



УДК 574.587:591.524.11(261.243)

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ИНВАЗИЯ В ЗОНЕ КРИТИЧЕСКОЙ СОЛЕННОСТИ: ИНТРОДУКЦИЯ ПОЛИХЕТ *MARENZELLERIA ARCTIA* В ВОСТОЧНУЮ ЧАСТЬ ФИНСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

А.А. Максимов

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: alexeymaximov@mail.ru

РЕЗЮМЕ

На примере полихет *Marenzelleria arctia*, вселившихся в восточную часть Финского залива, анализируются особенности биологических инвазий в бедных видами эстуарных сообществах зоны критической солености. Интродукция *M. arctia* вызвала кардинальную перестройку всей экосистемы залива. Полихеты заняли господствующее положение в бентосе. Многократно увеличилась биомасса бентоса, вопреки ухудшению кислородных условий. Роль этих устойчивых к недостатку кислорода полихет особенно значительна в подверженных гипоксии районах, обычно заселенных монокультурой *M. arctia*. Появилась новая функциональная группа животных, активно осуществляющих биоирригацию грунта, положительным образом влияя на биогеохимические процессы в донных осадках. Вероятно, в ближайшем будущем радикальные перемены в бентосе скажутся на составе рыбного населения. Открытые районы Финского залива, характеризующиеся «критической» соленостью и низкой температурой придонных вод, до вселения *M. arctia* были мало затронуты инвазионными процессами. Специфическая среда предполагала и более жесткие условия отбора, ограничивая круг потенциальных вселенцев, однако, последствия инвазий в зоне критической солености, по-видимому, более значительны, чем в более богатых видами пресноводных и морских местообитаниях. «Ненасыщенные» видами эстуарные сообщества с большим количеством «пустых» экологических ниш представляют чужеродным видам хороший шанс для успешной акклиматизации. По-видимому, во многих случаях это можно рассматривать как положительное явление вследствие образования функционально более разнообразных и устойчивых сообществ.

Ключевые слова: биоирригация, биотурбация, вселенцы, донные сообщества, ксеноразнообразие, макрозообентос, чужеродные виды, эстуарии

BIOLOGICAL INVASION IN CRITICAL SALINITY ZONE: INTRODUCTION OF POLYCHAETES *MARENZELLERIA ARCTIA* TO THE EASTERN GULF OF FINLAND (BALTIC SEA)

A.A. Maximov

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia;
e-mail: alexeymaximov@mail.ru

ABSTRACT

The peculiarities of biological invasions in the species-poor estuarial communities of critical salinity zone were analyzed using polychaetes *Marenzelleria arctia* introduced into the eastern Gulf of Finland as an example. *M. arctia* introduction resulted in cardinal reconstruction of whole gulf ecosystem. Polychaetes took the dominant position in the benthos. The benthic biomass increased manifold despite of deterioration of oxygen conditions. Role of these low-oxygen tolerant polychaetes was especially significant in the hypoxic areas, inhabited usually by monoculture

of *M. arctia*. The new functional group of animals appeared, which actively bioirrigated bottom favorably influencing on the biogeochemical processes in the bottom sediments. Probably, in the near future radical changes of benthos will affect the structure of fish community. The open areas of the Gulf of Finland, which characterized by near-bottom waters with “critical” salinity and low temperature, were slightly impacted by invasion processes before *M. arctia* introduction. The specific environment means harsher selection conditions limiting circle of potential invaders. However, consequences of invasions in the critical salinity zone apparently are more important than in more species-rich freshwater and marine habitats. “Unsaturated” estuarine communities with large number of vacant ecological niches present good opportunity for alien species to establish successively. Evidently in many cases it can be considered as a positive phenomenon because of formation of more diverse functionally and resistant communities.

Key words: bioirrigation, bioturbation, invaders, bottom communities, xenodiversity, macrozoobenthos, alien species, estuaries

ВВЕДЕНИЕ

Биологические инвазии в настоящее время рассматриваются как одна из серьезных угроз природной среде. Среди экологов широко распространена точка зрения, что более разнообразные сообщества устойчивее к вторжению чужеродных видов (Stachowicz et al., 1999; Stachowicz, Byrnes, 2006). Как известно, в водной среде особенно бедны видами сообщества зоны критической солености (Remane, Schlipfer, 1971; Хлебович, 1972). Это считается одной из причин высокой уязвимости солоноватых вод к инвазиям. Действительно, большинство находок чужеродных видов приурочено к эстуариям (Ruiz et al., 1999; Nehring, 2006). В солоноватых морях Европы наибольшее число вселенцев отмечено в соленостном интервале, где наблюдается наименьшее видовое богатство природной фауны (Paavola et al., 2005). Это относится и к Балтийскому морю. Балтика занимает одно из первых мест в мире по объему вод критической солености и населена очень бедной фауной, сильно пострадавшей от инвазий (Leppäkoski, Olenin, 2000, 2001). Однако, если рассмотреть количество вселенцев в Балтийском море на уровне отдельных сообществ, то проблема связи разнообразия чужеродных видов с соленостью воды и/или разнообразием нативной биоты выглядит не столь однозначно. В частности, бедные видами эстуарии и бухты северной части моря пострадали от инвазий заметно меньше, чем заливы южной Балтики (Olenin, Leppäkoski, 1999; Leppäkoski, Olenin, 2001). Вершина Финского залива, представляющая собой эстуарий р. Невы, считается одним из «центров ксеноразнообразия» в Балтийском море (Leppäkoski, Olenin, 2000, 2001). Вселенцы составляют здесь около 5% от общего числа видов

и часто доминируют в сообществах (Orlova et al., 2006). Однако большинство вселенцев – выходцы из теплого Понто-Каспийского бассейна, и их распространение преимущественно ограничено хорошо прогреваемыми почти пресными поверхностными водами. Глубоководные местообитания с «критической» соленостью вплоть до недавнего времени практически не были затронуты инвазиями. В частности, в донных сообществах вторжение чужеродных видов началось в середине 1990-х гг. Наиболее значительные изменения произошли в 2009 г. в связи с интродукцией полихет *Marenzelleria arctia* (Chamberlin, 1920) (Максимов, 2010). В данной работе рассмотрено состояние макрозообентоса зоны критической солености в восточной части Финского залива в постинвазионный период.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Под восточной частью обычно понимают солоноватоводный район Финского залива между островами Котлин и Гогланд, отделенный от пресноводной Невской губы сооружениями защиты г. Санкт-Петербурга от наводнений. На этот небольшой участок Балтики (около 3% от общей площади моря) приходится почти 1/4 поступающих в море речных вод, основная масса которых вносится р. Невой. Со значительным притоком пресных вод связана сильная стратификация водной толщи в течение большей части года. Глубинные воды ниже летнего термоклина (обычно 20–25 м) характеризуются почти круглогодично низкой (менее 5 °С) температурой и «критической» соленостью (5–8‰). В некоторые годы наблюдается сильный дефицит кислорода (Максимов, 2006).

Сбор материала проводили в июле 2010 и 2011 гг. в ходе экспедиций Российского государственного гидрометеорологического университета (РГГМУ). Глубина на станциях отбора проб составляла от 20 до 71 м, придонная соленость варьировала в диапазоне 5.3–7.9‰, температура воды – от 1.4 до 4.7 °С. В период исследований отмечали гипоксические условия (содержание кислорода менее 2 мл/л) в придонных слоях воды. Особенно неблагоприятная ситуация сложилась в 2010 г., когда гипоксия была характерна для большей части акватории, а на ряде станций наблюдалось полное отсутствие растворенного кислорода (Еремина и др., 2011). В качестве орудий лова использовали дночерпатель Ван-Вина с площадью захвата 0.025 м². На каждой станции отбирали 2–3 пробы. Всего сделана 51 бентосная станция. Пробы промывали через капроновое сито с ячейей 0.4 мм и фиксировали 4% формалином. Дальнейшую обработку материала проводили в лаборатории по общепринятой методике. Используемые в статье гидрологические и гидрохимические данные заимствованы из базы данных РГГМУ.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Макрозообентос исследованных районов Финского залива очень беден в качественном отношении. Всего за период работ были обнаружены 18 видов донных животных, относящихся к следующим систематическим группам: олигохеты (10 видов), полихеты (1 вид), моллюски (2 вида), ракообразные (3 вида) и личинки комаров сем. Chironomidae (две личиночные формы). Количественное распределение бентоса было крайне неравномерно. На двух станциях, расположенных на глубинах около 70 м в западной части исследованного района, животные макрозообентоса отсутствовали, что связано с аноксическими условиями, которые наблюдали в придонных водах этого участка в 2010 г. На остальной акватории в оба года работ донные сообщества отличались высоким уровнем развития. Максимальная общая биомасса макрозообентоса достигала 100 г/м². Средняя биомасса в 2010 и 2011 гг. составляла соответственно 30 и 49 г/м². Практически повсеместно доминировали представители рода *Marenzelleria* (главным образом *Marenzelleria arctica*), местами являясь единственными обитателями дна (рис. 1). На отдельных станциях ведущее положение в

бентосе занимали крупные ракообразные *Saduria entomon* (Linnaeus, 1758) и двустворчатые моллюски *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758). В центре исследованной акватории находился локальный участок, где доминировали олигохеты вследствие массового развития тубифициды *Tubificoides pseudogaster* (Dahl, 1960). Доля остальных таксонов в биомассе бентоса была ничтожна (см. рис. 1). Роль полихет особенно значительна в гипоксических районах, где макробентос был представлен монокультурой *M. arctica* (рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Инвазия *M. arctica* в вершину Финского залива привела к коренным изменениям донных сообществ. Резко увеличилась биомасса макрозообентоса. Современный уровень количественного развития бентоса соответствует максимальным известным для восточной части Финского залива величинам численности и биомассы. Примерно такие же показатели отмечали в середине 1980-х гг. Впоследствии произошло сильное обеднение донных сообществ, вплоть до полного исчезновения животных макрозообентоса в глубоководных районах в годы возникновения гипоксии (Maximov, 2003). После инвазии донные сообщества сохраняли высокий уровень развития, вопреки существенному ухудшению кислородного режима в годы проведения исследований. В 2010 г. отсутствие животных зафиксировано только в условиях полной аноксии. Даже на станциях с крайне низкой концентрацией кислорода (около 1 мл/л) был встречен богатый в количественном отношении бентос. Это связано с высокой устойчивостью вселившихся полихет к гипоксии. Кроме того, из-за наличия планктонной личинки *M. arctica* способны быстрее, чем местные виды, колонизировать свободные участки дна, что ускорило процесс восстановительной сукцессии после заморозов. По-видимому, это можно рассматривать как положительный момент, поскольку образовавшиеся новые сообщества более устойчивы и жизнеспособны при сложившемся в настоящее время гидрохимическом режиме.

Вселение *M. arctica* привело к появлению в восточной части Финского залива новой функциональной группы донных животных. Виды рода *Marenzelleria* перекапывают грунт значительно глубже, чем коренные обитатели Балтийского моря (Karlson et al., 2005). Биоирригация (созда-

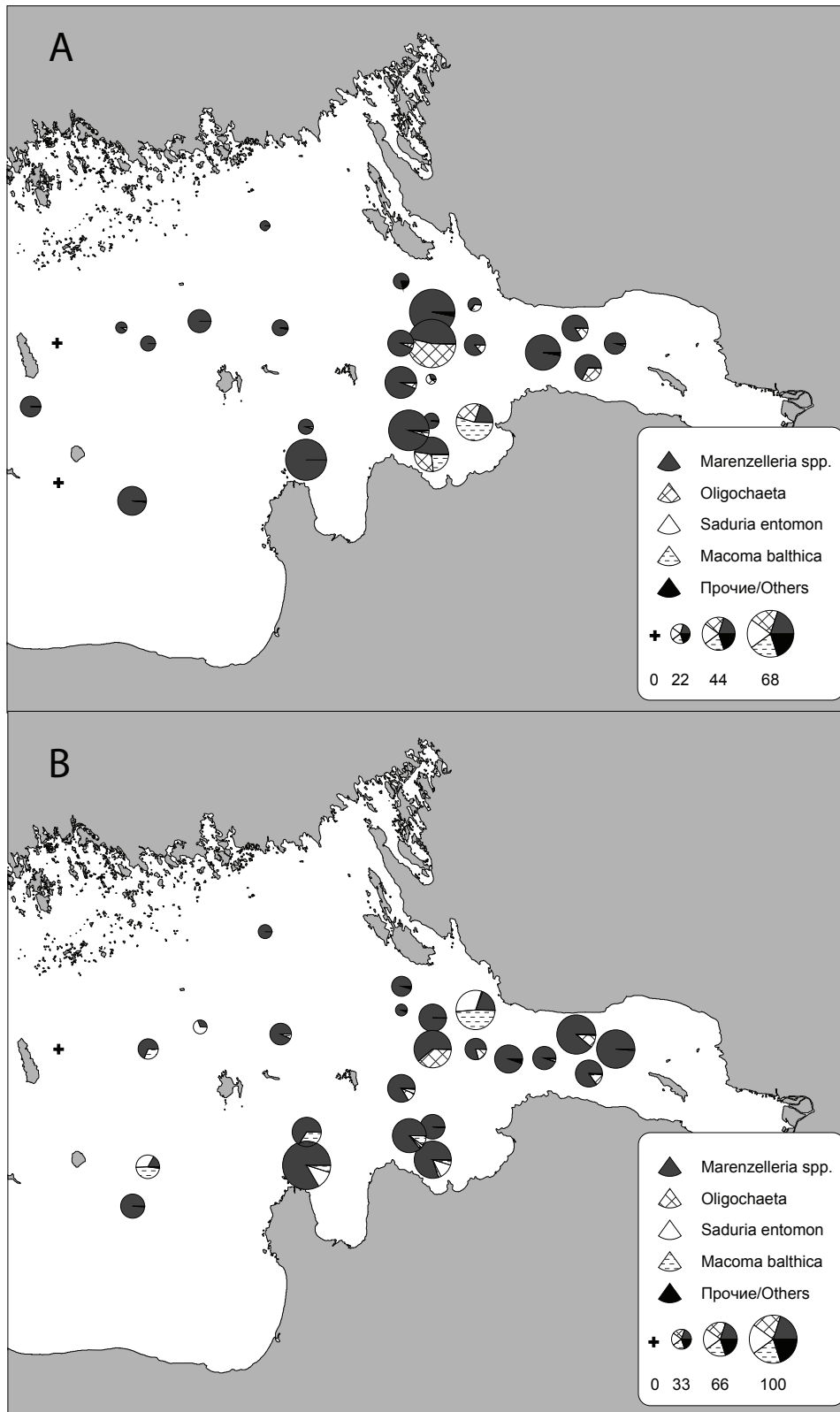


Рис. 1. Биомасса ($\text{г}/\text{м}^2$) животных макрозообентоса в восточной части Финского залива в 2010 (А) и 2011 (В) гг.

Fig. 1. Biomass ($\text{g WW}/\text{m}^2$) of main macrobenthic animals in the open areas of the eastern Gulf of Finland in 2010 (A) and 2011 (B).

ние разветвленной сети каналов в толще грунта) донных отложений червями способствует проникновению кислорода в толщу грунта и формированию мощного окисленного слоя, что ведет к увеличению захоронения фосфатов в донных осадках. Посчитано, что в районе г. Стокгольма, деятельность *Marenzelleria* sp. привела к удалению в два раза большего количества фосфора, чем городские очистные сооружения, с чем связывают уменьшение концентрации хлорофилла в этом районе (Norkko et al., 2011). По-видимому, аналогичными процессами объясняется снижение уровня трофности вод восточной части Финского залива, наблюдаемое после вселения полихет (Максимов и др. в печати).

Вследствие вселения *M. arctica* сформировалась богатая кормовая база в открытых районах залива. Считается, что глубокое зарывание в грунт *Marenzelleria* spp. ухудшает их доступность для питающихся бентосом балтийских рыб (Zmudzinski, 1996), однако известно, что полихеты – хороший пищевой объект для крупных рыб-бентофагов. В частности, *M. arctica* в эстуарии Енисея используется в пищу сибирским осетром (Гресе, 1957). Можно полагать, что в ближайшем будущем радикальные перемены в бентосе также скажутся на составе рыбного населения, что, в свою очередь, повлечет за собой соответствующие каскадные эффекты на других трофических уровнях.

Таким образом, инвазия *Marenzelleria arctica* привела к кардинальной перестройке как донных сообществ, так и всей экосистемы восточной части Финского залива. В ближайшем будущем вероятны новые, более глубокие преобразования вследствие изменения трофических взаимоотношений. Однако число находок успешно обосновавшихся чужеродных видов в зоне критической солености очень незначительно по сравнению с пресными и олигогалинными водами залива. В вершине Финского залива характер изменения числа вселенцев совпадает с распределением разнообразия нативной фауны: наибольшее количество как местных, так и вселившихся видов наблюдается в опресненных мелководных районах (Алимов, Голубков, 2008). Глубоководная зона залива также наиболее долго сохраняла свои природные фаунистические особенности. Только в середине 1990-х гг. здесь были обнаружены чужеродные кольчатые черви *Tubificoides pseudogaster* и *Marenzelleria neglecta* Sikorski &

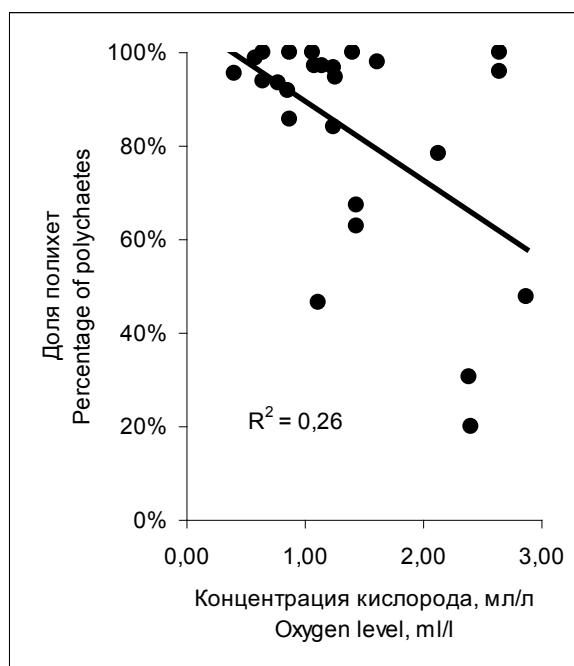


Рис. 2. Зависимость доли полихет (%) в биомассе макрозообентоса от концентрации кислорода (мл/л) в 2010 г.

Fig. 2. Relationship between oxygen level (ml/l) and contribution of polychaetes (%) to the biomass of macrozoobenthos in 2010.

Віск, 2004 (Максимов, Циценкина в печати). По-видимому, это характерно и для всей Балтики, где большинство удачных вселений отмечено в прибрежных водах и эстуариях (в особенности – в южной части моря); открытые воды вплоть до 1980-х гг. были практически лишены вселенцев (Leppäkoski, Olenin, 2001). В бентосе наиболее значительные изменения связаны с интродукцией полихет рода *Marenzelleria*. Первая волна инвазии в 1980-х и 1990-х гг., вызванная североамериканскими видами этого рода, особенно сильно затронула южные районы моря (Zettler et al., 2002). В северной Балтике массовое развитие полихет зафиксировано в середине 2000-х гг. и, как в восточной части Финского залива, связано с развитием арктического представителя рода – *M. arctica* (Blank et al., 2008).

По-видимому, мнение об отрицательной корреляции между ксеноразнообразием и разнообразием нативной биоты в отношении донной фауны Балтийского моря справедливо только отчасти. Оно основано на большем числе вселенцев в эстуариях южной Балтики, в то время как огромные по площади районы с критической соленостью на

северо-востоке этого водоема характеризуются очень бедной в качественном отношении фауной при небольшом числе чужеродных видов. Как известно, в Балтийском море количество видов убывает в северо-восточном направлении, что связано не только со снижением солености, но и с увеличением суровости климата (Ярвекюль, 1979). Неблагоприятное действие критической солености здесь усугубляется низкой температурой придонных вод. Такая специфическая среда предполагает и более жесткие условия отбора, ограничивая круг потенциальных вселенцев. В этом отношении можно провести параллель между фауной эстуариев северной Балтики и арктической морской биотой, которая до сих пор почти не затронута инвазионными процессами (Ruiz, Hewitt, 2009). Необходимо напомнить, что в биогеографическом отношении донная фауна северной Балтики очень схожа с арктическими эстуариями. В обоих случаях доминирующим компонентом бентоса являются так называемые *ледниковые реликты* (Зенкевич, 1963). Что касается большого количества вселенцев в эстуариях и бухтах умеренной зоны (в том числе южной Балтики), то, как известно, в немалой степени оно связано с многочисленными заносами чужеродных организмов с водным транспортом, поскольку большинство портов расположено в устьевых областях рек. Другая причина – разрушение эстуарных сообществ вследствие антропогенного воздействия (Ruiz et al., 1999; Leppäkoski, Olenin, 2001; Nehring, 2006). Наконец, несомненно отчасти, на количестве находок вселенцев в эстуариях сказались и хорошая в целом изученность их фауны, а также «заметность» новых форм на фоне бедного видового состава.

Однако каковы бы ни были причины и частота инвазий, их последствия для эстуарных сообществ, по-видимому, действительно куда более значительны, чем в пресноводных и нормальных морских условиях. Бедность фауны обуславливает уникально простую структуру донных сообществ, состоящих всего из немногих видов. С этим связана чувствительность таких сообществ к изменению видового состава, поскольку как появление новой формы, так исчезновение (или резкое сокращение численности) нативного вида в данном случае часто означает соответственно появление или исчезновение целой функциональной группы донных животных. Чужеродные виды

обычно рассматриваются как угроза для окружающей среды, однако в последние годы растет понимание, что в ряде случаев они могут выполнять важные функции в экосистемах (Schlaepfer et al., 2010). «Ненасыщенные» видами эстуарные сообщества с большим количеством «пустых» экологических ниш, вероятно, предоставляют хороший шанс для образования в результате инвазий более совершенных сообществ, где вселенцы осуществляют новые ранее отсутствовавшие функции. По-видимому, инвазия видов рода *Marenzelleria* в северную Балтику является примером такой «полезной» инвазии. Хотя последствия столь масштабных изменений, которые произошли в донных сообществах Балтийского моря трудно однозначно оценить словами «хорошо/плохо», существует ряд, безусловно, положительных моментов: формирование новых более жизнеспособных при сложившемся гидрохимическом режиме сообществ и повышение их функционального разнообразия (Максимов, 2010; Karlsson et al., 2011). На ряде акваторий после инвазии отмечено улучшение экологической обстановки вследствие снижения развития сине-зеленых водорослей и ослабления эвтрофирования (Karlsson et al., 2010; Norkko et al., 2011; Максимов и др., 2012).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит Т.Р. Еремину за предоставленную возможность участвовать в экспедициях РГГМУ, экипаж катамарана «Центаурус-II» за помощь в сборе материала, И.Г. Ципленкину и Г.Н. Бужинскую за помощь в определении олигохет и полихет. Финансирование работ осуществлялось за счет ФЦП «Мировой океан», программы Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», РФФИ (грант № 11-04-00591-а) и гранта Президента РФ по государственной поддержке ведущих научных школ НШ-4496.2012.4.

ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А.Ф. и Голубков С.М. (ред.). 2008. Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы. М.: Товарищество научных изданий КМК. 477 с.
- Презе В.Н. 1957. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование. *Известия ВНИОРХ*, 41: 3–233.
- Еремина Т.Р., Ланге Е.К., Ершова А.А., Исаев А.В. и Хамина О.В. 2011. Оценка состояния вод Финского залива по индикаторам ХЕЛКОМ на основе данных

- наблюдений // Сборник материалов XII Международного экологического форума «День Балтийского моря» (21–23 марта 2011 г., Санкт-Петербург). СПб ООО «Цветпринт»: 50–51.
- Зенкевич Л.А. 1963.** Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 739 с.
- Максимов А.А. 2006.** Причины возникновения придонной гипоксии в восточной части Финского залива Балтийского моря. *Океанология*, **46**(2): 204–210.
- Максимов А.А. 2010.** Крупномасштабная инвазия *Marenzelleria* spp. (Polychaeta; Spionidae) в восточной части Финского залива Балтийского моря. *Российский журнал биологических инвазий*, **4**: 19–31.
- Максимов А.А. и Циценкина И.Г. 2012.** Перестройка донных сообществ под влиянием чужеродных видов кольчатых червей. А.Ф. Алимов и С.М. Голубков (ред.). Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоемов. СПб. Наука (в печати).
- Максимов А.А., Еремина Т.Р., Ланге Е.К., Литвинчук Л.Ф. и Максимова О.Б. 2012.** Режимная перестройка экосистемы восточной части Финского залива в последние годы // Сборник материалов XIII Международного экологического форума «День Балтийского моря» (21–23 марта 2012 г., Санкт-Петербург). СПб. (в печати).
- Хлебович В.В. 1972.** Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 235 с.
- Ярвекюльг А.А. 1979.** Донная фауна восточной части Балтийского моря. Таллин: Валгус, 382 с.
- Blank M., Laine A.O., Jürss K. and Bastrop R. 2008.** 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*, **62**: 129–141.
- Karlson A.M.L., Näslund J., Rydén S.B. and Elmgren R. 2011.** Polychaete invader enhances resource utilization in a species-poor system. *Oecologia*, **166**: 1055–1065.
- Karlson K., Hulth S., Ringdahl K. and Rosenberg R. 2005.** Experimental recolonisation of Baltic Sea reduced sediments: survival of benthic macrofauna and effects on nutrient cycling. *Mar Ecol Prog Ser*, **294**: 35–49.
- Karlsson O.M., Jonsson P.O., Lindgren D., Malmaeus J.M. and Stehn A. 2010.** Indications of Recovery from Hypoxia in the Inner Stockholm Archipelago. *AMBIO*, **39**: 486–495.
- Leppäkoski E. and Olenin S. 2000.** Non-native species and rates of spread: lessons from the brackish Baltic Sea. *Biological Invasions* **2**: 151–163.
- Leppäkoski E. and Olenin S. 2001.** The Meltdown of Biogeographical Peculiarities of the Baltic Sea: The Interaction of Natural and Man-made Processes. *Ambio*, **30**(4–5): 202–209.
- Maximov A.A. 2003.** Changes of bottom macrofauna in the eastern Gulf of Finland in 1985–2002. *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol.*, **52**(4): 378–393.
- Nehring S. 2006.** Four arguments why so many alien species settle into estuaries, with special reference to the German river Elbe. *Helgol Mar Res*, **60**: 127–134.
- Norkko J., Reed D.C., Timmermann K., Norkko A., Gustafsson B.G., Bonsdorff E., Slomp C.P., Carstensen J. and Conley D.J. 2011.** A welcome can of worms? Hypoxia mitigation by an invasive species. *Global Change Biology*, **18**(2): 422–434.
- Olenin S. and Leppäkoski E. 1999.** Non-native animals in the Baltic Sea: alteration of benthic habitats in coastal inlets and lagoons. *Hydrobiologia*, **393**: 233–243.
- Orlova M.I., Telesh I.V., Berezina N.A., Antsulevich A.E., Maximov A.A. and Litvinchuk L.F. 2006.** Effects of nonindigenous species on diversity and community functioning in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea). *Helgol Mar Res*, **60**: 98–105.
- Paavola M., Olenin S. and Leppäkoski E. 2005.** Are invasive species most successful in habitats of low native species richness across European brackish water seas? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **64**: 738–750.
- Remane A. and Schliiper C. 1971.** Biology of brackish water. E. Schweizerbart' che Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 372 p.
- Ruiz G. and Hewitt C.L. 2009.** Latitudinal Patterns of Biological Invasions in Marine Ecosystems: A Polar Perspective. In: I. Krupnik, M.A. Lang and S.E. Miller (Eds.). Proceedings of the Smithsonian at the Poles contributions to International Polar Year Science. Smithsonian Institution Scholarly Press, Washington: 347–358.
- Ruiz G.M., Fofonoff P., Hines A.H. and Grosholz E.D. 1999.** Non-indigenous species as stressors in estuarine and marine communities: Assessing invasion impacts and interactions. *Limnol. Oceanogr.* **44**(3, part 2): 950–972.
- Schlaepfer M.A., Sax D.F. and Olden J.D. 2010.** The Potential Conservation Value of Non-Native Species. *Conservation Biology*, **25**(3): 428–437.
- Stachowicz J.J. and Byrnes J.E. 2006.** Species diversity, invasion success, and ecosystem functioning: disentangling the influence of resource competition, facilitation, and extrinsic factors. *Marine Ecology Progress Series*, **311**: 251–262.
- Stachowicz J.J., Whitlatch R.B. and Osman R.W. 1999.** Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. *Science*, **286**: 1577–1579.
- Zettler M.L., Daunys D., Kotta J. and Bick A. 2002.** History and success of invasion into the Baltic Sea: the polychaete *Marenzelleria* cf. *viridis*, development and strategies. In: E. Leppäkoski et al. (Eds.). Invasive aquatic species of Europe. Kluwer Academic Publishers, Netherlands: 66–75.
- Zmudzinski L. 1996.** The effect of the introduction of the american species *Marenzelleria viridis* (Polychaeta, Spionidae) on the benthic ecosystem of Vistula Lagoon. *Marine Ecology*, **17**(1–3): 221–226.