

УСЛОВИЯ РАСПРОСТРАНЕНИЯ БЕНТОСНЫХ ФОРАМИНИФЕР В БАЛТИЙСКОМ МОРЕ КАК ОСНОВА ГЕОЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА

Т. Л. Пугачёва^{1,2}, Е. П. Пономаренко^{1,2},

¹ Балтийский федеральный университет им. И. Канта,
Россия, 236041, Калининград, ул. Александра Невского, д. 14,
e-mail: tpugacheva99@gmail.com;

² Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН,
Россия, 117997, Москва, Нахимовский проспект, д. 36,
e-mail: ponomarenko.katharina@gmail.com

Расширение зон гипоксии и ускорение процессов эвтрофикации, вызванные как природными, так и антропогенными факторами, оказывают существенное негативное воздействие на экосистему Балтийского моря. В результате обобщения всех имеющихся отечественных и зарубежных исследований (27 публикаций, 1930–2020 гг.), посвященных изучению современных бентосных фораминифер в различных бассейнах Балтийского моря (Арконский, Борнхольмский, Гданьский и Готландский) и проливах (Каттегат и Датские), а также собственных исследований в юго-восточной части моря, составлена база данных таксонов и факторов окружающей среды, влияющих на их распределение. Выявлено, что в процессе развития исследований и накопления данных фокус внимания закономерно сместился с изучения видового разнообразия на подробное исследование широкого спектра экологических условий обитания бентосных фораминифер, однако такие данные пока весьма немногочисленны и разрознены. Собранные данные позволили выделить группы таксонов, связанные с такими лимитирующими факторами среды, как: соленость и содержание растворенного кислорода в придонном слое воды, а также содержание органического углерода в донных осадках. Для юго-восточной части моря на основании сопоставления данных рейсов, проведенных в 1978, 2016 и 2018 гг., подтверждена роль солености менее 12 епс как основного фактора, ограничивающего распространение известковых раковин *Elphidium* sp. indet. Выявлено увеличение видового разнообразия в течение данного периода, которое может быть обусловлено методическими различиями, что подчеркивает необходимость стандартизации микропалеонтологических методик при геоэкологическом мониторинге. Составленная таблица экологических предпочтений таксонов бентосных фораминифер может быть основой для мониторинга состояния экосистемы Балтийского моря и реконструкции гидрохимических и гидрологических изменений в прошлом.

Ключевые слова: гипоксия, соленость, органический углерод, бентос, фораминиферы, растворенный кислород, поверхностные донные осадки, лимитирующие факторы, Датские проливы, Арконский бассейн, Борнхольмский бассейн, Готландский бассейн, Гданьский бассейн

Введение

Балтийское море – крупный солоноватоводный бассейн, имеющий ограниченный водообмен с Мировым океаном. Устойчивая стратификация водной толщи препятствует конвективному насыщению кислородом вод, залегающих ниже постоянного галоклина. Поэтому условия в глубоководных районах моря регулируются спорадическими затоками более соленых и насыщенных кислородом вод Северного моря (Leppäranta, Myrberg, 2009). Ввиду внутриконтинентального положения, Балтийское море испытывает сильную антропогенную нагрузку: высокая плотность населения и развитая экономическая деятельность в регионе приводят к тому, что в его бассейн попадает большое количество биогенных элементов, вследствие чего происходит ускорение эвтрофикации (Andersen, Laamanen, 2009). Медленное обновление вод в придонном слое и избыточное поступление органического вещества на дно приводят к возникновению гипоксии в глубоководных частях Балтийского моря, оказывающей негативное влияние как на состояние экосистемы (заморы рыбы и гибель бентосных сообществ), так и на хозяйственную деятельность (рыболовство, марикультура и рекреация) (Conley et al., 2009; Zillén, Conley, 2010; Gustafsson et al., 2012; Carstensen et al., 2014; Rolff et al., 2022). На фоне продолжающегося потепления климата растущая антропогенная нагрузка приводит к расширению зон гипоксии. Для достоверной оценки изменчивости экосистемы, а также прогнозирования возможных реакций на дальнейшее воздействие природных и антропогенных факторов, необходимо проводить мониторинг с применением надежных индикаторов изменений условий среды. В качестве таких индикаторов могут быть использованы бентосные фораминиферы.

К наиболее важным параметрам Балтийского моря, для мониторинга которых применяют анализ бентосных фораминифер, относятся соленость и содержание растворенного кислорода в придонном слое воды, а также содержание органического вещества в осадках. Изменение солености в придонном слое может указывать на поступление затоков из Северного моря (Liblik et al., 2018; Mohrholz, 2018).

Исследования влияния геоэкологических факторов на распространение бентосных фораминифер в Балтийском море разрознены, а обзорных работ написано всего несколько (например, Alve, Murray, 1999; Frenzel et al., 2005). К тому же, большинство исследований выполнено для западных районов моря, а в российском секторе юго-восточной части Балтийского моря было проведено всего три (рисунок 1, Саидова, 1981; Ponomarenko, Krechik, 2018; Ponomarenko et al., 2020). Данных этих исследований недостаточно для выявления таксонов-индикаторов, которые можно использовать для мониторинга современных и реконструкции прошлых изменений экосистемы Балтийского моря.

Учитывая обозначенную научную проблему, данная работа направлена на определение таксонов бентосных фораминифер, встречающихся в Балтийском море, и выявление факторов среды, ограничивающих их распространение, на основе обобщения литературных данных и анализа поверхностных осадков.

Район исследования

Балтийское море включает несколько суббассейнов, разделенных мелководными порогами (рисунок 1а). Через пролив Каттегат и Датские проливы (Малый и Большой Бельт и Зунд) Балтийское море соединяется с Северным морем. Глубины в проливе Каттегат изменяются от 20 до 100 м, а в Датских проливах диапазон глубин составляет от 15 до 60 м (Leppäranta, Myrberg, 2009). Соленость поверхностного слоя в проливе Каттегат и Датских проливах составляет 8–12 епс, а в придонном слое – 32–33 епс (Myrberg, Lehmann, 2013).

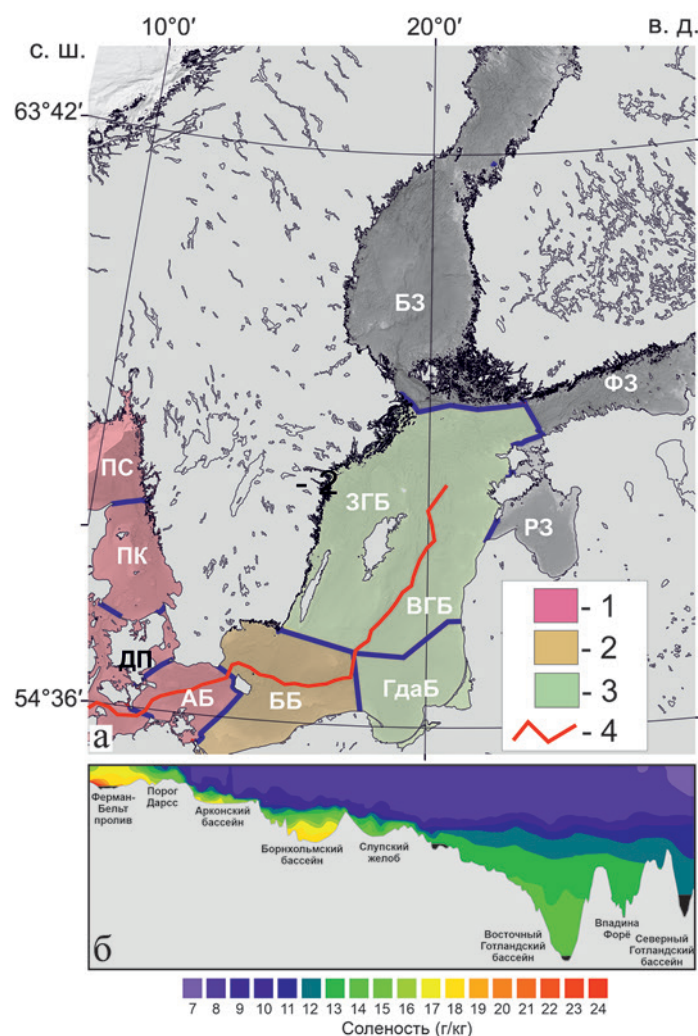


Рис. 1 – Карта района исследования (а): ПС – пролив Скагеррак, ПК – пролив Каттегат, ДП – Датские проливы, АБ – Арконский бассейн, ББ – Борнхольмский бассейн, ГдаБ – Гданьский бассейн, ВГБ – восточный Готландский бассейн, ЗГБ – западный Готландский бассейн, РЗ – Рижский залив, ФЗ – Финский залив, БЗ – Ботнический залив. Границы бассейнов обозначены в соответствии с районированием HELCOM и Cieřlikiewicz et al. (2017). Изученность обозначена заливкой: 1 – хорошо изученные районы (23 публикации), 2 – средне изученные районы (5 публикаций), 3 – слабо изученные районы (5 публикаций), 4 – профиль измерения солености воды, изображенный на рис. 1б (август 2019 г., Mohrholz, 2019)

Арконский бассейн, расположенный в юго-западной части моря и соединенный на западе с проливом Каттегат узкими и мелкими (глубиной 8–18 м) проливами, характеризуется максимальной глубиной около 50 м (Bunke et al., 2019). Галоклин располагается на глубине между 20 и 35 м (Lass, Mohrholz, 2003), отделяя хорошо перемешанный солоноватый (8 епс) поверхностный слой от более плотного соленого (15–20 епс) придонного слоя, заполняющего центральную часть Арконского бассейна (рисунок 16, Lass, Mohrholz, 2003; Kouts, Omstedt, 1993).

Расположенный восточнее Борнхольмский бассейн характеризуется максимальной глубиной около 100 м в центральной части (Kögler, Larsen, 1979). Постоянный галоклин располагается в диапазоне глубин 50–70 м (Sohlenius et al., 2001), отделяя поверхностные воды с соленостью 7.5–8.5 епс от глубинного слоя, в котором соленость достигает 14–18 епс (рисунок 16, Stigebrandt, Kalén, 2012).

Гданьский бассейн, расположенный в юго-восточной части Балтийского моря, характеризуется средней глубиной 40 м и максимальной глубиной 114 м (Гданьская впадина) (Emelyanov, 2002). Бассейн отделен от Готландского бассейна Гданьско-Готландским порогом с максимальной глубиной 86 м. В Гданьской впадине граница между поверхностным солоноватым (6–9 епс) и глубинным более соленым (10.4–14.4 епс) слоями проходит на глубине около 70–75 м (Leppäranta, Myrberg, 2009; Emelyanov, 2002). Ограниченный обмен придонных вод и поступление большого количества органического вещества на дно приводят к частому формированию бескислородных условий (Emelyanov, 2002; Glasby, 2004; Kuliński, Pempkowiak, 2012).

Готландский бассейн, расположенный в центральной части Балтийского моря, является самым крупным бассейном, разделенным островом Готланд на два бассейна: Западный Готландский (максимальная глубина 459 м) и Восточный Готландский (максимальная глубина 240 м). Средняя глубина бассейна составляет 70 м (Myrberg, Lehmann, 2013). Постоянный галоклин, залегающий на глубине в 60–80 м (Leppäranta, Myrberg, 2009), разделяет поверхностный (соленостью 6.3–8 епс) и придонный (соленостью от 8.7–12 епс на глубине 100 м до 10–13 епс на глубине 200 м) слои (рисунок 16, Leppäranta, Myrberg, 2009; Myrberg, Lehmann, 2013).

Материалы и методы

Анализ динамики разнообразия бентосных фораминифер в юго-восточной части Балтийского моря

Для изучения распространения бентосных фораминифер в юго-восточной части Балтийского моря был выполнен микропалеонтологический анализ поверхностных осадков (0–1 см), отобранных в 43-м рейсе НИС «Академик Борис Петров» (АБП-43, 2018 г.) в Гданьском бассейне на трех станциях. Пробы донных осадков были зафиксированы 80 % раствором бенгальского розового, следуя методике FOBIMO (Schönfeld et al., 2012), для последующего определения живых особей. Взвешенные пробы осадков

были промыты под проточной водой с использованием сита с размерностью ячеек >63 мкм (Schönfeld et al., 2012). Отмытая фракция была просмотрена под микроскопом во влажном виде для учета внутренних органических оболочек бентосных фораминифер, сохраняющихся в осадках после полного растворения известковых раковин (Brodniewicz, 1965; Binczewska et al., 2018). Плохая сохранность раковин эльфидиид не позволяла определять их до рода и до вида, в связи с близкой морфологией родов *Elphidium*, *Criboelphidium*. и *Toddinella*. Кроме того, так как виды часто переносили между данными родами, в тексте настоящей статьи используется термин *Elphidium* sp. indet для определения этой группы.

Динамика пространственного распределения таксонов бентосных фораминифер в поверхностных осадках Гданьского бассейна в течение последних четырех десятилетий изучена с привлечением опубликованных данных: 33-й рейс НИС «Академик Николай Страхов» (АНС-33, 2016 г.) (Ponomarenko et al., 2020), 131-й рейс НИС «Профессор Штокман» (ПШ-131, 2016 г.) (Ponomarenko et al., 2020), 26А рейс НИС «Академик Курчатов» (АК-26А, 1978 г.) (Саидова, 1981). В последней работе изучены валовое сообщество (биоценоз и тафоценоз) и биоценоз бентосных фораминифер отдельно, однако методика определения живых бентосных фораминифер не указана. В остальных работах изучен только тафоценоз.

Анализ опубликованных материалов о распространении бентосных фораминифер в поверхностных осадках Балтийского моря

Для изучения условий распространения современных бентосных фораминифер Балтийского моря проанализировано 27 статей отечественных и зарубежных авторов (Саидова, 1981; Rhumbler, 1936; Jarke, 1961; Brodniewicz, 1965; Hansen, 1965; Lutze, 1965, 1974; Wefer, 1976; Wefer, Lutze, 1978; Hermelin, 1987; Alve, Murray, 1999; Gustafsson, Nordberg, 1999; Frenzel et al., 2005, 2009; Schönfeld, Numberger 2007a, 2007b; Polovodova, Schönfeld, 2008; Nikulina et al., 2008; Polovodova et al., 2009; Murray, Alve, 2011; Schweizer et al., 2011; Haynert et al., 2012; Charrieau et al., 2018; Groeneveld J. et al., 2018; Ponomarenko, Krechik, 2018; Ponomarenko et al., 2020; Schönfeld, 2018). Собранные данные о таксонах и условиях среды в их местообитаниях отражены в таблице 1 Приложения.

Анализ экологических факторов, определяющих распространение бентосных фораминифер

Для анализа и статистической обработки из опубликованных данных выбраны параметры среды, оказывающие наибольшее влияние на распространение бентосных фораминифер: соленость придонного слоя, содержание кислорода в воде и концентрации органического вещества в осадках (Jorissen et al., 1995; Sen Gupta, 1999). В Балтийском море, ввиду влияния спорадических затоков Североморских вод, соленость придонного слоя воды характеризуется сильной изменчивостью и является одним из ведущих лимитирующих факторов распространения бентосных фораминифер, определяющим

состав и численность сообществ (Alve, Murray, 1999; Lintner et al., 2020). Согласно данным Lutze (1965), соленость 12 епс является нижним пределом для существования рода *Elphidium* в Балтийском море. В то же время в работах Пономаренко и соавторов (2018, 2020), выполненных для юго-восточной части Балтийского моря, было определено, что диапазон солености для распространения карбонатных бентосных фораминифер составляет 12–14 епс.

Среди опубликованных данных о солености встречаются значения, выраженные в промилле (‰). При статистической обработке результатов мы объединили данные значения с информацией о солености, представленной в единицах практической солености, и приняли $1 \text{ ‰} \approx 1 \text{ епс}$. Такое допущение оправдано для определения таксонов-индикаторов затоков. Все таксоны бентосных фораминифер разбиты на две группы: толерантные к низкой солености (выдерживающие соленость $<12 \text{ епс}$) и восприимчивые к изменениям солености (обитающие при солености $>12 \text{ епс}$).

Эвтрофированность Балтийского моря и последующее поступление на дно большого количества органического вещества, на окисление которого расходуется значительное количество кислорода, приводят к тому, что в придонном слое развивается гипоксия – концентрация растворенного кислорода падает ниже 2 мл/л (Conley et al., 2009). Согласно работе Саидовой (1981), в насыщенных органикой осадках при дефиците кислорода известковые раковины бентосных фораминифер полностью растворяются, поэтому в гипоксийных условиях могут существовать только биоценозы агглютинированных таксонов. Однако, при проведении микропалеонтологического анализа нами были обнаружены известковые раковины с сульфидными пятнами, что может свидетельствовать о сохранности карбонатного материала хотя бы некоторое время при снижении концентраций кислорода и даже аноксии и эвксинии. Концентрации растворенного кислорода в придонном слое воды в литературных данных были представлены в четырех единицах измерения: мл/л, мг/л, мкмоль/л и содержание в % (Приложение, таблица 1). Для сопоставления данных значения концентраций из мкмоль/л и мг/л были приведены к мл/л. Процентное содержание растворенного кислорода в придонной воде было исключено из дальнейшего анализа из-за недостатка данных для перевода в мл/л. Пересчет концентраций из мкмоль/л в мг/л проведен по формуле:

$$\text{мг/л} = \text{мкмоль/л} \times 0.032 \text{ г/моль.}$$

Для пересчета концентраций из мг/л в мл/л была использована формула:

$$\text{мл/л} = \text{мг/л} / 1.429.$$

Щелочность воды в придонном слое и рН поровых вод зависят от солености (Geilfus et al., 2021), температуры и содержания растворенного кислорода, поэтому данные параметры не включены в статистический анализ.

Данные о температуре придонного слоя в большинстве проанализированных работ приведены по результатам нерегулярных измерений в рамках морских экспедиций. Такая периодичность наблюдений не позволяет учитывать сезонную изменчивость, а также влияние вод затоков и, следовательно, достоверно оценить диапазон температур,

пригодный для обитания определенных таксонов. Поэтому данные температуры в придонном слое воды не включены в анализ лимитирующих факторов распространения бентосных фораминифер.

Содержание органического углерода является важным параметром, отражающим поверхностную продуктивность и поток органического вещества на дно, которые, в свою очередь, учитывают в TROX модели (Jorissen et al., 1995) при проведении экологических мониторингов и реконструкций условий. Биогенный кремний и хлорофилл «а» входят в состав общего органического вещества и, следовательно, коррелируют с содержанием органического углерода в осадках (Kulinski, Pempkowiak, 2012).

Так как данные об изменении всех трех выбранных лимитирующих параметров среды одновременно были доступны только для небольшого числа таксонов, сначала отдельно рассмотрено влияние на распространение бентосных фораминифер каждого параметра среды: солености, концентрации растворенного кислорода и содержания общего органического углерода. При определении лимитирующих условий среды с помощью статистического анализа были взяты минимальные значения рассматриваемых параметров, указанные в исследованиях, которые на основе линейной классификации были разделены на группы. Если представители бентосных фораминифер, идентифицированные до уровня вида и рода, попадали в разные группы условий, то бентосные фораминиферы, определенные только до рода, исключали из анализа.

Ввиду представления в литературных источниках неполного набора данных (Приложение, таблица 1) компонентный анализ (Principal components, PCA) экологических предпочтений был выполнен с применением программы PAST (Hammer, Harper, 2001) для 27 таксонов бентосных фораминифер по двум параметрам среды: соленость придонного слоя и содержание органического вещества в осадках.

Результаты и обсуждение

Изученность бентосных фораминифер в поверхностных осадках Балтийского моря

Анализ отечественной и зарубежной литературы, посвященной изучению бентосных фораминифер в поверхностных осадках Балтийского моря, выявил, что большинство (15) работ было опубликовано в период с 2000 по 2020 гг. (рисунок 2). Исследования, в основном, направлены на изучение влияния экологических условий и загрязнения (тяжелые металлы, органическое вещество в избытке) на распространение, численность и разнообразие фораминифер. Основная тематика работ предыдущего периода (1930–2000 гг., 12 публикаций) – таксономия и выявление экологических предпочтений бентосных фораминифер.

Наиболее исследованными являются северо-западные и западные районы Балтийского моря: пролив Каттегат, Датские проливы и Арконский бассейн (рисунок 1а). Наибольшее количество работ выполнено в акватории Германии. В значительной

части исследований, совместно с выполнением фораминиферового анализа, определяли следующие параметры среды: соленость, концентрация растворенного кислорода и температура придонного слоя воды, а также содержание органического вещества в осадках (рисунок 3, Приложение, таблица 1). По сравнению с ранними работами (1930–2000 гг.), в современных исследованиях (2000–2020 гг.) спектр определяемых параметров расширился: проводили определение глубины проникновения кислорода в осадок; содержания биогенного кремния и хлорофилла «а» в осадках; соотношения C/N в осадках; pH в поровых водах и щелочности в придонном слое воды (рисунок 3, Приложение, таблица 1).

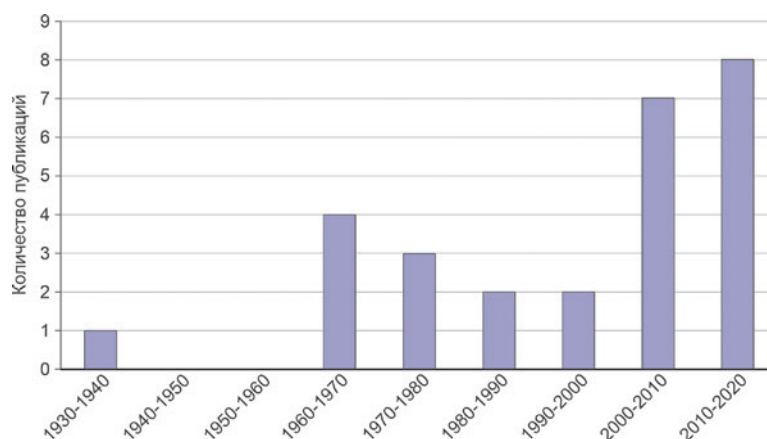


Рис. 2 – Распределение количества публикаций по десятилетиям

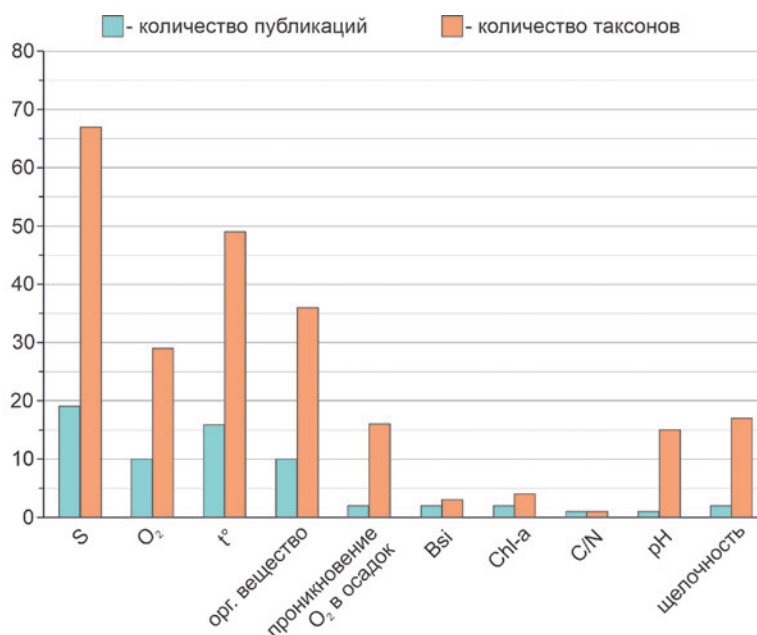


Рис. 3 – Распределение количества публикаций и таксонов бентосных фораминифер в соответствии с определяемыми параметрами среды: S – соленость придонного слоя, O₂ – концентрация кислорода в придонном слое, t – температура придонного слоя воды, Bsi – содержание биогенного кремния в осадках, Chl-a – содержание хлорофилла «а» в донных осадках, C/N – соотношение содержания углерода и азота в донных осадках, pH – значение водородного показателя в поровых водах

Всего по результатам анализа публикаций были выделены 71 род и 99 видов бентосных фораминифер (Приложение, таблица 1). Нужно отметить, что в некоторых публикациях определение проводили только до уровня рода. Наибольшим видовым разнообразием характеризуются районы пролива Каттегат, Датские проливы, Арконский и Борнхольмский бассейны, что может быть обусловлено как более благоприятными условиями, так и детальной изученностью.

Наиболее изученными параметрами среды являются соленость и температура в придонном слое – для 67 и 49 таксонов, соответственно, определены данные параметры (рисунок 3). Также для значительного числа таксонов в исследованиях приведены данные о содержании органического вещества в осадках и концентрации растворенного кислорода в придонном слое. Наименее изученными условиями среды являются содержание биогенного кремния и хлорофилла «а» в осадках, глубина проникновения кислорода в осадок, соотношение C/N, рН поровых вод и щелочность придонного слоя.

Экологические факторы, определяющие распространение бентосных фораминифер

В рассмотренных исследованиях данные о солености придонного слоя воды указаны для 67 представителей бентосных фораминифер, 65 из которых были разделены на две группы. Минимальные значения изменяются от 2 до 33.98 епс (Приложение, таблица 1). К толерантной группе (выдерживающие соленость < 12 епс) было отнесено 13 видов и четыре рода бентосных фораминифер, а к группе восприимчивых (обитающие при солености > 12 епс) – 46 видов и два рода (рисунок 4). Таким образом, доминирование в биоценозе одного или нескольких представителей данных 46 таксонов и двух родов можно использовать в качестве индикатора солености >12 епс и, следовательно, затоков североморских вод в район исследования. В случае мелких размеров и плохой сохранности раковин определение представителей родов *Elphidium* и *Ammonia* до вида затруднено. Тем не менее, по данным Charrieau et al. (2018), представители обоих родов попадают в условия солености >12 епс, следовательно, их также стоит использовать в качестве индикатора затоков.

В результате анализа опубликованных данных выявлено, что некоторые таксоны бентосных фораминифер способны обитать в условиях гипоксии, поэтому нами было определено две группы таксонов: толерантные к условиям гипоксии (<2 мл/л) и кислородолюбивые (>2 мл/л). К первой группе отнесено семь видов и шесть родов (рисунок 5), доминирование которых в биоценозе впоследствии можно использовать в качестве индикаторов условий гипоксии. В кислородолюбивую группу вошло 11 таксонов (рисунок 5, Приложение, таблица 1), преобладание которых может указывать на хорошую вентиляцию придонного слоя воды.

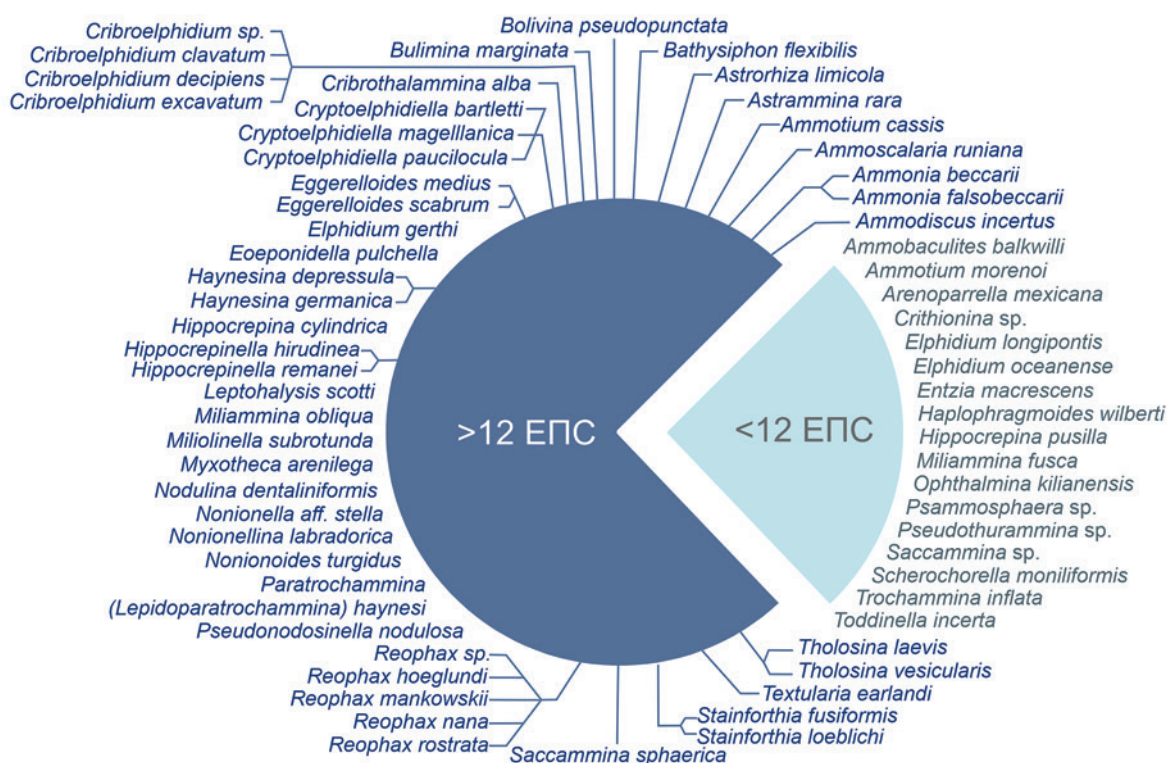


Рис. 4 – Распределение таксонов бентосных фораминифер в соответствии с лимитирующим уровнем солености в придонном слое воды

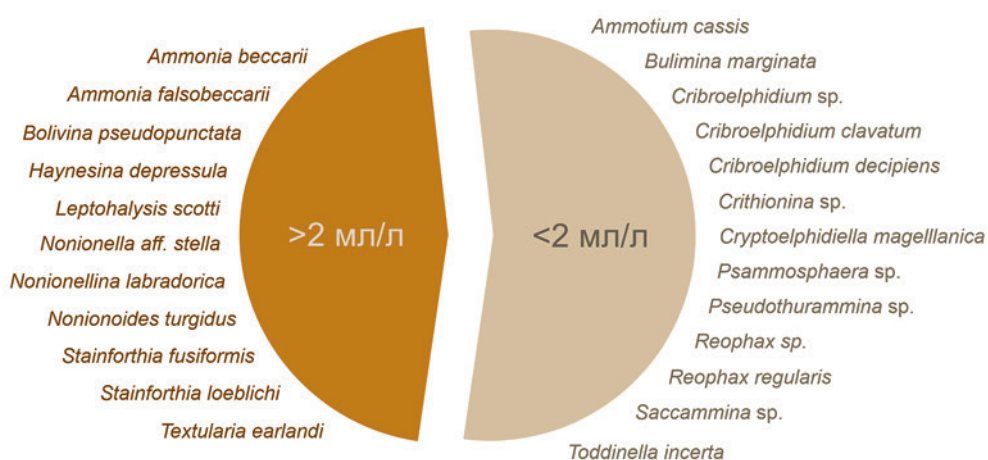


Рис. 5 – Распределение таксонов бентосных фораминифер в соответствии с лимитирующим содержанием кислорода в придонном слое воды

Данные о содержании общего органического углерода в поверхностных осадках были указаны для 36 представителей бентосных фораминифер, 31 из которых было разделено на три группы (рисунок 6, Приложение, таблица 1): толерантные к низкому содержанию питательных веществ (<1 %), предпочитающие среднее содержание (от 1 до 4 %) и требующие высокого содержания (>4 %).

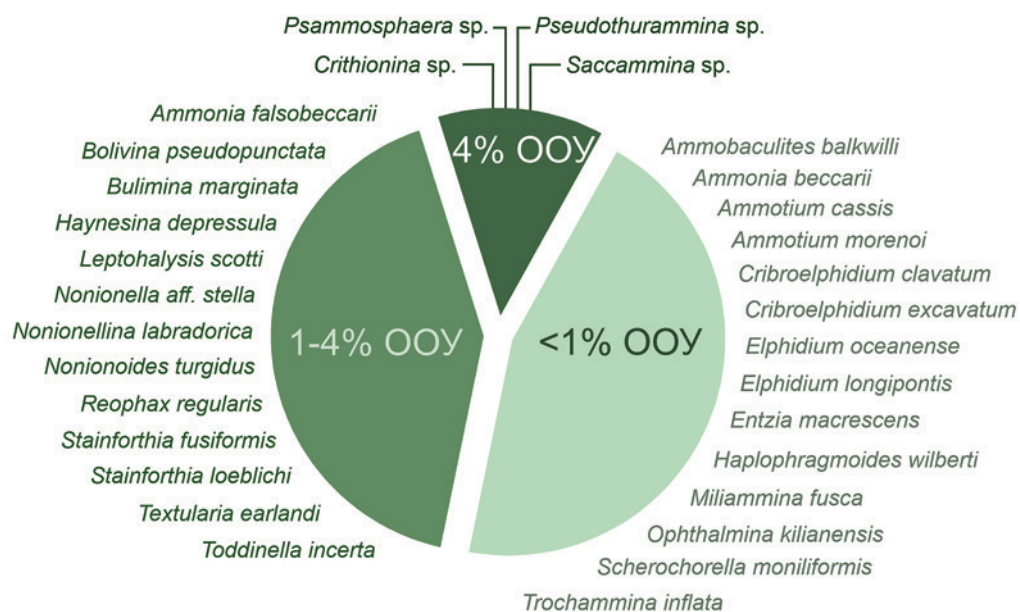


Рис. 6 – Распределение таксонов бентосных фораминифер в соответствии с лимитирующим содержанием общего органического углерода (ООУ) в осадках

Выявлено, что для 14 таксонов бентосных фораминифер содержание питательных веществ не является лимитирующим фактором (первая группа) (рисунок 6, Приложение, таблица 1), поэтому они могут служить индикаторами условий близких к олиготрофным. В условиях доступности питательных веществ в донных осадках (вторая группа) могут обитать представители 13 таксонов, в то время как для представителей 4 родов необходимы условия с высоким поступлением органического вещества в донные осадки (третья группа). Таким образом, при доминировании в биоценозе представителей третьей группы можно делать вывод о высоком содержании органического вещества в осадках и, косвенно, об интенсивной первичной продукции.

Виды *Elphidium longipontis*, *Miliammina fusca*, *Ammobaculites balkwilli*, *Ammotium morenoi*, *Criboelphidium clavatum*, *Elphidium oceanense*, *Entzia macrescens*, *Haplophragmoides wilberti*, *Ophthalmina kilianensis*, *Scherochorella moniliformis* и *Trochammina inflata* способны выживать в условиях низкой солености (<12 епс) и недостатка пищи (общий органический углерод в осадках <1 %) (рисунок 7). Распространение видов *Criboelphidium excavatum* и *Ammotium cassis* ограничивает низкая соленость (менее 12 епс), однако содержание органического вещества в осадках для этих видов не является лимитирующим фактором. Представители родов *Ammonia*, *Elphidium* и *Criboelphidium*, а также видов *Bulimina marginata*, *Ammonia falsobeccarii*, *Bolivina pseudopunctata*, *Haynesina depressula*, *Leptohalysis scotti*, *Nonionella aff. stella*, *Nonionellina labradorica*, *Nonionoides turgidus*, *Stainforthia fusiformis*, *Stainforthia loeblichii*, *Textularia earlandi* распространяются только в условиях обилия пищи и высокой солености (>12 епс).

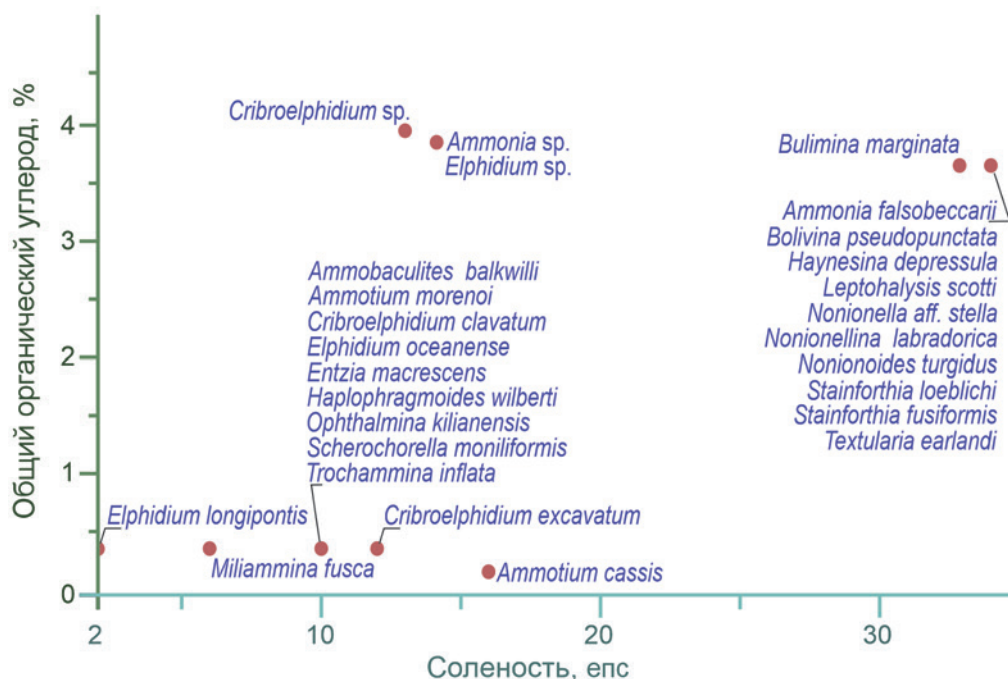


Рис. 7 – Распределение таксонов бентосных фораминифер в зависимости от солености придонного слоя и содержания общего органического углерода в осадках

Динамика разнообразия бентосных фораминифер в юго-восточной части Балтийского моря

Согласно данным рейса АК-26А (Саидова, 1981), в Гданьском бассейне Балтийского моря распространены три биоценоза бентосных фораминифер: в двух биоценозах преобладают агглютинированные виды *Reophax regularis* и *Miliammina fusca*, в третьем – известковый вид *Elphidium excavatum*. Биоценоз *Elphidium excavatum* распространен на наибольшей площади, охватывая глубоководные части исследуемого района (рисунок 8). Вторым по площади распространения является биоценоз вида *Miliammina fusca*, обитающего преимущественно в прибрежной части Калининградского полуострова на глубинах до 40 м. Биоценоз *Reophax regularis* выявлен в восточной части района на глубинах ~ от 40 до 80 м.

При оценке валового сообщества (живые и мертвые) в данном районе выделяются пять групп: *Miliammina fusca*, *Reophax regularis*, *Elphidium excavatum*–*Reophax regularis*, *Elphidium incertum*, *Reophax regularis*–*Elphidium excavatum* (Саидова, 1981). При сравнении площадей распространения биоценозов и валовых сообществ большую долю ареала биоценоза *Elphidium excavatum* занимает валовое сообщество *Reophax regularis*–*Elphidium excavatum* (рисунок 8 и рисунок 9). На западной части склона Гданьской впадины (глубины от 40 до 80 м), где отсутствуют данные о биоценозах, преобладает валовое сообщество *Elphidium incertum*, тогда как восточнее ареал распространения валового сообщества *Reophax regularis* соответствует ареалу одноименного биоценоза. Валовое сообщество *Miliammina fusca* занимает площадь одноименного биоценоза.

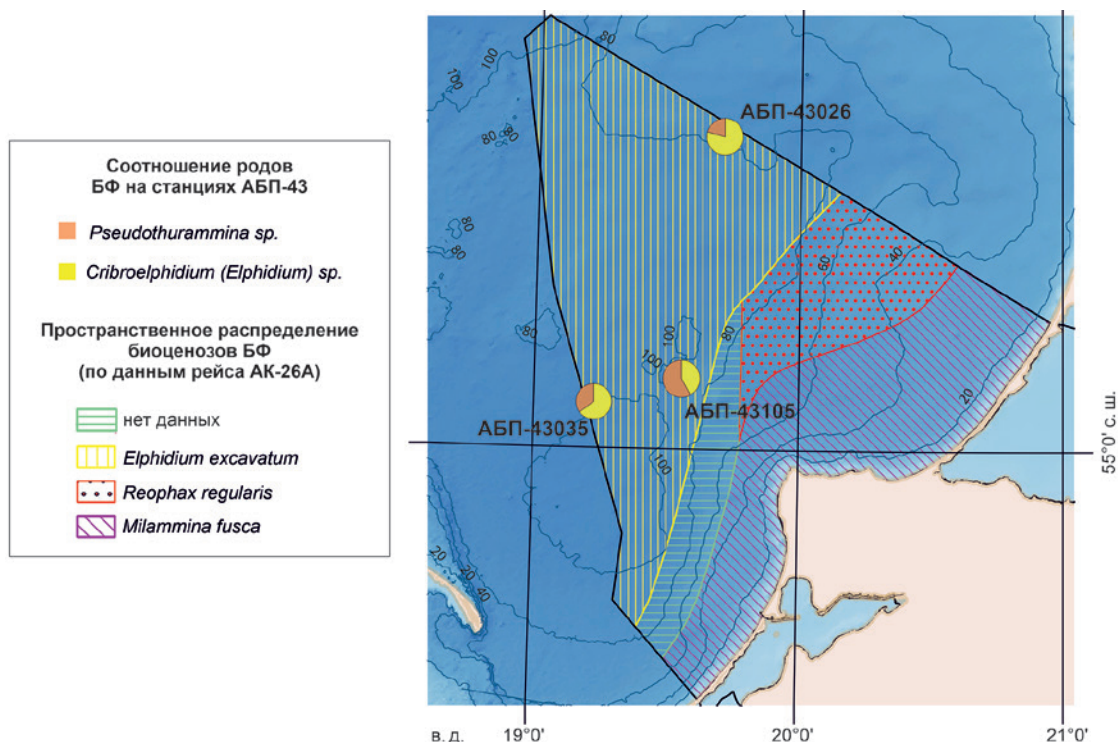


Рис. 8 – Пространственное распределение биоценозов бентосных фораминифер (БФ) (Саидова, 1981) и соотношения родов бентосных фораминифер на станциях рейса АБП-43

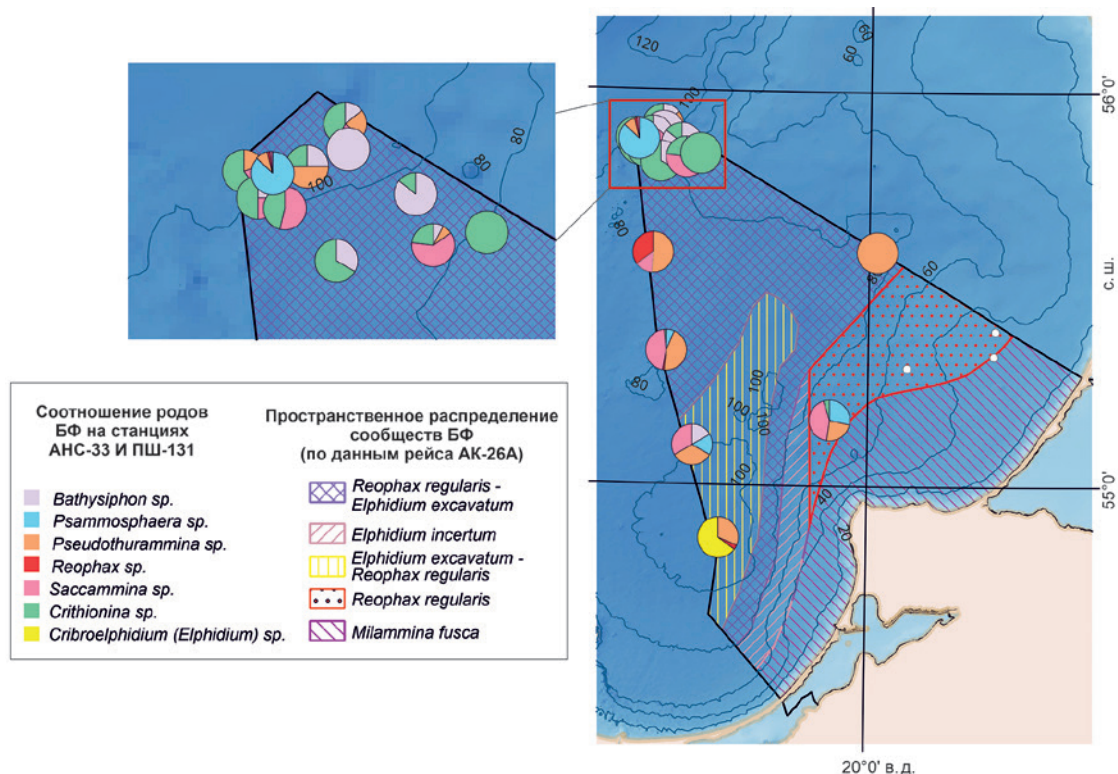


Рис. 9 – Пространственное распределение валовых сообществ бентосных фораминифер (БФ) (Саидова, 1981) с соотношением родов бентосных фораминифер (Ponomarenko et al., 2020)

Микропалеонтологический анализ поверхностных осадков Гданьской впадины (рейс АБП-43) (рисунок 8) глубоководной части исследуемого района установил присутствие особей двух родов бентосных фораминифер: *Elphidium* sp. indet и *Pseudothurammina* sp. Все обнаруженные особи были мертвыми (неокрашенными). При сопоставлении результатов рейсов АБП-43 и АК-26А (Саидова, 1981) было выявлено, что ареалы распространения биоценоза *Elphidium excavatum* (Саидова, 1981) и тафоценоза рода *Elphidium* sp. indet совпадают, однако представители рода *Pseudothurammina* не были обнаружены в исследовании АК-26А (Саидова, 1981).

Согласно результатам, полученным в рейсах АНС-33 и ПШ-131 (Ponomarenko et al., 2020), в Гданьской впадине помимо особей рода *Elphidium*, также отмечены представители родов *Pseudothurammina*, *Saccammina*, *Bathysiphon*, *Psammosphaera*, *Reophax* (рисунок 9). В ареале распространения валового сообщества *Reophax regularis*, выделяемом по данным рейса АК-26А (Саидова, 1981), в рейсах АНС-33 и ПШ-131 (Ponomarenko et al., 2020) не были выявлены особи рода *Reophax*. Однако в том же районе были обнаружены представители родов *Saccammina*, *Pseudothurammina*, *Psammosphaera*, *Crithionina* (Ponomarenko et al., 2020) (рисунок 9). В зоне распространения валового сообщества *Reophax regularis*–*Elphidium excavatum* (Саидова, 1981) исследование Пonomаренко и др. (2020) не выявило особей *Elphidium* sp. indet ни на одной из станций (рисунок 9). Однако на двух станциях этого же ареала были обнаружены представители рода *Reophax*. Кроме того, на западной границе российского сектора юго-восточной части Балтийского моря, в пределах распространения валового сообщества *Elphidium* sp. indet (Саидова, 1981), были также отмечены представители родов *Pseudothurammina*, *Saccammina*, *Psammosphaera*, *Crithionina*. На склоне Готландской впадины представители родов *Bathysiphon*, *Psammosphaera*, *Pseudothurammina*, *Reophax*, *Saccammina*, *Crithionina* (рисунок 9) также входят в ареал валового сообщества *Reophax regularis*–*Elphidium excavatum*, выделенный по данным Саидовой (1981). В восточной части исследуемого района в ареале распространения валового сообщества *Elphidium* sp. indet (Саидова, 1981) только на одной станции были обнаружены представители рода *Pseudothurammina* (Ponomarenko et al., 2020), остальные осадки были лишены раковин.

При сравнении данных рейсов АК-26А (Саидова, 1981) и АБП-43 было выявлено, что ареалы распространения биоценоза *Elphidium excavatum* и тафоценоза *Elphidium* sp. indet (рисунок 8) совпадают. Отсутствие живых особей *Elphidium* sp. indet в данном ареале в 2018 г. может быть объяснено придонной соленостью менее 12 епс. В пределах ареала распространения валового сообщества *Reophax regularis*–*Elphidium excavatum*, выделенного по результатам рейса АК-26А (Саидова, 1981), в исследованиях АНС-33 и ПШ-131 (Ponomarenko et al., 2020) были отмечены только особи *Reophax* sp. (рисунок 9). Такое расхождение, вероятно, связано с тем, что пониженная соленость в момент отбора проб в последнем исследовании (Ponomarenko et al., 2020) также стала лимитирующим фактором для распространения представителей известкового рода *Elphidium*.

В исследовании Саидовой (1981) выводы о распространении ареалов биоценозов и валовых сообществ были сделаны путем интерполяции на основе данных,

полученных по девяти станциям пробоотбора. Вероятно, отсутствие в исследуемом районе *Pseudothuramina* sp., *Bathysiphon* sp., *Saccamina* sp., *Psammosphaera* sp., *Crithionina* sp. по данным рейса АК-26А (Саидова, 1981) можно объяснить низким разрешением сетки станций пробоотбора, в результате чего ареалы распространения данных родов не были охвачены. Также причиной несовпадения информации о родовом разнообразии бентосных фораминифер в юго-восточной части Балтийского моря может быть существенное различие применяемых методик микропалеонтологического анализа. Как в исследованиях Пономаренко и др. (2018, 2020), так и в настоящем, для промывания осадка использовано сито с размерностью ячеек 63 мкм, в то время как в исследовании рейса АК-26А, вероятно, использовано более крупное сито, что не позволило учесть мелкие однокамерные раковины данных родов бентосных фораминифер, характерных для солоноватоводных условий. Также при исследовании бентосных фораминифер Балтийского моря следует просматривать промытую фракцию, залитую водой, чтобы учесть внутренние органические оболочки фораминифер, сохраняющиеся в осадках после полного растворения известковых раковин (Binczewska et al., 2018) и избежать разрушения агглютинированных раковин (Brodiewicz, 1965). Полученные различия в результатах подчеркивают важность применения стандартизированных микропалеонтологических методик (Schönfeld et al., 2012) при геоэкологических исследованиях.

Заключение

По данным изучения бентосных фораминифер из поверхностных осадков юго-восточной части Балтийского моря и анализа данных из 27 отечественных и зарубежных публикаций выявлено, что наиболее хорошо изучены бентосные фораминиферы из западной и юго-западной частей Балтийского моря, тогда как в юго-восточной части работы единичны. В результате анализа опубликованных в период с 1930 по 2020 гг. работ была составлена обширная база данных, включающая 71 род и 99 видов бентосных фораминифер и факторы среды, лимитирующие их распространение.

Статистический анализ условий распространения бентосных фораминифер позволил выделить таксоны-индикаторы изменений основных экологических параметров: 46 таксонов и четыре рода, указывающих на придонную соленость выше 12 епс, семь таксонов и шесть родов-индикаторов продолжительных условий гипоксии и 4 рода, маркирующих высокое содержание органического вещества в донных осадках (>4 % ООУ). В результате компонентного анализа условий распространения бентосных фораминифер было выявлено, что существование 14 таксонов бентосных фораминифер в Балтийском море возможно при солености более 12 епс и высоком содержании органического вещества в донных осадках (более 3 % ООУ).

Сравнительный анализ натуральных данных биоценозов и опубликованных данных о распространении валовых сообществ бентосных фораминифер в юго-восточной части моря подтвердил, что основным лимитирующим фактором для распространения

известковых бентосных фораминифер наиболее многочисленного и распространенного в Балтийском море рода *Elphidium* sp. indet является соленость менее 12 епс. Таким образом, они оказываются надежным индикатором затоков вод из Северного моря для современного мониторинга состояния экосистемы Балтийского моря и реконструкций условий в прошлом.

Выявлено значительное увеличение разнообразия бентосных фораминифер с 1978 по 2018 гг. Стоит отметить, что данная разница может быть обусловлена расхождением методик, что только подчеркивает важность применения современных стандартизированных методов при проведении геоэкологического мониторинга. Составленная таблица лимитирующих условий для бентосных фораминифер может стать основой для разработки методики мониторинга состояния экосистемы в продолжающихся условиях климатических изменений и антропогенной нагрузки.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России для ИО РАН (тема № FMWE-2024-0025). Экспедиционные работы выполнены с использованием оборудования НИС «Академик Борис Петров» в составе ЦКП «Научный флот ИО РАН» (<https://rv.ocean.ru/flot/abf/nis-akademik-boris-petrov>). Авторы выражают благодарность рецензентам за конструктивные замечания и предложения, а также Муратовой Александре Андреевне за помощь в пересчете концентраций растворенного кислорода.

Список литературы

1. Саидова Х. М. Современные биоценозы бентосных фораминифер, стратиграфия и палеогеография голоцена Балтийского моря по фораминиферам. В кн.: Осадкообразование в Балтийском море. М.: Наука, 1981. С. 215–232. <https://www.geokniga.org/books/29320>
2. Alve E., Murray J. W. Marginal marine environments of the Skagerrak and Kattegat: a baseline study of living (stained) benthic foraminiferal ecology // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 1999. Vol. 146. No. 1–4. P. 171–193. EDN: ACGFFV. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(98\)00131-X](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(98)00131-X)
3. Andersen J. H., Laamanen M. [eds.] Eutrophication in the Baltic Sea: An integrated assessment of the effects of nutrient enrichment in the Baltic Sea region // *Balt. Sea Environ. Proc.* 2009. No. 115B. P. 148. ISSN 0357-2994. <https://oceanrep.geomar.de/id/eprint/29795/1/BSEP115B.pdf>
4. Binczewska A., Moros M., Polovodova Asterman I., Sławińska J., Bąk M. Changes in the inflow of saline water into the Bornholm Basin (SW Baltic Sea) during the past 7100 years—evidence from benthic foraminifera record // *Boreas*. 2018. Vol. 47. No. 1. P. 297–310. EDN: YDFGQX. <https://doi.org/10.1111/bor.12267>
5. Brodniewicz I. Recent and some Holocene Foraminifera of the southern Baltic Sea // *Acta Palaeontologica Polonica*. 1965. Vol. 10. No. 2. P. 207–226. <https://agro.icm.edu.pl/agro/element/bwmetal.element.agro-f6a9df7c-9eb5-418a-88e8-d25303d319b4>
6. Bunke D., Leipe T., Moros M., Morys C., Tauber F., Virtasalo J. J., Forster S., Arz H. W. Natural and anthropogenic sediment mixing processes in the South-Western Baltic Sea // *Front. Mar. Sci.* 2019. Vol. 6. 677 p. EDN: SBECSE. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00677>
7. Carstensen J., Timmermann K., Conley D. J., Bonsdorff E., Gustafsson B. G., Hietanen S., Janas U., Jilbert T., Reed D. C., Slomp C. P., Maximov A., Norkko A., Norkko J., Voss M. Hypoxia in the Baltic Sea: biogeochemical cycles, benthic fauna, and management // *Ambio*. 2014. Vol. 43. No. 1. P. 26–36. EDN: SKQGCR. <https://doi.org/10.1007/s13280-013-0474-7>

8. *Ciešlikiewicz W., Dudkowska A., Gic-Grusza G., Jędrasik J.* Extreme bottom velocities induced by wind wave and currents in the Gulf of Gdańsk // *Ocean Dynamics*. 2017. Vol. 67. No. 11. P. 1461–1480. EDN: YIQKDP. <https://doi.org/10.1007/s10236-017-1098-4>
9. *Charrieau L. M., Filipsson H. L., Ljung K., Chierici M., Knudsen K. L., Kritzberg E.* The effects of multiple stressors on the distribution of coastal benthic foraminifera: A case study from the Skagerrak-Baltic Sea region // *Mar. Micropaleontol.* 2018. Vol. 139. P. 42–56. EDN: OWQLDA. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2017.11.004>
10. *Conley D. J., Björck S., Bonsdorff E., Carstensen J., Destouni G., Gustafsson B. G., Hietanen S., Kortekaas M., Kuosa H., Meier H. E. M., Müller-Karulis B., Nordberg K., Norkko A., Nürnberg G., Pitkänen H., Rabalais N. N., Rosenberg R., Savchuk O. P., Slomp C. P., Voss M., Wulff F., Zillén L.* Hypoxia-related processes in the Baltic Sea // *Environ. Sci. Technol.* 2009. Vol. 43. No. 10. P. 3412–3420. EDN: MLLKYL. <https://doi.org/10.1021/es802762a>
11. *Emelyanov E. M.* Geology of the Gdansk Basin, Baltic Sea. Kaliningrad: Yantarnyi Skaz, 2002. 496 pp. ISBN 5-7406-0444-3. https://rusneb.ru/catalog/002744_000053_RU___%D0%93%D0%9F%D0%9D%D0%A2%D0%91+%D0%A0%D0%BE%D1%81%D1%81%D0%B8%D0%B8___KNB_IBIS___26.35%28922.0%29___%D0%9560-940527/
12. *Frenzel P., Tech T., Bartholdy J.* Checklist and annotated bibliography of recent foraminifera from the German Baltic Sea coast // *Stud. Geol. Pol.* 2005. Vol. 124. P. 67–86. EDN: NBZSHF
13. *Frenzel P., Borrmann C., Lauenburg B., Bohling B., Bartholdy J.* Environmental impact assessment of sediment dumping in the southern Baltic Sea using meiofaunal indicators // *J. Mar. Syst.* 2009. Vol. 75. Iss. 3–4. P. 430–440. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.01.016>
14. *Geilfus N. X., Munson K. M., Eronen-Rasimus E., Kaartokallio H., Lemes M., Wang F., Rysgaard S., Delille B.* Landfast sea ice in the Bothnian Bay (Baltic Sea) as a temporary storage compartment for greenhouse gases // *Elem. Sci. Anth.* 2021. Vol. 9. No. 1. P. 00028. EDN: UIGCHU. <https://doi.org/10.1525/elementa.2021.00028>
15. *Glasby G. P., Szefer P., Geldon J., Warzocha J.* Heavy-metal pollution of sediments from Szczecin Lagoon and the Gdansk Basin, Poland // *Sci. Total Environ.* 2004. Vol. 330. Iss. 1–3. P. 249–269. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2004.04.004>
16. *Groeneveld J., Filipsson H. L., Austin W. E. N., Darling K., McCarthy D., Krupinski N. B. Q., Bird C., Schweizer M.* Assessing proxy signatures of temperature, salinity, and hypoxia in the Baltic Sea through foraminifera-based geochemistry and faunal assemblages // *J. Micropaleontol.* 2018. Vol. 37. No. 2. P. 403–429. EDN: YJTGJN. <https://doi.org/10.5194/jm-37-403-2018>
17. *Gustafsson M., Nordberg K.* Benthic foraminifera and their response to hydrography, periodic hypoxic conditions and primary production in the Koljö fjord on the Swedish west coast // *J. Sea Res.* 1999. Vol. 41. Iss. 3. P. 163–178. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(99\)00002-7](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(99)00002-7)
18. *Gustafsson B. G., Schenk F., Blenckner T., Eilola K., Meier H. E. M., Müller-Karulis B., Neumann T., Ruoho-Airola T., Savchuk O. P., Zorita E.* Reconstructing the development of Baltic Sea eutrophication 1850–2006 // *Ambio*. 2012. Vol. 41. No. 6. P. 534–548. EDN: KPYQPX. <https://doi.org/10.1007/s13280-012-0318-x>
19. *Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D.* Past: paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontol. Electron.* 2001. Vol. 4. No. 1. P. 1–9. https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/past.pdf
20. *Hansen H. J.* On the sedimentology and the quantitative distribution of living foraminifera in the northern part of the Øresund // *Ophelia*. 1965. Vol. 2. Iss. 2. P. 323–331. <https://doi.org/10.1080/00785326.1965.10409608>
21. *Haynert K., Schöpfung J., Polovodova-Asteman I., Thomsen J.* The benthic foraminiferal community in a naturally CO₂-rich coastal habitat of the southwestern Baltic Sea // *Biogeosciences*. 2012. Vol. 9. No. 11. P. 4421–4440. <https://doi.org/10.5194/bg-9-4421-2012>
22. *Hermelin J. O. R.* Distribution of Holocene benthic foraminifera in the Baltic Sea // *J. Foraminiferal Res.* 1987. Vol. 17. No. 1. P. 62–73. <https://doi.org/10.2113/gsjfr.17.1.62>

23. *Jarke J.* Beobachtungen über Kalkauflösung an Schalen von Mikrofossilien in Sedimenten der westlichen Ostsee // Dtsch. Hydrogr. Z. 1961. Vol. 14. No. 1. P. 6–11. <https://doi.org/10.1007/BF02226819>
24. *Jorissen F. J., de Stigter H. C., Widmark J. G. V.* A conceptual model explaining benthic foraminiferal microhabitats // Mar. Micropaleontol. 1995. Vol. 26. No. 1–4. P. 3–15. [https://doi.org/10.1016/0377-8398\(95\)00047-X](https://doi.org/10.1016/0377-8398(95)00047-X)
25. *Kögler F., Larsen B.* The West Bornholm basin in the Baltic Sea: Geological structure and Quaternary sediments // Boreas. 1979. Vol. 8. Iss. 1. P. 1–22. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.1979.tb00427.x>
26. *Kouts T., Omstedt A.* Deep water exchange in the Baltic Proper // Tellus A Dyn. Meteorol. Oceanogr. 1993. Vol. 45. Iss. 4. P. 311–324. <https://doi.org/10.3402/tellusa.v45i4.14895>
27. *Kuliński K., Pempkowiak J.* Carbon Cycling in the Baltic Sea. N. Y.: Springer Science & Business Media, 2012. Vol. 7. 142 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-19388-0>
28. *Lass H. U., Mohrholz V.* On dynamics and mixing of inflowing saltwater in the Arkona Sea // J. Geophys. Res. Oceans. 2003. Vol. 108. Iss. C2. P. 3042. <https://doi.org/10.1029/2002JC001465>
29. *Leppäranta M., Myrberg K.* Physical oceanography of the Baltic Sea. Berlin: Springer Science & Business Media, 2009. 378 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-79703-6>
30. *Liblik T., Naumann M., Alenius P., Hansson M., Lips U., Nausch G., Tuomi L., Wesslander K., Laanemets J., Viktorsson L.* Propagation of impact of the recent Major Baltic Inflows from the Eastern Gotland Basin to the Gulf of Finland // Front. Mar. Sci. 2018. Vol. 5. No. JUL. P. 222. EDN: YJWEBN. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00222>
31. *Lintner M., Biedrawa B., Wukovits J., Wanek W., Heinz P.* Salinity-dependent algae uptake and subsequent carbon and nitrogen metabolisms of two intertidal foraminifera (*Ammonia tepida* and *Haynesina germanica*) // Biogeosciences. 2020. Vol. 17. No. 13. P. 3723–3732. EDN: CHRTEC. <https://doi.org/10.5194/bg-17-3723-2020>
32. *Lutze G. F.* Zur foraminiferen-fauna der Ostsee // Meyniana. 1965. Vol. 15. P. 75–142. <https://oceanrep.geomar.de/id/eprint/34051/1/meyniana.1965.15.75-1.pdf>
33. *Lutze G. F.* Foraminiferen der Kieler Bucht (Westliche Ostsee): 1. Hausgartengebiet des Sonderforschungsbereiches 95 der Universität Kiel // Meyniana. 1974. Vol. 26. P. 9–22. <https://oceanrep.geomar.de/id/eprint/34050/1/meyniana.1974.26.9.pdf>
34. *Mohrholz V.* Major Baltic inflow statistics—revised // Front. Mar. Sci. 2018. Vol. 5. P. 384. EDN: IQMGTT. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00384>
35. *Mohrholz V.* Gridded hydrographic data set of Baltic thalweg transect 2014-2019/ (дата обращения 25.07.2025). <https://www.iow.de/hydrographic-data-set-of-baltic-thalweg-transect-2019.html>
36. *Murray J. W., Alve E.* The distribution of agglutinated foraminifera in NW European seas: Baseline data for the interpretation of fossil assemblages // Palaeontol. Electron. 2011. Vol. 14. No. 2. P. 1–41. http://palaeo-electronica.org/2011_2/248/248.pdf
37. *Myrberg K., Lehmann A.* Topography, hydrography, circulation and modelling of the Baltic Sea // Preventive Methods for Coastal Protection: Towards the Use of Ocean Dynamics for Pollution Control. Heidelberg: Springer International Publishing, 2013. P. 31–64. EDN: WPSRXT. https://doi.org/10.1007/978-3-319-00440-2_2
38. *Nikulina A., Polovodova I., Schönfeld J.* Foraminiferal response to environmental changes in Kiel Fjord, SW Baltic Sea // eEarth. 2008. Vol. 3. No. 1. P. 37–49. <https://doi.org/10.5194/ee-3-37-2008>
39. *Polovodova I., Nikulina A., Schönfeld J., Dullo W. C.* Recent benthic foraminifera in the Flensburg Fjord (western Baltic Sea) // J. Micropaleontol. 2009. Vol. 28. No. 2. P. 131–142. EDN: NAGRPD. <https://doi.org/10.1144/jm.28.2.131>
40. *Polovodova I., Schönfeld J.* Foraminiferal test abnormalities in the western Baltic Sea // J. Foraminiferal Res. 2008. Vol. 38. No. 4. P. 318–336. <https://doi.org/10.2113/gsjfr.38.4.318>
41. *Ponomarenko E. P., Krechik V. A.* Benthic foraminifera distribution in the modern sediments of the Southeastern Baltic Sea with respect to North Sea water inflows // Russ. J. Earth Sci. 2018. Vol. 18. No. 6. P. ES6001 EDN: YTBTYL. <https://doi.org/10.2205/2018ES000632>

42. *Ponomarenko E., Krechik V., Dorokhova E.* Environmental factors affecting recent benthic foraminiferal distribution in the South-Eastern Baltic Sea // *Baltica*. 2020. Vol. 33. No. 1. P. 58–70. EDN: VSFFOA. <https://doi.org/10.5200/baltica.2020.1.6>
43. *Rhumbler L.* Foraminiferen der Kieler Bucht, gesammelt durch A. Remane, II. Teil (Ammodisculinidae bis einschl. Textulinidae) // *Kiel. Meeresforsch.* 1936. Vol. 1. P. 179–242. https://oceanrep.geomar.de/id/eprint/54988/1/Rhumbler%2CL_Bd.1_1936.pdf
44. *Rolff C., Walve J., Larsson U., Elmgren R.* How oxygen deficiency in the Baltic Sea proper has spread and worsened: The role of ammonium and hydrogen sulphide // *Ambio*. 2022. Vol. 51. No. 11. P. 2308–2324. EDN: NEYLKF. <https://doi.org/10.1007/s13280-022-01738-8>
45. *Schönfeld J.* Monitoring benthic foraminiferal dynamics at Bottsand coastal lagoon (Western Baltic Sea) // *Journal of Micropalaeontology*. 2018. Vol. 37. No. 1. P. 383–393. EDN: YIWVCX. <https://doi.org/10.5194/jm-37-383-2018>
46. *Schönfeld J., Alve E., Geslin E., Jorissen F., Korsun S., Spezzaferri S. et al.* The FOBIMO (FORaminiferal BIO-MONitoring) initiative – Towards a standardised protocol for soft-bottom benthic foraminiferal monitoring studies // *Marine Micropaleontology*. 2012. Vol. 94. P. 1–13. EDN: RFYWPL. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2012.06.001>
47. *Schönfeld J., Numberger L.* The benthic foraminiferal response to the 2004 spring bloom in the western Baltic Sea // *Mar. Micropaleontol.* 2007a. Vol. 65. No. 1–2. P. 78. EDN: LPZYFY. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2007.06.003>
48. *Schönfeld J., Numberger L.* Seasonal dynamics and decadal changes of benthic foraminiferal assemblages in the western Baltic Sea (NW Europe) // *J. Micropaleontol.* 2007b. Vol. 26. No. 1. P. 47–60. EDN: LZXFCD. <https://doi.org/10.1144/jm.26.1.47>
49. *Schweizer M., Polovodova I., Nikulina A., Schönfeld J.* Molecular identification of *Ammonia* and *Elphidium* species (foraminifera, Rotaliida) from the Kiel Fjord (SW Baltic Sea) with rDNA sequences // *Helgol. Mar. Res.* 2011. Vol. 65. No. 1. P. 1–10. EDN: KYKXMR. <https://doi.org/10.1007/s10152-010-0194-3>
50. *Sen Gupta B. K.* Foraminifera in marginal marine environments // *Modern Foraminifera*. D: Springer Netherlands, 1999. P. 141–159. https://doi.org/10.1007/0-306-48104-9_9
51. *Sohlenius G., Emeis K.-C., Andrén E., Andrén T., Kohly A.* Development of anoxia during the Holocene fresh–brackish water transition in the Baltic Sea // *Mar. Geol.* 2001. Vol. 177. No. 3–4. P. 221–242. EDN: LPGWYB. [https://doi.org/10.1016/S0025-3227\(01\)00174-8](https://doi.org/10.1016/S0025-3227(01)00174-8)
52. *Stigebrandt A., Kalén O.* Improving Oxygen Conditions in the Deeper Parts of Bornholm Sea by Pumped Injection of Winter Water // *AMBIO*. 2012. Vol. 42. No. 5. P. 587–595. EDN: GSDXTE. <https://doi.org/10.1007/s13280-012-0356-4>
53. *Wefer G.* Umwelt, Produktion und Sedimentation benthischer Foraminiferen in der westlichen Ostsee. Kiel: Dissertation, Christian-Albrechts-Universität Kiel, 1976. 103 p. https://epic.awi.de/id/eprint/46945/1/Wefer_1976.pdf
54. *Wefer G., Lutze G. F.* Carbonate production by benthic foraminifera and accumulation in the western Baltic // *Limnol. Oceanogr.* 1978. Vol. 23. No. 5. P. 992–996. <https://doi.org/10.4319/lo.1978.23.5.0992>
55. *Zillén L., Conley D. J.* Hypoxia and cyanobacteria blooms – are they really natural features of the late Holocene history of the Baltic Sea? // *Biogeosciences*. 2010. Vol. 7. No. 8. P. 2567–2580. EDN: MZXAUT. <https://doi.org/10.5194/bg-7-2567-2010>

Статья поступила в редакцию 28.07.2025, одобрена к печати 14.01.2026.

Для цитирования: Пугачёва Т. Л., Пономаренко Е. П. Условия распространения бентосных фораминифер в Балтийском море как основа геоэкологического мониторинга // *Океанологические исследования*. 2026. Т. 54 № 1. С. 84–120. [https://doi.ocean.ru/10.29006/1564-2291.JOR-2026.54\(1\).5](https://doi.ocean.ru/10.29006/1564-2291.JOR-2026.54(1).5)

ENVIRONMENTAL CONDITIONS INFLUENCING THE DISTRIBUTION OF BENTHIC FORAMINIFERA IN THE BALTIC SEA AS A BASIS FOR GEOECOLOGICAL MONITORING

T. L. Pugacheva^{1,2}, E. P. Ponomarenko^{1,2}

¹*Immanuel Kant Baltic Federal University,
14 A, Nevskogo str., Kaliningrad, 236016, Russia,
e-mail: tpugacheva99@gmail.com;*

²*Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences,
6, Nakhimovskiy prospekt, Moscow, 117997, Russia,
e-mail: ponomarenko.katharina@gmail.com*

The expansion of hypoxic zones and the acceleration of eutrophication, caused by both natural and anthropogenic factors, have a significant negative impact on the Baltic Sea ecosystem. A synthesis of all available domestic and international studies (27 publications, 1930–2020) researching modern benthic foraminifera in the various basins of the Baltic Sea (Arkona, Bornholm, Gdańsk, and Gotland) and the straits (Kattegat and the Danish Straits), together with our own investigations in the southeastern part of the sea, we compiled a database of taxa and environmental factors controlling their distribution. Over the course of research development and data accumulation, the focus has shifted from documenting species diversity to detailed examination of the broad range of ecological conditions of benthic foraminiferal habitats; however, such data remain scarce and fragmented. The compiled data allowed us to delineate groups of taxa associated with limiting environmental factors such as salinity and bottom-water dissolved oxygen, as well as organic carbon content in bottom sediments. For the southeastern Baltic, based on a comparison of cruise data from 1978, 2016, and 2018, salinity below 12 psu was confirmed as the primary factor limiting the distribution of calcareous tests of *Elphidium* sp. indet. An increase in species diversity was observed over this period, which may be attributable to methodological differences, underscoring the need to standardize micropaleontological protocols in geo-environmental monitoring. The compiled table of ecological preferences of benthic foraminiferal taxa can serve as a basis for monitoring the state of the Baltic Sea ecosystem and for reconstructing past hydrochemical and hydrological changes.

Keywords: hypoxia, salinity, organic carbon, benthos, foraminifera, dissolved oxygen, surface bottom sediments, limiting factors, Danish Straits, Arkona Basin, Bornholm Basin, Gotland Basin, Gdańsk Basin

Acknowledgement: the research was carried out within the state assignment of Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation for IO RAS (theme No. FMWE-2024-0025). Field studies were carried out using the equipment of the RV “Akademik Boris Petrov” as part of the Center for the collective use of scientific equipment “Scientific fleet of IO RAS”. The authors thank the reviewers for their constructive comments and suggestions, and Alexandra A. Muratova for her assistance in recalculating the dissolved oxygen concentrations.

References

1. Alve, E. and J. W. Murray, 1999: Marginal marine environments of the Skagerrak and Kattegat: a baseline study of living (stained) benthic foraminiferal ecology. *Palaeogeography*,

- Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **146** (1–4), 171–193, EDN: ACGFFV, [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(98\)00131-X](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(98)00131-X)
2. Andersen, J. H. and M. Laamanen [eds.], 2009: Eutrophication in the Baltic Sea: An integrated assessment of the effects of nutrient enrichment in the Baltic Sea region. *Balt. Sea Environ. Proc.*, 115B, 148 p., ISSN 0357-2994, <https://oceanrep.geomar.de/id/eprint/29795/1/BSEP115B.pdf>
 3. Binczewska, A., M. Moros, I. Polovodova Asterman, J. Sławińska, and M. Bąk, 2018: Changes in the inflow of saline water into the Bornholm Basin (SW Baltic Sea) during the past 7100 years—evidence from benthic foraminifera record. *Boreas*, **47** (1), 297–310, EDN: YDFGQX, <https://doi.org/10.1111/bor.12267>
 4. Brodniewicz, I., 1965: Recent and some Holocene Foraminifera of the southern Baltic Sea. *Acta Palaeontologica Polonica*, **10** (2), 207–226, <https://agro.icm.edu.pl/agro/element/bwmeta1.element.agro-f6a9df7c-9eb5-418a-88e8-d25303d319b4>
 5. Bunke, D., T. Leipe, M. Moros, C. Morys, F. Tauber, J. J. Virtasalo, S. Forster, and H. W. Arz, 2019: Natural and anthropogenic sediment mixing processes in the South-Western Baltic Sea. *Front. Mar. Sci.*, **6**, 677 p., EDN: SBECSE, <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00677>
 6. Carstensen, J., K. Timmermann, D. J. Conley, E. Bonsdorff, B. G. Gustafsson, S. Hietanen, U. Janas, T. Jilbert, D. C. Reed, C. P. Slomp, A. Maximov, A. Norkko, J. Norkko, and M. Voss, 2014: Hypoxia in the Baltic Sea: biogeochemical cycles, benthic fauna, and management. *Ambio*, **43** (1), 26–36, EDN: SKQGCR, <https://doi.org/10.1007/s13280-013-0474-7>
 7. Cieślakiewicz, W., A. Dudkowska, G. Gic-Grusza, and J. Jędrasik, 2017: Extreme bottom velocities induced by wind wave and currents in the Gulf of Gdańsk. *Ocean Dynamics*, **67** (11), 1461–1480, EDN: YIQKDP, <https://doi.org/10.1007/s10236-017-1098-4>
 8. Charrieau, L. M., H. L. Filipsson, K. Ljung, M. Chierici, K. L. Knudsen, and E. Kritzberg, 2018: The effects of multiple stressors on the distribution of coastal benthic foraminifera: a case study from the Skagerrak-Baltic Sea region. *Mar. Micropaleontol.*, **139**, 42–56, EDN: OWQLDA, <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2017.11.004>
 9. Conley, D. J., S. Björck, E. Bonsdorff, J. Carstensen, G. Destouni, B. G. Gustafsson, S. Hietanen, M. Kortekaas, H. Kuosa, H. E. M. Meier, B. Müller-Karulis, K. Nordberg, A. Norkko, G. Nürnberg, H. Pitkänen, N. N. Rabalais, R. Rosenberg, O. P. Savchuk, C. P. Slomp, M. Voss, F. Wulff, and L. Zillén, 2009: Hypoxia-related processes in the Baltic Sea. *Environ. Sci. Technol.*, **43** (10), 3412–3420, EDN: MLLKYL, <https://doi.org/10.1021/es802762a>
 10. Emelyanov, E. M., 2002: *Geology of the Gdansk Basin, Baltic Sea*. Kaliningrad, Yantarnyi Skaz, 496 p., ISBN 5-7406-0444-3, https://rusneb.ru/catalog/002744_000053_RU___%D0%93%D0%9F%D0%9D%D0%A2%D0%91+%D0%A0%D0%BE%D1%81%D1%81%D0%B8%D0%B8___KNB_IBIS___26.35%28922.0%29___%D0%9560-940527/
 11. Frenzel, P., T. Tech, and J. Bartholdy, 2005: Checklist and annotated bibliography of recent foraminifera from the German Baltic Sea coast. *Stud. Geol. Pol.*, **124**, 67–86, EDN: NBZSHF
 12. Frenzel, P., C. Borrmann, B. Lauenburg, B. Bohling, and J. Bartholdy, 2009: Environmental impact assessment of sediment dumping in the southern Baltic Sea using meiofaunal indicators. *J. Mar. Syst.*, **75** (3–4), 430–440, <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.01.016>
 13. Geilfus, N. X., K. M. Munson, E. Eronen-Rasimus, H. Kaartokallio, M. Lemes, F. Wang, S. Rysgaard, and B. Delille, 2021: Landfast sea ice in the Bothnian Bay (Baltic Sea) as a temporary storage compartment for greenhouse gases. *Elem. Sci. Anth.*, **9** (1), 00028, EDN: UIGCHU, <https://doi.org/10.1525/elementa.2021.00028>
 14. Glasby, G. P., P. Szefer, J. Geldon, and J. Warzocha, 2004: Heavy-metal pollution of sediments from Szczecin Lagoon and the Gdansk Basin, Poland. *Sci. Total Environ.*, **330** (1–3), 249–269, <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2004.04.004>
 15. Groeneveld, J., H. L. Filipsson, W. E. N. Austin, K. Darling, D. McCarthy, N. B. Q. Krupinski, C. Bird, and M. Schweizer, 2018: Assessing proxy signatures of temperature, salinity, and

- hypoxia in the Baltic Sea through foraminifera-based geochemistry and faunal assemblages. *J. Micropaleontol.*, **37** (2), 403–429, EDN: YJTGJN, <https://doi.org/10.5194/jm-37-403-2018>
16. Gustafsson, M. and K. Nordberg, 1999: Benthic foraminifera and their response to hydrography, periodic hypoxic conditions and primary production in the Koljö fjord on the Swedish west coast. *J. Sea Res.*, **41** (3), 163–178, [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(99\)00002-7](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(99)00002-7)
 17. Gustafsson, B. G., F. Schenk, T. Blenckner, K. Eilola, H. E. M. Meier, B. Müller-Karulis, T. Neumann, T. Ruoho-Airola, O. P. Savchuk, and E. Zorita, 2012: Reconstructing the development of Baltic Sea eutrophication 1850–2006, *Ambio*, **41** (6), 534–548, EDN: KPYQPX, <https://doi.org/10.1007/s13280-012-0318-x>
 18. Hammer, Ø., D. A. T. Harper, P. D. Ryan, 2001: Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.*, **4** (1), 1–9, https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/past.pdf
 19. Hansen, H. J., 1965: On the sedimentology and the quantitative distribution of living foraminifera in the northern part of the Øresund. *Ophelia*, **2** (2), 323–331, <https://doi.org/10.1080/00785326.1965.10409608>
 20. Haynert, K., J. Schönfeld, I. Polovodova-Asteman, and J. Thomsen, 2012: The benthic foraminiferal community in a naturally CO₂-rich coastal habitat of the southwestern Baltic Sea. *Biogeosciences*, **9** (11), 4421–4440, <https://doi.org/10.5194/bg-9-4421-2012>
 21. Hermelin, J. O. R., 1987: Distribution of Holocene benthic foraminifera in the Baltic Sea. *J. Foraminiferal Res.*, **17** (1), 62–73, <https://doi.org/10.2113/gsjfr.17.1.62>
 22. Jarke, J., 1961: Beobachtungen über Kalkauflösung an Schalen von Mikrofossilien in Sedimenten der westlichen Ostsee. *Dtsch. Hydrogr. Z.*, **14** (1), 6–11, <https://doi.org/10.1007/BF02226819>
 23. Jorissen, F. J., H. C. de Stigter, and J. G. V. Widmark, 1995: A conceptual model explaining benthic foraminiferal microhabitats. *Mar. Micropaleontol.*, **26** (1–4), 3–15, [https://doi.org/10.1016/0377-8398\(95\)00047-X](https://doi.org/10.1016/0377-8398(95)00047-X)
 24. Kögler, F. and B. Larsen, 1979: The West Bornholm basin in the Baltic Sea: Geological structure and Quaternary sediments. *Boreas*, **8** (1), 1–22, <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.1979.tb00427.x>
 25. Kouts, T. and A. Omstedt, 1993: Deep water exchange in the Baltic Proper. *Tellus A Dyn. Meteorol. Oceanogr.*, **45** (4), 311–324, <https://doi.org/10.3402/tellusa.v45i4.14895>
 26. Kuliński, K. and J. Pempkowiak, 2012: *Carbon Cycling in the Baltic Sea*. New York, Springer Science & Business Media, 7, 142 p., <https://doi.org/10.1007/978-3-642-19388-0>
 27. Lass, H. U. and V. Mohrholz, 2003: On dynamics and mixing of inflowing saltwater in the Arkona Sea. *J. Geophys. Res. Oceans*, **108** (C2), 3042 p., <https://doi.org/10.1029/2002JC001465>
 28. Leppäranta, M. and K. Myrberg, 2009: *Physical oceanography of the Baltic Sea*. Berlin, Springer Science & Business Media, 378 p., <https://doi.org/10.1007/978-3-540-79703-6>
 29. Liblik, T., M. Naumann, P. Alenius, M. Hansson, U. Lips, G. Nausch, L. Tuomi, K. Wesslander, J. Laanemets., and L. Viktorsson, 2018: Propagation of impact of the recent Major Baltic Inflows from the Eastern Gotland Basin to the Gulf of Finland. *Front. Mar. Sci.*, **5** (JUL), 222 p., EDN: YJWEBN, <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00222>
 30. Lintner, M., B. Biedrawa, J. Wukovits, W. Wanek, and P. Heinz, 2020: Salinity-dependent algae uptake and subsequent carbon and nitrogen metabolisms of two intertidal foraminifera (*Ammonia tepida* and *Haynesina germanica*). *Biogeosciences*, **17** (13), 3723–3732, EDN: CHRTEC, <https://doi.org/10.5194/bg-17-3723-2020>
 31. Lutze, G. F., 1965: Zur foraminiferen-fauna der Ostsee. *Meyniana*, **15**, 75–142, <https://oceanrep.geomar.de/id/eprint/34051/1/meyniana.1965.15.75-1.pdf>
 32. Lutze, G. F., 1974: Foraminiferen der Kieler Bucht (Westliche Ostsee): 1. Hausgartengebiet des Sonderforschungsbereiches 95 der Universität Kiel. *Meyniana*, **26**, 9–22, <https://oceanrep.geomar.de/id/eprint/34050/1/meyniana.1974.26.9.pdf>
 33. Mohrholz, V., 2018: Major Baltic inflow statistics—revised. *Front. Mar. Sci.*, **5**, 384 p., EDN: IQMGTT, <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00384>
 34. Mohrholz, V. Gridded hydrographic data set of Baltic thalweg transect 2014–2019/ (дата обращения 25.07.2025). <https://www.iow.de/hydrographic-data-set-of-baltic-thalweg-transect-2019.html>

35. Murray, J. W. and E. Alve, 2011: The distribution of agglutinated foraminifera in NW European seas: Baseline data for the interpretation of fossil assemblages. *Palaeontol. Electron.*, **14** (2), 1–41, http://palaeo-electronica.org/2011_2/248/248.pdf
36. Myrberg, K. and A. Lehmann, 2013: Topography, hydrography, circulation and modelling of the Baltic Sea. In: *Preventive Methods for Coastal Protection: Towards the Use of Ocean Dynamics for Pollution Control*. Heidelberg, Springer International Publishing, 31–64, EDN: WPSRXT, https://doi.org/10.1007/978-3-319-00440-2_2
37. Nikulina, A., I. Polovodova, and J. Schönfeld, 2008: Foraminiferal response to environmental changes in Kiel Fjord, SW Baltic Sea. *eEarth*, **3** (1), 37–49, <https://doi.org/10.5194/ee-3-37-2008>
38. Polovodova, I., A. Nikulina, J. Schönfeld, and W. C. Dullo, 2009: Recent benthic foraminifera in the Flensburg Fjord (western Baltic Sea). *J. Micropaleontol.*, **28** (2), 131–142, EDN: NAGRPD, <https://doi.org/10.1144/jm.28.2.131>
39. Polovodova, I. and J. Schönfeld, 2008: Foraminiferal test abnormalities in the western Baltic Sea. *J. Foraminiferal Res.*, **38** (4), 318–336, <https://doi.org/10.2113/gsjfr.38.4.318>
40. Ponomarenko, E. P. and V. A. Krechik, 2018: Benthic foraminifera distribution in the modern sediments of the Southeastern Baltic Sea with respect to North Sea water inflows. *Russ. J. Earth Sci.*, **18** (6), ES6001, EDN: YTBTYL, <https://doi.org/10.2205/2018ES000632>
41. Ponomarenko, E., V. Krechik, and E. Dorokhova, 2020: Environmental factors affecting recent benthic foraminiferal distribution in the south-eastern Baltic Sea. *Baltica*, **33** (1), 58–70, EDN: VSFFOA, <https://doi.org/10.5200/baltica.2020.1.6> <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=45439014>
42. Rhumbler, L., 1936: Foraminiferen der Kieler Bucht, gesammelt durch A. Remane, II. Teil (Ammodisculinidae bis einschl. Textulinidae). *Kiel. Meeresforsch.*, **1**, 179–242, https://oceanrep.geomar.de/id/eprint/54988/1/Rhumbler%2CL_Bd.1_1936.pdf
43. Rolff, C., L. Almesjö, and R. Elmgren, 2022: How oxygen deficiency in the Baltic Sea proper has spread and worsened: The role of ammonium and hydrogen sulphide. *Ambio*, **51** (11), 2308–2324, EDN: NEYLKF, <https://doi.org/10.1007/s13280-022-01738-8>
44. Saidova, Kh. M., 1981: Sovremennye biotsenozy bentosnykh foraminifer, stratigrafiya i paleogeografiya golotsena Baltiyskogo morya po foraminiferam (Modern benthic foraminiferal biocoenoses, stratigraphy and paleogeography of the Holocene in the Baltic Sea based on foraminifera). In: *Osadkoobrazovanie v Baltiyskom more*. Moscow, Nauka, 215–232, <https://www.geokniga.org/books/29320>
45. Schönfeld, J., 2018: Monitoring benthic foraminiferal dynamics at Bottsand coastal lagoon (western Baltic Sea). *J. Micropalaeontol.*, **37** (1), 383–393, EDN: YIWVCX, <https://doi.org/10.5194/jm-37-383-2018>
46. Schönfeld, J., E. Alve, E. Geslin, F. Jorissen, S. Korsun, and S. Spezzaferri et al., 2012: Members of the FOBIMO group. The FOBIMO (FORaminiferal Blo-MONitoring) initiative – Towards a standardised protocol for soft-bottom benthic foraminiferal monitoring studies. *Mar. Micropaleontol.*, **94**, 1–13, EDN: RFYWPL, <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2012.06.001>
47. Schönfeld, J. and L. Numberger, 2007a: The benthic foraminiferal response to the 2004 spring bloom in the western Baltic Sea. *Mar. Micropaleontol.*, **65** (1–2), 78–95, EDN: LPYZYF, <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2007.06.003>
48. Schönfeld, J. and L. Numberger, 2007b: Seasonal dynamics and decadal changes of benthic foraminiferal assemblages in the western Baltic Sea (NW Europe). *J. Micropaleontol.*, **26** (1), 47–60, EDN: LZXFCD, <https://doi.org/10.1144/jm.26.1.47>
49. Schweizer, M., I. Polovodova, A. Nikulina, and J. Schönfeld, 2011: Molecular identification of *Ammonia* and *Elphidium* species (foraminifera, Rotaliida) from the Kiel Fjord (SW Baltic Sea) with rDNA sequences. *Helgol. Mar. Res.*, **65** (1), 1–10, EDN: KYKXMR, <https://doi.org/10.1007/s10152-010-0194-3>
50. Sen Gupta, B. K., 1999: *Foraminifera in marginal marine environments. Modern Foraminifera*. D: Springer Netherlands, 141–159, https://doi.org/10.1007/0-306-48104-9_9

51. Sohlenius, G., K.-C. Emeis, E. Andrén, T. Andrén, and A. Kohly, 2001: Development of anoxia during the Holocene fresh-brackish water transition in the Baltic Sea. *Mar. Geol.*, **177** (3–4), 221–242, EDN: LPGWYB, [https://doi.org/10.1016/S0025-3227\(01\)00174-8](https://doi.org/10.1016/S0025-3227(01)00174-8)
52. Stigebrandt, A. and O. Kalén, 2012: Improving Oxygen Conditions in the Deeper Parts of Bornholm Sea by Pumped Injection of Winter Water. *AMBIO*, **42** (5), 587–595, EDN: GSDXTE, <https://doi.org/10.1007/s13280-012-0356-4>
53. Wefer, G., 1976: *Umwelt, Produktion und Sedimentation benthischer Foraminiferen in der westlichen Ostsee*. Kiel, Dissertation, Christian-Albrechts-Universität Kiel, 103 p., https://epic.awi.de/id/eprint/46945/1/Wefer_1976.pdf
54. Wefer, G. and G. F. Lutze, 1978: Carbonate production by benthic foraminifera and accumulation in the western Baltic. *Limnol. Oceanogr.*, **23** (5), 992–996, <https://doi.org/10.4319/lo.1978.23.5.0992>
55. Zillén, L. and D. J. Conley, 2010: Hypoxia and cyanobacteria blooms – are they really natural features of the late Holocene history of the Baltic Sea? *Biogeosciences*, **7** (8), 2567–2580, EDN: MZXAUT, <https://doi.org/10.5194/bg-7-2567-2010>

Submitted 28.07.2025, accepted 14.01.2026.

For citation: Pugacheva, T. L. and E. P. Ponomarenko, 2026: Environmental conditions influencing the distribution of benthic foraminifera in the Baltic Sea as a basis for geoecological monitoring, **54** (1), 84–120, [https://doi.ocean.ru/10.29006/1564-2291.JOR-2026.54\(1\).5](https://doi.ocean.ru/10.29006/1564-2291.JOR-2026.54(1).5)

底栖有孔虫在波罗的海的分布条件及其在地质生态监测中的应用

T. L. Pugacheva^{1,2}, E. P. Ponomarenko^{1,2}

¹ Immanuel Kant Baltic Federal University,
14 A, Nevskogo str., Kaliningrad, 邮编: 236016, Russia,
电子邮件: tpugacheva99@gmail.com;

² Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences,
6, Nakhimovskiy prospekt, Moscow, 邮编: 117997, Russia,
电子邮件: ponomarenko.katharina@gmail.com

由自然和人为因素共同导致的缺氧区扩大与富营养化加速，对波罗的海生态系统造成了严重的负面影响。本研究通过对国内外所有有关波罗的海各海盆（阿科纳海盆、博恩霍尔姆海盆、格但斯克海盆和哥特兰海盆）及海峡（卡特加特海峡和丹麦海峡）现代底栖有孔虫的研究文献（1930–2020年，共27篇）进行系统总结，并结合研究团队在波罗的海东南部海域的实测数据，构建了底栖有孔虫分类单元及其分布环境因子数据库。分析表明，随着研究的深入和数据的积累，研究焦点已从物种多样性调查转向底栖有孔虫生存环境条件的详细研究，但此类数据目前仍较为零散且数量有限。所收集的数据能够识别出与盐度、底层水溶解氧含量、沉积物有机碳含量等限制性环境因子相关的分类单元组合。基于1978年、2016年和2018年航次数据的对比，证实了在波罗的海东南部，盐度低于12 PSU是限制钙质壳 *Elphidium* sp. indet. 分布的主要因子。研究期间物种多样性的增加可能源于方法学上的差异，这凸显了在地质生态监测中标准化微体古生物学方法的必要性。所编制的底栖有孔虫分类单元生态偏好表可作为波罗的海生态系统状态监测及古水文、古环境变化重建的基础。

关键词： 缺氧、盐度、有机碳、底栖生物、有孔虫、溶解氧、表层沉积物、限制因子、丹麦海峡、阿科纳海盆、博恩霍尔姆海盆、哥特兰海盆、格但斯克海盆

致谢： 本研究在俄罗斯联邦科学与高等教育部下达给 Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences 的国家任务框架内完成（课题编号：FMWE-2024-0025）。作为“俄罗斯科学院海洋研究所科学舰队”科学设备共享中心的一部分，实地研究利用了“鲍里斯·彼得罗夫院士”号科考船的设备进行。作者感谢审稿人提出的建设性意见与建议，并感谢 A.A. Muratova 在溶解氧浓度换算方面提供的帮助。

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Табл. 1 – Обобщенные литературные данные о бентосных фораминиферах Балтийского моря и факторах среды, ограничивающих их распространение

Таксон	Район	Соленость, епс	O ₂ в придонном слое	Содержание органического вещества в осадках	Другие параметры среды	Ссылка
<i>Ammotium cassis</i>	Пролив Скагеррак, пролив Каттегат, Датские проливы, Арконский бассейн, Борнхольмский бассейн	13–29	0.5–8 мл/л; 210 мкмоль/л (4.70 мл/л)	Сорг 0.2–1.5 %; Собщ 1.7 %; Нобщ 0.2 %	Температура: –0.5–19 °С; Глубина обитания: 4–81 м; рН: 7.77; Щелочность: 1985.3 мкмоль/кг; Субстрат: илы, глинистые илы, пески	Brodiewicz, 1965; Lutze, 1965, 1974; Wefer, 1976; Hermelin, 1987; Alve, Murray, 1999; Gustafsson, Nordberg, 1999; Frenzel et al., 2005, 2009; Schönfeld, Numberger, 2007; Charrieau et al., 2018
<i>Ammotium morenoi</i> (<i>Ammotium salsum</i>)	Пролив Каттегат, Датские проливы	10–20		Сорг 0.4–14.8 %	Температура: 7.6–26.6 °С; Субстрат: пески	Alve, Murray, 1999; Schönfeld, 2018
<i>Ammobaculites balkwilli</i>	Пролив Каттегат, Датские проливы	10–20		Сорг 0.4–14.8 %	Температура: 17.2–26.6 °С	Alve, Murray, 1999
<i>Ammodiscus incertus</i>	Датские проливы	18.7–21.5			Температура: 5.7–14.6 °С; Глубина обитания: 13–23 м; рН: 7.77; Щелочность: 2174.0–2465.7 мкмоль/кг; Субстрат: илы	Rhumbler, 1936; Haynert et al., 2012
<i>Ammonia aomoriensis</i>	Датские проливы					Schweizer et al., 2011
<i>Ammonia batava</i>	Датские проливы				Глубина обитания: 24 м; Субстрат: илы	Jarke, 1961
<i>Ammonia bessarii</i>	Пролив Каттегат, Датские проливы, Арконский бассейн	15–31	400 мкмоль/л (8.96 мл/л)	Сорг 0.4–7.8 %	Температура: 2–26.6 °С; Глубина обитания: 4–39 м; Глубина проникновения кислорода в осадок: не более 3.5 мм; Биогенный кремний: 0.1–8% Хлорофилл «а»: 16.6–96 мг/г; С/N: 4–15; Субстрат: илы, пески, водоросли	Lutze, 1965; Wefer, 1976; Alve, Murray, 1999; Polovodova, Schönfeld, 2008; Nikulina et al., 2008; Polovodova et al., 2009

Продолжение табл. 1

Таксон	Район	Соленость, ‰	O ₂ в придонном слое	Содержание органического вещества в осадках	Другие параметры среды	Ссылка
<i>Ammonia falsobeccarii</i>	Датские проливы	33.98	207 мкмоль/л (4.64 мл/л)	Сорг 3.7 %	Температура: 10.1 °C; Глубина обитания: 45 м; Глубина проникновения кислорода в осадок: 3 мм; рН: 7.84; Щелочность: 2186.6 мкмоль/кг; Субстрат: глинистые илы	Charrigau et al., 2018
<i>Ammonia</i> spp.	Арконский бассейн, Борнхольмский бассейн	14.13–21.	130–210 мкмоль/л (2.91–4.70 мл/л)	Сорг 3.9–5.2 %	Температура: 7.3–11.7 °C; Глубина обитания: 48–71 м; Глубина проникновения кислорода в осадок: 1.7–2.8 мм; рН: 7.39–7.77; Щелочность: 1985.3–2026.3 мкмоль/кг; Субстрат: глинистые илы, глины	Charrigau et al., 2018
<i>Ammoscalaria runiana</i>	Пролив Скагеррак, пролив Каттегат, Датские проливы	16–20			Температура: 17.2–26.6; Глубина обитания: 6–33 м; Субстрат: илы, пески	Lutze, 1965; Wefer, 1976; Alve, Murray, 1999; Murray, Alve, 2011
<i>Arenoparrella mexicana</i>	Датские проливы	11.4–17.5			Температура: 6.6–12.4 °C; Субстрат: пески	Schönfeld, 2018
<i>Astrammia rara</i> (<i>Armorella sphaerica</i>)	Арконский, Борнхольмский, Гданьский, Голландский бассейны	13–22			Глубина обитания: 20–120 м; Субстрат: илы, пески	Brodniewicz, 1965
<i>Astrorhiza limicola</i>	Арконский бассейн	21			Глубина обитания: 40 м; Субстрат: илы	Brodniewicz, 1965
<i>Astronomion stellatum</i>	Кильская бухта				Глубина обитания: 24 м; Субстрат: илы	Jarke, 1961
<i>Balticammia pseudomacrescens</i>					Температура: 0–30 °C; Субстрат: илы, осадки, насыщенные растительными остатками	Frenzel et al., 2005

Продолжение табл. 1

Таксон	Район	Соленость, ‰	O ₂ в придонном слое	Содержание органического вещества в осадках	Другие параметры среды	Ссылка
<i>Bathysiphon flexibilis</i> (<i>Hippocrepina flexibilis</i>)	Датские проливы, центральная часть Балтийского моря	21			Глубина обитания: 40 м; Субстрат: илы	Lutze, 1965; Brodniewicz, 1965
<i>Bolivina pseudopunctata</i>	Датские проливы	33.98	207 мкмоль/л (4.64 мл/л)	Сорг 3.7 %	Температура: 10.1 °С; Глубина обитания: 45 м; Глубина проникновения кислорода в осадок: 3 мм; рН: 7.84; Щелочность: 2186.6 мкмоль/кг; Субстрат: глинистые илы	Charrieau et al., 2018
<i>Buccella frigida</i>	Датские проливы				Глубина обитания: до 27 м; Субстрат: пески	Hansen, 1965
<i>Bulimina marginata</i>	Пролив Каттегат, Датские проливы	32.86– 33.98	207 мкмоль/л (4.64 мл/л); 2.32 мг/л (1.62 мл/л)	Сорг 3.7 %	Температура: 10.1 °С; Глубина обитания: 45 м; Глубина проникновения кислорода в осадок: 3 мм; рН: 7.84; Щелочность: 2186.6 мкмоль/кг; Субстрат: глинистые илы	Hansen, 1965; Charrieau et al., 2018; Groeneveld et al., 2018
<i>Buliminella elegantissima</i>	Датские проливы				Глубина обитания: 15–27 м; Субстрат: пески	Hansen, 1965
<i>Cornuspira involvens</i>	Датские проливы				Глубина обитания: 16–20 м; Субстрат: красные водоросли	Rhumler, 1936
<i>Cribrorhynchium</i> sp.	Борнхольмский и Гданьский бассейны	13–14	0.2–3.75 мл/л	Сорг 4–5 %	Температура: 5.63–7.82 °С; Глубина обитания: 89–109 м; Субстрат: илы	Ponomarenko, Krecchik 2018; Ponomarenko et al., 2020,
<i>Cribrorhynchium clavatum</i> (<i>Elphidium clavatum</i> , <i>Cribronion excavatum clavatum</i> , <i>Elphidium excavatum clavatum</i>)	Пролив Каттегат, Датские проливы, Борнхольмский, Гданьский и Готландский бассейны	10– 33.98	10–85%; 0.3–8 мл/л; 207 мкмоль/л (4.64 мл/л); 1.21 мг/л (0.85 мл/л)	Сорг 0.4–14.8 %; Сорг 1.7–7.1 %; Общ 0.2 %	Температура: 1–23.9 °С; Глубина обитания: 7–240 м; Глубина проникновения кислорода в осадок: 3 мм; Хлорофилл «а»: 40.96–12798 нг/г; рН: 7.84; Щелочность: 2186.6 мкмоль/кг; Субстрат: илы, пески, водоросли	Lutze, 1965; Jarke, 1961; Wefer, 1976; Wefer, Lutze, 1978; Саидова, 1980; Alve, Murray, 1999; Charrieau et al., 2018

Продолжение табл. 1

Таксон	Район	Соленость, ‰	O ₂ в придонном слое	Содержание органического вещества в осадках	Другие параметры среды	Ссылка
<i>Criboelphidium descipiens</i> (<i>Elphidium selseyense</i>)	Борнхольмский бассейн	13.71	1.21 мг/л (0.85 мл/л)		Температура: 4.99 °С; Глубина обитания: 65 м	Groeneveld et al., 2018
<i>Criboelphidium excavatum</i> (<i>Elphidium excavatum</i> , <i>Criboelphidium excavatum</i> , <i>Cribrononion excavatum</i>)	Датские проливы, Арконский и Борнхольмский бассейны	12–23.3		Сорг 0.4–6 %	Температура: 4–17 °С; Глубина обитания: до 105 м; Биогенный кремний: 0.049; Хлорофилл «а»: 208.2 мг/г Субстрат: илы, пески, водоросли	Lutze, 1974; Wefer, Lutze, 1978; Frenzel et al., 2005; Polovodova, Schönfeld, 2008; Polovodova et al., 2009; Hermelin, 1987
<i>Cribothalammina alba</i> (<i>Hippocrepinella alba</i>)	Арконский и Борнхольмский бассейны	13–19			Температура: 1.5–17°С; Глубина обитания: до 70 м; Субстрат: илы	Brodniewicz, 1965; Hermelin, 1987
<i>Crirostomoides jeffreys</i>	Арконский и Борнхольмский бассейны					Lutze, 1965
<i>Crithionina heincke</i>	Датские проливы				Субстрат: камни, водоросли	Lutze, 1965; Wefer, 1976
<i>Crithionina</i> sp.	Готландский бассейн	11–12.5	0.38–3.98 мл/л	Сорг 6–7 %	Температура: 5.61–7.63 °С; Глубина обитания: 72–104 м; Субстрат: илы	Ponomarenko, Kreechik, 2018; Ponomarenko et al., 2020
<i>Cryptoelphidiella askundi</i> (<i>Elphidium askundi</i> , <i>Cribrononion askundi</i>)	Датские проливы, Арконский и Борнхольмский бассейны				Глубина обитания: мелководье	Lutze, 1965
<i>Cryptoelphidiella bartletti</i> (<i>Elphidium kozlowskiti</i>)	Борнхольмский, Гданьский, Готландский бассейны	12–19.5			Глубина обитания: до 200 м; Субстрат: илы, песок	Brodniewicz, 1965

Продолжение табл. 1

Таксон	Район	Соленость, ‰	O ₂ в придонном слое	Содержание органического вещества в осадках	Другие параметры среды	Ссылка
<i>Cryptoelephidiella magellanica</i> (<i>Criboelephidium magellanicum</i> , <i>Elphidium magellanicum</i>)	Проливы Скагеррак и Каттегат	25.5–26.5	0–5 мл/л	Сорг 6.9–7.1 %; Собщ 7.0–7.1 %; Нощ 0.9 %	Температура: 3.5–6 °С; Глубина обитания: 28–43 м; Субстрат: илы	Gustafsson, Nordberg, 1999
<i>Cryptoelephidiella paucilocula</i> (<i>Criboelephidium albumbilicatum</i>)		12–28			Температура: 2–12 °С; Глубина обитания: 20–25 м; Субстрат: осадки	Frenzel et al., 2005
<i>Eggerelloides medius</i> (<i>Verneuilina media</i>)	Арконский бассейн	18–21			Глубина обитания: 40–60 м; Субстрат: илы	Brodniewicz, 1965
<i>Eggerelloides scabrum</i> (<i>Eggerella scabra</i> , <i>Verneuilina scabra</i> f. <i>inornata</i> , <i>Eggerelloides scabrus</i>)	Датские проливы, Арконовый бассейн	13–29			Температура: 1–20 °С; Глубина обитания: 1–40 м; Субстрат: пески, илы	Rhumbler, 1936; Jarke, 1961; Hansen, 1965; Lutze, 1965; Frenzel et al., 2005
<i>Elphidium</i> spp.	Датские проливы, Арконовый и Борнхольмский бассейны	14.13–21.63	130–210 мкмоль/л (2.91–4.70 мл/л)	Сорг 3.9–5.2 %	Температура: 7.3–11.7 °С; Глубина обитания: до 71 м; Глубина проникновения кислорода в осадок: 1.7–2.8 мм; рН: 7.39–7.77; Щелочность: 1985.3–2026.3 мкмоль/кг; Субстрат: илы, пески, глины	Hansen, 1965; Charrieau et al., 2018
<i>Elphidium gerthi</i> (<i>Cribrononion</i> cf. <i>gerthi</i>)	Датские проливы	18–20	более 75%		Температура: 2–15 °С; Глубина обитания: мелководье; Субстрат: илы, пески, водоросли	Lutze, 1965; Wefer, 1976; Wefer, Lutze, 1978
<i>Elphidium granulosum</i>	Датские проливы				Глубина обитания: 24 м; Субстрат: илы	Jarke, 1961

Продолжение табл. 1

Таксон	Район	Соленость, ‰	O ₂ в придонном слое	Содержание органического вещества в осадках	Другие параметры среды	Ссылка
<i>Elphidium longipontis</i> (<i>Elphidium williamsoni</i> , <i>Criboelphidium williamsoni</i> , <i>Cribrononion cf. alvarezianum</i>)	Пролив Каттегат, Датские проливы	2–35		Сорг 0.4–14.8 %	Температура: 0–32 °С; Глубина обитания: более 2 м; Субстрат: илы, пески, водоросли	Lutze, 1965; Alve, Murray, 1999; Frenzel et al., 2005; Schönfeld, 2018
<i>Elphidium oceanense</i> (<i>Elphidium oceanense</i>)	Пролив Каттегат, Датские проливы	10–20		Сорг 0.4–14.8 %	Температура: 18.5–23.9 °С	Alve, Murray, 1999
<i>Elphidiella minuta</i> (<i>Elphidium minutum</i>)	Датские проливы				Глубина обитания: 24 м; Субстрат: илы	Jarke, 1961
<i>Entolingulina</i> sp.					Глубина обитания: мелководье; Субстрат: песчаный осадок	Wefer, 1976
<i>Entzia macrescens</i> (<i>Jadammina macrescens</i> , <i>Jadammina polystoma</i>)	Пролив Каттегат, Датские проливы; Арконский бассейн	10–20		Сорг 0.4–14.8 %	Температура: 18.5–23.6 °С; Глубина обитания: 40 м; Субстрат: илы	Alve, Murray, 1999; Brodnievicz, 1965
<i>Eoepionidella pulchella</i> (<i>Asterellina pulchella</i>)	Пролив Каттегат, Датские проливы	19–20			Температура: 23.6–23.9 °С; Глубина обитания: 10 м; Субстрат: прикрепляется к частицам осадка, песок	Alve, Murray, 1999; Wefer, 1976; Lutze, 1965
<i>Flintinoides labiosa</i> (<i>Miliolinella labiosa</i>)	Датские проливы				Глубина обитания: 16–25 м; Субстрат: илы, водоросли	Rhumbler, 1936
<i>Fursenkoina fusiformis</i> (<i>Stainforthia fusiformis</i>)	Датские проливы				Глубина обитания: 15–27 м; Субстрат: пески	Hansen, 1965
<i>Globulina gibba</i>	Датские проливы				Глубина обитания: 16–40 м; Субстрат: илы	Rhumbler, 1936

Продолжение табл. 1

Таксон	Район	Соленость, ‰	O ₂ в придонном слое	Содержание органического вещества в осадках	Другие параметры среды	Ссылка
<i>Glomulina fistulascens</i>	Датские проливы				Глубина обитания: 25 м; Субстрат: илы	Rhumblert, 1936
<i>Guttulina spicaeformis f. baltica</i>	Датские проливы				Глубина обитания: 40 м; Субстрат: илы	Rhumblert, 1936
<i>Harplophragmoides wilberti</i>	Пролив Каттегат, Датские проливы	10–20		Сорг 0.4–14.8 %	Температура: 18.5–26.6 °С	Alve, Murray, 1999
<i>Haynesina depressula</i>	Датские проливы	33.98	207 мкмоль/л (4.64 мл/л)	Сорг 3.7 %	Температура: 10.1 °С; Глубина обитания: 24–45 м; Глубина проникновения кислорода в осадок: 3 мм; рН: 7.84; Щелочность: 2186.6 мкмоль/кг; Субстрат: илы, глинистые илы	Jarke, 1961; Charrigau et al., 2018
<i>Haynesina germanica</i>	Пролив Каттегат, Датские проливы	15–31			Температура: 15.7–26.6 °С	Alve, Murray, 1999
<i>Hippocrepina pusilla</i>	Арконский, Борнхольмский, Готландский, Гданьский бассейны	11–17			Температура: 1.5–17 °С; Глубина обитания: до 100 м; Субстрат: илы	Hermelin, 1987; Brodniewicz, 1965
<i>Hippocrepina cylindrica</i>	Арконский, Борнхольмский бассейны	14–20			Глубина обитания: 40–100 м; Субстрат: илы	Brodniewicz, 1965
<i>Hippocrepinella hirudinea</i>	Арконский бассейн	21			Глубина обитания: 40 м; Субстрат: илы	Brodniewicz, 1965
<i>Hippocrepinella remanei</i>	Арконский, Борнхольмский, Готландский, Гданьский бассейны	13–22			Глубина обитания: 20–100 м; Субстрат: илы, пески	Brodniewicz, 1965
<i>Laryngosigma hyalascidia (Laryngosigma hyalascidea)</i>	Датские проливы				Глубина обитания: 13–18 м; Субстрат: песчаный осадок	Wefer, 1976; Lutze, 1965

Продолжение табл. 1

Таксон	Район	Соленость, ‰	O ₂ в придонном слое	Содержание органического вещества в осадках	Другие параметры среды	Ссылка
<i>Laryngosigma lactea</i> (<i>Guttulina lactea</i>)	Датские проливы				Глубина обитания: 40 м; Субстрат: илы	Rhumbler, 1936
<i>Lepidodeuterammia ochracea</i> (<i>Rotaliammina ochracea</i>)					Глубина обитания: мелководье	Wefer, 1976
<i>Leptohalysis scotti</i>	Датские проливы	33.98	207 мкмоль/л (4.64 мл/л)	Сорг 3.7 %	Температура: 10.1 °С; Глубина обитания: 45 м; Глубина проникновения кислорода в осадок: 3 мм; рН: 7.84; Щелочность: 2186.6 мкмоль/кг; Субстрат: глинистые илы	Charrigau et al., 2018
<i>Lobatula lobatula</i> (<i>Cibicides lobatulus</i>)	Датские проливы				Глубина обитания: 20 м; Субстрат: водоросли, камни	Lutze, 1965
<i>Miliammina fusca</i>	Пролив Каттегат, Датские проливы, Арконский, Борнхольмский, Гданьский бассейны	6–24	90% и более	Сорг 0.4–14.8 %	Температура: 2–26.6 °С; Глубина обитания: до 100 м; Субстрат: илы, песок, водоросли	Rhumbler, 1936; Brodniewicz, 1965; Lutze, 1965; Wefer, 1976; Саидова, 1980; Hermelin, 1987; Alve, Murray, 1999; Schönfeld, 2018
<i>Miliammina obliqua</i>	Арконский, Гданьский, Готландский бассейны	14–21			Глубина обитания: 30–80 м; Субстрат: илы, песок	Brodniewicz, 1965
<i>Miliammina oblonga</i> (<i>Miliammina oblonga</i> f. <i>sabulosa</i> (nomen dubium))	Датские проливы				Глубина обитания: до 40 м; Субстрат: илы, песок	Rhumbler, 1936
<i>Miliolinella circularis</i> (<i>Tritoculina circularis</i> var. <i>elinguis</i>)	Датские проливы				Глубина обитания: до 40 м; Субстрат: песок, илы, водоросли	Rhumbler, 1936

Продолжение табл. 1

Таксон	Район	Соленость, ‰	O ₂ в придонном слое	Содержание органического вещества в осадках	Другие параметры среды	Ссылка
<i>Mitiolinella subrotunda</i> (<i>Pateoris hauerinoides</i>)	Датские проливы, Арконский, Борнхольский бассейны	15–19			Глубина обитания: 24–60 м; Субстрат: илы	Jarke, 1961; Brodniwicz, 1965
<i>Mitiolinella subrotunda</i> (<i>Quinqueloculina subrotunda</i>)	Датские проливы				Глубина обитания: 20–25 м; Субстрат: красные и бурые водоросли	Rhumbler, 1936
<i>Muxotheca arenilega</i>		17–21			Глубина обитания: 40–80 м; Субстрат: илы, песчанистые илы	Brodniwicz, 1965
<i>Nodulina dentaliniformis</i> (<i>Reophax dentaliniformis regularis</i> , <i>Reophax dentaliniformis</i>)	Датские проливы, Арконский, Борнхольмский, Готландский бассейны	13–17			Температура: 1.5–17 °С; Глубина обитания: 3–40 м; Субстрат: илы, песок	Rhumbler, 1936; Wefer, 1976; Lutze, 1965; Hermelin, 1987
<i>Nonion boueanum</i>	Датские проливы				Глубина обитания: 24 м; Субстрат: илы	Jarke, 1961
<i>Nonionella aff. stella</i>	Датские проливы	33.98	207 мкмоль/л (4.64 мл/л)	Сорг 3.7 %	Глубина обитания: 45 м; Глубина проникновения кислорода в осадок: 3 мм; рН: 7.84; Щелочность: 2186.6 мкмоль/кг; Субстрат: глинистые илы	Charricau et al., 2018
<i>Nonionella labradorica</i>	Датские проливы	33.98	207 мкмоль/л (4.64 мл/л)	Сорг 3.7 %	Температура: 10.1 °С; Глубина обитания: 45 м; Глубина проникновения кислорода в осадок: 3 мм; рН: 7.84; Щелочность: 2186.6 мкмоль/кг; Субстрат: глинистые илы	Charricau et al., 2018
<i>Nonionoides turgida</i> (<i>Nonionoides turgida</i>)	Датские проливы	33.98	207 мкмоль/л (4.64 мл/л)	Сорг 3.7 %	Температура: 10.1 °С; Глубина обитания: 45 м; Глубина проникновения кислорода в осадок: 3 мм; рН: 7.84; Щелочность: 2186.6 мкмоль/кг; Субстрат: глинистые илы	Charricau et al., 2018

Продолжение табл. 1

Таксон	Район	Соленость, ‰	O ₂ в придонном слое	Содержание органического вещества в осадках	Другие параметры среды	Ссылка
<i>Ophthalmina kilianensis</i>	Пролив Каттегат, Датские проливы	10–24	60–90%	Сорг 0.4–14.8 %	Температура: 3–23.9 °С; Глубина обитания: 14–25 м; Субстрат: красные и бурые водоросли, камни	Rhumbler, 1936; Lutze, 1965; Wefer, Wefer, 1976; Lutze, 1978; Alve, Murray, 1999;
<i>Ophthalmina kilianensis</i> f. <i>centrolucida</i>	Датские проливы				Глубина обитания: 28–30 м; Субстрат: илы	Rhumbler, 1936
<i>Ophthalmina kilianensis</i> f. <i>planispirata</i>	Датские проливы				Субстрат: красные и бурые водоросли	Rhumbler, 1936
<i>Ophthalmina kilianensis spirulata</i>	Датские проливы				Субстрат: красные и бурые водоросли	Rhumbler, 1936
<i>Paratrochammina</i> (<i>Lepidoparatrochammina</i>) <i>haynesi</i>	Пролив Каттегат	16–18			Температура: 24.5–26.6 °С	Alve, Murray, 1999
<i>Parrina bradyi</i> (<i>Parrina bradyi</i> f. <i>fistulata</i>)	Датские проливы				Субстрат: илы	Rhumbler, 1936
<i>Pilalla exigua</i>	Датские проливы				Глубина обитания: 24 м; Субстрат: илы	Jarke, 1961
<i>Psammospaera</i> sp.	Борнхольмский, Гданьский и Готландский бассейны	8–14	0.2–6.4 мл/л	Сорг 6–7 %	Температура: 5.61–7.86 °С; Глубина обитания: 68–102 м; Субстрат: пески, илы	Ропомаренко, Кречик, 2018; Ропомаренко et al., 2020
<i>Pseudonodosinella nodulosa</i> (<i>Reophax nodulosa</i>)	Арконский, Борнхольмский, Гданьский бассейны	14–21			Глубина обитания: 40–100 м; Субстрат: ил, пески	Brodniewicz, 1965
<i>Pseudopolytrophina incerta</i>	Датские проливы				Глубина обитания: 40 м; Субстрат: илы	Rhumbler, 1936
<i>Pseudopolytrophina ligua</i>	Датские проливы				Глубина обитания: 40 м; Субстрат: илы	Rhumbler, 1936

Продолжение табл. 1

Таксон	Район	Солёность, ‰	O ₂ в придонном слое	Содержание органического вещества в осадках	Другие параметры среды	Ссылка
<i>Pseudothugamina</i> sp.	Борнхольмский, Гданьский и Готландский бассейны	8–14	0.17–6.4 мл/л	Сорг 6–7 %	Температура: 5.23–8.07 °С; Глубина обитания: 68–109 м; Субстрат: илы	Ропомаренко, Krecchik, 2018; Ропомаренко et al., 2020
<i>Pyrrulina thouini</i>	Датские проливы				Субстрат: илы	Rhumblert, 1936
<i>Quinqueloculina seminulum</i> (<i>Quinqueloculina seminula</i>)	Датские проливы				Глубина обитания: 20–40 м; Субстрат: илы	Rhumblert, 1936; Lutze, 1965
<i>Reophax hoeglundi</i>	Арконский, Борнхольмский, Гданьский бассейны	14–21			Глубина обитания: 40–100 м; Субстрат: илы	Brodniiewicz, 1965
<i>Reophax mankowski</i>	Борнхольмский, Гданьский бассейны	14–19			Глубина обитания: 40–100 м; Субстрат: илы	Brodniiewicz, 1965
<i>Reophax nana</i>	Арконский, Борнхольмский, Гданьский бассейны	12–21			Глубина обитания: 40–120 м; Субстрат: илы. песчанистые илы	Brodniiewicz, 1965
<i>Reophax regularis</i>	Готландский бассейн		2 мл/л	Сорг 3–5 %		Саидова, 1980
<i>Reophax rostrata</i>	Арконский, Борнхольмский бассейны	14–22			Глубина обитания: 20–100 м; Субстрат: илы, пески	Brodniiewicz, 1965
<i>Reophax scorpiurus</i>	Датские проливы				Глубина обитания: 23 м; Субстрат: илы	Rhumblert, 1936
<i>Reophax</i> sp.	Борнхольмский, Гданьский и Готландский бассейны	12–14	0.2–6.4 мл/л	Сорг 6–7 %	Температура: 5.23–8.07 °С; Глубина обитания: 78–109 м; Субстрат: илы	Ропомаренко, Krecchik, 2018; Ропомаренко et al., 2020
<i>Saccamina</i> sp.	Борнхольмский, Гданьский и Готландский бассейны	11–14	0.17–6.4 мл/л	Сорг 6–7 %	Температура: 5.23–8.07 °С; Глубина обитания: 75–104 м; Субстрат: илы	Ропомаренко, Krecchik, 2018; Ропомаренко et al., 2020

Продолжение табл. 1

Таксон	Район	Соленость, ‰	O ₂ в придонном слое	Содержание органического вещества в осадках	Другие параметры среды	Ссылка
<i>Saccammina sphaerica</i> (<i>Astrammia sphaerica</i>)	Пролив Скагеррак, пролив Каттегат, Датские проливы, Арконский бассейн	13–17			Температура: 1.5–17 °С; Глубина обитания: 20–45 м; Субстрат: илы, глины	Lutze, 1965; Hermlin, 1987
<i>Scherochorella moniliformis</i> (<i>Reophax moniliformis</i>)	пролив Каттегат, Датские проливы	10–24		Сорг 0.4–14.8 %	Температура: 17.2–26.6 °С	Alve, Murray, 1999
<i>Sigmoilina sigmoidea</i>	Датские проливы				Глубина обитания: 25 м; Субстрат: водоросли	Rhumbler, 1936
<i>Spiroloculina hyalina</i>	Датские проливы					Rhumbler, 1936
<i>Spiroplectammia biformis</i>	Пролив Скагеррак, пролив Каттегат, Датские проливы					Lutze, 1965
<i>Stainforthia fusiformis</i>	Датские проливы	33.98	207 мкмоль/л (4.64 мл/л)	Сорг 3.7 %	Температура: 10.1 °С; Глубина обитания: 45 м; Глубина проникновения кислорода в осадок: 3 мм; рН: 7.84; Щелочность: 2186.6 мкмоль/кг; Субстрат: глинистые илы	Charrieau et al., 2018
<i>Stainforthia loeblichii</i>	Датские проливы	33.98	207 мкмоль/л (4.64 мл/л)	Сорг 3.7 %	Температура: 10.1 °С; Глубина обитания: 45 м; Глубина проникновения кислорода в осадок: 3 мм; рН: 7.84; Щелочность: 2186.6 мкмоль/кг; Субстрат: глинистые илы	Charrieau et al., 2018
<i>Subreophax aduncus</i> (<i>Reophax aduncus</i>)	Датские проливы				Глубина обитания: от 17 м; Субстрат: илы, песок	Lutze, 1965

Продолжение табл. 1

Таксон	Район	Соленость, ‰	O ₂ в придонном слое	Содержание органического вещества в осадках	Другие параметры среды	Ссылка
<i>Textularia earlandi</i>	Датские проливы	33.98	207 мкмоль/л (4.64 мл/л)	Сорг 3.7 %	Температура: 10.1 °С; Глубина обитания: 45 м; Глубина проникновения кислорода в осадок: 3 мм; рН: 7.84; Щелочность: 2186.6 мкмоль/кг; Субстрат: глинистые илы	Charrieau et al., 2018
<i>Tholosina laevis</i>	Арконский, Борнхольмский, Гданьский бассейны	14–22			Глубина обитания: 40–60 м; Субстрат: илы	Brodniewicz, 1965
<i>Tholosina vesicularis</i>	Датские проливы Арконский, Борнхольмский бассейны	13–19			Глубина обитания: 15–80 м; Субстрат: красные водоросли, камни, песчинки, илы	Wefer, 1976; Lutze, 1965; Brodniewicz, 1965
<i>Toddinella incerta</i> (<i>Cribrorhaphidium incertum</i> , <i>Cribrononion incertum</i> , <i>Elphidium incertum</i>)	Пролив Скагеррак, пролив Каттегат, Арконский, Борнхольмский, Гданьский и Готландский бассейны	10–26.5	0–8 мл/л; 20–90%	Сорг 1.5–7.1 %; Собщ 1.7–7.1 % Нобщ 0.2–0.9 %	Температура: -0.4–15.3 °С; Глубина обитания: 10–200 м; Биогенный кремний: 0.04–0.053% Хлорофилл «а»: 84.2–157.1 мг/г; Щелочность: 1804.6–2465.7 мкмоль/кг Субстрат: илы, пески, глины	Jarke J., 1961; Brodniewicz, 1965; Lutze, 1965; Lutze, 1974; Wefer, 1976; Wefer, Lutze, 1978; Gustafsson, Nordberg, 1999; Schönfeld, Numberger, 2007; Polovodova et al., 2009; Haynert et al., 2012; Schönfeld, 2018
<i>Trochammia inflata</i>	Пролив Каттегат, Датские проливы	10–18.2		Сорг 0.4–14.8 %	Температура: 0–30 °С; Субстрат: песок, илы	Lutze, 1965; Alve, Murray, 1999; Frenzel et al., 2005; Schönfeld, 2018