

Министерство образования и науки Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего образования  
«Российский государственный гидрометеорологический университет»

На правах рукописи

УДК 504.42:551.581

Волощук Екатерина Васильевна

**ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ АБИОТИЧЕСКИХ И БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА  
ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ПРИДОННЫХ ВОД И ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ  
ФИНСКОГО ЗАЛИВА В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА**

Специальность: 25.00.36 – геоэкология

**ДИССЕРТАЦИЯ**

**На соискание ученой степени  
кандидата географических наук**

Научный руководитель:

Доктор ф.-м. наук,  
Рябченко Владимир Алексеевич

Научный консультант:

Кандидат ф.-м. наук, доцент  
Ерёмина Татьяна Рэмовна

Санкт-Петербург

2016

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
1 Особенности формирования геохимического состава придонных вод и донных отложений Финского залива .....	12
1.1 Физико-географическое описание Финского залива .....	12
1.2 Гипоксийно-аноксийные условия в глубинных водах Финского залива .....	20
1.3 Влияние изменения климата на состояние придонных вод и донных отложений Финского залива.....	29
Выводы к главе 1 .....	33
2 Крупномасштабное вселение полихет <i>Marenzelleria</i> spp. в Финский залив Балтийского моря.....	35
2.1 Виды-вселенцы в Финском заливе .....	35
2.2 Эколого-фаунистические характеристики полихет <i>Marenzelleria</i> spp.....	39
2.3 Тенденции изменения численности и закономерности распределения полихет <i>Marenzelleria</i> spp. в различных частях Балтийского моря, в том числе, в Финском заливе .....	46
Выводы к главе 2.....	52
3 Оценка влияния <i>Marenzelleria</i> spp. на геохимические изменения в донных отложениях по данным натурных наблюдений и результатам моделирования .....	53
3.1 Пространственно-временная изменчивость физико-химических характеристик придонных вод и донных отложений Финского залива по данным натурных наблюдений .....	53
3.2 Оценка влияния <i>Marenzelleria</i> spp. на содержание веществ в твердой фазе донных отложений.....	67
3.3 Бентосная модель диагенеза углерода и биогенных веществ.....	74

3.3.1	Обзор современного состояния моделирования диагенеза химических веществ в морской среде .....	74
3.3.2	Описание бентосной диагенетической модели CANDI.....	75
3.3.3	Верификация модели .....	82
3.3.4	Чувствительность модели.....	84
3.3.5	Модельные оценки геохимических изменений в донных отложениях .....	88
	Выводы к главе 3.....	93
4	Моделирование будущего экологического состояния Финского залива в условиях изменения климата и с учетом воздействия полихет <i>Marenzelleria</i> spp .....	94
4.1	Санкт-Петербургская модель эвтрофикации (Saint-Petersburg Baltic Eutrophication Model, SPBEM) и модификация подмодели бентосного слоя для учета биоирригационной активности <i>Marenzelleria</i> spp.....	94
4.2	Условия проведения численных экспериментов.....	98
4.3	Анализ эволюции экосистемы Финского залива в будущем климате с учетом воздействия полихет <i>Marenzelleria</i> spp. по результатам моделирования.....	99
	Выводы к главе 4.....	103
	ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	104
	СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ .....	106

## Введение

Одной из характерных черт гидрохимического режима придонных вод Финского залива является смена окислительно-восстановительных условий. Это явление оказывает существенное влияние на биогеохимические процессы, происходящие в бентосном слое, обуславливающие изменения запасов биогенных веществ, прежде всего азота и фосфора. Оценка запасов азота и фосфора и понимание источников их поступления в морскую среду – актуальная задача в условиях ухудшающегося состояния Финского залива вследствие эвтрофирования. В общем смысле эвтрофирование (греч. «eu» – «хорошо» и «trophe» – «питание») представляет собой процесс естественного или антропогенного обогащения воды биогенными элементами, сопровождающийся ростом биологической продуктивности бассейна. Последствия эвтрофирования весьма неблагоприятные: рост содержания биогенных элементов влечет за собой вспышку цветения водорослей, в результате чего снижается глубина проникновения света вглубь водоема, затрудняется процесс фотосинтеза растений пелагиали. Отмершие автотрофы опускаются на дно и формируют запас органического вещества, на окисление которого расходуется кислород. Установление гипоксии (концентрация  $O_2 < 2$  мл/л) влечет выход фосфора из донных отложений, стимулирующий рост водорослей и повышение азотфиксации. Таким образом последствия эвтрофирования становятся причинами его дальнейшего усиления, образуя замкнутый круг, так называемый «порочный» круг эвтрофирования [140, 151, 153]. Кроме этого, в результате эвтрофирования ухудшаются органолептические характеристики вод (вкус, запах, цвет), изменяется рН, повышается содержание в воде железа, марганца, метана и сероводорода, растет мутность, вода становится токсичной. Совокупность этих изменений приводит к ухудшению качества воды, рекреационной привлекательности водоема, снижает рыбные уловы.

Финский залив – один из самых эвтрофированных заливов Балтийского моря [111]. Состояния гипоксии и аноксии (отсутствие  $O_2$ ) часто наблюдаются на дне залива в летний период и приводят к гибели животных и образованию

«мертвых» зон. До сих пор остается открытым вопрос о вкладе природного и антропогенного факторов в развитии гипоксических явлений.

Еще одной серьезной проблемой в связи с интенсивным развитием судоходной отрасли является вселение чужеродных видов. Инвазивные (инвазионные) виды, или, виды-вселенцы, принято рассматривать как угрозу вследствие их отрицательного влияния на биоразнообразие и функционирование экосистемы, а также конкуренции с коренными видами. Тем не менее, существуют примеры положительного влияния вселенцев на состояние экосистемы, когда инвазионные виды становятся пищевым ресурсом для редких или уязвимых коренных видов или их функциональными заместителями [16, 144]. Искоренение видов-вселенцев после их интродукции и заселения практически невозможно. В течение двух предшествующих столетий в Балтийском море было найдено приблизительно 120 чужеродных видов, вселение большинства из них произошло непреднамеренно с балластными водами, вследствие обрастания судов или расселения из места первоначальной интродукции. Однако, достаточно низкая соленость вод в Балтийском море (в среднем 7 ‰) является сдерживающим фактором для успешного вселения видов.

Впервые обнаруженные в Балтийском море в 1985 г., в Финском заливе в 1990 г., в 2008 г. полихеты рода *Marenzelleria* spp. массово заселили участки дна в Финском заливе. Вид эвригалинен и устойчив к гипоксическим явлениям, что в итоге способствовало успешному его вселению. К 2009 г. *Marenzelleria* spp. оккупировали большую часть акватории Финского залива, и стали ведущим, а местами практически единственным, представителем макрозообентоса [22]. Активная биотурбационная и биоирригационная деятельность полихет способствуют увеличению глубины проникновения кислорода в донные отложения и росту площади окисленного слоя. Изменение кислородных условий бентосного слоя определяет направление потоков биогенных соединений и, таким образом, влияет на развитие процесса эвтрофирования. Вследствие крупномасштабного распространения полихет *Marenzelleria* spp. по Балтийскому морю и их высокой численности, необходимы детальные исследования,

направленные на выявление возможных последствий жизнедеятельности данных организмов в геохимическом и экологическом аспектах.

### **Цель и задачи работы**

**Цель** настоящего исследования – оценка влияния климатических факторов и биоирригационной активности полихет *Marenzelleria* spp. на экологическое состояние экосистемы Финского залива на основе данных натурных наблюдений и результатов моделирования. Достижение цели возможно посредством выполнения следующих **задач**:

1. Выявить взаимосвязь между изменением климата и формированием гипоксии в глубинных водах восточной части Финского залива.

2. Провести анализ данных натурных наблюдений о геохимических процессах в донных отложениях Финского залива под воздействием вида-вселенца *Marenzelleria* spp.

3. Получить количественную оценку влияния биоирригационной деятельности полихет *Marenzelleria* spp. на изменение запасов биогенных соединений в донных отложениях.

4. Дать прогностическую оценку уровня эвтрофирования Финского залива с учетом воздействия вида-вселенца *Marenzelleria* spp. в условиях изменения климата.

### **Предмет и объект исследования**

**Предметом** настоящего исследования является развитие эвтрофирования в морской среде под воздействием изменения климата и биоирригационной деятельности вида-вселенца *Marenzelleria* spp. **Объект** исследования – Финский залив.

### **Метод исследования**

Для решения поставленных задач в работе использовались методы статистического анализа и математического моделирования.

### **Научная новизна исследования**

1. Установлена статистически значимая связь между возникновением гипоксийных явлений в восточной части Финского залива и индексом Северо-

Атлантического колебания.

2. Впервые на основе современных данных натуральных наблюдений выявлены закономерности вертикального распределения ряда химических соединений в донных отложениях Финского залива под воздействием вида-вселенца *Marenzelleria* spp.

3. Впервые для Финского залива была адаптирована бентосная модель диагенеза углерода и биогенных соединений.

4. Впервые для Финского залива получена количественная оценка изменения запасов биогенных соединений с учетом биоирригационной активности полихет *Marenzelleria* spp. через 5 лет.

5. Впервые для Финского залива получена оценка развития эвтрофирования с учетом воздействия полихет *Marenzelleria* spp. в условиях изменения климата.

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

1. Возникновение гипоксических явлений в восточной части Финского залива обусловлено усилением отрицательных значений индекса Северо-Атлантического колебания.

2. Закономерности геохимических изменений в донных отложениях Финского залива под воздействием *Marenzelleria* spp.

3. Результаты моделирования распределения биогенных соединений в донных отложениях с учетом биоирригационной активности полихет *Marenzelleria* spp.

4. Прогностическая оценка развития эвтрофирования Финского залива с учетом влияния вида-вселенца *Marenzelleria* spp.

#### **Личный вклад автора**

Автор принимал непосредственное участие в отборе и химическом анализе проб воды и донных отложений в ходе экспедиции Российского государственного гидрометеорологического университета в июле-августе 2015 г. в восточной части Финского залива, проводил анализ данных наблюдений. Автором выявлена взаимосвязь возникновения гипоксических явлений в Финском заливе с климатическими факторами.

Автором была адаптирована бентосная модель CANDI для условий Финского залива, а также проведены численные эксперименты, выполнен анализ результатов и получены прогностические оценки биогеохимических изменений в донных отложениях. Диссертант является первым автором статьи, опубликованной в журнале из перечня ВАК и двух расширенных тезисов.

### **Благодарности**

Автор признателен своему научному руководителю, д. ф.-м. наук Рябченко В.А. и научному консультанту к. ф.-м. наук Ерёминой Т.Р. за всестороннюю помощь и конструктивную критику в процессе написания диссертации. Особую благодарность автор выражает к. г. н., сотруднику РГГМУ Исаеву А.В. за содействие в работе с моделями и к.б.н., старшему научному сотруднику Зоологического института РАН Максимову А.А.

### **Практическая значимость полученных результатов**

Полученные оценки развития уровня эвтрофирования Финского залива с учетом ирригационной активности *Marenzelleria* spp. могут быть учтены при планировании мероприятий по снижению антропогенной нагрузки на Балтийское море в рамках принятого HELCOM Плана Действий по Балтийскому Морю (ПДБМ).

Оценки биоирригационной активности вида-вселенца могут быть использованы при расчетах эволюции экосистемы всего Балтийского моря в будущем климате.

Массивы данных натуральных наблюдений о содержании биогенных и иных соединений в донных отложениях являются уникальными и могут быть использованы для дальнейшего анализа, выявления закономерностей и моделирования.

Результаты работы внедрены и используются в практических работах студентов-океанологов по дисциплине «Моделирование экосистем».

### **Соответствие диссертации паспорту специальности**

Диссертационная работа соответствует паспорту специальности 25.00.36 «Геоэкология» по следующим пунктам:



П. 1.7 «Междисциплинарные аспекты стратегии выживания человечества и разработка научных основ регулирования качества состояния окружающей среды»;

П. 1.12 «Геоэкологический мониторинг и обеспечение экологической безопасности, средства контроля»;

П. 1.14 «Моделирование геоэкологических процессов».

### **Апробация работы**

Результаты исследований были представлены на международной конференции LITTORAL2014 г. Клайпеда, Литва (2014 г.), на обучающем курсе для аспирантов «Глобальные циклы элементов и изменения в окружающей среде», г. Лунд, Швеция (Global Element Cycles and Environmental Change) в 2014 году, на 10-м научном Конгрессе по Балтийскому морю, г. Рига, Латвия (Baltic Sea Science Congress) (2015 г.), на летней школе для аспирантов «Влияние изменения климата на морскую среду, роль изменяющихся экстремальных явлений», о. Аско, Швеция (Impact of climate change on the marine environment with special focus on the role of changing extremes) в 2015 году, на IV объединенной конференции молодых ученых и специалистов МАГ-2015 «Прикладные технологии гидроакустики и гидрофизики», г. Санкт-Петербург, в 2015 году, на научном форуме трехстороннего сотрудничества по Финскому заливу (Gulf of Finland Trilateral Co-operation Scientific Forum), г. Таллинн, в 2015 году, на конференции «Комплексное исследование морей России», г. Севастополь, в 2016 г., на конференции «Морские берега»: Управление рисками в прибрежной зоне в условиях меняющегося мира (EMECs'11 SeaCoasts XXVI: Managing risks to coastal regions and communities in a changing world), г. Санкт-Петербург в 2016 г.

Работа выполнялась при поддержке гранта Русского географического общества РГО\_а №13-05-41464, а также Российского Научного Фонда №14-50-00095. Автор принимал участие в проекте СОСОА программы BONUS (БОНУС\_а №14-04-91721).

### Публикации

По теме диссертационного исследования было опубликовано 9 работ, 3 из которых опубликованы в журналах из списка ВАК Министерства образования и науки РФ.

#### **статьи в журналах перечня ВАК**

1. Ерёмина Т.Р., Максимов А.А., **Волощук Е.В.** Влияние изменчивости климата на кислородный режим глубинных вод восточной части Финского залива // Океанология. 2012. Т. 52, № 6. С. 1–9.

2. **Волощук Е.В.**, Ерёмина Т.Р., Рябченко В.А. Моделирование биогеохимических процессов в донных отложениях в восточной части Финского залива с использованием диагенетической модели // Фундам. и прикл. гидрофиз. 2015. Т. 8, № 4. С. 106-113.

3. Ерёмина Т.Р., **Волощук Е.В.**, Максимов А.А. Оценка биогеохимических изменений в донных отложениях восточной части Финского залива вследствие вселения полихет *Marenzelleria* spp. // Известия РГО. 2016. Т. 148, вып. 1. С. 55-71.

#### **в тезисах конференций**

4. Eremina T., **Voloshchuk E.**, Maximov A. Assessment of biogeochemical changes at the sediment-water interface due to large scale *Marenzelleria* spp. invasion in the eastern part of the Gulf of Finland // Abstract book of 12<sup>th</sup> international conference Littoral 2014: Facing present and future coast challenges September 22-26 2014. – Marine Science and Technology Center, 2014. – P. 108.

5. Eremina T., **Voloshchuk E.**, Maximov A., Ryabchenko V. Possible future consequences of *Marenzelleria* spp. invasion in the eastern part of the gulf of Finland: results of diagenetic sediment model // Abstract book of 10<sup>th</sup> Baltic Sea Science Congress June 15-19 2015. – P. 154.

6. **Волощук Е.В.**, Ерёмина Т.Р., Рябченко В.А. Роль ирригационной активности полихет *Marenzelleria* spp. в биогеохимических изменениях донных отложений Финского залива // Сборник трудов IV научно-технической конференции молодых ученых и специалистов МАГ-2015 «Прикладные

технологии гидроакустики и гидрофизики». Санкт-Петербург. – 2015. – С. 221-224.

7. Eremina T., Isaev A., **Voloshchuk E.**, Ryabchenko V. New approach to model benthic layer with impact of bioirrigation activity of *Marenzelleria* spp. in the Gulf of Finland // Abstract book of Gulf of Finland Trilateral Co-operation Scientific Forum, November 17-18 2015. – Tallinn, Estonia. – P. 63.

8. Волощук Е.В., Ерёмкина Т.Р., Максимов А.А. Исследование закономерностей распределения полихет *Marenzelleria* spp. в восточной части Финского залива // Комплексные исследования морей России: оперативная океанография и экспедиционные исследования. Материалы молодежной научной конференции, г. Севастополь, 25-29 апреля 2016 г. [Электронный ресурс]. – Севастополь: ФГБУН МГИ. – 2016. – С. 375-379. – Режим доступа: [http://mhiras.ru/news/news\\_201605201055.htm](http://mhiras.ru/news/news_201605201055.htm).

9. **Voloshchuk E.**, Eremina T., Isaev A. Assessment of bioturbation activity of *Marenzelleria* spp. in the eastern Gulf of Finland. Abstract book of the EMECS'11 SeaCoasts XXVI conference: Managing risks to coastal regions and communities in a changing world. - August 22-27 2016, Saint-Petersburg, Russia. - P. 69

### **Структура и объем работы**

Диссертация состоит из введения, 4 глав, заключения и списка литературы. Общий объем работы 122 страницы, 45 рисунков, 12 таблиц и список литературы из 162 источников.

# 1 Особенности формирования геохимического состава придонных вод и донных отложений в Финском заливе

## 1.1 Физико-географическое описание Финского залива

Финский залив расположен в восточной части Балтийского моря и омывает берега Финляндии, России и Эстонии (рис. 1.1). Площадь Финского залива – 29,5 тыс. км<sup>2</sup>. Залив вытянут в меридианальном направлении, его длина от полуострова Ханко (западная граница) до Санкт-Петербурга составляет 420 км, ширина от 70 км в горле до 130 км в самой широкой части (на меридиане острова Мощный), в Невской губе ширина уменьшается до 12 км. Финский залив мелководен, средняя глубина составляет 38 м, максимальная – 123 м, наблюдается у побережья Эстонии, в Невской губе глубина достигает 3-5 м [109]. Профиль дна уменьшается по направлению от горла к вершине. Особенно резкое изменение происходит в районе Нарва-Йыэсуу, так называемой Нарвской стенки. Время полного обновления вод в Финском заливе составляет 5 лет [111].



Рис. 1.1. Карта района исследований

*Метеорологические условия.* Климат района Финского залива относится к типу умеренного с избыточным увлажнением и является промежуточным между морским и континентальным [32]. Погодные условия в регионе определяют воздушные массы, поступающие с Атлантического океана. Циклоническая

циркуляция в регионе преобладает в течение всего года, за исключением мая и июля, когда над Финским заливом преобладают антициклоны и малоградиентные барические поля. Повторяемость ветров западного, юго-западного и южного направлений более 50 %, они же являются самыми сильными [40].

Район Финского залива является зоной избыточного увлажнения. При средней годовой норме осадков около 600 мм, испаряемость близка к 250 мм. Наибольшее количество осадков приходится на теплый период года – 70 %, на холодный период – лишь 30 %. Соответственно, абсолютная влажность воздуха в летний период выше, чем в зимний. Для всех сезонов характерна повышенная влажность западных и северо-западных районов и наличие наиболее сухого воздуха над восточным и северо-восточным побережьем [32].

Погода в зимний период в районе Финского залива умеренно теплая и влажная, с температурами воздуха от 0 до  $-8^{\circ}\text{C}$ . Однако начиная с января устанавливается холодная сухая погода с температурами воздуха  $-17$  –  $-25^{\circ}\text{C}$ . За зиму выпадает около четверти годовой нормы осадков [40].

Весной часто наблюдаются возвраты холодов и поздние снегопады, температура воздуха составляет  $1-3^{\circ}\text{C}$ , однако в отдельные ясные дни может подняться до  $20^{\circ}\text{C}$ .

Лето умеренно теплое, температура воздуха достигает  $12-20^{\circ}\text{C}$ , однако проникновение в район арктических воздушных масс может понизить температуру до  $5-10^{\circ}\text{C}$ . Более половины годовой нормы осадков приходится на летний период, в основном они носят ливневой характер.

Осенью температура воздуха снижается, увеличивается влажность и облачность. Продолжительность выпадения осадков в октябре и ноябре увеличивается в 2-3 раза по сравнению с летом, но они являются большей частью обложными, поэтому месячная сумма осадков меньше, чем летом.

Вследствие типичной для района Финского залива частой смены воздушных масс, наблюдается значительная изменчивость во времени погодных условий [40].

*Ледовый режим.* Ледовый режим Финского залива определяется его географическим положением, климатическими условиями, глубиной,

интенсивностью обмена с Балтийским морем и сильным распреснением залива под влиянием речного стока. Кроме этого, особенности ледового режима залива связаны с неустойчивостью метеорологической ситуации на северо-западе России, обширностью площади водоемов, большими запасами тепла водных масс и постоянным воздействием ветра различных направлений [36].

Устойчивый ледовый покров на площади Финского залива формируется каждую зиму и сохраняется в среднем в течение 5 месяцев с декабря по апрель. Максимальное распространение льда наблюдается в феврале или марте. Залив начинает замерзать от Невской губы и Выборгского залива на запад вдоль северного побережья, таяние льда происходит в обратном направлении – с запада на восток. В результате таяния границы припая и дрейфующих льдов смещаются с запада на восток. Очищение ото льда в западной части залива происходит в первой половине апреля, в восточной – в начале мая. В целом для всех типов зим таяние ледяного покрова происходит значительно быстрее, чем его нарастание: 1.5-2 и 3.5-4 месяца, соответственно [2].

Максимальная толщина прибрежного льда меняется от 30 до 80 см в Выборге и Невской губе. В суровые зимы в восточной части залива толщина льда достигает 70-80 см, в западной части обычно не превышает 40-50 см [2].

Распределение основных характеристик льдов, таких как скорость и направление дрейфа льда, состав ледяного покрова по размерам льдин, торосы и навалы льда в разных районах имеет свои особенности. В связи с этим в Финском заливе было выделено 3 района с различными ледовыми условиями [40]:

1. Межостровная прибрежная зона, включающая Выборгский залив с проливом Бьеркезунд, Невскую губу, южную прибрежную часть залива к западу от о. Мохни, район шхер и остров у побережья Финляндии. В этой зоне происходит раннее развитие припая, отсутствует дрейф льда и торошения после становления припая и до момента его взлома. Торосы в этой зоне образуются в осеннее-зимний период.

2. Окологбереговая зона. В данной зоне расположены открытые и закрытые заприпайные полыньи. Как правило, дрейф льдов имеет связанный, сложный

характер. Торосы имеют зимнее происхождение и образуются как в результате дрейфа льда при закрытие полыньи, так и в результате часто наблюдающегося в этой зоне сжатия льда, если прибрежные полыньи закрыты.

3. Центральная часть залива. В открытых районах залива наблюдаются наиболее благоприятные условия для дрейфа льда. Торосы образуются в зонах контакта при столкновении ледяных полей.

*Температура и соленость воды.* Годовой ход температуры воды на поверхности в целом следует за температурой воздуха. В январе-марте температура воды в восточной части залива близка к  $0^{\circ}\text{C}$ , а в центральной и западных частях составляет в среднем  $0-2^{\circ}\text{C}$ . В период 16-28 апреля в прибрежной зоне осуществляется устойчивый переход температуры воды через  $3^{\circ}\text{C}$ , а в период 10-27 мая – через  $10^{\circ}\text{C}$ . В летний период в восточной части залива и в Невской губе температура воды достигает своего максимума, прогреваясь до  $18-20^{\circ}\text{C}$ , а в центральной и западной частях залива – до  $16-18^{\circ}\text{C}$ . В осенний период происходит постепенное охлаждение воды, и переход через  $10^{\circ}\text{C}$  в прибрежной зоне восточной части залива происходит в период с 20 сентября по 5 октября, а через  $5^{\circ}\text{C}$  – в период с 20 по 30 октября [40].

В вертикальной структуре вод Финского залива в летний период характерно наличие термоклина, который формируется при интенсивном прогреве поверхности и маловетренной погоде. В осенний период под действием ветрового и конвективного перемешивания температура воды верхнего слоя выравнивается, и сезонный термоклин разрушается. В зимний период характер вертикального распределения температуры воды в открытой части Финского залива достаточно однородный.

Изменение температуры воды в более глубоких слоях характеризуется более умеренной вариацией, а время наступления максимума температуры сдвигается на более поздний период.

В прибрежной мелководной части залива даже в условиях слабого ветрового перемешивания вся толща вод в течение достаточно короткого периода времени достигает полной гомотермии. Прогрев в весенний период и

выхолаживание осенью здесь происходит быстрее, чем в открытой глубоководной части. Поэтому в весенний и осенний периоды в прибрежной зоне Финского залива нередко можно наблюдать термический бар (прибрежный фронт), в котором горизонтальные градиенты температуры воды достигают 0.5-1.0 °С/км [40].

Важной особенностью залива является его устойчивая вертикальная стратификация (кроме Невской губы), ограничивающая конвекцию и, таким образом, препятствующая проникновению кислорода в придонные слои. По этой причине, а также вследствие чрезмерной обогащенности водоема биогенными элементами, гипоксические (концентрация  $O_2 < 2$  мл/л) и аноксические (отсутствие  $O_2$ ) явления часто обнаруживаются в придонном слое и на дне залива. На режим солености Финского залива оказывает влияние, с одной стороны, опресняющий сток впадающих в нее рек, и, с другой стороны, адвекции соленых вод с западных районов Балтийского моря. Соленость вод на поверхности растет с востока на запад. Во всей Невской губе до Кронштадта вода практически пресная из-за мощного влияния стока реки Невы. В районе островов Сескар и Мощный соленость достигает 3-3.5 ‰ на поверхности и 4-6 ‰ у дна. В районе о. Гогланд поверхностная соленость составляет примерно 4-4.5 ‰ на поверхности и 7 ‰ у дна (до 7.6 ‰ в районах с глубиной свыше 40 – 50 м).

*Рельеф и геологические особенности.* В структуре Балтийского моря Финский залив является несколько обособленным географическим регионом. Финский залив находится в зоне сочленения Балтийского кристаллического щита и Русской плиты. Он представляет собой крупную структурно-денудационную впадину, возникновение которой связано с кайнозойскими тектоническими движениями. В четвертичный период район подвергался неоднократному воздействию покровных ледников, которые обусловили существенное преобразование поверхности коренных пород и формирование мощного (в среднем 20-40 м, максимум – 90 м) гетерогенного чехла четвертичных образований [38].



Рельеф дна и склоны Финского залива представлены многочисленными останцами в виде островков и банок, вытянутых вдоль северного и северо-западного его бортов. Происхождение таких форм рельефа связано с погружением и дроблением древних пород южного края Балтийского щита, погружающегося до 50-метровой изобаты. Кроме этого в рельефе присутствуют такие формы как врезы и пальцеобразные выступы. Менее выраженным является рельеф вдоль северного края Восточно-Европейской платформы: здесь преобладает главным образом блоковый тип расчленения, связанный с дроблением палеозойских пород Северо-Эстонского глинта (глинт – геологическое образование; природный уступ, образованный осадочными породами, своего рода срез пласта земной коры). Высота отдельных глинтов составляет 60 м. В сторону Нарвского залива уступ постепенно теряет морфологическое выражение. Основная впадина Финского залива, достигающая в ширину 20 км, является как бы «шовной» зоной между Балтийским щитом на севере и Восточно-Европейской плитой на юге, и имеет унаследованный рельеф. Этот рельеф был усилен экзарационной деятельностью ледников, а впоследствии несколько сглажен аккумуляцией здесь глин Балтийского Ледникового озера и илов среднего и позднего голоцена. В современном рельефе еще сохранились такие формы, как долины, борозды и гряды. Дочетвертичный рельеф стал как бы основой для морфоструктурного этапа развития морфологии залива [20].

С запада на восток рельеф фундамента и современной поверхности прогрессивно сглаживается, что способствует формированию отдельных бассейнов, которые ближе к Невской губе сливаются как бы в один.

Современный этап геоморфологического развития рельефа Финского залива характеризуется активным захоронением первичного рельефа за счет интенсивного осадконапления, что особенно выражено в центральной и восточной частях залива [40].

Главными генетическими категориями рельефа дна залива являются ледниковая, водно-ледниковая и водная. Ледниковый рельеф связан с экзарационной (выпахивание) и аккумулятивной деятельностью ледников. Водно-

ледниковый рельеф широко распространен, водный тип рельефа развит местами и занимает пониженные участки дна [38].

*Донные отложения.* Большая часть донных отложений в Финском заливе образовалась во время и после последнего оледенения (20 – 13 тыс. лет назад). Они включают гляциальные отложения, такие как диамиктон, флювиогляциальные формирования, гляциальные глины и илы, а также постгляциальные отложения. Морское дно может быть представлено отложениями разного типа и возраста в зависимости от доминирующих факторов (скорость течений, размер частицы, глубина, топография, удаленность от берега, климат, биопродуктивность и т.д.).

Осадки восточной части Финского залива представлены исключительно терригенными разностями, гранулометрический состав самый разный: от валунов до пелитовых илов. Основными гранулометрическими типами илов являются гравийно-галечные с валунами, гравийно-песчаные и песчано-гравийные, алевритовые и пелитовые илы. Современное распространение различных видов донных отложений в восточной части Финского залива представлены на рис. 1.2.

Тип поверхностных осадков один из главных факторов, определяющих облик донных биотопов, сообществ и распределение многих видов [29]. По гранулометрическому составу донные отложения подразделены на следующие типы: 1) гравийные отложения (преобладают фракции  $> 1$  и  $1.0-0.1$  мм); 2) пески (преобладают фракции  $1.0-0.1$  мм); 3) алевриты (крупные алевриты и мелкоалевритовые илы (преобладают фракции  $0.1-0.01$  мм); 4) алевритово-пелитовые илы (содержание фракции  $< 0.01$  мм составляет 50-70 %); 5) пелитовые (глинистые) илы (содержание фракции  $< 0.01$  мм более 70 %) [40].

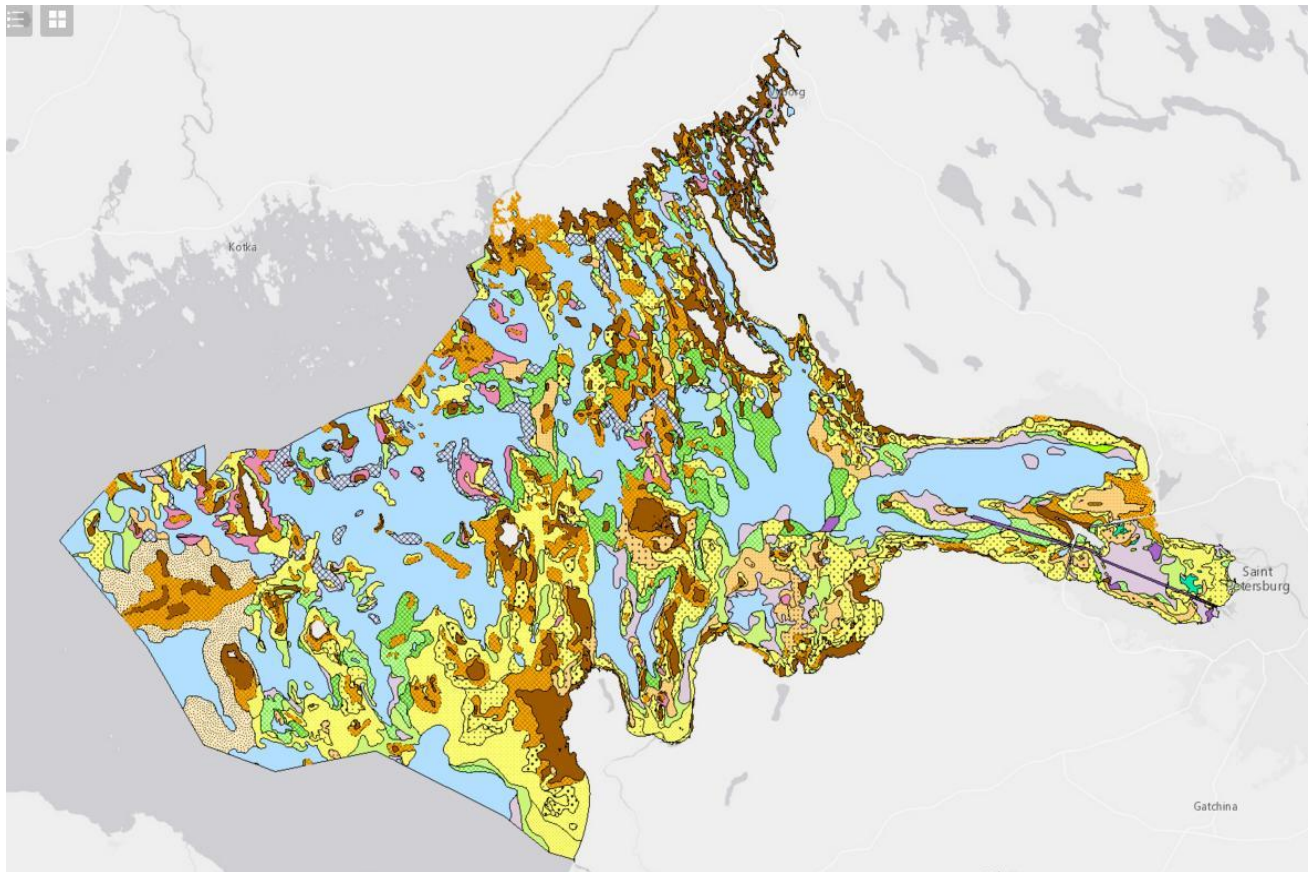


Рис. 1.2 Литологическая карта поверхности морского дна восточной части Финского залива [6]

Распределение выделенных типов отложений по площади в целом подчиняется правилу вертикальной зональности: на малых глубинах (до 20-30 м) распространены в основном пески, глубже – алевриты и илы. Обычно

соблюдается ряд: пески – крупные алевриты – мелко-алевритовые илы – алевритово-пелитовые илы – пелитовые илы при переходе от наиболее мелководных к более глубоководным районам. Однако в данной последовательности наблюдаются два исключения. Во-первых, типично алевритовые отложения (особенно крупные алевриты, в которых преобладают фракции 0.1-0.05 мм) либо занимают очень узкий интервал глубин, либо полностью исчезают, и пески постепенно замещаются илами. В этом случае получаются смешанные отложения, которые нередко рядом исследователей называются илистыми песками или песчаными илами. Во-вторых, в гидродинамически активных участках пески спускаются на такие же глубины, как и илы (50-68 м), а пелитовые илы в гидродинамически «спокойных» участках поднимаются до глубин характерного распространения песков (27-40 м) [40].

Рельеф дна Финского залива сильно изрезан и характеризуется множеством полуизолированных впадинок, островков и поднятий. В связи с этим наблюдается мозаичность распределения илистых типов отложений, прежде всего пелитовых илов. Впадинки фактически являются ловушками пелитового материала.

## **1.2 Гипоксийно-аноксийные условия в глубинных водах Финского залива**

Состояния гипоксии (концентрация  $O_2 < 2$  мл/л) и аноксии (отсутствие  $O_2$ ) часто наблюдаются на дне Финского залива в летний период и приводят к гибели животных и образованию «мертвых» зон. Механизм возникновения гипоксии в заливе связан с двумя основными факторами: физическими процессами, определяющими установление вертикальной стратификации вод и биологическим поступлением органического вещества на дно. Вследствие стратификации вод прекращается поступление кислорода в придонные слои, а накопление органического вещества на дне «съедает» остатки придонного  $O_2$  и приводит к образованию сероводорода.

Гипоксические явления возникают вследствие эвтрофирования водоема. В общем смысле эвтрофирование (греч. «eu» – «хорошо» и «trophe» – «питание») представляет собой процесс естественного или антропогенного обогащения воды биогенными соединениями, сопровождающийся ростом биологической продуктивности бассейна. Последствия эвтрофирования весьма неблагоприятные: рост предложения биогенных соединений влечет за собой вспышку цветения водорослей, в результате чего снижается глубина проникновения света вглубь водоема, затрудняется процесс фотосинтеза растений пелагиали. Отмершие автотрофы опускаются на дно и формируют запас органического вещества, на окисление которого расходуется кислород.

В результате эвтрофирования ухудшаются органолептические характеристики вод (вкус, запах, цвет), изменяется рН, повышается содержание в воде железа, марганца, метана и сероводорода, растет мутность, вода становится токсичной. Совокупность этих изменений приводит к ухудшению качества воды, рекреационной привлекательности водоема, снижает рыбные уловы.

Опасность эвтрофирования заключается в том, что его последствия взаимосвязаны между собой и образуют замкнутый круг, так называемый «порочный» круг эвтрофирования [140, 151, 153], когда усиление одного из звеньев (процессов) цепи через несколько промежуточных звеньев приводит в итоге к усилению этого звена (процесса) (рис. 1.3).

Привнесение дополнительного количества фосфора и азота в водоем с антропогенными источниками изменяет оптимальное соотношение растворенного неорганического азота и фосфора. При отсутствии лимитации соотношение Редфильда N/P в атомах составляет 16:1. Меньшее по величине отношение N/P означает потенциальную нехватку азота, тогда как большая величина этого отношения свидетельствует о нехватке фосфора для первичного продуцирования фитопланктона. Изменение соотношения Редфильда может оказывать влияние на биологическое состояние экосистемы, в особенности на биомассу фитопланктона, видовой состав организмов и, в конечном итоге, на динамику пищевых цепочек [4, 19]. Соотношение N:P в восточной части Финского залива имеет четкую

закономерность в изменении с запада на восток (табл. 1.1). В конце XX – начале XXI вв. наблюдаемые соотношения N:P изменялись от 30 в Невской губе до 2.1-2.9 во внешнем глубоководном районе.



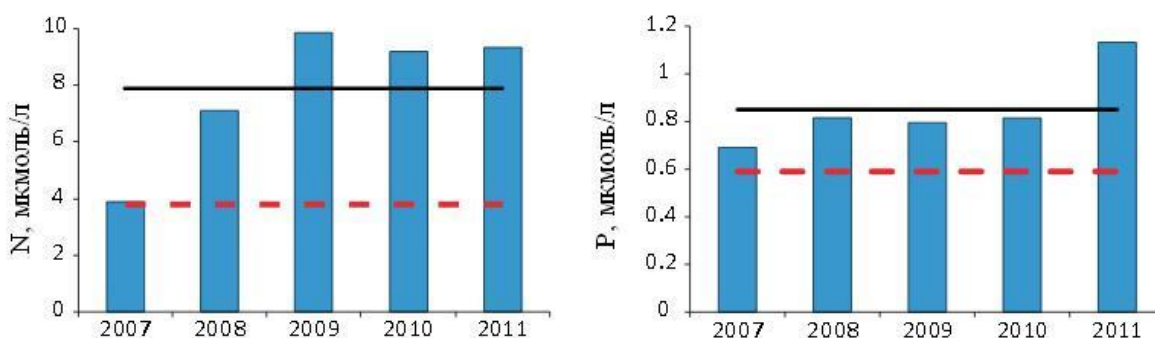
Рис. 1.3. «Порочный» круг эвтрофирования

Таблица 1.1

Соотношения азот/фосфор в различных районах восточной части Финского залива по данным наблюдения в июне-ноябре 1996-2002 гг. [141]

Район	Внешний глубоководный	Внутренний глубоководный	Мелководный	Невская губа
Границы района [128]	о. Гогланд - трансекта о-ва Березовые – о. Сескар	трансекта о-ва Березовые – о. Сескар до трансекта м. Шепелевский – м. Флотский	трансекта м. Шепелевский – м. Флотский до о. Котлин	о. Котлин – бар р. Нева
N/P	2.1 – 2.9	3.0	3.7	30

Финский залив – один из самых эвтрофированных подбассейнов Балтийского моря [111]. Хельсинской комиссией (HELCOM) было выделено пять основных индикаторов состояния моря: зимние концентрации растворенных неорганических азота и фосфора в верхнем слое (0-10 м); летняя концентрация хлорофилла *a* в верхнем слое (0-10 м), глубина диска Секки в летний период и содержание кислорода в слое воды ниже галоклина [77]. По содержанию биогенных веществ для каждого из подбассейнов моря был установлен так называемый целевой уровень, до которого следует снизить концентрацию азота и фосфора. За период 2007-2011 гг. наблюдаемые концентрации биогенных веществ в водах Финского залива превышали установленный HELCOM целевой уровень, в 2 раза по фосфору и в 1.4 раза по азоту (рис. 1.4).



а)

б)

■ Средняя годовая зимняя концентрация азота и фосфора

— Средняя концентрация за период 2007-2011 гг.

- - - Целевой уровень концентрации азота и фосфора

Рис. 1.4. Зимняя (декабрь-февраль) концентрация растворенного неорганического азота (а) и фосфора (б) в Финском заливе с 2007 по 2011 гг. [77]

Основными источниками поступления биогенных веществ в Финский залив с территории России являются (рис. 1.5): вынос биогенных веществ из Ладожского озера со стоком р. Нева, из Чудско-Псковского озера и Нарвского водохранилища со стоком р. Нарва, с частного водосбора Финского залива и сбросы сточных вод Санкт-Петербурга.

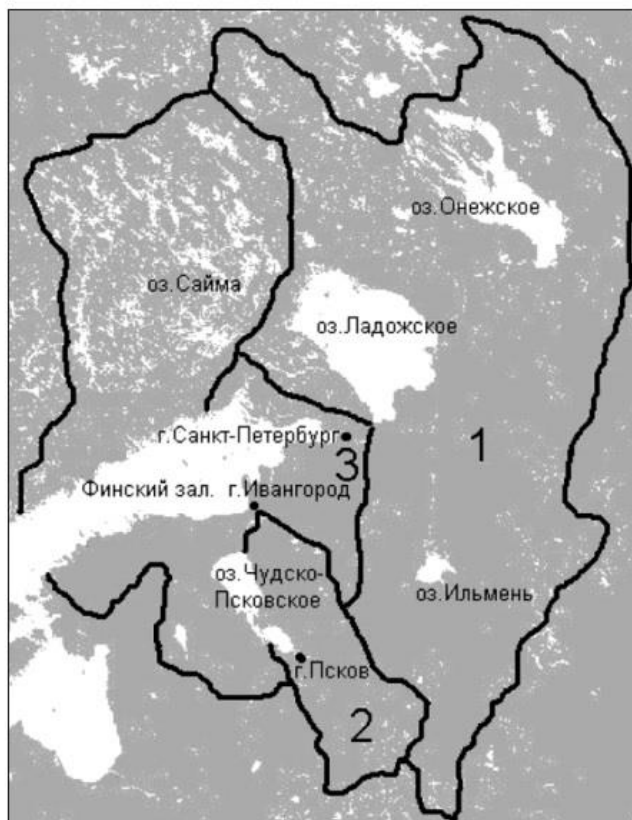


Рис. 1.5. Схема водосбора Финского залива: 1 — водосбор Ладожского озера; 2 — Чудско-Псковского озера, р. Нарва и Нарвского водохранилища; 3 — частный водосбор Финского залива [18]

В таблице 1.2 приведены данные по биогенной нагрузке на Финский залив с его водосборного бассейна по состоянию на 2008 г.:

Таблица 1.2

Биогенная нагрузка на Финский залив из различных источников по состоянию на 2008 г. [26]

Источник	Нагрузка по $N_{\text{общ}}$ , т/год	Нагрузка по $P_{\text{общ}}$ , т/год
Ладожское озеро	40100	1000
Частный водосбор	13150	2736
Санкт-Петербург	11000	1200
р. Нарва	6570	297

Существенный вклад в формирование внешней биогенной нагрузки на



восточную часть Финского залива оказывает сток реки Невы [14, 34]. Город Санкт-Петербург с более 5 миллионным населением и развитой индустрией вносит существенные изменения в состав и качество невиской воды в результате промышленных сбросов и выбросов загрязняющих веществ, поверхностных стоков, автотранспорта и пр. Именно поэтому вклад р. Невы в формирование внешней биогенной нагрузки на Невскую губу и восточную часть Финского залива может быть существенным.

По оценкам [34] в период 1970-х – начало 1980-х поступление фосфора через створ дельты р. Невы в Невскую губу составило 4000 т/год. Сбросы Санкт-Петербурга были оценены в 1600 тР/год. По результатам расчетов для 1984-1986 гг. [17] поступление общего фосфора в Невскую Губу с Невским стоком и сбросами сточных вод Санкт-Петербурга составило 4440 и 1836 т/год, соответственно. В донных грунтах накапливалось 1076 тР/год. Результаты более поздних расчетов (1990-2005 гг.) свидетельствуют о снижении вклада стока р. Невы в формирование фосфорной нагрузки на Невскую губу. Для условий 2009 г. суммарное значение нагрузки (вынос из Ладожского озера, сбросы сточных вод Санкт-Петербурга, вынос биогенных веществ с частного водосбора реки Невы) составило 2550 т фосфора в год и 54660 т азота в год [14].

При составлении баланса общего фосфора в Невской губе было установлено, что его поступление со стоком реки Невы и ее рукавов выше, чем его вынос за пределы Невской губы [39]. Так, согласно ориентировочным расчетам, за период с 1990 по 2005 гг. в Невскую губу поступило 29450 т фосфора, в то время как вынос составил 26432 т. Таким образом, в Невской губе было удержано 3018 т фосфора. Из вышеприведенных оценок также следует, что среднегодовое поступление общего фосфора в Невскую губу со стоком реки Невы и ее рукавов в период 1990-2005 гг. составляло 1840 т/год.

По оценкам [97] суммарное поступление биогенных веществ в Финский залив в 2000 году составило 120000 т азота и 6400 т фосфора.

Соединения азота и фосфора, опускающиеся в процессе седиментации на дно водоема, подвергаются различным превращениям: часть органических N и P

минерализуется, другая (продукты деструкции органического вещества) накапливается в жидкой фазе осадка; некоторая часть аммонийных и фосфат-ионов порового раствора сорбируется коллоидными частицами донных отложений; часть минеральных соединений азота и фосфора, поглощаясь бактериями, вновь превращается в органическую форму [27]. В таблице 1.3 приведены формы N и P, встречающиеся в твердой и жидкой фазе донных отложений.

Таблица 1.3

Формы азота и фосфора в донных отложениях [27]

Фаза осадка	Форма соединения	Азот	Фосфор
Твердая	Органическая	Белки, липиды, сахара	
	Минеральная	Сорбированный $\text{NH}_4^+$	Сорбированные фосфаты, фосфатные минералы
Жидкая	Органическая	Белки, пептиды, аминокислоты, амины и проч.	ДНК и ее фрагменты, сахара, фосфолипиды и проч.
	Минеральная	$\text{NH}_4^+$ , $\text{NO}_3^-$ , $\text{NO}_2^-$	$\text{H}_2\text{PO}_4^-$ , $\text{HPO}_4^{2-}$ , $\text{PO}_4^{3-}$

Потоки биогенных веществ в донные отложения из придонной воды и в обратном направлении зависят от окислительно-восстановительных условий, которые могут изменяться вследствие происходящих на дне и в донных отложениях биогеохимических процессов. Хорошо известно, что в окислительных условиях фосфаты (рис. 1.6) имеют способность адсорбироваться на поверхности оксидов/гидроксидов металлов, прежде всего железа [46, 125, 150] и таким образом переходить в захороненное состояние. То есть рост содержания железа в донных отложениях увеличивает сорбционную емкость илов по отношению к фосфат-иону; при высоком содержании органического вещества

сорбция Р снижается [27]. При смене окислительных условий на восстановительные процессы идут в обратном направлении: комплекс Fe-P разрушается, происходит выход фосфатов из донных отложений. В результате их концентрация в поровой воде возрастает. Железо, в свою очередь, посредством диффузии перемещается в окислительную зону, и цикл повторяется. Разрушение комплекса Fe-P в бескислородной среде происходит за счет присутствия в среде сероводорода, который связываясь с  $\text{Fe}^{2+}$ , выпадает в осадок и уменьшает доступность ионов железа для связывания фосфатов. Однако чем дольше комплекс Fe-P находится в захороненном состоянии, тем более устойчивым он становится и тем меньше подвержен разрушению [125].

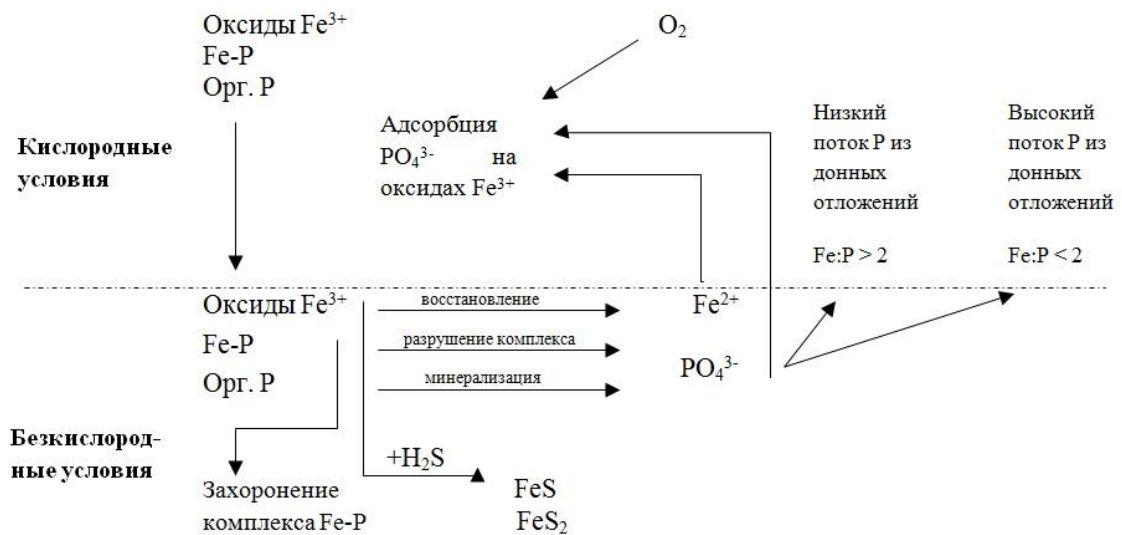


Рис. 1.6. Диагенез соединений фосфора и железа в донных отложениях в окислительных и восстановительных условиях.

Диагенез соединений азота в морской среде является более сложным: протекание химических процессов неоднозначно и зависит от многих факторов, кроме этого азот присутствует в морской среде в трех фазах и разнообразных формах (органический азот ( $\text{N}_{\text{орг}}$ ), аммоний ( $\text{NH}_4^+$ ), нитраты ( $\text{NO}_3^-$ ), нитриты ( $\text{NO}_2^-$ ), оксид азота II ( $\text{NO}$ ), оксид азота IV ( $\text{N}_2\text{O}$ ) и молекулярный азот ( $\text{N}_2$ )).

Процессы нитрификации и денитрификации являются одними из главных

компонент цикла азота в донных отложениях (рис. 1.7). Нитрификация – это бактериальный процесс окисления аммония до нитритов и нитратов. Процесс происходит в кислородных условиях, в самом верхнем слое донных отложений и лимитирован низким содержанием аммония.

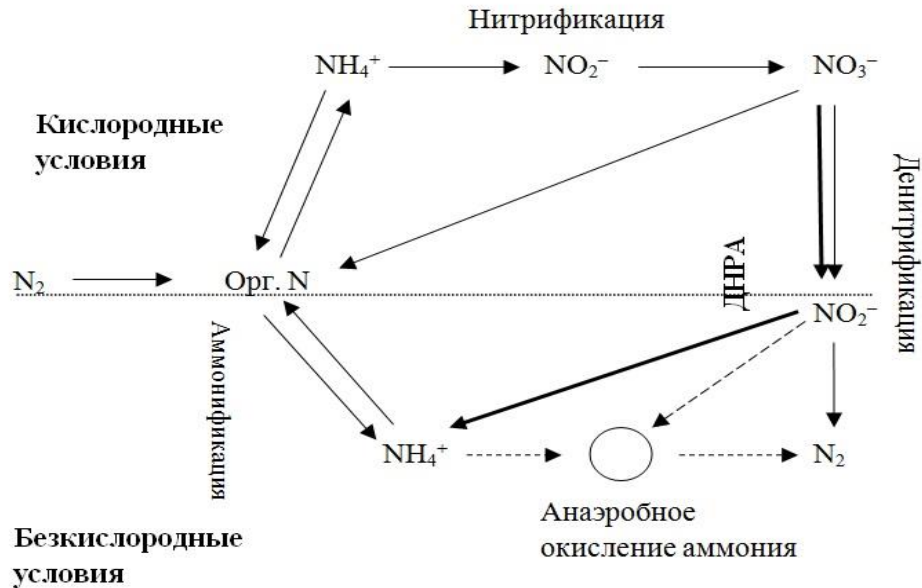


Рис. 1.7. Диагенез соединений азота донных отложений в окислительных и восстановительных условиях.

Денитрификация – это бактериальный процесс, при котором нитраты редуцируются до нитритов и далее до молекулярного азота, который покидает морскую среду. Процесс протекает по стадиям:  $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO} \rightarrow \text{N}_2\text{O} \rightarrow \text{N}_2$ . Денитрификация происходит преимущественно в бескислородной среде и приурочена к границе раздела кислородной и бескислородной сред, где денитрифицирующие бактерии получают доступ к нитратам [151], которые они используют в качестве акцептора электронов. Кислород может подавлять ферменты денитрификации, но в то же время стимулировать нитрификацию донных отложений, являющуюся источником  $\text{NO}_3^-$  [55]. Однако в аноксийных условиях среды скорость денитрификации также может снижаться вследствие ограничения доступа нитратов, а также конкурентного превосходства микроорганизмов, редуцирующих нитраты до аммония [63, 94]. Кроме кислорода

присутствие в воде аниона  $\text{HS}^-$  также ингибирует процесс денитрификации [147] и нитрификации [88].

Кроме денитрификации в аноксидных условиях протекают процессы анаэробного окисления аммония (реакция окисления аммония нитритами с образованием молекулярного азота – апаммох)



и диссимиляторной нитрат-редукция до аммония (ДНРА)



Реакция апаммох также как и денитрификация приводит к образованию газа  $\text{N}_2$ , который выделяется в атмосферу, и его содержание в морской среде снижается [79, 98, 151]. Однако вклад апаммох в общее производство  $\text{N}_2$  невелик и составляет от 10 до 15 % [80].

В результате реакции ДНРА образующийся  $\text{NH}_4^+$ , напротив, сохраняется в морской среде. ДНРА преобладает над процессом денитрификации в условиях повышенного содержания органического вещества и низкой доступности нитратов (т.е. при высоком соотношении  $\text{C}_{\text{орг}}/\text{NO}_3^-$ ) [87], интенсивной сульфат-редукции и более высоких температур. Потепление климата, заметно выраженное в последние два десятилетия в Балтийском регионе [8] в совокупности с процессом эвтрофирования способствуют преобладанию ДНРА, то есть накоплению азота в морской экосистеме.

### **1.3 Влияние изменения климата на состояние придонных вод и донных отложений Финского залива**

Проблема изменения климата в Балтийском регионе становится весьма актуальной в связи с наблюдаемыми в последние несколько десятилетий значительными изменениями климатических показателей и ростом скорости этих изменений.

Приповерхностная температура воздуха над Балтийским регионом с конца 1980-х г. до 2013 г. выросла на 2 °С, и скорость роста составила 0.07 °С/год.

Температура воздуха в восточной части Финского залива в зимний период с 1958 по 2009 гг. увеличилась на 2.8 °С, летняя – на 1.2 °С. Продолжительность покрытия льдом за этот же период уменьшилась на 15 суток [8].

Известно, что характер крупномасштабной атмосферной циркуляции над Балтийским регионом находится под влияние индекса Северо-Атлантического колебания (САК, англ. North Atlantic Oscillation – *NAO*) [145]. Индекс *NAO* представляет собой разность приземных давлений над Азорским максимумом и Исландским минимумом. При положительных значениях индекса преобладают сильные западные ветры, несущие теплый и влажный атлантический воздух на север Европейского континента. В результате зимы становятся мягче, а количество осадков увеличивается. Наоборот, в периоды отрицательных значений наблюдается похолодание и уменьшение количества осадков и повторяемости западных ветров [82-84; 35].

Изменение индекса *NAO* способствует затокам североморских вод в Балтийское море. В периоды отрицательной фазы *NAO* ветра восточных направлений сгоняют на запад поверхностные опресненные воды. Вследствие этого увеличивается придонный компенсационный приток вод в самую восточную часть Финского залива. В результате заток в Балтийское море поступают большие массы более соленой и насыщенной кислородом воды. Более холодные и тяжелые воды Северного моря продвигаются по дну, замещая обедненные кислородом воды во впадинах Балтийского моря и перемещают их далее в Финский залив, в результате чего ухудшается его экологическое состояние [12, 13, 151]. Относительно слабые восточные ветры не производят глубокого перемешивания воды, а после замерзания, которое из-за сильных морозов происходит в ранние сроки, оно совсем прекращается. Дополнительный вклад в уменьшение содержания кислорода может также играть повышение температуры глубинных вод в годы отрицательных аномалий *NAO*, способствующее более интенсивному потреблению кислорода.

При положительных индексах *NAO* наблюдаются мягкие зимы с поздним ледоставом. Дуют сильные западные ветры. При этом происходит нагон

поверхностных вод к восточной оконечности залива и, соответственно, отток придонных вод на запад. Одновременно имеет место глубокое ветровое и конвекционное перемешивание и, соответственно, аэрация и охлаждение всей водной толщи. Таким образом, изменения атмосферной циркуляции определяют фактически все гидрометеорологические процессы, способные повлиять на аэрацию глубинных вод [13].

На основе данных многолетних наблюдений о содержании кислорода в Финском заливе было показано, что гипоксические явления в восточной части Финского залива в 1990-х и 2000-х гг. обусловлены крупномасштабными изменениями атмосферных процессов в Северо-Атлантическом секторе северного полушария [13]. В частности, выявлена статистически значимая корреляционная связь между содержанием  $O_2$  в глубинных слоях воды в летний период и предшествующими зимними (декабрь-март) значениями индекса *NAO* (рис. 1.9 и 1.10). Рассчитанный коэффициент корреляции Спирмена исследуемых характеристик составил 0.86 и является значимым (уровень значимости  $\alpha=0.05$ ).

В общем виде механизм влияния индекса *NAO* на кислородные условия в Финском заливе представлен на рис. 1.11.

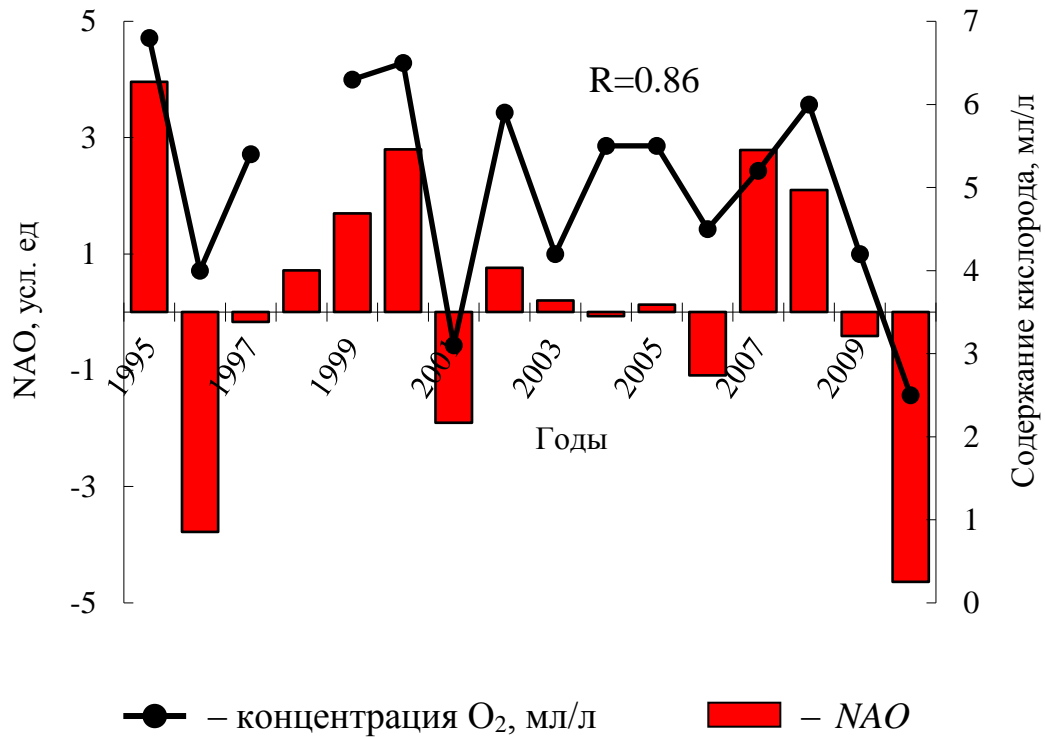
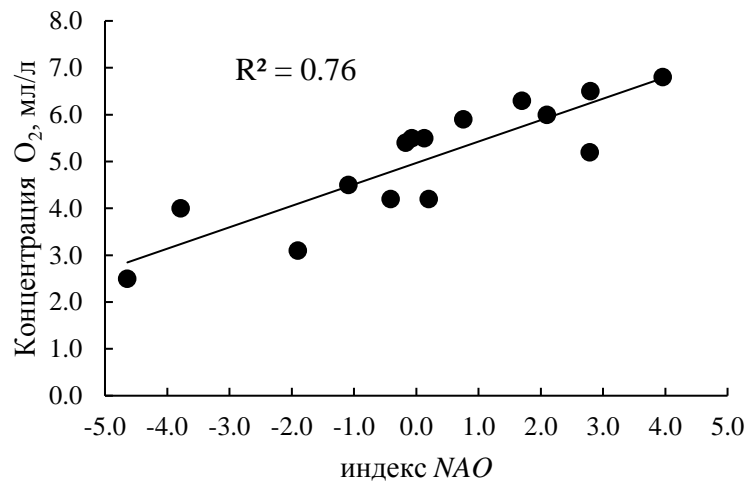


Рис. 1.9. Зимние значения индекса *NAO* (декабрь-март) и летние концентрации кислорода на глубине 40 м в восточной части Финского залива в период с 1995 по 2010 гг. [13]



— — линейный тренд

$R^2=0.76$  – величина достоверности аппроксимации тренда

Рис. 1.10. Зависимость концентрации растворенного кислорода в восточной части Финского залива на глубине 40 м от индекса *NAO* [13]



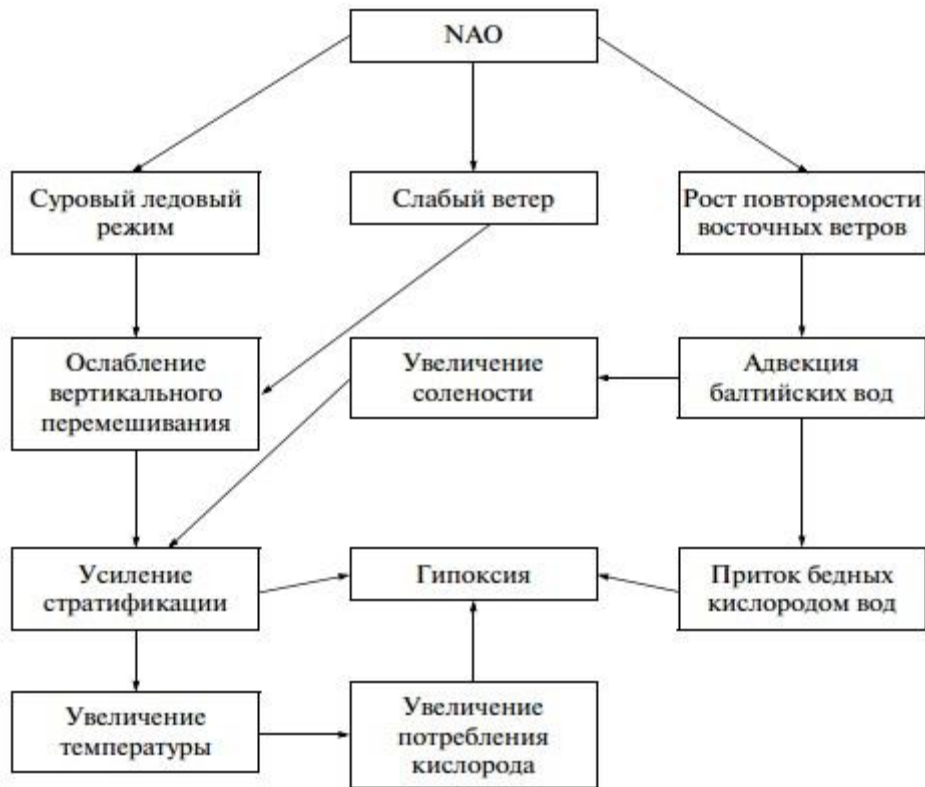


Рис. 1.11. Схема, объясняющая возникновение гипоксии в восточной части Финского залива в годы отрицательных значений индекса NAO [13]

## Выводы к главе 1

Придонные биогеохимические процессы, определяющие содержание биогенных соединений в водах Финского залива тесно связаны с кислородными условиями. Нарушение соотношения основных биогенных соединений вследствие гипоксии является фактором, способствующим развитию эвтрофирования.

Наряду с антропогенными факторами, природной группой факторов, ответственных за эвтрофирование вод акватории в последнее тридцатилетие являются климатические факторы: повышение температуры воды, смягчение ледовых условий, учащение затоков обедненных кислородом, но богатых биогенными веществами вод из западной части акватории Финского залива. Эти затоки значительно увеличивают внутреннюю биогенную нагрузку на акваторию, оказывают негативное воздействие на сообщества зообентоса, уничтожая сообщества донных животных на значительной части дна залива и приводят к образованию «мертвых» зон. Гидрометеорологические процессы, влияющие на

аэрацию глубинных вод залива (адвекция обедненных кислородом соленых вод из Балтийского моря, интенсивность осенне-зимнего перемешивания), коррелируют с индексом Северо-Атлантического колебания, что определило тесную положительную ( $r = +0.86$ ) связь между этим индексом и содержанием кислорода. Гипоксические явления в заливе наблюдаются в годы отрицательных аномалий Северо-Атлантического колебания. Ухудшение кислородного режима вершины Финского залива в конце XX – начале XXI столетия, главным образом, вызвано крупномасштабными изменениями атмосферных процессов.

## 2 Крупномасштабное вселение полихет *Marenzelleria* spp. в Балтийское море

Полихеты рода *Marenzelleria* spp. впервые были обнаружены в Балтийском море в 1985 г. [54]. Вселение полихет произошло предположительно с балластными водами судов. Дальнейшее распространение по морю, очевидно, происходило преимущественно естественным путем на стадии личинки. В первой половине 1990-х *Marenzelleria* spp. проникла в эстонские и финские воды Финского залива [99, 124, 149]. В 1996 году несколько экземпляров полихет были встречены в Лужско-Копорском районе. В 2008 г. эти полихеты массово заселили участки дна в восточной части Финского залива. Представители данного рода устойчивы к гипоксическим явлениям. Кроме этого, успешному расселению полихет способствовали их быстрая скорость роста, высокая репродуктивная способность, а также широкая кормовая база [161]. К 2009 г. *Marenzelleria* spp. оккупировали большую часть акватории Финского залива, и стали ведущим, а местами практически единственным, представителем макрозообентоса [22].

### 2.1 Виды-вселенцы в Финском заливе

Известно, что в экосистемах солоноватых вод наблюдается наименьшее биоразнообразие, и такие системы являются наиболее уязвимы к инвазиям [23, 148]. Балтийское море занимает одно из первых мест в мире по объему вод критической солености и населено очень бедной фауной, сильно пострадавшей от инвазий [108, 109].

Вселение чужеродных видов животных, растений и микроорганизмов в природные сообщества в результате деятельности человека представляет собой «биологическое загрязнение» [31]. Инвазионные виды, или, виды-вселенцы, принято рассматривать как угрозу вследствие их отрицательного влияния на биоразнообразие и функционирование экосистемы, а также конкуренции с коренными видами. Тем не менее, существуют примеры положительного влияния вселенцев, когда инвазионные виды становятся пищевым ресурсом для редких

или уязвимых коренных видов или их функциональными заместителями [16, 144]. Искоренение видов-вселенцев после их интродукции и заселения практически невозможно.

Естественный процесс освоения видами новых мест обитания в современных условиях ускоряется в связи с человеческой деятельностью, а сами экосистемы под действием антропогенного фактора нарушаются. Скорость биологических инвазий в XXI веке возрастает в разы, не исключением становится и Финский залив, в котором осуществляется активная судоходная деятельность, строятся новые порты, в прошлых столетиях были построены каналы, соединяющие бассейны рек Понто-Каспийского (Черное, Азовское и Каспийское море) и Балтийского регионов. Проведение дноуглубительных работ в Финском заливе негативно сказывается на биоразнообразии коренных видов животных [15, 37].

В течение двух предшествующих столетий в Балтийском море было найдено приблизительно 120 чужеродных видов (рис. 2.1), 77 из них прижились, 18 – не прижились, статус еще 24 видов в данный момент не известен [76].

Вселение большинства из этих видов произошло непреднамеренно с балластными водами, вследствие обрастания судов или расселения из места первоначальной интродукции. Однако, достаточно низкая соленость (в среднем 7 ‰), а в некоторых случаях и более низкая температура, вод в Балтийском море является сдерживающим фактором для успешной интродукции видов. Поэтому в случаях биологических инвазий эвригалитные виды (могут существовать в водах с изменчивой соленостью) получают преимущество.

Согласно базе данных инвазионных видов [48] с начала XX века в Финском заливе было обнаружено 15 видов-вселенцев ракообразных, 1 насекомое, 3 моллюска, 4 олигохеты, 9 видов рыб и 1 вид полихет. Расселение видов происходило из самых разных регионов, в основном из Северной Америки, Понто-Каспийского региона, Южно-Китайского моря, Сибири и Атлантики.

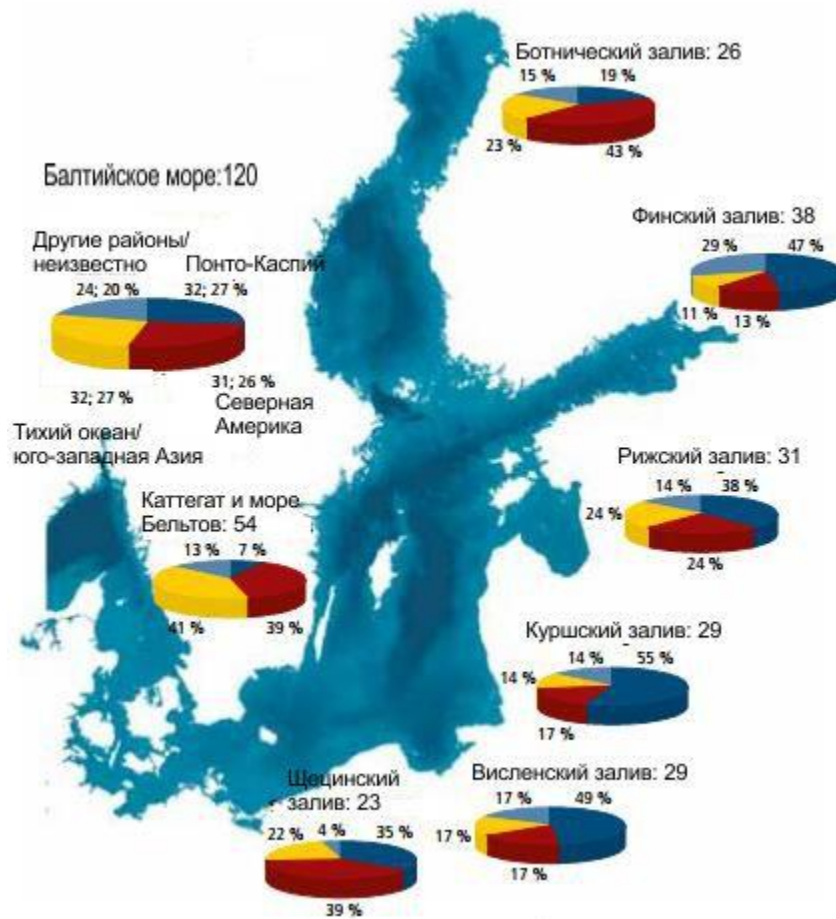


Рис. 2.1. Общее количество видов-вселенцев в бассейнах Балтийского моря (включая неприжившиеся виды), а также районы их первоначального обитания [76].

Среди видов-вселенцев в Финском заливе можно выделить бычок-кругляк *Neogobius melanostomus*, впервые обнаруженный в 1990 г. Данный вид мелкой рыбы семейства бычковых конкурировал с важным промысловым видом камбалы. Отрицательная корреляция также была выявлена между численностями бычка-кругляка и лучеперой рыбы из отряда колюшкообразных *Gasterosteus aculeatus* в Гданьском заливе.

Другой пример, рачок *Gammarus tigrinus*, впервые был обнаружен в Балтийском море в 1975 году. В 1990-х он расселился в водах южной и восточной Балтики. В эстуарий р. Невы рачок впервые был встречен в 2005 г., завезен, скорее всего, с балластными водами судов [49]. По-видимому, *Gammarus tigrinus* легко и быстро адаптируется к условиям новых мест и быстро осваивает новые

территории. Примерная скорость расселения рачка вдоль побережья составила около 100 км/год [49]. В настоящий момент данный вид обитает в Куршском, Рижском, Финском и Висленском заливах, Каттегате, море Бельтов и пр. Ракообразные *Gammarus tigrinus* обладают большим потенциалом для изменения структуры бентосных сообществ и их функционирования во всей прибрежной зоне северной части Балтийского моря, поскольку в конкурентном отношении превосходят коренных видов амфипод кроме рачков *Gammarus duebeni* [108]. Представляется маловероятным, что в Финском заливе *Gammarus tigrinus* смогут вытеснить *Gammarus oceanicus*, которые превосходят их по размерам в 3-5 раз [126]. *Gammarus tigrinus* являются хищниками и кормятся молодыми и взрослыми особями креветок *Mysis relicta*, другими видами *Gammarus* [112], а также могут поедать амфипод крупнее собственного размера в период линьки, когда панцирь становится более мягким [65, 66].

Как и многие другие виды-вселенцы *Gammarus tigrinus* обладают качествами успешного вселенца: являются хищниками, характеризуются высокой плодовитостью, эвригалинны и толерантны к неблагоприятным условиям среды (наличию химических загрязняющих веществ, патогенов, эвтрофикации) [75, 126, 158].

В 90-х годах в Балтийском море вселились Понто-Каспийские *Cercopagis pengoi* и Понто-Арало-Каспийские *Evadne anonyx*. Оба вида являются хищными ветвистоусыми ракообразными, пришедшими из одного региона – Евразии. Виды эвригалинны и хорошо приживаются в водах с низкой соленостью.

Для моллюска-обрастателя *Dreissena polymorpha* лимитирующим фактором расселения является кислородный режим, а также наличие планктонной личинки. *Dreissena*, обладая планктонными личинками, долгое время не могла распространиться за пределы естественного ареала – устьевых областей отдельных рек Понто-Каспийского бассейна. По прорытым межбассейновым каналам она начала расселяться в новые речные бассейны, а при помощи речного флота попала в водохранилища и затем далеко за пределы своего естественного местообитания. Течение, которое ранее являлось для дрейсены зоогеогра-

фическим барьером, стало фактором, ускоряющим расселение. Из Черного моря через Днепр, Огинский канал моллюск двинулся в реку Неман, а затем в Куршский залив [7].

Амфипода *Chelicorophium curvispinum* еще одни успешные вселенцы в Финском заливе. Высокая плодовитость, быстрый рост и устойчивость к загрязнителям позволили этим организмам быстро адаптироваться в новых условиях [64]. *Chelicorophium curvispinum* играют важную роль в трофической сети как фильтратор-седиментатор, но способен также потреблять детрит и обрастания [25]. Амфипода является одним из видов автохтонной фауны Каспийского моря и водоемов Азово-черноморского бассейна [3], встречается в пресных и олигогалинных водах при солености не выше 5 ‰ [30, 33]. Интродукция вида произошла, вероятно, с судами из южных частей Балтийского моря. Однако расселение могло произойти и самостоятельно из эстонской части Финского залива (район г. Силламяэ). Другим источником появления вида в восточной части Финского залива могли стать популярные в СССР намеренные интродукции ракообразных с целью повышения рыбопродуктивности озер и водохранилищ [25].

## 2.2 Эколого-фаунистические характеристики полихет *Marenzelleria* spp.

Многощетинковые черви рода *Marenzelleria* включают 6 видов, 3 из которых *viridis*, *neglecta* и *arctia* встречаются в Балтийском море. Виды *viridis* и *neglecta* вселились из морей Северной Америки, а вид *arctia* первоначально обитал в морях европейской части Арктики.

3 данных вида полихет трудноразличимы, их идентификация основана на выявлении молекулярно-генетических и биохимических факторов. Тем не менее, изучены различия в размерах особей, форме их нор и глубине зарывания в донных отложениях [133]. Виды *viridis* и *neglecta* образует неразветвленные тупиковые норы L-, J- и I-формы диаметром около 2 мм, достигающие глубины 25-35 см. Вид *arctia*, напротив, создает узкие (0.5 мм) сквозные норы J-, Y- U-формы,

глубиной 6-8 см.

В развитии полихет выделяют 4 стадии, схематично представленные на рис. 2.2.

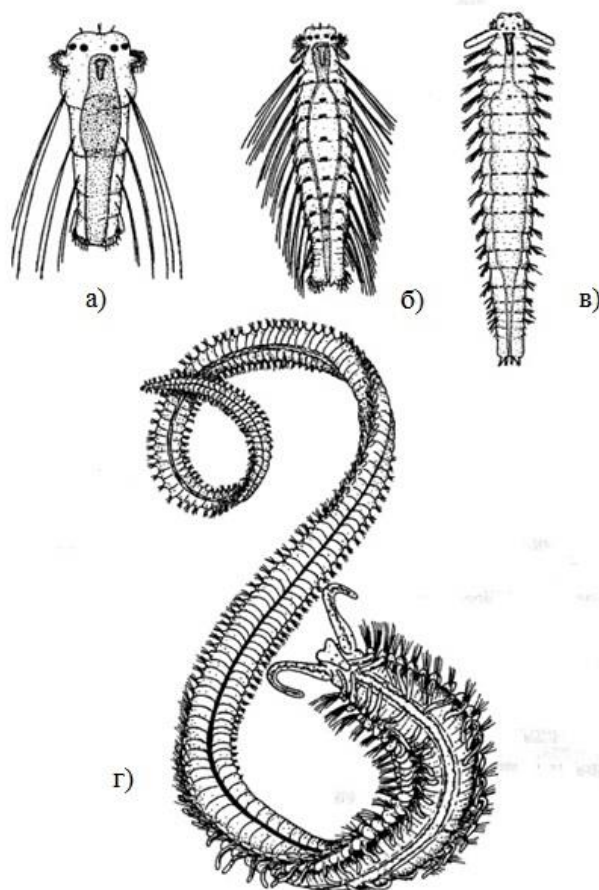


Рис. 2.2. Стадии развития *Marenzelleria* cf. *viridis*: а) 4-х щетинковая личинка; б) 15-ти щетинковая личинка; в) молодая особь; г) телосложение взрослой особи [161]

Полихеты *Marenzelleria* spp. имеют важные преимущества: во-первых, они могут обитать в водах широкого диапазона солености, и низкая соленость вод Балтийского моря не явилась сдерживающим фактором для их интродукции. Так, нижняя граница значений солености для существования взрослых особей составляет всего 0.03 ‰, однако развитие личинки может происходить при солености вод не ниже 5 ‰ [56, 71]. Во-вторых, данные полихеты могут выдерживать кратковременные гипоксические условия [103, 142], а также обладают механизмом детоксификации и выдерживают длительное присутствие в воде



сероводорода [57, 143]. Данные физиологические особенности полихет также способствовали успешному их вселению.

Открытым остается вопрос относительно взаимодействия *Marenzelleria* spp. с коренными видами бентосных организмов, особенно в аспекте конкуренции за пищу и место обитания. Так, например, в экспериментальных исследованиях [123] было показано, что коренные виды Балтийского моря амфиподы *Monoporeia affinis* как более «мобильные» организмы, избегают участков донных отложений с высокими численностями *Marenzelleria* spp. и в случае возможности выбора предпочитают зарываться на участках с более низкой численностью полихет. Котта [100] отмечает, что конкурентный тип взаимоотношений между *Marenzelleria neglecta* и коренными видами Балтийского моря объясняет низкую численность полихет в условиях высокой численности *Macoma balthica*, а также отсутствие *Monoporeia affinis* в районах высокой численности *Marenzelleria*. Конкурентное превосходство *Macoma balthica* над *Marenzelleria neglecta* связано, по всей видимости, с различием в режимах питания и лучшей переносимости нехватки пищи.

В экспериментах [152] с пробами из Висленского залива было выявлено, что биотурбационная деятельность полихет создает благоприятные условия для жизни других организмов и способствует более глубокому проникновению видов в донных отложениях. Так, например, численность мезобентосных организмов, обитающих в более глубоких слоях грунтов (5-10 см) возросла в присутствии полихет *Marenzelleria* spp. высокой (2000 экз./м<sup>2</sup>) и низкой (300 экз./м<sup>2</sup>) численности в среднем на 6 и 11%, соответственно, по сравнению с контрольной камерой. В свою очередь, более глубокое зарывание мезобентосных организмов способствует дальнейшему улучшению кислородных условий и изменению биогеохимических процессов в бентосном слое. В том же эксперименте было показано, что ни физическое присутствие полихет *Marenzelleria* spp., ни их биологическая активность не повлияли на сообщество обитающих там нематод. Возможной причиной ограниченного влияния полихет может быть формирование ими достаточно узких, неразветвленных нор или слабый отклик сообщества

нематод вследствие их низкой численности и биоразнообразия; кроме этого неблагоприятная экологическая обстановка в Висленском заливе может снижать эффект биотурбации [152].

Результаты натурных исследований неоднозначны. Было выявлено, что в условиях низкого биоразнообразия межвидовая конкуренция бентосных организмов слабая или отсутствует. Кроме этого, биотурбационная и ирригационная деятельность полихет способствуют улучшению кислородных условий и «привлекательности» субстрата для других видов. Этим, по всей видимости, объясняется положительная корреляционная связь между видом-вселенцем *Marenzelleria viridis* и некоторыми коренными видами Балтийского моря [160, 161].

В восточной части Финского залива в 1997-2004 гг. полихеты *Marenzelleria* spp. были наиболее обильны на тех же станциях, где и коренные представители бентоса, что отражалось в положительной корреляции между биомассами основных компонентов бентоса. При этом самый высокий коэффициент корреляции (+0.8) был отмечен между *Marenzelleria neglecta* и *Macoma balthica* [21].

Тем не менее, ряд авторов отмечают отрицательные последствия интродукции *Marenzelleria* [162]. Значительные изменения в составе макрозообентоса произошли в Висленском заливе в конце 1980-х, когда полихеты *Marenzelleria* вытеснили доминировавших до этого личинок хирономид (*Chironomidae*) и олигохет [162]. Учитывая особую значимость личинок хирономид в экосистеме залива (являются кормом для ценных видов рыб и участвуют в процессах биологического самоочищения), очевидно, что значительное снижение их численности существенно повлияло на состояние экосистемы залива.

Физиологической особенностью полихет *Marenzelleria* spp. в донных отложениях является биотурбационная и биоирригационная активность. Процесс биотурбации представляет собой совокупность нарушений в донных отложениях, вызванных деятельностью живых организмов [59]. Эти процессы включают в себя

выкапывание нор и туннелей, которые затем разрушаются или засыпаются, поглощение и экскрецию отложений, вспахивание поверхностных отложений, строительство насыпей и рытье воронок. В процессе биотурбации происходит перемешивание как твердой, так и жидкой фазы донных отложений.

Средняя глубина обитания трех типичных видов бентосных организмов Финского залива представлена на рис. 2.3.

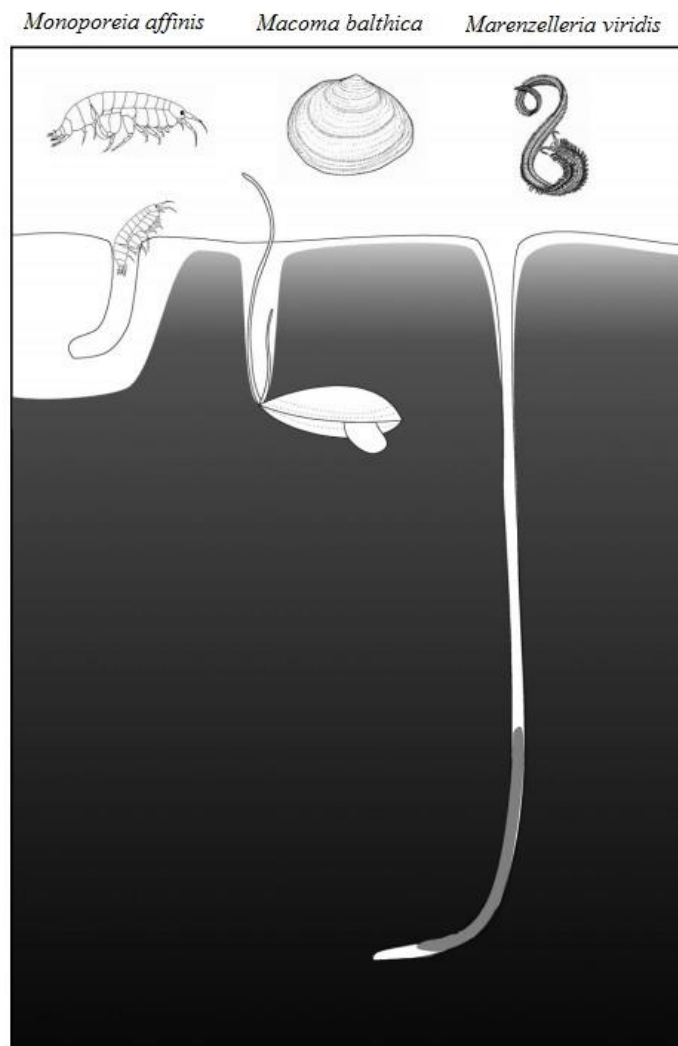


Рис. 2.3. Средняя глубина обитания трех видов бентосных организмов Финского залива *Monoporeia affinis*, *Macoma balthica* и *Marenzelleria viridis*. Окисленная зона, расположенная непосредственно вблизи нор организмов, выделена серым цветом [94]

Биоирригация – это процесс, ускоряющий обмен поровой воды с вышележащими водами в результате деятельности живых организмов [118]. Разделение двух данных процессов в некоторой степени условно, в широком смысле биотурбация донных отложений включает все процессы переноса, совершаемые бентосными организмами [102]; следуя данному определению, ирригацию можно рассматривать как вид биотурбации, который связан с обменом жидкой фракции донных отложений с вышележащими морскими водами.

В процессе биотурбации и биоирригации увеличивается пористость донных отложений, площадь окисленного слоя и глубина проникновения кислорода (рис. 2.4 и 2.5).

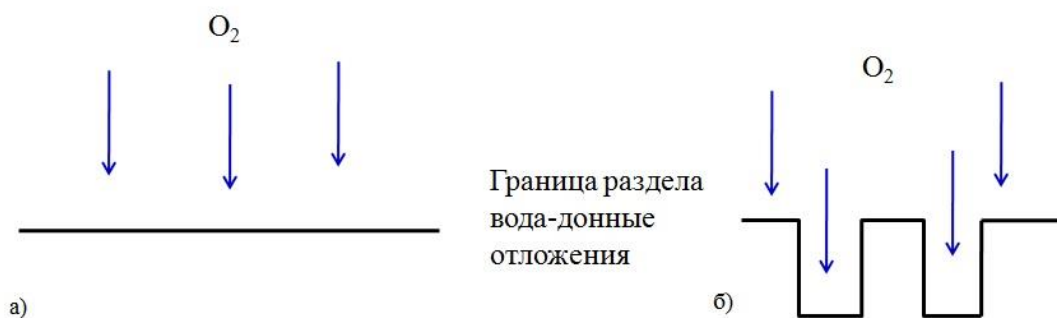


Рис. 2.4. Площадь окисленного слоя донных отложений при отсутствии (а) и наличии (б) зарывающихся организмов

Вентиляция нор в процессе биоирригации происходит достаточно медленно и состоит из 2 противоположно направленных процессов: 1) биение щетинок перекачивает содержащую кислород воду в нору; 2) мускульные сокращения тела выкачивают бескислородную воду из норы [130]. В экспериментах [88] было выявлено, что бóльшую часть времени полихет занимает биение щетинок по сравнению с мускульным сокращением тела (77 % против 23 %), в результате чего устанавливается медленное движение воды в нору.

Биотурбация донных отложений организмами в долгосрочной перспективе стимулирует процесс захоронения фосфора. Временное повышение выхода фосфора из донных отложений в начальный период действия биотурбации может происходить за счет более активной микробной деятельности и минерализации

органического вещества на глубине. Однако, если придонные воды содержат достаточное количество кислорода, фосфор обратно захоранивается [80, 125].



Рис. 2.5. Изменение цвета донных отложений в норах, прорытых *Marenzelleria* по окончании эксперимента [152]

Кроме этого, биотурбация донных отложений создает границу соприкосновения кислородной и бескислородной сред, влияет на нитрификацию и денитрификацию за счет процессов дыхания и экскреции макрофауны, стимулирования микробных сообществ, а также за счет интенсификации транспортного переноса через вырытую нору и вентиляции [73, 107, 137]. Стимулирование нитрификации в результате деятельности бентосных организмов происходит за счет улучшения кислородных условий в донных отложениях, а денитрификации – в результате поступления  $\text{NO}_3^-$  из вышележащих вод. Степень воздействия бентосных организмов на потоки соединений азота зависит от видового состава и, следовательно, от его физиологических особенностей; кроме этого важной характеристикой является численность популяции. Биотурбационная деятельность двустворчатых моллюсков преимущественно стимулирует протекание связанной

нитрификации/денитрификации, в то время как активность многощетинковых червей оказывает наибольшее влияние на денитрификацию [95].

### **2.3 Тенденции изменения численности и закономерности распределения полихет *Marenzelleria* spp. в различных частях Балтийского моря, в том числе в Финском заливе**

Тенденции в изменении численности полихет *Marenzelleria* в период вселения и после него типичны для инвазионных видов: непосредственно во время вселения численность невысокая, в течение нескольких последующих лет наблюдается ее экспоненциальный рост, и затем численность падает и стабилизируется на некотором уровне.

Рассмотрим некоторые особенности распространения полихет в различных районах Балтийского моря.

*Немецкое побережье (цепочка лагун Дарсс-Цингст).* В южной части Балтийского моря (цепочка лагун Дарсс-Цингст) представители рода *Marenzelleria* spp. впервые были обнаружены в 1985 году. Мониторинговые исследования 1991-1994 гг. показали продолжающееся распространение этого вида и выявили его влияние на коренные виды зообентоса. Самые высокие значения численности и биомассы полихет (30000 инд./м<sup>2</sup> и 400 г сыр. веса/м<sup>2</sup>) были зафиксированы во внутренней части эстуария, где соленость вод составляла в среднем 3-5 PSU [159].

*Немецкая часть Арконского бассейна.* В 1985 г. в Щецинском заливе впервые были обнаружены полихеты *Marenzelleria viridis*, численность их была около 1000 инд./м<sup>2</sup> [104]. Почти 10 лет спустя в 1993/1994 гг. средние плотности полихет достигали 1000-5000 инд./м<sup>2</sup> (максимум 28000-39000 инд./м<sup>2</sup>). В оффшорной и глубоководной частях численность *Marenzelleria* падала до 100-300 инд./м<sup>2</sup> и менее. Позднее, в 1990-х плотность популяции установилась на уровне 3000 инд./м<sup>2</sup> во внешних районах, в то время как в менее соленых внутренних районах она составляла несколько сотен инд./м<sup>2</sup> [161].

*Польское побережье (Поморская бухта, Гданьский залив).* По данным 1996-2002 гг. средняя численность полихет *Marenzelleria* в Поморской бухте составила 857 инд./м<sup>2</sup>, в Гданьском заливе – 388 инд./м<sup>2</sup> и в открытой части прибрежной зоны 147 инд./м<sup>2</sup>. Отмечена также высокая частота обнаружения полихет на исследуемых станциях Польского побережья – более 70 %. Наиболее высокие значения плотности популяции и биомассы полихет были обнаружены в устье реки Свины (более 3000 инд./м<sup>2</sup>, 90 г/м<sup>2</sup>) и реки Вислы (более 1500 инд./м<sup>2</sup>, 169 г/м<sup>2</sup>). Полихеты *Marenzelleria* были обнаружены как на мелководных (глубина от 4 м), так и на глубоководных станциях с песчаным дном (до 45 м) и илистым (глубины до 76 м). Тем не менее, полихеты были также обнаружены на станциях с глубинами от 60 до 75 м, где наблюдались неблагоприятные кислородные условия [156].

*Калининградский (Висленский) залив.* Впервые полихеты *Marenzelleria* были обнаружены вне лагуны, вблизи входа в море в 1988-1991 гг., численность составляла около 100 инд./м<sup>2</sup> и биомасса 0.08 г/м<sup>2</sup>. В 1992-1994 гг. наблюдался экспоненциальный рост численности до 5000-7000 инд./м<sup>2</sup> [162]. В 1997-2004 гг. *M. neglecta* заселили всю лагуну, средняя численность колебалась от 1100 до 3000 инд./м<sup>2</sup>, частота обнаружения составляла 97 % , а доля биомассы полихет в общей биомассе зообентоса колебалась от 5 до 75 % [69].

*Рижский залив.* Полихеты *Marenzelleria neglecta* впервые были обнаружены в Рижском заливе в 1988 году [105]. Полихеты быстро распространились на большей части залива. В мелководных частях Рижского залива *Marenzelleria neglecta* предпочитает обитать на песчаных и гравийных субстратах, в более глубоких районах ее расселение ограничено илистыми отложениями. Вид *Marenzelleria neglecta* является доминирующим лишь в самой глубокой части Рижского залива, в мелководной части его доля в общей численности полихет мала. По данным [99] в период 1991-1997 гг. численность взрослых особей *Marenzelleria neglecta* колебалась от 1 до 1000 экз./м<sup>2</sup> (биомасса от 0.005 до 0.05 г сух. веса/м<sup>2</sup>) в эстонских водах Рижского залива и области Väinämeri. В

Пярнуском заливе биомасса взрослых особей составляла 0.01-0.1 г сух. веса/м<sup>2</sup>, а численность личинок от 1000 до 4000 экз./м<sup>2</sup> в период 1996-2004 гг.

*Ботнический залив и Архипелаговое море.* В Ботническом море полихеты впервые были обнаружены в 1992 г., а к 1993 г. их численность достигла 60 инд./м<sup>2</sup>. [149]. В 2006 г. численность *Marenzelleria* spp. возросла до 2500 инд./м<sup>2</sup>. В 2000 г. полихеты *Marenzelleria* spp. входили в пятерку самых многочисленных представителей зообентоса в Аландском море [128].

*Финский залив.* Численность *Marenzelleria* spp. в западной части Финского залива (в районе г. Ханко, Финляндия) была низкой (11 экз./м<sup>2</sup>) после первого обнаружения в 1990 г., но в 1993 г. возросла до 1000 экз./м<sup>2</sup> [149]. В районе Хельсинки полихеты были обнаружены в 1991 г. (возможно 1990 г.) и численность в 1993 г. достигала 333 экз./м<sup>2</sup>. В районе Ловийса (100 км восточнее Хельсинки) в том же 1993 г. плотность *Marenzelleria* spp. составляла 300 экз./м<sup>2</sup> [149]. В восточной части Финского залива на 13 ежегодно исследуемых РГГМУ станциях численность полихет в 2009-2015 гг. колебалась от 2065 экз./м<sup>2</sup> (2014 г.) до 9637 экз./м<sup>2</sup> (2011 г.), а биомасса от 10.34 г/м<sup>2</sup> в год вселения (2009 г.) до 41-46 г/м<sup>2</sup> в 2011-2012 гг.

Изменение численности и биомассы полихет *Marenzelleria* spp. на станциях восточной части Финского залива по данным экспедиционных исследований Российского государственного гидрометеорологического университета в сентябре 2013 г. и июле-августе 2015 г. представлено на рисунках 2.6 и 2.7.

Количественный анализ многолетней изменчивости численности полихет *Marenzelleria* spp. в восточной части Финского залива выполнен в работе [114]. Здесь отметим, что более высокие численности полихет наблюдаются в самой восточной части исследуемой акватории, что связано с более поздним проникновением *Marenzelleria* spp. в вершину залива. Тем не менее, высокая биомасса полихет наблюдалась и в западной, и в центральной части, где преобладали более крупные возрастные особи.



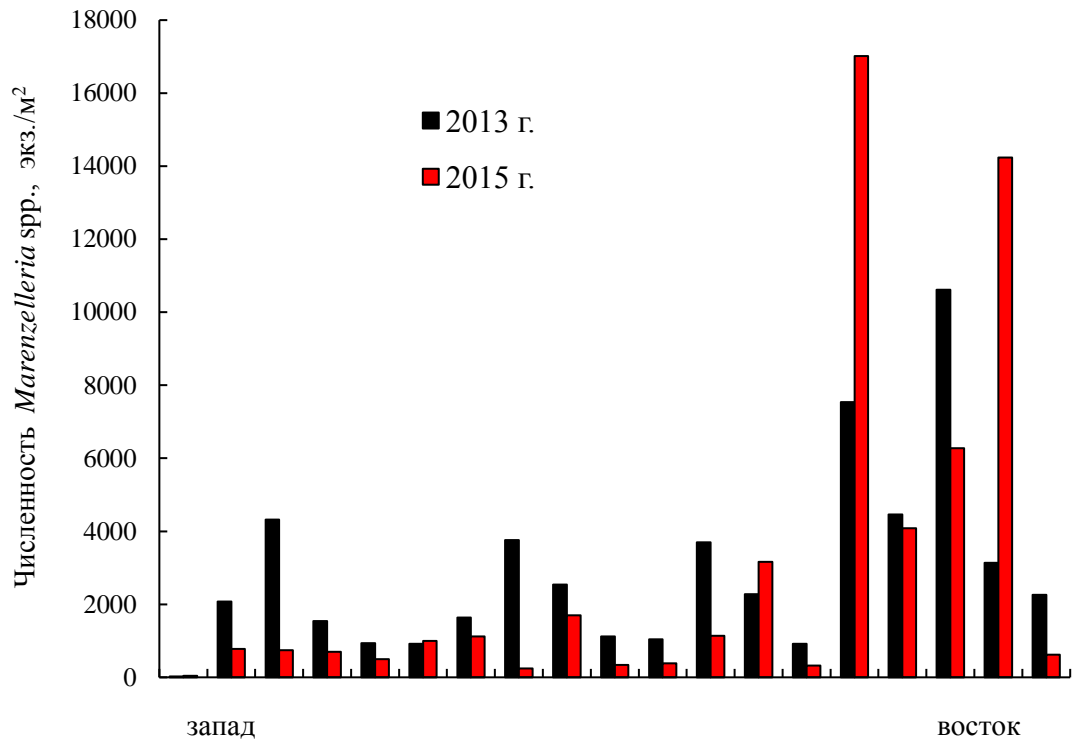


Рис. 2.6. Численность полихет *Marenzelleria* spp. на станциях восточной части Финского залива в 2013 и 2015 гг.

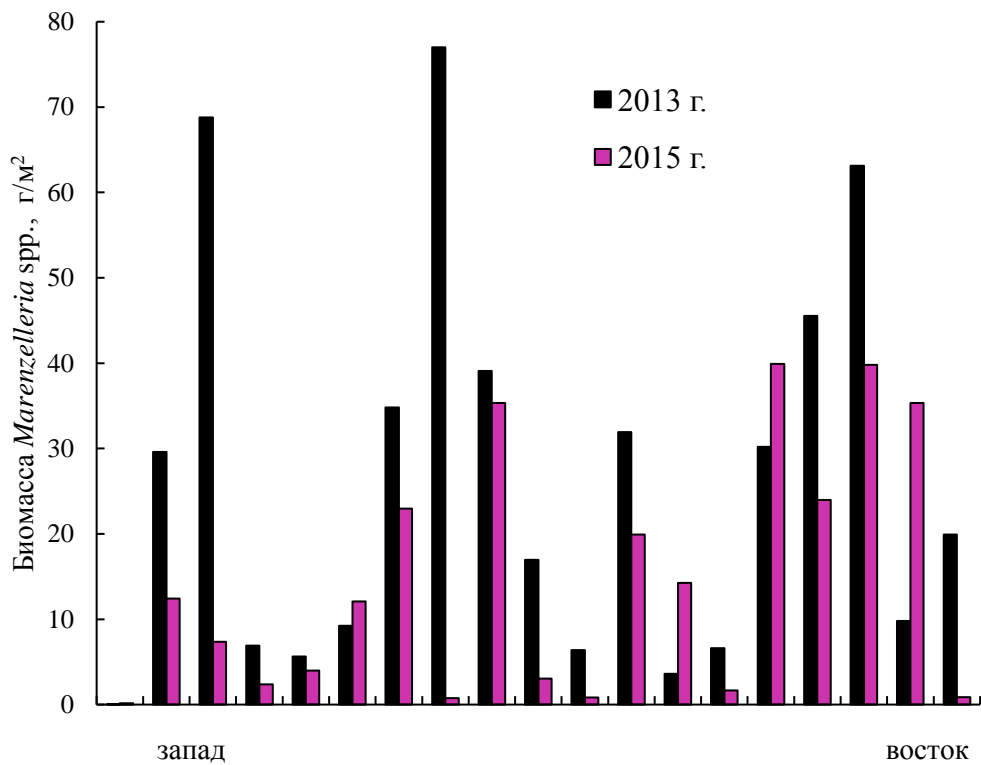


Рис. 2.7. Биомасса полихет *Marenzelleria* spp. на станциях восточной части Финского залива в 2013 и 2015 гг.

Не менее важной представляется задача выявления характеристик среды – абиотических факторов, оказывающих влияние на распределение инвазионного вида.

Для исследования распределения полихет в зависимости от различных физико-химических условий в восточной части Финского залива используется модель дерева регрессии (см., например, [96]). В модели происходит оптимальное разделение зависимой переменной (в нашем случае численности полихет) на классы на основе иерархии предикторов (температуры, солености вод, содержания кислорода, показателя рН и глубины залива). Помимо вышеперечисленных, экологическими факторами, определяющими характер пространственного размещения донных организмов, могут выступать гранулометрический состав грунта и концентрация органического вещества в донных отложениях [1]. Выборка наблюдений за 2013 и 2015 гг. незначительна и составляет  $N=27$ . Рассчитанное дерево регрессии представлено на рис. 2.8.

На основе модели было установлено, что глубина залива играет наиболее важную роль в распределении численности полихет. Так, максимальная численность *Marenzelleria* spp. (более 3000 инд./м<sup>2</sup>) встречается на мелководье (глубины до 30 м) (рис. 2.9) в водах с невысокой соленостью (от 3 до 6 ‰), средней температурой 8.6 °С и средним показателем рН, равным 7.3.

Низкие численности полихет (менее 1000 инд./м<sup>2</sup>), как правило, приурочены к более глубоководным западным частям залива; вода в этих областях более соленая (4-7.5 ‰) и холодная (в среднем 5.7 °С), а показатель рН выше и составляет в среднем 7.4.

Достаточно сложно оценить влияние кислородных условий на распределение червей: содержание O<sub>2</sub> в придонном слое в исследуемый период не опускалось ниже 2.3 мл/л, за исключением станции 20F, на которой концентрация кислорода опустилась до 1.16 мл/л, а численность полихет снизилась до 240 экз./м<sup>2</sup>. Тем не менее, как отмечалось выше, полихеты *Marenzelleria* spp. могут «выдерживать» условия гипоксии.

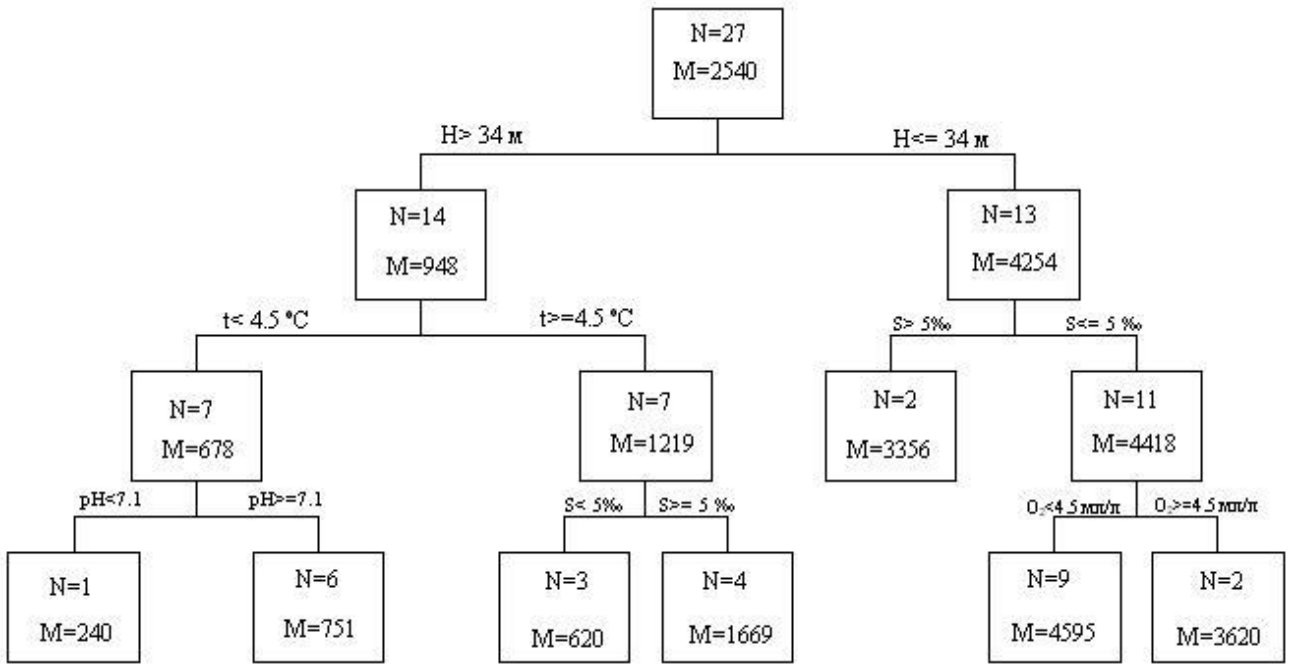


Рис. 2.8. Модель дерева регрессии, показывающая взаимосвязь численности полихет *Marenzelleria* spp. и физико-химических характеристик придонных вод восточной части Финского залива по данным 2013 и 2015 гг. N – количество наблюдений, M – среднее значение численности полихет, экз/м<sup>2</sup>, H – глубина, t и S – температура и соленость воды в придонном слое

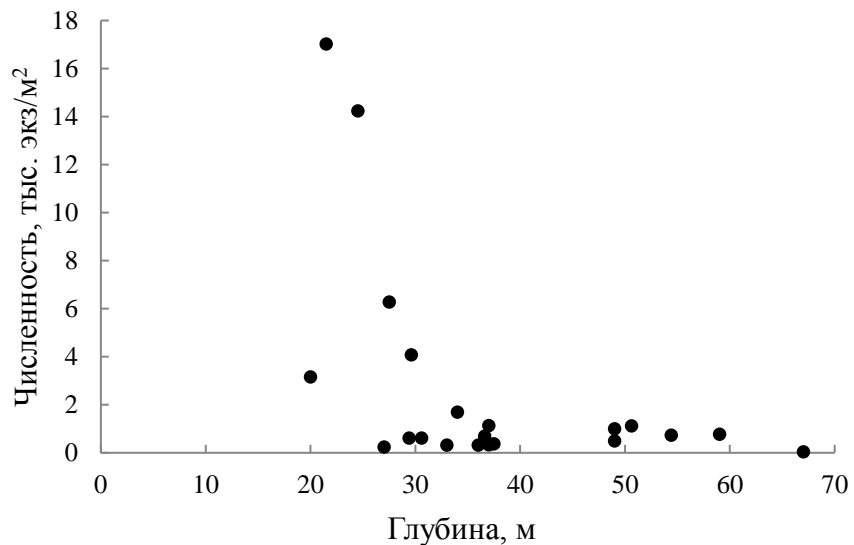


Рис. 2.9. Изменение численности полихет *Marenzelleria* spp. в зависимости от глубины в Финском заливе в 2015 г.

Отметим, что исследования были проведены для небольшой выборки, расширение базы натуральных наблюдений позволит более детально изучить закономерности распределения вида-вселенца.

## **Выводы к главе 2**

Полихеты рода *Marenzelleria* spp. – вид-вселенец, с 2009 г. массово заселивший большие площади дна Финского залива. На основе данных наблюдений в Финском заливе установлено, что средняя численность полихет в 2009-2015 гг. была достаточно высокой и колебалась от 2065 экз./м<sup>2</sup> (2014 г.) до 9637 экз./м<sup>2</sup> (2011 г.), а биомасса от 10.34 г/м<sup>2</sup> в год вселения (2009 г.) до 41-46 г/м<sup>2</sup> в 2011-2012 гг.

Полихеты *Marenzelleria* spp. зарываются в донные отложения глубже, чем коренные виды Финского залива. В результате биотурбации и биоирригации донных отложений полихетами увеличивается глубина проникновения кислорода в грунты и площадь окисленного слоя.

Для анализа условий распространения полихет *Marenzelleria* spp. в зависимости от физико-химических условий в Финском заливе применена регрессионная модель. В результате установлено, что высокая численность *Marenzelleria* spp. (более 3000 инд./м<sup>2</sup>) наблюдается в мелководной части залива (глубины до 34 м) с невысокой соленостью вод от 3 до 6 ‰, средней температурой 8.6 °С и средним показателем рН равным 7.3.

### 3 Оценка влияния *Marenzelleria* spp. на геохимические изменения в донных отложениях по данным натурных наблюдений и результатам моделирования

#### 3.1 Пространственно-временная изменчивость физико-химических характеристик придонных вод и донных отложений Финского залива по данным натурных наблюдений

Для оценки биогеохимических изменений в придонных водах и донных отложениях Финского под воздействием вида-вселенца *Marenzelleria* spp. были проведены морские научно-исследовательские экспедиции на парусно-моторном катамаране «Centaurus II» в сентябре 2013 г. и июле-августе 2015 г. Карта станций отбора проб представлена на рис. 3.1.

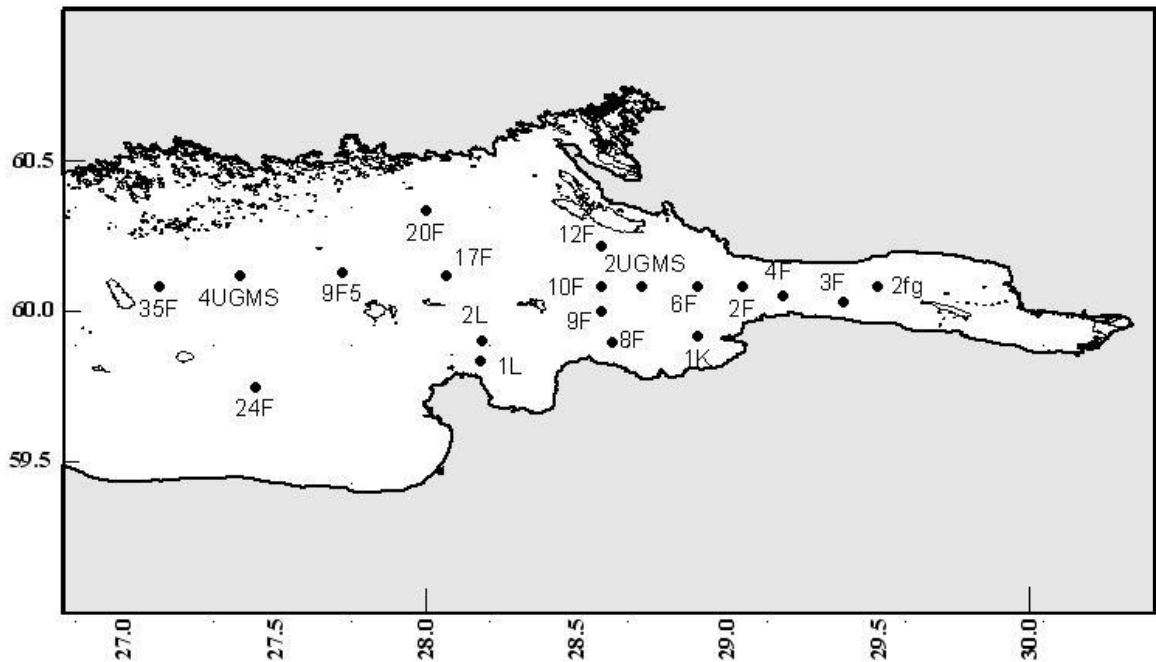


Рис. 3.1. Карта станций отбора проб придонной воды и донных отложений в Финском заливе в 2013 и 2015 гг.

Отбор проб придонной воды на содержание кислорода ( $O_2$ ), фосфаты ( $PO_4^{3-}$ ), нитраты ( $NO_3^-$ ) и pH показатель производился батометром в 1 м от дна. Концентрация  $O_2$  определялась йодометрическим методом (метод Винклера).

Методика отбора проб донных отложений в 2013 г.: донные отложения отбирались ковшом Ван-Вина и нарезались слоями толщиной 1-2 см. Поровые воды отжимались из пробы грунта с использованием настольной центрифуги СМ-6М в течение часа при скорости примерно 2500 оборотов/мин, далее проводились измерения концентраций растворенных фосфатов, нитратов, аммония ( $\text{NH}_4^+$ ), валового железа ( $\Sigma\text{Fe}$ ) и валового марганца ( $\Sigma\text{Mn}$ ) фотометрическим методом, сульфатов ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) – турбидиметрическим методом в лаборатории РГГМУ. Анализ проб твердой фазы донных отложений был выполнен в лаборатории Атлантического отделения института океанологии им. П.П. Ширшова РАН. Определение валового содержания железа и марганца проводилось на атомно-абсорбционном спектрометре “Varian”, измерение содержания органического углерода выполнялось на экспресс-анализаторе на углерод АН 7529 М.

В 2015 г. методика была аналогичной, но в качестве пробоотборника донных отложений использовался ковш Боруцкого, и донные отложения нарезались слоями толщиной 2.5 см или более толстыми слоями при затрудненном пробоотборе вследствие высокой плотности донных отложений.

Для определения биомассы и численности бентосных организмов на исследуемых станциях отбирали 5 проб дночерпателем Ван-Вина (площадь захвата  $0.025 \text{ м}^2$ ). Собранный грунт промывали через сито с ячейей 0.4 мм. Остаток фиксировали 4 % формалином. Обработку материала проводили в лаборатории Зоологического института РАН.

Кислородные условия в Финском заливе в наблюдаемые периоды были благоприятными: содержание  $\text{O}_2$  в придонном слое не опускалось ниже 2 мл/л (за исключением станции 20F, на которой в 2013 году оно составило 1.16 мл/л) (рис. 3.2). Тем не менее в 2015 г. ситуация на станции 20F резко изменилась: содержание кислорода в придонном слое выросло почти в 4 раза, до 4.6 мл/л. Улучшение кислородных условий в 2015 г. наблюдалось практически на всех исследуемых станциях, в среднем рост концентрации  $\text{O}_2$  составил 40 % по сравнению с 2013 годом.

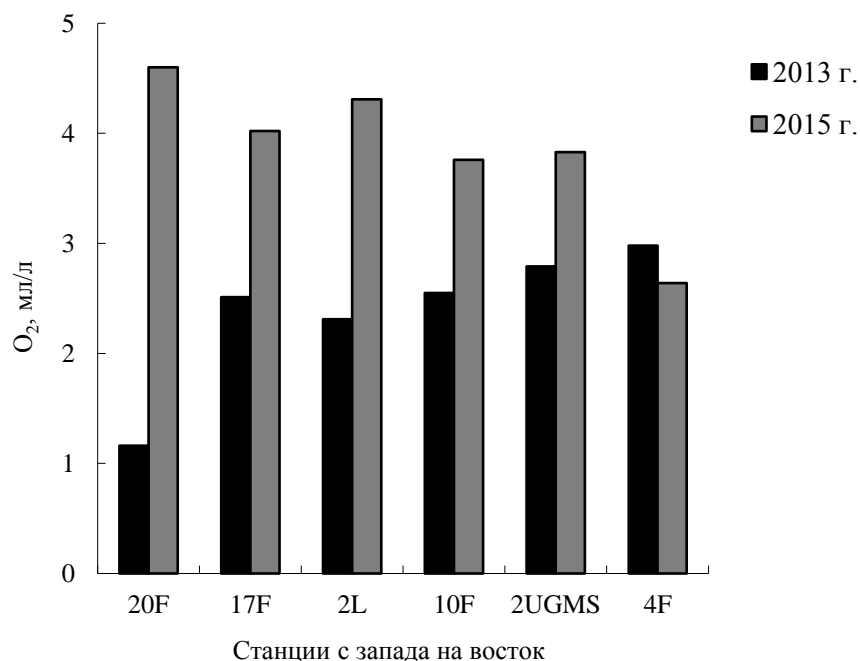


Рис. 3.2. Содержание кислорода в придонном слое воды в 2013 и 2015 гг. на станциях Финского залива.

Наиболее достоверным показателем кислородного состояния илов является окислительно-восстановительный потенциал, однако его измерение в ходе экспедиций не проводилось. Цвет илов может рассматриваться в качестве дополнительной характеристики в оценке окислительно-восстановительных условий в заливе, поскольку является инертной характеристикой (табл. 3.1). Бурый цвет грунтов (окисленный) указывает на благоприятные кислородные условия в придонном слое, серые грунты являются переходными, а черные – бескислородные, часто с запахом сероводорода.

В 2015 величина рН изменялась в пределах 7.28-7.47, а в 2013 - 7.03-7.13.

Улучшение кислородного режима в придонных водах привело к увеличению захоронения фосфора в донных отложениях, вследствие чего его концентрация около дна снизилась в среднем на четверть (рис. 3.3), за исключением станции 4F. Расположенная во внутренней мелководной части Финского залива, станция является местом аккумуляции вещества, приносимого стоком р. Невы.

Типы грунтов, содержание кислорода и рН показатель придонных вод в Финском заливе в 2013 и 2015 гг.

Станция	Глубина, м	2013			2015		
		Тип грунта	O <sub>2</sub> , мл/л	рН	Тип грунта	O <sub>2</sub> , мл/л	рН
2UGMS	36	бурый	2.79	7.11	серый	3.83	7.47
10F	35	ил и ЖМК	2.55	7.13	серый	3.76	7.35
2L	33	бурый	2.31	7.03	серый	4.31	7.47
17F	49	серый, запах H <sub>2</sub> S	2.51	7.12	черный	4.02	7.28
4F	28	бурый	2.98	7.09	серый	2.64	7.38
20F	46	черный ил с серым наилком	1.16	7.08	заиленные ЖМК	4.6	7.40

ЖМК – железо-марганцевые конкреции

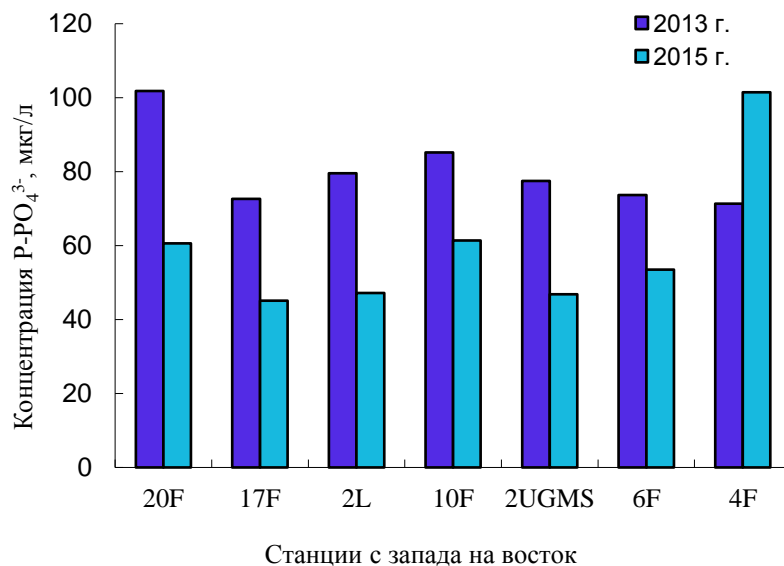


Рис. 3.3. Содержание фосфора фосфатов в придонном слое воды в 2013 и 2015 гг. на станциях Финского залива

В распределении концентраций неорганического азота (нитритов+нитратов) наблюдается следующая тенденция: снижение концентрации в 2015 г. на западных станциях – 20F, 17F, 2L, 10F и рост концентрации на восточных станциях – 2UGMS, 6F и 4F (рис. 3.4).



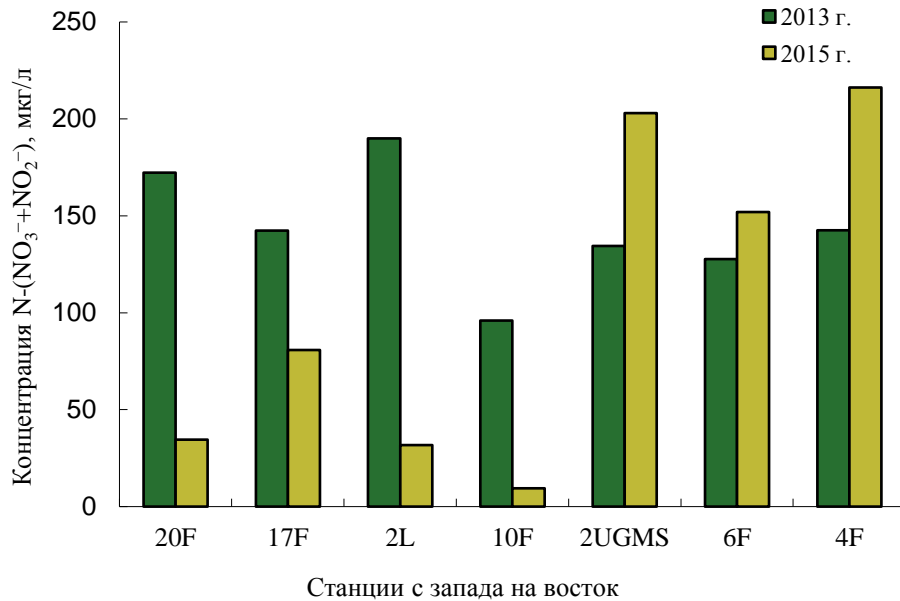


Рис. 3.4. Содержание азота нитритов+нитратов в придонном слое воды в 2013 и 2015 гг. на станциях Финского залива

Для оценки влияния полихет *Marenzelleria* spp. на геохимические изменения в донных отложениях станции были разделены на 2 группы: с высокой и низкой численностью вида-вселенца. Для каждой из групп были рассчитаны средние значения численности ( $N_{cp}$ ) и биомассы ( $B_{cp}$ ) полихет, а также концентраций исследуемых соединений по профилю (только для 2013 г. ввиду практически одинаковой максимальной глубины образцов). В 2015 г. толщина слоев донных отложений и максимальная глубина отбора проб весьма сильно варьировали, в связи с чем сравнение результатов расчета средних по профилю концентраций веществ в двух группах не могут являться приемлемыми.

Результаты химического анализа проб поровой воды и твердой фазы донных отложений на некоторых станциях Финского залива в 2013 и 2015 гг. представлены на рис. 3.5-3.8.

Согласно проведенным расчетам для 2013 г., для группы станций с более высокой численностью полихет *Marenzelleria* spp. (4-х кратным превосходством) и более высокой биомассой (в 1.6 раза) были получены в 1.5 раза более низкие средние по профилю концентрации фосфатов, в 1.6 раза нитратов, в 1.7 аммония в

поровой воде. Кроме этого зафиксировано снижение содержания органического углерода (в 1.4 раза) и валового содержания марганца (в 1.5 раза) в твердой фазе донных отложений. Различные условия численности полихет не повлияли значительно на концентрацию сульфатов в поровой воде и содержание железа в твердой фазе донных отложений, которые практически одинаковы для двух групп станций.

Снижение концентрации фосфатов в поровой воде в условиях более высокой численности вида-вселенца свидетельствует, по всей видимости, о более интенсивном захоронении Р в донных отложениях. Снижение концентраций нитратов и аммония в поровых водах может наблюдаться вследствие их захоронения в твердой фазе или выхода в придонную воду. Биотурбация донных отложений полихетами приводит к улучшению кислородных условий в верхнем слое донных отложений и способствует более интенсивному окислению органического вещества, поэтому на станциях с более высокой численностью *Marenzelleria* spp. содержание  $C_{орг}$  ниже, чем на станциях с более низкой численностью популяции (более подробно о влиянии полихет на содержание веществ в твердой фазе донных отложений см. раздел 3.2).

Отметим, что настоящие исследования проведены для небольшой выборки из 4 станций, для большей достоверности результатов необходимо иметь результаты исследований с большего количества станций.

Ст. 2UGMS

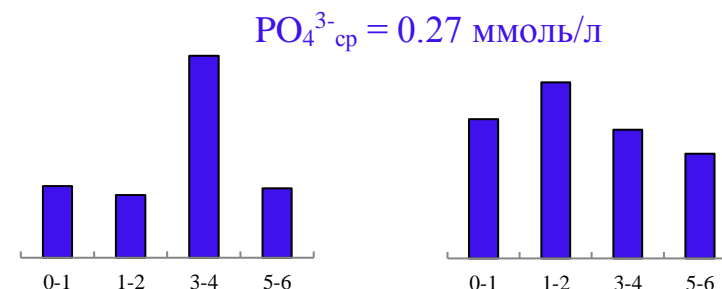
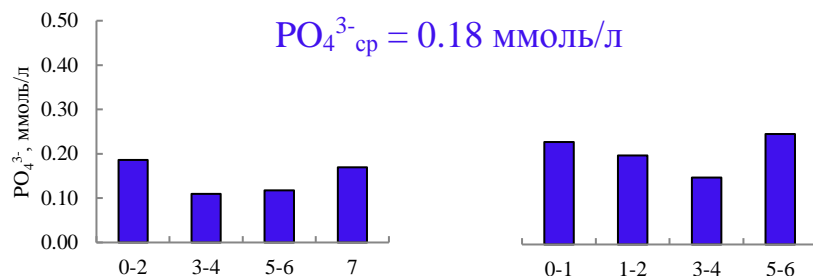
Ст. 2L

$N_{cp} = 3420 \text{ экз./м}^2$ ;  $B_{cp} = 35.5 \text{ г/м}^2$

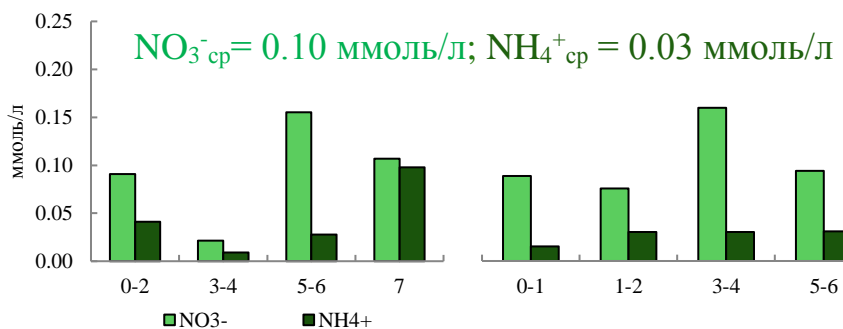
Ст. 17F

Ст. 20F

$N_{cp} = 784 \text{ экз./м}^2$ ;  $B_{cp} = 22.0 \text{ г/м}^2$

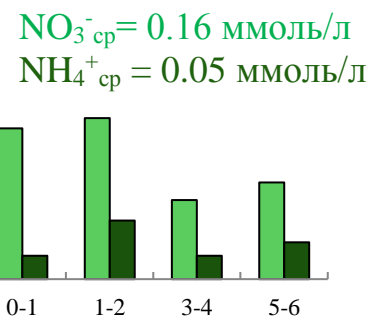


а)



д)

в)



ж)

г)

з)

б)

е)

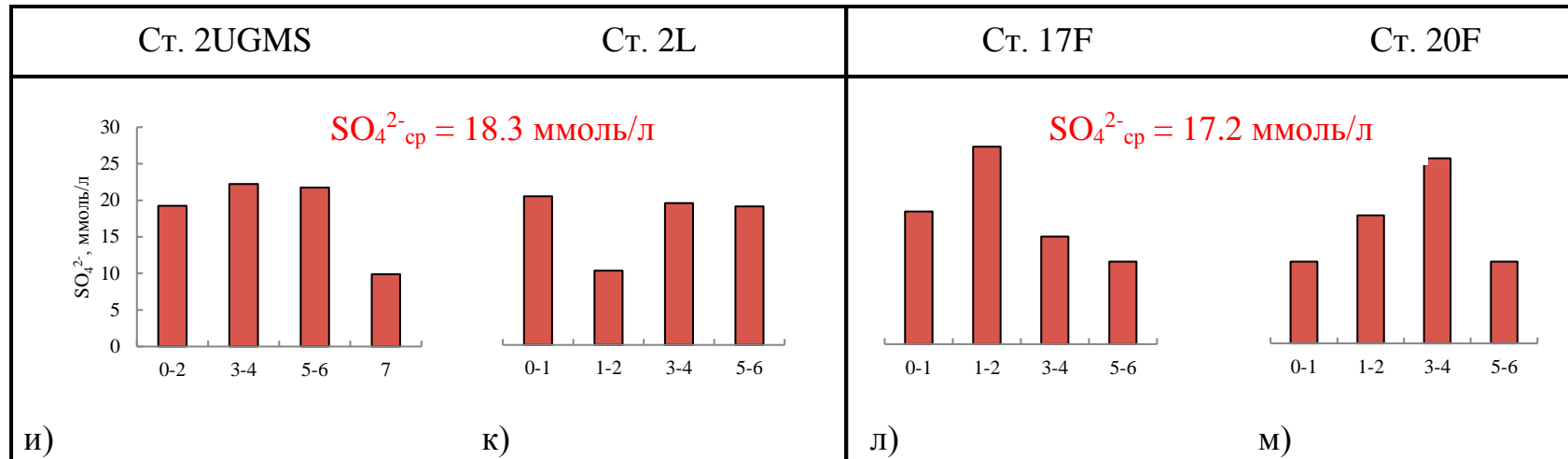
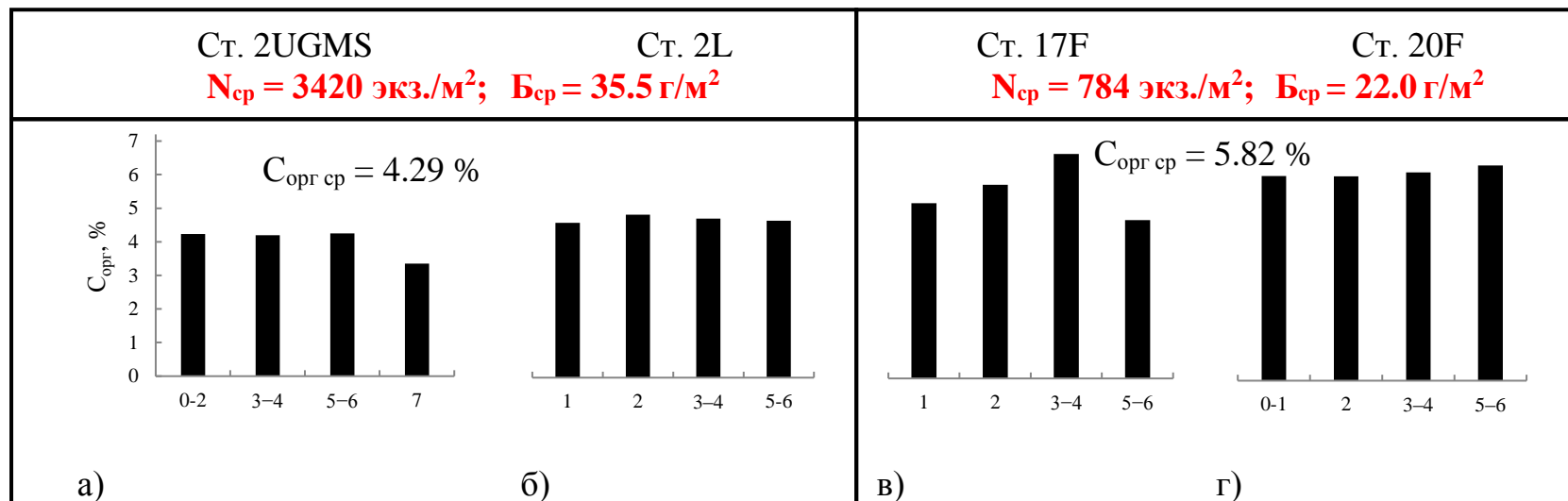


Рис. 3.5. Концентрации фосфатов ( $PO_4^{3-}$ ), нитратов ( $NO_3^-$ ), аммония ( $NH_4^+$ ) и сульфатов ( $SO_4^{2-}$ ) в поровой воде донных отложений на станциях Финского залива в 2013 г.



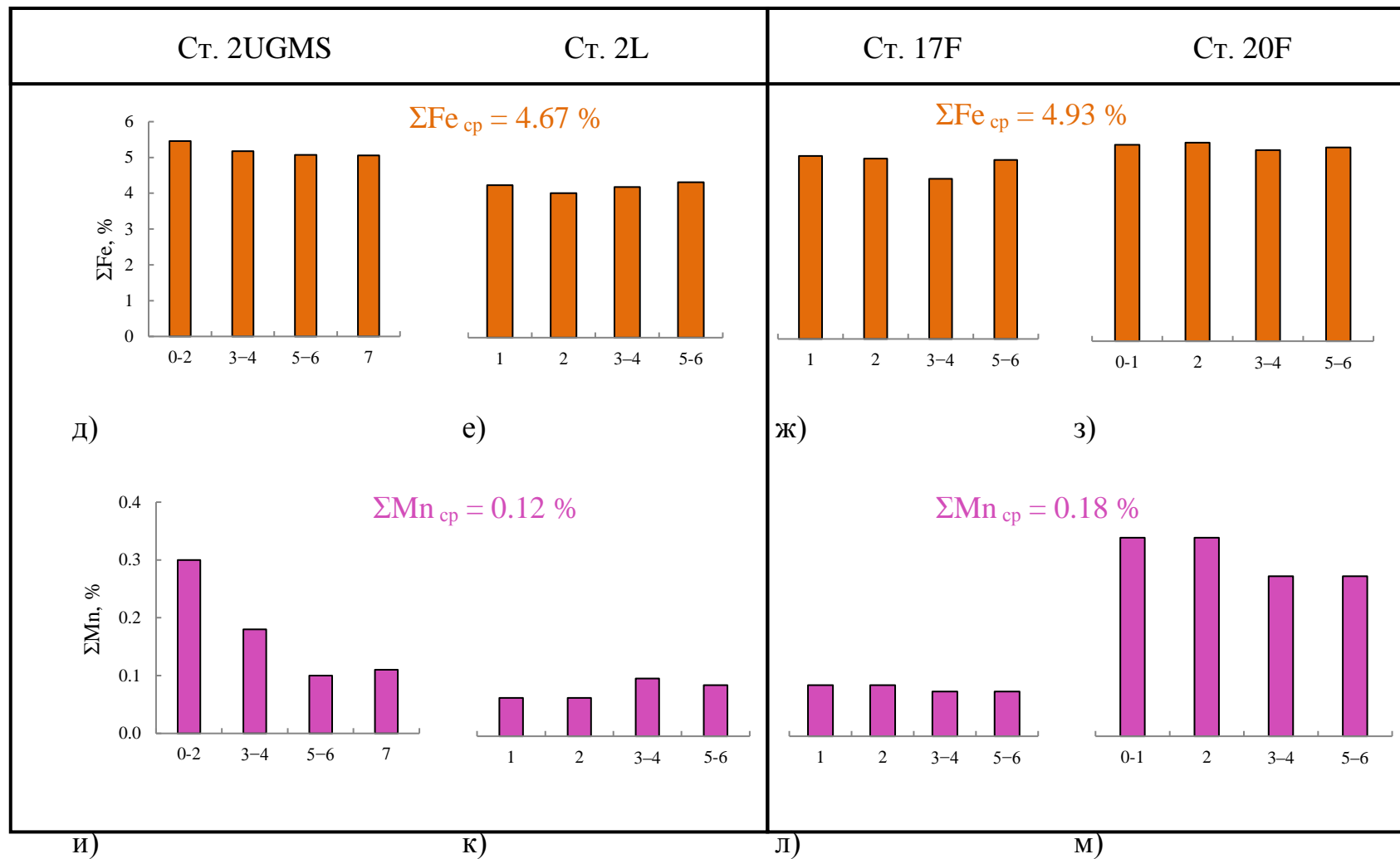
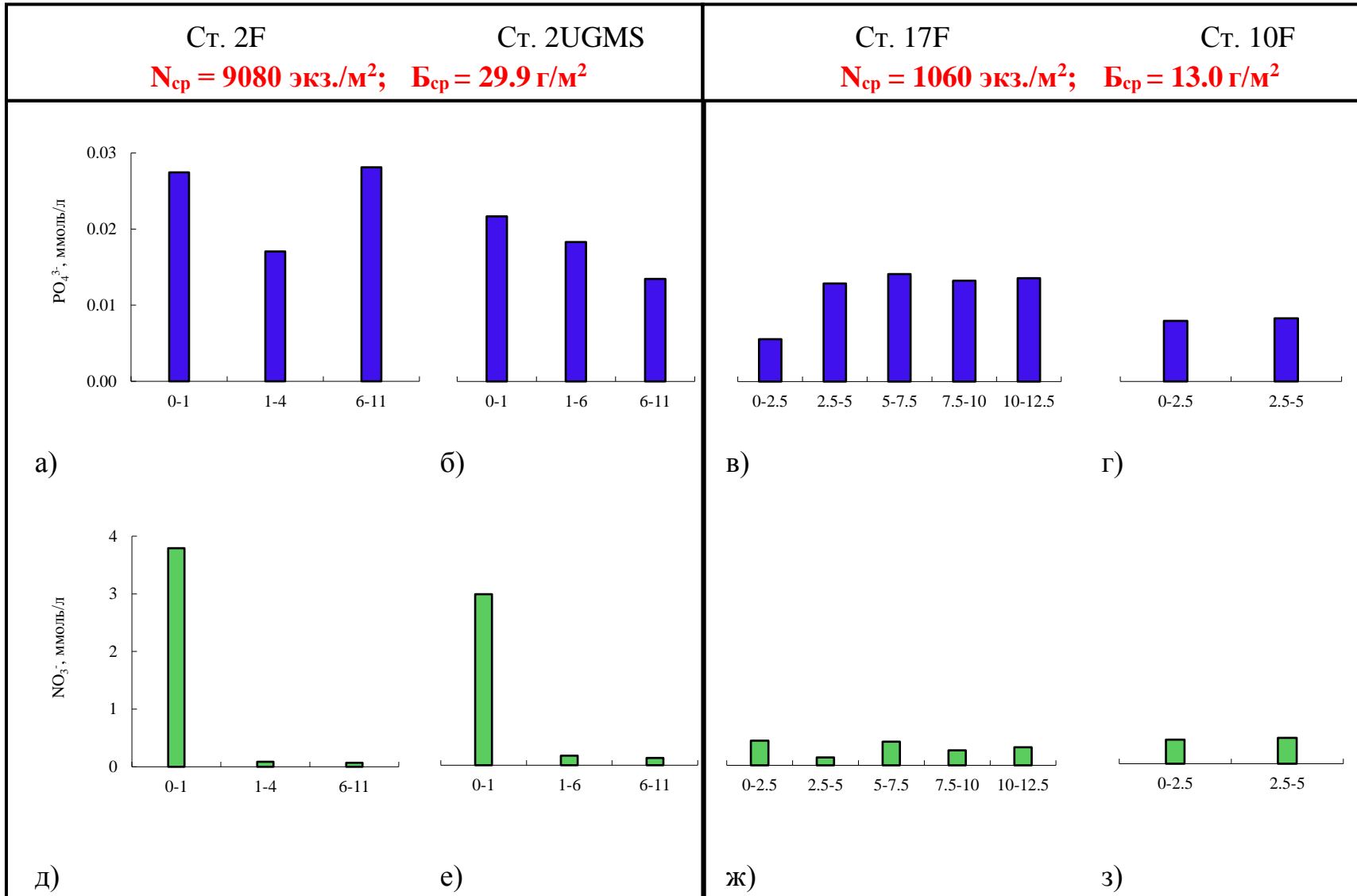
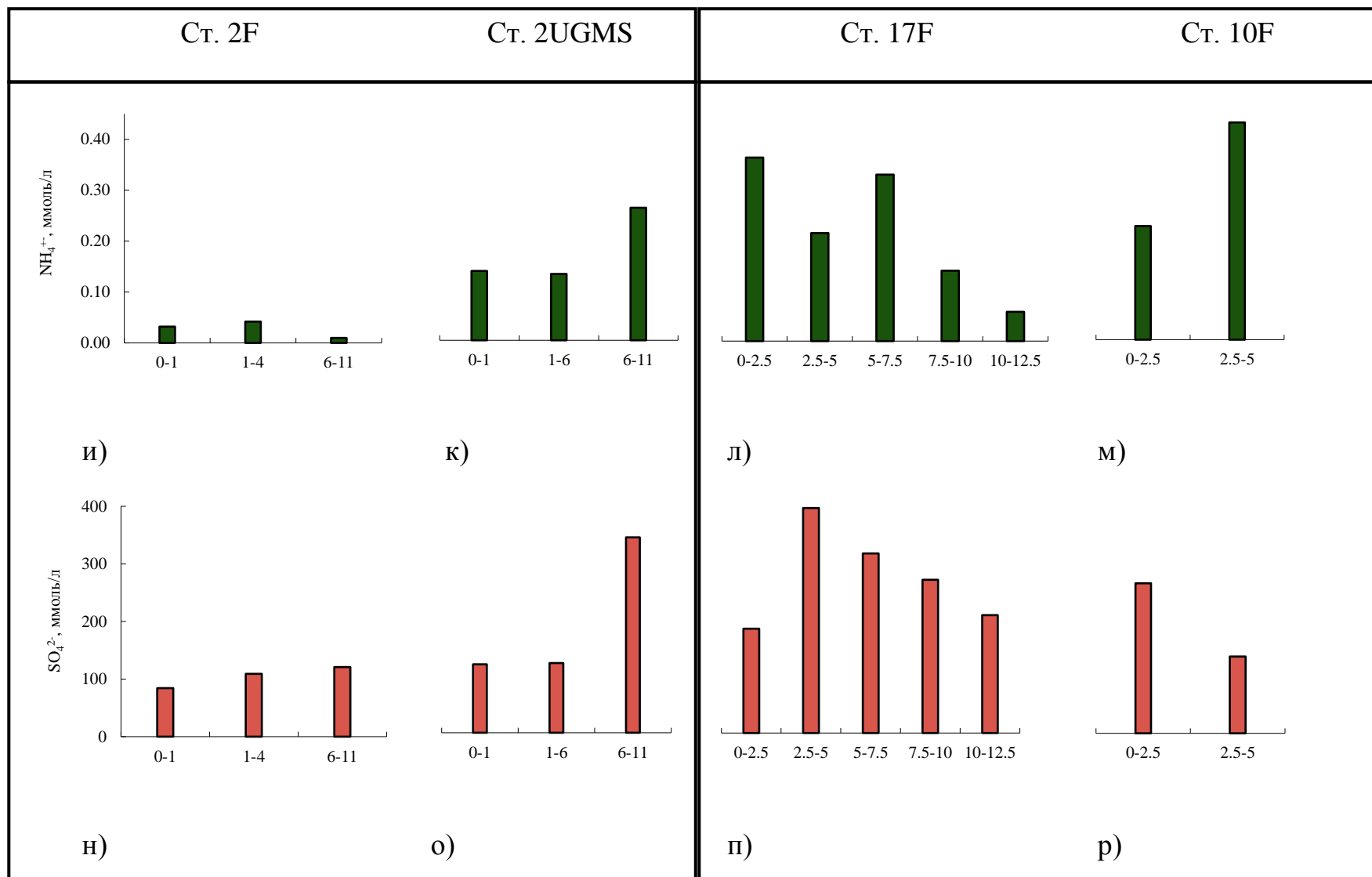


Рис. 3.6. Содержание органического углерода ( $C_{орг}$ ), валовое содержание железа ( $\Sigma Fe$ ) и марганца ( $\Sigma Mn$ ) в твердой фазе донных отложений на станциях Финского залива в 2013 г.





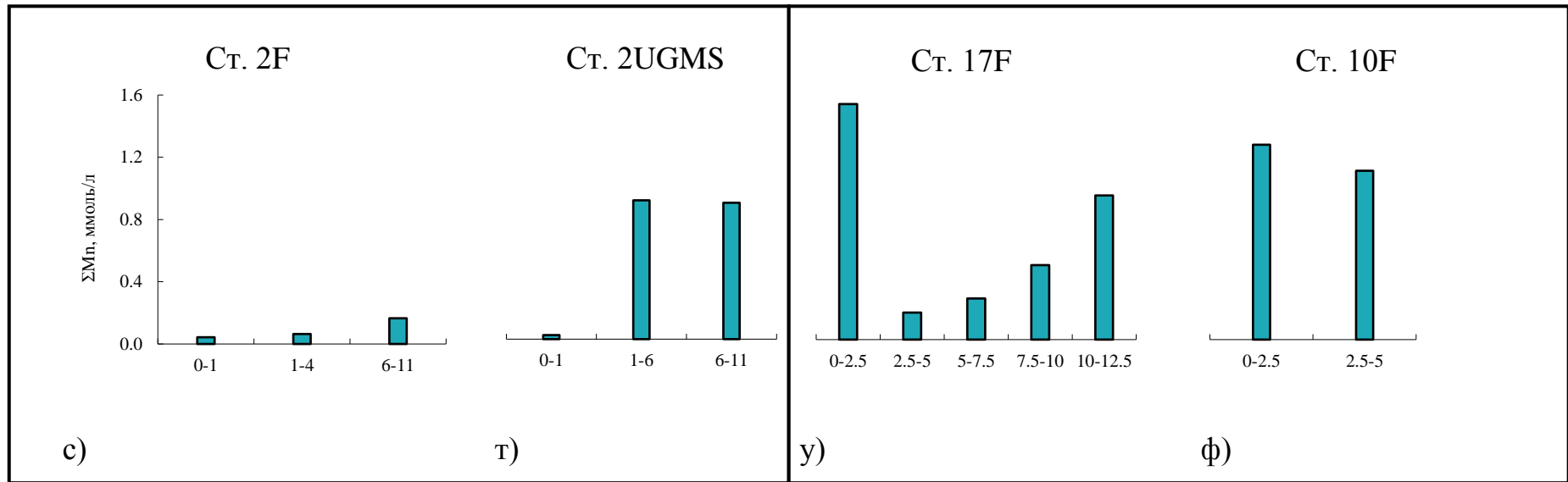
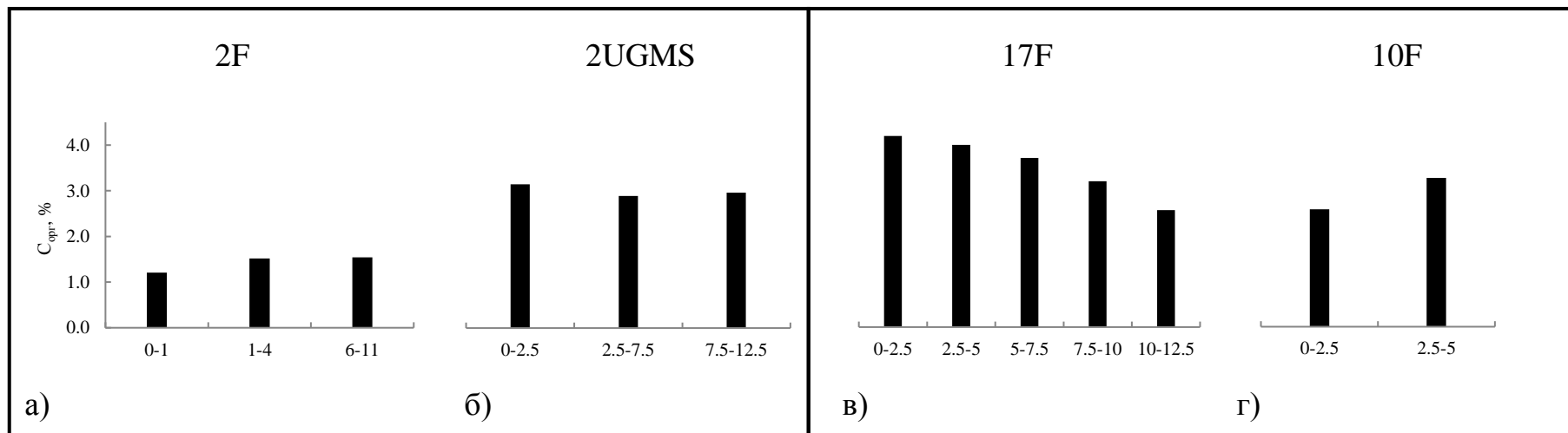


Рис. 3.7. Концентрации фосфатов ( $\text{PO}_4^{3-}$ ), нитратов ( $\text{NO}_3^-$ ), аммония ( $\text{NH}_4^+$ ), сульфатов ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) и валовое содержание марганца ( $\Sigma\text{Mn}$ ) в поровой воде донных отложений на станциях Финского залива в июле-августе 2015 г.





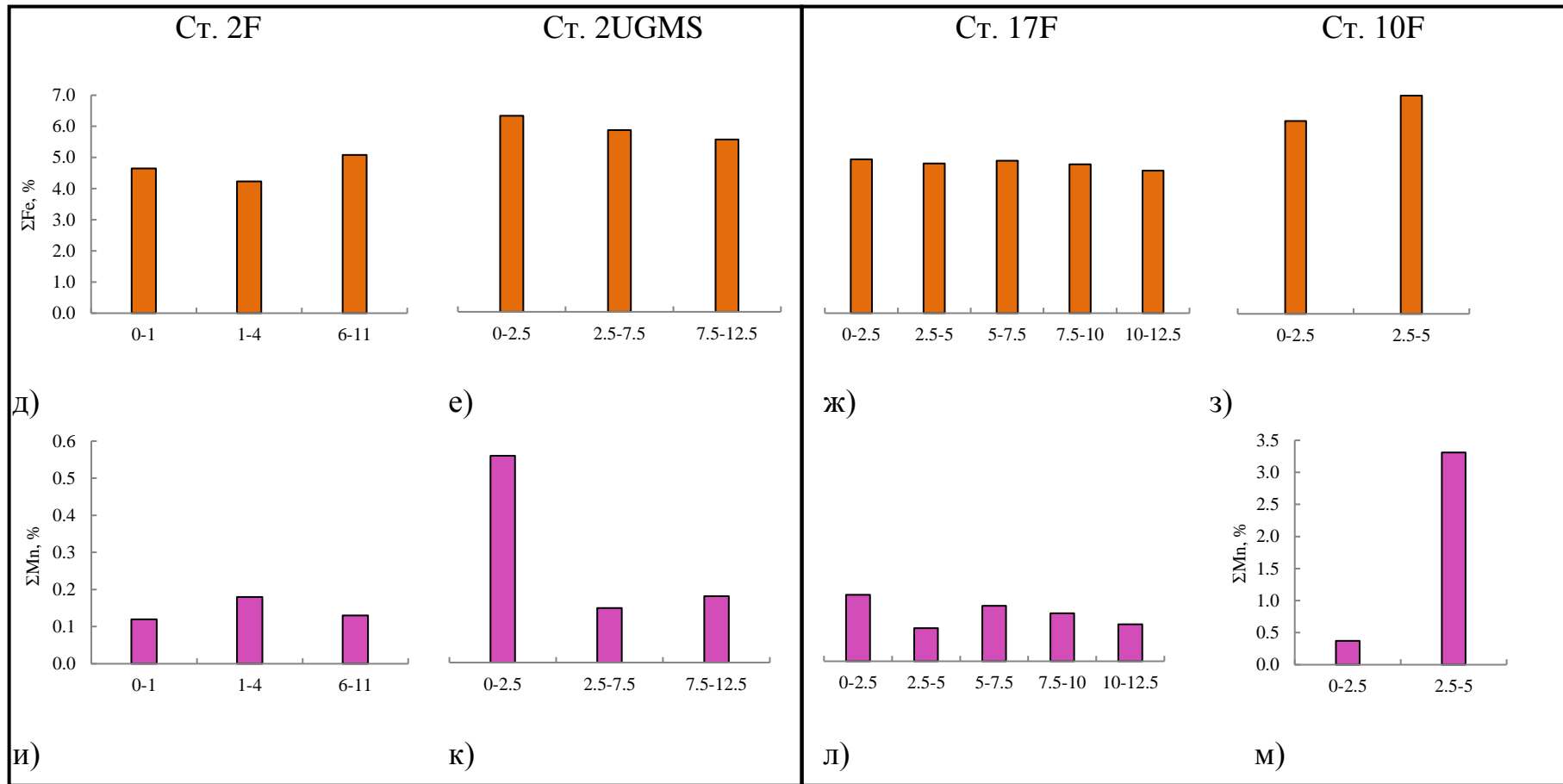


Рис. 3.8. Содержание органического углерода ( $C_{орг}$ ), валовое содержание железа ( $\Sigma Fe$ ) и марганца ( $\Sigma Mn$ ) в твердой фазе донных отложений на станциях Финского залива в июле-августе 2015 г.

Межгодовая изменчивость концентрации различных веществ в поровой воде и твердой фазе донных отложений была достаточно разнообразной. В целом можно выделить следующие изменения, наблюдаемые в содержании веществ. Диапазон изменения концентрации фосфатов в поровой воде составил 0.005-0.028 ммоль/л в 2015 г. и 0.11-0.45 ммоль/л в 2013 г., т.е. за 2 года произошло значительное (более чем на порядок) снижение концентрации. Связано это, по всей видимости, с улучшением кислородных условий в бентосном слое в результате активной жизнедеятельности вида-вселенца *Marenzelleria* spp. Учитывая наблюдаемое снижение концентрации фосфатов в придонной воде, снижение концентрации фосфатов в поровой воде свидетельствует об их захоронении в твердой фракции донных отложений.

Улучшению кислородного режима бентосного слоя могло способствовать и снижение концентрации органического углерода в донных отложениях: концентрация  $C_{орг}$  в 2015 г. в среднем почти в 2 раза меньше, чем в 2013 г. Однако эти изменения  $C_{орг}$  могут быть также связаны с разными периодами отбора проб (конец июля – начало августа в 2013 г. и сентябрь в 2015 г.), характеризующимися разными скоростями седиментогенеза.

В рассматриваемый период несколько возросло валовое содержание железа в твердой фазе донных отложений (диапазон максимального и минимального содержания составлял 3.98-5.50 % в 2013 г. и 4.23-6.67 % в 2015 г.), что также связано с ростом концентрации кислорода в бентосном слое. Кроме этого, рост pH в придонном слое мог способствовать более интенсивному формированию гидроксидов железа в донных отложениях [120].

В 2015 году наблюдались 2 локальных максимума концентрации нитратов в верхнем горизонте донных отложений: 3.79 ммоль/л и 3.07 ммоль/л для станций 2F и 2UGMS, соответственно. По всей видимости, эти пики указывают на интенсивное окисление аммония в этой зоне. На нижележащих горизонтах наблюдаемая концентрация нитратов оказалась на порядок меньше.

Отметим также значительный рост концентрации сульфатов в 2015 г.: содержание  $SO_4^{2-}$  на различных горизонтах в донных отложениях составляло от 80 до 395 ммоль/л, в то время как в 2013 г. их концентрация не превышала 30 ммоль/л. Значительные количества сульфатов поступают в водоемы в процессе отмирания организмов и окисления наземных и водных веществ растительного и животного происхождения. На режим сульфатов в поровой воде заметное влияние

оказывают окислительно-восстановительные процессы. По всей видимости, улучшение кислородных условий в придонном слое, наблюдаемое в 2015 г., привело к окислению сульфидных соединений и росту концентрации сульфатов в поровых растворах.

Валовое содержание марганца в твердой фазе донных отложений изменилось незначительно.

### **3.2 Оценка влияния *Marenzelleria* spp. на содержание веществ в твердой фазе донных отложений**

Метаболизм в донных отложениях и распределение растворенных соединений в поровой воде контролируются балансом между процессами разложения органического вещества и процессами переноса [86, 91]. Это равновесие может быть нарушено, если в донных отложениях присутствуют турбирующие организмы, чья деятельность приводит к изменению физико-химических характеристик донных отложений [44, 125, 138, 157]. Макробентосные организмы повышают скорость минерализации органического вещества за счет его механического расщепления и окисления проникающим в донные отложения кислородом. В общем виде эффект влияния биотурбации на циркуляцию органического вещества представлен на рисунке 3.9. При этом биотурбация донных отложений приводит к увеличению разложения в большей степени устойчивого органического вещества [47].

В процессе перемешивания происходит также перемещение окисленных соединений вглубь донных отложений и восходящий транспорт восстановленных. Данный процесс приводит к увеличению средней глубины минерализации органического вещества [78].

В морской среде в твердой фазе донных отложений железо и марганец находятся преимущественно в форме оксидов/гидроксидов, которые участвуют в анаэробном окислении органического вещества и ведут себя схожим образом в процессе биотурбации [70]. Ирригация донных отложений бентосными организмами способствует удалению растворенных  $Fe^{2+}$  и  $Mn^{2+}$  из поровой воды в

результате их окисления и осаждения в форме гидроксидов (окидов)  $\text{Fe}(\text{OH})_3/\text{Fe}_2\text{O}_3$  и  $\text{MnO}_2$ .



Рис. 3.9. Влияние биотурбации на циркуляцию органического вещества донных отложений

В данной главе проводится исследование влияния жизнедеятельности полихет на распределение различных химических характеристик в донных отложениях с использованием статистического анализа данных натурных наблюдений о содержании органического углерода, валового содержания железа и марганца твердой фазы донных отложений, а также численности полихет *Marenzelleria* spp.

Для проведения исследований станции внутри каждого года были разбиты на 2 группы: с высокой и низкой численностью полихет (табл. 3.2).

Для каждой из групп были рассчитаны средние значения содержания органического углерода, валового содержания железа и марганца (табл. 3.3). Значимость различий по двум выборкам определялось с помощью t-критерия Стьюдента при уровне значимости  $p=0.05$ .

Согласно результатам, представленным в таблице 3.3, заметные различия средних значений обнаружены только для содержания органического углерода, при этом в условиях высокой численности *Marenzelleria* spp. содержание  $C_{\text{орг}}$  в

донных отложениях в среднем в 1.5 раза ниже, что обусловлено, по всей видимости, более глубоким проникновением кислорода в толщу донных отложений за счет биотурбации и, следовательно, более интенсивным окислением углерода. Положительная корреляционная связь между скоростью минерализации органического вещества и плотностью популяции макроорганизмов также была выявлена в работах [94, 155].

Таблица 3.2

Численность полихет *Marenzelleria* spp. на станциях Финского залива

Станция/год	2013 г.	2015 г.
2L	<b>2928</b>	1700
17F	1328	1120
2UGMS	<b>3912</b>	1140
4F	<b>3784</b>	<b>4080</b>
20F	240	1000
10F	1064	340
2F		<b>17020</b>
8F		620

Жирным выделены станции с высокой численностью *Marenzelleria* spp.

Таблица 3.3

Средние значения ( $\pm$  стандартное отклонение)  $C_{\text{орг}}$ ,  $\Sigma\text{Fe}$  и  $\Sigma\text{Mn}$  твердой фазы донных отложений на станциях с высокой и низкой численностью полихет *Marenzelleria* spp.

Значимые различия между характеристиками обозначены \*

Характеристика	2013 г.		2015 г.	
	Высокая	Низкая	Высокая	Низкая
$C_{\text{орг}}$	4.12 $\pm$ 0.42*	5.82 $\pm$ 0.60*	1.78 $\pm$ 0.54*	3.14 $\pm$ 0.50*
$\Sigma\text{Fe}$	4.86 $\pm$ 0.56	4.85 $\pm$ 0.25	4.99 $\pm$ 0.56	5.14 $\pm$ 0.49
$\Sigma\text{Mn}$	0.14 $\pm$ 0.08	0.18 $\pm$ 0.10	0.17 $\pm$ 0.08	0.16 $\pm$ 0.07

Как показано выше, выделение групп станций по численности *Marenzelleria* spp. проводилось по критерию «больше-меньше», и распределение химических соединений в донных отложениях являлось зависимым параметром. Для определения закономерностей по изменению содержания  $C_{\text{орг}}$ ,  $\Sigma\text{Fe}$  и  $\Sigma\text{Mn}$  в толще

донных отложений на различных станциях в не зависимости от численности полихет выполнен кластерный анализ. Анализ выполнялся в программе STATISTICA методом Уорда, в качестве меры сходства использовалось Евклидово расстояние.

На рис. 3.10 и 3.11 представлены дендрограммы классификации станций по содержанию химических соединений донных отложений, при этом характеристики численности и биомассы полихет не рассматривалась в качестве параметра при кластеризации. В оба рассматриваемых года станции по содержанию углерода, валовому содержанию железа и марганца были разбиты на 3 кластера. На дендрограмме видно, что количество классов могло бы быть больше, однако, во-первых, количество рассматриваемых станций не велико (6 – в 2013 г. и 5 – в 2015 г.), и, во-вторых, нет потребности в очень мелкой кластеризации. Для каждого из кластеров были рассчитаны средние значения химических характеристик, а также численности полихет *Marenzelleria* spp. (табл. 3.4 и 3.5).

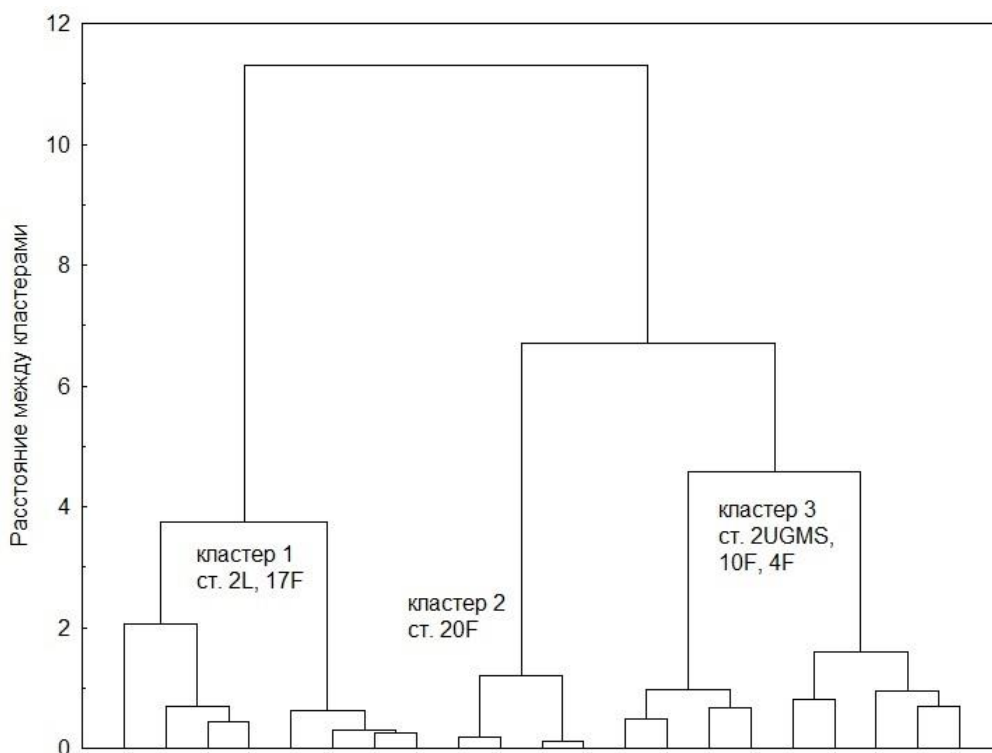


Рис. 3.10. Дендрограмма классификации станций по химическим характеристикам для 2013 г.

Средние значения содержания  $C_{\text{орг}}$ ,  $\Sigma\text{Fe}$  и  $\Sigma\text{Mn}$  в кластерах; численность и биомасса *Marenzelleria* spp. за 2013 г.

Кластер/характеристика	1	2	3
$C_{\text{орг}}$ , %	5.24*	5.73*	3.92
$\Sigma\text{Fe}$ , %	4.38*	5.10	5.18
$\Sigma\text{Mn}$ , %	0.07*	0.28*	0.16
Численность <i>Marenzelleria</i> spp., экз./м <sup>2</sup>	средняя 2128	низкая 240	высокая 2920
Биомасса <i>Marenzelleria</i> spp., г/м <sup>2</sup>	37.0	9.2	31.5

Значимые различия между содержанием  $C_{\text{орг}}$ ,  $\Sigma\text{Fe}$  и  $\Sigma\text{Mn}$  относительно 3-его кластера обозначены \*

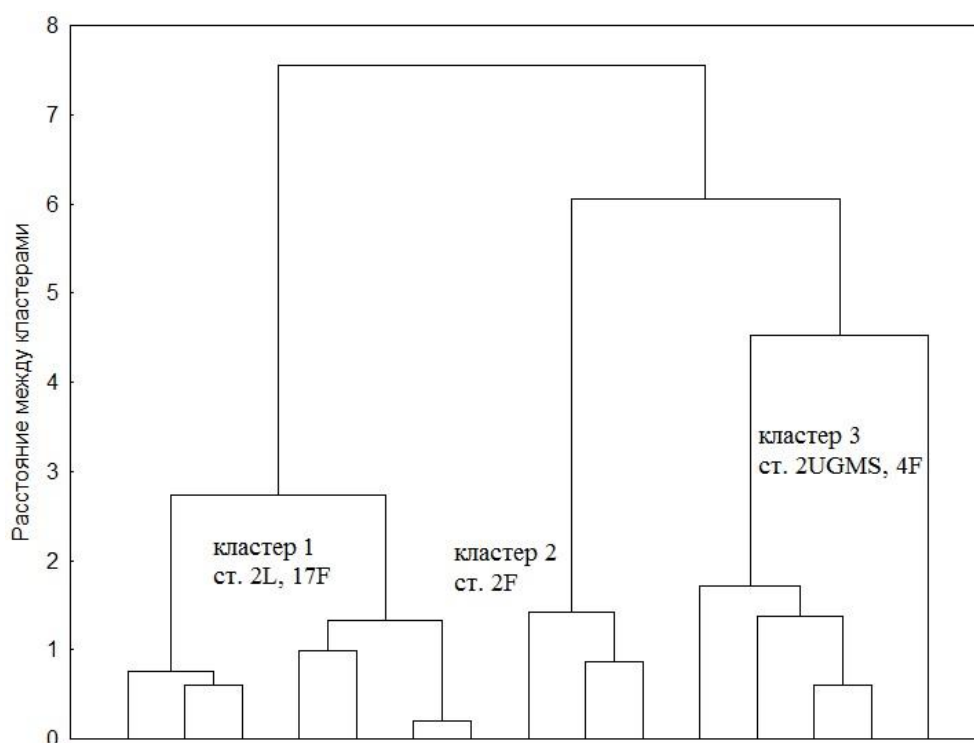


Рис. 3.11. Дендрограмма классификации станций по химическим характеристикам для 2015 г.

Таблица 3.5

Средние значения содержания  $C_{\text{орг}}$ ,  $\Sigma\text{Fe}$  и  $\Sigma\text{Mn}$  в кластерах; численность и биомасса *Marenzelleria* spp. за 2015 г.

Кластер/характеристика	1	2	3
$C_{\text{орг}}$ , %	3.3*	1.4	2.6*
$\Sigma\text{Fe}$ , %	4.8	4.7	5.6*
$\Sigma\text{Mn}$ , %	0.1	0.1	0.2
Численность <i>Marenzelleria</i> spp., экз./м <sup>2</sup>	низкая 1400	высокая 17020	средняя 2610
Биомасса <i>Marenzelleria</i> spp., г/м <sup>2</sup>	29.1	40.0	22.0

Значимые различия между содержанием  $C_{\text{орг}}$ ,  $\Sigma\text{Fe}$  и  $\Sigma\text{Mn}$  относительно 2-ого кластера обозначены \*

Статистический анализ показывает, что значимые различия средних значений химических соединений были получены во всех кластерах только по содержанию органического углерода. При этом наблюдается следующая закономерность: станциям с низким содержанием  $C_{\text{орг}}$  соответствует высокая численность полихет *Marenzelleria* spp. Статистически значимые различия в содержании железа и марганца были получены лишь в ряде случаев, при этом отсутствует выраженная тенденция их изменения в зависимости от популяции полихет. Это может быть вызвано тем, что динамика содержания железа и марганца в донных отложениях является функцией многих других характеристик. Известно, что распределение марганца в донных отложениях зависит не только от интенсивности биотурбации, но и бентосного потока  $C_{\text{орг}}$  и концентрации кислорода в вышележащей воде [44]. Формирование гидроксидов железа происходит быстрее, чем марганца, сильно зависит от величины рН и многократно возрастает с ее ростом [120].

Кластерный анализ также был проведен для выявления различий в распределении химических соединений совместно за 2 исследуемых года. Учитывая разное количество слоев донных отложений на станциях и значительно



различающуюся их толщину, а также значительную изменчивость содержания химических соединений, были рассчитаны средние значения  $C_{\text{орг}}$ ,  $\Sigma\text{Fe}$  и  $\Sigma\text{Mn}$  в верхнем слое донных отложений толщиной 4-5 см для 10 станций (рис. 3.12, табл. 3.6).

Выделение кластеров 1 и 3 на дендрограмме (рис. 3.12) обусловлено тем, что на станциях 2F (кластер 1) и 20F (кластер 3) в 2015 и 2013 гг., соответственно, наблюдаются экстремальные значения исследуемых характеристик: на 1-й из станций получено значительно более низкое содержание органического углерода и очень высокая численность полихет *Marenzelleria* spp., на 2-й станции зафиксированы гипоксические условия в придонном слое и высокое содержание марганца в донных отложениях, кроме этого на станции наблюдалась очень низкая численность бентосных организмов. Для кластеров 2 и 4 была проведена оценка значимости различий среднего содержания  $C_{\text{орг}}$ ,  $\Sigma\text{Fe}$  и  $\Sigma\text{Mn}$ . Значимые различия были выявлены только по содержанию железа и марганца.

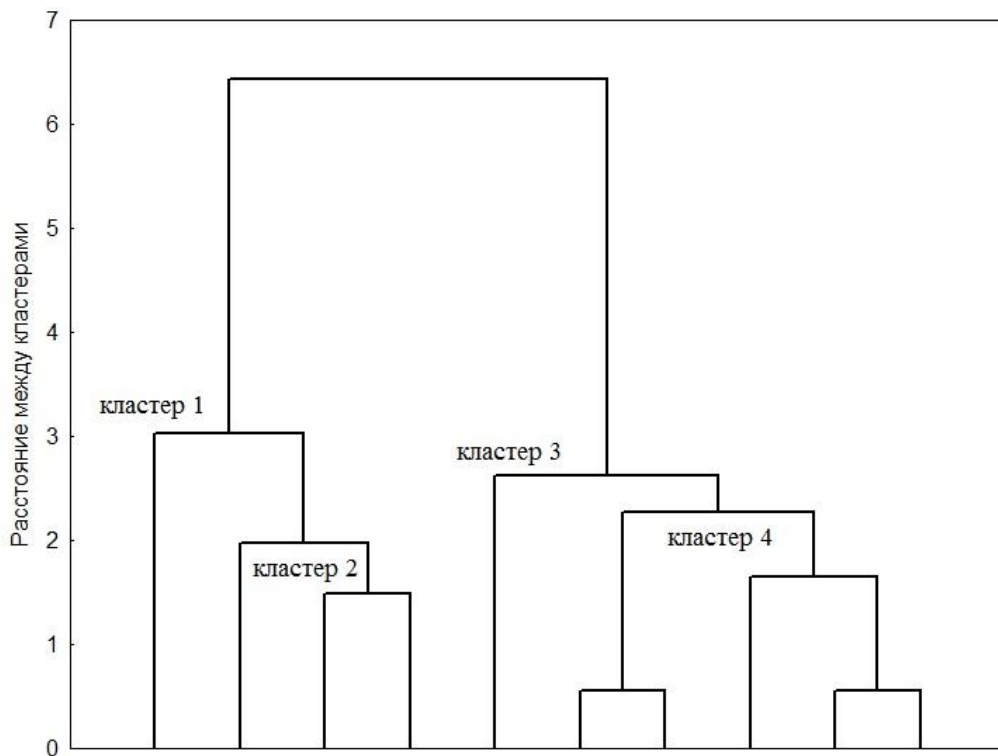


Рис. 3.12. Дендрограмма классификации станций по химическим характеристикам для 2013 и 2015 гг.

Таблица 3.6

Средние значения содержания  $C_{\text{орг}}$ ,  $\Sigma\text{Fe}$  и  $\Sigma\text{Mn}$  в кластерах; численность и биомасса *Marenzelleria* spp. за 2013 и 2015 гг. совместно

Кластер	1	2	3	4
Станция(и) – год	2F–2015	2L, 17F – 2013 2L–2015	20F–2013	2UGMS, 10F, 4F – 2013, 17F, 4F – 2015
$C_{\text{орг}}$ , %	1.37	4.63	5.66	3.67
$\Sigma\text{Fe}$ , %	4.44	4.43*	5.11	5.24*
$\Sigma\text{Mn}$ , %	0.15	0.07*	0.29	0.19*
Численность <i>Marenzelleria</i> spp., экз./м <sup>2</sup>	высокая 17020	средняя 1985	низкая 240	средняя 2792
Биомасса <i>Marenzelleria</i> spp., г/м <sup>2</sup>	40.0	36.4	9.2	28.3

Значимые различия между содержанием  $C_{\text{орг}}$ ,  $\Sigma\text{Fe}$  и  $\Sigma\text{Mn}$  обозначены \* (t-критерий Стьюдента проводился только для кластеров 2 и 4, поскольку они содержат более одного элемента).

Таким образом, можно заключить, что станциям с высокой численностью полихет соответствует низкое содержание органического вещества и, напротив, на станциях с низкой численность *Marenzelleria* spp. наблюдается высокое содержание органического вещества.

### 3.3 Бентосная модель диагенеза углерода и биогенных веществ

#### 3.3.1 Обзор современного состояния моделирования диагенеза химических веществ в морской среде

Понимание биогеохимических процессов, происходящих в донных отложениях, их оценки и прогнозы становятся возможными благодаря применению моделей диагенеза. Диагенез представляет собой совокупность

процессов, вызывающих изменения в донных отложениях или породах, поступающих в воду. Природа данного процесса может быть физической, химической и/или биологической [52].

Применение моделей диагенеза органического вещества и биогенных веществ имеет длительную историю, а появление все новых моделей говорит о комплексности и сложности природных процессов, все еще не до конца исследованных. Так, в работе [51] предложен прототип модели, в настоящее время известной как G-модель, и установлено, что разложение (окисление) органического вещества прямо пропорционально его концентрации и не зависит от концентрации окислителей. Позднее, в работе [53] модель была расширена, и в нее был включен цикл биогенных веществ. В последующие годы модель претерпела ряд модификаций: приобрела временную зависимость [106], рассмотрение различных типов органического вещества [90], эффекты сезонности, биотурбации и ирригации [41-43], в модель включалась зависящая от времени скорость разложения вещества [119], ингибирование окислителей [132], окисление восстановленных побочных продуктов [61].

Широкое распространение получила многокомпонентная диагенетическая модель, применяемая в работах [50, 58, 117, 125, 146, 154] и др. Модель учитывает процессы переноса (молекулярная диффузия растворенных веществ, биодиффузии твердых веществ, движения донных отложений, обусловленное захоронением, уплотнение донных отложений, ирригацию, а также различные химические реакции (разложение органического вещества, окисление побочных продуктов реакций и т. д).

### **3.3.2 Описание бентосной диагенетической модели CANDI**

В настоящей работе используется бентосная диагенетическая модель CANDI (carbon and nutrient diagenesis) [6, 58]. Модель позволяет воспроизводить вертикальные профили концентраций следующих веществ в различные моменты времени:

$$C_{si} = \{G_1, G_2, Fe^{3+}, Mn^{4+}, FeS\}, i=1, \dots, 5 \quad (3.1)$$

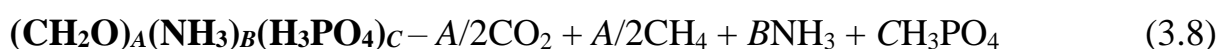
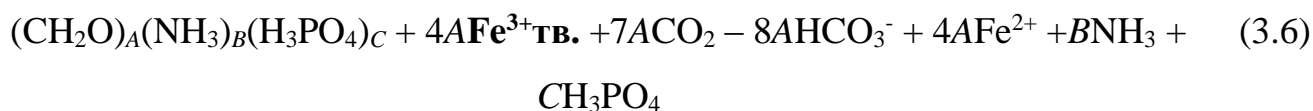
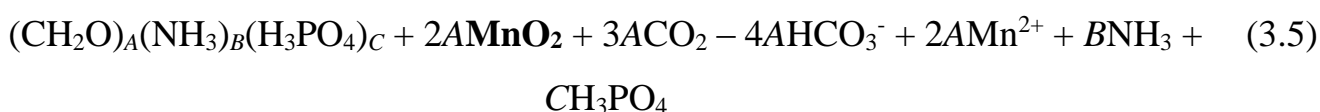
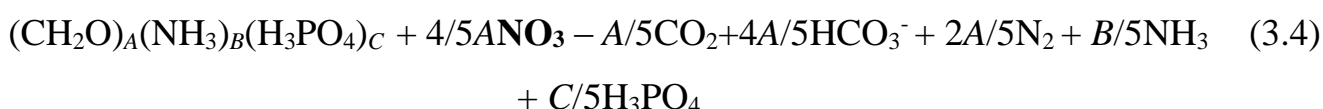
$$C_{pi} = \{O_2, NO_3^-, SO_4^{2-}, \Sigma PO_4^{3-}, \Sigma NH_4^+, \Sigma H_2S, Mn^{2+}, Fe^{2+}, \Sigma CO_2, CH_4, Ca^{2+}\}, \\ i=1, \dots, 11, \quad (3.2)$$

где  $C_{si}$  и  $C_{pi}$  – содержание вещества в твердой фазе донных отложений в (%) и концентрация растворенного вещества в поровой воде донных отложений (ммоль/л), соответственно;  $G_1$  и  $G_2$  – органическое вещество типов  $\alpha$  (лабильное) и  $\beta$  (нелабильное),  $\Sigma PO_4^{3-} = H_2PO_4^- + HPO_4^{2-} + PO_4^{3-}$ ,  $\Sigma NH_4^+ = NH_3 + NH_4^+$ ,  $\Sigma H_2S = H_2S + HS^-$ ,  $\Sigma CO_2 = CO_2 + HCO_3^- + CO_3^{2-}$ .

Модель включает описание стандартных реакций окисления органического вещества, а также окислительно-восстановительные реакции побочных продуктов в бентосном слое.

Поскольку органическое вещество состоит из компонент, которые разлагаются с разной скоростью (например, лигнины и белки), в модели органическое вещество подразделяется на два типа: лабильное и устойчивое.

В качестве окислителей органического вещества  $((CH_2O)_A(NH_3)_B(H_3PO_4)_C)$  в настоящей модели выступают кислород, нитраты, оксид марганца, оксид железа и сульфаты, а также реакция метаногенеза:



где  $A, B, C$  – стехиометрические коэффициенты.

Порядок, в котором происходит смена окислителей, зависит от свободной энергии реакций [72] и описывается с помощью эмпирической схемы Моно [59],

согласно которой окислители с большей энергией выхода используются в первую очередь. По достижении критического значения происходит расходование окислителя с более низкой энергией выхода.

В общем виде схему кинетическое уравнение Моно можно записать в виде:

$$\frac{\partial G}{\partial t} = -kG \frac{Ox}{K_{Ox} + Ox} \quad (3.9)$$

где  $G$  – концентрация органического вещества,  $t$  – время,  $Ox$  – концентрация соответствующего окислителя ( $O_2$ ,  $NO_3^-$  и т.д.),  $K_{Ox}$  – константа насыщения окислителя. В случае, когда  $Ox \gg K_{Ox}$ , скорость разложения органического вещества не зависит от концентрации окислителя; когда  $Ox \ll K_{Ox}$ , скорость разложения органического вещества стремится к нулю (см. также рис. 3.13).

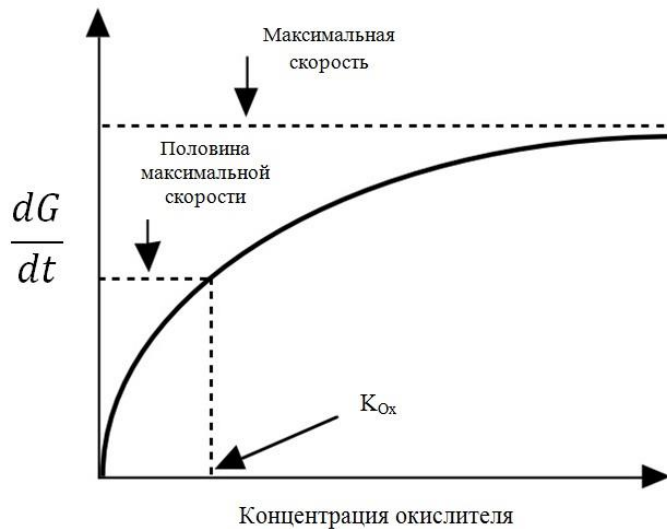


Рис. 3.13. Зависимость скорости разложения органического вещества от концентрации окислителя согласно кинетике Моно [59]

Тем не менее, реакции в данной схеме не всегда происходят последовательно. Например, реакция сульфат-редукции и метаногенеза могут происходить одновременно, то есть они не являются взаимно исключаящими.

В модели изменения концентрации твердых веществ происходят в результате биотурбации, захоронения и химических реакций; концентрации растворенных веществ – за счет молекулярной диффузии, адвекции, биоирригации и химических реакций. В общем виде уравнения модели для

твердых и растворенных веществ в донных отложениях можно представить в виде

$$\frac{\partial C_{si}}{\partial t} = \frac{1}{\Phi_s} \frac{\partial}{\partial x} \left( \Phi_s D_b \frac{\partial C_{si}}{\partial x} - \Phi_s w C_{si} \right) + \sum R_{si} \quad (3.10)$$

$$\frac{\partial C_{pi}}{\partial t} = \frac{1}{\Phi} \frac{\partial}{\partial x} \left( \Phi D_{pi} \frac{\partial C_{pi}}{\partial x} - \Phi u C_{pi} \right) + I r_{pi} + \sum R_{pi} \quad (3.11)$$

где  $t$  – время (год),  $x$  – вертикальная координата, направленная вниз от границы вода-донные отложения (см),  $I r_{pi}$  – скорость изменения концентрации  $pi$ -ого вещества за счет биоирригации,  $\sum R_{si}$  и  $\sum R_{pi}$  – суммарная скорость изменения концентрации  $si$ -ого твердого вещества и  $pi$ -ого растворенного вещества, соответственно, за счет химических реакций;  $D_b$  – коэффициент биотурбации (см<sup>2</sup>/год);  $D_{pi}'$  – коэффициент эффективной диффузии  $pi$ -ого вещества (коэффициент молекулярной диффузии с учетом извилистости) (см<sup>2</sup>/год); извилистость, в свою очередь, определяется по заданной пористости  $\Phi$  (см<sup>3</sup>/см<sup>3</sup>) согласно выражению

$$\theta^2 = 1 - 2 \ln(\Phi^2), \quad (3.12)$$

$w$  – скорость захоронения (скорость движения донных отложений, обусловленная захоронением  $dx/dt$ ) (см/год);  $\Phi_s$  – объемная доля твердой фракции (см<sup>3</sup>/см<sup>3</sup>),  $\Phi_s = 1 - \Phi$ ;  $u$  – скорость адвекции в поровой воде (см/год), рассчитывается как

$$u = w^\infty \Phi^\infty / \Phi,$$

где  $w^\infty$  и  $\Phi^\infty$  – скорость захоронения и пористость на бесконечности.

Пористость донных отложений не зависит от времени и на глубине  $x$  определяется из выражения

$$\Phi_x = (\Phi^0 - \Phi^\infty) * \exp(-b * x) + \Phi^\infty, \quad (3.13)$$

где  $\Phi^0$  – пористость на глубине  $x=0$ ,  $b$  – коэффициент снижения пористости с глубиной.

Скорость движения, обусловленная захоронением донных отложений, на глубине  $x$  рассчитывается следующим образом:

$$w_x = ((1 - \Phi^\infty) * w^\infty) / (1 - \Phi_x) \quad (3.14)$$

Свойство извилистости траектории перемещения частицы из одной точки в другую обусловлено наличием непроходимых препятствий на пути этой частицы

(рис. 3.14).

Интенсивность процесса биотурбации в модели CANDI определяется коэффициентом биотурбации. На поверхности раздела вода-донные отложения его значение ( $D_0$ ) задается исходя из эмпирического выражения [59]:

$$D_b^0 = 15.7w^{0.7} \quad (3.15)$$

Понижение коэффициента биотурбации с глубиной задается в виде распределения Гаусса по формуле [61]:

$$D_b(x) = D_b^0 * \exp\left(-\frac{x^2}{2\sigma^2}\right) \quad (3.16)$$

где  $D_b(x)$  ( $\text{см}^2 \text{год}^{-1}$ ) – коэффициент биотурбации на глубине  $x$ ;  $\sigma$  (см) – глубина эффективного перемешивания (задается равной 10 см).

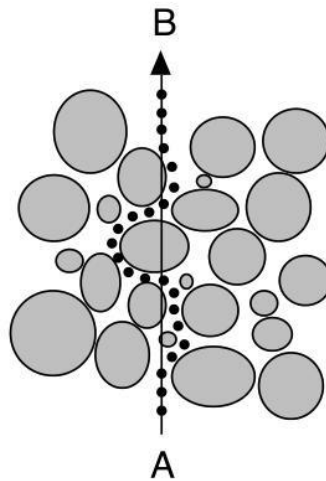


Рис.3.14. Пример траектории движения частицы жидкости в донных отложениях [59]

Предполагается, что биоирригация растворенных веществ ( $I_{r_{pi}}$ ) пропорциональна (с коэффициентом  $\alpha$ ) разности концентрации  $C_{pi0}$  вещества на поверхности раздела вода-донные отложения и его концентрации  $C_{pix}$  в поровой воде на горизонте  $x$ , т.е.

$$I_{r_{pi}} = \alpha * (C_{pi0} - C_{pix}) \quad (3.17)$$

При расчете биоирригации фосфатов и аммония учитывается их адсорбция путем введения соответствующих констант адсорбции.

Интенсивность процесса биоирригации определяется нелокальным членом обмена  $\alpha$ , называемым коэффициентом биоирригации. Коэффициент зависит от геометрических параметров нор бентосных организмов (радиуса вырытых норок и частоте их встречаемости в донных отложениях, то есть плотности популяции).

Для оценки влияние размера и количества таких нор на процесс биоирригации в модели используется радиально-диффузионная подмодель Аллера [44, 137]. В ней зона биоирригации донных отложений представлена набором идентичных вертикальных, постоянно заливаемых водой, полых цилиндров (рис. 3.15а), равномерно распределенных в порах донных отложений.

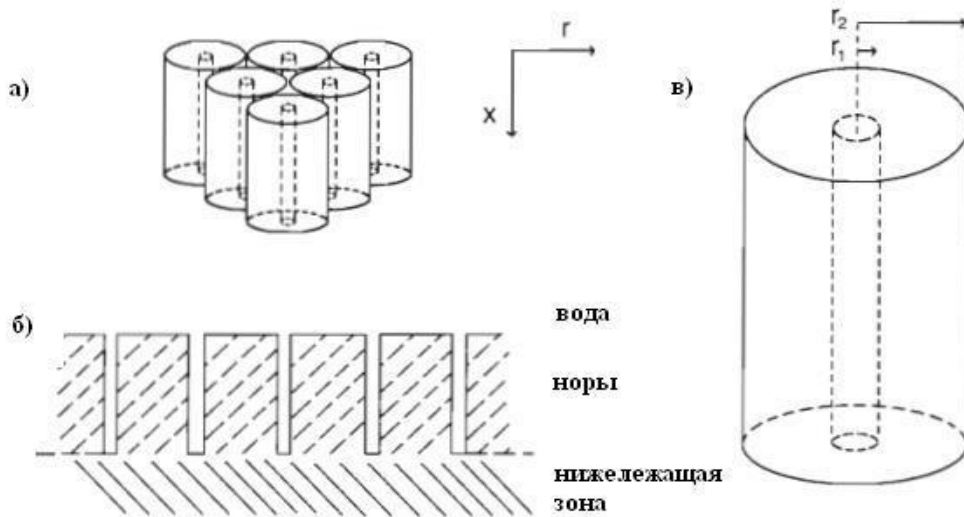


Рис. 3.15. Геометрия модели биоирригации донных отложений Аллера: а) идеализированная зона биоирригации в донных отложениях; б) вертикальный разрез донных отложений; в) единственный полый цилиндр, представляющий собой «микросреду» внутри донных отложений,  $r_1$  – радиус норы,  $r_2$  – радиус цилиндра (расстояние между двумя соседними цилиндрами) [43]

Сообщество бентосных животных можно представить массивом таких цилиндров, диаметр которых зависит от плотности популяции. Нелокальный член обмена  $\alpha$ , используемый в данной модели, может быть напрямую применен к норам животных. Следуя данному подходу, интенсивность обмена поровой воды с близлежащими водами определяется по формуле:



$$\alpha = \gamma D_s, \quad (3.18)$$

где  $D_s$  – коэффициент молекулярной диффузии ( $\text{см}^2\text{год}^{-1}$ ) (поскольку порядок величин коэффициента молекулярной диффузии для различных химических соединений одинаков, в настоящей работе использовался коэффициент молекулярной диффузии кислорода);  $\gamma$  – эмпирически полученный параметр, называемый фактором биоирригации ( $\text{см}^{-2}$ ).

Фактор  $\gamma$  есть функция численности популяции  $N$  (экз./ $\text{см}^2$ ) бентосных животных и радиуса  $r$  (см) вырытых ими норок [125]:

$$\gamma = \frac{r}{\left(\frac{1}{\pi N} - r^2\right) \left(\frac{1}{2\sqrt{\pi N}} - \frac{3r}{2}\right)} \quad (3.19)$$

Для популяции полихет *Marenzelleria* spp. в лабораторных экспериментах было получено, что при численности популяции  $N = 2550$  экз./ $\text{м}^2$  фактор биоирригации  $\gamma = 0.53$   $\text{см}^{-2}$  [131]. При таких значениях  $N$  и  $\gamma$ , из формулы (3.19) следует, что  $r = 1.8 \cdot 10^{-3}$  м. Тогда можем рассчитать фактор и коэффициент биоирригации в условиях различной численности полихет *Marenzelleria* spp. (табл. 3.7). Отметим, что расчеты по формуле 3.19 могут быть проведены при  $N \leq 10000$  экз./ $\text{м}^2$ , поэтому для станции 2F с высокой численностью полихет расчеты не выполнялись.

Таблица 3.7

Численность полихет *Marenzelleria* spp. ( $N$ ) на станциях восточной части Финского залива в 2013 и 2015 гг., фактор биоирригации ( $\gamma$ ) и коэффициент биоирригации ( $\alpha$ )

Станция	2013 г.			2015 г.		
	$N$ , инд./ $\text{м}^2$	$\gamma$ , $\text{см}^{-2}$	$\alpha$ , $\text{год}^{-1}$	$N$ , инд./ $\text{м}^2$	$\gamma$ , $\text{см}^{-2}$	$\alpha$ , $\text{год}^{-1}$
2L	2928	0.70	253	1700	0.24	100
17F	1328	0.15	55	1120	0.11	44
2UGMS	3912	1.33	483	1140	0.08	33
4F	3784	1.23	445	4080	1.47	641
10F	1064	0.10	37	340	0.02	6
20F	240	0.01	3.2			
2F				17020	–	–
8F				620	0.04	21

Входной информацией для модели CANDI служат данные о температуре, солености и давлении на границе раздела вода-донные отложения. Должны быть также заданы коэффициент биотурбации; константы скорости разложения органического вещества типа  $\alpha$  и  $\beta$ ; константы скоростей окисления аммония ( $\text{NH}_4^+$ ), сероводорода ( $\Sigma\text{H}_2\text{S}$ ), марганца ( $\text{Mn}^{2+}$ ), железа ( $\text{Fe}^{2+}$ ), сульфида железа ( $\text{FeS}$ ), метана ( $\text{CH}_4$ ) как молекулярным кислородом, так и кислород-содержащими веществами ( $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{MnO}_2$ ,  $\text{Fe}(\text{OH})_3$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ); константы скорости формирования  $\text{FeS}$  из  $\text{Fe}^{2+}$  и  $\text{FeS}_2$  из  $\text{FeS}$ ; константа растворимости фосфатов ( $\text{PO}_4^{3-}$ ); отношение Редфилда; константы Моно для восстановления  $\text{O}_2$ ,  $\text{NO}_3^-$  и  $\text{SO}_4^{2-}$ ; константы адсорбции  $\text{NH}_4^+$  и  $\text{PO}_4^{3-}$ ; коэффициент биоирригации, максимальная глубина ирригации; скорость движения, обусловленная захоронением ( $w$ ) при  $x \rightarrow \infty$ ; пористость при  $x=0$  и  $x \rightarrow \infty$ .

На верхней границе ( $x=0$ ) задаются концентрации твердого органического вещества (детрита),  $\text{Mn}^{4+}_{\text{тв.}}$ ,  $\text{Fe}^{3+}_{\text{тв.}}$ , а также концентрации растворенных  $\text{O}_2$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\Sigma\text{PO}_4^{3-}$ ,  $\Sigma\text{NH}_4^+$ ,  $\Sigma\text{H}_2\text{S}$ ,  $\text{Mn}^{2+}$ ,  $\text{Fe}^{2+}$ ,  $\Sigma\text{CO}_2$ ,  $\text{CH}_4$ .

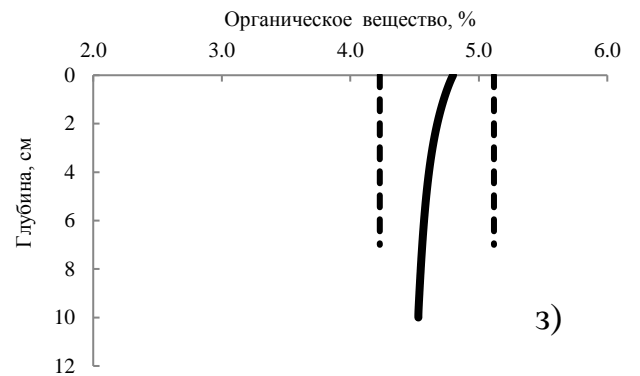
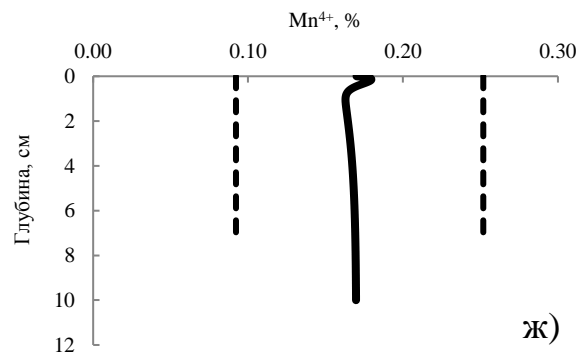
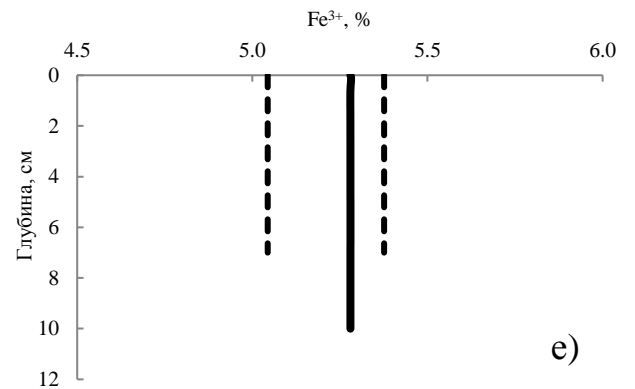
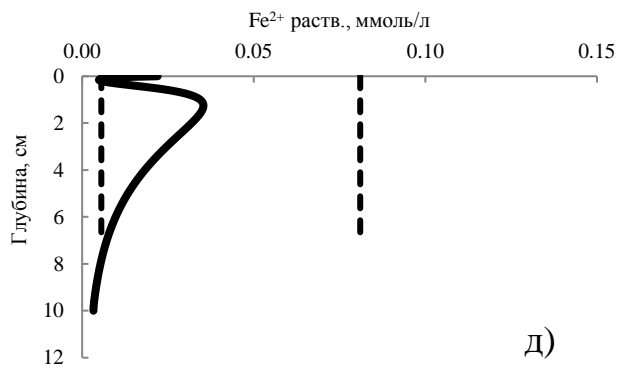
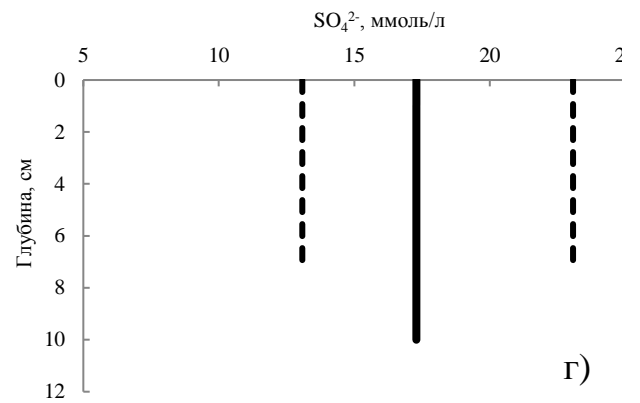
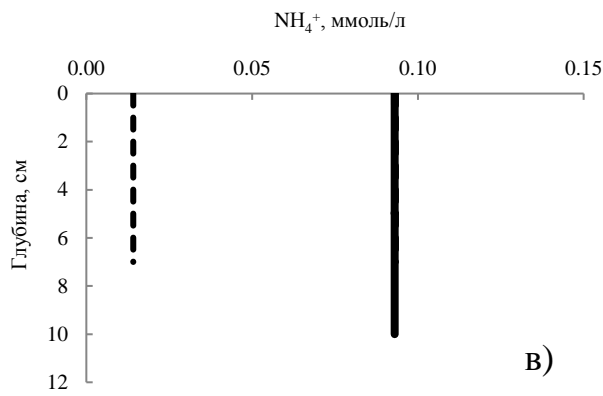
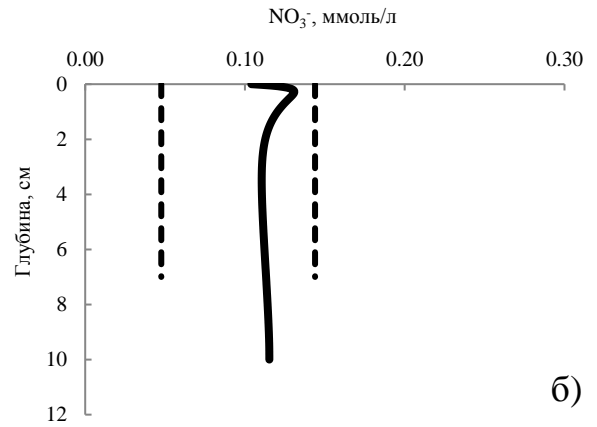
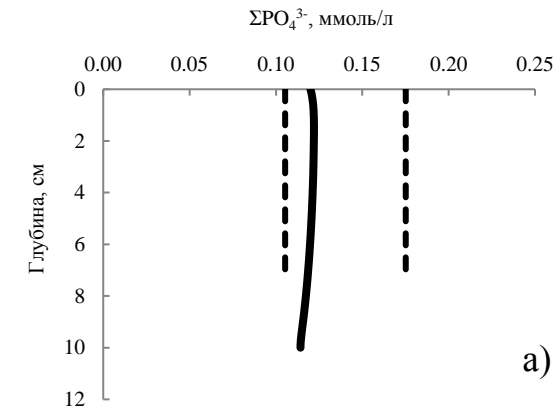
На нижней границе бентосного слоя ( $x = L$ ) для концентраций всех веществ задается условие отсутствия потока:

$$\frac{\partial C_{si}}{\partial x} = 0 \quad (3.20)$$

$$\frac{\partial C_{pi}}{\partial x} = 0 \quad (3.21)$$

### 3.3.3 Верификация модели

На рисунке 3.16 представлены рассчитанные неустановившиеся (через 4 дня) вертикальные распределения концентрации фосфатов, нитратов и других веществ в поровой воде и твердой фазе донных отложений на станции 2UGMS.



--- диапазон среднеквадратического отклонения (СКО) измеренных характеристик

— модельные расчеты (4 дня)

Рис. 3.16. Вертикальные профили концентрации фосфатов (а), нитратов (б), аммония (в), сульфатов (г), железа (II) (д) в поровой воде донных отложений, а также железа (III) (е), марганца (IV) (ж) и органического вещества (з) в твердой фазы донных отложениях на станции 2UGMS

К сожалению, не представляется возможным провести полноценное количественное сравнение рассчитанных модельных концентраций различных веществ с данными измерений, полученными в экспедиции. Методика проведения натуральных измерений в море путем отбора проб донных отложений ковшем Боруцкого позволяет получить лишь небольшое число средних в слоях 0-2 см, 2-4 см и т.д. значений искомой характеристики. В модели же, значимый скачок в изменении концентрации веществ, как хорошо видно на рис. 3.16, происходит внутри двухсантиметрового слоя. Для получения таких тонких профилей требуется специальное оборудование, позволяющее выполнять зондирование с высоким разрешением. В такой ситуации представляется адекватным сравнивать модельные распределения со средними по слою параметрами данных измерений, такими как среднеквадратическое отклонение (СКО). Как видно (рис. 3.16), рассчитанные профили не выходят из диапазона СКО измеренных характеристик. Это позволяет считать модель приемлемой для получения количественной оценки влияния биоирригации на биогеохимические процессы в донных отложениях.

### 3.3.4 Чувствительность модели

Как показали результаты расчетов при различных значениях модельных параметров, константы скоростей реакций окисления веществ, описываемых моделью, практически не влияют на конечный результат, т.е. модельное

решение к ним не чувствительно. Вместе с тем, другие модельные параметры, такие как константа Моно для нитратов, константы адсорбции фосфатов и аммония, пористость донных отложений, константа разложения лабильного органического вещества и коэффициент биоирригации оказывают заметное влияние на результаты моделирования. Наибольшая чувствительность обнаружена к изменению пористости донных отложений ( $\Phi$ ) и содержанию органического вещества. Результаты расчетов концентрации фосфатов, нитратов и сульфатов в поровой воде на станции 2L при различных значениях пористости донных отложений представлены на рис. 3.17.

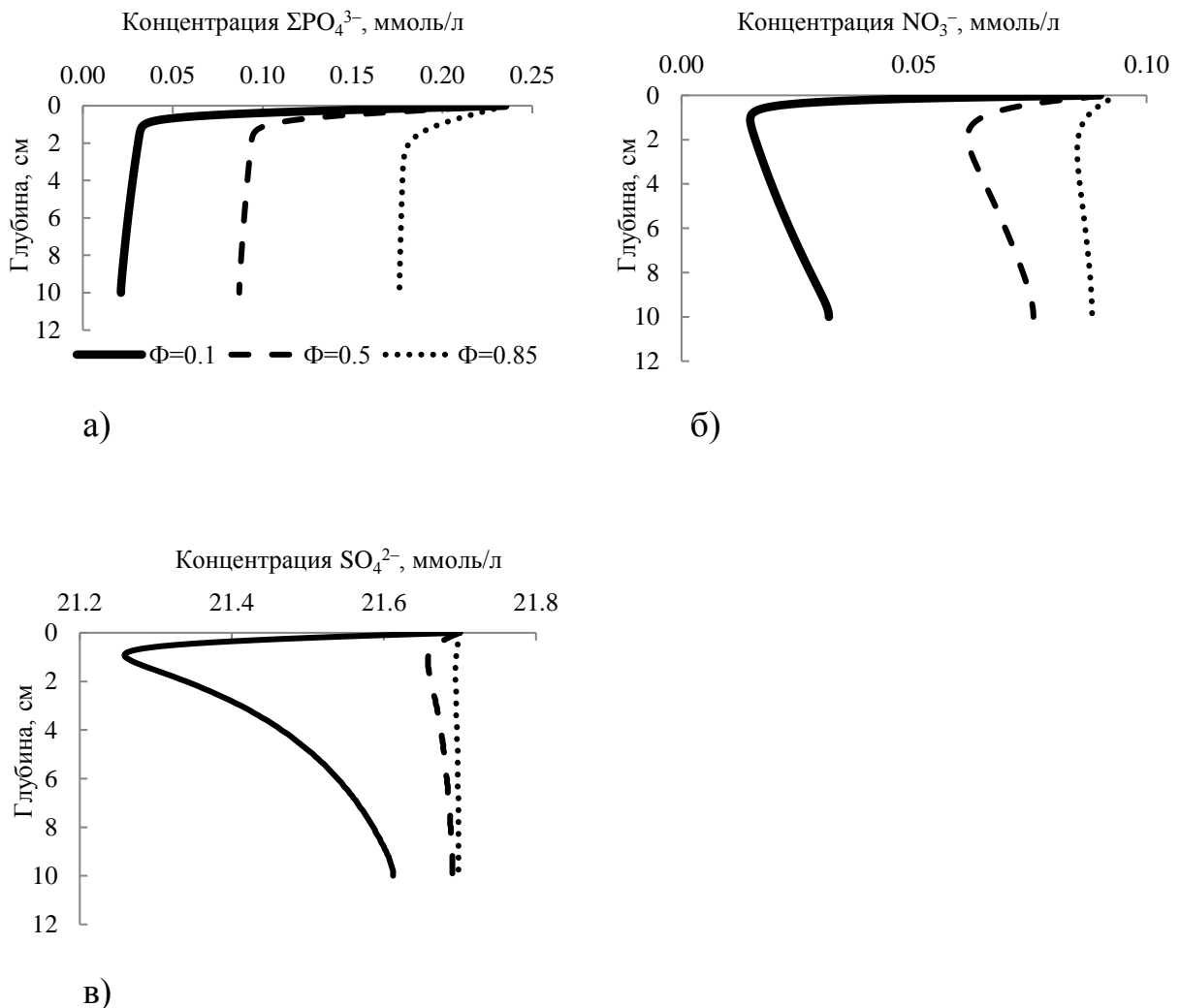


Рис. 3.17. Вертикальные профили концентрации фосфатов (а), нитратов (б) и сульфатов (в) в поровой воде на станции 2L при различных значениях пористости донных отложений

Как видно (рис. 3.17), изменение соотношения объема пор и твердой фракции в донных отложениях приводит к значительным изменениям в профилях концентраций биогенных соединений и сульфатов. Повышение пористости ведет к увеличению концентраций нитратов и сульфатов на всех горизонтах за счет роста их эффективной диффузии, а также снижения скоростей реакций разложения и окисления органического вещества, т.е. более медленному расходованию нитратов и сульфатов. В отличие от нитратов и сульфатов концентрация фосфатов снижается, и в профиле отсутствует промежуточный минимум. Значительное снижение концентрации фосфатов в верхнем 1-2 сантиметровом слое связано, по всей видимости, с процессом адсорбции, приводящим к захоронению фосфатов. Последующее снижение концентрации  $\Sigma\text{PO}_4^{3-}$  с глубиной протекает очень слабо. Влияние пористости на вертикальные профили аммония в поровой воде и железа в твердой фазе донных отложений незначительно. По результатам численных экспериментов было установлено, что наилучшее согласие данных наблюдений и модельных результатов достигается при значении пористости донных отложений 0.85.

Известно, что изменения содержания органического вещества в донных отложениях в восточной части Финского залива по сезонам года весьма значительны [93]. Вместе с тем модельные расчеты выполняются при задании постоянного (измеренного в фиксированный момент времени) значения концентрации органического вещества на верхней границе донных отложений. Содержание кислорода в поровых водах, как одного из основных окислителей органического вещества, должно зависеть от изменения его содержания в донных отложениях. С целью проверки правильности реакции модели на эти изменения, были выполнены расчеты модельных характеристик, в том числе и кислорода, при различной концентрации органического вещества на верхней границе донных отложений (рис. 3.18). Эти расчеты можно рассматривать и как эксперименты по чувствительности модельного решения к заданию концентрации органического вещества на

верхней границе в твердой фазе донных отложений.

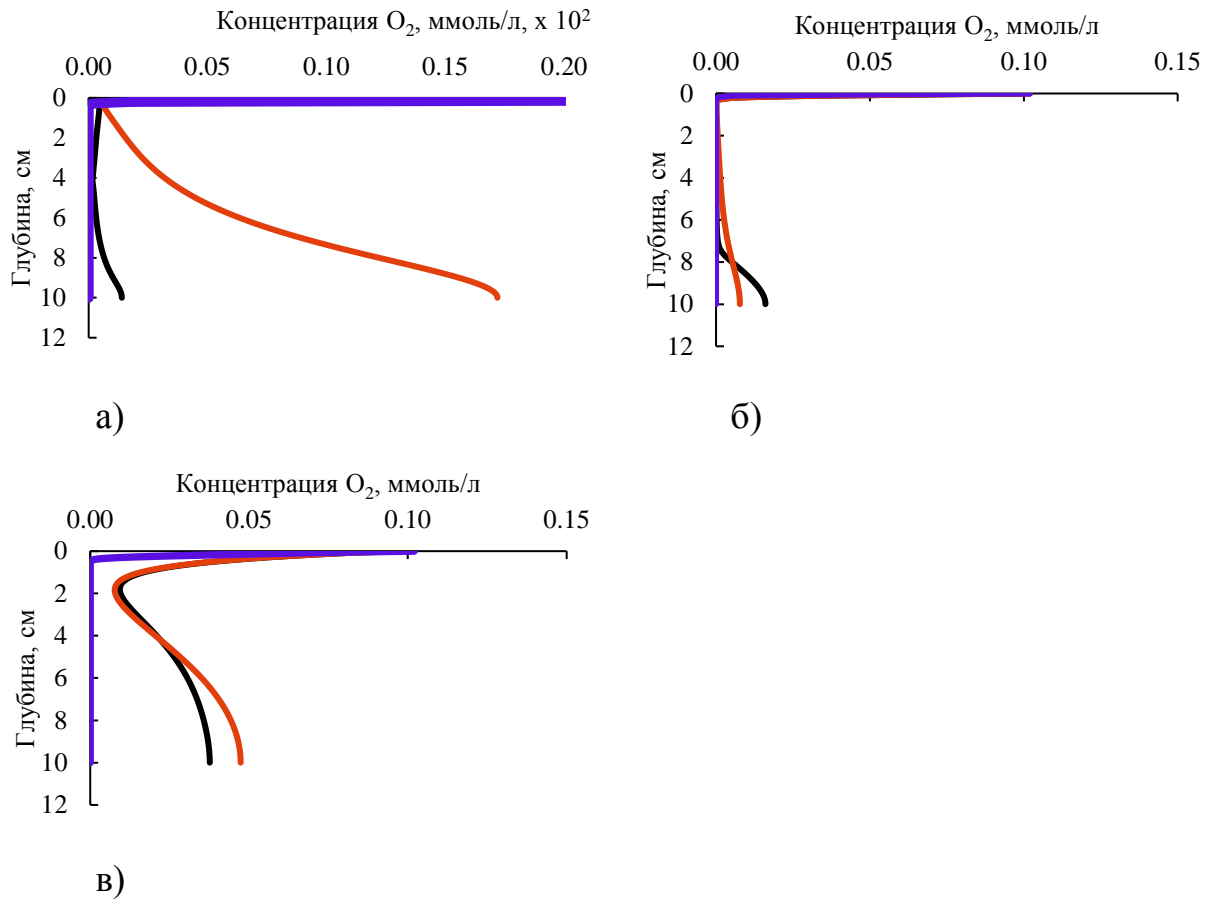


Рис. 3.18. Вертикальные профили концентрации кислорода при концентрации органического вещества 4.5% (а), 1% (б) и 0.1 % (в) в твердой фазе донных отложений на станции 2L. Черные кривые – профили концентраций при  $t=0$ , красные и синие кривые – установившееся решение через 5 лет после начала счета при наличии и отсутствии биоирригации, соответственно

Как видно, снижение концентрации органического вещества в твердой фазе донных отложений способствует менее интенсивному расходованию кислорода и увеличению глубины его проникновения в донные отложения. При низком содержании органического вещества (0.1 %) глубина проникновения кислорода через 5 лет счета составляет 0.25 мм (при отсутствии биоирригации) и 1.3 см (при учете биоирригации). При более

высоком содержании органического вещества вклад биоирригации менее значителен.

### 3.3.5 Модельные оценки геохимических изменений в донных отложениях

Оценки влияния полихет *Marenzelleria* spp. на геохимические изменения в донных отложениях проводились в работах [24, 80, 94, 115, 125, 152]. Однако результаты этих исследований противоречивы. Так, например, ряд экспериментов, проведенных в восстановительных условиях среды или в глинистом типе грунта [80, 94, 152], выявляют незначительное влияние *Marenzelleria* spp. на вертикальное распределение фосфатов, нитратов и аммония в донных отложениях, противоположные результаты были получены в исследованиях, проведенных в песчаном грунте [101]. По всей видимости, влияние полихет на химические характеристики донных отложений является ограниченным в грунтах с пониженной проницаемостью (глинистые) и/или в условиях бескислородных донных отложений [152]. Последнее вполне логично, ведь если в придонном слое наблюдается недостаток кислорода, даже при наличии интенсивного вертикального обмена поступление  $O_2$  вглубь донных отложений мало и не способно вызвать значительных геохимических изменений в них.

В экспериментах [152] в условиях высокой численности *Marenzelleria* spp. (2000 экз./м<sup>2</sup>) в 3 раза возрастает выход аммония из донных отложений по сравнению с контрольной камерой (в результате микробного производства аммония и частично за счет экскреции); при высокой численности полихет выявлено также увеличение выхода фосфатов и увеличение захоронения нитритов+нитратов, однако эти изменения статистически незначимы (табл. 3.2).

В работе [94] выявлено, что в биотурбация «стимулирует» нитрификацию за счет увеличения площади поверхности с доступом как аммония, так и кислорода.



Вследствие повышенной нитрификации скорость денитрификации также обычно возрастает, но этот эффект не всегда ясен.

Турбация и ирригация полихетами *Marenzelleria* spp. донных отложений, по всей видимости, должны приводить к снижению содержания фосфора в водной среде за счет его захоронения в донных отложениях и накоплению азота, поскольку улучшение кислородных условий приводит к уменьшению спроса на нитраты как акцептор электронов, и окисленный азот остается в системе [85]. При этом в поровой воде донных отложений ожидается снижение концентрации фосфора и аммония, увеличение концентраций окисленных форм азота.

Тем не менее, при сопоставлении результатов разных экспериментов следует учитывать следующие их особенности: 1) временной масштаб проведения эксперимента (часы/дни/месяцы); 2) численность полихет; 3) вид исследуемых полихет *Marenzelleria* (*arctica*, *neglecta* или *viridis*) в виду их физиологических и иных различий; 4) иные особенности эксперимента (район исследования, соленость вод, концентрация биогенных веществ, тип органического вещества, тип грунтов (песчаный/глинистый), сезон года и т.д.).

В таблице 3.8 сведены результаты лабораторных экспериментов по изменению потоков биогенных соединений в присутствии полихет *Marenzelleria*.

Таблица 3.8

Изменения потоков биогенных веществ в присутствии полихет *Marenzelleria* и условия проведения лабораторных экспериментов

Район	Вид полихет	Численность, экз./м <sup>2</sup>	Период наблюдения	Изменения потоков *			Источник
				PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>	NO <sub>x</sub> <sup>-</sup>	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	
Odense Fjord	<i>viridis</i>	1200	1 месяц	–	↑ захоронения (стат. незнач.)	↑	[101]
Висленский залив	<i>spp.</i>	2000	5 недель	↑ (стат. незнач.)	↑ захоронения (стат. незнач.)	↑	[152]
Финский залив	<i>spp.</i> (наиболее вероятно <i>arctica</i> )	4000	14 дней	Стат. знач. изменения получены только во 2-й день эксперимента			[81]
				↑	↓	↑	
Стокгольмский архипелаг	<i>viridis</i>	5000	29 дней	↑ (стат. незнач.)	↑ захоронения (стат. незнач.)	↑ (стат. незнач.)	[94]

\* – указываются увеличение (↑) или уменьшение (↓) потоков биогенных соединений из донных отложений в придонную воду в присутствии полихет *Marenzelleria* относительно контрольной (без организмов) камеры.

стат. незнач. – статистически незначимые изменения

Для оценки биогеохимических изменений в донных отложениях вследствие жизнедеятельности полихет *Marenzelleria* spp. в течение 5 лет на модели CANDI были проведены численные эксперименты. Для условий станции 2UGMS было выполнено 2 эксперимента. Первый эксперимент: предполагается, что полихеты присутствуют в донных отложениях, их численность стабилизировалась на уровне 1000 экз./м<sup>2</sup> и остается постоянной на протяжении 5 лет, тогда коэффициент биоирригации  $\alpha = 33 \text{ год}^{-1}$ . Второй эксперимент: предположим, что полихеты отсутствуют ( $\alpha = 0 \text{ год}^{-1}$ ). Оказалось, что более всего чувствительны к изменению коэффициента фосфаты и нитраты (рис. 3.19).

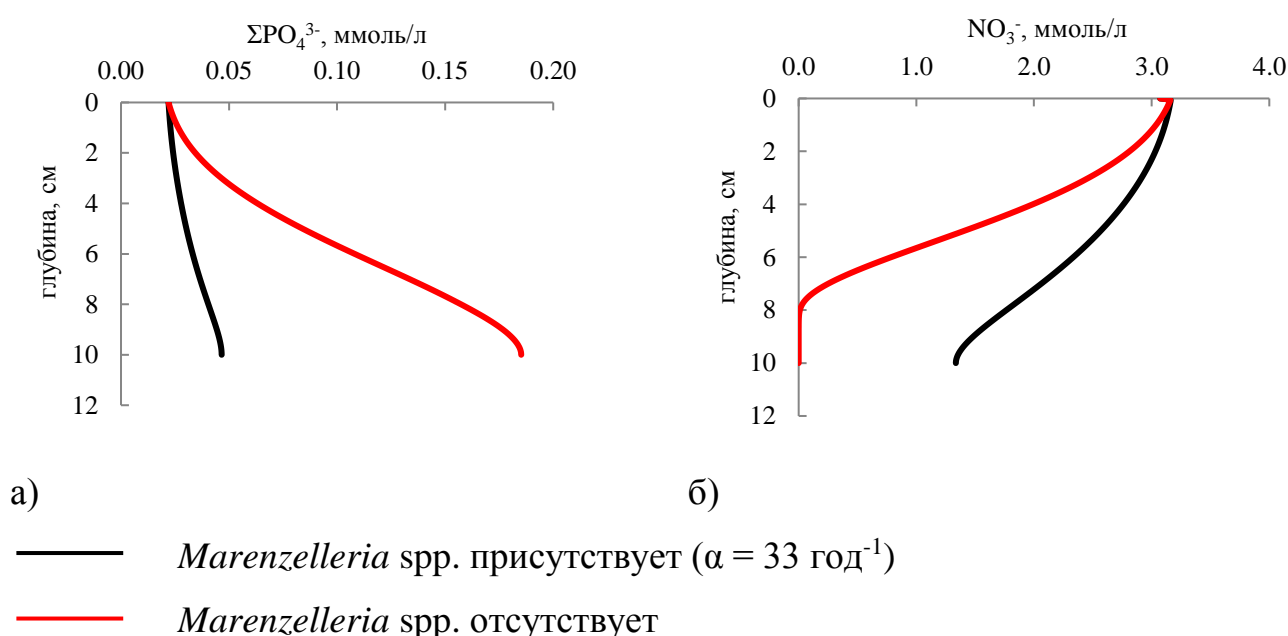
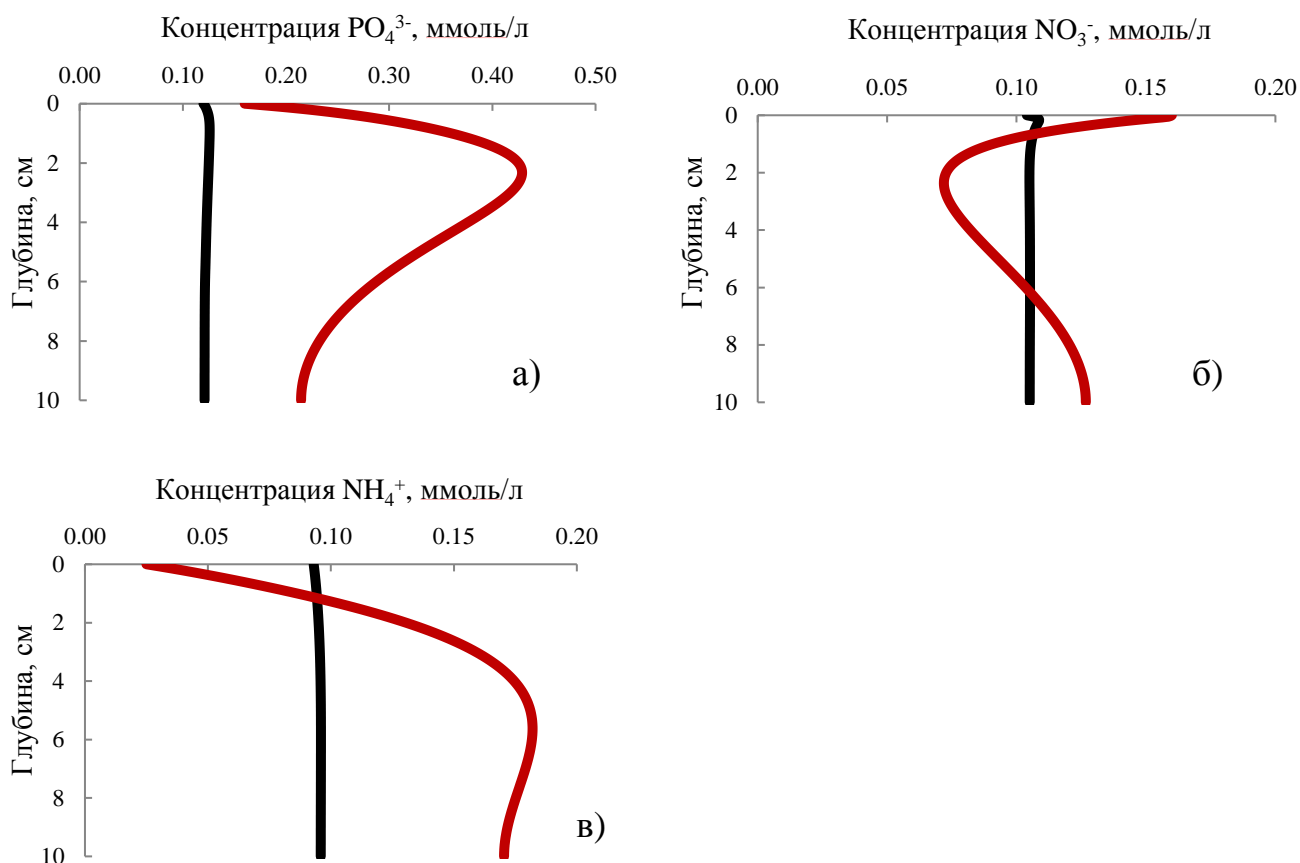


Рис. 3.19. Профили концентрации фосфатов (а) и нитратов (б) на станции 2UGMS в условиях отсутствия и присутствия биоирригации

Согласно модельным оценкам присутствие полихет в донных отложениях в численности 1000 экз./м<sup>2</sup> на протяжении 5 лет приводит к снижению средней концентрации фосфатов в поровой воде в 2.9 раза и росту концентрации нитратов в 1.7 раза в слое 0-10 см.

Кроме этого, на модели были проведены эксперименты по данным экспедиционных результатов о численности полихет. Так, было выбрано 2 станции, с высокой (ст. 2UGMS, 3912 экз./м<sup>2</sup>) и низкой (ст. 17F, 1328 экз./м<sup>2</sup>)

численностью *Marenzelleria* spp., для которых на модели получены установившиеся через 5 лет счета профили концентрации биогенных соединений в поровой воде донных отложений для станций (рис. 3.20).



— Ст. 2UGMS (высокая численность *Marenzelleria* spp.)  
 — Ст. 17F (низкая численность *Marenzelleria* spp.)

Рис. 3.20. Вертикальные профили распределения фосфатов (а), нитратов (б) и аммония (в) в поровой воде по результатам моделирования для станций с высокой и низкой численностью *Marenzelleria* spp.

По результатам моделирования (рис. 3.20) для исследуемых станций рассчитаны запасы веществ в поровой воде донных отложений. Через 5 лет в верхнем 10-см слое донных отложений для станции 17F получены более высокие запасы фосфатов (в 2.6 раза) и аммония (в 1.6 раза), чем для станции 2UGMS. Вместе с тем, запасы нитратов на обеих станциях оказались практически одинаковыми.

### Выводы к главе 3

На основе данных натуральных наблюдений о содержании растворенных веществ в поровой воде донных отложений и численности полихет *Marenzelleria* spp. в Финском заливе было выявлено, что в условиях более высокой численности полихет (4-х кратное превосходство) снижается концентрация фосфатов, нитратов и аммония вследствие их захоронения в твердой фазе донных отложений и/или выхода в придонную воду.

Также было выявлено, что биотурбационная деятельность *Marenzelleria* spp. в условиях их высокой численности приводит к снижению захоронения органического углерода в верхнем слое твердой фазы донных отложений. Существенного влияния биотурбации полихет на содержание валового железа и марганца в твердой фазе донных отложений не обнаружено.

Для оценки интенсивности биоирригации *Marenzelleria* spp. на исследуемых станциях в восточной части Финского залива были рассчитаны коэффициенты биоирригации. Минимальное значение коэффициента биоирригации –  $3.2 \text{ год}^{-1}$  – было получено для станции с численностью полихет  $240 \text{ экз./м}^2$ , максимальное –  $641 \text{ год}^{-1}$  для станции с численностью *Marenzelleria* spp.  $4080 \text{ экз./м}^2$ .

Бентосная диагенетическая модель CANDI была адаптирована для условий Финского залива. Верификация модели по данным наблюдений показала, что результаты модельных расчетов не противоречат данным натуральных наблюдений.

Проведенный анализ чувствительности модели показал, что модель чувствительна к изменению пористости донных отложений и содержанию органического вещества.

Согласно модельным оценкам, постоянная ирригация донных отложений видом-вселенцем через 5 лет может снизить запасы фосфатов и аммония в верхнем 10 см слое поровой воды донных отложений в 2.6 и 1.6 раза, соответственно. Таким образом, биоирригационная деятельность *Marenzelleria* spp. может существенно снизить внутреннюю биогенную нагрузку на водную среду залива.

#### **4. Моделирование будущего экологического состояния Финского залива в условиях изменения климата и с учетом воздействия полихет *Marenzelleria spp.***

Оценки биоирригационной активности вида-вселенца, выполненные по модели CANDI с использованием данных натуральных наблюдений, показывают, что вселение полихет *Marenzelleria spp.* оказало значительное влияние на межгодовые изменения биогеохимических условий в бентосном слое восточной части Финского залива. Этот фактор не учитывался ранее в расчетах изменений эвтрофирования в настоящем и будущем климате [11, 116, 136]. Для оценки воздействия вида-вселенца на эволюцию экосистемы залива в будущем климате в настоящей работе используется 3-х мерная эко-гидродинамическая модель эвтрофикации Балтийского моря SPBEM. Прямое включение модели CANDI с учетом эффектов вида-вселенца в SPBEM осложняется многокомпонентностью модели CANDI, включающей существенно большее число переменных (химических соединений), чем имеется в модели SPBEM. Поэтому здесь применяется альтернативный, более простой подход: в подмодель бентосного слоя, входящую в состав модели SPBEM, вводится параметризация, учитывающая эффекты вида-вселенца.

##### **4.1 Санкт-Петербургская модель эвтрофикации (Saint-Petersburg Baltic Eutrophication Model, SPBEM) и модификация подмодели бентосного слоя для учета биоирригационной активности *Marenzelleria spp.***

SPBEM представляет собой совместную трехмерную эко-гидродинамическую модель, состоящую из подмоделей гидротермодинамики [28, 121, 122] и биогеохимических циклов [139].

Гидродинамический модуль модели [122], состоит из моделей циркуляции моря и морского льда. Модель морского льда позволяет рассчитывать скорость дрейфа, толщину и площадь ледового покрытия, толщину снега на поверхности

льда. Модель циркуляции моря основана на полных уравнениях гидротермодинамики океана в приближениях Буссинеска и гидростатики. Основные прогностические переменные модели – вектор скорости течений, температура и соленость воды, уровень моря. Рассчитанные в гидродинамическом модуле скорости течений используются в уравнениях переноса и трансформации компонентов биогеохимического модуля. Этот модуль [139] (рис. 4.1) состоит из моделей пелагиали и бентали, описывающих биогеохимические циклы азота, фосфора и кремния в водной толще и донных осадках.

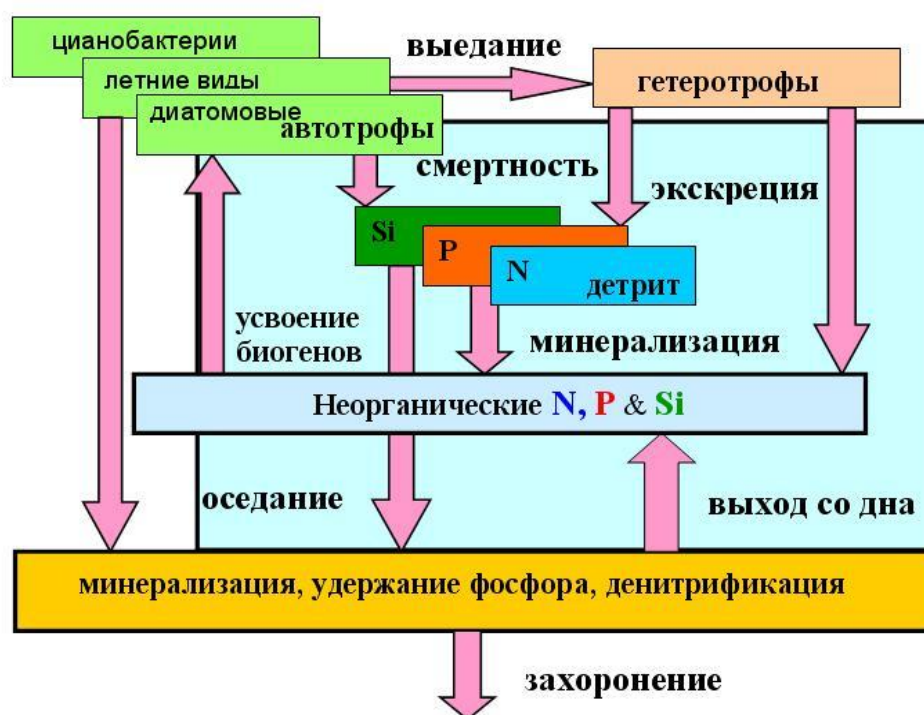


Рис. 4.1. Биогеохимический модуль SPBEM [139]

Основными переменными пелагической модели являются: 3 вида фитопланктона, зоопланктон, детрит азота и фосфора, аммоний, нитраты+нитриты, фосфаты и растворенный кислород. Моделируемые потоки: первичная продукция фитопланктона и расходование биогенных веществ, азотфиксация, поедание пищи зоопланктоном и его экскреция, вымирание фитопланктона и седиментация, минерализация органического вещества в водной толще и донных отложениях, денитрификация и захоронение, фотосинтетическая

аэрация, потребление кислорода. Суммарные количества биологически доступных фракций всех форм азота, фосфора и кремния в верхнем, «активном» слое донных осадков рассматриваются как 3 основные переменные модели бентали.

Горизонтальное разрешение современной версии модели SPBEM составляет 9.3 км, вертикальное разрешение – 2 м в верхнем 100-метровом слое моря и 5 м в нижележащих слоях.

В модели эвтрофикации Балтийского моря запасы фосфора в бентосном слое увеличиваются из-за оседания автотрофов и детрита под воздействием силы тяжести, а расходуются при минерализации органического вещества. Уменьшение запасов азота и фосфора в донных отложениях зависит от окислительно-восстановительных условий. Минерализованный фосфор частично удерживается в донных отложениях, а оставшаяся часть поступает в придонный слой воды в виде фосфатов. Минерализованный азот частично возвращается в виде аммонийного окисленного минерального азота в воду, а оставшаяся часть выводится из системы в результате денитрификации.

Влияние полихет *Marenzelleria* spp. на процессы в бентосном слое сводится к изменению пористости донных отложений в результате их жизнедеятельности. Это, в свою очередь, приводит к увеличению глубины проникновения кислорода в донные отложения. Следствием этих процессов является уменьшение выхода в воду фосфора (в виде фосфатов) и увеличение захоронения фосфора при связывании последнего с железом, а также увеличение выхода в воду азота в виде нитритов и нитратов и уменьшение денитрификации. В связи с этим учет влияния вида-вселенца в модели SPBEM выражается в изменении параметризаций, отвечающих за перераспределение минерализованных форм азота и фосфора в донных отложениях. Влияние полихет *Marenzelleria* spp. может быть представлено дополнительным безразмерным слагаемым  $\delta_{ir}$  в формулах расчета коэффициентов удержания азота  $n_N$  и фосфора  $n_P$ .  $\delta_{ir}$  представляет собой



произведение двух множителей, отвечающих за увеличение площади окисленного слоя и глубины проникновения кислорода в результате биотурбации полихет [85].

На рисунке 4.2 показана зависимость параметров  $n_P$  и  $n_N$ , потоков выхода нитратов ( $O_{BO}$ ) и денитрификации ( $W_{BR}$ ), потоков выхода фосфатов ( $O_{BP}$ ) и удержания фосфора донными отложениями ( $X_P$ ) в зависимости от концентрации придонного кислорода при характерных для Финского залива значениях содержания азота ( $26000 \text{ мгN/м}^2$ ) и фосфора ( $6000 \text{ мгP/м}^2$ ) в донных отложениях и среднееголетних значениях придонной температуры ( $4 \text{ }^\circ\text{C}$ ) и солености ( $5 \text{ ‰}$ ).

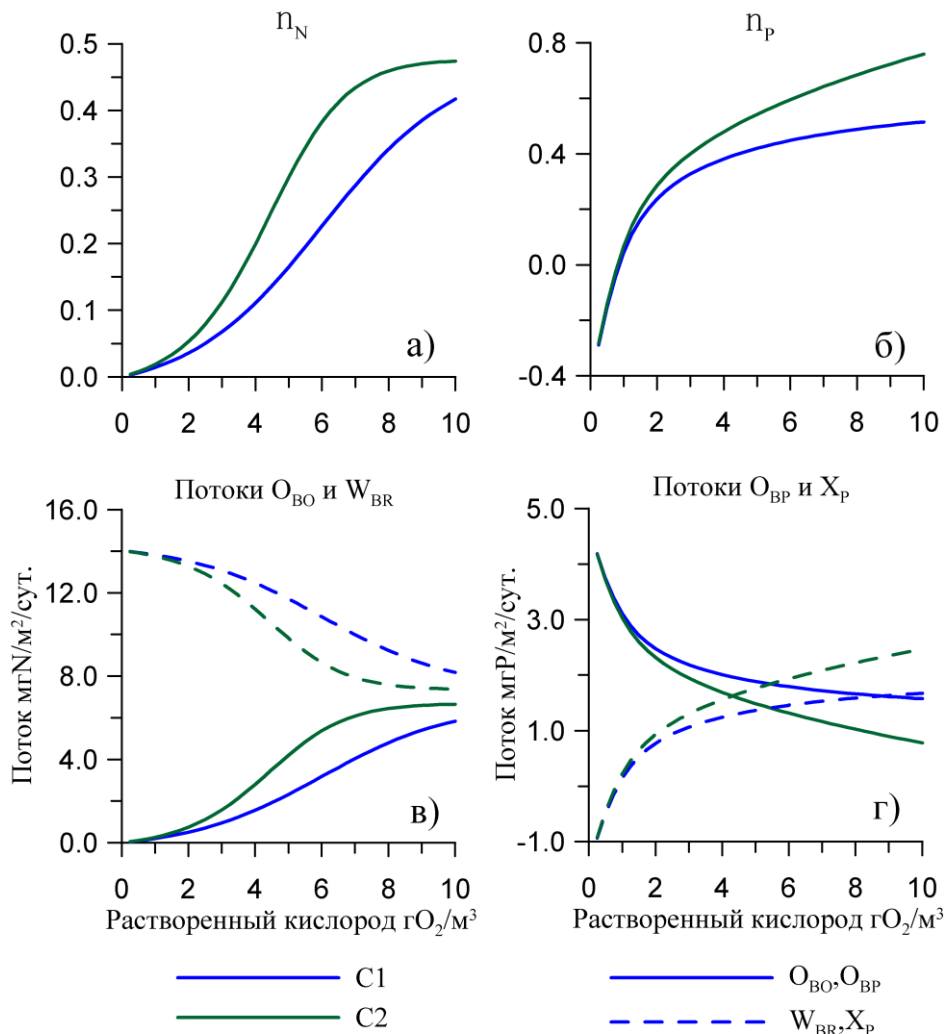


Рис. 4.2. Зависимость коэффициентов удержания азота  $n_N$  (а) и фосфора  $n_P$  (б), потоков выхода нитратов ( $O_{BO}$ ) и денитрификации ( $W_{BR}$ ) (в), потоков выхода фосфатов ( $O_{BP}$ ) и удержания фосфора донными отложениями ( $X_P$ ) (г) в зависимости от концентрации придонного кислорода. Синяя линия – C1, без учета влияния *Marenzelleria spp.*, зеленая – C2, с учетом влияния [85]

Как видно (рис. 4.2), разработанная параметризация учитывает влияние вида-вселенца в зависимости от кислородных условий. Поскольку влияние полихет сказывается в механическом воздействии на донные отложения, то при минимальных значениях концентрации придонного кислорода влияние также будет минимальным. В диапазоне от 2 до 8 гО<sub>2</sub>/м<sup>3</sup>, что соответствует естественной изменчивости содержанию кислорода в придонном слое, происходит увеличение выхода соединений азота и удержание фосфора донными отложениями, при этом уменьшается денитрификация и выход фосфора в воду. Данное поведение предлагаемой параметризации учета влияния вида-вселенца согласуется с экспериментальными исследованиями [68].

#### 4.2 Условия проведения численных экспериментов

Модельные расчеты по воспроизведению будущего состояния экосистемы Финского залива проводились с 2007 по 2040 гг. Атмосферные метеорологические воздействия задавались на основе расчетов, выполненных по модели общей циркуляции атмосферы и океана (МОЦАО) Центра Россби (RCAO) [67] для Балтийского региона. В качестве граничных условий в таких расчетах используются результаты сценарных расчетов глобального изменения климата по различным глобальным МОЦАО. Данные о распределении полихет *Marenzelleria* spp. в Балтийском море были взяты из базы данных Стокгольмского университета [113], в восточной части Финского залива численность вида задавалась по данным натурных наблюдений, полученным в ходе экспедиций РГГМУ в 2008-2013 гг. [9, 24].

Для изучения возможных последствий вселения *Marenzelleria* spp. для экосистемы Финского залива в условиях изменяющегося климата, было проведено 4 численных эксперимента: без учета влияния полихет *Marenzelleria* spp. (сценарий С1) и с их учетом (сценарий С2) по двум сценариям глобального изменения климата: согласно модели ECHAM5 Института Метеорологии им. Макса Планка, Гамбург, Германия [92, 134] (ЕС) и согласно модели HadCM3

Центра Хэдли в Великобритании [74] (Had). В обоих сценарных расчетах климата использовался сценарий выброса парниковых газов A1B, предполагающий быстрый экономический и популяционный рост, внедрение новых эффективных технологий. Для краткости указанные выше сценарии обозначим как C1\_EC, C2\_EC и C1\_Had, C2\_Had. Во всех модельных расчетах используется некоторый опорный сценарий изменения будущих биогенных нагрузок, основанный на оценках современных атмосферных выпадений и концентрации биогенных элементов в реках.

#### **4.3 Анализ эволюции экосистемы Финского залива в будущем климате с учетом воздействия полихет *Marenzelleria spp* по результатам моделирования**

Дальнейшее рассмотрение сконцентрировано на изменениях одного из индикаторов эвтрофикации – вредоносных цианобактерий. Факторами, контролирующими развитие этих фиксирующих атмосферный азот водорослей, являются температура и концентрация фосфора в воде. Согласно результатам моделирования, до 2040 г. температура воды фотического слоя в Финском заливе по обоим климатическим сценариям будет возрастать (рис. 4.3). Средние значения этой температуры за период 2007-2040 гг. по сценарию C1\_Had оказались несколько выше, чем по сценарию C1\_EC: 13.34 °C против 12.97 °C. Однако в отдельные годы разница в температурах между сценариями была больше, достигая 1-1.72 °C, что свидетельствует о значительной неопределенности в прогностических оценках температуры воды.

Согласно расчетам, рассматриваемый период характеризуется некоторым снижением летней биомассы цианобактерий в Финском заливе даже в «чисто климатических» сценариях C1\_EC и C1\_Had, что более ярко выражено в сценарии C1\_EC (рис. 4.4). В центральной части Балтийского моря подобных трендов не отмечается. Основная причина снижения биомассы цианобактерий связана с ослаблением вертикальной плотностной стратификации в заливе (в Центральной Балтике она усиливается) за счет изменений солёности (см. [135]). Усиление

речного стока Невы в будущем приводит к уменьшению солености, которое благодаря сильному ветровому перемешиванию в осенне-зимний период распространяется на всю водную колонку в восточной части залива. Эти изменения солености в нижнем слое оказываются больше, чем в верхнем слое, что и вызывает ослабление стратификации. В свою очередь, ослабление стратификации приводит к росту концентрации растворенного кислорода в придонном слое, что сдерживает выделение фосфатов из донных отложений, уменьшает их концентрацию в водной колонке и снижает летнюю биомассу цианобактерий. Эффект фосфатов превалирует над эффектом температуры, рост которой вызывает более раннее начало цветения цианобактерий.

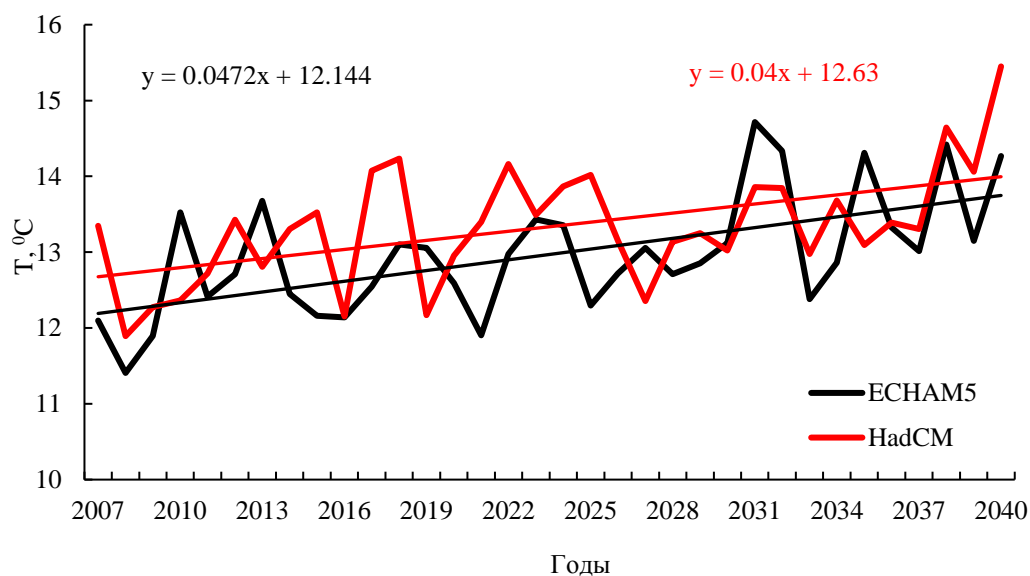


Рис. 4.3. Прогностические оценки изменения температуры воды фотического слоя Финского залива в летний период по двум сценариям изменения климата; линейные тренды изменчивости характеристик и уравнения трендов.

Отметим, что значения биомассы цианобактерий в реперном расчете с моделью ECHAM5 (сценарий C1\_EC) оказались примерно в 3 раза меньше, чем при использовании модели HadCM3 (сценарий C1\_Had) (табл. 4.1). Это различие обусловлено, по-видимому, двумя причинами: во-первых, из-за более высоких

летних температур (рис. 4.3) продолжительность периода цветения цианобактерий в сценарии C1\_Had больше, чем в сценарии C1\_EC, во-вторых, согласно расчетам, среднее за весь рассматриваемый период зимнее отношение N:P в воде составляет 4.4 и 3.2 соответственно в сценариях в C1\_EC и C1\_Had (рис. 4.5). Другими словами, экосистема заметно сильнее лимитирована по азоту в сценарии C1\_Had. Это означает, что после окончания цветения летних видов водорослей, в воде остается больше неорганического фосфора, что и приводит к большим значениям биомассы цианобактерий в сценарии C1\_Had.

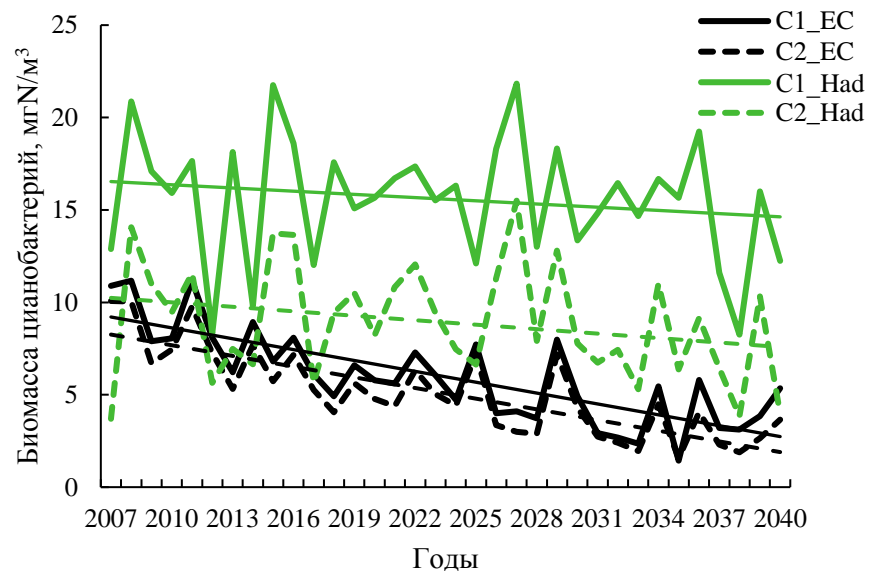


Рис. 4.4. Среднегодовые прогностические оценки изменений биомассы цианобактерий в Финском заливе при различных сценариях и линейные тренды этих изменений

Таблица 4.1

Осредненные за 2007-2040 гг. модельные оценки характеристик среды. В скобках – % относительно сценария C1.

Параметр/Сценарий	C1_EC	C2_EC	C1_Had	C2_Had
Биомасса цианобактерий, мг N/м <sup>3</sup>	5.97	5.08 (-14.9 %)	15.58	8.91 (-42.8 %)
Запасы P в донных отложениях, ктонн P/год	286	302 (+5.6 %)	291.3	296.4 (+1.75 %)

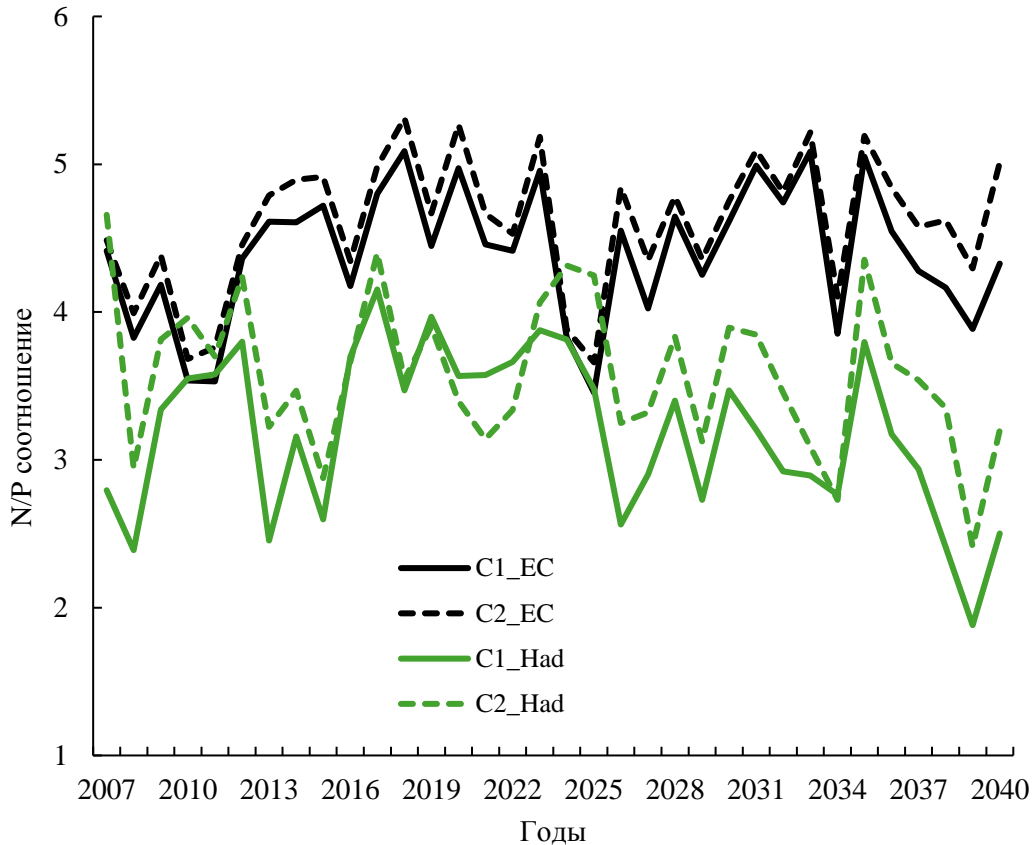


Рис. 4.5. Среднегодовые прогностические оценки изменений зимних N/P соотношений в Финском заливе при различных сценариях.

Учет в модели ирригационной деятельности *Marezzelleria* spp. (сценарии C2\_EC и C2\_Had) приводит к уменьшению летней биомассы цианобактерий (рис. 4.4, табл. 4.1). Этот эффект сильнее выражен в сценарии C2\_Had (уменьшение в среднем на 43%) , чем в сценарии C2\_EC (уменьшение на 15%). Интересно, что запасы фосфора в донных отложениях (рис. 4.6, табл. 4.1) реагируют на деятельность *Marezzelleria* spp. противоположным образом: запасы фосфора увеличиваются в сценарии C2\_EC на 5.6 %, а в сценарии C2\_Had - только на 1.75 %. Таким образом, модельная реакция экосистемы на учет эффектов *Marezzelleria* spp. оказалась сильнее в более теплом климате (сценарии с моделью HadCM3). Это утверждение подкрепляется расчетами изменения отношения N:P в воде: его увеличение в сценарии C2\_EC (по сравнению C1\_EC) составляет 0.2, тогда как в сценарии C2\_Had (по сравнению C1\_Had) оно равно 0.4. Другими

словами, учет эффектов *Marenzelleria* spp. в сценарии с моделью HadCM3 приводит к большему усилению фосфорной лимитации.

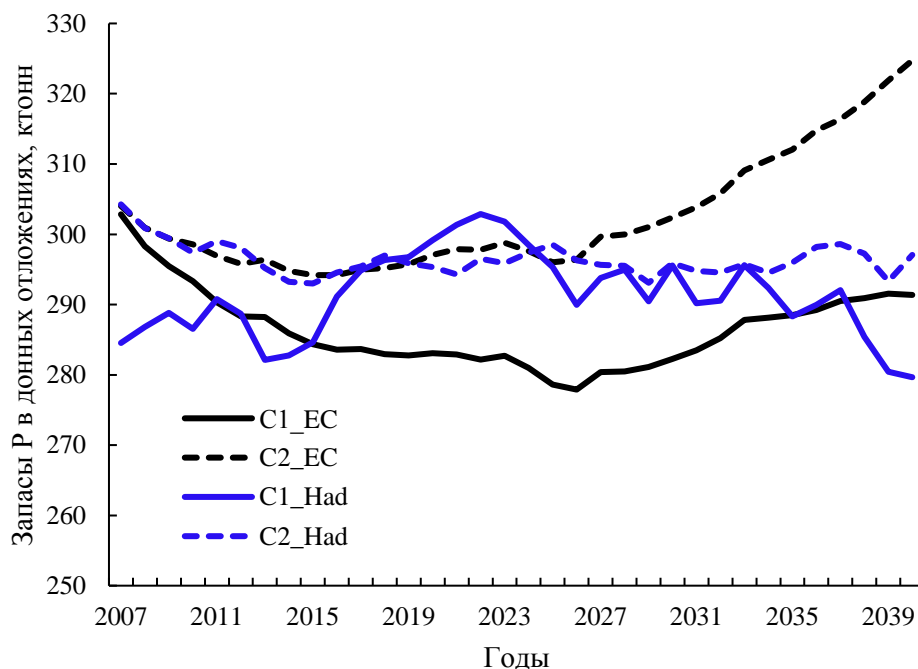


Рис. 4.6. Среднегодовые прогностические оценки запасов фосфора в донных отложениях Финского залива при различных сценариях.

#### Выводы к главе 4

Деятельности вида-вселенца *Marenzelleria* spp. может способствовать улучшению состояния экосистемы Финского залива в последующие три десятилетия за счет улучшения кислородных условий у дна. Согласно модельным результатам, учет ирригационной активности полихет может привести к снижению летней биомассы цианобактерий в фотическом слое воды (от 14.9 до 42.8 %) и увеличению запасов фосфора в донных отложениях (от 1.75 до 5.6 %). Эти изменения могут способствовать замедлению или снижению интенсивности протекания процесса эвтрофирования.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведенных исследований состоят в следующем.

1. Финский залив является одним из самых эвтрофированных подбассейнов Балтийского моря. Помимо антропогенного воздействия, заметную роль в ухудшении его экологического состояния играют природные климатические факторы. Результаты статистического анализа позволили сделать вывод о том, что гипоксические явления в восточной части Финского залива в 1990-х и 2000-х гг. обусловлены крупномасштабными изменениями атмосферных процессов, охватывающих весь Северо-Атлантический сектор. В частности, выявлена статистически значимая корреляционная связь (коэффициент корреляции Спирмена = 0.86) между зимними значениями индекса *NAO* и содержанием кислорода в глубинных слоях Финского залива в летний период.

2. Анализ данных натуральных наблюдений о содержании биогенных соединений в придонной воде и донных отложениях Финского залива свидетельствуют о влиянии биотурбации и биоирригации вида-вселенца *Marenzelleria* spp. на геохимические процессы в грунтах. Согласно проведенным расчетам, для группы станций с более высокой численностью полихет *Marenzelleria* spp. (4-х кратным превосходством) и более высокой биомассой (в 1.6 раза) были получены в 1.5 раза более низкие средние концентрации фосфатов, в 1.6 раза нитратов, в 1.7 аммония в поровой воде. Снижение концентрации фосфатов в поровой воде в условиях более высокой численности вида-вселенца свидетельствует, по всей видимости, о более интенсивном захоронении P в донных отложениях. Снижение концентраций нитратов и аммония в поровых водах может наблюдаться вследствие их захоронения в твердой фазе и/или выхода в придонную воду.

3. Согласно модельным оценкам (модель CANDI) через 5 лет в верхнем 10-см слое донных отложений для станции с высокой численностью полихет *Marenzelleria* spp. (3912 экз./м<sup>2</sup>) получены более низкие запасы фосфатов (в 2.6 раза) и аммония (в 1.6 раза), чем для станции с низкой (1328 экз./м<sup>2</sup>)



численностью полихет. Вместе с тем, запасы нитратов на обеих станциях оказались практически одинаковыми.

4. Деятельности вида-вселенца *Marenzelleria* spp. может способствовать улучшению состояния экосистемы Финского залива в ближайшие три десятилетия за счет улучшения кислородных условий у дна. Согласно модельным результатам SPBEM, учет ирригационной активности полихет может привести к снижению летней биомассы цианобактерий в фотическом слое воды (от 14.9 до 42.8 %) и увеличению запасов фосфора в донных отложениях (от 1.75 до 5.6 %). Эти изменения могут способствовать замедлению или снижению интенсивности процесса эвтрофирования.

**Список использованных источников**

1. Алексеев Д.К. Оценка экологического состояния шельфовой зоны арктических морей России: автореф. диссертации на соискание ученой степени кандидата географических наук: 25.00.36 / Алексеев Денис Константинович.- СПб., 2006.- 24 с.
2. Атлас льдов Финского залива.– СПб: Издание ГУНиО МО РФ, 2000.– С. 160.
3. Бирштейн Я.А., Романова Н.Н. Отряд бокоплав *Amphipoda* // Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищевая промышленность.- 1968.- С. 24-289.
4. Булгаков Н.Г., Левич А.П. Биогенные элементы в среде и фитопланктон: отношение азота к фосфору как самостоятельный регулирующий фактор // Успехи современной биологии. 1995. Т. 15, № 1. С. 13–23.
5. Волощук Е.В., Ерёмина Т.Р., Рябченко В.А. Моделирование биогеохимических процессов в донных отложениях в восточной части Финского залива с использованием диагенетической модели // Фундам. и прикл. гидрофиз. 2015. Т. 8, № 4. С. 106-113.
6. Всероссийский научно-исследовательский геологический институт имени А. П. Карпинского [Электронный ресурс] / Санкт-Петербург. Литологическая карта поверхности морского дна восточной части Финского залива. URL: <http://gissrv103.vsegei.ru/portal/apps/webappviewer/index.html?id=a7550800e1aa435f9d01239134fbfb90>. (дата обращения 10.12.2015).
7. Демерецкиене, Н. Е. Появление вида-вселенца *Evadne anonyx* и личинки *Dreissena Polymorpha* в пелагиале Юго-Восточной Балтики / Н. Е. Демерецкиене.- С .65-66 (Тезисы докладов международной конференции «Актуальные проблемы планктонологии»: 9-14 сентября 2012 г., г. Светлогорск: тезисы докладов / Гидробиол. о-во Рос. АН, Науч. совет по гидробиологии и ихтиологии ОБН РАН [и др.]. - Калининград: АтлантНИРО, 2012. – С. 100.

8. Ерёмина Т.Р., Бугров Л.Ю., Максимов А.А., Рябченко В.А., Шилин М.Б. Воздействия изменения климата на морские природные системы // Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации / М.: Фед. Служба по Гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды. 2014. С. 615 – 643.

9. Ерёмина Т.Р., Волощук Е.В., Максимов А.А. Оценка биогеохимических изменений в донных отложениях восточной части Финского залива вследствие вселения полихет *Marenzelleria* spp. // Известия РГО. 2016. Т. 148, вып. 1. С. 55-71.

10. Ерёмина Т.Р., Густоев Д.В., Цепелев В.Ю. Исследование долгопериодных изменений гидрометеорологических характеристик восточной части Финского залива в 1958–2009 гг. // Геофизическая гидродинамика. 2013. Т. 6, № 9. С. 41–47.

11. Ерёмина Т.Р., Исаев А.В., Рябченко В.А. Оценка и прогноз тенденций в эволюции экосистем восточной части Финского залива при различных сценариях изменения биогенной нагрузки в будущем климате // Ученые записки РГГМУ. 2014. № 36. С. 118-127.

12. Ерёмина Т.Р., Карлин Л.Н. Современные черты гидрохимических условий в восточной части Финского залива / Ерёмина Т.Р., Карлин Л.Н. // Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы /Под ред. А.Ф. Алимова, С.М. Голубкова.–СПб.-М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. С. 24-38.

13. Ерёмина Т.Р., Максимов А.А., Волощук Е.В. Влияние изменчивости климата на кислородный режим глубинных вод восточной части Финского залива // Океанология. 2012. Т. 52, № 6. С. 1–9.

14. Ершова А.А. Комплексная оценка поступления биогенных веществ с водосбора реки Нева в восточную часть Финского залива: автореф. диссертации на соискание ученой степени кандидата географических наук: 22.00.36 / Ершова Александра Александровна.-СПб., 2013.- 28 с.

15. Зуев Ю.А. Многолетняя динамика донных сообществ под воздействием гидростроительства в Лужской губе // Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы. Материалы Всероссийской конференции молодых ученых. 2013. С. 126–128.

16. Зуев Ю.А., Сендек Д.С., Успенский А.А., Дарсия Н.А. Роль чужеродных видов макрозообентоса в кормовой базе рыб-бентофагов восточной части Финского залива // Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов. Труды III Балтийского морского форума. – Калининград. 2015. С. 31–33.

17. Интегрированное управление водными ресурсами Санкт-Петербурга и Ленинградской области / Под ред. А.Ф. Алимова, СПб: Vorey Print, 2001. С. 415.

18. Кондратьев С.А. Основные положения концепции снижения негативного антропогенного воздействия на Финский залив и научная обоснованность плана действий Хелком по Балтийскому морю в отношении России // Региональная экология. 2010. № 4 (30). С. 44-50

19. Левич А.П., Максимов В.Н., Булгаков Н.Г. Теоретическая и экспериментальная экология фитопланктона: управление структурой и функциями сообществ. М.: Изд-во НИЛ, 1997. 192 с.

20. Левков Э.А., Свиридов Н.И. Гляциодислокации дна Балтийского моря // Тектонические исследования в Белоруссии / под ред. Гарецкого Р.Г.-Минск, 1983.-С.168-174.

21. Максимов А.А. Изменения в донных сообществах восточной части Финского залива после вселения полихеты *Marenzelleria neglecta* // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2009. № 2. С. 14–22.

22. Максимов А.А. Крупномасштабная инвазия *Marenzelleria* spp. (Polychaeta; Spionidae) в восточной части Финского залива Балтийского моря // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 19–31.

23. Максимов А.А. Биологическая инвазия в зоне критической солёности: интродукция полихет *Marenzelleria arctica* в восточную часть Финского залива Балтийского моря // Труды Зоологического института РАН. 2013. Приложение № 3. С. 161-167.

24. Максимов А.А., Ерёмина Т.Р., Ланге Е.К., Литвинчук Л.Ф., Максимова О.Б. Режимная перестройка экосистемы восточной части Финского залива вследствие инвазии полихет *Marenzelleria arctica* // Океанология. 2014. Т.54, № 1. С. 52–59.
25. Малявин С. А., Березина Н.А., Хванг Дж.-Ш. О находке *Chelicorophium curvispinum* Sars 1895 (Amphipoda: Crustacea) в Финском заливе Балтийского моря // Зоологический журнал. 2008. Т. 87, № 6. С 643–649.
26. Маркова Е. Г., Кондратьев С. А. Биогенная нагрузка на российскую часть Финского залива // Материалы Международного экологического форума «День Балтийского моря». СПб., 2010. С. 45–46.
27. Мартынова М.В. Азот и фосфор в донных отложениях озёр и водохранилищ. Изд-во Наука. – М: 1984, - 160 с.
28. Неелов И.А. Математическая модель синоптических вихрей в океане // Океанология. 1982. Т. 22, № 6. С.875 – 885.
29. Орлова М.И., Рябчук Д.В., Спиридонов М.А. Геолого-геоморфологическая характеристика восточной части Финского залива и типология донных биотопов // Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы /Под ред. А.Ф. Алимova, С.М. Голубкова.–СПб.-М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008.–С. 59-75.
30. Осадчих В.Ф. 1971. Биологические и экологические особенности корофиид (*Corophium Latreille, 1806*) Северного Каспия // труды Каспийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства. Т. 26, С. 100-116.
31. Панов В.Е. Биологическое загрязнение как глобальная экологическая проблема: международное законодательство и сотрудничество // Сборник материалов Круглого стола в рамках Всероссийской конференции по экологической безопасности (4-5 июня 2002 г.) М.: МСОП — Всемирный союз охраны природы, Представительство для России и СНГ, 2002, С. 22-40.
32. Проект «Моря СССР». Гидрометеорология и гидрохимия морей. В 10 томах. Т. III. Балтийское море. Вып. I. Гидрометеорологические условия. Под ред. Ф.С. Терзиева, В.А. Рожкова, А.И. Смирновой.– СПб.: Гидрометеиздат,

1991.– 240 с.

33. Романова Н.Н. 1963. Способы питания и пищевые группировки донных беспозвоночных Северного Каспия // Труды Всес. Гидробиол. Об-ва АН СССР. Т. 13, С. 146-177. Количественное распределение и экология корофиид (Crustacea, Amphipoda, Corophium) Каспийского моря // Бюл. Моск. Об-ва испыт. Природы. Отд. Биол. Т. 80, № 3. С. 51-63.

34. Скакальский Б.Г, Шпаер И.С. Режим и баланс биогенных веществ водной системы р. Нева Невская губа - Восточная часть - Финского залива // Труды ГГИ. 1988. вып. 321. С.79-91.

35. Смирнов Н.П., Воробьев В.Н., Качанов С.Ю. Северо-Атлантическое колебание и климат. СПб.: изд. РГГМУ, 1998. 122 с.

36. Солощук П.В. Изменение климата и ледовых условий водной системы Финский залив – Невская губа – река Нева в осенне-зимний период за последние 15 лет // Ученые записки РГГМУ. 2010. № 14. – С. 34-41.

37. Сулопарова О.Н., Мицкевич О.И., Зуев Ю.А., Терешенкова Т.В., Хозяйкин А.А., Шурухин А.С. Изменение биопродуктивности прибрежной зоны восточной части Финского залива в районах строительства портов // Морские берега – эволюция, экология, экономика. Материалы XXIV Международной береговой конференции, посвященной 60-летию со дня основания Рабочей группы «Морские берега». Рабочая группа «Морские берега», Российский государственный гидрометеорологический университет. 2012. С. 83–86.

38. Усенков С.М. Донные отложения как индикаторы загрязнения восточной части Финского залива. Навигация и гидрография. 2005. № 20-21. С. 164-175.

39. Фрумин, Г.Т. Динамика поступления биогенных элементов в Невскую губу со стоком реки Невы и ее рукавов / Г.Т. Фрумин // Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы /Под ред. А.Ф. Алимова, С.М. Голубкова.–СПб.-М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. С. 20-23.

40. Экосистемные модели. Оценка современного состояния Финского

залива. Вып. 5, часть 2. Гидрометеорологические, гидрохимические, гидробиологические, геологические условия и динамика вод Финского залива / Под ред. И.Н. Давидана, О.П. Савчука СПб: Гидрометеиздат, 1997. - 450 с.

41. Aller R. C. Diagenetic processes near the sediment-water interface of Long Island Sound: I. Decomposition and nutrient element chemistry (S, N, P) // *Adv. Geophysics*. 1980a. V. 22. P. 237-350.

42. Aller R. C. Diagenetic processes near the sediments-water interface of Long Island Sound: II. Fe and Mn. // *Adv. Geophysics*. 1980b. V. 22. P. 351-415.

43. Aller R. C. Quantifying solute distributions in the bioturbated zone of marine sediments by defining an average microenvironment // *Geochim. Cosmochim. Acta*. 1980c. V. 44, N 12. P. 1955-1965.

44. Aller R.C. Bioturbation and remineralization of sedimentary organic matter: Effects of redox oscillation // *Chemical geology*. 1994. 114. P. 331-345.

45. Aller R.C. Transport and reactions in the bioirrigated zone, *in* The Benthic Boundary Layer: Transport processes and biogeochemistry, B. Boudreau and B. B. Jørgensen, eds., Oxford Press, 2001. 269-301.

46. Almroth-Rosell E., Eilola K., Kuznetsov I. et al. A new approach to model oxygen dependent benthic phosphate fluxes in the Baltic Sea // *J. Mar. Syst.* 2015. 144. P. 127 – 141.

47. Andersen F.Ø., Kristensen E. The importance of benthic macrofauna in decomposition of microalgae in a coastal marine sediment // *Limnol. Oceanogr.* 1992. N 37(7). P. 1392-1403.

48. Baltic Sea Alien Species Database, 2007. Olenin S, Daunys D, Leppäkoski E, Zaiko A (editors). Retrieved: November 15, 2007, from <http://www.corpi.ku.lt/nemo/>

49. Berezina N.A. Expansion of the North American amphipod *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 to the Neva Estuary (easternmost Baltic Sea) / *Oceanologia*. 2007. V. 49, N 1. P. 129–135.

50. Berg, P., S. Rysgaard, P. Funch and M. K. Sejr. Effects of bioturbation on solutes and solids in marine sediments // *Aquat. Microb. Ecol.* 2001. 26. P. 81–94.

51. Bemmer R. A. An idealized model of dissolved sulfate distribution in recent

sediments // *Geochim. Cosmochim. Acta*. 1964. V. 28, N. 9. P. 1497-1503.

52. Berner R. A. Early diagenesis. A Theoretical Approach // Princeton Univ. Press. 1980. P. 241.

53. Berner R. A. Kinetic models for the early diagenesis of nitrogen, sulfur, phosphorus, and silicon in anoxic marine sediments, in Goldberg E. D., ed., *The Sea*. V. 5: John Wiley & Sons. New York. 1974. P. 427-450.

54. Bick A. and Burckhard R. First evidence of *Marenzelleria viridis* Polychaeta (Spionidae) for the Baltic Sea region, with a sorting key for spionides of the Baltic Sea // *Mitt. Zool. Mus.* 1989. Berl., N 65. P. 237-247.

55. Billen G. An idealized model of nitrogen recycling in marine sediments // *American J. of Science*. 1982. 282. P. 512-541.

56. Bochert R. D. Fritzsche D., Burckhardt R. Influence of salinity and temperature on growth and survival of the planktonic larvae of *Marenzelleria viridis* (Polychaeta, Spionidae) // *J. Plankton Res.* 1996. 18(7). P. 1239 – 1251.

57. Bochert A., Richard D. and Bochert R. *Marenzelleria cf. viridis* and the sulphide regime // *Aquat. Ecol.* 1997. 31 (2). P. 223-231.

58. Boudreau B. P. A method-of-lines code for carbon and nutrient diagenesis in aquatic sediments // *Computers and Geosciences*. 1996. Vol. 22. P. 479-496.

59. Boudreau B.P. Diagenetic models and their implementation: modeling transport and reactions in aquatic sediments / Bernard P. Boudreau. Berlin; Heidelberg; New York; Barcelona; Budapest; Hong Kong; London; Milan; Paris; Santa Clara; Singapore; Tokyo: Springer 1996.

60. Boudreau B.P. Is burial velocity a master parameter for bioturbation? // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 1994. 58. P. 1243–1249.

61. Boudreau B.P. and Canfield D. A comparison of closed- and open-system models for porewater pH and calcite-saturation state // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 1993. V. 57. P. 317-334.

62. Christensen E. R. A model for radionuclides in sediments influenced by mixing and compaction // *J. Geophys. Res.* 1982. V. 87, no. C1. P. 566-572.

63. Christensen P.B., Rysgaard S., Sloth N.P., Dalsgaard T. and Schwærter S.



Sediment remineralization, nutrient fluxes, denitrification and dissimilatory nitrate reduction in an estuarine fjord with sea cage trout farms // *Aquat. Microb. Ecol.* 2000. 21. P. 73–84.

64. Den Hartog C., Van den Brink F. W. B., van der Velde G. Why was the invasion of the river Rhine by *Corophium curvispinum* and *Corbicula* species so successful? // *J. of Natural History.* 1992. V. 26. P. 1121-1129.

65. Dick J.T.A. Post-invasion amphipod communities of Lough Neagh N Ireland: influences of habitat selection and mutual predation // *J. of Animal Ecol.* 1996. 65. P. 756-767.

66. Dick J.T.A., Platvoet D. Intraguild predation and species exclusions in amphipods: the interaction of behaviour, physiology and environment // *Freshwater biology.* 1996. 36. P. 375-383.

67. Döscher R., Willén U., Jones C. et al. The development of the regional coupled ocean-atmosphere model RCAO // *Boreal Environ Res.* 2002. 7. P. 183–192.

68. Ekeröth N., Blomqvist S., Hall P.O.J. Nutrient fluxes from reduced Baltic Sea sediment: effects of oxygenation and macrobenthos // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2016. 544. P. 77–92.

69. Ezhova E. and Spirido O. Patterns of the spatial and temporal distribution of the *Marenzelleria* cf. *viridis* population in the lagoon and marine environment in the southeastern Baltic // *Oceanol. and Hydrobiol. Studies.* 2005. V. XXXIV, Supplement 1. P. 209-226.

70. Ferro I., Van Nugteren P., Middelburg J.J., Herman P.M.J., Heip C.H.R. Effect of macrofauna, sediment ventilation and particle reworking on sedimentary iron and manganese pools in a mesocosm experiment // *Vie et Milieu.* 2003. V. 53. P. 211–220.

71. Fritzsche D. *Marenzelleria* cf. *viridis*: responses to salinity change and low oxygen partial pressure – a summary of information from resistance experiments and calorimetry. – *Rostock Mee-resbiolog. Beitr.* 1997. 5. P. 103 – 107.

72. Froelich P. N., Klinkhammer G. P., Bender M. L., Luedtke N. A., Heath G. R., Culler D., et al. Early oxidation of organic matter in pelagic sediments of the eastern

equatorial Atlantic: suboxic diagenesis // *Geochim. Cosmochim. Acta.* 1979. 43, P. 1075-1090.

73. Gilbert F., Stora G. and Bonin P. Influence of bioturbation on denitrification activity in Mediterranean coastal sediments: an in situ experimental approach // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1998. 163. P. 99–107.

74. Gordon C., Cooper C., Senior C.A. et al. The simulation of SST, sea ice extent and ocean heat transports in a version of the Hadley Centre coupled model without flux adjustments // *Climate Dynamics.* 2000. V. 16. P. 147–166.

75. Grabowski M., Bacela K., Konopacka A. How to be an invasive gammarid (Amphipoda: Gammaroidea) – comparison of life history traits // *Hydrobiologia.* 2007. 590. P. 75-84.

76. HELCOM, 2009 Biodiversity in the Baltic Sea – An integrated thematic assessment on biodiversity and nature conservation in the Baltic Sea. *Balt. Sea Environ. Proc.* No. 116B.

77. HELCOM, 2014. Eutrophication status of the Baltic Sea 2007-2011 - A concise thematic assessment. *Baltic Sea Environment Proceedings* No. 143. P. 41.

78. Herman P.M.J., Middelburg J.J., Van de Koppel J., Heip C.H.R. Ecology of estuarine macrobenthos // *Adv. in Ecol. Res.* 1999. V. 29. P. 195-240.

79. Hietanen S. Anaerobic ammonium oxidation (anammox) in sediments of the Gulf of Finland // *Aquatic microbial ecology.* 2007. V. 48. P. 197–205.

80. Hietanen S., Kuparinen J. Seasonal and short-term variation in denitrification and anammox at a coastal station on the Gulf of Finland, Baltic Sea // *Hydrobiologia.* 2008. 596. P. 67-77.

81. Hietanen S., Laine A. O., Lukkari K. The complex effects of the invasive polychaetes *Marenzelleria* spp. on benthic nutrient dynamics // *J. of Exper. Mar. Biol. and Ecol.* 2007. N 352. P. 89-102.

82. Hurrell J.W. Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: regional temperatures and precipitation // *Science.* 1995. V. 269. P. 676-679.

83. Hurrell J.W. Climate variability: North Atlantic and Arctic Oscillation // *Encyclopedia of Atmospheric Sciences.* Academic Press, 2003. P. 439-445.

84. Hurrell J.W., Deser C. North Atlantic climate variability: The role of the North Atlantic Oscillation // *J. of Mar. Syst.* 2010. V. 79. P. 231-244.
85. Isaev A., Eremina T.R., Ryabchenko V.A., Savchuk O.P. Model estimates of the impact of bioirrigation activity of *Marenzelleria* spp. on the Gulf of Finland ecosystem in a changing climate // *J. of Marine Systems*. 2016. In press.
86. Jahnke R., Richards M., Nelson J. et al. Organic matter remineralization and porewater exchange rates in permeable South Atlantic Bight continental shelf sediments // *Cont. Shelf Res.* 2005. 25. P. 1433–1452.
87. Jäntti H., Hietanen S. The effects of hypoxia on sediment nitrogen cycling in the Baltic Sea // *Ambio*. 2012. 41. P. 161-169.
88. Jovanovic Z., Larsen M., Quintana C.O., Kristensen E., Glud R.N. Oxygen dynamics and porewater transport in sediments inhabited by the invasive polychaete *Marenzelleria viridis* // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2014. 504. P. 181–192.
89. Joye S.B., Hollibaugh J.T. Influence of sulfide inhibition of nitrification on nitrogen regeneration in sediments // *Science*. 1995. 270. P. 623-625.
90. Jørgensen B.B. A comparison of methods for the quantification of bacterial sulfate reduction in coastal marine sediments. II. Calculations from mathematical models // *Geomicrobiol. Jour.* 1978. V.1, N 1. P. 29–47.
91. Jørgensen B.B., Boudreau B.P. Diagenesis and sediment–water exchange. In: Boudreau B.P., Jørgensen B.B. (eds) *The benthic boundary layer: transport processes and biogeochemistry*. Oxford University Press, Oxford. 2001. P. 211–244.
92. Jungclaus J.H., Botzet M., Haak H. et al. Ocean circulation and tropical variability in the coupled ECHAM5/ MPI-OM // *J. of Climate*. 2006. V. 19. P. 3952–3972.
93. Kankaanpää H., Korhonen M., Heiskanen A-S., Suortti A-M. Seasonal sedimentation of organic matter and contaminants in the Gulf of Finland // *Boreal env. Res.* 1997. V. 2. P. 257—274.
94. Karlson K., Hulth S., Ringdahl K., Rosenberg R. Experimental recolonisation of Baltic sea reduced sediments: survival of benthic macrofauna and effects on nutrient cycling // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2005. N. 294. P. 35-49.

95. Karlson K., Hulth S. and Rosenberg R. Density of *Monoporeia affinis* and biogeochemistry in Baltic Sea sediments // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2007. 344(2). P. 123-135.
96. Kauppi L., Norkko A., Norkko J. Large-scale species invasion into a low-diversity system: spatial and temporal distribution of the invasive polychaetes *Marenzelleria* spp. in the Baltic Sea // Biol. Invasions. 2015. V.17, Is. 7. P. 2055-2074.
97. Kiirikki M., Rantanen P., Varjopuro R., Leppänen A., Hiltunen M., Pitkänen H., Ekholm P., Moukhametshina E., Inkola A., Kuosa H., Sarkkula J. Cost effective water protection in the Gulf of Finland. Focus on St. Petersburg. The Finnish Environment, 632. -2003. Finnish Environment Institute, Helsinki, 55pp <<http://www.environment.fi/publications>> .
98. Koeve W. and Kähler P. Heterotrophic denitrification vs. autotrophic anammox – quantifying collateral effects on the oceanic carbon cycle // Biogeosciences. 2010. N 7. P. 2327–2337.
99. Kotta J., Kotta I. Distribution and invasion ecology of *Marenzelleria viridis* in the Estonian coastal waters // Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol. 1998. V. 47, N 3. P. 212-220.
100. Kotta J., Kotta I., Simm M. et al. Ecological consequence of biological invasions: three invertebrate case studies in the north-eastern Baltic Sea // Helgol. Mar. Res. 2006. V. 60. P. 106–112.
101. Kristensen E., Hansen T., Delefosse M., Banta G.T., Quintana C.O. Contrasting effects of the polychaete *Marenzelleria viridis* and *Nereis diversicolor* on benthic metabolism and solute transport in sandy coastal sediment // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2011. N 425. P. 125-139.
102. Kristensen E., Penha-Lopes G., Delefosse M. et al. What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences // Marine ecology progress series. 2012. V.446. P. 285-302.
103. Kube J. and Powilleit M. Factors controlling the distribution of *Marenzelleria* cf. *viridis*, *Pygospio elegans* and *Streblospio shrubsoli* (Polychaeta: Spionidae) in the southern Baltic Sea, with special attention for the response to an event

of hypoxia // *Aquat. Ecol.* 1997. 31. P. 187-198.

104. Kube J, Zettler ML, Gosselck F, Ossig S & Powilleit M (). Distribution of *Marenzelleria viridis* (Polychaeta: Spionidae) in the southwestern Baltic Sea in 1993/94 – Ten years after introduction // *Sarsia*. 1996. 81. P. 131-142.

105. Lagzdins G and Pallo P. *Marenzelleria viridis* (Virrill) (Polychaeta, Spionidae) - A new species for the Gulf of Riga. Proceedings of the Estonian Academy of Science, 43. P. 184-188.

106. Lasaga A. C. and Holland H. D. Mathematical aspects of non-steady-state diagenesis // *Geochim. Cosmochim. Acta*. 1976. V.40, N 3. P.257–266.

107. Lehtonen K. and Andersin A-B. Population dynamics, response to sedimentation and role in benthic metabolism of the amphipod *Monoporeia affinis* in an open-sea area of the northern Baltic Sea // *Mar Ecol Prog Ser*. 1998. Vol. 168. P. 71-85.

108. Leppäkoski E. and Olenin S. Non-native species and rates of spread: lessons from the brackish Baltic Sea // *Biological Invasions*. 2000. № 2. P. 151–163.

109. Leppäkoski E. and Olenin S. The Meltdown of Biogeographical Peculiarities of the Baltic Sea: The Interaction of Natural and Man-made Processes // *Ambio*. 2001. V. 30 (4–5). P. 202–209.

110. Leppäranta M., Myrberg K. *Physical Oceanography of the Baltic Sea* // Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 2009, 378 pp.

111. Lundberg C., Lönnroth M., Numers M., Bonsdorff E. A multivariate assessment of coastal eutrophication. Examples from the Gulf of Finland, northern Baltic Sea // *Marine Pollution Bulletin*. 2005. 50. P. 1185–1196.

112. MacNiel C., Dick J.T.A., Elwood R.W. The trophic ecology of freshwater *Gammarus* spp. (Crustacea: Amphipoda): problems and perspectives concerning the functional feeding group concept // *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 2007. N 72. P. 349-363.

113. Marina miljöövervakningsdata [Электронный ресурс]: база данных. Данные экологического мониторинга морской среды. Sweden. URL: <http://sharkweb.smhi.se/> // (дата обращения: 20.05.2016).

114. Maximov A. Long-term dynamics and current distribution of

macrozoobenthos communities in the Eastern Gulf of Finland, Baltic sea // J. of Mar. Biol. 2015. V. 41, N4. P. 300-310.

115. Maximov A., Bonsdorff E., Eremina T. et al. Context-dependent consequences of *Marenzelleria* spp. (Spionidae: Polychaeta) invasion for nutrient cycling in the Northern Baltic Sea // Oceanologia. 2015. 57. P. 342—348

116. Meier H. E. M., Andersson H. C., Eilola K., Gustafsson B. G., Kuznetsov I., Müller-Karulis B., Neumann T., Savchuk O. P. Hypoxia in future climates: A model ensemble study for the Baltic Sea // Geophys. Res. Letters. 2011. V. 38. L24608, 6.

117. Meysman F. J. R., Boudreau B. P. and Middelburg J. J. Modeling reactive transport in sediments subject to bioturbation and compaction // Geochim. Cosmochim. Acta. 2005. 69. P. 3601–3617.

118. Meysman F., Middelburg J., Heip C. Bioturbation: a fresh look at Darwin's last idea // TRENDS in Ecology and Evolution. 2006. V. 21, N 12. P. 688-695.

119. Middelburg J. J. A simple rate model for organic matter decomposition in marine sediments // Geochim. Cosmochim. Acta. 1989. V.53, N 7. P.1577–1588.

120. Millero F.J., Sotolongo S., Izaguirre M. The kinetics of oxidation of Fe(II) in seawater // Geochim. Cosmochim. Acta. 1987. V. 51. P. 793-801.

121. Myrberg K., Ryabchenko V., Isaev A. et al. Validation of three-dimensional hydrodynamic models of the Gulf of Finland based on a statistical analysis of a six-model ensemble // Boreal Environ. Res. 2010. V. 15. P. 453–479.

122. Neelov I.A., T.A. Eremina, A.V. Isaev, V.A. Ryabchenko, O.P. Savchuk, Vankevich R.E. A simulation of the Gulf of Finland ecosystem with 3-D model // Proceedings Estonian Academy of Science. Biology. Ecology. 2003. 52. P. 347-359.

123. Neideman R., Wenngren J., Ólafsson E. Competition between the introduced polychaete *Marenzelleria* sp. and the native amphipod *Monoporeia affinis* in Baltic soft bottoms // Mar. ecol. progr. ser. 2003. V. 264. P. 49-55.

124. Norkko A., Bonsdorff E., Bostrom C. Observations of the polychaete *Marenzelleria viridis* (Verrill) on a shallow sandy bottom on the south coast of Finland // Memoranda Soc. fauna flora Fennica. 1993. V. 69. P. 112-113.

125. Norkko J., Reed D. C., Timmermann K. et al. A welcome can of worms?

Hypoxia mitigation by an invasive species // *Global Change Biology*. 2012. V. 18, N 2. P. 422-434.

126. Normant M., Feike M., Szaniawska A., Graf G. Adaptation of *Gammarus tigrinus* Sexton 1939 to new environments: some metabolic investigations // *Thermochimica Acta*. 2007. 458. P. 107-111.

127. Packalen A., Korpinen S., Lehtonen K. The invasive amphipod species *Gammarus tigrinus* (Sexton 1939) can rapidly change littoral communities in the Gulf of Finland (Baltic Sea) // *Aquatic invasions*. 2008. V. 3, Issue 4. P. 405-412.

128. Perus J. and Bonsdorff E. Long-term changes in macrozoobenthos in the Åland archipelago, northern Baltic Sea // *J. of Sea Res.* 2004. 52. P. 45-56.

129. Pitkänen, H. Nutrient dynamics and conditions in the eastern Gulf of Finland: the regulatory role of the Neva estuary // *Aqua Fennica*. 1991. N 21 (2). P. 105 – 115.

130. Quintana C.O., Hansen T., Delefosse M., Banta G., Kristensen E. Burrow ventilation and associated porewater irrigation by the polychaete *Marenzelleria viridis* // *J. of Exper. Mar. Biol. and Ecol.* 2011. N 397. P. 179–187.

131. Quintana C.O., Tang M., Kristensen E. Simultaneous study of particle reworking, irrigation transport and reaction rates in sediment bioturbated by the polychaetes *Heteromastus* and *Marenzelleria* // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2007. 352. P. 392–406.

132. Rabouille C. and Gaillard J.-F. Towards the EDGE: early diagenetic global explanation. A model depicting the early diagenesis of organic matter, O<sub>2</sub>, NO<sub>3</sub>, Mn, and PO<sub>4</sub> // *Geochim. Cosmochim. Acta*. 1991. V.55, N 9. P.2511–2525.

133. Renz J. R. and Forster S. Are similar worms different? A comparative tracer study on bioturbation in the three sibling species *Marenzelleria arctia*, *M. viridis* and *M. neglecta* from the Baltic sea // *Limnol. Oceanogr.* 2013. 58(6). P. 2046-2058.

134. Roeckner E., Brokopf R., Esch M. et al. Sensitivity of simulated climate to horizontal and vertical resolution in the ECHAM5 atmosphere model // *J. of Climate*. 2006. V. 19. P. 3771–3791.

135. Ryabchenko V., Isaev A. Eastern GOF under the climate change. In: *The*

Gulf of Finland assessment. Mika Raateoja and Outi Setälä (eds). Reports of the Finnish Environment Institute, Finnish Environment Institute: 2016. P.132-133.

136. Ryabchenko V.A., Karlin L.N., Isaev A.V., Vankevich R.E., Eremina T.R., Molchanov M.S. and Savchuk O. P. Model estimates of the eutrophication of the Baltic Sea in the contemporary and future climate // *Oceanology*. 2016. 56. P. 36–45.

137. Rysgaard S., Christensen P.B., Nielsen L.P. Seasonal variation in nitrification and denitrification in estuarine sediment colonized by benthic microalgae and bioturbating infauna // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1995. V. 126. P. 111–121.

138. Sandnes J., Forbes T., Hansen R., Sandnes B., Rygg B. Bioturbation and irrigation in natural sediments, described by animal-community parameters // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2000. 197. P. 169–179.

139. Savchuk O. P. Nutrient biogeochemical cycles in the Gulf of Riga: scaling up field studies with a mathematical model // *J. Mar. Sys.* 2002. 32. P. 235–280.

140. Savchuk O.P. Large-scale dynamics of hypoxia in the Baltic Sea. In: Yakushev, E.V. (Ed.), *Chemical Structure of Pelagic Redox Interfaces: Observation and Modeling*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 2010. P. 137–160.

141. Savchuk O., Eremina T., Isaev A., Neelov I. Response of eutrophication in the eastern Gulf of Finland to nutrient load reduction scenarios // *Hydrobiologia*. 2009. V. 629. P. 225–237.

142. Schiedek D. *Marenzelleria viridis* (Verrill, 1873) (Polychaeta), a new benthic species within Europe coastal waters. Some metabolic features // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1997a. 211. P. 85-101.

143. Schiedek D. *Marenzelleria* cf. *viridis* (Polychaeta: Spionidae) - ecophysiological adaptations to a life in the coastal waters of the Baltic Sea // *Aquat. Ecol.* 1997b. 31. P. 199-210.

144. Schlaepfer M.A., Sax D.F. and Olden J.D. The potential conservation value of non-native species // *Conservation Biology*. 2010. № 25(3). P. 428–437.

145. Second Assessment of Climate Change for the Baltic Sea Basin. Author Team. Springer Cham Heidelberg, New York, Dordrecht, London, 2015. P. 501.

146. Soetaert K, Herman P.M.J., Middelburg J.J. A model of early diagenetic



processes from the shelf to abyssal depths // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 1996. 60. P. 1019–1040.

147. Sørensen J., Rasmussen L.K., Koike I. Micromolar sulfide concentrations alleviate acetylene blockage of nitrous oxide reduction by denitrifying *Pseudomonas fluorescens* // *Can. J. Microbiol.* 1987. 33. P. 1001-1005.

148. Stachowicz J.J., Whitlatch R.B., Osman R.W. Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem // *Science*. 1999. V. 286. P. 1577–1579.

149. Stigzelius J., Laine A., Rissanen J., Andersin A.-B., Ilus E. The introduction of *Marenzelleria viridis* (Polychaeta, Spionidae) in the Gulf of Finland and the Gulf of Bothnia (the northern Baltic Sea) // *Ann. Zool. Fennici*. 1997. V. 34, N 3. P. 205–212.

150. Sundby B., Gobeil C., Silverberg N., Mucci A. The phosphorus cycle in coastal marine sediments // *Limnol. Oceanogr.* 1992. 37. P. 1129–1145.

151. Tuominen L., Heinänen A., Kuparinen J., Nielsen L.P. Spatial and temporal variability of denitrification in the sediments of the northern Baltic Proper // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1998. 172. P. 13–24.

152. Urban-Malinga B., Warzocha J., Zalewski M. Effects of the invasive polychaete *Marenzelleria* spp. on benthic processes and meiobenthos of a species-poor brakish system // *J. of Sea research*. 2013. N 80. P. 25-34.

153. Vahtera E., Conley D., Gustafsson B., Kuosa H., Pitkanen H., Savchuk O., Tamminen T., Viitasalo M., Voss M., Wasmund N. and Wulff F. Internal Ecosystem Feedbacks Enhance Nitrogen-fixing Cyanobacteria Blooms and Complicate Management in the Baltic Sea // *Ambio*. 2007. V. 36, N 2-3. P. 186-194.

154. Van Cappellen P, Wang Y. Cycling of iron and manganese in surface sediments: a general theory for the coupled transport and reaction of carbon, oxygen, nitrogen, sulfur, iron, and manganese // *American Journal of Science*. 1996. 296. P. 197–243.

155. Van der Bund W.J., Olafsson E., Modig H. and Elmgren R. Effects of the coexisting Baltic amphipods *Monoporeia affinis* and *Pontoporeia femorata* on the fate of a simulated spring diatom bloom // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2001. 212. P. 107–115.

156. Warzocha J., Gromisz S., Woźniczka A., Koper M. 2005. Distribution of *Marenzelleria cf. viridis* (POLYCHAETA: SPIONIDAE) along the Polish coast of the Baltic Sea. *Ocean // And Hydrobiol. Studies*. 2005. V. XXXIV, suppl. 1. P. 227-237.
157. Welsh D.T It's a dirty job but someone has to do it: the role of marine benthic macrofauna in organic matter turnover and nutrient recycling to the water column // *Chem Ecol*. 2003. 19. P. 321–342
158. Wijnhoven S., van Riel M.C., Van der Velde G. Exotic and indigenous freshwater gammarid species: Physiological tolerance to water temperature in relation to ionic content of the water // *Aquatic Ecology*. 2003. 37. P. 151-158.
159. Zettler M.L. Successful establishment of the spionid polychaete, *Marenzelleria viridis* (Verrill, 1873), in the Darss-Zingst estuary (southern Baltic) and its influence on the indigenous macrozoobenthos // *Archive of Fishery and Marine Research*. 1996. 43. P. 273-284.
160. Zettler M.L. 1997: The newcomer *Marenzelleria viridis* (Verrill 1873), its development and influence on the indigenous macrozoobenthos in a coastal water of the southern Baltic. *Proceedings of the 14th BMB-Symposium Pärnu (Estland) 1995*: 280-296.
161. Zettler M.L., Daunys D., Kotta J., Bick A. History and success of invasion into the Baltic Sea: the polychaete *Marenzelleria cf. viridis*, development and strategies // *Invasive aquatic species of Europe*. Kluwer Academic Publishers. 2002. P. 66–75.
162. Zmudzinski L. The effect of the introduction of the american species *Marenzelleria viridis* (Polychaeta, Spionidae) on the benthic ecosystem of Vistula Lagoon // *Marine Ecology*. 1996. V. 17(1-3). P. 221-226.