскольку корректная интерпретация данных экологического мониторинга невозможна без учета закономерностей многолетней динамики численности водных животных. Игнорирование этих закономерностей приведет к тому, что естественные изменения численности в некоторых случаях будут ошибочно истолковываться как результат антропогенного воздействия.

**Степень разработанности темы.** Значительные межгодовые колебания численности животных — хорошо известное и распространенное явление. Несмотря на обилие накопленной информации, единого мнения о причинах таких колебаний до сих пор нет. Дальнейший прогресс в этом направлении во многом задерживается небольшим количеством долгосрочных экологических исследований (Long-Term Ecological..., 2010; Boero et al., 2015). Особенно это касается водоемов, где относительно длинные ряды наблюдений имеются только у ихтиологов, использующих данные рыбопромысловой статистики (Кляшторин, Любушин, 2005). Специализированные программы мониторинга водных экосистем начаты сравнительно недавно и ведутся еще непродолжительное время (Gray, Christie, 1983; Алимов, 1991; Jackson, Füreder, 2006; Максимов, 2012). Из обитателей водоемов макрообентос считается наиболее эффективным индикатором изменений природной среды. Причем для макрообентоса особенно характерна именно долгосрочная (межгодовая и многолетняя) изменчивость, поскольку по сравнению с планктоном донные организмы менее подвижны и имеют более длительный жизненный цикл, вследствие чего они менее чувствительны к сезонным и синоптическим колебаниям.

**Цели и задачи исследования.** Цель исследования — изучение основных закономерностей межгодовой и многолетней динамики макрообентоса на основе данных долгосрочных наблюдений в вершине Финского залива. В связи с этим были поставлены следующие задачи:

- 1) Исследовать межгодовые и внутривековые колебания гидрометеорологических условий среды обитания макрообентоса в Финском заливе.
- 2) Изучить качественный, количественный состав и основные особенности распределения макрообентоса.
- 3) Изучить межгодовые колебания численности и биомассы доминирующих видов донных макробеспозвоночных

4) Выявить многолетние тенденции изменений количественного развития макрообентоса в разных зонах Финского залива, определить их причины.

5) Проследить многолетние изменения видового состава макрообентоса и структуры донных сообществ

6) Оценить последствия преобразования донных сообществ для экосистемных процессов в заливе.

**Научная новизна.** Впервые на основе регулярных длительных наблюдений рассмотрены закономерности и механизмы долговременных изменений макрообентоса. Получены актуальные данные по видовому составу и количественному развитию макрообентоса Финского залива. Выявлены существенные колебания численности и биомассы макрообентоса, определены их причины. Установлены причины и последствия придонных гипоксийных явлений в восточной части Финского залива. Впервые для Финского залива выявлена многолетняя тенденция увеличения биомассы бентоса вследствие эвтрофирования. Получены новые сведения по преобразованию видового состава макрообентоса в результате биологических инвазий. Особенный интерес представляют материалы по режимной перестройке водной экосистемы после внедрения в нее одного нового вида вследствие преобразования биогеохимических процессов на границе раздела вода — дно и изменения трофической структуры биологических сообществ.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Результаты представляют теоретический интерес в рамках общих экологических проблем — причин многолетних изменений численности животных; взаимосвязи биоразнообразия и функционирования водных экосистем. Ряд полученных результатов относится к быстро развивающейся области экологических исследований — инвазионной биологии. Распространение чужеродных видов является частью современных глобальных изменений биосферы, и обычно позиционируется как одна из самых серьезных угроз для биоразнообразия планеты.

Работа имеет важное практическое значение. Начало исследований межгодовой изменчивости бентоса было вызвано необходимостью решения прикладных задач, возникших при строительстве сооружений защиты г. Санкт-Петербурга от наводнений. Впоследствии часть исследований была непосредственным образом связана с государственными программами мониторинга окружающей среды, выполняемых организациями Росгидромета и Росприроднадзора; с государственными контрактами с Правительством Санкт-Петербурга по мониторингу чужеродных видов. Полученные материалы использовались при разработке прогнозов экологического состояния вершины Финского залива, предложений по организации водоохраных мероприятий, направленных на снижение антропогенной нагрузки; при подготовке рекомендаций по оптимизации экологического мониторинга, документов Хельсинской Комиссии по защите среды Балтийского моря (HELCOM 1996, 2009, 2012, 2013, 2014); составлении Красной книги Балтийского моря (HELCOM 2013), Второго оценочного доклада Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации (2014) (глава «Балтийское море»), Оценки состояния среды Финского залива в рамках трехстороннего сотрудничества Рос-

сии, Финляндии и Эстонии (The Gulf of Finland..., 2016). Результаты исследований могут использоваться при интерпретации данных экологического мониторинга и прогнозировании изменений кормовой базы промысловых рыб. Данные по влиянию биоирригационной деятельности организмов макрозообентоса на биогенный режим также могут представлять интерес в качестве основы для разработки биоманипуляционных мероприятий, направленных на борьбу с «цветением» воды и эвтрофированием.

**Методология и методы исследования** подробно изложены в главах 1 и 3. Общая идея работы состоит в детальном анализе динамики макрозообентоса на примере относительно простой «идеальной» системы. Выявление общих закономерностей в динамике макрозообентоса затруднено различиями в составе донных сообществ, сложностью протекающих в них процессов, разнообразием факторов, влияющих на численность донных животных. Все это на данном этапе исследований диктует целесообразность изучения изменений в бентосе на примере модельных водных объектов. Вершина Финского залива, в гидрологическом отношении представляющая собой эстуарий реки Невы, по целому ряду причин очень удобна для исследования динамических явлений в бентосе. Во-первых, поскольку в устье Невы расположен Санкт-Петербург, один из крупнейших научных центров России, Финский залив достаточно рано привлек внимание исследователей: первые сведения по донной фауне этого водоема относятся еще к середине XIX века. Во-вторых, как и многие другие эстуарии, вершина Финского залива отличается очень изменчивым гидрометеорологическим режимом, что позволило автору за относительно короткий промежуток времени проследить состояние бентоса в широком диапазоне условий внешней среды. В-третьих, анализ связей в донных сообществах здесь существенно упрощается вследствие крайне низкого видового разнообразия макрозообентоса, характерного для большей части исследованной акватории, которая населена всего несколькими видами донных макробеспозвоночных. Такая степень простоты структуры сообществ, которую мы наблюдаем в глубоководных районах восточной части Финского залива, обычно, встречается только в экспериментальных условиях (Максимов, 2000). Наконец, донная фауна залива представлена широко распространенными пресноводными и морскими видами, что существенно облегчает интерпретацию результатов, поскольку биологические особенности этих видов, как правило, хорошо изучены. Также наличие на исследованной акватории пресноводных и морских сообществ позволяет надеяться, что выявленные на примере вершины Финского залива закономерности, могут быть экстраполированы на другие водные объекты и окажутся полезными при изучении динамики бентоса как в континентальных, так и в морских водоемах.

#### **Положения, выносимые на защиту:**

- 1) Значительная временная изменчивость макрозообентоса вершины Финского залива определяется низким разнообразием донной макрофауны, обусловленной комплексом географических (пограничное положение в зонах контакта пресных и морских вод, морского и континентального климата) и исторических (молодость водоема) факторов.

2) Динамика макрозообентоса связана с процессами разного временного масштаба. На каждом из масштабных уровней действует свой набор факторов. Более долговременным изменениям соответствуют большие пространственные масштабы.

3) Наиболее масштабные и глубокие изменения донных сообществ Финского залива связаны с внедрением в их состав крупных биотурбаторов, появление которых соответствует общей тенденции развития фауны Балтийского моря в послеледниковое время.

4) Макрозообентос не должен рассматриваться только как пассивный индикатор изменений внешней среды. Деятельность донных животных существенным образом влияет на биогеохимические процессы и круговорот биогенных веществ в водоеме, что ведет к изменениям на экосистемном уровне.

**Степень достоверности и апробация результатов.** Достоверность результатов подтверждается публикациями в ведущих отечественных и международных изданиях. Результаты исследований докладывались на симпозиумах и семинарах в рамках трехстороннего сотрудничества Эстонии, Финляндии и России по защите среды Финского залива (Таллин, 2002, 2006, 2015, 2017; Хельсинки, 2014, 2016); Научных конгрессах по Балтийскому морю (Хельсинки, Финляндия, 2003; Сопот, Польша, 2005; Росток, Германия, 2007; Талин, Эстония, 2009, Санкт-Петербург, 2011; Клайпеда, Литва 2013; Рига, Латвия, 2015); Европейских симпозиумах по морской биологии (Киль, Германия, 2007; Эдинбург, Шотландия, Великобритания, 2010; Ровинь, Хорватия, 2011; Арендал, Норвегия, 2012; Голуэй, Ирландия, 2013; Гельголанд, Германия, 2015; Родос, Греция, 2016); 7-й Международной конференции «Акватерра-2004» (Санкт-Петербург, 2004); Международных симпозиумах «Инвазии чужеродных видов в Голарктике» (Борок, 2005, 2010, 2013); Международных научных конференциях, посвященных памяти Г.Г. Винберга (Санкт-Петербург, 2005, 2010, 2015); Съездах Гидробиологического общества РАН (Тольятти, 2006; Владивосток, 2009); 2-м совещании по гипоксии в Балтийском море по программе «Baltic Sea 2020» (Турку, Финляндия, 2007); 15-й Международной конференции по водным инвазионным видам (Неймеген, Нидерланды, 2007); Конференции по программе совместных исследований Балтийского моря (программа BONUS) (Вильнюс, Литва, 2010); Всемирной конференции по морскому биоразнообразию (Абердин, Шотландия, Великобритания, 2011); Международной конференции по морским инвазионным видам (Маскат, Султанат Оман, 2014), 46-м Международном коллоквиуме по динамике океана в г. Льеж (Бельгия) в 2014 г.; 3-м Международном симпозиуме по влиянию изменения климата на океаны Мира (Сантус, Бразилия, 2015); 54-м (Сесимбра, Португалия, 2014) и 56-м (Бремен, Германия, 2016) Симпозиумах Общества по изучению эстуариев и прибрежных вод (ECSA); Международной конференции «Фактор солёности в биологических науках» (Санкт-Петербург, 2012); научных чтениях «Биоразнообразие и продуктивность водных экосистем» (Севастополь, 2015); 17-м научном семинаре «Чтения памяти К.М. Дерюгина» (Санкт-Петербург, 2014); ежегодных Международных экологических форумах День Балтийского моря (Санкт-Петербург, 2000, 2004–2015), а также Отчетных научных сессиях Зоологического института

та Российской академии наук (ЗИН РАН), Ученого совета Российского гидрометеорологического университета (РГГМУ) и семинарах лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии ЗИН РАН.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 65 работ (1 монография и 64 научные статьи). Из них 29 работ опубликовано в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, 8 глав, выводов и списка литературы, включающего 625 названия, из которых 329 на иностранных языках. Текст изложен на 265 страницах. Включает 52 рисунка и 18 таблиц.

**Личный вклад автора.** Диссертационная работа является результатом 30-летних исследований автора. Автором были определены цель и задачи исследования, проведен сбор, обработка материала, анализ данных и интерпретация полученных результатов; подготовлен текст диссертации, сформулированы основные положения и выводы.

**Благодарности.** С 1985 по 1990 гг. исследования финансировались за счет бюджетной темы Государственного гидрологического института (ГГИ), связанной со строительством сооружений защиты г. Ленинграда от наводнений. В 1990-х гг. сбор материала проводили в ходе рейсов научно-исследовательских судов в рамках следующих международных программ: проект «Балтика» (1991 г.), «Морской экологический патруль» (1995 г.), «Балтийский плавучий университет» (1996, 1997 и 1999 гг.). В последующие годы большая часть материала была получена в экспедициях ЗИН РАН и РГГМУ. Финансирование этих работ осуществлялось, главным образом, за счет ФЦП «Мировой Океан» и грантов Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) 08-04-92421-БОНУС-а, 14-04-91721-БОНУС-а и 13-05-41464-РГО-а, полученных в рамках совместных программ РФФИ с Сообществом балтийских организаций в целях финансирования науки (BONUS EEIG) (проекты HYPER и COCOA) и с Русским географическим обществом. Частичная финансовая поддержка была также оказана академическими программами фундаментальных исследований «Биоразнообразие и динамика генофонда», «Живая природа» и «Биологические ресурсы России», грантами РФФИ 02-04-48646-а, 05-04-49703-а, 08-04-00101-а, 11-04-00591-а, 13-04-00962-а, 14-04-00207-а. Часть материала в период с 1999 по 2003 гг., в 2008 и 2014 гг. была собрана за счет государственных программ мониторинга, выполняемых Северо-западным управлением гидрометслужбы (СЗ УГМС), АО «Севморгео» и Балтийской дирекцией по техническому обеспечению надзора на море (Росприроднадзор). В 1998 г. сборы бентоса в Финском заливе были проведены В.Е. Пановым (ЗИН РАН) и любезно переданы им автору для обработки.

Выражаю свою искреннюю признательность за разнообразную помощь всем сотрудникам научных коллективов, где посчастливилось работать автору: Лаборатории гидроэкологических исследований ГГИ, Государственного унитарного предприятия по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды при СЗ УГМС, Лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии ЗИН РАН. Я благодарю участников экспедиций РГГМУ и АО «Севморгео»,

экипажи научно-исследовательских судов за техническую помощь и содействие в отборе проб. Особая благодарность Т.Р. Ереминой (РГГМУ), А.В. Исаеву (РГГМУ) и А.Е. Рыбалко («Севморгео») за предоставленную возможность работы в составе экспедиций этих организаций и прекрасную организацию полевых исследований. В ходе работы я чувствовал постоянную поддержку и внимание со стороны руководителей Лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии ЗИН РАН — академика РАН А.Ф. Алимова и член-корреспондента РАН С.М. Голубкова. Выражаю им огромную признательность.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### **Глава 1. Методологические аспекты изучения многолетней динамики численности донных животных**

В главе приводится краткий обзор представлений о причинах долговременных изменений природной среды. Отмечается отсутствие установившихся взглядов на причины изменчивости. Многочисленные исследования, выполненные в различных областях науки, свидетельствуют о повторяемости природных явлений через относительно регулярные промежутки времени, то есть циклическом (ритмическом) характере изменчивости параметров окружающей среды (Максимов, 1995; Антонов, 2007). Однако единого мнения о самой сущности этих циклов нет.

В экологии в течение почти 100 лет длилась дискуссия о том, связана ли динамика численности животных с внешними факторами (в роли которых, как правило, рассматривались климатические) или с процессами, происходящими внутри самих популяций (внутривидовая конкуренция) и/или сообществ (межвидовая конкуренция, отношения хищник — жертва, паразит — хозяин). К концу XX века накал дискуссии снизился и в настоящее время, как правило, признается роль и внешних и внутренних факторов (Bjørnstad, Grenfell, 2001; Stenseth et al., 2002; Stenseth, 2007). Тем не менее остается немало исследователей, отстаивающих категоричные точки зрения. В последние годы приоритет все чаще отдается климатическим факторам (Кляшторин, Любушин, 2005; Houlahan et al., 2007; White, 2008), что, по-видимому, в немалой степени объясняется общественным вниманием к проблеме глобального потепления.

Среди причин колебаний климата фигурирует внушительный список космических и геофизических сил: солнечная активность, приливные силы, нутация полюсов, изменения скорость вращения Земли (Максимов, 1970; Антонов, 2007). Наряду с этим доказана возможность возникновения собственных колебаний в системах атмосфера — океан и атмосфера — суши (Монин и др., 1974; Найденов, 2004). При интерпретации природных циклов разные авторы могут делать акцент на каком-либо одном факторе или рассматривать группу из нескольких взаимодействующих факторов. Часто создается возможность нескольких параллельных трактовок, когда динамика природного процесса может быть равно успешно приписана действию разных факторов.

С отсутствием единых теоретических представлений о причинах долгосрочной изменчивости других компонентов природной среды связана основная

методическая проблема в изучении многолетней динамики численности донных животных. В этих условиях круг потенциальных факторов, вовлеченных в анализ, практически не ограничен: все может влиять на все. Как и в отношении многих других наземных и водных животных, высказывалась мысль о связи колебаний численности донных макробес позвоночных с космогеофизическими и климатическими циклами (Gray, Christie, 1983; Andersin, 1986; Tunberg, Nelson, 1998; Максимов, 2012). При этом явно или неявно предполагают, что космические силы вызывают изменения атмосферных процессов, влияющих на гидрологический и гидрохимический режим, что, в свою очередь, отражается на бентосе непосредственно или, чаще, через изменение продуктивности планктонных сообществ. Полный набор эмпирических данных, подтверждающих наличие всей этой цепочки причинно-следственных связей, практически всегда отсутствует, поэтому, как правило, ограничиваются формальной констатацией совпадения (возможно и случайного) длительности цикла численности с периодом колебаний какого-либо климатообразующего фактора. Понятно, что возможны, как минимум, три **уровня интерпретации**: «астрономический» (близость к какому-либо известному космическому ритму), гидрометеорологический (корреляция с одним или несколькими параметрами окружающей среды) и биологический (пелаго-бентические связи, а также взаимоотношения в самих донных сообществах). В случае наличия реальной причинной зависимости объяснения на разных уровнях ни в коей мере не противоречат, а скорее дополняют друг друга. Однако, очевидно, что если механизм влияния остается неизвестен, при таком подходе велика вероятность случайного получения достоверной корреляции при переборе возможных вариантов, особенно, если учесть, что мониторинг бентосных сообществ ведется весьма непродолжительное время.

В данной работе я старался придерживаться следующей логики: либо не выходить за пределы конечного «биологического» уровня интерпретации, либо рассматривать только абиотические факторы, непосредственно влияющие на бентическое сообщество. Также не затрагивается сложный комплекс вопросов связанных с причинами эвтрофирования, вкладом антропогенных и естественных источников в общее поступление органических и биогенных веществ в вершину Финского залива. Эта проблема имеет междисциплинарный характер, не может и не должна решаться в рамках узкого биологического подхода.

Важным и необходимым этапом при анализе динамики макрозообентоса, как и других природных систем, является выделение процессов разного **масштаба**. На каждом масштабном уровне действует свой набор факторов, контролирующих изменение параметров системы. Естественно арсенал методов, используемых для анализа разномасштабных процессов, должен быть различен. Пространственно-временные масштабы существования животных тесно связаны с размерами их тела (Azovsky, 2000). Согласно современным представлениям многоклеточных обитателей морского дна подразделяют на три размерные категории: мейобентос, макробентос и мегабентос. В настоящее время размерные группировки бентоса рассматриваются как самостоятельные экологические категории, существующие в разных по масштабу пространственно-временных условиях и отличающиеся по своим биологическим характеристикам

(Warwick, 1984; Гальцова, 1991; Курашов, 1994; Мокиевский, 2009; Максимов и др., 2014). В частности можно отметить, что для более крупных организмов, в целом, по-видимому, характерна и более значительная изменчивость показателей количественного развития (Lampitt et al., 1986; Rex et al., 2006; Максимов и др., 2014). Мено- и макробентос часто демонстрируют противоположные тенденции в пространственном распределении и межгодовых изменениях биомассы (Гальцова, 1991; Мокиевский и др., 2010; Максимов, Петухов, 2011; Максимов и др., 2017). В связи с этим при изучении многолетней динамики необходимо четко различать эти размерные группировки. В данной работе рассматривается динамика только представителей макрообентоса.

## Глава 2. Описание района исследований

**2.1 Краткая физико-географическая, гидрологическая и гидрохимическая характеристика вершины Финского залива.** Финский залив — один из крупнейших заливов Балтийского моря — глубоко вдается в сушу, вытягиваясь с запада на восток на 420 км. Под вершиной Финского залива обычно понимают водное пространство, заключенное между устьем реки Невы и о. Гогланд (меридиан 27° в.д.). Площадь поверхности воды в этих границах составляет около 11 500 км<sup>2</sup>. Длина водоема от Невы до Гогланда достигает 180 км, максимальная ширина — 131 км.

По гидрохимическим и биологическим особенностям рассматриваемый водоем подразделяется на два естественных района — пресноводную Невскую губу и солоноватоводную восточную часть Финского залива (Шишгин и др., 1989). Невская губа представляет собой мелководный (средняя глубина около 4 м) полузамкнутый водоем в месте впадения р. Невы в Финский залив площадью около 400 км<sup>2</sup>. Западной границей этого водного объекта в настоящее время служит о. Котлин и Комплекс защитных сооружений г. С.-Петербурга от наводнений. Восточная часть Финского залива по морфометрическим особенностям может быть разделена на два района. В мелководном районе от створа мыс Шепелевский — мыс Флотский преобладают глубины от 10 до 30 м. Длина этого района составляет 46 км, максимальная ширина — 28 км. В глубоководной зоне западнее указанного створа акватория залива резко расширяется, местами до 120–130 км. Глубины в открытых участках, в основном, превышают 30 м, а у западной границы района достигают 60–70 м.

На этот небольшой участок Балтики (около 3% от общей площади моря) приходится почти 1/4 всех поступающих в море речных вод, основная масса которых вносится р. Невой. Со значительным притоком пресных вод связана сильная стратификация водной толщи в течение большей части года. Вследствие этого бенталь залива четко разделяется на две зоны с различными условиями среды. Граница между ними определяется максимальной глубиной залегания летнего термоклина (примерно 20–30 м). Мелководные участки, особенно в местах поступления материкового стока (район о. Котлин, Лужская и Копорская губы, Выборгский залив), залиты сильно опресненной и, как правило, хорошо аэрированной водой. Летом отмечается значительный прогрев воды (до 20°C). Наиболее типичны для этой зоны грубозернистые донные осадки. Для

придонных вод открытых глубоких (от 20–25 до 75 м) районов характерны почти круглогодично низкая (<5°C) температура, более высокая «критическая» (5–8‰) соленость и, часто, пониженное содержание кислорода вплоть до развития гипоксии в отдельные годы. Преобладающим типом донных осадков в глубоко-водной зоне являются илы.

Вершина Финского залива — один из наиболее эвтрофированных регионов Балтийского моря. Наряду со значительной внешней биогенной нагрузкой (Румянцев, Кондратьев, 2014; The Gulf of Finland..., 2016) с огромного и достаточно густонаселенного водосбора, существенный вклад в поступление биогенных элементов в залив вносят внутриводоемные процессы: вынос из донных осадков и транспорт из более западных районов залива с придонными течениями (Исаев, 2010). При этом большое значение имеют кислородные условия придонных вод. В частности гипоксийные явления сопровождаются увеличением концентрации фосфатов, вследствие их выхода из донных отложений (Pitkänen, Välimäki, 1997; Pitkänen et al., 2001; Савчук, 2005; Еремина, Карлин, 2008).

**2.2 Крупномасштабные изменения гидрометеорологических факторов в вершине Финского залива в XX столетии.** В силу своего пограничного положения в зоне смешения пресных и морских вод и между областями морского и континентального климата вершина Финского залива характеризуется очень изменчивым гидрометеорологическим режимом. Причем наиболее значительные изменения пришли именно на период наших наблюдений (Еремина и др., 2013; Еремина и др., 2014).

Климатические условия района Финского залива находятся под сильным влиянием циркуляционных атмосферных процессов, обычно характеризуемыми индексом североатлантического колебания (*NAO* от английского North Atlantic Oscillation) (напр. Assessment..., 2008; Еремина и др., 2013; Second Assessment..., 2015; Балтийское море..., 2016). Период исследований ознаменовался окончанием 15-летнего периода положительных аномалий *NAO* и началом перехода к отрицательной фазе нового цикла. Размах колебаний индекса (от –4.64 до +5.08) во время исследованного нами короткого 30-летнего периода лишь немногого уступал таковому, зарегистрированному в течение всей почти полутора-вековой истории метеонаблюдений в Северной Атлантике (от –4.89 до +5.08).

Динамичность атмосферных процессов в существенной степени, обуславливает значительную вариабельность других гидрометеорологических факторов. Для стока реки Невы характерна ясно выраженная цикличность с периодом около 25–35 лет, являющаяся отражением внутривековой изменчивости общей увлажненности бассейна всей водной системы (Шнитников, 1962, 1966). С *NAO* тесно связан **кислородный режим придонных вод** — ведущий фактор, определяющий развитие макрозообентоса в открытых районах Балтийского моря, включая Финский залив. Гипоксийные условия в придонных водах восточной части Финского залива возникают после холодных зим, когда раннее замерзание препятствовало вертикальному перемешиванию, и/или в годы адвекции обедненных кислородом соленых глубинных вод из Балтийского моря (Максимов, 2006). Такая ситуация типична для периодов отрицательных значе-

ний индекса (Еремина и др., 2012). Для них характерны суровые зимы. Преобладают сгонные восточные ветра, ведущие к увеличению компенсационного притока морских вод с запада по дну залива. При отрицательных аномалиях *NAO* также повышается вероятность крупных затоков североморских вод в Балтику (Hänninen et al., 2000), вытесняющих аэробные воды балтийских впадин в Финский залив.

### **Глава 3. Материал, методы его сбора и обработки**

Основным материалом для настоящей работы послужили результаты 30-летних исследований автора в период с 1985 по 2016 г. При проведении полевых наблюдений внимание преимущественно уделялось менее изученной восточной части Финского залива. Характеристика многолетней динамики бентоса Невской губы (разд. 5.3.2) базируется на публикациях и богатых материалах из фондов ГГИ, СЗ УГМС и ЗИН РАН. Часть материалов этих организаций, относящихся к периоду с 1992 по 2010 гг., собрана и обработана автором.

В общей сложности использован материал с 798 бентосных станций (включая повторные сборы на станциях многолетних наблюдений), выполненных в диапазоне глубин 6–75 м. На первом этапе (1985–1990 гг.) проводились сезонные (3–6 съемок в период с мая по ноябрь) наблюдения на 3–14 станциях. Эти данные были использованы при анализе популяционной динамики массовых видов донных макробес позвоночных. В дальнейшем, поскольку целью было изучение межгодовых различий, преимущественно, проводили одноразовые съемки с интервалом в один год, как правило, в конце июля — начале августа.

В качестве орудий лова использовали дночерпатели Ван-Вина (площадь захвата 0.1 и 0.025 м<sup>2</sup>), Экмана-Берджа (0.04 и 0.025 м<sup>2</sup>) и гидравлический дночерпатель ДГ-0.08 (0.08 м<sup>2</sup>). Выбор модели дночерпателя и количество проб на станции определялись составом макрозообентоса и зависели от конкретных задач и условий проведения исследований. В обычной ситуации отбирали три параллельные пробы. Однако в гипоксийных районах, где бентос обычно отсутствовал, повторных проб не брали. При исследованиях популяций массовых видов донных макробес позвоночных количество проб на станциях, напротив, увеличивали до пяти. Собранные пробы грунта промывали через сито с ячеей 0.4 мм и фиксировали 4% формалином. Дальнейшую обработку материала проводили в лаборатории.

Наряду с собственными данными при анализе многолетней динамики бентоса привлекались также литературные и архивные материалы. При этом преимущественно использовались данные по биомассе, поскольку по сравнению с численностью ее оценки менее чувствительны к вероятным различиям в методах отбора и обработки проб в разные годы и периоды (напр. Ankar, 1976), в силу чего лучше подходят для сравнительных целей. Математическая и статистическая обработка результатов осуществлялась в соответствии с общепринятыми методами (Урбах, 1963; Максимович, Погребов, 1986; Clarke, Warwick, 2001). Основная масса расчетов выполнена с помощью пакета STATISTICA (версии 6–12).

## **Глава 4. Общая характеристика донной макрофауны вершины Финского залива**

**4.1 История изучения.** Первые сведения о донной макрофагне Финского залива относятся к середине XIX века (Гrimm, 1877). В дальнейшем Невская губа неоднократно привлекала внимание исследователей вследствие своей исключительной важности как источника водоснабжения и приемника сточных вод г. Санкт-Петербурга (Дерюгин, 1923; Скориков, 1910). Наиболее активно изучение бентоса губы проводилось в конце XX века в рамках исследований, связанных со строительством комплекса защитных сооружений г. Санкт-Петербурга от наводнений (Салазкин, 1982; Невская губа..., 1987; Сообщество..., 1988; Шишкин и др., 1989; Алимов и др., 1993). Макрозообентос более западных солоноватоводных районов Финского залива вплоть до недавнего времени оставался плохо изученным. Систематический характер исследования донного населения в восточной части Финского залива приобрели только, начиная с конца 1980-х гг. (Шишкин и др., 1989; Анцулевич, Чивилев, 1992; Максимов, 1997). В последние два десятилетия ситуация стала быстро меняться в лучшую сторону. Появились десятки публикаций по качественному составу и количественному распределению макрозообентоса, влиянию на него природных и антропогенных факторов, различным сторонам биологии и экологии массовых видов донных беспозвоночных. Недавно были изданы несколько монографий (Экосистема..., 2008; Балтийское море..., 2016; The Gulf of Finland..., 2016), в которых приводятся подробные сведения о макрозообентосе восточной части Финского залива.

**4.2 Качественный состав донной макрофагны.** В Невской губе макрозообентос представлен обычными для Северо-запада России пресноводными видами, характерными также для реки Невы и Ладожского озера (Невская губа..., 1987; Экосистема..., 2008). К западу от о. Котлин большинство их исчезает, появляются типичные для Балтийского моря эвригалинные морские и солоноватоводные формы североатлантического и арктического происхождения. Встречено также несколько видов, проникших в Балтийское море в недавнее время, вероятно, вследствие деятельности человека. В качественном отношении донное население восточной части Финского залива существенно беднее, чем в Невской губе. В наших сборах определено 90 видов донных макробеспозвоночных. Около 2/3 их относятся к пресноводным формам, проникновению которых в открытые районы препятствует повышенная соленость. Среди морских и солоноватоводных преобладают теплолюбивые атлантические литоральные и понто-каспийские виды, не способные заселить глубоководные участки из-за низкой температуры. В результате этого распространение большинства видов ограничено относительно незначительными по площади хорошо прогреваемыми и сильно опресненными отмелями, расположенными вдоль берегов залива. Обширные пространства открытых районов населены всего несколькими видами макрозообентоса.

**4.3 Причины фаунистической бедности макрозообентоса открытых районов восточной части Финского залива.** Низкое видовое разнообразие донной фауны типично для молодого по геологическим масштабам времени

Балтийского моря, большая часть акватории которого характеризуется «критической» соленостью (5–8‰), физиологически наименее комфортной и для морских, и для пресноводных животных (Remane, Schlipper, 1971; Хлебович, 1974, 2015; Telesh, Khlebovich, 2010). При продвижении вглубь Балтики неблагоприятное действие критической солености усугубляется возрастанием суровости климата. В восточной части Финского залива снижению разнообразия глубоководного бентоса также способствует сильная стратификация водной толщи, затрудняющая вертикальное перемешивание и летний прогрев глубинных вод. Вследствие чего здесь почти круглогодично сохраняются «арктические» (менее 5°C) температурные условия, благоприятные только для немногих видов арктического происхождения. Развитию ряда видов могут также препятствовать периодические гипоксийные явления.

**4.4 Массовые виды донных макробеспозвоночных.** В количественном отношении на большей части акватории макрообентос был представлен практически только шестью нативными (ледниковые реликтовые ракообразные *Saduria entomon* (L.), *Monoporeia affinis* (Lindström) и *Pontoporeia femorata* Kröyer; двустворчатый моллюск *Limecola balthica* (L.), олигохеты *Baltidrilus costatus* (Claparède) и *Nais elinguis* Müller) и двумя чужеродными (полихета *Marenzelleria arctica* (Chamberlin) и олигохета *Tubificoides pseudogaster* (Dahl)) видами (табл. 1).

Таблица 1 – Некоторые характеристики массовых видов донных макробеспозвоночных восточной части Финского залива

Вид	h, м	T, °C	S, ‰	N <sub>max</sub> , экз./м <sup>2</sup>	B <sub>max</sub> , г/м <sup>2</sup>
<i>Saduria entomon</i>	7–73	1.5–19.0	1.1–8.0	2020	438.2
<i>Monoporeia affinis</i>	7–75	1.4–17.7	1.8–7.8	35350	38.4
<i>Pontoporeia femorata</i>	49–75	2.5–4.5	6.8–7.8	4538	33.3
<i>Marenzelleria arctica</i>	7–75	1.4–20.0	0.2–8.1	37260	83.6
<i>Limecola balthica</i>	7–75	1.4–17.7	3.4–8.1	1600	258.0
<i>Baltidrilus costatus</i>	7–33	1.4–15.7	3.4–7.3	7450	9.8
<i>Tubificoides pseudogaster</i>	25–39	1.6–11.3	4.0–6.4	23840	36.6
<i>Nais elinguis</i>	7–70	1.7–19.8	0.4–7.7	7090	0.7

Примечания. h, м; T, °C и S, ‰ — соответственно, диапазоны глубин, температуры и солености при которых встречался вид; N<sub>max</sub>, экз./м<sup>2</sup> и B<sub>max</sub>, г/м<sup>2</sup> — соответственно, максимальные численность и биомасса.

Значение прочих таксонов в бентосе было либо ничтожно мало (не более 1–2% от общей численности и биомассы), либо их распространение носило локальный характер. К последней группе в частности относятся представители пресноводной фауны — личинки *Chironomus plumosus* (L.), олигохеты *Potamothrix hammoniensis* (Michaelsen) и *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparède — доминирующие в местах значительного поступления речных вод (район о. Котлин, Выборгский залив, Лужская губа). Три (*S. entomon*, *M. affinis* и

*L. balthica*) из восьми массовых форм в той или иной степени сохраняли свой ведущий статус на протяжении всего периода наблюдений. Существование остальных было ограничено во времени. Возникновение и исчезновение поселений *P. femorata*, *B. costatus* и *N. elinguis* в заливе было обусловлено изменением кислородных условий. Чужеродные виды *T. pseudogaster* и *M. arctica* проникли в залив во время исследований.

Ограниченный набор массовых видов является одной из основных причин значительной изменчивости количественных показателей макрозообентоса восточной части Финского залива. Структура и суммарные количественные показатели всего донного сообщества здесь очень чувствительны к флюктуациям популяций немногих доминирующих видов. Численность донных макробеспозвоночных варьировалась от 0 до 37 980 экз./ $m^2$  (98% составляли *M. arctica*), биомасса от 0 до 445 г/ $m^2$  (98% составляли *S. entomon*). Из-за значительных межгодовых колебаний, описанных в последующих главах, дать какую-либо даже самую обобщенную количественную характеристику макрозообентоса восточной части Финского залива не представляется возможным. Уровень развития, а также особенности распределения численности и биомассы бентоса по акватории в разные годы здесь существенно различались.

## Глава 5. Межгодовые и многолетние изменения количественного развития донных макробеспозвоночных

**5.1 Общие вопросы.** Динамические явления в макрозообентосе можно условно подразделить на две большие группы: изменения показателей количественного развития донных макробеспозвоночных и изменение фаунистического состава вследствие перемещения границ распространения отдельных видов. В этой главе рассматриваются колебания численности и биомассы донных животных, при которых видовой состав сообщества оставался практически прежним. Количественные изменения удобно рассмотреть в порядке увеличения их временного масштаба. В контексте данной работы целесообразно различать межгодовую и многолетнюю (то есть характеризующую не отдельные годы, а долговременные периоды продолжительностью, как минимум, в несколько лет) изменчивость.

**5.2 Межгодовые изменения** количественных показателей бентоса были наиболее выражены в сильно опресненных участках в куту залива. Чередовались годы с преобладанием в бентосе то олигохет, то личинок хирономид. Наиболее высокие суммарные биомассы (около 50 г/ $m^2$ ) наблюдались при массовом развитии крупных личинок *Ch. plumosus*. Ранее колебания численности донных животных в мелководных районах залива объяснялись отрицательными взаимодействиями между популяциями хирономид и олигохет (конкуренция, хищник — жертва), часто отмечаемыми в различных водоемах (Ярвекюльг, 1979; Максимов, 1997; Maximov, 2003). Была отмечена отрицательная корреляция между биомассами хирономид и олигохет, наиболее выраженная ( $r = -0.894$ ,  $P = 0.007$ ) в годы высокой плотности бентоса (биомасса  $>40$  г/ $m^2$ ). Однако, начиная с середины 2000-х гг., столь высоких биомасс здесь не отмечалось вследст-

вие угнетения бентоса в ходе активно ведущихся гидростроительных работ (Орлова и др., 2008; Максимов, 2014).

В глубоководной зоне залива межгодовые изменения основных таксонов почти совпадали: биомасса олигохет и хищных *S. entomon* следовали за изменением популяций *M. affinis*, что приводило к значительным межгодовым колебаниям биомассы всего макрозообентоса. Однако ход изменений различался даже на близкорасположенных участках акватории. Популяционная динамика *M. affinis* была детально изучена на двух станциях с 1985 по 1990 г. (Maximov, 1996, Максимов, 2000). Значительные межгодовые колебания численности типичны для этого вида и отмечались во многих водоемах. В Балтийском море эти колебания имеют циклический характер (период 6–7 лет) и связаны с внутривидовой конкуренцией за пищу и действием механизма плотностной регуляции (Sarvala, 1986; Maximov, 1996; Lehtonen, Andersin, 1998; Wenngren, Ólafsson, 2002). При высокой плотности *M. affinis* могут истощать ресурсы пищи, что приводит к снижению численности из-за увеличения смертности и уменьшения пополнения. Сокращение численности позволяет восстановиться источникам пищи, что создает условия для увеличения скорости роста, выживаемости и плодовитости. В восточной части Финского залива вследствие низкой скорости роста и высокой смертности более обильных поколений, репродуктивный успех когорт мог быть обратно пропорционален ее начальной численности. Это проявлялось в такой форме соотношения между родительским и дочерним поколениями, которая должна порождать незатухающие автоколебательные изменения численности популяции (Maximov, 1996; Максимов, 2000). Продукционные расчеты показали, что в годы пика численности все органическое вещество, достигшее дна, может быть потреблено только *M. affinis*, без учета других членов донного сообщества. В то же время при низкой численности бокоплавов, рацион бокоплавов был в несколько раз меньше поступления органических веществ (Максимов, 2000). Периодическое истощение запасов пищи, очевидно, является причиной колебаний обилия питающихся детритом олигохет. Количество хищных *S. entomon* также следуют за изменениями популяций своих жертв. Таким образом, *M. affinis*, в силу наличия у популяций этого вида автоколебательных свойств, порождает циклические колебания показателей обилия донных животных в глубоководной зоне и постоянные изменения распределения суммарной биомассы макрозообентоса по акватории залива.

**5.3 Многолетние изменения** в глубоководной зоне были связаны с периодической гибелью донных макробес позвоночных вследствие возникновения придонной гипоксии (рис. 1). Вплоть до середины 1990-х гг. глубоководные участки (глубины >25 м) были населены богатым в количественном отношении зообентосом. Доминировали ледниковые реликтовые ракообразные (>90% общей биомассы). В 1996 г. из-за резкого ухудшения кислородного режима придонных вод на обширных площадях дна макрозообентос полностью исчез. В последующие годы наблюдалось постепенное восстановление донных сообществ. Повторное менее выраженное ухудшение ситуации произошло в 2001–2002 гг. Вновь появились локальные участки дна, где макрофауна отсутствовала. Летом 2003 г. в зообентосе восточной части Финского залива произошли

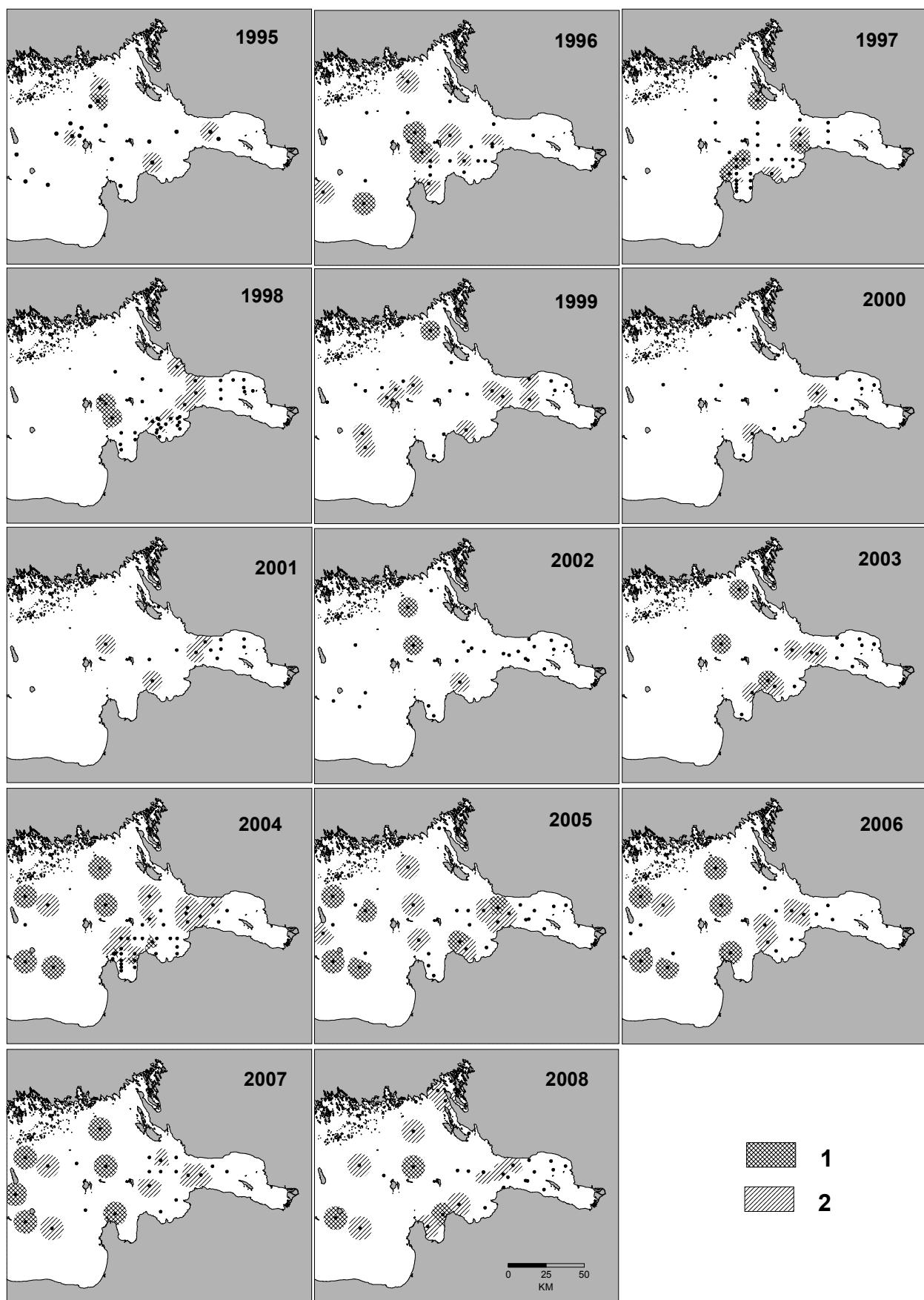


Рисунок – 1. Лишенные макрозообентоса и населенные бедной фауной участки дна в восточной части Финского залива в 1995–2008 гг. 1 — биомасса менее  $0.01 \text{ г}/\text{м}^2$ . 2 — биомасса  $0.01\text{--}1 \text{ г}/\text{м}^2$ . Точки — станции отбора проб.

катастрофические изменения. Началась массовая гибель донных животных и к 2004 г. большая часть акватории залива превратилась в безжизненную пустыню (рис. 1). Последующее восстановление бентоса было прервано в 2006 г., когда гипоксийные явления вновь привели к замору и образованию лишенных макро-зообентоса пространств (рис. 1). Отмеченные нами случаи массовой гибели донных организмов вследствие ухудшения газового режима глубинных вод наблюдались также в сопредельных водах Финляндии и Эстонии (Pitkänen, Väli-raka, 1997; Pitkänen et al., 2003; Laine et al., 2007). Сведения о полностью лишенных макро-зообентоса участков дна в более ранний период отсутствуют. Однако многолетние гидрохимические данные (Максимов, 2006), а также результаты исследований колонок донных отложений (Virtasalo et al., 2011) свидетельствуют, что эпизодические гипоксийные явления достаточно сильные для того, чтобы вызвать гибель животных в восточной части Финского залива имели место и ранее. В качестве косвенного указания на случаи сильного обеднения бентоса в предыдущие годы, по-видимому, можно рассматривать также значительные колебания уловов бентосоядных рыб (Кудерский и др., 2008).

Для Невской губы наличие исторических сведений дает возможность проследить изменения в донном населении на протяжении более чем ста лет. В течение XX столетия здесь наблюдались значительные колебания биомассы бентоса (на 1–2 порядка) вследствие периодического появления экстремально плотных (биомасса около 1 кг/м<sup>2</sup>) поселений донных животных (прежде всего двустворчатых моллюсков) в восточной части губы. Мощные скопления моллюсков возникали в многоводные фазы режима р. Невы и исчезали в маловодные годы в соответствии с внутривековыми колебаниями речного стока с периодом около 25–30 лет (рис. 2). Непосредственной причиной высоких биомасс бентоса, несомненно, является значительное поступление аллохтонных органических веществ, основной источник которых, по-видимому, сточные воды г. Санкт-Петербурга. Однако ритм колебаний биомассы задавался естественными циклическими изменениями речного стока. Известно, что скорость течения положительно влияет на развитие двустворчатых моллюсков (Райлкин и др., 2012). Поскольку скорость стоковых течений в Невской губе прямо пропорциональна расходу воды в р. Неве, по-видимому, причиной исчезновения плотных поселений моллюсков являются ухудшение гидродинамических условий в засушливые периоды. Для стенотермных форм, таких как ледниковые реликтовые ракообразные, очевидно, критическим фактором является более сильный прогрев воды, характерный для маловодных лет (Максимов, 2004). Таким образом, в периоды низкого стока в Невской губе складывается неблагоприятный для донных животных комплекс условий среды. Напротив, сочетание хорошей проточности и пониженной летней температуры воды в многоводную фазу способствует развитию здесь богатой как в качественном, так и количественном отношении фауны. Ситуация однако радикально изменилась в 2006 г. с началом грандиозных по своим масштабам гидростроительных и дноуглубительных работ на Невском взморье. Вследствие намыва новых территорий и увеличения мутности воды (Рыбалко и др., 2009) численность и биомасса бентоса резко снизилась. Особенно пострадали двустворчатые моллюски (Максимов, 2014).

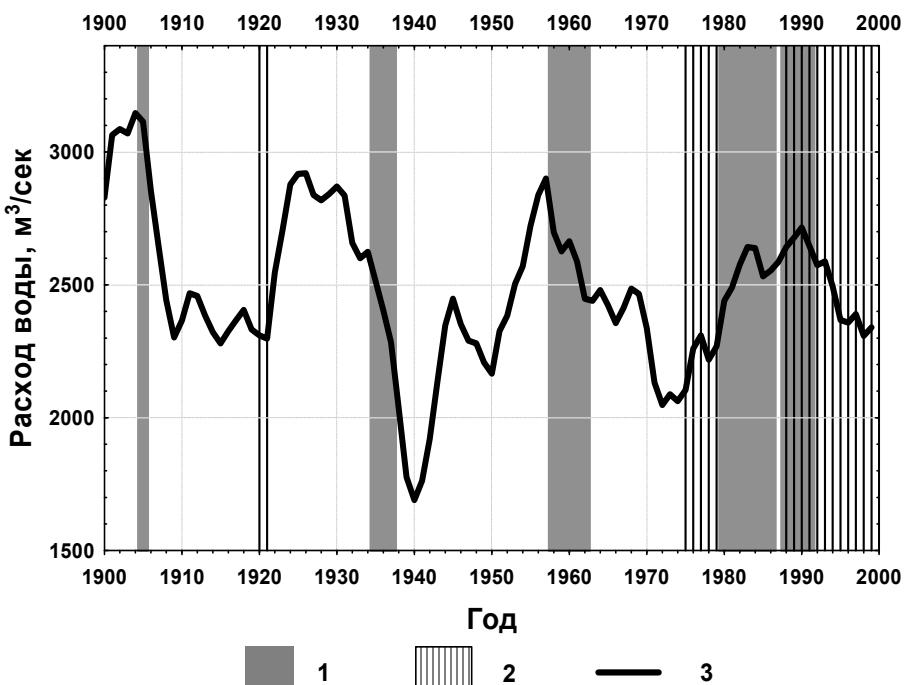


Рис. 2. Изменения биомассы моллюсков в Невской губе в XX веке на фоне внутривековой динамики стока р. Невы. 1 и 2 — соответственно годы высокой (более 100 г/м<sup>2</sup>) и низкой (менее 100 г/м<sup>2</sup>) биомассы моллюсков, 3 — расход воды в р. Неве (5-летняя скользящая средняя) (Максимов, 2008).

Столь низкий уровень развития макрозообентоса еще никогда не регистрировался на протяжении всего столетнего периода изучения Невской губы (рис. 3). Произошедшие изменения ставят под вопрос возможность восстановления популяций моллюсков, по крайней мере, до окончания гидротехнических работ, несмотря на начавшуюся многоводную фазу гидрологического цикла.

Количественный учет донного населения открытых районов восточной части Финского залива был впервые выполнен в 1934 г. на 29 станциях, расположенных на акватории Копорской и Лужской губ (Иоффе, 1935). С целью выявления произошедших изменений в 1996–1997 гг. в этом районе были проведены сборы макрозообентоса на 33 станциях. Каких-либо существенных изменений качественного состава донной фауны в течение 60-летнего периода не произошло. Различия данных 1930-х и 1990-х гг., касаются только уровня количественного развития макробентоса (табл. 2). На илистых песках, распространенных в мелководных участках исследованных губ, биомасса возросла в 5–7 раз за счет увеличения количества *L. balthica* и, в меньшей степени, *S. entomon*. Развитие остальных таксонов осталось практически на прежнем уровне. На илистых грунтах глубоководной зоны статистически достоверного увеличения биомассы *L. balthica* отмечено не было. Хотя на отдельных станциях в 1996–1997 гг. встречены плотные (50–100 г/м<sup>2</sup>) скопления этих моллюсков, отсутствующие в 1934 г. Общая биомасса бентоса по сравнению с 1930-ми даже несколько снизилась, что связано с резким сокращением популяций ракообразных, особенно *M. affinis* (табл. 2).

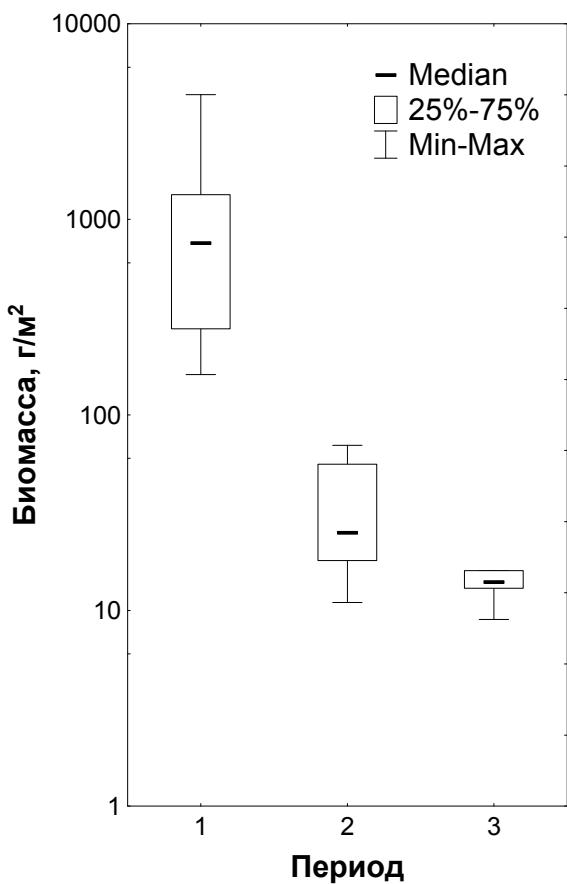


Рисунок 3 – Максимальная биомасса макрозообентоса ( $\text{г}/\text{м}^2$ ) Невской губы в разные годы. Использованы данные СЗ УГМС, ЗИН РАН, а также литературных источников, резюмированных Максимовым (2004). 1 — многоводные периоды (данные 1935–1937, 1958, 1960–1962, 1980–1994 гг.); 2 — маловодные периоды (1975–1979, 1995–2005 гг.); 3 — период после начала гидротехнических работ в 2006 г. Различия между периодами достоверны (критерий Колмогорова – Смирнова,  $P<0.001$  и  $P<0.005$ ).

Таблица 2 – Биомасса ( $\text{г}/\text{м}^2$ ) доминирующих донных животных в Копорской губе в 1934 и 1996–1997 гг.

Биотоп	Таксон	Год исследования	
		1934	1996–1997
Илистый песок	<i>Limecola balthica</i>	10.44	$50.98\pm17.31^*$
«»	Oligochaeta	1.97	$2.29\pm0.47$
«»	<i>Saduria entomon</i>	0.00	$6.81\pm1.76^*$
«»	Прочие	0.33	$0.96\pm0.61$
«»	<b>Всего</b>	<b>12.74</b>	<b><math>61.04\pm18.05^*</math></b>
Ил	<i>Limecola balthica</i>	0.00	$11.31\pm7.76$
«»	Oligochaeta	1.38	$1.02\pm0.63$
«»	<i>Saduria entomon</i>	2.48	$0.69\pm0.53^*$
«»	<i>Monoporeia affinis</i>	13.12	$0.19\pm0.07^*$
«»	<b>Всего</b>	<b>17.00</b>	<b><math>13.21\pm8.32</math></b>

Примечание. Для 1996–1997 гг. численность и биомасса приведены со стандартной ошибкой. \* — статистически значимые ( $P<0.05$ ) различия.

Изменения в глубоководных участках, несомненно, связаны с вышеупомянутым резким ухудшением кислородного режима придонных вод, произошедшего как раз накануне начала наших исследований в Лужско-Копорском районе в 1996 г. Наиболее вероятным объяснением увеличения биомассы бентоса в Копорской и Лужской губах является рост количества органических веществ, поступающих на дно в связи с эвтрофированием (Максимов, 2006). Аналогичное увеличение биомассы (главным образом, также за счет двустворчатых моллюсков) вследствие эвтрофирования отмечено во многих районах Балтийского моря (Ярвекюльг, Оленин, 1989; Cederwall, Elmgren, 1986, 1990; Assessment..., 2008). Вопрос о причинах эвтрофирования Финского залива выходит за рамки данной работы. Обращает на себя, однако, внимание, что в восточной части Финского залива увеличение биомассы бентоса было таким же или даже менее выраженным, чем в других районах Балтийского моря, подверженных существенно меньшей внешней биогенной нагрузке. Таким образом, вероятней всего изменения в Копорской и Лужской губах Финского залива обусловлены не локальным антропогенным воздействием, а крупномасштабными процессами, охватывающими все Балтийское море.

Таким образом, в глубоководной зоне многолетние изменения макрозообентоса были связаны с массовой гибелью донных животных вследствие периодически возникающих гипоксийно-аноксийных явлений. В мелководных районах, где сохранялся благоприятный кислородный режим, в течение XX столетия вследствие эвтрофирования наблюдалась тенденция возрастания общей биомассы бентоса, обусловленная улучшением условий питания донных животных (прежде всего моллюсков-фильтраторов). В Невской губе эта тенденция, по-видимому, модулирована внутривековыми циклическими колебаниями речного стока с периодом около 25–30 лет. Высокие биомассы моллюсков в губе отмечались только в многоводные периоды.

## **Глава 6. Изменения видового состава макрозообентоса**

**6.1 История фауны.** Балтийское море представляет собой очень молодой в геологических масштабах времени водоем, фауна которого находится на стадии активного формирования (Elmgren, 1984; Bonsdorff, 2006). Незавершенность формирования фауны особенно очевидна в отношении эстуария р. Невы, образовавшейся около 3 000 лет назад. Заселение нового эстуария происходило путем миграции видов из собственно Балтийского моря и Ладожского озера. В последние 200 лет вследствие интенсивного судоходства появилась возможность проникновения в вершину Финского залива видов из отдаленных регионов. Границы распространения вселившихся видов не оставались постоянными, а сдвигались из-за колебаний солености. Несомненно, все это влияло на структуру донных сообществ. Однако время и последствия изменений видового состава макрозообентоса в предыдущие годы слабо документированы. Для темы данной работы особый интерес представляют недавние биологические инвазии двух представителей кольчатых червей *T. pseudogaster* (Oligochaeta; Tubificidae) и *M. arctica* (Polychaeta; Spionidae).

**6.2 Вселение чужеродных видов кольчатах червей в глубоководные районы восточной части Финского залива** началось в середине 1990-х гг. и происходило буквально на наших глазах. Вплоть до этого времени и полихеты и олигохеты здесь были крайне редки и/или малочисленны при полном отсутствии крупных форм с высокой биотубационной активностью. Таким образом, экологическая ниша, занятая в нормальных морских или пресноводных условиях кольчатаими червями, в глубоководных сообществах восточной части Финского залива оказалась свободной из-за их фаунистической бедности. Наблюдения за изменениями, произошедшими после вселение чужеродных видов полихет и олигохет, предоставило удобную возможность для анализа последствий изменения качественного состава фауны для структуры и функционирования донных сообществ водоемов.

*T. pseudogaster* — один из обычных компонентов макрозообентоса литоральной зоны и эстуариев Северного моря, в Балтике встречен только в западных районах, примыкающих к Датским проливам (HELCOM, 2012). С 1995 г., когда эти олигохеты были впервые обнаружены на одной из станций в восточной части Финского залива, наблюдалось постепенное расширение их зоны обитания. В настоящее время популяция *T. pseudogaster* распространилась на площади около 400 км<sup>2</sup>. Распространение олигохет сопровождалось резким сокращением численности ранее доминировавших в донных сообществах амфипод *M. affinis* (рис. 4). Количество самих червей при этом быстро возрастало.

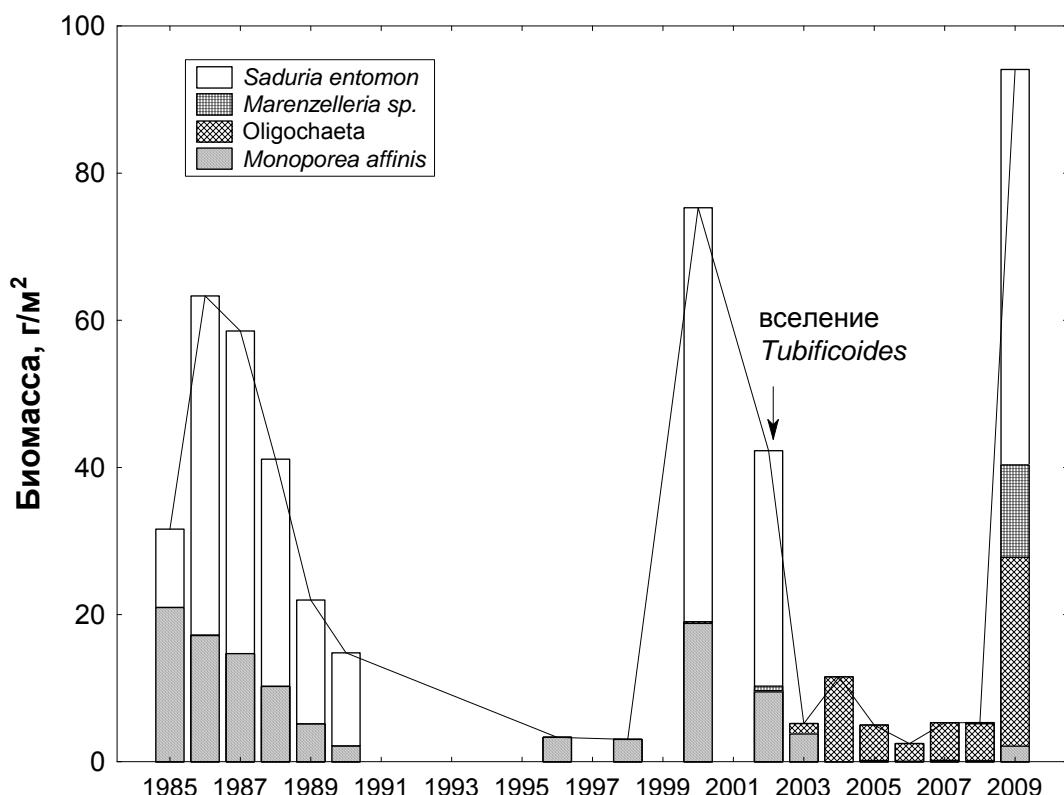


Рисунок 4 – Многолетняя динамика биомассы (г/м<sup>2</sup>) животных макрозообентоса на станции 2 (глубина 36 м).

Наиболее вероятное объяснение сокращения численности *M. affinis* связано с биотурбационной деятельностью вселившихся олигохет. Тубифициды заглатывают грунт на глубине 2–5 см, пропускают его через кишечник и выбрасывают в виде фекальных пеллет на поверхность дна. Было установлено, что масса вещества, перемещаемого в результате питания *T. pseudogaster* (1.4–3.3 кг сухого вещества в год) превышает количество оседающей на дно взвеси (Максимов, Ципленкина, 2012). Вынос олигохетами бедного органическим веществом материала из нижних слоев грунта уменьшает питательную ценность поверхностных донных осадков, ухудшая условия для обитающих там животных, таких как амфиподы.

*M. arctica* в российские воды Финского залива проникли, вероятно, в 2008 г. Уже на следующий год они заселили большую часть акватории залива, и стали ведущим, а местами практически единственным, представителем макрозообентоса (Рис. 5). Роль этих полихет была особенно значительна на подвергавшихся ранее воздействию гипоксии глубоководных станциях, где макрозообентос еще недавно был крайне беден или отсутствовал. Образование мощных популяций *M. arctica* привело к многократному увеличению общей численности и биомассы зообентоса, особенно на илистых грунтах глубоководной зоны, где биомасса в 2008–2009 гг. выросла почти в 45 раз по сравнению с предыдущим годом, достигнув максимально известных для этого района величин (рис. 6). Появление этого устойчивого к недостатку кислорода вида изменило реакцию донных сообществ на гипоксию. В доинвазионный период гипоксийные явления сопровождались снижением численности и биомассы бентоса. После инвазии донные сообщества сохраняли высокий уровень количественного развития вопреки существенному ухудшению кислородного режима. Высокие количественные показатели обеспечивались почти исключительно развитием полихет. В течение последних лет наметилась тенденция к некоторому снижению количественных показателей *M. arctica*. Общий уровень развития макрозообентоса Финского залива, однако, остается весьма высоким, что объясняется развитием местных видов донных беспозвоночных, прежде всего *L. balthica*. Рядом авторов высказывалось предположение, что аэрация донных отложений вследствие биотурбационной деятельности полихет может способствовать развитию аборигенных видов донных беспозвоночных после заморов (Karlson et al., 2011; Josefson et al., 2012; Kauppi et al., 2015).

Вселение *M. arctica* и *T. pseudogaster* привело к появлению новой функциональной группы донных животных в глубоководных районах восточной части Финского залива. Хотя проникновение чужеродных червей, по всей видимости, не могло произойти без участия человека, оно согласуется с общей моделью сукцессии балтийских донных сообществ предполагающей последовательность из нескольких сукцессионных стадий, заканчивающейся «климатическим сообществом», где доминируют крупные роющие формы (Rumohr et al. 1996). Вселение *M. arctica* и *T. pseudogaster* также соответствует концепции продолжающейся в Балтийском море послеледниковой сукцессии (Bonsdorff, 2006). Оба вида относятся к двум основным компонентам фауны Балтийского моря. Преобладание североатлантических литоральных форм, к

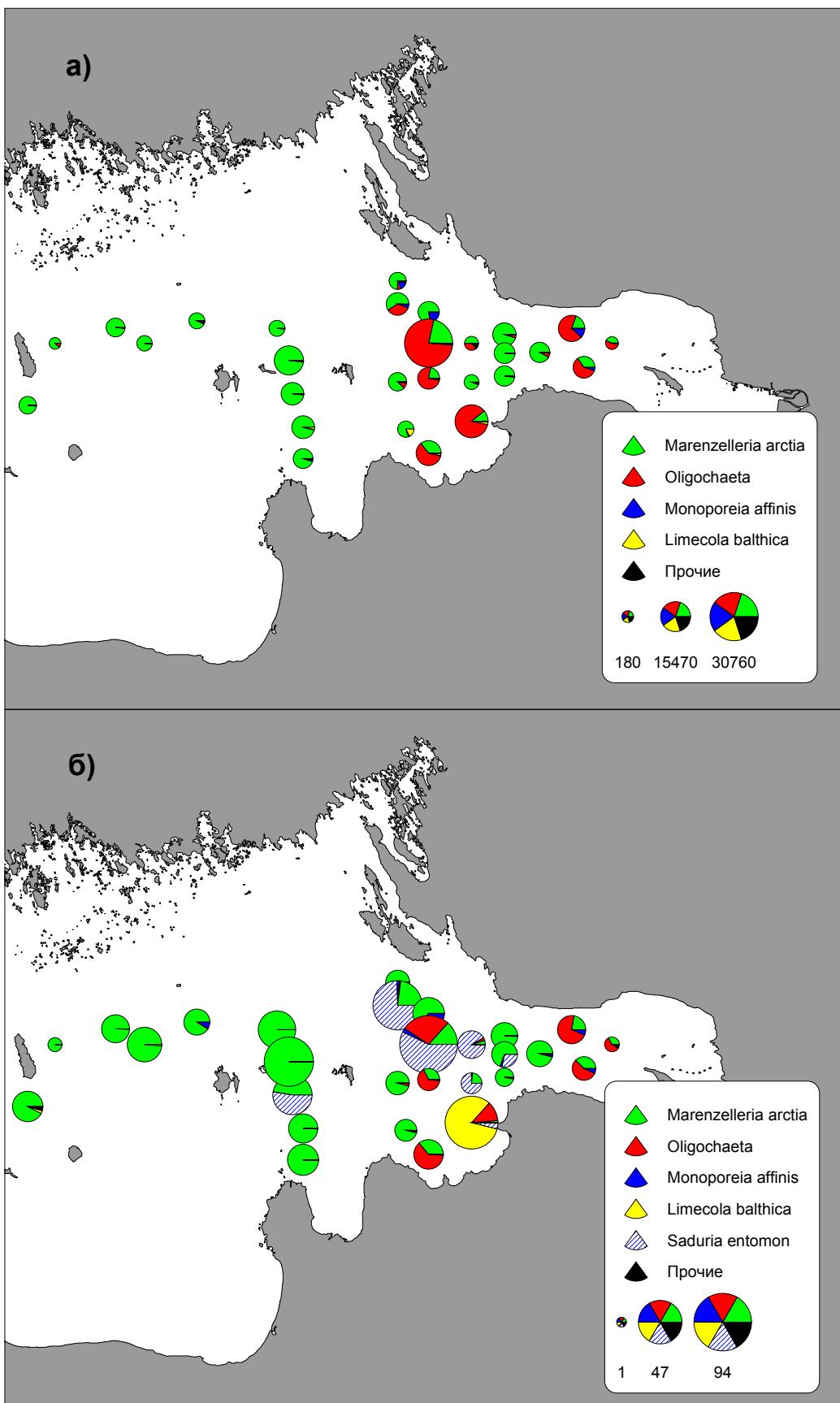


Рисунок 5 – Численность (экз./м<sup>2</sup>) (а) и биомасса (г/м<sup>2</sup>) (б) донных макробес-позвоночных в восточной части Финского залива в 2009 г.

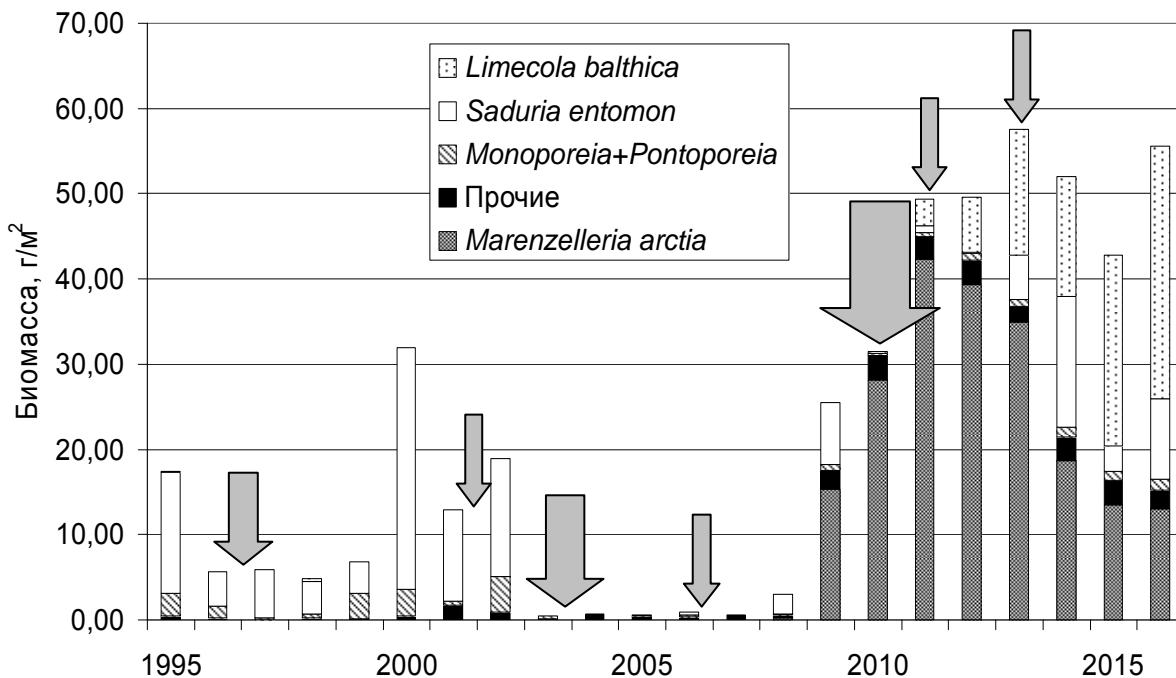


Рисунок 6 – Изменения средней биомассы ( $\text{г}/\text{м}^2$ ) доминирующих таксонов донных животных на илистых грунтах глубоководной зоны (глубина более 25 м) восточной части Финского залива в 1995–2016 гг. Стрелками указаны годы возникновения придонной гипоксии. Размер стрелок пропорционален площади гипоксийных зон.

которым относится *T. pseudogaster*, является характерной особенностью балтийского бентоса (Зенкевич, 1963). *M. arctica* — представитель эстuarного арктического фаунистического комплекса, обитающего в устьевых областях северных рек (Пирожников, 1984, Сикорский, Бужинская, 1998; Фролова, 2008, 2009), как и господствовавшие до недавнего времени в бентосе Финского залива ракообразные *M. affinis* и *S. entomon*. Последние заселили Балтийское море еще в конце ледникового периода, используя для этого сеть озер, образовавшихся при таянии ледника (Segerstråle, 1957; Кудерский, 1971; Ярвекюльг, 1979; Сущеня, 1986). Полихеты, в отличие от ракообразных, не смогли приспособиться к пресноводным условиям приледниковых озер и остались в пределах старого ареала. *M. arctica* являлся единственным видом, доминирующим в бентосе северных эстуариев, но при этом отсутствующим в Балтике. Таким образом, инвазию *M. arctica* можно рассматривать как логическое завершение послеледниковой экспансии арктической солоноватоводной фауны в Балтийское море.

**6.3 Многолетняя динамика сообществ макрозообентоса.** Выделение донных сообществ (биоценозов) является традиционным способом представления данных по пространственно-временной изменчивости зообентоса. Ранее в восточной части Финского залива донные сообщества (биоценозы) изучались Ярвекюльгом (1973, 1979), Кудерским (1982) и Шишкиным и др. (1989). Глубо-

ководная зона была занята биоценозом ледниковых реликтовых ракообразных. В мелководных районах выделено сообщество *Limecola balthica*. Для района о. Котлин также указано пресноводное сообщество, состоящее из личинок хирономид и/или олигохет.

На основе кластерного анализа сходства состава бентоса (коэффициент Чекановского) на станциях, выполненных в 2000-х гг. было выделено шесть сообществ (Максимов, 2015). Из них выделяемым ранее биоценозам в полной мере соответствует только население мелководных участков залива, в опресненных районах по-прежнему представленное личинками хирономид и олигохет, а в более осолоненных — *L. balthica*. В глубоководной зоне макрозообентос коренным образом изменился. Начало изменениям было положено ухудшением кислородного режима в середине 1990-х гг. В первой половине 2000-х гг. в прежних пределах распространения биоценоза ледниковых реликтовых ракообразных возникло несколько сообществ, которые, по-видимому, могут рассматриваться как разные этапы сукцессионного ряда восстановления исходного сообщества после гипоксии. На самых ранних порах свободные участки дна заселялись олигохетами сем. Naididae, имеющих особую мигрирующую форму, способную плавать в толще воды. Впоследствии разнообразие и количественные показатели увеличивались за счет появления других видов, происходило постепенное восстановление популяций ракообразных. Инвазия *M. arctica* в конце 2000-х гг. коренным образом изменила характер восстановительной сукцессии. Внедрившись непосредственно на начальной стадии, полихеты прервали развитие существовавших до их появления сообществ. Однако новые сообщества в структурном отношении весьма схожи с существовавшим здесь ранее биоценозом ледниковых реликтовых ракообразных. Для обоих сообществ характерно очень низкое видовое разнообразие при значительной доле доминирующего вида. Если в 1980-х гг. и начале 1990-х гг. *M. affinis* часто оказывались единственными представителями донной макрофауны (Максимов, 2000), то сейчас такую же роль играют *M. arctica*. Для существовавших до инвазии промежуточных стадий восстановительной сукцессии был характерен более разнообразный бентос.

Таким образом, донное население глубоководной зоны восточной части Финского залива в настоящее время полностью утратило свой исходный облик и представлено сообществами, основу которых составляют чужеродные виды. В отличие от описанных в предыдущей главе межгодовых и многолетних колебаний количественных характеристик бентоса последствия появления чужеродных червей, несомненно, имеют необратимый характер. Однако образовавшееся новое сообщество по составу почти совпадает с сообществом, обитающим в арктических эстуариях (Denisenko et al., 1999). В результате проникновения арктических полихет в Финский залив произошло воссоединение двух компонентов одного фаунистического комплекса, разделенных в ледниковое время. То есть на более высоком масштабном уровне, по-видимому, это может рассматриваться как восстановление природного сообщества, разрушенного в ледниковый период.

## **Глава 7. Влияние изменений в бентосе на экосистемные процессы**

**7.1 Общие вопросы.** Водные организмы в процессе жизнедеятельности преобразуют окружающую среду. Теоретические представления о важности биоты в формировании природных условий Земли сложились давно. Особую популярность изучение роли биологического разнообразия в экосистемах получило в последние годы (Алимов, 2000, 2006). Заговорили о рождении новой парадигмы, в рамках которой биоразнообразие стало рассматриваться как фактор, влияющий на экосистемное функционирование и параметры среды (Gamfeldt, Hillebrand, 2008; Букварева, Алещенко, 2013). Тем ни менее на практике подходит, когда биоте отводится пассивная роль «индикатора» происходящих в окружающей среде изменений, все еще преобладает при интерпретации гидробиологических данных. Для анализа влияния изменений в бентосе на экосистемные процессы в заливе представляют интерес, прежде всего, изменения в глубоководных районах, занимающих основную часть акватории. В динамике сообществ глубоководной зоны можно выделить три главных этапа: (1) донное сообщество с доминированием ракообразных, уничтоженное гипоксийно-аноксийными явлениями в середине 1990-х — начале 2000-х гг., (2) сильно обедненные из-за гипоксии сообщество с преобладанием мелких олигохет сем. Naididae (до 2008 г.) и (3) сообщество с доминированием чужеродных полихет *M. arctica* (с 2009 г. по настоящее время), для которого характерен очень богатый в количественном отношении бентос.

**7.2 Биогеохимические последствия инвазии *Marenzelleria* spp. в Северной Балтике.** Перемешивание, разрыхление и аэрация грунта роющими животными оказывают существенное влияние на обменные процессы на границе раздела вода — дно, что подтверждается многочисленными экспериментальными исследованиями (Karlson et al., 2007a, 2007b; Norling et al, 2007; Бреховских и др., 2008; Caliman et al, 2011). Однако проявления этой деятельности на уровне природных экосистем остаются слабо изученными. *Marenzelleria* spp. перекапывают грунт значительно глубже, чем коренные обитатели Балтики, что ведет к существенным изменениям в круговороте биогенных веществ в балтийских экосистемах. Образование мощного окисленного слоя донных осадков в результате биоирригации (создания сети каналов, способствующей проникновению кислорода в толщу грунта) повышает способность грунтов удерживать соединения фосфора, снижая содержание фосфатов в придонной воде. Напротив поступление азота из грунта в воду вследствие роющей деятельности червей увеличивается (Maximov et al., 2015).

**7.3 Режимная перестройка экосистемы восточной части Финского залива вследствие масштабной инвазии полихет *Marenzelleria arctica*.** С целью выявления последствий инвазии *M. arctica* для пелагических сообществ восточной части Финского залива были проанализированы материалы экспедиций (конец июля — начало августа) РГГМУ, полученные на ~40 гидрохимических и ~20 биологических станциях в доинвазионный и постинвазионный периоды (Максимов и др., 2014).

Вселение *M. arctica* в 2008 г. сопровождалось резким увеличением содержания нитратов (табл. 3). Концентрация фосфатов в глубинных водах отрица-

Таблица 3 – Некоторые гидрохимические показатели придонных вод и характеристики планктона (±стандартная ошибка) восточной части Финского залива в 2004–2011 гг.

Год	$\text{PO}_4^{3-}$ , мкг/л	$\text{NO}_3^-$ , мкг/л	$\text{O}_2$ , мл/л	Chl-a, мкг/л	$B_{\text{Cyan}}$ , мг/м <sup>3</sup>	$B_{\text{фитопл.}}$ , мг/м <sup>3</sup>	$B_{\text{зоопл.}}$ , г/м <sup>3</sup>
2004	89±6.8	22±3.5	4.2±0.17	9.7±1.09	1274±213	1736±240	0.24±0.02
2005	64±4.3	73±7.6	4.8±0.15	8.9±1.18	1355±261	1671±295	0.32±0.04
2006	129±12.4	36±4.8	2.9±0.25	4.7±0.77	1178±253	1496±29	0.76±0.16
2007	53±4.3	28±4.4	4.7±0.17	5.4±0.52	262±64	545±77	1.20±0.17
<b>Средняя 2004–2007</b>	<b>84±3.8</b>	<b>40±2.7</b>	<b>4.2±0.09</b>	<b>7.2±0.46</b>	<b>1017±106</b>	<b>1362±120</b>	<b>0.63±0.06</b>
<b>2008</b>	<b>49±7.8</b>	<b>210±16.9</b>	<b>4.5±0.19</b>	<b>7.9±1.08</b>	<b>849±184</b>	<b>1137±223</b>	<b>0.64±0.08</b>
2009	69±4.7	190±7.5	3.4±0.19	3.3±0.74	67±24	347±51	1.87±0.22
2010	119±8.6	125±5.3	1.6±0.19	3.8±0.45	121±12	504±88	0.64±0.15
2011	80±5.3	166±5.2	3.3±0.18	3.8±0.43	231±39	421±58	1.24±0.17
<b>Средняя 2009–2011</b>	<b>89±3.7</b>	<b>160±3.5</b>	<b>2.8±0.11</b>	<b>3.7±0.32</b>	<b>140±16</b>	<b>424±39</b>	<b>1.25±0.11</b>

Примечание.  $\text{PO}_4^{3-}$ , мкг/л,  $\text{NO}_3^-$ , мкг/л и  $\text{O}_2$ , мл/л — соответственно содержание фосфатов, нитратов и растворенного кислорода в придонных водах; Chl-a, мкг/л — концентрация хлорофилла “а”;  $B_{\text{Cyan}}$ , мг/м<sup>3</sup> — биомасса цианобактерий (синезеленых водорослей);  $B_{\text{фитопл.}}$ , мг/м<sup>3</sup> — общая биомасса фитопланктона;  $B_{\text{зоопл.}}$ , г/м<sup>3</sup> — биомасса зоопланктона. Жирным шрифтом выделены данные для года вселения *Marenzelleria arctica* (2008 г.), а также средние для до- (2004–2007 гг.) и постинвазионного (2009–2011 гг.) периодов.

тельно коррелировала с содержанием растворенного кислорода ( $r = -0.89$ ). В случае аналогичных кислородных условий период после вселения полихет (2008–2016 гг.) отличался от предшествующего (1995–2007 гг.) более низким содержанием фосфора (рис. 7). За гидрохимическими изменениями последовало существенное уменьшение концентрации хлорофилла “а” и биомассы фитопланктона (табл. 3) главным образом за счет снижения развития цианобактерий (синезеленых водорослей), особенно азотфиксирующих видов родов *Anabaena*, *Aphanizomenon* и *Nodularia*. Изменения в планктоне совпали с массовым развитием полихет в 2009 г.

Изменения в гидрохимии придонных вод согласуются результатами исследований влияния *Marenzelleria* spp. на биогеохимические процессы на границе воды и донных отложений в Балтийском море. Противоположные тенденции в изменении азота и фосфора привели увеличению соотношения этих биогенных элементов ( $N/P$ ) в водах залива. Низкое  $N/P$  считается основной причиной массового развития колониальных азотфиксирующих цианобактерий в Балтийском море (Savchuk, 2010, Vahtera et al., 2007, Funkey et al., 2014). Увеличение этого отношения подавляет развитие синезеленых водорослей (Булгаков, Левич, 1995; Левич, 1995, Левич и др., 1997). Очевидно, отмеченное в Финском заливе снижение биомассы цианобактерий имеет ту же причину. В новых условиях относительного азотного изобилия азотфиксирующие виды потеряли свое конкурентное преимущество. Из-за исчезновения крупных колониальных цианобактерий снизилась биомасса фитопланктона и содержание хлорофилла.

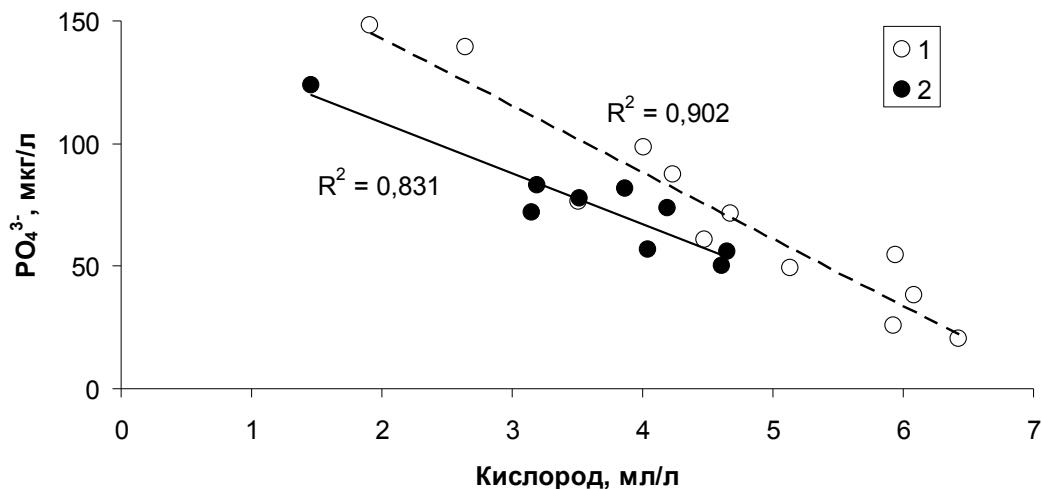


Рис. 7. Зависимость содержания фосфатов (мкг/л) от концентрации растворенного кислорода (мл/л) в придонных водах глубоководного (>25 м) района восточной части Финского залива в 1995—2016 гг. по данным РГГМУ. 1 и 2 — соответственно периоды до (1995–2007 гг.) и после (2008–2016 гг.) вселения *Marenzelleria arctica*.

В период исследований была завершена программа по совершенствованию очистки сточных вод г. Санкт-Петербурга, что привело к снижению поступления биогенных веществ, особенно соединений фосфора (The Gulf of Finland..., 2016). Однако нет оснований связывать произошедшие в планктонных сообществах залива изменения только с уменьшением внешней биогенной нагрузки. Натурные данные и результаты математического моделирования свидетельствуют, что деятельность полихет ведет к изъятию количества фосфора, многократно превышающего его содержание в городских стоках (Максимов и др., 2014; Исаев и др., 2016; Isaev et al., 2017). Кроме того, улучшение очистки должно было бы привести, прежде всего, к ослаблению эвтрофирования в Невской губе, куда сбрасываются сточные воды. Этого не произошло (Golubkov et al., 2017). В восточной части Финского залива заметного снижения концентрации фосфатов также не было отмечено из-за ухудшения кислородного режима (табл. 3). Деятельность червей, только частично скомпенсировала негативные последствия гипоксии. Позитивные изменения в планктоне после 2008 г. произошли вследствие изменения только соотношения азота и фосфора на фоне увеличения абсолютных количеств обоих биогенных элементов. Особенно сильно увеличилась концентрация нитратного азота (табл. 3), что трудно связать с ростом эффективности работы очистных сооружений.

Спрогнозировать дальнейшее развитие ситуации довольно сложно. С одной стороны в последние годы наметилась тенденция к некоторому снижению количественных показателей *M. arctica* (рис. 6). С другой стороны, известно, что биогеохимический эффект *Marenzelleria* spp. наиболее выражен именно в многолетнем аспекте (Norkko et al., 2012). Неясными остаются возможные последствия для круговорота биогенных веществ спровоцированных инвазией изме-

нений в пелагических и бентических сообществах. По масштабу происшедших изменений последствия инвазии *M. arctica* могут быть охарактеризованы как режимная перестройка, приведшая к образованию новой экологической системы (Максимов и др., 2014). Состояние этой системы еще далеко от равновесия, поэтому, по-видимому, ситуация будет продолжать меняться.

**7.4 Последствия изменений в бентосе для трофической структуры экосистемы восточной части Финского залива.** Макрозообентос играет важную роль в питании многих рыб. В связи с этим на основе ранее определенных Р/В-коэффициентов (Шишкин и др., 1989; Максимов, 2000) была рассчитана продукция кормового макрозообентоса в глубоководных районах залива (ниже изобаты 25 м) до (1991–1995 гг.) и после (2006–2007 гг.) ухудшения кислородных условий, и в годы пика численности *M. arctica* (2011–2012 гг.) (табл. 4).

Таблица 4 – Средняя продукция кормовых донных макробеспозвоночных (мг С<sub>орг.</sub>/ м<sup>2</sup> год) в открытых районах восточной части Финского залива в 1991–1995, 2006–2007 и 2011–2012 гг.

Таксон	Годы		
	1991–1995	2006–2007	2011–2012
<i>Halicryptus spinulosus</i>	0.84	-	-
<i>Oligochaeta</i>	49.79	81.57	392.47
<i>Cyanophtalma obscura</i>	-	-	0.25
<i>Marenzelleria</i> spp.	-	3.84	1 092.87
<i>Bylgides sarsi</i>	2.73	0.03	-
<i>Limecola balthica</i>	15.05	7.35	45.65
<i>Monoporeia affinis</i>	412.40	30.65	108.10
<i>Pontoporeia femorata</i>	203.43	0.44	-
<i>Gammarus</i> spp.	2.51	7.37	3.14
<i>Chironomidae</i>	-	-	0.98
Всего	686.75	131.25	1 643.46

Гипоксия привела к многократному снижению продукции кормовых макробеспозвоночных, особенно реликтовых амфиопод *M. affinis* и *P. femorata*, продукция которых по сравнению с первой половиной 1990-х гг. уменьшилась почти в 20 раз. Из представителей глубоководного бентоса именно эти ракообразные играли основную роль в питании рыб восточной части Финского залива. Сокращение численности амфиопод рассматривалась как одна из главных причин резкого снижения рыбопродуктивности залива на рубеже XX и XXI веков (Попов, 2006; Кудерский и др., 2008; Голубков и др., 2010, 2012). После инвазии полихет кормовая база полностью восстановилась. Однако состав бентоса коренным образом изменился: более 90% продукции в 2011–2012 гг. составляли кольчатые черви. В настоящее время массовый бентофаг, способный использовать этот богатый ресурс в местной ихтиофауне, по-видимому, отсутствует. Можно полагать, что в ближайшем будущем радикальные перемены в

бентосе отразятся на составе рыбного населения, приведя к увеличению развития бентосоядных рыб в Финском заливе.

Увеличение  $N/P$ , вызванное биотурбационной деятельностью полихет, вероятно, приведет к существенным преобразованиям трофических взаимоотношений в пелагиали залива. Уменьшение «цветения» азотфикссирующих цианобактерий положительно повлияло на развитие микроводорослей и зоопланктона (табл. 3). Величина  $N/P$  также влияет на структуру зоопланктона, поскольку разные группы планктонных ракообразных предпочитают пищу с разным содержанием азота и фосфора (Крылов, 2014). Это в свою очередь будет оказывать воздействие на другие компоненты экосистемы, включая обратный эффект на сам бентос. Таким образом, за короткий срок, прошедший после вселения полихет, в экосистеме Финского залива произошли кардинальные изменения вследствие преобразования биогеохимических процессов. В дальнейшем, вероятно, следует ожидать еще более глубоких изменений, связанных с преобразованием трофической структуры биологических сообществ.

## **Глава 8. Закономерности многолетней динамики макрозообентоса**

**8.1 Значительная изменчивость макрозообентоса восточной части Финского залива и ее причины.** Изменчивость донного населения, как и других компонентов экосистемы вершины Финского залива, обусловлена ее географическим положением (рис. 8). Эстуарии считаются одними из наиболее динамичных природных объектов. Значительная изменчивость гидрометеорологического режима характерна для самого внутриматерикового Балтийского моря и всего атлантического сектора северного полушария. Изменения гидрологического режима, связанные с крупномасштабными климатическими процессами, непосредственным образом влияют на бентос. Климатические и гидрологические условия наряду с историческими факторами также являются причиной низкого разнообразия донных сообществ, важнейшего качества, определяющего особенности динамики макрозообентоса, а отчасти, и всей экосистемы восточной части Финского залива. Колебания численности немногих массовых видов, входящих в сообщества, приводят к значительной межгодовой изменчивости количественных показателей всего макрозообентоса. Свойства столь простых сообществ сильно зависят от специфических особенностей экологии этих нескольких массовых видов. Это обуславливает уязвимость донного населения к различного рода внешним воздействиям. В частности, преобладание в бентосе чувствительных к недостатку кислорода ледниковых реликтовых ракообразных во многом предопределило колоссальность масштабов заморных явлений в Финском заливе. Весьма значительны функциональные последствия изменений видового состава. Из-за низкого разнообразия макрофауны в открытых районах Финского залива практически не развит так называемый экологический викиariat, то есть функциональная взаимозаменяемость видов в пределах сообщества. Исчезновение одного вида, как и появление нового в результате инвазии, означает, соответственно, исчезновение или появление целой функциональной группы донных животных, что ведет к изменениям на экосис-

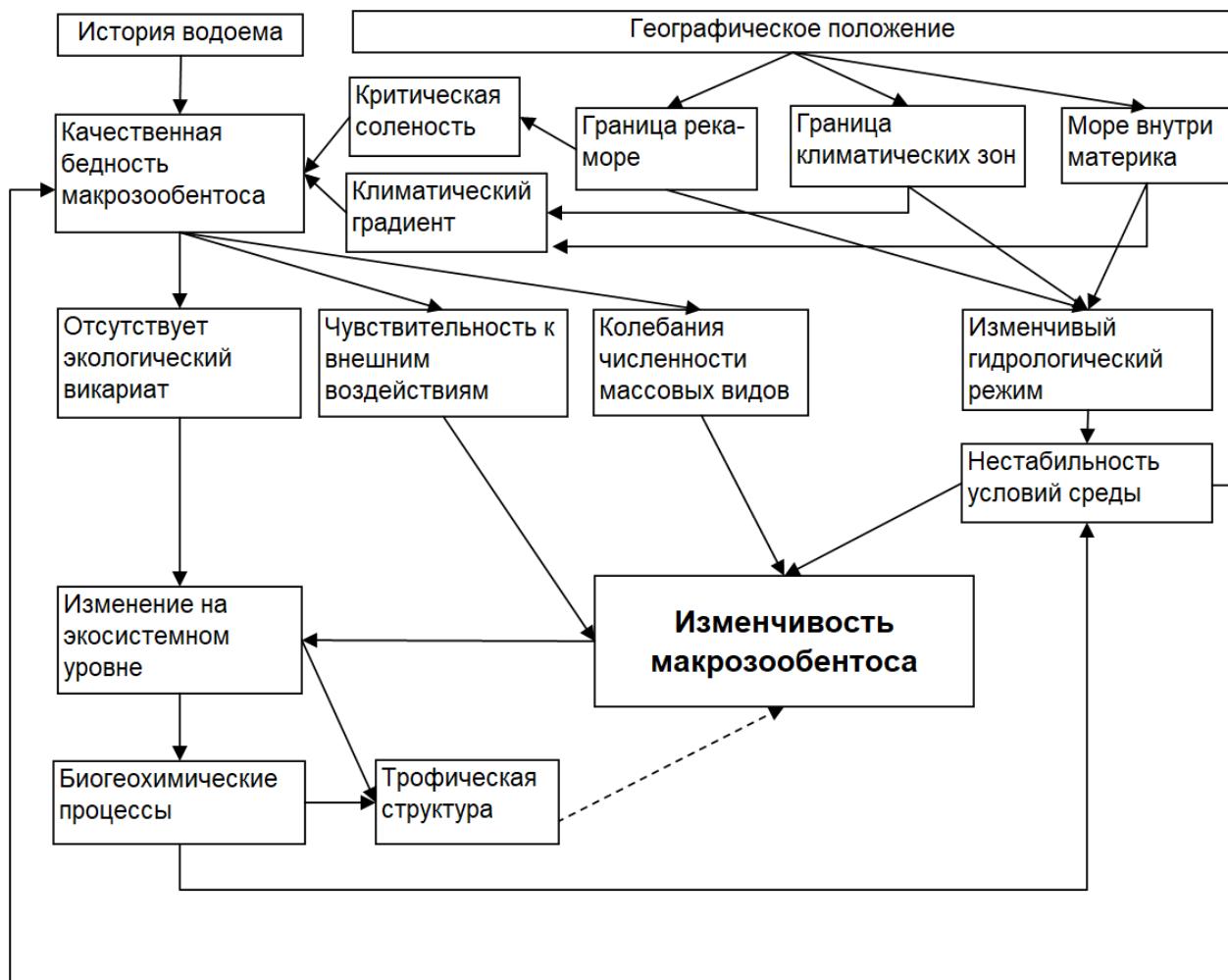


Рис. 8. Причины значительной изменчивости макрозообентоса вершины Финского залива. Пунктиром выделено предполагаемое воздействие на бентос структурных изменений в экосистеме, пока неподтвержденное данными наблюдений.

темном уровне: перестройке трофических связей и биогеохимических процессов. Изменения других компонентов экосистемы, несомненно, не могут не отразиться и на состоянии самих донных сообществ, влияя на поступление в бенталь органических веществ и пресс рыб-бентофагов. Однако на данный момент эмпирические данные, подтверждающие наличие таких обратных воздействий на бентос пока отсутствуют (рис. 8).

**8.2 Взаимодействие разномасштабных процессов.** Вклад временной изменчивости различных диапазонов в формирование общей динамики макрозообентоса в исследованный период рассмотрим на примере трех станций продольного разреза через восточную часть Финского залива, для которых имеется почти непрерывный ряд 30-летних наблюдений с 1985 по 2015 гг. (рис. 9). Станции расположены на илистых грунтах глубоководной зоны и на момент начала исследований характеризовались очень близким по составу бентосом: доминировали ракообразные *M. affinis* и *S. entomon*.

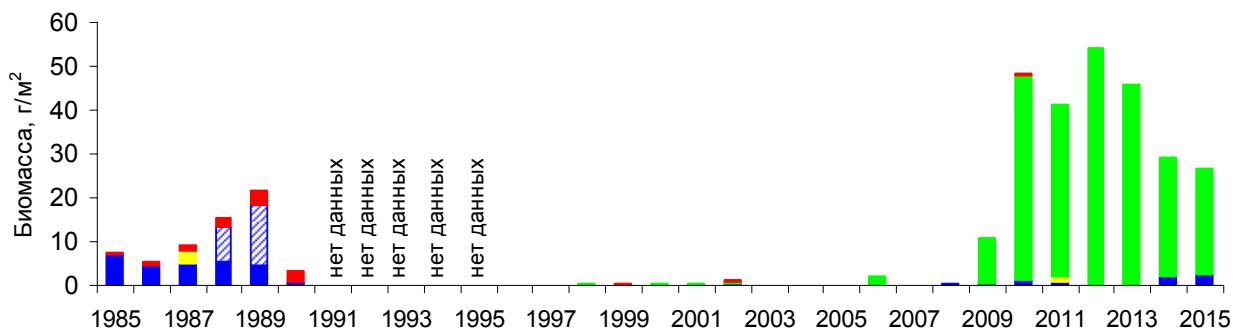
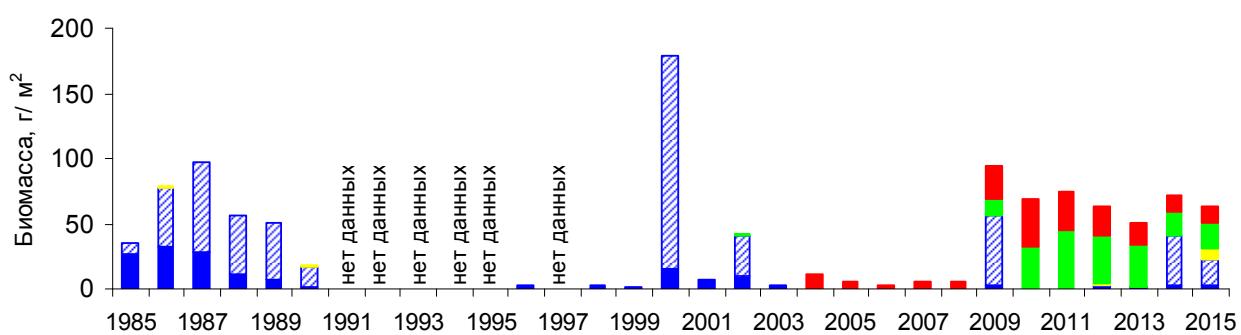
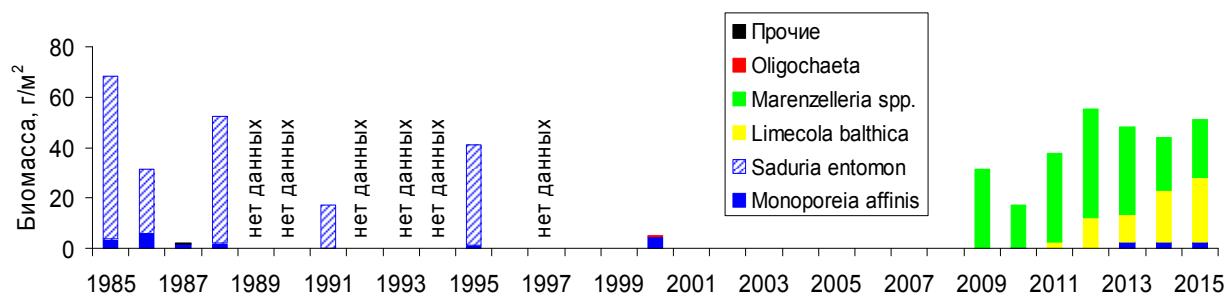
**Станция 1****Станция 2****Станция 3**

Рис. 9. Биомасса ( $\text{г}/\text{м}^2$ ) донных макробеспозвоночных на станциях 1, 2 и 3 в 1985–2015 гг. (данные за июль — август).

В начале наблюдений изменения в бентосе были связаны с межгодовыми колебаниями численности ракообразных. На станции 2 мощные популяции реликтовых ракообразных сохранялись вплоть до начала 2000-х гг. и, в целом, следовали предсказанному 6–7 летнему популяционному циклу. Максимум биомассы раков наблюдался в 1987 гг. Из-за отсутствия бентосных съемок в первую половину 1990-х гг. ожидаемый около 1993 г. подъем численности не-посредственными наблюдениями подтвердить, к сожалению, не удалось. Однако следующий максимум биомассы наблюдался в 2000 г. в точном соответствии с 6–7 летним циклом (рис. 9). Последующая динамика бентоса на станции 2 была обусловлена инвазиями *T. pseudogaster* и *M. arctica*. На станциях 1 и 3 по-

пуляции ракообразных были уничтожены гипоксией в середине 1990-х, и до конца 2000-х гг. отмечались очень невысокие количественные показатели бентоса, вплоть до его полного отсутствия в отдельные годы. После инвазии *M. arctica* на всех станциях произошло резкое увеличение биомассы. При этом вселение этих устойчивых к недостатку кислорода полихет практически свело на нет разрушительное воздействие гипоксии на донные сообщества Финского залива. Кислородные условия фактически перестали быть фактором, определяющим многолетнюю динамику макрозообентоса.

Таким образом, наблюдаемые изменения в бентосе могут быть подразделены на следующие три группы, связанные с действием разных факторов (табл. 5). Причем факторы, определяющие краткосрочные изменения, по-видимому, не имеют значения в формировании более длительных тенденций. Долговременным изменениям соответствуют и большие пространственные масштабы. Межгодовые колебания численности не совпадали даже на соседних станциях, то есть, выявленные особенности динамики бентоса сохранялись только на расстоянии, не превышающем 10 км от точки наблюдений. Более продолжительные многолетние изменения, связанные с придонными гипоксийными явлениями, обусловлены крупномасштабными гидрометеорологическими процессами. Гипоксийные зоны занимали участки залива протяженностью в многие десятки километров. Еще более значительные площади дна были затронуты фаунистическими изменениями, связанными с вселением новых видов. В отношении полихет *M. arctica* можно говорить о практически панбалтийских масштабах инвазии. Вселение чужеродных кольчатых червей согласуется с многовековыми тенденциями изменения фауны Балтийского моря в послеледниковый период, то есть, рассматривая его, мы должны оперировать геологическими временными масштабами.

Таблица 5 – Классификация динамических явлений в макрозообентосе восточной части Финского залива.

Тип изменений	Движущий фактор	T, годы	L, км	Уровень организаций
Межгодовые	Популяционные циклы	1–10	<10	Популяция
Многолетние	Гидрометеорологические циклы	10–100	10–100	Сообщество, экосистема
Межвековые	Фаунистические преобразования	>100	>100	экосистема

Примечание. Т — временной масштаб, годы; L — пространственный масштаб, км.

Необходимо также отметить соответствие пространственно-временных масштабов изменений и их проявления на разных уровнях биологической организации (табл. 5). Изменения в популяциях ракообразных, по-видимому, практически никак не сказывались на более высоких уровнях. Менялись лишь количественные показатели составляющих сообщество видов. Гидрометеорологические циклы вследствие вызываемых ими заморов приводили к периодическому

уничтожению исходного биоценоза реликтовых ракообразных, в пределах которого развивались сменяющие друг друга сообщества, представляющие собой разные этапы восстановительной сукцессии. Изменения на экосистемном уровне имели ограниченный, временный характер и сводились, по сути дела, только к снижению численности бентосоядных рыб. В периоды улучшение кислородной ситуации коренные сообщества и экосистема залива, по-видимому, полностью восстанавливались. В случае инвазии *M. arctica* можно говорить о преобразовании сукцессионной системы\*. Полихеты, обладающие конкурентным преимуществом из-за наличия планктонной личинки, внедряясь на начальной стадии, изменяли траекторию сукцессии, образуя новые ранее не существующие сообщества. Это привело к более глубоким необратимым (по крайней мере, в актуальных доступных для изучения временных масштабах) изменениям и перестройке всей экосистемы восточной части Финского залива.

Выявленные на трех исследованных глубоководных станциях закономерности, по-видимому, характерны и для мелководных районов залива. Вспышки численности личинок хирономуса в восточной части Финского залива имели кратковременный характер и были ограничены небольшими по площади участками. Более масштабные изменения численности хирономид были описаны в других водоемах, но они всегда модулировались метеорологическими процессами (Лукьянова, 1974; Кузьменко, Скворцов, 1988). В Невской губе непосредственный механизм возникновения колебаний биомассы, по-видимому, также связан с биотическими взаимодействиями между основными компонентами бентоса: фильтраторами-моллюсками и грунтоедами-олигохетами (Максимов, 2004). Значительные изменения в донном населении имели место только тогда, когда эти колебания совпадали по фазе с внутривековыми изменениями речного стока. Таким образом, краткосрочные (с периодом, не превышающим несколько лет) межгодовые колебания определялись биологическими процессами в популяциях и (или) сообществах донных макробес позвоночных, такими как внутри- и межвидовая конкуренция, отношения хищник — жертва. Эти процессы имели локальный характер и зависели от плотности популяций животных. Многолетние изменения определялась крупномасштабной динамикой гидрометеорологических факторов (речной сток, кислородный режим) и распространялись на обширные участки акватории. Интересно, что на более высоких масштабных уровнях роль биологических факторов, по-видимому, вновь возрастает. В частности, межвековые тенденции в бентосе были связаны с преобразованием фаунистического состава бентоса вследствие вселения чужеродных видов.

Необходимо, однако, отметить, что значительные колебания количественных характеристик, по-видимому, являются факторами, способствующими успеху биологических инвазий. Снижение численности аборигенных видов в силу каких-либо причин предоставляют удобную возможность для внедрения вселенцев в природные сообщества. В восточной части Финского залива ус-

---

\* Термин введен С.М. Разумовским (1981) для обозначения совокупности характерного для данной местности климаксного сообщества и всех сообществ сукцессионной серии, служащими стадиями его восстановления.

пешной экспансии чужеродных полихет и олигохет, несомненно, способствовало угнетение местной макрофауны из-за ухудшения кислородного режима. Это особенно явно проявилось в случае с *M. arctica*, экспансия которых была наиболее ярко выражена именно в пострадавших от замора районах, где имела место полная гибель макрозообентоса.

### **8.3 Динамические процессы в донных сообществах других водоемов.**

Возникает вопрос, в какой степени выявленные закономерности будут проявляться в более сложных донных сообществах, существующих в условиях с нормальной морской соленостью или в пресных водах.

Колебания численности, связанные с циклическими процессами в популяциях и сообществах донных животных, по-видимому, характерны преимущественно для простых систем. Известные нам сообщения относятся, к бедным видами сообществам маргинальных биотопов (эстуарии, литоральная зона, солоноватоводные моря, профундаль северных озер) (напр. Segerstråle, 1969; Jonasson, Thorhauge, 1976; Nichols, Thompson, 1985; Johnson, Wiederholm, 1990; Lehtonen, Andersin, 1998; Maximovich, Guerasimova, 2003; Gerasimova, Maximovich, 2013; Khaitov, Lentsman, 2016). В динамике более разнообразных донных сообществ биотические факторы, по-видимому, играют небольшую роль (Hagberg et al., 2003). Несомненно, это представляет собой общебиологическую закономерность, поскольку в наземных экосистемах значительные популяционные флуктуации наиболее типичны для обитателей относительно простых сообществ тундровой зоны (Лэк, 1957; Одум, 1986). Однако, отчасти большее количество сообщений о сильной изменчивости популяций в эстуариях и северных водоемах, по-видимому, связано и с большей «заметностью» подъемов и спадов численности отдельных видов на фоне бедного состава бентоса. Тогда как исследователи, работающие с более сложно устроеными сообществами склонны уделять меньше внимание изменениям на видовом уровне. По крайней мере, в экспериментальных условиях разнообразные морские сообщества, также как и простые, демонстрируют заметные колебания численности отдельных видов, но эти колебания не совпадают по фазе, так что количественные показатели для всего сообщества меняются мало (Stachowicz et al., 1999; Stachowicz, Byrnes, 2006). В эстуариях Северной Америки биологические взаимодействия являются причиной значительных межгодовых колебаний численности, но на протяжении относительно коротких временных интервалов; более продолжительные изменения, как и в восточной части Финского залива, связаны с нарушениями среды, вызванными действием климатических факторов (Nichols, Thompson, 1985).

Климатические колебания издавна рассматривались как одна из основных причин многолетней изменчивости водных экосистем (Climate change..., 2010; Drinkwater et al., 2010; Overland et al., 2010; Philippart et al., 2011). Изменения среды, вызванные крупномасштабными атмосферными процессами, оказывает существенное влияние на обитателей водоемов, включая макрозообентос (Tunberg, Nelson, 1998; Ottersen et al., 2001; Drinkwater et al., 2003, 2010; Straile et al., 2003; Максимов, 2012; Sharov et al., 2014). Действие климатических факторов проявляется на протяжении огромных пространств. В частности, син-

хронные изменения, связанные с североатлантическим колебанием, отмечены как в морях, так и пресноводных водоемах европейского континента (Straile, 2002; Straile et al., 2003; Alheit et al., 2005; Blenckner et al., 2007; Weyhenmeyer et al., 2002; Drinkwater et al., 2010). Это, однако, совсем не означает единообразной реакции донных сообществ всех водоемов этого региона на климатические колебания. В Северной Европе в зависимости от особенностей ландшафтов, преобладающих на водосборе, можно выделить два основных типа водоемов, противоположным образом реагирующих на возрастание *NAO* (Максимов, 2012). В одном случае увеличение осадков и стока ведет к усилению выноса биогенных веществ с водосбора, способствуя увеличению первичной продукции. В другом те же процессы ведут к увеличению поступления аллохтонных органических веществ, гумификации водоема, и образованию менее эффективной пищевой цепи с большим количеством трофических уровней, что неблагоприятно сказывается на биологических сообществах. Водосбор Балтийского моря может быть грубо разделен на северную часть (бассейны Ботнического и, частично, Финского заливов), где преобладают естественные ландшафты и южную (собственно Балтийское море с Рижским заливом), плотно заселенную с развитым сельским хозяйством и промышленностью (Assessment..., 2008). Снижение биологической продуктивности Ботнического залива вследствие увеличения стока и гумификации в конце 1990-х и начале 2000-х гг. привело к уменьшению биомассы макрозообентоса (Sandberg et al., 2004; Eriksson Wiklund et al., 2008, 2009). В южной части Балтийского моря происходящие изменения климата, напротив, способствуют развитию эвтрофирования вследствие усиления выноса биогенов с обширных сельскохозяйственных угодий (Andersson et al., 2015). Последствия эвтрофирования для донных сообществ Центральной Балтики, как известно, связаны с гибелю донных животных в глубоководных впадинах вследствие развития гипоксийно-аноксийных явлений, и развитием противоположной тенденции увеличения биомассы бентоса в мелководных районах, где сохранялся благоприятный кислородный режим (HELCOM 2007; Assessment..., 2008). То есть наблюдались процессы аналогичные тем, которые отмечены и в российских водах Финского залива (разд. 5.3 и 8.2). Таким образом крупномасштабные изменения условий внешней среды оказывали противоположный эффект в разных районах и глубинных зонах Балтийского моря. В регионах, где разнообразие биотопов более выражено, влияние климатических факторов может по-разному проявляться даже на очень близко расположенных участках. В частности, в Северном и Белом морях реакция донных сообществ на суровые зимы различается в зависимости от локальных особенностей (глубина, удаленность от берега и др.) исследованной станции (Reiss et al., 2006; Naumov, 2013). Другим примером является противоположный отклик на климатические изменения бентоса малых озер, расположенных в одном географическом регионе (Максимов, 2012). Таким образом, хотя последствия влияния гидрометеорологических условий на донные сообщества, по своим пространственным масштабам столь же значительны, как и вызвавшие их атмосферные процессы, реакции биологических сообществ имеют идиосинкритический характер.

тер. Выявленные на одном водоеме или каком-либо его участке тенденции могут отсутствовать, или даже сменяться на противоположные в других биотопах.

С преобразованием состава донной фауны вследствие внедрения новых видов связаны наиболее значительные изменения в бентосе Балтийского моря (Leppakoski et al., 2002; Olenin, 2005; Ojaveer, Kotta, 2015) и многих других водоемов, например, Каспийского моря (Карпинский, 2002; Биологические инвазии..., 2004), североамериканских Великих Озер (Nalepa et al., 2009), целого ряда водных объектов на Северо-западе России (Щербина, 2009). Функциональные последствия таких фаунистических преобразований на экосистемном уровне могут быть куда более значительны, чем последствия изменений гидрометеорологического режима. Наиболее яркие примеры связаны с воздействием чужеродных моллюсков-фильтраторов (Щербина, 2008; Ежова, 2012; Рудинская, Гусев, 2012; Cloern et al., 2017). Необходимо, однако, отметить, что гидрометеорологические факторы косвенным образом могут влиять на перестройки видового состава. Вызваемые ими нарушения среды обитания (как в случае гипоксии в восточной части Финского залива) могут благоприятствовать выживанию случайно занесенных видов. Кроме того, хорошо известно, что климат определяет границы распространения многих донных макробеспозвоночных (Галкин, 1991; Jones, Cheung, 2015).

Современная эпоха отличается ускорением изменений климата и разрушением биogeографических барьеров вследствие глобализации транспортных потоков. Постоянный занос экзотических видов из удаленных географических регионов в условиях меняющегося климата ведет к учащению случаев успешной натурализации чужеродных организмов. В связи с этим в настоящее время обычно полагают, что биологические инвазии и потепление климата должны рассматриваться вместе, как часть современных глобальных изменений биосфера Земли, ведущих к существенным потерям биологического разнообразия и нарушениям в функционировании природных сообществ и экосистем водоемов (Rahel, Olden, 2008; Mainka, Howard, 2010; Sorte et al., 2013; Kernan, 2015; Holopainen et al., 2016). Массовое вселение видов влечет за собой образование сообществ, свойства которых, к сожалению, едва ли возможно предсказать, что привело к рождению таких понятий как «гибридное сообщество», «новая (неизвестная) экосистема» и.т.п. для обозначения биологических систем, включающих комбинации видов, не имеющих аналога в прошлом (Hobbs et al., 2006; Williams, Jackson, 2007; Simberloff, 2015). Однако, непонятно можем ли мы говорить действительно о принципиально новых качественных изменениях, или имеем дело с продолжением естественной динамики существующих биосистем, обусловленной их внутренними свойствами и законами развития (Hobbs et al., 2006, 2009; Murcia et al., 2014). То, что успех внедрения сторонних видов явно зависит от состояния самих природных сообществ и экосистем не вызывает сомнения (Биологические инвазии..., 2004). Хорошим примером этого является независимая экспансия в Балтийское море из разных регионов планеты многощетинковых червей рода *Marenzelleria*. К настоящему времен подтверждено наличие в Балтике трех из пяти известных видов этого рода, тогда как еще 25 лет назад *Marenzelleria* spp. в местной фауне отсутствовали. Появление этих

полихет следовало из внутренней логики развития балтийских сообществ, и на многовековом масштабном уровне может рассматриваться как этап восстановительной сукцессии природного сообщества, разрушенного в ледниковый период (гл. 6). Таким образом, новые сообщества возникали всегда, а при рассмотрении их в более широком временном контексте «новые» вполне могут оказаться «хорошо забытыми старыми». Тем ни менее, несмотря на интенсивные исследования в области инвазионной биологии, мы до сих пор не способны на основании знаний свойств сообщества предсказать появление в нем того или иного вида, а тем более последствия вторжения этого вида для приютившей его экосистемы (Elliott-Graves, 2016). Отдельные удачные прогнозы, в основном, относятся к интродукции хорошо изученных «классических» вселенцев, как правило, уже существующих в сопредельных водоемах или бассейнах, соединенных с исследуемым районом транспортными путями (т.н. инвазионными коридорами) (напр. Орлова и др., 2008). Таким образом, можно сделать вывод, что с биологическими инвазиями связаны наиболее масштабные и глубокие преобразования населения водоемов, в том числе и макрозообентоса. К сожалению, хотя этой проблеме уделяется большое внимание (Katsanevakis et al., 2014; Havel et al., 2015), последствия внедрения чужеродных организмов остаются наименее изученным аспектом динамики современных природных сообществ.

## ВЫВОДЫ

- 1) Исследованный период 1985–2016 гг. отличался значительной межгодовой изменчивостью атмосферных процессов и гидрометеорологических факторов (речной сток, водообмен с Балтийским морем, кислородный режим), определяющих условия обитания донных макробес позвоночных в вершине Финского залива.
- 2) Низкое видовое разнообразие донных сообществ является важнейшим качеством, определяющим основные экологические свойства и особенности динамики макрозообентоса восточной части Финского залива.
- 3) Краткосрочные межгодовые (с периодом, не превышающим несколько лет) колебания численности и биомассы макрозообентоса связаны с биологическими процессами в популяциях и(или) сообществах донных макробес позвоночных (конкуренция, отношения хищник — жертва). Эти процессы имели локальный характер и зависели от плотности популяций животных.
- 4) Многолетние изменения (характеризующие не отдельные годы, а долговременные периоды) количественных показателей определялись крупномасштабной динамикой условий внешней среды, и распространялись на обширные участки акватории. В глубоководной зоне залива развитие бентоса зависело от кислородного режима. В мелководных районах отмечена тенденция возрастания биомассы макрозообентоса вследствие эвтрофирования, главным образом за счет развития двустворчатых моллюсков. В Невской губе эта тенденция модулирована внутривековыми циклическими колебаниями речного стока с периодом около 25–30 лет.

5) Наиболее масштабные и глубокие изменения были связаны с преобразованием фаунистического состава бентоса вследствие проникновения чужеродных видов. Особенно значительные последствия имела инвазия устойчивых к гипоксии полихет *M. arctica*, после которой кислородные условия перестали быть фактором, определяющим количественное развитие и динамику донных сообществ, численность макрозообентоса многократно увеличилась.

6) Из-за слабого развития экологического викариата изменения в донных сообществах Финского залива ведут к существенным изменениям на экосистемном уровне. Преобразование биогеохимических процессов на границе раздела вода — дно после инвазии *M. arctica* может быть охарактеризовано как режимная перестройка, приведшая к образованию новой экологической системы.

## СПИСОК СТАТЕЙ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Статьи в рецензируемых научных изданиях, входящих в перечень ВАК

1. Кондратьев, С. А. Индикаторы состояния водоемов Санкт-Петербурга / С. А. Кондратьев, Т. П. Гронская, Н. В. Игнатьева, Г. А. Алябина, Н. И. Силина, Л. В. Ефремова, **А. А. Максимов** // Экологическая химия. — 2000. — Т.9. — № 4. — С. 230-245.
2. **Максимов, А. А.** Многолетние изменения макрозообентоса Невской губы / А. А. Максимов // Биология внутренних вод. — 2004. — №3. — С. 84-92.
3. **Максимов, А. А.** Причины возникновения придонной гипоксии в восточной части Финского залива Балтийского моря / А. А. **Максимов** // Океанология. — 2006. — Т. 46. — №2. — С. 204-210.
4. **Максимов, А. А.** Изменения в донных сообществах восточной части Финского залива после вселения полихеты *Marenzelleria neglecta* / А. А. **Максимов** // Российский Журнал Биологических Инвазий. — 2009. — №2. — С. 14-22.
5. **Максимов, А. А.** Крупномасштабная инвазия *Marenzelleria* spp. (Polychaeta; Spionidae) в восточной части Финского залива Балтийского моря / А. А. **Максимов** // Там же. — 2010. — №4. — С. 19-31.
6. Голубков, С. М. Функциональный сдвиг в экосистеме восточной части Финского залива под влиянием естественных и антропогенных факторов / С. М. Голубков, **А. А. Максимов**, М. С. Голубков, Л. Ф. Литвинчук // Доклады академии наук. — 2010. — Т. 432. — №3. — С. 423-425.
7. **Максимов, А. А.** Роль макро-и мейобентоса в донных сообществах вершины Финского залива / А. А. **Максимов**, В. А. Петухов // Труды Зоологического института РАН. — 2011. — Т. 315. — №3. — С. 289-310.
8. Еремина, Т. Р. Влияние изменчивости климата на кислородный режим глубинных вод восточной части Финского залива / Т. Р. Еремина, А. А. **Максимов**, Е. В. Волощук // Океанология. — 2012. — Т. 52. — №6. — С. 836-845.

9. **Максимов, А. А.** Биологическая инвазия в зоне критической солености: интродукция полихет *Marenzelleria arctica* в восточную часть Финского залива Балтийского моря / **А. А. Максимов** // Труды Зоологического института РАН. Приложение №3. — 2013. — С. 161-167.
10. **Максимов, А. А.** Режимная перестройка экосистемы восточной части Финского залива вследствие инвазии полихет *Marenzelleria arctica* / **А. А. Максимов**, Т. Р. Еремина, Е. К. Ланге, Л. Ф. Литвинчук, О. Б. Максимова // Океанология. — 2014. — Т. 54. — №1. — С. 52-59.
11. Шилин, М. Б. Результаты комплексных экспедиционных исследований на акватории создаваемого государственного природного заповедника «Ингерманландский» / М. Б. Шилин, С. А. Коузов, Е. К. Ланге, Л. Ф. Литвинчук, С. В. Лукьянов, **А. А. Максимов** // Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического университета. — 2014. — №35. — С. 7-30.
12. **Максимов, А. А.** Распределение потока энергии через донное сообщество между разными размерными группировками зообентоса (на примере Невской губы) / **А. А. Максимов**, С. М. Голубков, В. А. Петухов // Биология внутренних вод. — 2014. — №4. — С. 60-69.
13. **Максимов, А. А.** Многолетняя динамика и современное распределение сообществ макрообентоса в восточной части Финского залива Балтийского моря / **А. А. Максимов** // Биология моря. — 2015. — Т. 41. — №4. — С. 269-278.
14. Еремина, Т. Р. Оценка биогеохимических изменений в донных отложениях восточной части Финского залива вследствие вселения полихет *Marenzelleria* spp. / Т. Р. Еремина, Е. В. Волошук, **А. А. Максимов** // Известия РГО. — 2016. — Т. 148. — №1. — С. 55-71.
15. Березина, Н. А. Количественные характеристики и пищевые предпочтения бокоплавов (Crustacea: Amphipoda) в восточной части Финского залива Балтийского моря / Н. А. Березина, **А. А. Максимов** // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. — 2016. — Т. 9. — №4. — С. 409-426.
16. Березина, Н. А. Опыт использования нового биоиндикатора (*Gmelinoides fasciatus*) для оценки состояния донных местообитаний в Финском заливе / Н. А. Березина, С. М. Голубков, **А. А. Максимов** // Вода: химия и экология. — 2016. — №4. — С. 40-47.
17. **Максимов, А. А.** Соотношение мейо- и макробентоса в озерном бентическом сообществе: динамический аспект / **А. А. Максимов**, Н. А. Березина, В. А. Петухов // Доклады Академии наук. — 2017. — Т. 473. — №5. — С. 618-621.
18. Golubkov, S. M. Functional response of midsummer planktonic and benthic communities in the Neva Estuary (eastern Gulf of Finland) to anthropogenic stress/ S. M. Golubkov, A. F. Alimov, I. V. Telesh, L. E. Anokhina, **А. А. Максимов**, V. N. Nikulina, E. B. Pavel'eva, V. E. Panov // Oceanologia. — 2003. — V. 45. — №1. — P. 53-66.

19. Maximov, A. A. Changes of bottom macrofauna in the eastern Gulf of Finland in 1985-2002 / A. A. Maximov // Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol. — 2003. — V. 52. — №4. — P. 378-393.
20. Panov, V. E. Alien species introductions in the eastern Gulf of Finland: current state and possible management options / V. E. Panov, D. E. Bychenkov, N. A. Berezina, A. A. Maximov // Ibid. — 2003. — V. 52. — №3. — P. 254-267.
21. Orlova, M. I. Effects of nonindigenous species on diversity and community functioning in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea) / M. I. Orlova, I. V. Telesh, N. A. Berezina, A. E. Antsulevich, A. A. Maximov, L. F. Litvinchuk // Helgoland Marine Research. — 2006. — V. 60. — P. 98-105.
22. Conley, D. J. Hypoxia Is Increasing in the Coastal Zone of the Baltic Sea / D. J. Conley, J. Carstensen, J. Aigars, P. Axe, E. Bonsdorff, T. Eremina, B.-M. Haahti, C. Humborg, P. Jonsson, J. Kotta, C. Lännergren, U. Larsson, A. Maximov, M. R. Medina, E. Lysiak-Pastuszak, N. Remeikaite-Nikiene, J. Walve, S. Wilhelms, L. Zillen // Environ. Sci. Technol. — 2011. — V. 45. — P. 6777-6783.
23. Carstensen, J. Hypoxia in the Baltic Sea: Biogeochemical Cycles, Benthic Fauna, and Management / J. Carstensen, D. J. Conley, E. Bonsdorff, B. G. Gustafsson, S. Hietanen, U. Janas, T. Jilbert, A. Maximov, A. Norkko, J. Norkko, D. C. Reed, C. P. Slomp, K. Timmermann, M. Voss // AMBIO. — 2014. — V. 43. — P. 26-36.
24. Zettler, M. L. Biodiversity gradient in the Baltic Sea: a comprehensive inventory of macrozoobenthos data / M. L. Zettler, A. Karlsson, T. Kontula, P. Gruszka, A. O. Laine, K. Herkül, K. S. Schiele, A. Maximov, J. Haldin // Helgoland Marine Research. — 2014. — V. 68. — P. 49-57.
25. Maximov, A. A. Context-dependent consequences of *Marenzelleria* spp. (Spionidae: Polychaeta) invasion for nutrient cycling in the Northern Baltic Sea / A. Maximov, E. Bonsdorff, T. Eremina, L. Kauppi, A. Norkko, J. Norkko // Oceanologia. — 2015. — V. 57. — №4. — P. 342-348.
26. Gogina, M. The Baltic Sea scale inventory of benthic faunal communities / M. Gogina, H. Nygård, M. Blomqvist, D. Daunys, A. B. Josefson, J. Kotta, A. Maximov, J. Warzocha, V. Yermakov, U. Gräwe, M. L. Zettler // ICES Journal of Marine Science. — 2016. — V. 73. — №4. — P. 1196-1213.
27. Dias, P. J. Establishment of a taxonomic and molecular reference collection to support the identification of species regulated by the Western Australian Prevention List for Introduced Marine Pests / P. J. Dias, S. Fotedar, J. Munoz, M. J. Hewitt, S. Lukehurst, M. Hourston, C. Wellington, R. Duggan, S. Bridgwood, M. Massam, V. Aitken, P. d. Lestang, S. McKirdy, R. Willan, L. Kirkendale, J. Giannetta, M. Corsini-Foka, S. Pothoven, F. Gower, F. Viard, C. Buschbaum, G. Scarcella, P. Strafella, M. J. Bishop, T. Sullivan, I. Buttino, H. Madduppa, M. Huhn, C. J. Zabin, K. Bacela-Spychalska, D. Wójcik-Fudalewska, A. Markert, A. Maximov, L. Kautsky, C. Jaspers, J. Kotta, M. Pärnoja, D. Robledo, K. Tsiamis, F. C. Küpper, A. Žuljević, J. I. McDonald, M. Snow // Management of Biological Invasions. — 2017. — V. 8. — №2. — P. 215-225.
28. Voloshchuk, E. V. Assessment of influence of *Marenzelleria arctica* bioturbation activity on substances content in the sediments of the eastern Gulf of

Finland / E. V. Voloshchuk, **A. A. Maximov** // Фундаментальная и прикладная гидрофизика. — 2017. — Т. 10. — №2. — С. 34-40.

29. Berezina, N.A. Influence of benthic invertebrates on phosphorus flux at the sediment—water interface in the easternmost Baltic Sea / Berezina N.A., **Maximov A.A.**, Vladimirova O.M. // Mar. Ecol. Progr. Ser. 2019. V. 608. P. 33–43.

### **Монография**

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

### **Статьи, опубликованные в других изданиях**

31. Ляхин, Ю. И. Экологическая обстановка в восточной части Финского залива в июле 1996 г. / Ю. И. Ляхин, С. В. Макарова, **А. А. Максимов**, О. П. Савчук, Н. И. Силина // Проблемы исследования и математического моделирования экосистемы Балтийского моря. Вып.5 Экосистемные модели. Оценка современного состояния Финского залива. Ч.2 Гидрометеорологические, гидрохимические, гидробиологические, геологические условия и динамика вод Финского залива. — СПб.: Гидрометеоиздат, 1997 — С. 416-434.

32. Алимов, А. Ф. Проблема антропогенного вселения чужеродных организмов в водоемы бассейна Финского залива / А. Ф. Алимов, В. Е. Панов, П. И. Крылов, И. В. Телеш, Д. Е. Быченков, В. Л. Зимин, **А. А. Максимов**, Л. А. Филатова // Экологическая обстановка в Санкт-Петербурге и Ленинградской области. — СПб., 1998 — С. 243-248.

33. Басова, С. Л. Характеристика состояния Невской губы по гидробиологическим показателям / С. Л. Басова, Е. К. Ланге, Н. И. Силина, В. В. Ковалева, **А. А. Максимов** // Охрана окружающей среды, природопользование и обеспечение экологической безопасности в Санкт-Петербурге за 1980-1999 годы. — СПб., 2000 — С. 175-187.

34. Силина, Н. И. Характеристика состояния Невской губы по гидробиологическим показателям в 2000 году / Н. И. Силина, Е. К. Ланге, **А. А. Максимов**, В. В. Ковалева, И. В. Степаненко // Охрана окружающей среды, природопользование и обеспечение экологической безопасности в Санкт-Петербурге в 2000 году. — СПб.: Сезам, 2001 — С. 150-157.

35. **Максимов, А. А.** Необходимость учета многолетней изменчивости гидрометеорологических факторов при оценке состояния вершины Финского залива по данным экологического мониторинга / **А. А. Максимов** // VII Международная конференция «Акватерра-2004». Сборник материалов. Санкт-Петербург, 15–17 июня 2004 г. — С. 76-77.

36. Alenius, P. State of The Gulf of Finland in 2003 / P. Alenius, A. Antsulevich, S. Basova, N. Berezina, D. V. Bogdanov, J.-E. Bruun, V. Fleming, H. Haapasaari, S. Kaitala, P. Kauppila, M. Kiirikki, A. Laine, M. Leivuori, J. Mannio, **А. Maximov**, H. Ojaveer, V. Panov, H. Peltonen, H. Pitkänen, A. N. Popov, J. Pönni, M. Raateoja, E. Rantajärvi, J. Rytkönen, A. S. Shurukhin,

J. Vepsäläinen, P. Välimäkki // MERI — Report series of the Finnish Institute of Marine Research. — 2004. — № 51. — P. 3-20.

37. Голубков, С. М. Исследование характеристик эвтрофирования восточной части Финского залива / С. М. Голубков, А. А. **Максимов**, М. Б. Шилин // Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей Северо-Европейского бассейна. Вып.1. — Апатиты: Издательство Кольского научного центра РАН, 2004 — С. 250-265.

38. Алимов, А. Ф. Биологическое загрязнение водных экосистем бассейна Финского залива / А. Ф. Алимов, М. И. Орлова, А. Е. Анцулевич, Т. М. Флоринская, Н. А. Березина, И. В. Телеш, А. А. **Максимов**, Л. Ф. Литвинчук // Охрана окружающей среды, природопользование и обеспечение экологической безопасности в Санкт-Петербурге в 2004 г. — СПб., 2005 — С. 185-194.

39. Орлова, М. И. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов по ведению мониторинга биологического загрязнения на Финском заливе / М. И. Орлова, А. Е. Анцулевич, И. В. Телеш, Н. А. Березина, А. А. **Максимов**, Л. В. Жакова, Л. Ф. Литвинчук, Н. А. Ковальчук, А. Ю. Костыгов. — СПб.: Зоологический институт РАН, 2005. — 68 с.

40. Frumin, G. Distribution of chlorophyll A in the Baltic Sea in August 2003-2005 / G. Frumin, A. Maximov, O. Maximova, H. Coombes // BFU research bulletin. — 2005. — №8. — P. 39-41.

41. Alenius, P. State of The Gulf of Finland in 2004 / P. Alenius, A. Antsulevich, S. Basova, N. A. Berezina, H. Haapasaari, A. Jaanus, K. Jolma, P. Kauppila, S. Knuutila, M. Korhonen, J. Kotta, A. Laine, M. Leivuori, U. Lips, L. F. Litvinchuk, A. A. **Maximov**, A. Norkko, M. I. Orlova, H. Peltonen, J. Pönni, M. Raateoja, J. Räsänen, S. Salo, J. Vainio, J. Vepsäläinen, M. Verta // MERI — Report series of the Finnish Institute of Marine Research. — 2006. — №55. — P. 3-25.

42. **Максимов, А. А.** Многолетние изменения макрозообентоса как показатель эвтрофирования восточной части Финского залива / А. А. **Максимов** // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. — 2006. — Т. 331. — №2. — С. 77-91.

43. **Максимов, А. А.** Современное состояние макрозообентоса восточной части Финского залива / А. А. **Максимов**, И. Г. Ципленкина // Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей Северо-Европейского бассейна. Вып.2. — Апатиты: Издательство Кольского научного центра РАН, 2007 — С. 503-507.

44. **Максимов, А. А.** Влияние климатических факторов на динамику макрозообентоса / А. А. **Максимов** // Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008 — С. 346-355.

45. Балушкина, Е. В. Зообентос открытых вод эстуария реки Невы / Е. В. Балушкина, А. А. **Максимов**, С. М. Голубков, И. Г. Ципленкина // Там же. С. 156-183.

46. Орлова, М. И. Биологические инвазии / М. И. Орлова, А. Е. Анцулевич, Р. Н. Белякова, А. М. Насека, И. Г. Ципленкина, Л. В. Жакова, Л. Ф. Литвинчук, Н. А. Березина, А. А. **Максимов** // Там же. С. 272-312.

47. Балушкина, Е. В. Роль антропогенных факторов в динамике сообществ макрозообентоса / Е. В. Балушкина, С. М. Голубков, М. С. Голубков, **А. А. Максимов** // Там же. С. 356-369.
48. Рыбалко, А. Е. Влияние гидротехнических работ на формирование геохимической структуры донных осадков (на примере восточной части Финского залива в 2006–2008 гг.) / А. Е. Рыбалко, Н. К. Федорова, **А. А. Максимов** // Геология морей и океанов: Материалы XVIII Международной научной конференции (Школы) по морской геологии. Т. 4. — М.: ГЕОС, 2009 — С. 147-149.
49. HELCOM 2012. Checklist of Baltic Sea Macro-species / J. Arrendal, J. Birzaks, D. Boedeker, P. Brzeska, M. Bučas, U. Böttcher, N. Chernova, C. v. Dorrien, V. Fedorov, A.-B. Florin, R. Fricke, K. Fürhaupter, A. Galatius, M. Gerb, E. Glazkova, P. Gruszka, M. Hario, K. Herkül, C. Herrmann, T. Hätkönen, G. Johansson, I. Jüssi, A. Karlsson, O. Karlsson, H. Kautsky, J. Kieckbusch, K. Kostamo, N. Kovalchuk, A. Laine, L. Ložys, G. Martin, **А. Максимов**, M. Mikkola-Roos, T. Moritz, P. R. Möller, P. Nummi, D. Oesterwind, C. Pusch, K. Skyra, L. Sternik, A. Stipniece, H. Svedäng, M. Svensson, M. Tjernber, O. Thorup, K. Torn, K. Tylik, L. Urho, F. Vitale, A. Volodina, M. L. Zettler // Baltic Sea Environment Proceedings. — 2012. — №130. — 203 р.
50. **Максимов, А. А.** Многолетняя изменчивость климатических факторов и динамика сообществ донных животных / **А. А. Максимов** // Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоемов. — СПб: Наука, 2012 — С. 126-138.
51. Балушкина, Е. В. Влияние антропогенных факторов среды на биологическое разнообразие сообществ донных животных на примере эстуария р. Невы / Е. В. Балушкина, **А. А. Максимов**, С. М. Голубков // Там же. С. 167-176.
52. **Максимов, А. А.** Перестройка донных сообществ под влиянием чужеродных видов кольчатых червей / **А. А. Максимов**, И. Г. Ципленкина // Там же. С. 214-224.
53. Голубков, С. М. Динамика биологического разнообразия и биоресурсов экосистемы восточной части Финского залива под влиянием региональных изменений климата и видов-вселенцев / С. М. Голубков, **А. А. Максимов**, М.С. Голубков, Л. Ф. Литвинчук // Там же. С. 278-293.
54. HELCOM 2013. HELCOM Red List of Baltic Sea species in danger of becoming extinct / A. Karlsson, A.-B. Florin, K. Fürhaupter, C. Herrmann, O. Karlsson, N. Sonntag, I. Autio, M. Laamanen, J. Arrendal, J. Birzaks, P. Brzeska, D. Boedeker, M. Bučas, N. Chernova, V. Fedorov, A. Galatius, M. Gerb, E. Glazkova, P. Gruszka, M. Hario, K. Herkül, T. Hätkönen, G. Johansson, V. Karvinen, H. Kautsky, J. Kieckbusch, K. Kostamo, N. Kovalchuk, A. Laine, L. Ložys, G. Martin, **А. Максимов**, T. Moritz, C. Pusch, Ž. Pūtys, K. Schiele, K. Skyra, L. Sternik, A. Stipniece, H. Svedäng, M. Svensson, O. Thorup, M. Tjernberg, K. Torn, K. Tylik, L. Urho, F. Vitale, A. Volodina, M. Zettler // Balt. Sea Environ. Proc. — 2013. — №140. — 106 р.
55. **Максимов, А. А.** Макрозообентос Невской губы в условиях интенсивных гидротехнических работ / **А. А. Максимов** // Региональная экология. — 2014. — №1-2 (35). — С. 39-47.

56. HELCOM 2014, BASE project 2012–2014: Preparation of biodiversity and hazardous substances indicators with targets that reflect good environmental status for HELCOM (including the HELCOM CORESET project) and improvement of Russian capacity to participate in operationalization of those indicators / E. Abakumov, A. Antsulevich, N. Balashova, S. Basova, N. Berezina, U. Birina, J. Boyarinova, V. Bubyreva, V. Buzun, A. Epiphanov, E. Daev, M. Ivanov, A. Kharazova, G. Kiselev, D. Laius, L. Litvinchuk, **A. Maximov**, V. Nikiforov, V. Ptschelinzev, A. Rybalko, A. Starkov, S. Titov, I. Trukhanova, M. Varfolomeeva, M. Verevkin, E. Zaynagutdinova, A. Yakovlev. — Baltic Marine Environment Protection Commission HELCOM, 2014. — 264 p.

57. Еремина, Т. Р. Балтийское море / Т. Р. Еремина, Л. Ю. Бугров, **А. А. Максимов**, В. А. Рябченко, М. Б. Шилин // Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. — М.: Росгидромет, 2014 — С. 615-643.

58. **Максимов, А. А.** Чужеродные виды — всегда ли это плохо? (последствия инвазии полихет *Marenzelleria arctica* для экосистемы Финского залива) / **А. А. Максимов**, Т. Р. Еремина, Е. К. Ланге, Л. Ф. Литвинчук, О. Б. Максимова. // Материалы XVII научного семинара «Чтения памяти К.М. Дерюгина». — СПб., 2015 — С. 41-51.

59. **Максимов, А. А.** Количественный учет мегабентоса как важного компонента подводных ландшафтов Невской губы / **А. А. Максимов**, С. М. Голубков // Региональная экология. — 2015. — №4(39). — С. 45-47.

60. Pitkänen, H. Eutrophication. Viewpoint / H. Pitkänen, H. Kuosa, T. Eremina, U. Lips, J. Lehtoranta, A. Maximov // The Gulf of Finland assessment. Reports of the Finnish Environment Institute. — 2016. — V. 27. — P. 86-88.

61. Kauppila, P. Chlorophyll a and phytoplankton blooms / P. Kauppila, T. Eremina, A. Ershova, **A. Maximov**, I. Lips, U. Lips, H. Alasalmi, S. Anttila, J. Attila, J.-E. Bruun, S. Kaitala, K. Kallio, V. Keto, H. Kuosa, H. Pitkänen, E. K. Lange // Ibid. P. 114-123.

62. **Maximov, A.** Benthic communities. Deep bottoms / **A. Maximov**, H. Nygård, I. Kotta // Ibid. P. 204-207.

63. Lehtiniemi, M. Non-indigenous species / M. Lehtiniemi, A. Antsulevich, J. Kotta, **A. Maximov**, H. Ojaveer, M. Orlova // Ibid. P. 264-273.

64. Волошук, Е. В. Исследование закономерностей распределения полихет *Marenzelleria* spp. в восточной части Финского залива / Е. В. Волошук, Т. Р. Ерёмина, **А. А. Максимов** // Комплексные исследования морей России: оперативная океанография и экспедиционные исследования. Материалы молодежной научной конференции. — Севастополь: Морской гидрофизический институт, 2016 — С. 375-379.

65. Еремина, Т. Р. Особенности функционирования прибрежных экосистем Балтийского моря в условиях интродукции полихет *Marenzelleria* spp. / Т. Р. Ерёмина, Е. В. Волошук, **А. А. Максимов** // Балтийское море в настоящем и будущем — климатические изменения и антропогенное воздействие. — СПб.: изд. «Лемма», 2016 — С. 107-131.