

**Кочешкова
Ольга Владимировна**

**ПОЛИХЕТЫ ВИСЛИНСКОГО ЗАЛИВА (БАЛТИЙСКОЕ МОРЕ):
ФОРМИРОВАНИЕ ВИДОВОГО СОСТАВА И АДАПТАЦИИ ВИДОВ К
УСЛОВИЯМ ЭВТРОФНОЙ СОЛОНОВАТОЙ ЛАГУНЫ**

Специальность 03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург – 2017

Работа выполнена в Атлантическом отделении Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт океанологии им П.П. Ширшова Российской академии наук

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Хлебович Владислав Вильгельмович

Официальные оппоненты: **Слюсарев Георгий Сергеевич**, доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет», профессор кафедры зоологии беспозвоночных

Гагаев Сергей Юрьевич, кандидат биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт Российской академии наук, лаборатория морских исследований, старший научный сотрудник

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова

Защита состоится «14» февраля 2018 г. в « » часов на заседании диссертационного совета Д 002.223.03 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Зоологический институт Российской академии наук по адресу: 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1.

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

Автореферат диссертации разослан « » 2017 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

Петрова Екатерина Анатольевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Многощетинковые черви – одна из наиболее разнообразных и широко распространенных групп морских беспозвоночных, доминирующих в большинстве донных биоценозов Мирового океана. Многие полихеты – активные биотурбаторы, «экосистемные инженеры», часто – организмы-эдификаторы донных сообществ. Глубоко проникая в осадок, изменяют его текстуру, связность, обводненность и насыщенность кислородом, что влияет на процессы рециклинга биогенов (Aller, 1978, 1980; Marinelli, 1992; Ebenhoh et al., 1995; Bird et al., 1999), тем самым существенно определяя трофический статус мелководных водоемов. В частности, для Финского залива, это показано на полихетах р. *Marenzelleria* (Максимов, 2014). Мелкие мейобентосные полихеты – индикаторы происходящих в экосистеме изменений – увеличивающейся нестабильности среды, обусловленной антропогенной деятельностью (Grassle, Grassle, 1974; Levin, 1984, 1986; Noji, Noji, 1991). Сказанное определяет высокий уровень значимости группы для функционирования морских экосистем Мирового океана.

Климатические изменения и антропогенное воздействие обусловили режимные перестройки функционирования экосистем, а также многочисленные случаи вселения чужеродных или появления аборигенных видов в ранее несвойственных им акваториях в ходе расширения ареала, что приводит к изменению структуры и состава донных сообществ Мирового океана. Массовым вселениям гидробионтов более подвержены мелководные, солоноватоводные, высокоэвтрофные акватории, с высокой продуктивностью и сравнительно низким видовым разнообразием, где обычно развита портовая инфраструктура и активное судоходство (Leppäkoski, Olenin, 2000; Leppäkoski et al., 2002; Биологические инвазии..., 2004; Экосистема эстуария..., 2008; Ojaveer et al., 2016).

Вислинский залив типичен в этом смысле, его можно рассматривать, как модель мелководной солоноватой бореальной эвтрофной лагуны или эстуария, а закономерности выявленные здесь могут быть экстраполированы на другие подобные экосистемы. В XX и XXI вв. в Вислинском заливе произошли неоднократные кардинальные перестройки режима функционирования (Ежова и др., 2000; Ezhova et al., 2005; Semenova et al., 2014), которые с одной стороны способствовали вселению новых видов полихет, с другой – были связаны с их активностью (Ezhova et al., 2005; Юдин и др., 2005; Чечко, 2006). Полихеты стали доминировать в бентосе залива. Перечисленное определяет актуальность темы исследования.

Степень разработанности темы исследования. Биология *Hediste diversicolor*, аборигенного, и долгое время – единственного вида полихет Вислинского залива, изучалась на протяжении XX в., как в Балтийском море (Bogucki, 1953, 1954a, б; Smith, 1964, 1977; Bick, Gosselck, 1985), так и в Вислинском заливе (Willer, 1925; Мурина, 1956; Аристова, 1965a, б, 1973; Крылова, 1980; Крылова, Тэн, 1992). Для Вислинского залива были рассмотрены вопросы количественного распределения, сезонной динамики численности, биомассы и некоторые аспекты питания. Однако, последние опубликованные данные относятся к началу 1990-х гг. (Крылова, Тэн, 1992) и именно с этого момента начинается динамичное изменение видового богатства группы и ее роли в экосистемных процессах.

Исследования биологии вида-вселенца *Marenzelleria neglecta* в Балтийском море многочисленны. Рассмотрены процесс вселения, распространение вида, размножение (Zettler et al., 1995; Zettler, 1996; 1997a, б; Bochert, 1996; 1997; Bochert et al., 1996a, б; Żmudziński et al., 1996; Schiedek, 1997; Grushka, 1998; Daunys et al., 2000; Kotta et al., 2001; Gusev, Starikova, 2005). Цикл исследований был выполнен и в Вислинском заливе (Żmudziński, 1996; Рудинская, 1998; Ежова, Перетертова, 1999; Ежова, 2000; Ezhova, Spirido, 2005). В то же время не было проведено исследование истории инвазии и натурализации вида-вселенца *M. neglecta*, не выявлены ключевые факторы, лимитирующие распространение этого вида в регионе. Отсутствуют сведения о биологии мейобентосных полихет, за исключением *Manayunkia aestuarina* в Южной Балтике (Bick, 1996).

Знание репродуктивной биологии, соленостных адаптаций и различных факторов, ограничивающих распространение полихет – основа для понимания адаптивных механизмов организменного уровня к обитанию в сложившихся условиях лагуны и расселения видов в меняющихся климатических условиях.

Цели и задачи работы. Цель исследования: провести инвентаризацию видового состава полихет в Вислинском заливе и выявить особенности биологии массовых видов, обеспечивающие адаптацию к условиям эвтрофной солоноватой лагуны.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

1. Изучить видовой состав полихет и его изменение во времени;
2. Охарактеризовать пространственные и временные аспекты распределения численности и биомассы видов;
3. Выявить основные факторы, определяющие биотопическую приуроченность *Marenzelleria neglecta*, *Hediste diversicolor*, *Streblospio benedicti* и *Manayunkia aestuarina*;
4. Изучить историю инвазии массового вида *Marenzelleria neglecta*;
5. Охарактеризовать основные черты репродуктивной биологии *Marenzelleria neglecta*, *Hediste diversicolor*, *Streblospio benedicti* и *Manayunkia aestuarina* в условиях Вислинского залива.

Научная новизна. Впервые определен видовой состав полихет Вислинского залива, включающий семь видов. Среди них – пять видов новых для залива и один вид (*Laonome* cf. *calida*) – для Балтийского моря. Впервые показано, что в ИЭЗ РФ Юго-Восточной Балтике обитает не один, а два чужеродных вида рода *Marenzelleria*, разделенных биотопически: *M. neglecta* – характерна для мелководной лагуны и *M. arctia* – для открытой морской акватории до изобаты 70 м. Впервые охарактеризовано распространение, пространственное распределение, биотопическая приуроченность и экологические требования видов полихет, обитающих в заливе в настоящее время. Определен статус популяций чужеродных видов – как натурализовавшихся. Описана история инвазии массового вида *M. neglecta* в акватории начиная с момента вселения.

Теоретическая и практическая значимость работы. Проведенные исследования дополнили знания о донной фауне залива. На основании многолетнего материала показано, как приспосабливаются виды к условиям среды на разных уровнях организации. Полученные результаты вносят вклад в изучение биологического разнообразия морских экосистем, развитие теории стратегий жизненного цикла, а также в понимание адаптивных механизмов организменного и популяционного уровня к обитанию в хорогалинном соленостном диапазоне.

Полученная информация может быть использована при организации мониторинга бентосных сообществ в условиях усиливающегося антропогенного воздействия и климатической нестабильности. Описанная зависимость количественных показателей зообентоса от вида бентосных пробоотборников и синоптической ситуации в заливе, позволит планировать гидробиологические работы и анализировать имеющиеся данные с учетом этих факторов. Вислинский залив относится к важным рыбопромысловым районам Балтики, полученные данные по распределению и сезонной изменчивости количественных показателей полихет, позволят оптимизировать прогнозы кормовой базы рыб-бентофагов.

Основные положения диссертации, выносимые на защиту

1. В период 1989-2016 гг. видовой состав и распространение полихет в Вислинском заливе претерпели существенные изменения. Число видов полихет обитающих в заливе увеличилось с одного до семи. Эти изменения инициированы разными видами антропогенного воздействия: изменение гидрологического режима, антропогенное эвтрофирование, ненамеренная интродукция с судовым балластом, и определены условиями среды.

2. Трофические и эдафические условия благоприятны для успешного развития вселившихся видов, однако наличие градиента солености и температурный режим в зоне повышенной солености ограничивают количественное развитие видов и распространение ряда видов по акватории залива.

3. Межгодовая динамика численности и биомассы группы в 1996-2010 гг. определялась обилием инвазионной *Marenzelleria neglecta*. Динамика ее популяции в первые 10 лет инвазии соответствовала классической модели развития вида-вселенца в новом местообитании.

Степень достоверности и апробации результатов. Материалы диссертации были представлены на российских и международных научных конференциях: 16th Baltic Marine Biology Symposium (Klaipeda, 1999), международная конференция «Проблемы гидроэкологии на рубеже веков» (Санкт-Петербург, 2000), VIII и X Съезды Гидробиологического общества при РАН (Калининград, 2001; Владивосток, 2009), международная конференция «Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия» (Борок, 2002), международные конференции «Baltic sea science congress» (Helsinki, 2003; Rostock, 2007, 2017); международная конференция «European lagoons and their watersheds: function and biodiversity» (Klaipeda, 2012), всероссийская конференция «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований» (Вологда, 2008), 4-я Международная научная конференция, посвященная памяти профессора Г.Г. Винберга (Санкт-Петербург, 2010), International Symposium «Alien species in Holarctic» (Борок, 2013, 2017); на научном семинаре лаборатории морских исследований Зоологического института РАН (2004-2006 гг.), а также вошли в отчеты о выполнении плана научно-исследовательских работ АО ИОРАН, 2011-2016 гг.

Личный вклад автора. Автор непосредственно принимал участие в сборе и обработке бентосных проб (лично обработал не менее 60% проб макробентоса, все пробы мейобентоса), проводил эксперименты и морфометрические измерения червей, анализировал полученные данные.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 22 научные работы, в том числе 4 статьи в изданиях, рекомендуемых ВАК; 2 статьи – в прочих рецензируемых изданиях; две главы в рецензируемых монографиях (в соавторстве); 14 публикаций в материалах международных и всероссийских конференций.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 171 странице и состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов и списка литературы. Работа проиллюстрирована 56 рисунками и 38 таблицами. Список литературы содержит 226 источников, из них 122 на иностранном языке.

Благодарности. Автор глубоко благодарен своему научному руководителю, д.б.н., профессору В.В. Хлебовичу за неизменную поддержку и всестороннюю помощь на всех этапах исследования. Сердечную признательность выражаю моему учителю, к.б.н., зав. лаб. морской экологии АО ИОРАН Е.Е. Ежовой за веру в меня и многолетнюю поддержку; сотрудникам АтлантНИРО Ч.М. Нигматуллину – за неоценимую помощь в работе над рукописью, С.Н. Семеновой и Л.Л. Роменскому за профессиональную и человеческую поддержку. Автор бесконечно признателен д.ф.-м.н., директору АО ИОРАН в 1980-2009 гг., В.Т. Паке, создавшему условия для творческой работы, сотрудникам лаборатории морской экологии Е.К. Ланге, Ю.Ю. Полуниной Н.С. Молчановой, М.А. Герб, М.Ф. Маркияновой, А.В. Гущину, В.Н. Андронову, за неоценимую помощь в сборе и обработке материала, ценные советы и дружеское участие; В.И. Шкуренко и А.Ф. Кулешову за помощь в сборе гидрофизических данных. Автор выражает искреннюю признательность своей семье за понимание и поддержку во время подготовки диссертации.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Характеристика района исследования

1.1 Вислинский залив расположен в восточной части южного побережья Балтийского моря. Площадь залива 838 км². Средняя глубина – 2.7 м (Соловьев, 1971). Преобладают мелкоалевритовые илы, сменяющиеся к берегам песчаными осадками (Чечко, 2006). Содержание в осадке органического вещества 3-5% (Блажчишин и др., 1995). Концентрация взвеси достигает 31 мг/л, содержание органического вещества во взвеси –30-50% (Чечко, 2006). По солености залив – опресненный морской водоем с преобладающим влиянием

морских факторов. Характерно пространственное и сезонное изменение солености от 1.0 до 7.7‰, средняя величина солености 3.8‰. (Журавлева, Тшосиньска, 1971; Чубаренко, 2007). Температура воды колеблется в пределах от -0,2 до 25°C (Прокофьева, 1971). Ветровой режим определяет динамику течений, особенности льдообразования, тепло- и солеобмена (Беренбейм, 1992). По концентрации хлорофилла «а» залив соответствует эвтрофному водоему (Александров, 2003). По гидрологическим и гидрохимическим параметрам выделяют несколько районов (Рисунок 1) (Греков, Прокофьева, 1971; Чубаренко, 2007).

1.2 Юго-Восточная Балтика Морское побережье Калининградской области имеет протяженность 157 км. Преобладают среднезернистые пески с примесью крупного песка, гальки и гравия (Жамойда и др., 2012). Содержание органики в осадке ниже 2% (Malicki, Miętus, 1994). Концентрация взвешенного вещества 0.5-4.5 мг/л (Блажчишин и др., 1998; Бабаков, 2013). Соленостный режим стабильный, соленость в прибрежной части изменяется от 6.5-7.5‰, на глубинах свыше 20 м увеличивается до 12‰. Биологическая продуктивность вод по показателям фитопланктона соответствует мезотрофному статусу (Кудрявцева и др., 2014).

Глава 2. Материал и методы

2.1 Полевые исследования

Основной материал собран в 1997-2016 гг. в северо-восточной части Вислинского залива. Для сравнения количественных характеристик изучаемых видов в районах с разными гидрологическими условиями и выявления факторов, обуславливающих биотопическую приуроченность, были привлечены материалы по юго-западной части залива (Marut, 1994; Brzeska, 1995) и наши данные собранные в исключительной экономической зоне РФ Юго-Восточной Балтике (ИЭЗ РФ ЮВБ, далее – ЮВБ) в 2001-2016 гг. (Рисунок 1).

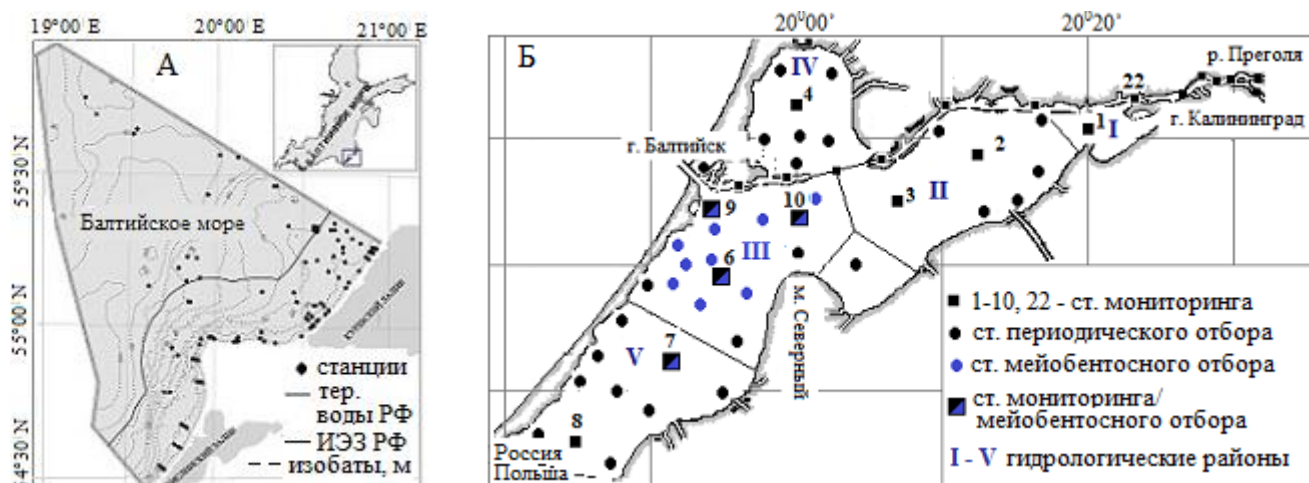


Рисунок 1 – Карты-схемы: А – станций пробоотбора в ЮВБ; Б – станций пробоотбора в северо-восточной части Вислинского залива. Гидрологические районы: I – устье р. Преголя, II – Калининградский район, III – Прибалтийский район, IV – Приморская бухта, V – Центральный район (по: Чубаренко, 2007)

В период исследований, в зависимости от акватории, поставленных задач, а с 2001 г. – с учетом вертикального распределения полихет в осадке, использовались разные орудия сбора проб макрозообентоса: дночерпатель Петерсена (0,025 м²/3 выемки на станции), автоматический коробчатый ДАК-100 (0,01 м²/5), Ван-Вина (0,025 и 0,1 м²/3), Океан-50 (0,25 м²/1-2), трубчатый (диаметр 15 см/5), укороченная прямоочная ударная труба (диаметр 72 мм/5). Для количественного учета полихет, относящихся к организмам мейобентоса отбирали верхний 0-5 см слой осадка из дночерпателя ДАК-100.

Данные по полихетам получены при обработке 2016 бентосных проб и 131 мейобентосной из северо-восточной части Вислинского залива, 287 бентосных проб из ЮВБ. В ЮВБ выполнено 139 станций, на карте станции с близкими координатами объединены. Отобранные пробы бентоса фиксировали 4% нейтрализованным формалином, обрабатывали по

стандартным методикам (Методические рекомендации..., 1984). Средние значения численности и биомассы даны с указанием ошибки среднего ($X \pm SE$).

Выполнено два вида эколого-физиологических экспериментов.

2.2 Обработка и первичный анализ материала

Количественные показатели обилия полихет полученные при отборе дночерпателем Петерсена (1997-2002 гг.) в работе используются с учетом коэффициентов интеркалибрации. Бентосные пробы, отобранные в акватории залива при волнении IV балла при расчете средних величин не учитывались. Вертикальное распределение и суточная динамика *H. diversicolor* и *M. neglecta* в осадке рассмотрены по данным собранным укороченной прямооточной ударной трубой. Анализ сезонной динамики выполнен на данных 1997-1998 гг., поскольку в этот период в пробах бентоса и зоопланктона (пробы обработаны сотрудником ЛМЭ Г.А. Цыбалева) полностью представлен календарный год, за исключением периода стояния льда.

Размерно-весовые характеристики *H. diversicolor* и *M. neglecta* получены при сборе червей с площадки $1 \times 1 \text{ м}^2$ в прибрежной полосе залива на глубине 0.7-1.0 м: *H. diversicolor* – в июле-сентябре 1999 г., *M. neglecta* – в июне-октябре 1999 г. Исследовано 268 особей *H. diversicolor* и 400 особей *M. neglecta*.

При работах в ЮВБ специальных исследований полихет относящихся к мейобентосным организмам не проводили, поэтому для анализа использовали данные полученные при промывке проб макрозообентоса через сито 0.36 мм, которые дают ориентировочную оценку количественных показателей данных видов.

Сведения о количестве особей каждого вида полихет используемых для разных видов анализа или количестве проб собранных/проанализированных под конкретную задачу указаны в соответствующих главах.

2.3 Лабораторные эксперименты

Эксперименты по *солёностной резистентности* половых клеток *M. neglecta* и *H. diversicolor* проводили по общепринятым методикам (Методические ..., 1984; Хлебович, Луканин, 1970). В каждой среде измеряли диаметр 10-15 яйцеклеток.

Предпочтение *различных видов пищи* полихетой *H. diversicolor* определяли в преферендум-приборе на акклимированных червях (Яблонская, 1952). В качестве оформленного корма полихетам предлагались высушенные водоросли-макрофиты (*Cladophora glomerata*), богатый органикой пелитовый ил из места сбора червей, животная пища – высушенные *Gammarus* sp. В течение 3 ч. регистрировалось количество особей, избравших тот или иной корм. Опыт проведен в трех повторностях.

Состав пищи H. diversicolor и M. neglecta определяли по содержимому пищеварительных трактов (Руководство..., 1961). Всего было проанализировано содержимое 50 кишечника *H. diversicolor* (особи 52-70 мм, ширина X сегмента 3.0-4.6 мм, вес – 0.290-0.670 г.) и 44 кишечника *M. neglecta* (особи 26-55 мм, ширина X сегмента 1.0-1.8 мм, вес – 0.030-0.090 г.). Одновременно со сбором животных в августе 2001 г. были отобраны пробы придонной воды для анализа состава фитопланктона. Определение фитопланктона в содержимом кишечника полихет и в придонной воде выполнила Е.К. Ланге, ЛМЭ АО ИОРАН.

2.4 Интеркалибрация данных полученных при разных способах отбора бентосных проб

Летом 1998-1999 гг. в северо-восточной части залива на 25 станциях (101 проба), с учетом типа осадка (Чечко, 2006) одновременно были отобраны пробы дночерпателем Петерсена (захватывает верхние 7-10 см осадка) и укороченной прямооточной ударной трубой (глубина проникновения – 65-75 см). Рассчитаны коэффициенты зависимости численности и биомассы полихет, полученные при сборе проб разными орудиями (Таблица 1).

Таблица 1 – Зависимость численности и биомассы полихет по данным укороченной прямооточной ударной трубы (N1 и B1) и дночерпателя Петерсена (N2 и B2)

Тип осадка	<i>M. neglecta</i>		<i>H. diversicolor</i>	
	(N1/N2)	(B1/B2)	(N1/N2)	(B1/B2)
Ракушняк покрытый слоем ила или алеврита	3.65	60.56	-	-
Пески разнотерные	2.76	20.83	4.08	75.13
Мелкоалевритовые илы в Приморской бухте ¹	2.15	32.94	-	-
Мелкоалевритовые илы	3.54	88.36	-	-
Илы алевро-пелитовые	2.11	60.40	-	-

¹ – Приморская бухта выделена в отдельный район, поскольку она отделена от залива фарватером Калининградского морского канала, в нее впадает коллектор муниципальных стоков. Эти факторы способствуют образованию условий, отличных от других районов с преобладанием мелкоалевритовых илов. «-» – вид не встречен

Учитывая полученные результаты, для мониторинговых целей в Вислинском заливе с 2001 г. используется коробчатый дночерпатель – ДАК-100.

2.5 Влияние ветровых условий на распределение организмов зообентоса

Была проверена гипотеза: при волнении III-IV балла часть донных организмов выносит в толщу воды вместе с ресуспендированным осадком (Кочешкова, Стонт, 2013). Отбор проб в любых условиях производился нами до тех пор, пока не будут взяты хотя бы две репрезентативные дночерпательные пробы. Проанализированы 472 пробы, отобранные дночерпателем Петерсена на 9 мониторинговых станциях в мае-ноябре 1997-2000 гг. при различных синоптических ситуациях, связанных с усилением ветра. Данные о силе ветра и волнении предоставлены Ж. И. Стонт (АО ИОРАН).

Исследовали зависимость общей численности зообентоса от силы волнения в заливе. Корреляционный анализ показал: отсутствие связи между общей численностью организмов зообентоса до- и при слабом волнении (II балла) ($r = -0.09$); наличие существенной связи между общей численностью зообентоса до- и во время штормового ветра (IV балла) ($r = -0.70$). Скорость ветра 8-10 м/с и больше, приводит к увеличению волнения до III-IV баллов, ветроволновому взмучиванию поверхностного слоя донных осадков (Чечко, 2002), уменьшению численности организмов зообентоса, в верхнем 7-10 см слое осадка в 2-8 раз, большей частью за счет Oligochaeta, Chironomidae и Hydrobiidae. Число видов в пробах при этом снижается незначительно, в основном происходит «выпадение» полихет относящихся к организмам мейобентоса и остракод. При стихании ветра волнение быстро затухает, и крупная взвесь в течение нескольких часов переходит в донные отложения (Чечко, 2002). Поэтому при взятии бентосных проб на следующий день после штормовых волнений мы не наблюдаем значимых количественных изменений. Следовательно, при работах по оценке количественных показателей зообентоса и интерпретации полученных данных в мелководных прибрежно-морских акваториях следует учитывать гидрометеорологические условия. Актуальность этой проблемы обусловлена возрастанием в регионе числа штормовых ветров со скоростью ветра выше 25 мс⁻¹ (State..., 2008).

Глава 3. Видовой состав полихет Вислинского залива в 1889-2016 гг. Биологическая характеристика изучаемых видов

3.1 Видовой состав полихет Вислинского залива в 1889-2016 гг.

H. diversicolor Müller, 1776 был единственным видом полихет обитавшем в заливе в конце XIX – начале XX вв. (Mendthal, 1889; Vanhöffen, 1917). В 1914-1916, 1923 гг. произошла антропогенная смена гидрологического режима залива. К 1925 г. установился современный соленостный режим. В последующих работах из группы полихет упоминается, также только *H. diversicolor* (Willer, 1925; Riech, 1926, Аристова, 1965, 1973; Крылова, 1980; Крылова, Тэн, 1992).

В 1952-1975 гг. в юго-западной части Вислинского залива спорадически встречалась *Polydora redecki* (?) (= *Boccardiella ligerica* (Ferronnière, 1898)) (Cywinska, Rozanska, 1978; Rozanska, Cywinska, 1983). Позднее этот вид в заливе не отмечали (Żmudzinski, 1990; Żmudzinski, 2000; Ezhova et al., 2005).

В 1988 г. в морской акватории у входа в Калининградский морской канал, а в 1990 г. – в самом Вислинском заливе впервые была обнаружена *Marenzelleria neglecta* (Żmudziński et al., 1996). До публикации ревизии рода *Marenzelleria* в 2004 г. (Sikorski, Bick, 2004) ее определяли как *Marenzelleria cf. viridis* (Verrill, 1973).

С середины 1990-х гг. в заливе были обнаружены *Streblospio benedicti* (Webster, 1879), *Manayunkia aestuarina* (Bourne, 1883), *Alkmaria romijni* Horst, 1919 (Ezhova, 2001), с 2008 г. в юго-западной части залива (Lagoons..., 2011) и с 2013 г. в северо-восточной части – *Boccardiella ligerica*, а в 2014 г. – *Laonome cf. calida* Саpa, 2007 (Kocheshkova, Ezhova, 2017).

Значительные изменения видового состава группы в последние десятилетия связаны как с антропогенной деятельностью, так и обусловлены условиями среды. Изменение солёностного режима залива привело к смене пресноводного комплекса видов солоноватоводным (Ежова и др., 2004), рост биогенной нагрузки на Вислинский залив, достигший максимума к концу 1980-х гг. привели к снижению видового разнообразия фауны залива (Ezhova et al., 2005). Практически полностью исчезли виды, (*Macoma balthica*, *Mya arenaria*, *Cerastoderma lamarcki* и др.) (Аристова, 1973; Рудинская, 2000; Ezhova et al., 2005), которые могли бы стать потенциальными конкурентами за пищевые ресурсы. Наличие района с постоянно высокой придонной солёностью; мягких илистых грунтов богатых органикой; высокое содержание взвешенного вещества и доли органической составляющей в нем; незначительная конкуренция за пищевые ресурсы, определили вселение новых видов.

В настоящее время в Вислинском заливе Балтийского моря обитает семь видов полихет относящихся к четырем семействам: Nereidae – *H. diversicolor*; Spionidae – *S. benedicti*, *M. neglecta*, *B. ligerica*; Sabellidae – *M. aestuarina*, *L. cf. calida*; Ampharetidae – *A. romijni*.

3.2 Биологическая характеристика изучаемых видов

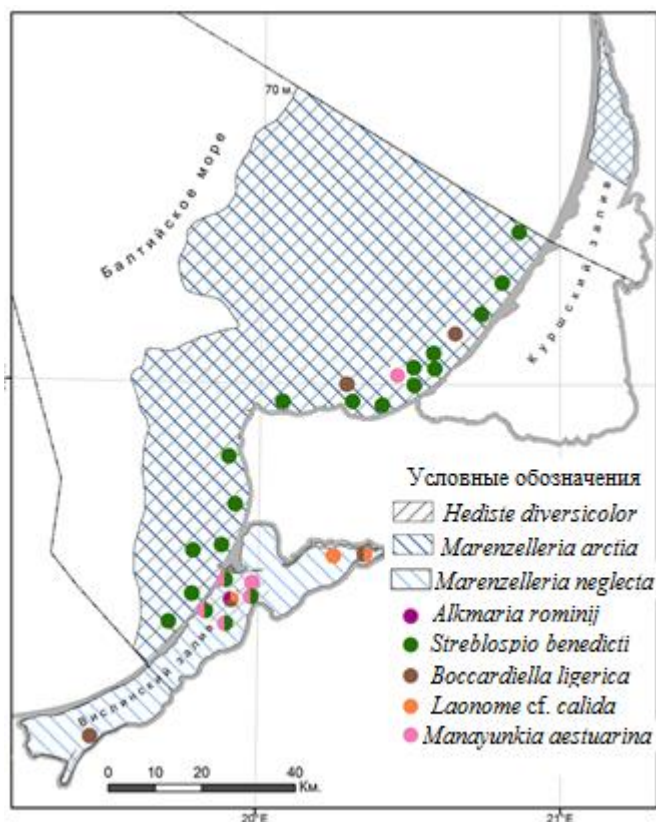


Рисунок 2 – Карта-схема распространения полихет в ЮВБ

В данной главе дается дифференциальный диагноз каждого вида, приведены общие сведения о его распространении и жизненном цикле, некоторые особенности биологии видов в Вислинском заливе, описан современный характер распространения в ЮВБ, включая Вислинский и Куршский заливы (Рисунок 2). Данные о северной части Куршского залива приведены по: Гасюнас, 1956; Daunys et al., 2000; юго-западной части Вислинского залива по: Lagoons..., 2011; южной части Куршского и северо-восточной части Вислинского заливов, ЮВБ – по нашим данным.

В Вислинском заливе обитают солоноватоводные виды полихет, относящиеся к организмам макрозообентоса – *H. diversicolor*, *M. neglecta* и мейобентоса – *S. benedicti*, *B. ligerica*, *M. aestuarina*, *A. romijni*. К аборигенным видам относятся – *H. diversicolor*, *M. aestuarina*; к видам-вселенцам – северо-атлантические *M. neglecta*, *S. benedicti*; австралийская *L. cf. calida* и североморские *B. ligerica* и *A. romijni*.

Все виды полихет, обитающие в заливе, обладают высокой пищевой пластичностью, могут питаться по типу подвижных собирающих детритофагов или сестонофагов-фильтраторов.

Глава 4. Закономерности пространственного распределения, динамика количественных показателей полихет в Вислинском заливе (1997-2016 гг.) и ИЭЗ РФ в Юго-Восточной Балтике (2001-2016 гг.)

4.1 Пространственное распределение полихет в Вислинском заливе

Полихеты встречаются по всей акватории залива. Однако, совместно виды обитают лишь в северо-восточной части, Прибалтийском гидрологическом районе (Рисунок 2).

В северо-восточной части Вислинского залива *H. diversicolor*, *S. benedicti*, *M. aestuarina* распространены локально, в Прибалтийском гидрологическом районе. *A. romijni* встречается только на одной станции в течение 1997-2016 гг., *B. ligerica*, *L. cf. calida* – отмечаются не более, чем на трех станциях ежегодно, с момента первой регистрации в заливе. *M. neglecta* распространена в заливе повсеместно (Рисунок 2). Данные о численности и биомассе этих видов приведены в таблице 2 и 3. Характерной особенностью распределения *H. diversicolor*, *M. aestuarina* и *S. benedicti* является уменьшение их количественных показателей с удалением от Балтийского пролива (Таблица 4).

Таблица 2 – Численность (экз./м²) полихет в районе обитания, северо-восточная часть Вислинского залива

Вид	Год/месяц	min	max	N±SE
<i>H. diversicolor</i>	1998-2000/V-VIII	40	1300	351.2±59.2
<i>M. neglecta</i>	2010-2012/VII-VIII	100	2680	302.3±43.1
<i>S. benedicti</i>	2005-2006/V-XI	9	725	113.7±36.5
<i>M. aestuarina</i>	2005-2006/V-XI	25	1452	516.2±120.4
<i>A. romijni</i>	2005-2006/V-XI	-	-	9.09
<i>B. ligerica</i>	2016/VIII	-	-	520
<i>L. cf. calida</i>	2014-2016/VI-VIII, X	40	320	110.7±45.7

Таблица 3 – Биомасса (г/м²) полихет в районе обитания, северо-восточная часть Вислинского залива

Вид	Год/месяц	min	max	B±SE
<i>H. diversicolor</i>	1998-2000/V-VIII	0.2	268.0	29.2±8.7
<i>M. neglecta</i>	2010-2012/VII-VIII	0.2	81.9	4.9±0.9
<i>S. benedicti</i> ¹	2005-2006/V-XI	-	-	18·10 ⁻⁶
<i>M. aestuarina</i> ¹	2005-2006/V-XI	-	-	25·10 ⁻⁶
<i>A. romijni</i>	2005-2006/V-XI	-	-	0.02
<i>B. ligerica</i>	2016/VIII	-	-	0.27
<i>L. cf. calida</i> ¹	2014-2016/VI-VIII, X	-	-	25x10 ⁻⁵

¹ - масса одной особи в пробе

Таблица 4 – Количественные показатели поселений полихет *H. diversicolor* в 1998-2000 гг., *M. aestuarina* и *S. benedicti* в 2005-2006 гг.

Вид	Параметр	Район 1 ¹		Район 2 ²	
		Численность, биомасса	Частота встречаемости, %	Численность, биомасса	Частота встречаемости, %
<i>H. diversicolor</i>	B, г/м ²	62.0±14.7	61	8.8±2.4	14
<i>M. aestuarina</i>	N, экз./м ²	974.8±273.1	76	168.6±53.9	30
<i>S. benedicti</i>	N, экз./м ²	372.9±127.1	57	28.6±13.9	8

¹ – район 1 – на удалении до 3-4 км от Балтийского пролива,

² – район 2 – от района 1 к нижней «границе» района обитания в заливе

Для *H. diversicolor*, *M. neglecta*, *M. aestuarina* и *S. benedicti* в заливе характерен конгрегационный, или пятнистый тип, пространственного распределения.

В юго-западной части залива обитает два вида полихет. *B. ligerica* встречается точечно (только на одной станции), в районе порта Толкмицко (Рисунок 2), численность в 2009-2010 гг.

составила 6.6 экз./м². *M. neglecta* распространена повсеместно, средняя численность вида в 2009-2010 гг. составила 1812 экз./м², максимальные значения численности 6000 экз./м², биомассы – 440 г/м² (Lagoons, 2011), характерны для прибрежных биотопов.

Выявлено, что *B. ligerica* в заливе встречается точно, расширения района обитания не происходит, новые находки (2016 г.) в Калининградском морском канале, больше связаны с антропогенной деятельностью, чем с расселением вида. *M. neglecta* распространена по всей акватории залива. Количественные характеристики вида значительно варьируют в зависимости от типа биотопа. В прибрежных биотопах залива, где преобладают песчаные осадки и глубины не превышают 1.6-2.0 м численность и биомасса *M. neglecta* значительно выше, чем в биотопах открытой части залива.

4.2 Пространственное распределение изучаемых видов полихет в ЮВБ

В ЮВБ, из семи видов полихет обитающих в заливе, обнаружены четыре – *H. diversicolor*, *S. benedicti*, *M. aestuarina* и *B. ligerica*.

H. diversicolor отмечен нами по всей акватории ЮВБ до глубины 70 м. В районе обитания численность вида составила 248.1±46.7 экз./м², биомасса – 2.0±0.4 г/м². По мере увеличения глубины количественные показатели сначала возрастают, достигая максимума в диапазоне глубин 10-15 м, а затем снижаются.

S. benedicti встречается вдоль всего побережья ЮВБ до глубины 25 м. Численность – 664.4±151.3 экз./м², биомасса – 0.5±0.4 г/м². Ввиду особенностей имеющегося материала, для расчета средней учитывались только станции, где были встречены *S. benedicti*.

M. aestuarina и *B. ligerica* встречены точно на глубинах 9 и 21 м, вероятно, в силу их невысокой численности и особенностей пробоотбора.

4.3 Факторы среды, обуславливающие распределение полихет

Соленостный фактор

S. benedicti и *M. aestuarina* обитают в Прибалтийском районе, где нагоны морских вод происходят регулярно (Чубаренко, 2007), придонная соленость на удалении 3-4 км от Балтийского пролива – всегда максимальна по заливу (4.6-5.2‰). Здесь отмечены наибольшие значения численности этих двух видов. Корреляционный анализ выявил наличие существенной связи между их численностью и соленостью (коэф. кор. 0.71 и 0.83).

В 1997-2016 гг. расширение района распространения видов не происходило, несмотря на возможность, появляющуюся во время ветро-волновой активности, приводящей к ресуспендированию осадка и переносу червей в пространстве. Известно (Levin, 1982; Light, 1969; Reish, 1979; Bick, 1996), что *S. benedicti* и *M. aestuarina* обитают в водах от 0.5 до 35‰, предпочитая полигалинные водоемы. В ЮВБ при постоянной и не зависящей от синоптической ситуации солености 6.5-7.4‰ (Нефть..., 2012), численность *S. benedicti* в 6 раз выше, чем в заливе.

M. neglecta и *H. diversicolor*. Корреляционный анализ показал наличие слабой связи между биомассой этих видов и соленостью воды в заливе (коэф. кор. 0.23 и 0.29), что обусловлено эвригалинностью взрослых особей. Однако, ранние жизненные стадии обоих видов уязвимы к действию низкой солености. Личиночное развитие *M. neglecta* происходит при солености не менее 5‰ (Bochert, Bick, 1995; Kube et al., 1996; Bochert, 1997), *H. diversicolor* – 4.5-5‰ (Smith, 1964). Численность и биомасса *M. neglecta* (Warzocha et al., 2005; Zettler, 1995; Jermakovs, Cederwall, 1996) и *H. diversicolor* (Nielson et al., 1995; Rönn et al., 1988; Heip, Herman, 1979; Arndt, 1989) в различных водоемах, не всегда выше в более соленых водах.

Наибольшие значения численности и биомассы *H. diversicolor* отмечены на удалении 3-4 км от Балтийского пролива, и связаны со стабильно высокой придонной соленостью воды (4.6-5.2‰) только в этом районе весной – в период размножения *H. diversicolor*.

Трофический фактор

Проведен сравнительный анализ распределения *M. aestuarina* и *S. benedicti*, как видов-оппортунистов, способных увеличивать численность с увеличением содержания органического вещества в осадке (Levin, 1984; Bick, 1996) включая и некрозоопланктон, как один из

потенциальных пищевых источников для донных гидробионтов. Мы предположили, что в зоне стыка опресненных вод залива и более соленых морских будет наблюдаться повышенное содержание мертвого зоопланктона.

Показано, что смертность зоопланктона в этом районе залива является, в большей степени, следствием естественных причин, поскольку основу некрозоопланктона составляют эвригалинные морские и солоноватоводные виды (Кочешкова, Матвий, 2009). Корреляционный анализ не обнаружил связи между численностью полихет и некрозоопланктоном ($r < 0.20$). Однако, максимальные значения численности и массы некрозоопланктона локализованы в Прибалтийском и «граничащей» с ним части Центрального района. В придонном слое численность (в 1.1-7.7 раз) и масса (в 1.6-7.9 раз) некрозоопланктона значительно выше, чем в столбе воды, что хорошо согласуется с гидродинамикой залива. В Прибалтийском районе наблюдается активная гидродинамика придонных вод, определяющая преобладание процессов переноса водной взвеси над процессами ее оседания (Чечко, 2006). Для таких участков дна характерны песчаные осадки, высокая концентрация биогенных элементов во взвеси и повышенное ее содержание в придонных водах, что и обуславливает преобладание в этих зонах сестонофагов-фильтраторов (Кузнецов, 1980).

Юго-западнее зоны транзита взвешенного вещества находится зона его аккумуляции, где распространены мелкоалевритовые илы. Здесь преобладающие течения в заливе образуют халистатическую зону способствующую осаждению компонентов взвеси, что хорошо прослеживается на примере некрозоопланктона.

Таким образом, в районе совместного обитания видов скапливается большое количество взвешенного вещества органического типа, как в зоне транзита, так и аккумуляции взвешенного вещества. Избыточная кормовая база и высокая степень пищевой пластичности видов не ограничивают территориально возможности их обитания.

Для *H. diversicolor*, *S. benedicti* и *M. aestuarina* основным фактором, лимитирующим количественное развитие в заливе, является соленость воды. *M. neglecta* количественно преобладает в районах с активной гидродинамикой, создающей благоприятную трофическую ситуацию. В то же время, на пространственное распространение взрослых особей этого вида по акватории соленостные и трофические условия значительного влияния не оказывают.

В прибрежной части ЮВБ значения биомассы *H. diversicolor* на порядок меньше, чем в заливе. Соленость в море постоянна и составляет 6.5-12‰. Однако, трофическая ситуация иная. Наибольшие значения численности и биомассы этого вида приходятся на глубины 10-15 м, где происходит взмучивание осадка, за счет «внутриволнового прибоя», в вещественном составе взвеси доминирует биогенная составляющая (Бабаков, 2012). Локальные максимумы биомассы приурочены к местам, обогащенным органическим веществом: выходы муниципальных коллекторов, высокопродуктивных вод залива, выходы «древних лагунных илов». Таким образом, количественное развитие вида в море определяется в основном трофическими условиями, а не соленостью воды.

4.4 Многолетняя динамика биомассы бентоса и полихет (*Hediste diversicolor* и *Marenzelleria neglecta*) в Вислинском заливе

Многолетняя динамика общей биомассы бентоса и группы полихет

В 1956-1988 гг. биомасса зообентоса всего Вислинского залива составляла 20-37 г/м² (Zmudzinski, 1957; Аристова, 1965б, 1973; Cywińska, Rózańska, 1978; Крылова, Тэн, 1992).

В начале 1990-х гг. общая биомасса бентоса залива возросла в 3-4 раза, так в 1992-1994 гг. в северо-восточной части залива она достигла 92 г/м², что обусловлено вселением *M. neglecta* (Ezhova et al., 2005). С середины 1990-х гг. отмечено снижение общей биомассы бентоса, вызванное акклиматизацией вида-вселенца к новым условиям обитания (Ezhova, Spirido, 2005): 1996-2000 гг. – 61.0 г/м² и в 2001-2010 гг. – 18.6 г/м². В 2011 г. вновь наблюдалось значительное повышение общей биомассы зообентоса (129 г/м²), что связано уже с вселением другого вида – двустворчатого моллюска *Rangia cuneata* (Ежова, 2012).

Вселение новых видов в залив приводит не только к повышению общей биомассы бентоса залива, но и к структурной перестройке донных сообществ.

В 1989-1996 гг. 48% общей биомассы бентоса приходилось на долю полихет. Хирономиды и олигохеты составляли лишь 22% и 6%, соответственно (Рудинская, 2000). В 1998-2000 гг., биомасса бентоса стала определяться биомассой доминирующего вида – полихетой *M. neglecta*. Биомасса вида изменялась от 33.8 до 64.9 г/м², что составляло до 75 % общей биомассы бентоса. В 2001-2010 гг. наблюдалось снижение биомассы доминирующего вида *M. neglecta*. Доля полихет, хирономид и моллюсков-гидробиид стала почти сходной, 20-30% (Рисунок 3).

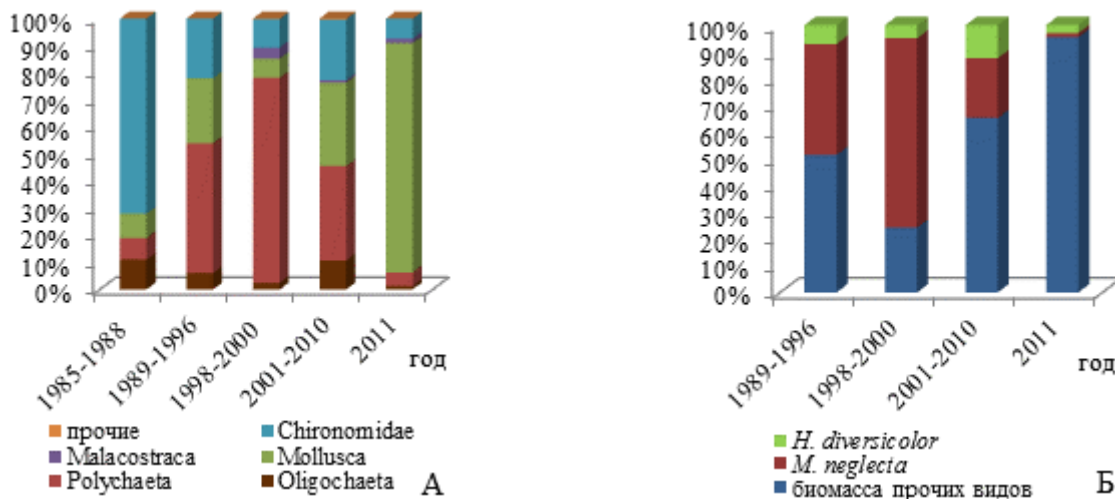


Рисунок 3 А – Структура зообентоса по биомассе, северо-восточная часть Вислинского залива (по: 1985-1988 гг. – Крылова, Тэн, 1992; 1989-1996 гг. – Рудинская, 2000; 1998-2011 гг. – наши данные). Б – доля биомассы полихет (*M. neglecta* и *H. diversicolor*) от общей биомассы бентоса, (по: 1889-1996 – Рудинская, 2000; май-август 1998-2011 гг. – наши данные)

Однако, уже в 2011 г. наблюдается абсолютное доминирование в бентосе залива по биомассе, нового вида-вселенца двустворчатого моллюска *R. cuneata*. Доля полихет не превышала 5 %. Вклад *H. diversicolor* в общую биомассу бентоса в 1985-2010 гг. значительно не менялся, составляя в среднем 7% (Рисунок 3).

Межгодовая динамика численности, биомассы *H. diversicolor* и *M. neglecta*

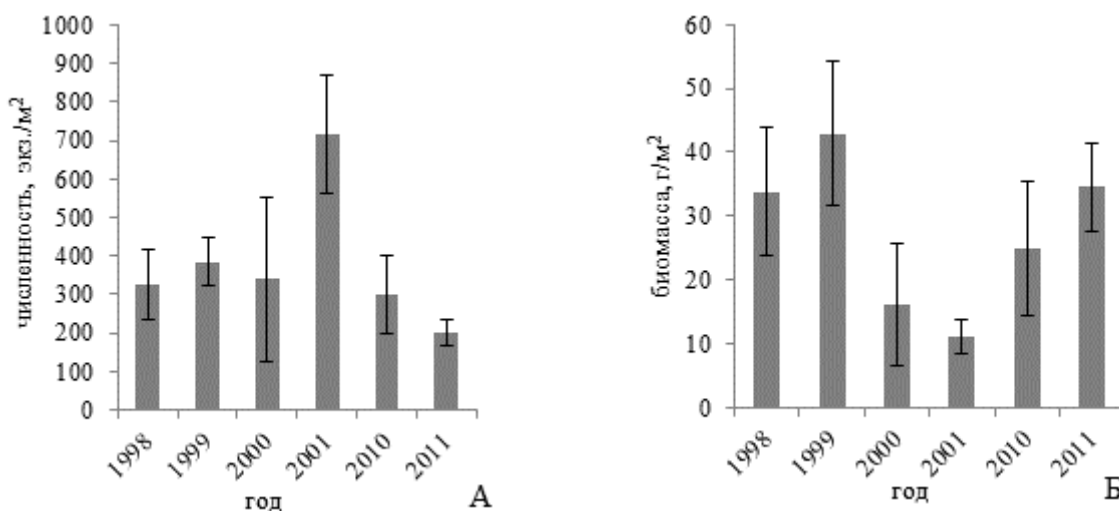


Рисунок 4 – Среднегодовая численность (А) и биомасса (Б) *H. diversicolor* в районе обитания, северо-восточная часть Вислинского залива

Численность и биомасса *H. diversicolor* в 1998-2011 гг. в районе обитания флуктуировали, однако направленной тенденции к увеличению или уменьшению не выявлено.

Численность и биомасса *M. neglecta* с начала 2000-х гг. уменьшаются, достигнув своего минимума к 2011 г. (Рисунок 4, 5).

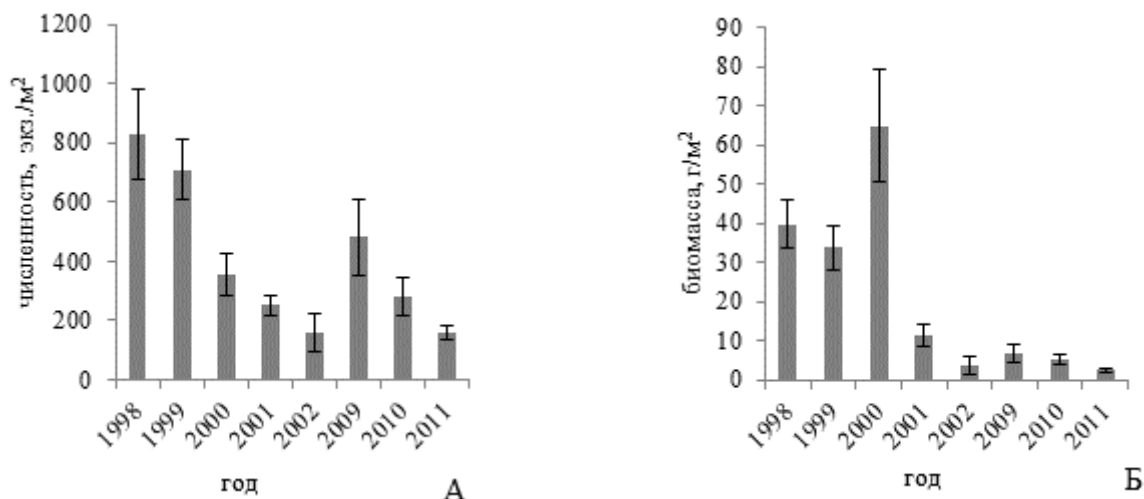


Рисунок 5 – Среднелетняя численность (А) и биомасса (Б) *M. neglecta*, северо-восточная часть Вислинского залива

Снижение количественных характеристик *M. neglecta*, обусловлено адаптивным циклом вида-вселенца к условиям нового водоема и возможно, повышением температуры вод залива. В 1975-2010 гг. наблюдался положительный температурный тренд для поверхностных вод залива, который особенно был выражен в 1996-2010 гг. с линейным трендом $0,07^{\circ}\text{C}/\text{год}$ (Стонт. Навроцкая, 2010).

4.4 История натурализации *M. neglecta* в Вислинском заливе

Изменение численности и биомассы вида, в новом для него географическом районе обитания, как правило, происходит в соответствии с концепцией акклиматизации, основные положения которой сформулированы А. Ф. Карпевич (1975), в дальнейшем подтверждены другими исследователями (Пианка, 1981; Солбриг и Солбриг, 1982; Одум, 1986). Используя данную модель развития популяции, а также на основе собственных и литературных данных, нами были выделены *этапы развития популяции вида-вселенца M. neglecta* в Вислинском заливе, различающиеся количественными характеристиками: 1. начало вселения – 1989-1990 гг., численность не превышала 100 экз./м^2 (Zhmudzinski et al., 1996). 2. Экспоненциальный рост популяции – 1991-1994 гг. Вид доминировал в бентосе залива, составляя до 97% общей биомассы (Marut, 1994; Brzeska, 1995; Рудинская, 2000). 3. Фаза «плато» – 1995-2000 гг. В 1995-1997 гг. произошло снижение количественных показателей и выход на «плато». Вид встречался по всей акватории залива составляя, до 75% общей биомассы бентоса в заливе. 4. Снижение численности и биомассы вида, 2001-2010 гг. *M. neglecta* встречается по всей акватории залива, составляя до 22% общей биомассы бентоса в заливе. Таким образом, до конца 1990-х - начала 2000-х гг. наблюдаемые изменения количественных показателей согласуются с моделью развития популяции вида-вселенца в новом районе обитания. Дальнейшее их падение выходит за рамки этой модели и, связано, вероятно, с изменением внешних факторов.

4.5 *Hediste diversicolor* в Вислинском заливе 1889-2014 гг.

С конца XIX века район распространения *H. diversicolor* в Вислинском заливе изменялся от локального – 0.5-1.0 км от Балтийского пролива (Mendthal, 1889; Vanhöffen, 1917) до практически равномерного по всей северо-восточной части залива в 1958-1990 гг. (Аристова, 1965б, 1973; Крылова, Тэн, 1992). Нами показано, что с середины 1990-х гг. вид встречается только в Прибалтийском районе северо-восточной части залива. Однако, численность и биомасса в середине и конце XX века в Прибалтийском районе сравнимы: 1960 г. – 200 экз./м^2 и 18.4 г/м^2 (Аристова, 1965); 1998-2000 гг. – 351 экз./м^2 и 29.2 г/м^2 ; 2010 г. – 300 экз./м^2 и 24.9 г/м^2 .

Мы предположили, что в условиях избыточности пищевых ресурсов, сокращение района обитания связано с конкуренцией аборигенного вида и вида-вселенца *M. neglecta* за место обитания (топическая конкуренция). Известно (Essing, Kleef, 1993; Atkins et al., 1987; Zettler, 1997), что при значительном увеличении численности, в первые годы вселения, *M. neglecta*, обилие *H. diversicolor* снижается, но дальнейшего уменьшения не происходит. В большинстве разветвлённых ходов *H. diversicolor* в верхнем слое осадка до 4-5 см присутствует молодь *M. neglecta* (Zettler et. al, 1995).

Оба вида эврибионтны – эвриэдафичны и эвригалинны, хорошо переносят загрязнение и дефицит кислорода. Однако, сезонная изменчивость солености и особенности репродуктивного цикла видов, могли привести к сокращению района обитания аборигенного вида.

Таким образом, численность и биомасса *H. diversicolor* в Прибалтийском районе не изменились за период 1960-2011 гг. Значительно сократилась площадь обитания вида, что связано с топической конкуренцией с видом-вселенцем – *M. neglecta*, в экспоненциальную фазу роста ее популяции.

4.7 Распределение *Marenzelleria arctica* в ИЭЗ РФ Юго-Восточной Балтике

Переопределение полихет из сборов 2001-2014 гг. отобранных в ЮВБ позволило уточнить видовую принадлежность массового чужеродного вида рода *Marenzelleria*, идентифицировавшегося ранее как *M. neglecta* (Kube et al., 1996, Kotta, Kotta, 1998; Zettler et al., 2002; Gusev, Starikova, 2005; Ezhova, Spirido, 2005). Было выявлено, что в российском секторе ЮВБ, до изобаты 70 м обитает *M. arctica*. Характер пространственного распределения вдоль побережья отличается постоянством, и низкими количественными показателями: численность – 752.7 ± 200.4 экз./м², биомасса – 1.2 ± 0.2 г/м². По мере увеличения глубины обитания количественные характеристики вида сначала возрастают, достигая максимума на глубинах 10-15 м, а затем снижаются до минимальных значений на глубине 80 м (2.0 ± 1.4 экз./м² и 0.004 ± 0.001 г/м²), где вид встречен один раз.

Таким образом, нами впервые было показано, что в Юго-Восточной Балтике встречается два близкородственных вида рода *Marenzelleria*, вселившихся в Балтийское море в конце XX века *M. neglecta* приурочена к мелководным, эвтрофным и гипертрофным, олигогалинным акваториям, *M. arctica* – к относительно глубоководным, мезотрофным, мезогалинным.

Глава 5. Распределение в донных осадках и некоторые аспекты питания *Hediste diversicolor* и *Marenzelleria neglecta* в Вислинском заливе

5.1 Распределение в донных осадках *H. diversicolor* и *M. neglecta*

Особенности распределения *H. diversicolor* и *M. neglecta* в донных осадках

Описаны общие черты вертикального распределения видов в донных осадках сопредельных акваторий.

Распределение в донных осадках *H. diversicolor* и *M. neglecta* в Вислинском заливе

Горизонтальное распределение Известно, что в районе обитания *H. diversicolor* преобладают песчаные и илистые осадки, не влияющие на характер распределения вида (Лосовская, 1977; Хлебович, 1996; Алемов, 2000).

M. neglecta в Вислинском заливе встречается на всех типах донных осадков. По данным с 103 станций Вислинского залива (вся акватория: северо-восточная и юго-западная части залива) методом непараметрического дисперсионного анализа Краскела-Уоллеса показано, что биомасса *M. neglecta* не зависит ($p > 0.05$, $N = 103$) от типа осадка. Однако, наибольшие значения численности и биомассы (2109.5 ± 402.1 экз./м² и 89.3 ± 29.8 г/м²), отмечены на разнотерных осадках, минимальные – на алевро-пелитовых илах (606.5 ± 117.0 экз./м² и 22.9 ± 16.2 г/м²). Пески расположены преимущественно в Прибалтийском районе и прибрежной полосе залива (Чечко, 2006), т.е. в районах с активной гидродинамикой. Таким образом, распространение *H. diversicolor* и *M. neglecta* в Вислинском заливе не зависит от типа осадка, количественное развитие *M. neglecta* определяется особенностями придонной гидродинамики.

Вертикальное распределение в донных осадках На разнозернистых песках глубина проникновения *M. neglecta* и *H. diversicolor* в осадок максимальна – 40 и 35 см, на мелкоалевритовых илах – 30 см. Минимальная глубина проникновения (20 см) *M. neglecta* отмечена на плотных тонкозернистых алевро-пелитовых илах. С глубиной обитания видов в осадке изменяются их размерно-весовые и количественные характеристики (Таблица 5, 6).

Таблица 5 – Размерно-весовые и количественные характеристики *M. neglecta*, северо-восточная часть Вислинского залива, июль-октябрь 1999 г.

Размеры ШС10 ¹ , см	Средняя ШС10, см	Количество экз.	Длина тела ² , мм	Инд. масса ² , г	Горизонт ³ , см	Кол-во сегментов ⁴	N, экз./м ²	B, г/м ²
≤0.4	0.30±0.01	27	10-15	до 0.002	0-5	15-57	669±188.4	9.3±2.2
0.5-1.0	0.92±0.01	122	20-40	0.01-0.07	5-10	52-181	391±83.4	12.1±3.1
1.1-1.6	1.35±0.01	213	50-70	0.08-0.11	10-15	160-203	259±81.3	15.2±6.7
1.7-2.8	1.85±0.03	65	70-100	0.11-0.15	15-20 20-30	205-209	139±28.2 165.3±47.9	8.4±2.9 3.4±2.0

¹ – ШС10 – ширина X сегмента. ² – крайние значения длины/массы целых особей. При пробоотборе черви обычно автотомируют, причем, чем больше длина особи, тем большая часть отрывается, поэтому целые особи в сборах редки. ³ – экспертная оценка дана на основе бентосных проб полученных ударной трубой в открытой части залива и собственных натуральных данных в литоральном биотопе. ⁴ – по: Sikorski, Vick, 2004

Таблица 6 – Размерно-весовые и количественные характеристики *H. diversicolor*, северо-восточная часть Вислинского залива, июль-сентябрь 1999 г.

Размеры ШС10 ¹ , см	Средняя ШС10, см	Длина тела, мм	Инд. масса, г	Количество экз.	Горизонт обитания ³ , см	N, экз./м ²	B, г/м ²
< 1	0.4±0.01	12±0.8	0.003±0.0001	9	0-5	208±68.7	4.3±1.4
1.0-3.0	2.21±0.06	46.40±1.65	0.212±0.017	99	5-10	133±86.4	24.9±14.9
3.1-5.0	3.96±0.04	65.92±1.23	0.44±0.02	159	10-15	111±62.6	63.4±47.2
5.1-6.5	5.56±0.09	84.11±3.96	0.82±0.07	24	15-20 20-30	11±9.8 9±8.1	2.5±2.3 0.3±0.3

¹ и ³ – см. таблицу 5

В горизонте осадка 0-5 см обитает молодь обоих видов, на горизонте 5-10 и 10-15 см – наиболее многочисленны особи средних размеров, в горизонте осадка 15-20 и 20-30 см – крупные. Наибольшая глубина проникновения зафиксирована на разнозернистых песках. Максимальные значение численности отмечены на горизонте 0-5 см, биомассы – 5-15 см. Вертикальное распределение, таким образом, зависит от типа осадка и размера особи.

Суточная динамика вертикального распределения

Оба вида совершают суточные вертикальные миграции. Молодь всегда обитает в верхнем слое осадка, крупные особи – ниже 15 см, наиболее подвижной группой являются особи средних размеров. *M. neglecta* днем поднимается в верхние горизонты осадка (2-12 см), в то время как ночью и утром опускается в более глубокие слои.

H. diversicolor поднимается к поверхности осадка ночью, утром происходит миграция червей в более глубокие слои, днем полихеты находятся на горизонте 10-27 см (Аристова, 1965; Гасюнос, 1956).

«Восстановленные» величины биомассы *H. diversicolor* и *M. neglecta*

Полевые наблюдения показали, что крупные особи, обитающие в глубоких слоях осадка, в бентосных пробах либо не встречаются, либо встречаются фрагментами. В связи с этим была предпринята попытка оценить биомассу *H. diversicolor* и *M. neglecta* включая червей в слоях осадка глубже 10 см. Для этого массу особи на данном горизонте (Таблица 5, 6) пересчитывали на квадратный метр дна ($B_{\text{расчет}}$) (Таблица 7). При этом использовали коэффициент пересчета

массы на метр кв., как для бентосных проб собранных ударной трубой, чтобы расчетные данные можно было сравнить с биомассой, полученной при сборе проб в акватории.

Таблица 7 – Средняя численность (N, экз./м²), биомасса (B, г/м²) *H. diversicolor* и *M. neglecta* в Вислинском заливе 1998-1999 гг. и расчетная биомасса (B_{расчет}, г/м²)

Горизонт осадка, см	<i>H. diversicolor</i>				<i>M. neglecta</i>			
	N	B	B _{расчет}	B/ B _{расчет}	N	B	B _{расчет} *	B/ B _{расчет}
5-10	133	24.86	70.17	2.82	390.5	12.10	23.17	1.91
10-15	111	63.42	145.64	2.30	258.8	15.22	36.41	2.39
15-30	20	2.82	271.42	96.25	303.9	11.72	49.65	4.24

*-использовали максимальную биомассу особи

Значительно больший недоучет биомассы *H. diversicolor* по сравнению с *M. neglecta* объясняется, на наш взгляд, особенностями суточной динамики вертикального распределения и построения ходов.

Таким образом, пробоотбор бентосных проб дночерпателями как рекомендованными для мониторинговых работ в мелководных лагунах, так и трубчатыми, не позволяет учесть всю биомассу глубоководных видов. В первом случае это связано с глубиной обитания видов в осадке, во втором, как правило, с малой площадью пробоотборника.

5.2 Некоторые последствия вселения *M. neglecta* в Вислинский залив

Вселение *M. neglecta* привело к увеличению численности и биомассы зообентоса залива, изменилось его вертикальное распределение в осадке (Ezhova et al., 2005; Перетертова, Ежова, 2008). Перераспределение биомассы в осадке залива в 1990-е гг., несомненно, было связано с организмами инфауны – крупными, глубоководными, подвижными видами полихет, активными биотурбаторами *H. diversicolor* и *M. neglecta*. Поскольку *H. diversicolor* немногочислен и обитает лишь в Прибалтийском районе, а *M. neglecta* населяет всю акваторию залива, доминируя до 2001 г. в бентосных сообществах, то основная роль принадлежит виду-вселенцу.

Процессу биотурбации в северо-восточной части залива подвержено около 80% дна (Чечко, 2006). Наибольшим изменениям подвергаются осадки на участке, непосредственно примыкающем к Балтийскому проливу (степень биотурбации 60-90%), где биомасса этих видов максимальна.

Нами показано, что при средней численности полихет (данные 1998-2000 гг.) и допущении, что ходы *H. diversicolor* и *M. neglecta* не ветвятся, а представляют собой прямые трубки длиной 15-20 см «прибавка» площади поверхности раздела вода-дно составила 2.26 м² на каждый кв. метр дна за счет норок *M. neglecta* и 1.15 м² на кв. метр дна за счет норок *H. diversicolor*.

Роющая активность полихет приводит не только к изменению физических свойств донного биотопа, но и изменению трофической ситуации в водоеме, делая доступным органическое вещество глубоких слоев осадка (Ezhova et al, 2005), изменяя соотношения N:P (Максимов, 2014) в придонных водах. По нашей оценке, это одна из причин, продолжающейся эвтрофикации при отмеченном снижении (Александров, Горбунова, 2010) общей биогенной нагрузки, и увеличения числа цианобактериальных «цветений» в заливе.

5.3 Особенности питания *H. diversicolor* и *M. neglecta* в Вислинском заливе

Об особенностях питания *H. diversicolor* и *M. neglecta*

Приведены общие сведения о типах питания и пищевых спектрах изучаемых видов в других акваториях.

Питание *H. diversicolor* и *M. neglecta* в Вислинском заливе

В прибрежном биотопе без водной растительности в составе пищевого комка *H. diversicolor* доминируют фитопланктон и в меньшей степени детрит (Таблица 8). Всего обнаружено 52 таксона микроводорослей. При 100% встречаемости фитопланктона в составе

пищевого комка *H. diversicolor*, по биомассе доминируют синезеленые водоросли – 43%, динофитовые составляют 18%, диатомовые – 22%, зеленые – 17%. Большая часть микроводорослей (около 70% общего числа таксонов) – облигатные планктонные формы.

Таблица 8 – Состав пищевого комка *H. diversicolor* (n=28) и *M. neglecta* (n=11)

Основные компоненты пищевого комка	Относительное содержание, %	
	<i>H. diversicolor</i>	<i>M. neglecta</i>
Детрит	23.75	60.62
Песок	10.25	2.02
Фитопланктон	60.38	37.36
Зоопланктон	0.02	-
Нематоды	5.60	-

В эксперименте по избирательности питания *H. diversicolor*, наибольшее количество особей (61 %) избирало ил, богатый органикой, втрое меньше полихет – макроводоросли (19 %), лишь 4 % – животную пищу и у 16 % особей не выявлено предпочтения к какому-либо виду пищи. При содержании в лабораторных условиях *H. diversicolor* потреблял мертвых *M. neglecta*.

В пищевом комке *M. neglecta*, отобранных в открытой части залива доминировал аморфный светло-коричневый хлопьевидный детрит, песчаные зерна и клетки микроводорослей (Таблица 8). Обнаружено более 30 таксонов микроводорослей. При 100% встречаемости фитопланктона в составе пищевого комка *M. neglecta*, по биомассе доминируют диатомовые микроводоросли – 98.7%, динофитовые составляют 0.3%, синезеленые – 0.01%, зеленые – 0.7%, зоомастигофора – 0.3%. Диатомовые водоросли преимущественно представлены облигатными бентосными формами и видами-обрастателями.

Сравнение таксономического состава микроводорослей в содержимом кишечника *H. diversicolor* и придонного фитопланктоценоза с помощью коэффициента сходства Сёренсена обнаружило значительное сходство структуры их видового состава (0.60), в то время как у *M. neglecta* – его величина составила лишь 0.16.

Известно, что у полихет с типом питания подвижного сестонофага-фильтратора основной компонент пищевого комка – планктонные формы микроводорослей и минеральные частицы (песок). Эти виды приурочены к прибрежным мелководьям и песчаным осадкам. У видов с типом питания собирающего детритофага в пище обычны микроводоросли относящиеся к бентосным и перифитонным жизненным формам при доминировании диатомовых водорослей, детрита эти виды приурочены к илистым осадкам (Яблонская, 1952; Алемов, 2000; Daye et al., 1981; Кузнецов, 1980). Кроме того, известно, что для определения типа питания у видов обладающих пищевой пластичностью необходимо учитывать особенности водного режима в местах их обитания (Кузнецов, 1980).

Изученные особи *H. diversicolor* были собраны в местообитании с песчаными слабо заиленными осадками и активной придонной гидродинамикой, определяющей преобладание переноса взвешенного вещества над его оседанием. Особи *M. neglecta* были пойманы в открытой части залива, на станции находящейся в халистатической зоне, где оседание взвешенного вещества преобладает над его переносом. По нашим данным *H. diversicolor* всеяден, при равной доступности, в большинстве случаев избирает донные осадки богатые органическим веществом. В исследуемый период *H. diversicolor* в прибрежном биотопе питался как подвижный сестонофаг-фильтратор, а *M. neglecta* – собирающий детритофаг. Собственные и литературные данные позволяют предположить, что в биотопах с активной придонной гидродинамикой *M. neglecta* будет питаться как подвижный сестонофаг-фильтратор, а в биотопе с преобладанием оседания взвеси над ее переносом *H. diversicolor* – как собирающий детритофаг.

Таким образом, в высокоэфтровном Вислинском заливе оба вида могут питаться по типу собирающего детритофага или подвижного сестонофага, обладают высокой пищевой пластичностью и тип питания зависит от наличия, обилия и доступности кормовых объектов в данном биотопе.

Глава 6. Особенности репродуктивной биологии *Hediste diversicolor*, *Marenzelleria neglecta*, *Streblospio benedicti* и *Manayunkia aestuarina* в Вислинском заливе

6.1 Характеристика репродуктивной биологии изучаемых видов

Дана краткая характеристика гаметогенеза, сроков размножения и личиночной фазы у исследуемых видов на основе литературных данных.

6.2 Особенности репродуктивной биологии *H. diversicolor*, *M. neglecta*, *S. benedicti* и *M. aestuarina* в Вислинском заливе

Репродуктивная биология *H. diversicolor* и *M. neglecta* была изучена на основе данных о сезонной динамике численности и биомассы видов, частоте встречаемости и численности планктонных личинок, размерно-весовой структуре популяций, а также по наблюдениям за червями в естественных биотопах. Возможность оплодотворения у *H. diversicolor* и *M. neglecta* в условиях залива оценивали в экспериментах по соленостной резистентности половых клеток. Особенности репродуктивных характеристик *M. aestuarina* и *S. benedicti* изучали на червях, отловленных в открытой части Вислинского залива в мае-ноябре 2005-2006 гг.

Анализ собственных массивов данных по температуре и солености залива в период 1997-1998 гг. и 2005-2006 гг., позволил детализировать их изменения в районе обитания изучаемых видов. Выявлено, что весной в период опреснения залива, связанного с таянием снега и льда и преобладанием выходных течений, в придонном горизонте Прибалтийского района, в акватории на удалении до 3-4 км от Балтийского пролива, значения солености не опускаются ниже 4.5‰. Осенью, когда преобладают входные течения обуславливающие повышение солености воды в заливе, придонная соленость воды в среднем составляет 5.3‰.

Температура придонного слоя воды в начале апреля 5-7°C. Наибольшие температуры в заливе наблюдаются в июле-августе и не превышают 22.5°C в придонном слое Прибалтийского района. Полученные характеристики позволили объяснить некоторые особенности репродуктивной биологии изучаемых видов.

Hediste diversicolor

Эксперименты по соленостной резистентности половых клеток

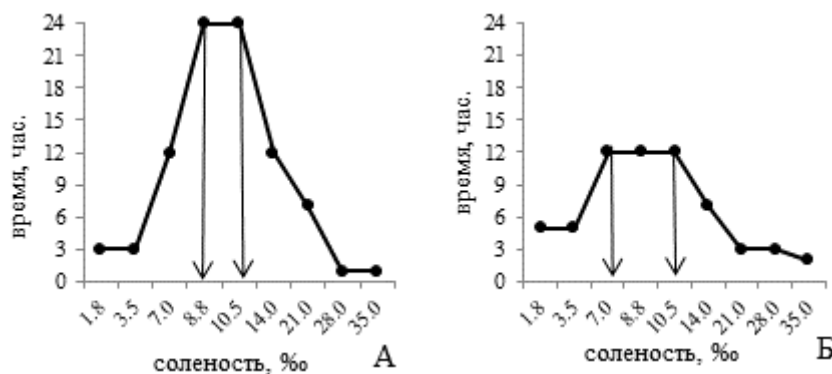


Рисунок 6 – Соленостная резистентность яйцеклеток (А) и сперматозоидов (Б) *H. diversicolor* в средах разной солености

Диаметр яйцеклеток, измеренный в течение 5 мин. после попадания клеток в воду, (температура воды 20°C, соленость 5.6‰) изменялся в диапазоне 184-200 мкм, в среднем составляя 212±5 мкм. Показано, что вода с соленостью 10.5‰ не вызывает заметных изменений диаметра яйцеклеток, который составлял в среднем 199±5 мкм, это свидетельствует об

изотоничности содержимого клетки и внешней среды. Соленостный оптимум, определяемый по выраженному плато на графиках (Рисунок 6), для активности сперматозоидов *H. diversicolor* находится в диапазоне 7.0-10.5‰, для яйцеклеток – 8.8-14.0‰. Следовательно, диапазон 8.8-10.5‰ можно считать оптимальным для оплодотворения. В этом диапазоне наблюдается максимальная продолжительность (12 час.) активности сперматозоидов и 24-часовая жизнеспособность яйцеклеток.

Известно, что адаптация к условиям обитания происходит при постоянном действии фактора (Хлебович, 1974, 2012). Длительная акклимация организма к определенному диапазону солености изменяет пределы толерантного диапазона. В Вислинском заливе у *H. diversicolor* оптимальная соленость для оплодотворения ниже, чем в других частях ареала с более высокой соленостью (Таблица 9).

Таблица 9 – Оптимальная соленость для оплодотворения *H. diversicolor* в разных условиях обитания

Акватории	Соленость места обитания, ‰	Оптимальная соленость для оплодотворения, ‰	Источник
Kristineberg (Швеция, Балтийское море)	18-20	18	Smith, 1964
Tvärminne (Финляндия, Балтийское море)	6-14	14	Smith, 1964
Вислинский залив (РФ, Балтийское море)	4.5-5.6	8.8-10.5	Наши данные

Придонная соленость весной на удалении до 3-4 км от Балтийского пролива всегда находится на уровне 4.5-5‰, что делает возможным прохождение критической стадии жизненного цикла.

Популяция *H. diversicolor* в Вислинском заливе характеризуется: 1) снижением биомассы от декабря к маю с минимумом в июне, обусловленным гибелью родительского поколения после нереста; 2) снижение численности взрослых особей в мае маскируется появлением ювенильных особей (0.7-1.0 мм); 3) единичной встречаемостью трохофорных личинок в апреле-мае в планктоне, связанной с взмучиванием донного осадка при усилении волнения; 4) в июле в популяции преобладает молодь (ШС10 – 1.5-2.6 мм), крупные особи встречаются единично, в то время как в сентябре они преобладают (ШС10 – 3.9-5.0 мм), а молодь единична (Рисунок 7).

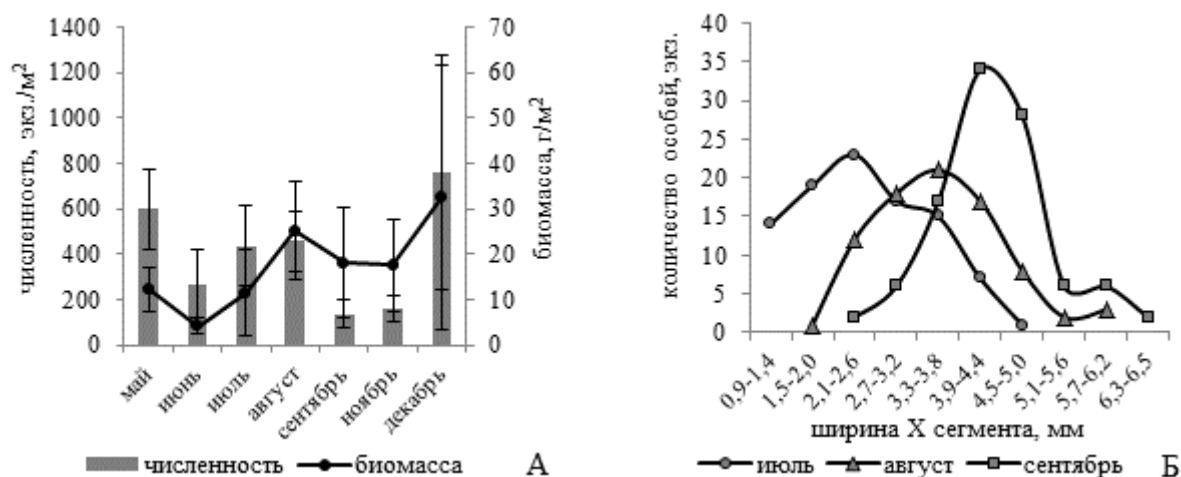


Рисунок 7 – А: численность (экз./м²), биомасса (г/м²) (1997-1998 гг.); Б: размерный состав *H. diversicolor* в июле-сентябре 1999 г. – в Вислинском заливе

Таким образом, для *H. diversicolor* в Вислинском заливе характерен длительный весенне-летний (март-июнь) период размножения с лецитотрофным демерсальным типом личиночного развития. Развитие без планктонной личинки характерно и для других частей ареала (Dales, 1950; Voguski, 1953; Беляев, 1952; Smith, 1964). Соленостный оптимум для процесса оплодотворения 8.8-10.5‰.

Marenzelleria neglecta

Эксперименты по соленостной резистентности половых клеток

Диаметр яйцеклеток, измеренный в течение 5 мин. после попадания из целома в воду соленостью 5.6‰ (характерная соленость места обитания осенью) составил 131.6 ± 2.0 мкм. Измерение диаметра яйцеклеток показало, что сразу после попадания их из целома в воду происходит его увеличение, в среднем на 34.4 мкм по сравнению с первоначальным размером,

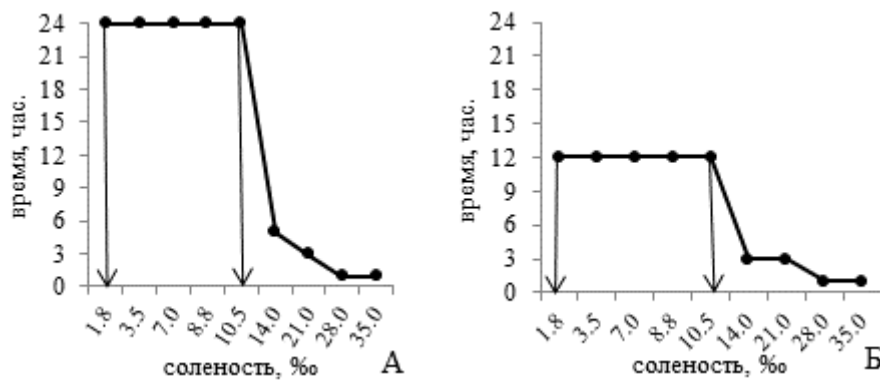


Рисунок 8 – Соленостная резистентность сперматозоидов (А) и яйцеклеток (Б) *M. neglecta* в средах разной солености

затем диаметр уменьшается и с различными колебаниями, в зависимости от солености среды, приходит примерно к одному значению – 169.7 ± 5.5 мкм. Соленостный оптимум, определяемый по выраженному плато на графиках (Рисунок 8), для активности сперматозоидов *M. neglecta* лежит в диапазоне 1.8-10.5‰, для яйцеклеток – 1.8-10.5‰.

Следовательно, диапазон 1.8-10.5‰ можно считать оптимальным для оплодотворения.

Популяции *M. neglecta* в Вислинском заливе характеризуется (Рисунок 9): 1. высокой численностью планктонных личинок в сентябре-декабре и их присутствием в планктоне до апреля-мая; 2. связанным с пополнением увеличением численности в апреле-мае; 3. высоким обилием молоди (ШС10 до 1.2 мм) в бентосе в июне-июле, уже в августе особи с ШС 10 менее 0.9 мм единичны, а в сентябре-октябре в популяции преобладают крупные черви с ШС10 – 1.3-1.8 мм. Продолжительность жизни полихет 2-3 года, черви после размножения не погибают (Vochert et al., 1996б), что и объясняет мало изменяющуюся биомассу вида в течение года.

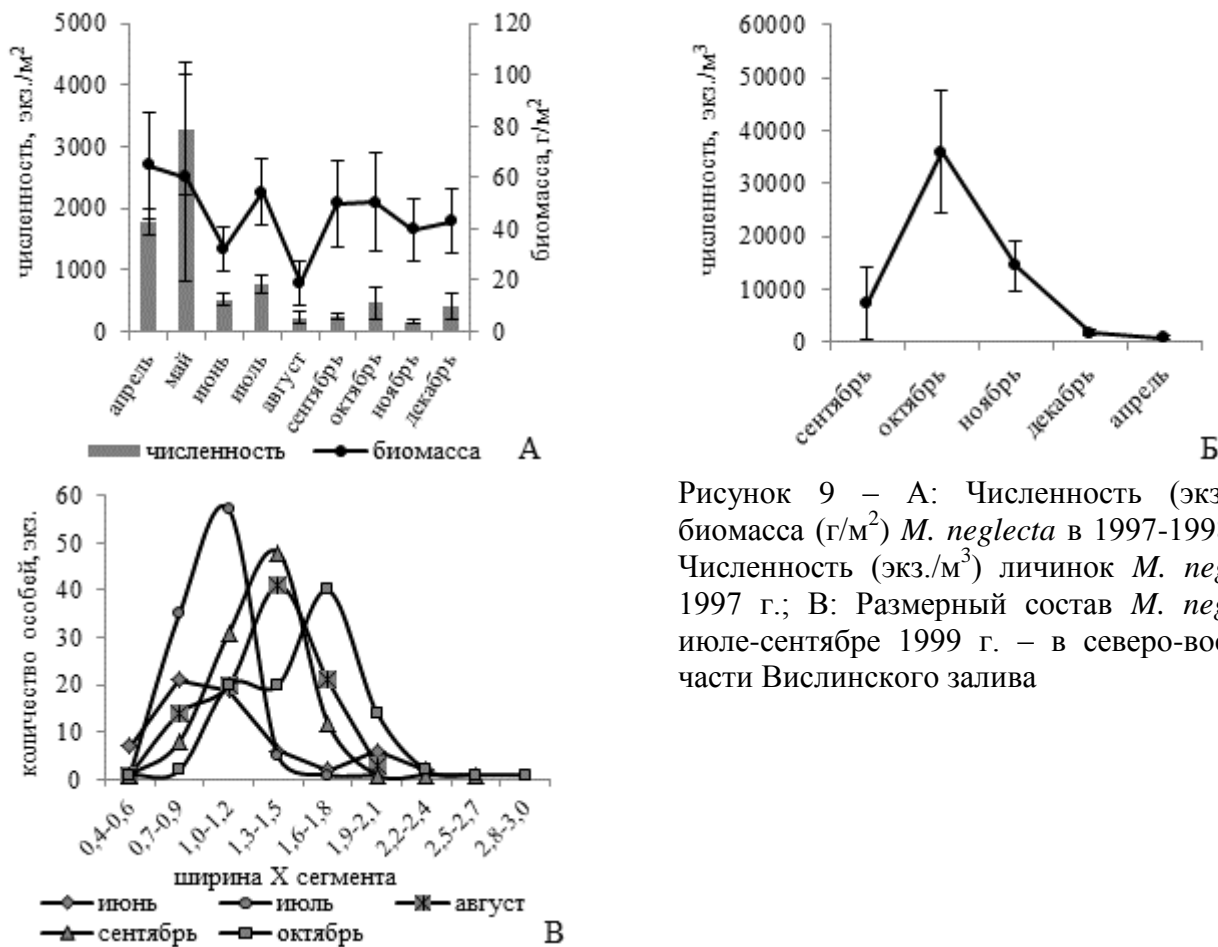


Рисунок 9 – А: Численность (экз./м²) и биомасса (г/м²) *M. neglecta* в 1997-1998 гг.; Б: Численность (экз./м³) личинок *M. neglecta* в 1997 г.; В: Размерный состав *M. neglecta* в июле-сентябре 1999 г. – в северо-восточной части Вислинского залива

Вид-вселенец *M. neglecta* адаптировался к условиям Вислинского залива и образовал самовоспроизводящуюся популяцию с размножением в сентябре-декабре и соленостным оптимумом для процесса оплодотворения 1.8-10.5‰. Оседание личинок происходит в конце ноября-декабря и весной. В апреле-мае личинки имеют 18-21 сегмент, что больше, чем известно

для Южной Балтики в мезогалинных водах (Vochert et al., 1996a). Смена сезона размножения в водоеме-реципиенте с весны на осень обусловлена соленостным и температурным режимом залива.

Streblospio benedicti

В Вислинском заливе у самок *S. benedicti* созревает 20-24 ооцита, имеющих овальную форму, больший диаметр которых составляет 199.8 ± 0.03 мкм. Ооциты встречаются с 12-13 сегмента, по два на сегмент. В бентосных пробах с конца июня по июль одновременно встречаются и особи с крупными ооцитами и особи с развивающимися эмбрионами (Таблица 10). В июле-августе в бентосе начинают встречаться ювенилы, длина тела 2.8-3.2 мм. Длина тела особей в июне-августе составляет 11-12 мм, вес – $18 \cdot 10^{-6}$ г.

Таблица 10 – Встречаемость ооцитов и развивающихся эмбрионов у *S. benedicti*, Вислинский залив, 1998 г. (июль) и 2005-2006 гг.

Месяц	Ооциты	Развивающиеся эмбрионы	Бентосные ювенилы	Число исследованных особей
Май	-	-	-	2
Июнь	+	+	-	31
Июль	+	+	+	15
Август		+	+	23

S. benedicti адаптировался к условиям Вислинского залива и образовал самовоспроизводящуюся популяцию. Размножение происходит при температуре 18-22.5°C с конца июня по июль. Личиночное развитие лецитотрофное. В течение сезона размножения предположительно формируется 1-2 генерации.

Manayunkia aestuarina

В Вислинском заливе в мае у исследованных самок в четвертом сегменте находилось по 1-2 ооцита. В июне в трубках отмечено два оплодотворенных яйца, 1-2 развивающихся эмбриона на начальных стадиях развития и 1-2 личинки с щетинками в торакальном отделе (Таблица 11). Личинка имеет 6-8 сегментов без щетинок и 4-5 щетинконосных сегмента.

Таблица 11 – Встречаемость ооцитов и оплодотворенных яиц на разных стадиях развития *M. aestuarina*, Вислинский залив, июль 1998 г. и апрель-июнь, август 2005-2006 гг.

Дата, месяц	Ооциты в теле самки	В трубке самки			Число исследованных особей
		Оплодотворенные яйца	Эмбрионы	Личинки	
Апрель	-	-	-	-	5
Май	+	+ (1 самка)	-	-	17
Июнь	+	+	+	+	44
Июль	-	+	+	+	20
Август	-	-	-	+	23

В июне размеры червей колебались в пределах 5.3-10.5 мм (в среднем – 7.4 ± 0.4 мм, средняя масса – 0.034 мг). В августе их длина составила 2.8-7.9 мм (в среднем 3.6 ± 0.3 мм, средняя масса – 0.022 мг).

Можно заключить, что *M. aestuarina* адаптировалась к условиям Вислинского залива и образовала самовоспроизводящуюся популяцию с размножением в мае-августе. В трубке самки одновременно находятся два оплодотворенных яйца и 2-4 развивающихся эмбриона на разных стадиях развития. Предположительно формируется 2-3 генерации в течение сезона размножения.

Размножение *A. romijni*, *B. ligerica* и *Laonome cf. calida* проследить не удалось, поскольку виды редки, встречаются в заливе точно и нерегулярны в пробах. Однако, каждый из видов отмечается на протяжении уже более 3 лет, и ежегодно встречаются разноразмерные особи, что позволяет предполагать образование самовоспроизводящихся популяций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С 1880-х гг. на протяжении более 100 лет в Вислинском заливе обитал один вид полихет *H. diversicolor*. С конца XX в. отмечается увеличение числа видов группы. В заливе были зарегистрированы: *M. neglecta* – в 1989-1990 гг., *S. benedicti*, *M. aestuarina* и *A. romijni* – с середины 1990-х гг., *B. ligerica* – в 2013 г. и *L. cf. calida* – в 2014 г. Эти изменения в видовом составе группы связаны с совокупностью разнородных факторов: антропогенные – изменение гидрологического режима залива, эвтрофирование, увеличение интенсивности трансконтинентальных перевозок; абиотические – наличие района с постоянно высокой придонной соленостью, мягких илистых грунтов богатых органикой, высоким содержанием взвешенного вещества и значительной доли в нем органической составляющей; биотическими – незначительная конкуренция за пищевые ресурсы.

A. romijni, *L. cf. calida* и *B. ligerica* – солоноватоводные виды, обитающие в верхнем 0-5 см слое осадка. В Вислинском заливе распространены точечно. Район их обитания с момента вселения не расширился, новые находки *B. ligerica* в прибрежной части Калининградского морского канала скорее вызваны антропогенной деятельностью, чем расселением вида.

S. benedicti и *M. aestuarina* – солоноватоводные виды обитающие в верхнем 0-5 см слое осадка. В Вислинском заливе район обитания локален, характерен конгрегационный тип пространственного распределения, обусловленный горизонтальным градиентом солености. Области максимального обилия располагаются в районе повышенного влияния морских вод. Наличие таких репродуктивных адаптаций как изменение длительности периодов размножения по сравнению с нативными ареалами; приуроченность их к максимальным летним температурам; снижение плодовитости (почти вдвое – числа созревающих яйцеклеток у *S. benedicti* и числа развивающихся эмбрионов одновременно находящихся в трубке самки у *M. aestuarina*); лецитотрофное развитие протекающее в трубке самки, обусловили успешную адаптацию данных видов к олигогалинности и особенностям температурного режима залива.

M. neglecta – солоноватоводный вид. В Вислинском заливе обитает по всей акватории, характерен конгрегационный тип пространственного распределения, обусловленный биотопической неоднородностью залива. Обилие *M. neglecta* больше в районах с активной придонной гидродинамикой, определяющей обилие пищевых ресурсов. В функциональной структуре района обитания выделяется «центр воспроизводства» и «зона выселения». Соленостный оптимум для половых клеток *M. neglecta* – 1.8-10.5‰. Изменение сезона размножения по сравнению с нативным ареалом – с весны на осень, вызвано осенним осолонением Вислинского залива и низкими температурами воды, в это время, что является оптимальным для оплодотворения и дальнейшего планктотрофного личиночного развития *M. neglecta*. Одна из преадаптаций, способствующих успешному вселению в залив – способность личинок переносить зимние температуры, «пережидая» ее повышения для дальнейшего развития, что привело к длительной (до 5-6 месяцев) планктонной фазе в жизненном цикле.

H. diversicolor – солоноватоводный вид. В Вислинском заливе обитает локально, характерен конгрегационный тип пространственного распределения, обусловленный вертикальным градиентом солености в период размножения вида. В частности, это объясняет его стабильное отсутствие в распресненной юго-западной части залива. Область максимальных биомасс располагается в районе повышенного влияния морских водных масс. Такие репродуктивные адаптации как наличие оптимального диапазона для оплодотворения (8.8-10.5‰) в диапазоне ниже, чем у видов обитающих в мезогалинных частях ареала; приуроченность места размножения к небольшому району с постоянно высокой придонной соленостью (> 4.5‰); лецитотрофный демерсальный тип личиночного развития, позволили виду успешно существовать в олигогалинном водоеме с выраженным градиентом солености.

Вертикальное распределение в донных осадках *H. diversicolor* и *M. neglecta* зависит от гранулометрического состава осадка, размера особей и времени суток. Максимальная

численность видов приурочена к горизонту осадка 0-5 см, биомасса – 10-15 см. Выявлена суточная миграция полихет в толще осадка *M. neglecta* днем находится в верхних горизонтах осадка, в то время как *H. diversicolor* – ночью. *H. diversicolor* и *M. neglecta* обладают высокой пищевой пластичностью, тип питания (собирающий детритофаг или подвижный сестонофаг-фильтратор) зависит от наличия, обилия и доступности кормовых объектов в данном биотопе залива.

Впервые показано обитание двух близкородственных видов рода *Marenzelleria* в ЮВБ. *M. neglecta* приурочена к мелководным, эвтрофным и гипертрофным, олигогалинным акваториям. *M. arctia* – не встречается в лагунных биотопах и в Вислинском заливе не отмечена, а приурочена к относительно глубоководным, мезотрофным, мезогалинным водам открытой Балтики.

Выявленные закономерности распространения видов, их биотопическая приуроченность, высокая пищевая пластичность, репродуктивные адаптации (смена сезона размножения, снижение плодовитости по сравнению с нативным ареалом; планктотрофный с длительной планктонной фазой или лецитотрофный типы личиночного развития; соленостные резистентные диапазоны для половых клеток приближены или находятся в диапазоне изменчивости солености вод Вислинского залива) обусловили формирование самовоспроизводящихся популяций и в целом – успешную натурализацию видов к условиям мелководного, эвтрофного, олигогалинного залива с выраженными, сезонно меняющимися соленостными условиями.

ВЫВОДЫ

1. С 1880-х гг. на протяжении 100 лет в Вислинском заливе обитал один вид полихет *H. diversicolor*. С конца 1980-х гг. наблюдается рост видового богатства группы: *M. neglecta* – в 1989-1990 гг., *S. benedicti*, *M. aestuarina* и *A. romijni* – с середины 1990-х годов, *B. ligerica* – в 2013 г. и *L. cf. calida* – в 2014 г.
2. В Вислинском заливе средняя для района обитания численность *H. diversicolor* составила 351.2 экз./м², биомасса – 29.2 г/м², *M. neglecta* – 302.3 экз./м² и 4.9 г/м². Биомасса *H. diversicolor* в заливе в несколько раз выше, чем в сопредельных водах ЮВБ, что обусловлено трофическими условиями. Численность *M. aestuarina* (516.2 экз./м²) и *S. benedicti* (113.7 экз./м²) в заливе на несколько порядков ниже, чем в других частях ареала и определена олигогалинными условиями акватории.
3. *H. diversicolor* и *M. neglecta* проникают в осадок на глубину до 40 см, максимальная численность обоих видов приурочена к горизонту 0-5 см, биомасса – 10-15 см. Выявлена суточная миграция полихет в толще осадка, взрослые *H. diversicolor* поднимаются к поверхности ночью, *M. neglecta* – днем. Строительство норок этими видами существенно увеличивает поверхность раздела вода-дно: *M. neglecta* на 2,26 м²:1 м² дна; *H. diversicolor* – 1,15 м²:1 м² дна (численность полихет 1998-2000 гг.).
4. Вклад полихет в биомассу бентоса Вислинского залива изменялся: 8% в 1985-1988 гг., 48% в 1989-1996 гг., 76% в 1998-2000 гг., 35% в 2001-2010 гг., что обусловлено динамикой биомассы вида-вселенца *M. neglecta*. Количественные показатели аборигенного вида *H. diversicolor* в 1985-2010 гг. были относительно стабильны и составляли в среднем 7 % общей биомассы группы.
5. *B. ligerica*, *L. cf. calida* и *A. romijni* встречаются в заливе точечно, *H. diversicolor*, *S. benedicti* и *M. aestuarina* распространены локально, а *M. neglecta* – повсеместно. Конгрегационный тип пространственного распределения *S. benedicti* и *M. aestuarina* обусловлен в большей степени конфигурацией горизонтального градиента солености, *H. diversicolor* – вертикального градиента солености в период размножения вида, *M. neglecta* – характером придонной гидродинамики формирующей трофические условия. Зависимость пространственного распространения полихет от трофических и эдафических условий не выявлена.

6. Этапы развития популяции вида-вселенца *M. neglecta* в Вислинском заливе: начало инвазии – 1989-1990 гг., экспоненциальный рост популяции – 1991-1994 гг., фаза «плато» – 1995-2000 гг., снижение численности и биомассы вида – 2001-2010 гг. Динамика популяции в первые 10 лет инвазии соответствует классической модели развития вида-вселенца в новом местообитании. Дальнейшее падение количественных показателей вида выходит за рамки этой модели и, связано, вероятно, с изменением внешних факторов.
7. Все виды полихет залива натурализовались и образовали самовоспроизводящиеся популяции. *S. benedicti* и *M. aestuarina* имеют лецитотрофное развитие протекающие в трубке самки. *H. diversicolor* – лецитотрофный демерсальный тип личиночного развития; оптимальный диапазон солености для половых клеток 8.8-10.5‰. *M. neglecta* – планктотрофный тип личиночного развития, соленостный оптимум для процесса оплодотворения (1.8-10.5‰) практически полностью совпадает с диапазоном солености вод залива, что обеспечивает этому вселенцу преимущество в размножении. Широкому распространению способствует длительная планктонная фаза (до 5-6 месяцев).

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Работы, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК

1. Ezhova, E. Patterns of spatial and temporal distribution of the *Marenzelleria* cf. *viridis* population in the lagoon and marine environment in the southeastern Baltic Sea / E. Ezhova, **O. Spirido** // Oceanological and Hydrobiological Studies. – Vol. XXXIV. – Suppl. 1. – 2005. – P. 209–226.
2. **Кочешкова, О.В.** Распределение *Streblospio benedicti* (Webster, 1879) и *Manayunkia aestuarina* (Bourne, 1883) (Annelida: Polychaeta) в Вислинском заливе Балтийского моря / О.В. Кочешкова, С.Г. Матвий // Биология внутренних вод. – 2009. – №4. – С. 35–43.
3. Ежова, Е.Е. Некоторые тенденции изменения макрозообентоса Вислинского залива Балтийского моря в 1997- 2011 гг. / Е.Е. Ежова, **О.В. Кочешкова** // Известия Калининградского Государственного Технического Университета. – 2013. – № 28. – С. 95–103.
4. **Kocheshkova, O.** Benthic communities and habitats in the near-shore zone of Curonian Spit, South Eastern Baltic Sea / O. Kocheshkova, E. Ezhova, D. Dorokhov, E. Dorokhova // Baltica. – Vol. 27. – Special Issue. – 2014. – P. 45–54.

Работы, опубликованные в других изданиях

1. Ежова, Е.Е. Макробентос прибрежных вод Юго-Восточной Балтики / Е.Е. Ежова, **О.В. Спиридо** // Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей Северо-Европейского бассейна. – Вып. 2. – Апатиты: Изд. Кольского научного центра РАН, 2007. – С. 507-517.
2. Ezhova, E. Benthic habitats and benthic communities in Southeastern Baltic Sea, Russian sector / D. Dorokhov, V. Sivkov, V. Zhamoida, D. Ryabchuk, **O. Kocheshkova** // In: Seafloor Geomorphology as Benthic Habitat: GeoHab Atlas of seafloor geomorphic features and benthic habitats. Elsevier Insights series, 2011. pp. 613-621.
3. **Кочешкова, О.В.** Особенности питания двух массовых видов полихет Вислинского залива Балтийского моря / О.В. Кочешкова, Е.Е. Ежова, Е.К. Ланге // Морской экологический журнал. – 2012. – Т. XI. – №2. – С. 45–51.
4. **Кочешкова, О.В.** Влияние ветровых условий на распределение организмов зообентоса в осадках мелководной лагуны / О.В. Кочешкова, Ж.И. Стонт // Морской экологический журнал. – 2013. – Т. XII. – № 1. – С. 42-47.
5. Ezhova, E. Ecosystem effect of successful invader *Marenzelleria viridis* in the Vistula lagoon / E. Ezhova, **O. Peretertova** // The 16th Baltic Marine Biology Symposium. Abstract book, June 21-26, 1999, Klaipeda, Lithuania. – Klaipeda, 1999. – P. 52.

6. Ежова, Е.Е. Функциональная роль полихет *Marenzelleria viridis* и *Nereis diversicolor* в экосистеме мелководной лагуны (на примере Вислинского залива) / Е.Е. Ежова, **О.В. Перетертова** // Проблемы гидроэкологии на рубеже веков: Тез. Междунар. конф., Россия – СПб, 2000. – С. 225–226.
7. **Перетертова, О.В.** Соленостная резистентность половых клеток *Marenzelleria viridis* и *Nereis diversicolor* в Вислинском заливе Балтийского моря / О.В. Перетертова // Тез. докл. VIII Всероссийской гидробиологической конф., г. Калининград, 16-23 сентября 2001 г. – Т. 3. – Калининград, 2001. – С. 67.
8. **Перетертова, О.В.** Особенности размножения *Nereis diversicolor* (Nereidae) и *Marenzelleria viridis* (Spionidae) в Вислинском заливе Балтийского моря / О.В. Перетертова, Е.Е. Ежова // Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия. Тезисы докладов XII Международной конференции молодых ученых. – Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 2002. – С. 84.
9. **Peretertova, O.** Distribution peculiarities of invader-species – *Marenzelleria viridis* (Polychaeta, Spionidae) in sediments of the Vistula lagoon of the Baltic sea / O. Peretertova // Baltic sea science congress 2003 Helsinki, Finland, August 24-28. – Helsinki, 2003. – P. 67.
10. **Spirido, O.** On the polychaete fauna of the Vistula lagoon / O. Spirido // European lagoons and their watersheds: function and biodiversity. – Klaipeda, Lithuania, October 4-9. – 2005. – P. 85.
11. **Spirido, O.V.** Possible reasons of establishment of three polychaete species in the Vistula Lagoon, Baltic Sea / O.V. Spirido // Abstr. 7th Baltic Sea Science Congress, Rostock, Germany, 19-23rd March 2007. – Rostok, 2007. – P. 77.
12. **Перетертова, О.В.** Особенности распределения зообентоса в донных осадках Вислинского залива Балтийского моря / О.В. Перетертова, Е.Е. Ежова // Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований. Сб. тр. Всерос. конф. (Вологда, 24–28 ноября 2008 г.). – Вологда, 2008. – С. 205–208.
13. **Кочешкова, О.В.** К изучению мейобентоса Вислинского и Куршского заливов Балтийского моря / О.В. Кочешкова // X Съезд Гидробиологического общества при РАН. Тезисы докладов (г. Владивосток, 28 сентября – 2 октября 2009 г.). – Владивосток, 2009. – С. 213.
14. **Кочешкова, О.В.** Некоторые данные о питании полихеты *Marenzelleria neglecta* в Вислинском заливе Балтийского моря / О.В. Кочешкова, Е.К. Ланге, Е.Е. Ежова // Современные проблемы гидроэкологии: Тез. докл. 4-й Междунар. науч. конф., посвященной памяти профессора Г.Г. Винберга (Санкт-Петербург, 11-15 октября 2010г.) – СПб: Русская коллекция СПб, 2010. – С. 94.
15. **Kocheshkova, O.V.** Dynamics and stages of *Marenzelleria neglecta* invasion in the Vistula lagoon, Baltic sea – 25 years of naturalization / Kocheshkova, O.V., E.E. Ezhova // Abstr. IV International Symposium «Alien species in Holarctic» (Borok – 4), 22-20 September 2013 – Ist. Biol. Inland Waters RAS. – 2013. – P. 90.
16. Ezhova, E.E. Non-indigenous invertebrate fauna of South-Eastern Baltic: the inventory analysis of composition and formation in regard of peculiarities of aquatic system / E.E. Ezhova, **O.V. Kocheshkova**, J.J. Polunina // Abstr. IV International Symposium «Alien species in Holarctic» (Borok – 4), 22-20 September 2013 – Ist. Biol. Inland Waters RAS. – 2013. – P. 56.
17. **Kocheshkova, O.V.** *Marenzelleria arctica* (Polychaeta: Spionidae) in the South-Eastern Baltic Sea (Russian EEZ) / Kocheshkova O.V., Ezhova E.E. // Abstr. 11th Baltic Sea Science Congress “Living along gradients: past, present, future”, 12-16 June 2017 – Rostock, Germany. – 2017. – P. 85.
18. **Kocheshkova, O.V.** On alien polychaete species Russian South-Eastern Baltic and adjacent waters / Kocheshkova O.V., Ezhova E.E. // Fifth International Symposium, "Alien Species in the Holarctic: Borok V", 25-30 September 25-30, 2017 – Uglich, Yaroslavl Province, Russia. – 2017. – P. 52.