

КРУПНОМАСШТАБНАЯ ИНВАЗИЯ *MARENZELLERIA* SPP. (POLYCHAETA, SPYONIDAE) В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

© 2010 Максимов А.А.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург 199034, Университетская наб. 1, alexeymaximov@mail.ru

Поступила в редакцию 08.10.2010

Полихеты рода *Marenzelleria* – одни из наиболее успешных вселенцев в Балтийском море. Впервые появившись в 1985 г., они быстро освоили всю Балтику, где в настоящее время представлены тремя близкими видами. В российских водах Финского залива известны с 1996 г. Вплоть до 2009 г. интродукция полихет (определенных как *Marenzelleria neglecta*) в Финском заливе не сопровождалась существенными изменениями в донных сообществах. Высокая биомасса *M. neglecta* наблюдалась только в ограниченных по площади мелководных районах выше летнего термоклина. В 2009 г. полихеты оккупировали глубоководные районы, что связано с инвазией нового для восточной части Финского залива арктического представителя рода – *Marenzelleria arctica*. Массовое развитие этого вида привело к многократному увеличению биомассы макрозообентоса. Роль полихет была особенно значительна на периодически подвергающихся гипоксии участках дна, где макрозообентос ранее отсутствовал или был крайне беден. В результате инвазии большая часть акватории залива оказалась заселена практически монокультурой полихет. *M. arctica* характеризуются значительной биотурбационной и биоирригационной активностью, и их вселение привело к появлению в глубоководных районах залива новой функциональной группы бентоса. По-видимому, инвазия полихет вследствие ее существенного воздействия на биогеохимические процессы и трофические взаимоотношения в восточной части Финского залива в ближайшие годы приведет к кардинальной перестройке в масштабах всей экосистемы.

Ключевые слова: чужеродные виды, гипоксия, вселенцы, донные сообщества, макрозообентос, ледниковые реликтовые ракообразные, *Monoporeia affinis*, биотурбация.

Введение

Молодое по геологическим масштабам времени Балтийское море считается одним из наиболее чувствительных к биологическим инвазиям водоемов в мире [Leppäkoski et al., 2002a; Leppäkoski et al., 2002b; Olenin, 2005; Raavola et al., 2005]. Это в полной мере относится и к российским водам Финского залива, где вселенцы составляют около 5% от общего числа видов и часто доминируют в сообществах [Panov et al., 2003; Orlova et al., 2006]. Однако большинство чужеродных видов

являются выходцами из тепловодного Понто-Каспийского бассейна, и их распространение преимущественно ограничено хорошо прогреваемыми поверхностными водами выше летнего термоклина. В донных сообществах заметные изменения, соответственно, имели место в относительно небольших по площади прибрежных сообществах, где доля чужеродных организмов в общей биомассе бентоса на отдельных станциях могла достигать 96% [Orlova et al., 2006; Экосистема..., 2008].

Фауна открытых районов отличается качественной бедностью и вплоть до недавнего времени, в целом, сохраняла свой природный облик. На значительных площадях дна глубоководной зоны макрозообентос был представлен почти исключительно холодолюбивыми ледниковыми реликтовыми ракообразными – *Saduria entomon* (L.), *Monoporeia affinis* (Lindstöm) и *Pontoporeia femorata* Kröyer. До середины 1990-х гг. донная фауна глубоководных участков характеризовалась значительным количественным развитием [Максимов, 1997]. Впоследствии наблюдалось сильное обеднение, а в отдельные годы местами даже полное исчезновение макрозообентоса, вследствие периодического возникновения придонных гипоксийно-аноксийных явлений, связанных, главным образом, с усилением адвекции обедненных кислородом соленых глубинных вод из собственно Балтийского моря в вершину Финского залива, вызванным крупномасштабной изменчивостью гидрометеорологических процессов в регионе [Махимов, 2003; Максимов, 2006, 2008].

В данной работе на основе сборов 2008 и 2009 гг. описаны драматические изменения фауны глубоководных районов, связанные с массовым развитием чужеродных полихет *Marenzelleria* spp. Неопределенность в видовом названии вызвана следующим. При помощи молекулярных методик показано, что в настоящее время Балтика активно осваивается несколькими морфологически очень схожими видами данного рода, два из которых обнаружены в пределах Финского залива: *Marenzelleria neglecta* Sikorski et Bick и *Marenzelleria arctica* (Chamberlin) [Bastrop, Blank, 2006; Blank et al., 2008]. Определение этих близкородственных видов на основе морфологических признаков требует наличия крупных неповрежденных особей [Sikorski, Bick, 2004; Bastrop, Blank, 2006], в связи с чем большая часть материала в пробах оказывается в принципе неидентифицируема.

Материалы и методы

Финский залив – один из крупнейших заливов Балтийского моря – глубоко вдается в сушу, вытягиваясь с запада на восток на 420 км. Под восточной частью Финского залива обычно понимают водное пространство, заключенное между островами Котлин и Гогланд. С востока этот солоноватоводный водоем в настоящее время отделен от пресноводной Невской губы Комплексом защитных сооружений г. С.-Петербурга от наводнений, с запада ограничен меридианом 27° в.д. (о. Гогланд). Подробное гидрологическое, гидрохимическое и гидробиологическое описание района содержится в недавно опубликованной монографии [Экосистема..., 2008].

В июле – августе 2008 и 2009 гг. в открытых районах восточной части Финского залива были проведены сборы макрозообентоса на 51 станции (рис. 1). Глубина на станциях отбора проб варьировала от 13 до 75 м. В качестве орудий лова использовали дночерпатели Ван-Вина с площадью захвата 0.025 и 0.1 м². В 2008 г. при работе в открытых участках залива на отдельных станциях также использовали разработанный в ФГУНПП «СЕВМОРГЕО» (http://www.sevmorgeo.com/rus/teh_greyfer.htm) гидравлический дночерпатель ДГ-0.08 (площадь захвата 0.08 м²), схожий по конструкции с дночерпателем Ван-Вина, но снабженный более удобным (особенно при работе в ветреную погоду) гидравлическим закрывающим механизмом, срабатывающим сразу при соприкосновении прибора с грунтом. На каждой станции отбирались, как правило, 2–3 пробы. Пробы промывали через капроновое сито с ячейей 0.4 мм и фиксировали 4% формалином. Дальнейшую обработку материала проводили в лаборатории по общепринятой методике.

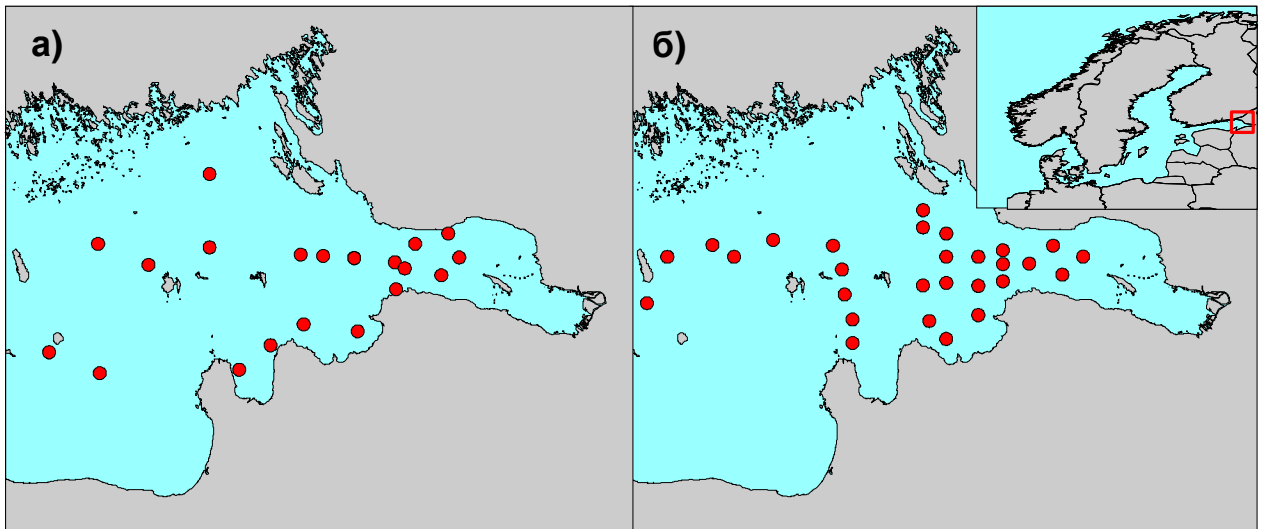


Рис. 1. Схема станций отбора проб в восточной части Финского залива в 2008 (а) и 2009 (б) гг.

Результаты

Количественное распределение макрозообентоса в 2008 г. было крайне неравномерным (рис. 2). Наблюдалась тенденция уменьшения показателей обилия бентоса с глубиной. Максимальная биомасса (66.5 г/м^2) отмечена в Копорской губе на глубине 13 м за счет развития морских двуствор-

чатых моллюсков *Macoma balthica* L. Достаточно высокий уровень количественного развития (до 22.9 г/м^2) донной макрофауны был характерен также для мелководных (глубины менее 25 м) станций в вершине Финского залива вблизи о. Котлин, где основу бентоса составляли олигохеты. В то же время в занимающих большую часть

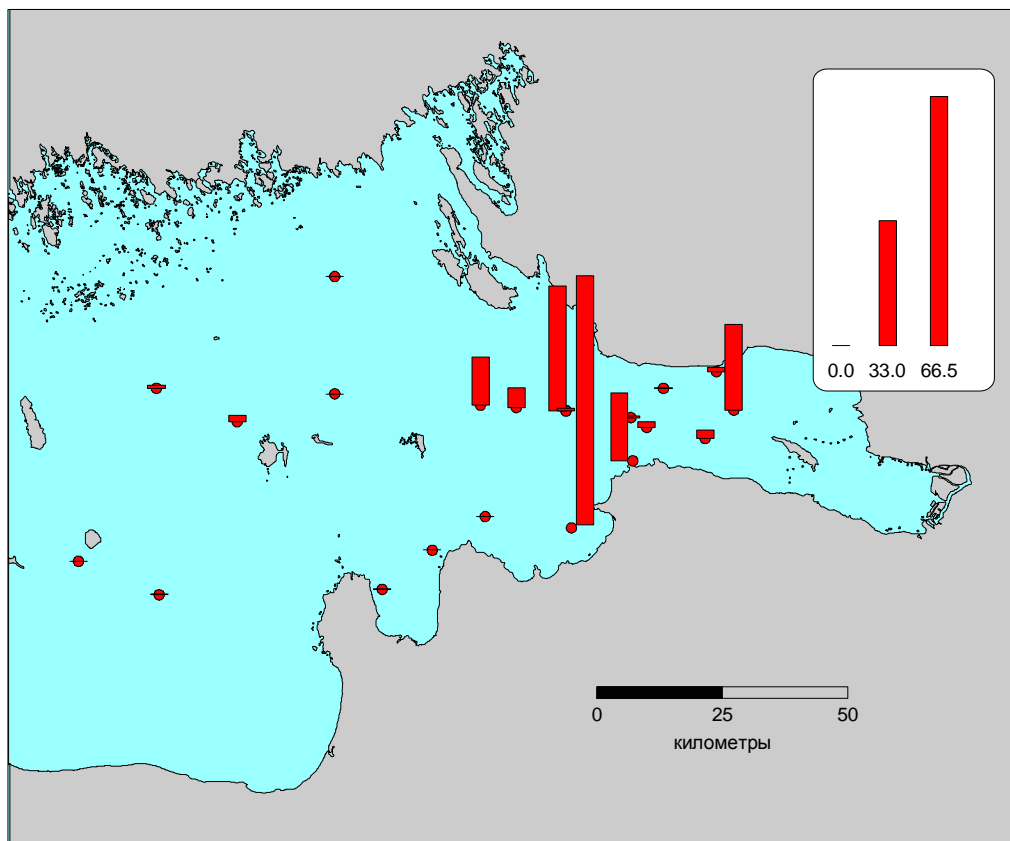


Рис. 2. Биомасса макрозообентоса (г/м^2) в восточной части Финского залива в 2008 г.

площади дна залива глубоководных районах, вследствие характерных для них гипоксических явлений, биомасса донных животных была преимущественно очень низка. Особенно бедна фауна илистых грунтов, где на некоторых станциях зафиксировано полное отсутствие макрозообентоса.

К 2009 г. распределение макробентоса коренным образом изменилось (рис. 3). Произошло это за счет резкого увеличения биомассы в глубоководной зоне вследствие вспышки численности чужеродных полихет *Marenzelleria* spp.¹ Эти полихеты оккупировали большую часть акватории залива, заняв практически на всех глубоководных станциях господствующее положение в бентосе (рис. 4). Только на отдельных участках дна доминировали *S. entomon*, что связано, преимущественно, со случайным попаданием в пробы единичных экземпляров этих крупных рачков. Роль полихет была особенно значительна на подвергавшихся ранее воздействию гипоксии участках дна, где макрозообентос в 2008 г. был крайне беден или совершенно отсутствовал. На таких станциях *Marenzelleria* spp. являлись практически единственным представителем макрофауны: на их долю приходилось более 99% суммарной биомассы (рис. 4). В мелководных районах Финского залива в отличие от глубоководных состав и количественные показатели бентоса практически не изменились: по-прежнему доминировали малощетинковые черви и двустворчатые моллюски *Macoma balthica*. Вследствие этого исчезли наблюдавшиеся в 2008 г. различия между разными глубинными зонами по уровню развития бентоса. Более того, для глубоководных станций в 2009 г., в целом, была характерна даже более высокая биомасса бентоса по

сравнению с мелководными. Именно в глубоководной зоне на глубине 38 м была зарегистрирована максимальная биомасса (94.1 г/м²) бентоса.

Обсуждение

Полихеты рода *Marenzelleria* – одни из наиболее успешных в Балтийском море видов-вселенцев последнего времени [Zettler et al., 2002]. В Балтийском море они появились в 1985 г. и за короткий срок освоили обширные участки дна в Южной Балтике, заняв в бентосе некоторых районов доминирующее положение [Рудинская, 2000; Zmudzinski et al., 1996; Ezhova et al., 2005 и др.]. Первоначально проникшие в Балтику полихеты были определены как вид североамериканского происхождения *Marenzelleria viridis* (Verill). Позднее после ревизии рода их выделили в новый вид, также имеющий североамериканские корни, *Marenzelleria neglecta* [Sikorski, Bick, 2004]. В первой половине 1990-х гг. эти полихеты распространились в эстонских и финских водах Финского залива [Norkko et al., 1993; Stigzelius et al., 1997; Kotta, Kotta, 1998]. В 1996 г. *M. neglecta* были впервые обнаружены в пределах российской акватории залива [Ляхин и др., 1997], где быстро стали обычным компонентом донной фауны [Maximov, Panov, 2003]. В середине 2000-х гг. отмечено проникновение в Балтийское море еще двух представителей рода *Marenzelleria* – вышеупомянутого *M. viridis*, а также *M. arctica* (Chamberlin) [Bastrop, Blank, 2006; Blank et al., 2008]. Последний вид ранее был известен только из Арктического бассейна [Сикорский, Бужинская, 1998]. Таким образом, в настоящее время подтверждено наличие в Балтийском море трех видов рода: *M. arctica*, *M. neglecta* и *M. viridis*.

¹ По определению Г.Н. Бужинской все идентифицируемые экземпляры с глубоководных станций относились к одному виду – *Marenzelleria arctica* (Chamberlin), однако, поскольку в пробах представлены ювенильные и фрагментированные черви, надежное определение которых невозможно, в данной работе использовано написание *Marenzelleria* spp.

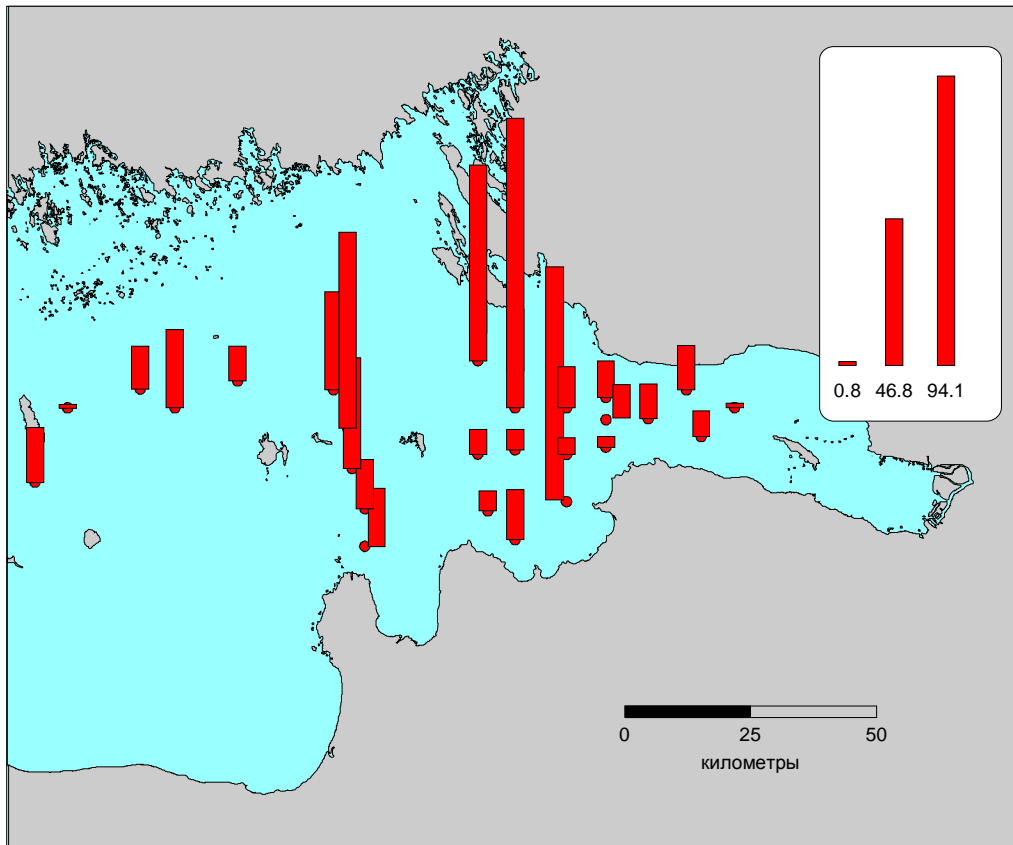


Рис. 3. Биомасса макрозообентоса ($\text{г}/\text{м}^2$) в восточной части Финского залива в 2009 г.

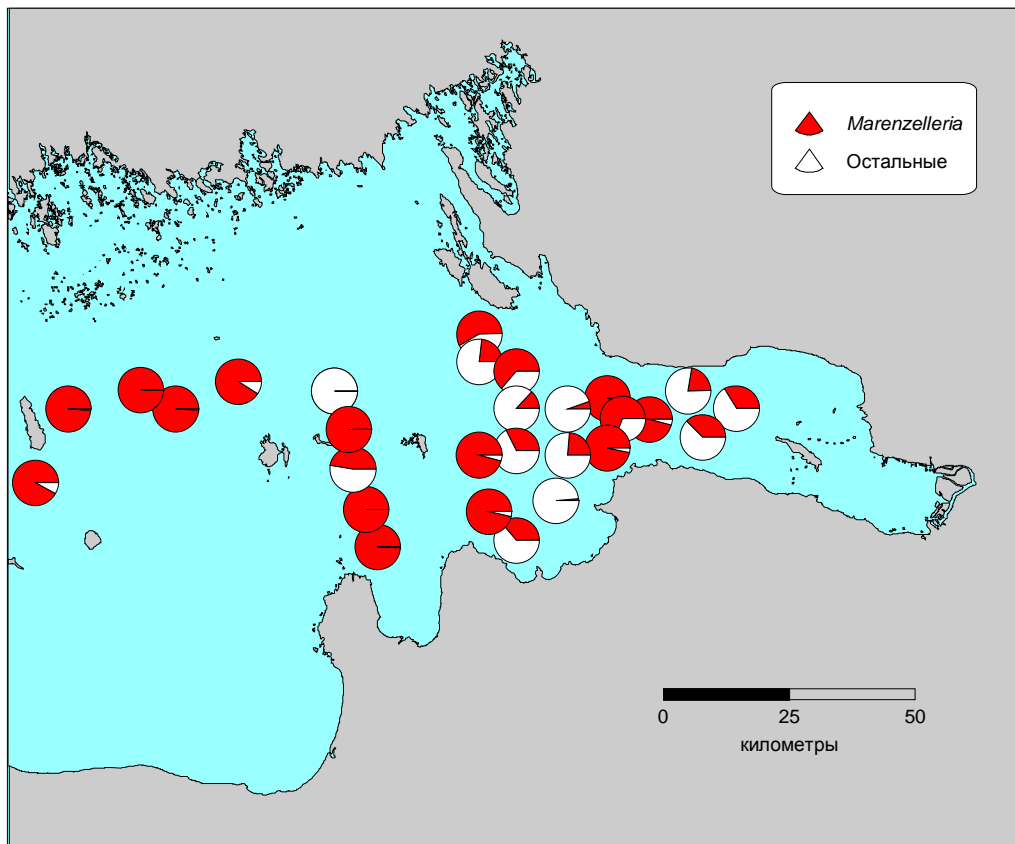


Рис. 4. Доля *Marenzelleria* spp. в общей биомассе макрозообентоса в 2009 г.

Интродукция *M. neglecta* не сопровождалась какими-либо существенными изменениями в донных сообществах восточной части Финского залива. Хотя на отдельных станциях были встречены значительные скопления этих полихет, в целом, по сравнению с Южной Балтикой, их численность и биомасса в исследованном районе вплоть до 2009 г. оставались незначительными. Причем распространение количественно развитых популяций червей было ограничено относительно небольшими по площади мелководными участками, расположенными выше летнего термоклина [Максимов, 2009]. В более глубоких районах характерной особенностью в последние 15 лет стало эпизодическое возникновение придонной гипоксии, ведущее к массовой гибели макрозообентоса и образованию обширных безжизненных пространств [Максимов, 2008]. *M. neglecta* имеют планктонную личинку и вследствие этого способны быстро заселять свободные участки дна при улучшении кислородных условий. В некоторые годы на таких безжизненных пространствах наблюдалось массовое оседание молоди полихет [Махимов, Рапов, 2003]. Однако закрепиться в глубоководной зоне долгое время этому виду не удавалось. Причины этого до конца не ясны. Местами колонизации препятствовали повторные случаи гипоксии. Однако даже на участках глубоководной зоны с благоприятным кислородным режимом *M. neglecta* встречались в единичных количествах. По-видимому, фактором, препятствующим развитию этого достаточно теплолюбивого обитателя Атлантики, является низкая температура придонных вод вершины Финского залива. Известно, что в Северной Балтике этот фактор лимитирует распространение многих других морских форм [Segerstråle, 1972; Ярвекюльг, 1979; Elmgren, 1984]. По всей вероятности, массовое развитие чужеродных полихет в холодных водах ниже термоклина в 2009 г. связано с инвазией арктического представителя рода *M. arctica*, более приспособленного к

низкой температуре, чем бореальные *M. neglecta*. С интродукцией *M. arctica* связывают недавнее успешное освоение полихетами открытых районов Северной Балтики [Bastrop, Blank, 2006; Blank et al., 2008]. В восточной части Финского залива, по крайней мере, частично, вспышке численности полихет в 2009 г. могла способствовать также высокая выживаемость их пелагических личинок вследствие сложившихся благоприятных условий для развития планктонных организмов. Так по неопубликованным данным Л.Ф. Литвинчук (перс. сообщение) в 2009 г. зафиксировано резкое увеличение биомассы зоопланктона в Финском заливе.

В результате инвазии *M. arctica* большая часть акватории залива оказалась заселена практически монокультурой этого вида (рис. 3 и 4), заменившей существовавшее здесь ранее сообщество ледниковых реликтовых ракообразных, где столь же значительную роль, как теперь полихеты, играли амфиподы *M. affinis*, составлявшие на некоторых станциях свыше 99% численности всего макрозообентоса [Максимов, 1993].

Резкое сокращение численности *M. affinis*, ключевого вида в глубоководных балтийских сообществах, в последние годы отмечено и в других районах Балтийского моря. Некоторые авторы, опираясь на результаты экспериментальных исследований [Kotta, Olafson, 2003; Neideman et al., 2003; Kotta et al., 2006], объясняют это конкуренцией с *Marenzelleria* spp. Однако возможность вытеснения реликтовых амфипод полихетами в природных условиях вызывает сильные сомнения, поскольку оба вида издавна встречаются симпатрически в эстуариях крупных сибирских рек, в частности *Marenzelleria* (причем по современным данным именно *M. arctica* [Сикорский, Бужинская, 1998; Sikorski, Vick, 2004]) и *M. affinis* составляют основу макрозообентоса Енисейской губы [Пирожников, 1984, 1986]. Наличие заметной конкуренции между этими животными не

подтверждается и в ряде экспериментальных работ, авторы которых связывают снижение численности рачков с другими процессами [Eriksson Wiklund et al., 2008; Eriksson Wiklund et al., 2009]. Очевидно, инвазия полихет не является причиной сокращения популяций *M. affinis* в Балтийском море. Скорее наоборот снижение в силу других причин численности этого ранее доминировавшего в балтийских сообществах вида существенно облегчило экспансию *Marenzelleria* spp. В восточной части Финского залива основной такой причиной стало ухудшение кислородного режима придонных вод, приведшее к разрушению прежних донных сообществ [Махимов, 2003; Максимов, 2008]. Резкое увеличение численности полихет произошло уже после исчезновения популяций амфипод вследствие гипоксии и было особенно ярко выражено в наиболее пострадавших от замора районах.

Однако несомненно, что сложившийся в настоящее время в заливе комплекс гидрохимических условий существенно более благоприятен для вселившихся оппортунистических видов многочетинковых червей, чем для стенобионтных нативных ледниковых реликтов. Для видов *Marenzelleria* характерна высокая толерантность к гипоксии [Schiedek, 1997, 1999], в то время как реликтовые ракообразные известны своей особой чувствительностью ко многим неблагоприятным воздействиям среды, включая недостаток кислорода например [Сушня и др., 1986]. По-видимому, высокая устойчивость вселенцев к гипоксии представляет собой достаточно распространенное явление, в частности, увеличение роли инвазивных и криптогенных видов при низкой концентрации кислорода было отмечено в ходе полевых экспериментов, проведенных в Чесапикском заливе [Jewett et al., 2005]. В сильно опресненной восточной части Финского залива, по-видимому, наряду с

ухудшением кислородных условий определенное значение для полихет имело повышение солености после затоков североморских вод в Балтику [Еремина, Карлин, 2008]. Так, первая находка *M. neglecta* в 1996 г. совпала по времени с проникновением в вершину залива соленых вод из собственно Балтийского моря [Ляхин и др., 1997].

Соответственно, дальнейшее развитие ситуации в Финском заливе будет в значительной степени зависеть от гидрометеорологических условий, прежде всего от частоты повторения случаев гипоксии. Многолетняя динамика содержания растворенного кислорода в восточной части Финского залива имеет, по сути дела, циклический характер, и придонная гипоксия неоднократно регистрировалась в прошлом [Максимов, 2006]. Ранее при улучшении кислородного режима исходная структура бентоса полностью восстанавливалась, хотя процесс восстановления затягивался на несколько лет [Махимов, 2003; Максимов, 2008]. Проникновение *M. arctia* в глубоководные районы коренным образом изменило характер восстановительной сукцессии донных сообществ восточной части Финского залива после заморозов. Полихеты способны существенно быстрее, чем местные донные животные, колонизировать свободные участки дна из-за наличия планктонной личинки, а также высокой толерантности к низким концентрациям растворенного кислорода взрослых червей. Последствия инвазии, по-видимому, имеют необратимый характер. При стойком улучшении кислородных условий, популяции реликтов будут восстанавливаться, и можно было бы ожидать образования донного биоценоза, состоящего из *M. arctia* и ледниковых реликтовых ракообразных *S. entomon* и *M. affinis*, такого же как в эстуариях Сибири [Пирожников, 1984]. Однако, по-видимому, в реальных условиях эпизодически повторяющейся гипоксии преимущество полихет сохранится, а мы и в дальнейшем будем наблюдать

преобладание *M. arctia* в глубоководных районах. В последнем случае это можно рассматривать даже как положительный момент, поскольку образовавшиеся новые сообщества более устойчивы и жизнеспособны при сложившемся в настоящее время гидрохимическом режиме. В целом, можно отметить, что успешная натурализация *Marenzelleria* spp. явно связана с изменением состояния экосистемы самого Балтийского моря. Если еще 25 лет назад представители этого рода в Балтике отсутствовали, то в настоящее время здесь подтверждено наличие трех из пяти известных [Sikorski, Bick, 2004] видов *Marenzelleria*.

Последствия столь масштабной инвазии трудно однозначно оценить. Однако определенно они будут весьма значительны и затронут экосистему залива в целом. Вселение *M. arctia* привело к появлению в глубоководных районах восточной части Финского залива новой функциональной группы донных животных, выступающих здесь в роли так называемых экосистемных инженеров [Crooks, 2002; Mermillod-Blondin, Rosenberg, 2006; Wallentinus, Nyberg, 2007]. Как известно, эти полихеты перекапывают грунт значительно глубже (до 40 см), чем коренные обитатели Балтийского моря, что ведет к резкой интенсификации обменных процессов на границе вода – дно, в частности к увеличению поступления биогенных элементов из донных осадков [напр. Karlson et al., 2005; Nietanen et al., 2007], способствуя усилению эвтрофирования, одной из главных экологических проблем Балтики. Однако этот процесс, по-видимому, скорее актуален для мелководных осадков. В глубоководных районах Балтийского моря, включая Финский залив, биогеохимия биогенных элементов тесно связана с кислородными условиями [Pitkänen et al., 2001; Conley et al., 2009]. Биотурбационная и биоирригационная деятельность червей, ведущая к проникновению кислорода в толщу грунта и формированию мощного окисленного слоя, по-видимому, будет

ускорять процессы захоронения фосфатов и денитрификации в глубоководных донных осадках [напр. Karlson et al., 2007], что может иметь противоположный эффект на динамику биогенных элементов, снижая их поступление в водную толщу и, соответственно, способствовать уменьшению трофности и улучшению экологического состояния вершины Финского залива.

Весьма непросто однозначно ответить и на вопрос о влиянии инвазии на кормовую базу рыб. Вызванное гипоксией сокращение численности реликтовых ракообразных в восточной части Финского залива неблагоприятно отразилось на запасах таких важных в промысловом отношении рыб как корюшка и салака [Голубков и др., 2010]. Образование мощных популяций полихет в 2009 г. привело к многократному увеличению биомассы макрозообентоса до максимальных известных для восточной части Финского залива величин, отмечавшихся в благоприятных кислородных условиях середины 1980-х гг. и первой половины 1990-х гг. [Шишкин и др., 1989; Максимов, 1997]. Таким образом, к настоящему времени в открытых районах залива сформировалась богатая кормовая база. Однако возможности ее использования местными рыбами требуют специального изучения. По данным польских исследователей, глубокое зарывание в грунт *Marenzelleria* spp. ухудшает их доступность для рыб-бентофагов в Южной Балтике [Zmudzinski, 1996]. Проблематичным представляется и переход на питание полихетами наиболее массовых промысловых видов Финского залива – корюшки и салаки, трофически тесно связанных с ледниковыми реликтами, которых они используют в качестве сезонной пищи в зимнее время [Голубков и др., 2010]. В то же время имеются сведения, что мигрирующие черви потребляются хищными рыбами, в частности судаком [Winkler, Debus, 1996]. По моему мнению, столь радикальные перемены в бентосе

неизбежно должны отразиться на составе рыбного населения, что в свою очередь может повлечь за собой соответствующие каскадные эффекты на других трофических уровнях. Таким образом, по-видимому, инвазия *M. arctica* в ближайшие годы приведет к кардинальной перестройке в масштабах всей экосистемы восточной части Финского залива вследствие существенных изменений биогеохимических процессов и трофических взаимоотношений.

Благодарности

Полевые работы проводились в ходе экспедиций Российского государственного гидрометеорологического университета, ФГУНПП «СЕВМОРГЕО и Балтийской дирекции (Росприроднадзор). Автор благодарит Т.Р. Еремину, А.Е. Рыбалко и И.М. Марковец за предоставленную возможность для сбора материала. Финансирование работ осуществлялось за счет ФЦП «Мировой Океан», программы Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофонда», РФФИ (гранты 08-04-00101-а) и в рамках совместной программы по исследованию Балтийского моря РФФИ и Европейской группы по экономическим интересам «Сообщество балтийских организаций в целях финансирования науки» («БОНУС») (грант 08-04-92421-БОНУС_а). Особая благодарность Г.Н. Бужинской (Зоологический институт РАН) за помощь в определении полихет.

Литература

Голубков С.М., Максимов А.А., Голубков М.С., Литвинчук Л.Ф. Функциональный сдвиг в экосистеме восточной части Финского залива под влиянием естественных и антропогенных факторов // Доклады академии наук. 2010. Т. 432. № 3. С. 423–425.

Еремина Т.Р., Карлин Л.Н. Современные черты гидрохимических условий в восточной части Финского залива // В кн.: Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и

экологические проблемы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. С. 24–38.

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

Максимов А.А. Отношение *Pontoporeia affinis* Lindstrom к концентрации растворенного кислорода и некоторым другим факторам среды // Гидробиологический журнал. 1993. Т. 29. №1. С. 16–24.

Максимов А.А. Макрозообентос восточной части Финского залива // В кн.: Проблемы исследования и математического моделирования экосистемы Балтийского моря. Вып.5: Экосистемные модели. Оценка современного состояния Финского залива. Ч.2: Гидрометеорологические, гидрохимические, гидробиологические, геологические условия и динамика вод Финского залива. СПб.: Гидрометеиздат, 1997. С. 405–416.

Максимов А.А. Причины возникновения придонной гипоксии в восточной части Финского залива Балтийского моря // Океанология. 2006. Т. 46. №2. С. 204–210.

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

Максимов А.А. Изменения в донных сообществах восточной части Финского залива после вселения полихеты *Marenzelleria neglecta* (Электронный журнал) // Российский Журнал Биологи-

- ческих Инвазий. 2009. № 2. С. 14–22. // (http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2009_2/Maximov_09_2.pdf). Проверено 6.10.2010.
- Пирожников П.Л. Устья крупных рек и приустьевые морские районы как специфические экосистемы // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. Вып. 223. 1984. С. 112–122.
- Пирожников П.Л. К истории изучения донной фауны крупных рек, водохранилищ и эстуарных районов // В кн.: Исследования пресноводных и морских беспозвоночных животных. Л.: Изд-во Зоологического института АН СССР, 1986. С. 5–10.
- Рудинская Л.В. Динамика биомассы и численности *Marenzelleria viridis* и ее влияние на структуру бентосного сообщества Вислинского залива // В кн.: Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2000. С. 193–202.
- Сикорский А.В., Бужинская Г.Н. Род *Marenzelleria* (Polychaeta, Spionidae) в морях России // Зоологический журнал. 1998. Т. 77. №10. С. 1111–1120.
- Сущеня Л.М., Семенченко В.П., Вежновец В.В. Биология и продукция ледниковых реликтовых ракообразных. Минск: Наука и техника, 1986. 160 с.
- Шишкин Б.А., Никулина В.Н., Максимов А.А., Силина Н.И. Основные характеристики биоты вершины Финского залива и ее роль в формировании качества воды. Л.: Гидрометеиздат, 1989. 95 с.
- Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы / Под ред. А.Ф. Алимова, С.М. Голубкова. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 477 с.
- Ярвекюльг А.А. Донная фауна восточной части Балтийского моря. Таллин: Валгус, 1979. 382 с.
- Bastrop R., Blank M. Multiple invasions – a polychaete genus enters the Baltic Sea // Biological Invasions. 2006. V. 8. С. 1195–1200.
- Blank M., Laine A.O., Jürss K. K. Bastrop R. Molecular identification key based on PCR/RFLP for three polychaete sibling species of the genus *Marenzelleria*, and the species' current distribution in the Baltic Sea // Helgol. Mar. Res. 2008. V. 62. P. 129–141.
- 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 Kjell, 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 // Environmental science and technology. 2009. V. 43. №10. P. 3412–3420.
- Crooks J.A. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers // Oikos. 2002. V. 97. P. 153–166.
- Elmgren R. Trophic dynamics in the enclosed, brackish Baltic Sea // ICES Rapp. Proc. Verb. 1984. №183. P. 152–169.
- Eriksson Wiklund A.-K., Sundelin B., Rosa R. Population decline of amphipod *Monoporeia affinis* in Northern Europe: consequence of food shortage and competition? // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2008. V. 367. P. 81–90.
- Eriksson Wiklund A.-K., Vilhelmsson S., Wiklund S.J., Eklund B. Contaminants and habitat choice in the Baltic Sea: Behavioural experiments with the native species, *Monoporeia affinis*, and the invasive genus, *Marenzelleria* // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2009. V. 81. P. 238–246.
- Ezhova E., Zmudzinski L., Maciejewska K. Long-term trends in the macrozoobenthos of the Vistula Lagoon, southern Baltic Sea. Species composition and biomass distribution // Bulletin of the Sea Fisheries Institute. 2005. V. 1(164). P. 55–73.
- Hietanen S., Laine A.O., Lukkari K. The complex effects of the invasive polychaetes *Marenzelleria* spp. on benthic nutrients dynamics // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2007. V. 352. P. 89–102.

- Jewett E.B., Hines A.H., Ruiz G.M. Epifaunal disturbance by periodic low levels of dissolved oxygen: native vs. invasive species response // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2005. V. 304. P. 31–44.
- Karlson K., Bonsdorff E., Rosenberg R. The Impact of Benthic Macrofauna for Nutrient Fluxes from Baltic Sea Sediments // *Ambio.* 2007. V. 36. №2–3. P. 161–167.
- Karlson K., Hulth S., Ringdahl K., Rosenberg R. Experimental recolonisation of Baltic Sea reduced sediments: survival of benthic macrofauna and effects on nutrient cycling // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2005. V. 294. P. 35–49.
- Kotta J., Kotta I. Distribution and invasion ecology of *Marenzelleria viridis* in the Estonian coastal waters // *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol.* 1998. V. 47. №3. P. 212–220.
- Kotta J., Kotta I., Simm M., Lankov A., Lauringson V., Põllumäe A., Ojaveer H. Ecological consequence of biological invasions: three invertebrate case studies in the north-eastern Baltic Sea // *Helgol. Mar. Res.* 2006. V. 60. P. 106–112.
- Kotta J., Olafson E. Competition for food between the introduced polychaete *Marenzelleria viridis* (Verrill) and the native amphipod *Monoporeia affinis* Lindström in the Baltic Sea // *Journal of Sea Research.* 2003. V. 50. P. 27–35.
- Leppäkoski E., Gollasch S., Gruszka P., Ojaveer H., Olenin S., Panov V. The Baltic – a sea of invaders // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2002a. V. 59. P. 1175–1188.
- Leppäkoski E., Olenin S., Gollasch S. The Baltic Sea – a field laboratory for invasion biology // В кн.: *Invasive Aquatic Species of Europe.* Kluwer Academic Publishers, 2002b. P. 253–259.
- Maximov A.A. Changes of bottom macrofauna in the eastern Gulf of Finland in 1985–2002 // *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol.* 2003. V. 52. №4. P. 378–393.
- Maximov A.A., Panov V.E. Distribution and abundance of alien polychaete *Marenzelleria viridis* in the eastern Gulf of Finland // *Baltic Sea Science Congress* 2003. Abstract Publication. Helsinki, 2003. P. 192.
- Mermillod-Blondin F., Rosenberg R. Ecosystem engineering: the impact of bioturbation on biogeochemical processes in marine and freshwater benthic habitats // *Aquat. Sci.* 2006. V. 68. P. 434–442.
- Neideman R., Wenngren J., Olafsson E. Competition between the introduced polychaete *Marenzelleria sp.* and the native amphipod *Monoporeia affinis* in the Baltic soft bottoms // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2003. V. 264. P. 49–55.
- Norkko A., Bonsdorff E., Bostrom C. Observation of the polychaete *Marenzelleria viridis* (Verrill) on a shallow sandy bottom on the south coast of Finland // *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica.* 1993. V. 69. P. 112–113.
- Olenin S. Invasive aquatic species in the Baltic States. Klaipėda: Klaipėdos universiteto leidykloje, 2005. 42 p.
- Orlova M.I., Telesh I.V., Berzina N.A., Antsulevich A.E., Maximov A.A., Litvinchuk L.F. Effects of nonindigenous species on diversity and community functioning in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea) // *Helgol. Mar. Res.* 2006. V. 60. P. 98–105.
- Paavola M., Olenin S., Leppäkoski E. Are invasive species most successful in habitats of low native species richness across European brackish water seas? // *Estuarine, Coastal and Shelf Science.* 2005. V. 64 P. 738–750.
- Panov V.E., Bychenkov D.E., Berezina N.A., Maximov A.A. Alien species introductions in the eastern Gulf of Finland: current state and possible management options // *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol.* 2003. V. 52. №3. P. 254–267.
- Pitkänen H., Lehtoranta J., Räike A. Internal Nutrient Fluxes Counteract Decreases in External Load: The Case of the Estuarial Eastern Gulf of Finland, Baltic Sea // *Ambio.* 2001. V. 30. №4–5. P. 195–201.
- Schiedek D. *Marenzelleria cf. viridis* (Polychaeta: Spionidae) – ecophysiological adaptations to a life in the coastal waters of

- the Baltic Sea // Aquatic Ecology. 1997. V. 31. P. 199–210.
- Schiedek D. Ecophysiological capability of *Marenzelleria* populations inhabiting North Sea estuaries: an overview // Helgoländer Meeresunters. 1999. V. 52. P. 373–382.
- Segerstråle S.G. The distribution of some malacostracan crustaceans in the Baltic Sea in relation to the temperature factor // Merentutkimuslait. Julk. / Havsforskningsinst. Skr. 1972. №237. P. 13–26.
- Sikorski A., Bick A. Revision of *Marenzelleria* Mesnil, 1896 (Spionidae, Polychaeta) // Sarsia. 2004. V. 89. P. 253–275.
- Stigzelius J., Laine A., Rissanen J., Andersin A.-B., Ilus E. The introduction of *Marenzelleria viridis* (Polychaeta, Spionidae) in the Gulf of Finland and the Gulf of Bothnia (the northern Baltic Sea) // Ann. Zool. Fennici. 1997. V. 34. №3. P. 205–212.
- Wallentinus I., Nyberg C.D. Introduced marine organisms as habitat modifiers // Marine Pollution Bulletin. 2007. V. 55. P. 323–332.
- Winkler H.M., Debus L. Is the polychaete *Marenzelleria viridis* an important food item for fish? // Proceedings of the 13th Symposium of Baltic Marine Biologists. 1996. P. 147–151.
- Zettler M.L., Daunys D., Kotta J., Bick A. History and success of invasion into the Baltic Sea: the polychaete *Marenzelleria* cf. *viridis*, development and strategies // Invasive aquatic species of Europe. Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 66–75.
- Zmudzinski L. The effect of the introduction of the american species *Marenzelleria viridis* (Polychaeta, Spionidae) on the benthic ecosystem of Vistula Lagoon // Marine Ecology. 1996. V. 17(1–3). P. 221–226.
- Zmudzinski L., Chubarova-Solovjeva S., Dobrovolski Z., Gruszka P., Olenin S., Wolnomiejski N. Expansion of the spionid polychaete *Marenzelleria viridis* in the southern part of the Baltic Sea // Proceedings of the 13th Symposium of the Baltic Marine Biologists. 1996. P. 127–129.

LARGE-SCALE INVASION OF *MARENZELLERIA* SPP. (POLYCHAETA; SPYONIDAE) IN THE EASTERN GULF OF FINLAND (BALTIC SEA)

© 2010 Maximov A.A.

Zoological institute of the RAS, 199034, Universitetskaya nab.1, St.-Petersburg, Russia,
alexeymaximov@mail.ru

The polychaetes of the genus *Marenzelleria* are one of the most successful invaders in the Baltic Sea. These polychaetes appeared firstly in 1985 and colonized quickly the entire Baltic Sea, where they are presented now by three sibling species. In the Russian waters of the Gulf of Finland *Marenzelleria* were known from 1996. Up to 2009 introduction of polychaetes (identified as *Marenzelleria neglecta*) in the Gulf did not cause the pronounced changes in the bottom communities. High biomass of *M. neglecta* was observed in the confined shallow above-termocline areas only. By 2009, polychaetes occupied deep-water areas that connected with invasion of arctic member of the genus – *Marenzelleria arctica*. The species mass development led to the multiple increase of macrozoobenthos biomass. The role of polychaetes was especially significant in the hypoxia-affected zones where macrozoobenthos was very poor or absent before invasion. As a result of invasion, the most part of the gulf area was inhabited practically by monoculture of polychaetes. *M. arctica* are characterized by significant bioturbation and bioirrigation activities and their introduction led to appearance of new functional benthic group in the deep areas of the gulf. Apparently, the polychaetes invasion, because of its considerable impact on biogeochemical processes and trophic interactions, will result in fundamental alteration at ecosystem-level scale.

Key words: alien species, hypoxia, invaders, bottom communities, macrozoobenthos, glacial relict crustaceans, *Monoporeia affinis*, bioturbation.