



УДК 591.1:593.8:574.5 (262.5)

В. Е. Заика, чл.корр. НАНУ, гл. н. с., **Ю. Н. Токарев**, д.б.н., зав. отд., **О. В. Машукова**, к.б.н., н.с.

Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

ВИДОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ ЧЕРНОМОРСКИХ ГРЕБНЕВИКОВ В РЕАКЦИЯХ НА ИЗМЕНЕНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ

Выявлены различия реакций черноморских гребневигов *Pleurobrachia pileus*, *Mnemiopsis leidyi*, *Beroe ovata* и *Bolinopsis vitrea* на изменение температуры. Показана их приуроченность к слоям с разной температурой и уточнены термальные зависимости вымета яиц, темпа развития и роста личинок животных. Из обитающих в настоящее время в Чёрном море гребневигов плевробрахия является холодолюбивым видом, тогда как мнемипсис наиболее теплолюбив. Определено влияние температурных условий на характеристики биолюминесценции гребневигов. Оптимум биолюминесцентной реакции *M. leidyi* зарегистрирован при $26 \pm 1^\circ\text{C}$, а *B. ovata* – при $22 \pm 1^\circ\text{C}$. Минимум светоизлучения для обоих видов гребневигов отмечен при $10 \pm 1^\circ\text{C}$.

Ключевые слова: вариабельность температуры, характеристики светоизлучения, ктенофоры, пелагиаль

За последние 30 лет фауна гребневигов Чёрного моря существенно обогатилась: в 1980-1990-е гг. к единственному виду-аборигену плевробрахии *Pleurobrachia pileus* (O.F. Muller, 1776) (в [21] он значится как *P. rhodopsis* Chun, 1880, но недавно показано, что по размерам вид соответствует *P. pileus* (O.F. Muller, 1776) [9]) добавились два вида из родов мнемипсис (*Mnemiopsis leidyi* A.Agassiz, 1865) и берое (*Beroe ovata* Mayer, 1912), а в 2007 г. у черноморских берегов Турции и Болгарии найден ещё и болинопсис (*Bolinopsis vitrea* (L. Agassiz, 1860)). Пока неясно, сумеет ли этот вид, обитающий в Средиземном море, натурализоваться в Чёрном, но его встречали и в 2010 г. [32]. Поскольку каждый из упомянутых родов Ctenophora представлен в Чёрном море единственным видом, при дальнейшем обсуждении будем использовать русскоязычные названия родов.

Гребневики-вселенцы не только пополнили список макропланктона Чёрного моря, но и значительно повлияли на структуру и динамику его экосистемы, что привлекло к ним большое внимание. Желетельные макропланктона вызвали интерес и в других акваториях, поскольку потепление климата и одновременное усиление антропогенной эвтрофикации привели в ряде случаев к существенному росту популяций не только гребневигов, но и медуз [33]. Это повлияло на состояние морских сообществ

и отразилось на деятельности человека: забивались рыболовные сети и водоводы, создавались помехи морскому купанию, а в Чёрном море одновременно с первой вспышкой массового развития мнемипсиса резко упал промысел хамсы. Поэтому при попытках прогнозировать биологические последствия возможного дальнейшего потепления обращают внимание, кроме прочего, на ожидаемый отклик популяций желетельных. Но для этого важно оценить отклик на изменения температуры среды каждого рассматриваемого вида.

Всего насчитывают около 150 видов гребневигов [21, 33], обитающих в широкой зоне температур. Её пределы можно оценить по таким фактам: *M. leidyi* не может зимовать в Азовском море, где температура воды снижается ниже 4°C , тогда как тропические виды не выдерживают повышения температуры выше $34 - 35^\circ\text{C}$ [33]. Однако имеется информация, что мнемипсис проник и в Балтийское море, но, в отличие от Азовского моря, зимует при высокой численности даже в северной части Балтики, где температура снижается до $2 - 0^\circ\text{C}$ [33].

С 1980-х гг. в Чёрном море проводится интенсивное исследование гребневигов-вселенцев: выясняются особенности их распределения по районам, в связи с глубиной, температурой и солёностью; изучаются особенности питания, дыхания и размножения. Было выяснено влияние температуры

среды на вертикальное распределение популяции в пелагиали [7, 8, 10, 12, 13, 31], активность размножения [11], интенсивность метаболизма [1, 2], особенности свечения в экспериментальных условиях [19, 23]. Подобные сведения получены и для берое [16, 23, 25].

Известные к настоящему времени данные позволяют сопоставить температурные предпочтения трёх видов гребневиков, заведомо натурализовавшихся в Чёрном море. Что касается только что вселившегося болинописиса, то пока есть только упоминание о его тепловодности [32]. В данной работе использованы все имеющиеся полевые и экспериментальные сведения, в частности, новейшие данные по среде обитания, особенностям морфологии и экологии вида. Так, показано, что *B. vitrea* морфологически очень схож с *M. leidy*, однако имеется ряд особенностей, которые характерны для болинописиса, и позволяют различать между собой упомянутые виды. Авторы [32] полагают, что *B. vitrea*, вероятнее всего, проник в Чёрное море из Эгейского с течением или балластными водами. *B. vitrea* широко распространён в субтропических водах [29], встречается также в восточном и западном средиземноморье, в том числе Эгейском и Адриатическом морях [26, 35, 36]. Кроме того, собранные образцы, обнаруженные на глубине 0 – 50 м, в основном обитали в приповерхностном слое и на мелководье. Исходя из вышесказанного, можно предположить, что *B. vitrea* является эвритермным, но, вместе с тем, теплолюбивым видом. Толерантность к температуре черноморских популяций гребневиков сопоставляется с доступными сведениями из других частей современного ареала.

Глубины обитания гребневиков в Чёрном море как отражение предпочитаемых температур. Наиболее чётко приуроченность животных к слоям с разной температурой прослеживается летом при резко выраженной вертикальной стратификации вод [20]. Напомним, что «летняя термическая структура характеризуется максимальным прогревом (25°C) верхнего 10 – 15-метрового слоя с резким понижением температуры (до 7.5°C) в слое ХПС (сезонный термоклин) и последующим медленным её ростом с глубиной ...» [20].

Плевробрахия. Использование 150-литрового батометра, в сочетании с другими методами учёта зоопланктона, позволило наиболее

детально охарактеризовать вертикальное распределение плевробрахии [4]. Мелкие особи образуют пик в верхней части термоклина, а более крупные – в нижней части оксиклина, при содержании кислорода чуть выше 1 мл·л⁻¹. Таким образом, взрослые особи плевробрахии предпочитают не только низкую температуру, но и гипоксические условия. Более поздние исследования подтвердили, что плевробрахия образует скопления в холодных водах (в слое термоклина и под ним) [2, 14, 30, 31]. Таким образом, данные о вертикальном распределении *P. pileus* в Чёрном море свидетельствуют о холодолюбивости данного вида.

Мнемиопсис. Первая вспышка развития мнемиопсиса наблюдалась в 1988 г. [12]. Была показана приуроченность данного вида к хорошо прогретому поверхностному слою, в пределах которого совершаются суточные вертикальные миграции [10, 13]. В открытом море в июле 56 – 82 % от общей численности находится в слое 0 – 5 м круглые сутки, тогда как ниже термоклина в разные часы встречено 6 – 20 % численности популяции [13]. В другом случае (для августа в северо-западной части моря) приведены данные, которые показывают, что 70.3 % биомассы мнемиопсиса расположено выше термоклина, остальная часть популяции (28.5 %) находилась в слое термоклина и ниже (1.2%). Заметим, что в работе [2] допущены ошибки в расчётах процентов, поэтому приведены иные цифры, полученные после пересчёта.

Следовательно, при летней стратификации мнемиопсис проявляет себя как типичный тепловодный вид [7]. К зиме поверхностная температура понижается и наступает гомотермия. В водах северо-западного шельфа температура даже растёт с увеличением глубины. В таких условиях мнемиопсис выбирает для зимовки глубины с максимально высокой температурой, обычно около 8°C [7].

Берое впервые был отмечен в 1997 г. у берегов Кавказа, Одессы и у болгарского побережья [16], а в 1999 г. стал обычным у берегов

Крыма [25]. В летнее время берое встречается преимущественно в поверхностном слое (0 – 5 м) прибрежной зоны [16, 25], в прогретой воде. В октябре при ещё высоких температурах (14.4 – 21°C) биомасса берое в водах над шельфом и континентальным склоном почти в 4 раза выше, чем в глубинных районах [3]. Ежемесячные наблюдения показали, что у Севастополя берое появляется в середине августа [5].

Таким образом, при летней температурной стратификации пространственное распределение гребневиков показывает, что плевробрахия обитает в холодных водах, тогда как мнемипсис и берое предпочитают прогретые прибрежные воды. При зимнем охлаждении поверхностного слоя распределение сравнимых видов уже не позволяет различить температурные предпочтения гребневиков. Так, в декабре при температуре 9°C в Феодосийском заливе в слое 10 – 35 м встречались одновременно берое и плевробрахия [6].

Влияние температуры на размножение гребневиков. Распределение гребневиков по размерам в уловах, данные по сезонной динамике численности и размерного состава позволяют в общих чертах определить, при каких температурах происходит размножение вида. Содержание гребневиков в экспериментальных условиях при разных температурах даёт возможность уточнить термальные зависимости вымета яиц, темпа развития и роста личинок.

Указывается [9, 15], что плевробрахия размером 3 – 8 мм наиболее многочисленна с сентября по декабрь: в это время особи размером 10 – 12 мм встречаются лишь единично. По этим данным трудно определить сезон размножения вида.

У мнемипсиса массовое размножение было зарегистрировано сначала при температуре поверхностной воды 23°C [11]. Позже уточнили, что размножение может происходить и в 19°C [8], и даже в 16°C [25]. Но в каждой части моря массовый вымет яиц наблюдается один раз в году при температуре выше 20°C, о чём свидетельствует единственный

резко выраженный локальный максимум численности популяции. В экспериментальных условиях чёткая связь количества вымётываемых мнемипсисом яиц была выявлена у берегов США в заливе Нарагансет [27].

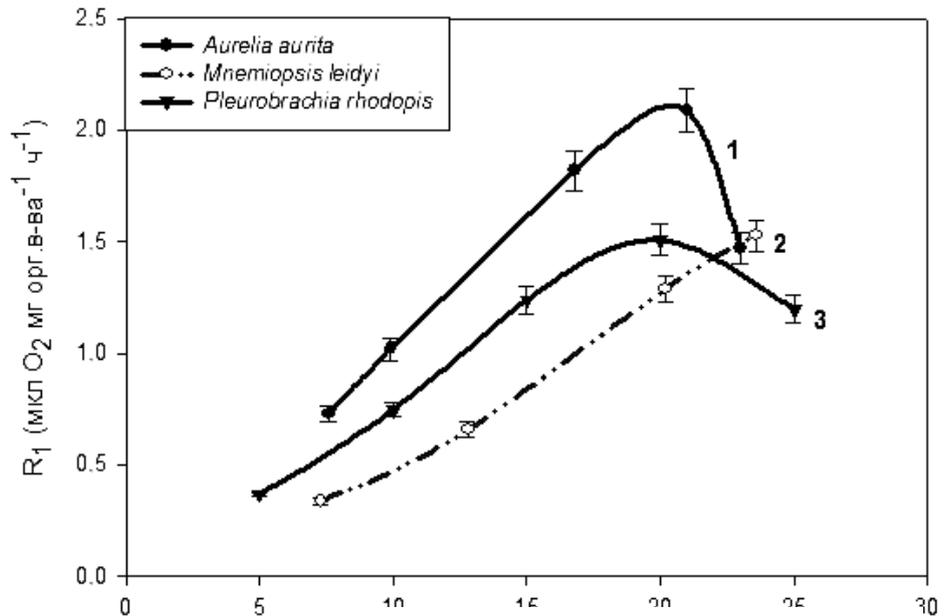
Было показано, что одиночные яйца появляются даже при 4 – 6°C, а при 10 – 12°C вымет составляет до 400 – 600 яиц в сутки, но массовый вымет (более 1000 яиц в сутки) наблюдается при температуре не менее 18°C. Судя по расположению сезонных пиков численности берое [5] она растёт в сентябре, когда температура поверхностного слоя уже снижается до 20°C. Возможно, решающее значение имеют условия питания, поскольку основной пищей берое является мнемипсис. Пик размножения имеет максимум в октябре, после пика размножения мнемипсиса [25].

Связь интенсивности дыхания гребневиков с температурой. В Чёрном море подобные исследования начаты давно на плевробрахии [15]. Поскольку в зоне обитания данного вида температура составляет около 8°C, не удивляет замечание автора, что при температуре выше 18 – 20°C «гребневики чувствовали себя подавленно» и через несколько часов погибали, а при температуре 26°C смерть наступала почти сразу. Указывается, что только при температуре, не превышающей 14°C, плевробрахии оставались живыми в течение 2 – 3 дней. Приведённые сведения свидетельствуют, что температура выше 14°C близка к предельно допустимой для вида. Тем не менее, основные исследования интенсивности дыхания автор выполнил при 17 – 20°C [15]. Полученные в таких условиях данные не вызывают доверия, поэтому укажем только, что интенсивность дыхания резко падала при 21 – 22°C.

Упомянем об интересных экспериментальных данных об особенностях поведения плевробрахии при разных температурах и скорости биения гребней (ктен), полученных на материале из Гельгоlanda [28]. В этих опытах реакции гребневиков испытывали при температурах не выше 16°C, причём на предварительно

акклиматизированных животных. На мнемипсисе данные по зависимости потребления кислорода от температуры были получены в специальных экспериментах на Чёрном море [2]. Интенсивность дыхания измеряли при таких значениях температуры воды: 7.3, 12.8, 20.2 и 23.6 °С. На графиках видно (рис. 1), что даже при температуре

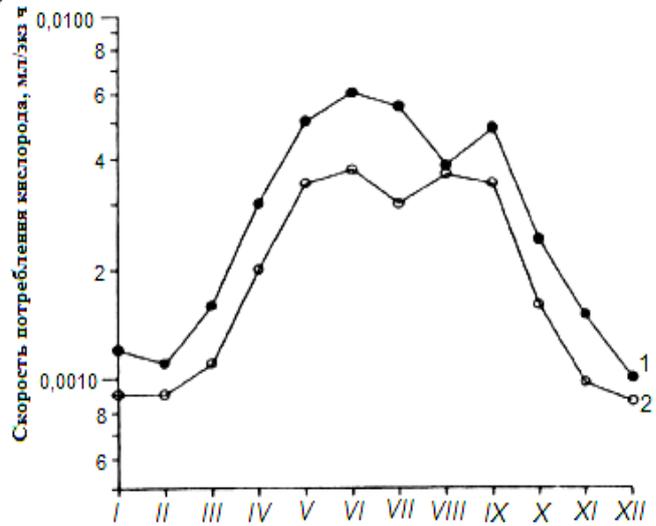
Рис. 1 Влияние температуры на потребление O_2 (R_1 , мкл O_2 мг орг в-ва $^{-1}$ ч $^{-1}$) ($R_1 = R / W^{0.84}$) тремя видами железе-ных Чёрного моря (из [2])
Fig. 1 Influence of temperature on the O_2 consumption (R_1 , mcL O_2 mg of organic matter $^{-1}$ h $^{-1}$) ($R_1 = R / W^{0.84}$) by three species of jellyfish of the Black Sea [2]



На этом основании мнемипсис назван наиболее теплолюбивым, по сравнению с плевробрахией и аурелией [2].

Вскоре после этого были опубликованы дополнительные наблюдения о том, что в августе при температуре 24.5°C резко снижается активность мнемипсиса. Приведены также графики сезонного изменения скорости потребления кислорода мнемипсисом для только что отловленных, а также для голодавших животных [1]. На кривой для свежельовленных особей видно, что с увеличением температуры в летнее время скорость потребления кислорода плавно растёт, а к зиме снижается (рис. 2). В августе кривая показывает небольшой прогиб, и это снижение дыхания уместно связать с максимальными температурами, когда отмечено снижение активности. Вторая кривая для выдержанных трое суток без пищи животных тоже имела прогиб, но в июле. Это создаёт неопределённость в объяснении причин снижения скорости дыхания, впрочем, воздействие

23.6°C потребление кислорода продолжало плавно расти, тогда как у плевробрахии и медузы аурелии (*Aurelia aurita*), при достижении температуры более 20°C, соответствующие кривые показывали явное снижение.



высокой температуры остаётся наиболее вероятным.

Рис. 2 Зависимость скорости дыхания гребневиков от температуры и биомассы кормового зоопланктона: 1 – свежельовленные; 2 – голодавшие [1]
Fig. 2 Dependence of ctenophores respiration velocity on a temperature and biomass of feed zooplankton: 1 – freshly-caught; 2 – starving [1]

Потребление кислорода гребневиком берое не было исследовано при разных температурах. Имеются, однако, данные, полученные при температуре 21°C [24], тогда как другие авторы и в ином районе побережья исследовали дыхание берое при 24.6 – 26.1°C [34]. Выше упоминалось, что при температуре 24°C плевробрахия погибает почти мгновенно, но по берое получены величины потребления кислорода, сравнимые с другими данными. Впрочем, учитывая методические расхождения, (различия в размерах животных, районе исследований и т.д.), возможное влияние соответствующих температурных различий на скорость дыхания берое оставим без анализа.

Экспериментальное исследование биолюминесценции гребневиков. Измерение реакций свечения животных, обладающих способностью биолюминесценции, после создания лабораторного приборного комплекса «Свет» [22], стало стандартизованным и надёжным биофизическим методом. Используя механическую и химическую стимуляцию, изучили основные характеристики биолюминесценции (амплитуда, энергия, а также длительность светоизлучения). Была показана видоспецифичность особенностей светоизлучения мнемипсиса и берое, а также возможность использо-

вания биолюминесценции для уточнения экологических особенностей видов [23].

Так, на мнемипсисе удалось показать, что основные характеристики свечения явно угнетены весной, усиливаются летом, а осенью снова снижаются [17]. Кроме того, удалось выявить циркадную ритмику биолюминесценции. Она проявляется при содержании гребневиков как на свету, так и в темноте: первый (большой) пик интенсивности светоизлучения наблюдается в 01 ч, второй – в 13 ч; минимальные значения отмечаются между 7 и 10 ч. Эти данные неплохо увязываются с результатами наблюдений за периодичностью вертикальных миграций и ритмами пищевой активности.

Как мнемипсис, так и берое показали значительную зависимость интенсивности свечения от изменений температуры. Для иллюстрации различий в воздействии температуры на биолюминесценцию мнемипсиса и берое используем результаты измерений, полученные при механической и химической стимуляции свечения. У мнемипсиса минимальное свечение наблюдается в марте (рис. 3, 4), интенсивность свечения при этом составляет $9.93 \pm 0.49 \cdot 10^8$ и $9.21 \pm 0.46 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² при химической и механической стимуляции соответственно.

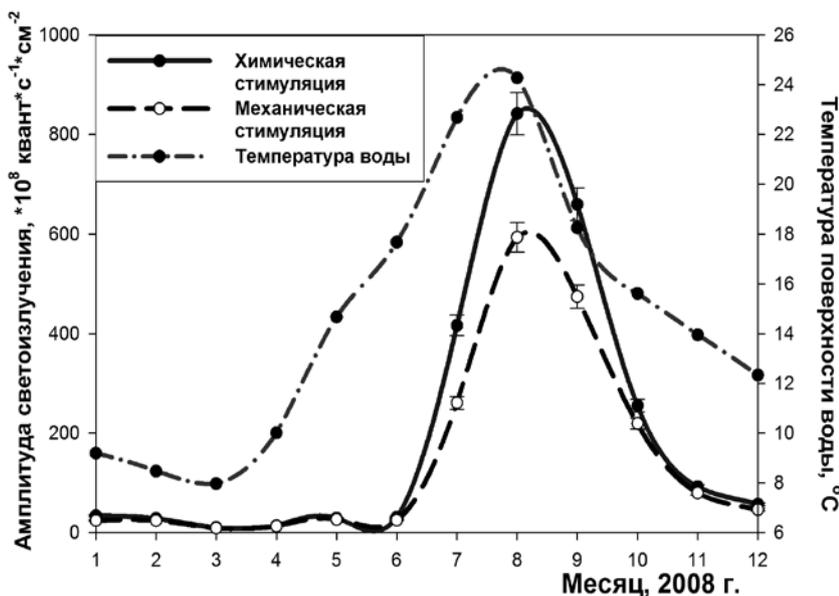


Рис. 3 Сезонная динамика амплитуды светоизлучения *M. leidy*
Fig. 3 Seasonal dynamics of *M. leidy* light-emission amplitude

В весенний период угнетение биолюминесценции гребневика сказывается и на длительности сигналов: наблюдаются один – два слабых импульса с небольшой (около 1.5 с) продолжительностью (рис. 4). В летний период, наоборот, отмечается резкое усиление биолюминесцентной активности *M. leidy*.

На приведённом графике сезонной динамики амплитуды светоизлучения (рис. 3) видно, что данный показатель имеет один пик, приходящийся на август и, в целом, соответствующий ходу температурной кривой.

Рис. 4 Сезонная динамика длительности светоизлучения *M. leidy*
 Fig. 4 Seasonal dynamics of *M. leidy* light-emission duration



Так, максимальные показатели амплитуды сигналов в данный период при 26°C достигают $841.97 \pm 42.09 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻². При этом интенсивность светоизлучения гребневику при химической стимуляции в 2 – 2.5 раза выше ($p < 0.05$), чем при механической. Сезонные изменения сказываются и на характере сигналов, которые в летний период представляют собой ряд последовательных вспышек одной интенсивности, формирующие плато на уровне 2/3 интенсивности, длительность светоизлучения максимальна и достигает 3.46 с [17].

Этот пик можно сопоставить с кривой сезонных изменений скорости потребления кислорода мнемипсисом (рис. 2). Обратим внимание на то, что в августе, при самой высокой температуре, происходит некоторое снижение скорости дыхания. В то же время кривая биолюминесценции сохраняет плавный ход с одним максимумом (как при механическом, так и при химическом стимулировании). У берега тоже после весеннего минимума с амплитудой свечения в мае $35.96 \pm 1.79 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² наблюдается усиление свечения к лету (рис. 5)

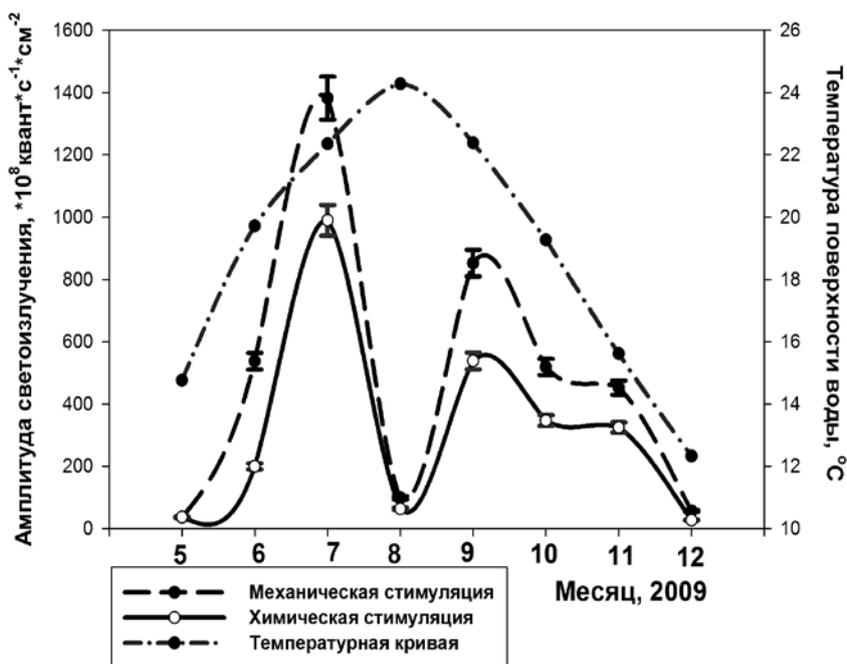


Рис. 5 Сезонная динамика амплитуды светоизлучения *B. ovata*
 Fig. 5 Seasonal dynamics of *B. ovata* light-emission amplitude

В отличие от мнемипсиса, берег показывает два пика амплитуды светоизлучения, из которых основной наблюдается в июле, при повышении температуры до 20°C, и составляет $1382.25 \pm 69.11 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻². В это время повышается и численность берега. После основного пика идёт резкий спад амплитуды светоизлучения, почти до весенних значений.

Этот спад при амплитуде биолюминесценции до $98.75 \pm 4.93 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² приходится на август, когда температура достигает максимума. В сентябре наблюдается второй пик амплитуды светоизлучения – $852.56 \pm 42.62 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻². Затем регистрируется постепенное снижение интенсивности свечения к декабрю, по сравнению с осенним пиком, почти в 15 раз, составляя $56.7 \pm 2.83 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² при механической стимуляции и

Описанный характер сезонной динамики амплитуды светоизлучения берое наиболее логично интерпретировать как подавление свечения слишком высокой для данного вида гребневиков летней температурой.

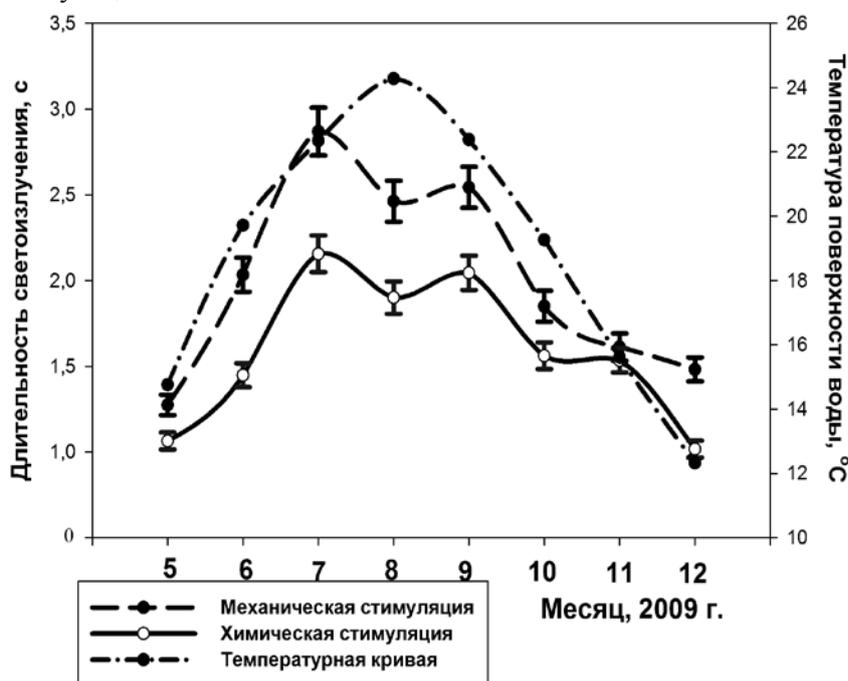
Рис. 6 Сезонная динамика длительности светоизлучения *B. ovata*
Fig. 6 Seasonal dynamics of *B. ovata* light-emission duration

После достижения температуры 20°C её дальнейшее увеличение вызывает все большее снижение свечения, и это продолжается, пока температура снова не возвращается к отметке 20°C (рис. 5, 6).

Выводы. 1. Совокупность приведённых материалов позволила детально оценить особенности реакции обитающих в Чёрном море гребневиков на вертикальное распределение температуры и её сезонные изменения в прогреваемом слое. **2.** Данные по экспериментальному измерению характеристик биолюминесценции оказались наиболее воспроизводимыми и надёжными, что делает используемый приборный комплекс хорошим средством уточнения экологии светящихся организмов. **3.** У гребневика мнемипсиса амплитуда светоизлу-

$27.01 \pm 1.35 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² – химической.

Длительность сигналов *B. ovata* в различные сезоны (рис. 6) при обоих методах стимуляции также существенно изменяется, при этом наиболее короткие сигналы наблюдаются у ктенофор в мае (1.06 – 1.27 с) и декабре (0.9 – 1.36 с), более продолжительные – в июле – августе (2.54 – 2.86 с) ($p < 0.05$).



чения увеличивается с ростом температуры, тогда как у берое она резко снижается при температуре выше 20°C. **4.** Из обитающих в настоящее время в Чёрном море гребневиков плевробрахия является холодолюбивым видом, а два другие – теплолюбивые, причем мнемипсис более теплолюбив.

Благодарности. Авторы выражают благодарность к.б.н. Г. А. Финенко, Г. И. Аболмасовой и Б. Е. Аннинскому за ценные советы и замечания при подготовке рукописи.

1. Аболмасова Г. И. Скорость энергетического обмена у *Mnemiopsis leidyi* (Agassis) в зависимости от температурных и пищевых условий // Гидробиол. журн. – 2001. – 37, 2. – С. 90 – 96.
2. Аннинский Б. Е., Аболмасова Г. И. Температура как фактор интенсивности метаболизма и массового развития гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Черном море // Океанология. – 2000. – 40, 5. –

- С. 63 – 69.
3. Аннинский Б. Е., Тимофеев Ф. Распределение зоопланктона в западном секторе Черного моря в октябре 2005 г. // Морск. экол. журн. – 2009. – 8, 1. – С. 17 – 31.
 4. Виноградов М. Е., Флинт М. В., Николаева Г. Г. Вертикальное распределение мезопланктона в открытых районах Черного моря в весенний сезон // Современное состояние экосистемы Черного моря. – М. : Наука, 1987. – С. 144–162.
 5. Губарева Е. С., Светличный Л. С., Романова З. А. и др. Состояние зоопланктонного сообщества Севастопольской бухты после вселения гребневика *Beroe ovata* в Черное море (1999 – 2003 гг.) // Морск. экол. журн. – 2004. – 3, 1. – С. 39 – 46.
 6. Загородняя Ю. А., Морякова В. К. Зоопланктон Феодосийского залива в декабре 2006 г. // Экология моря. – 2008. – Вып. 75. – С. 58 – 65.
 7. Заика В. Е. Где и как зимует черноморская популяция гребневика *Mnemiopsis leidyi*? // Морск. экол. журн. – 2005. – 4, 1. – С. 51 – 54.
 8. Заика В. Е. О связи размерной структуры *Mnemiopsis leidyi* в Черном море с динамикой его роста и размножения // Морск. экол. журн. – 2005. – 4, 3. – С. 59 – 64.
 9. Заика В. Е. Размеры гребневика плевробрахии в Черном море соответствуют виду *Pleurobrachia pileus* (O.F. Muller, 1776) // Морск. экол. журн. – 2012. – 11, 3. – С. 53 – 55.
 10. Заика В. Е., Иванова Н. И. Гребневик *Mnemiopsis mccradyi* в осеннем гипонейстоне Черного моря // Экология моря. – 1992. – Вып. 42. – С. 6 – 10.
 11. Заика В. Е., Ревков Н. К. Анатомия гонад и режим размножения гребневика *Mnemiopsis* sp. в Черном море // Зоол. журн. – 1994. – 73, 3. – С. 5 – 9.
 12. Заика В. Е., Сергеева Н. Г. Морфология и развитие гребневика-вселенца *Mnemiopsis mccradyi* (Stenophora, Lobata) в условиях Черного моря // Зоол. журн. – 1990. – 69, 2. – С. 5 – 11.
 13. Заика В. Е., Сергеева Н. Г. Суточные изменения структуры популяции вертикального распределения гребневика *Mnemiopsis mccradyi* Mayer (Stenophora) в Черном море // Гидробиол. журн. – 1991. – 27, 2. – С. 15 – 19.
 14. Ковалев А. В., Мельников В. В., Островская Н. А. и др. Макропланктон // Планктон Черного моря. – Киев : Наук. думка, 1993. – С. 183 – 193.
 15. Лазарева Л. П. О поглощении кислорода гребневиками *Pleurobrachia pileus* O. F. Müller разных размеров в зависимости от температуры и солености окружающей среды // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1961. – Вып. 17. – С. 86 – 97.
 16. Луннова Н. Е. *Beroe ovata* Mayer, 1912 (Stenophora, Athentaculata, Beroidea) в прибрежных водах северо-восточной части Черного моря // Экология моря. – 2002. – Вып. 59. – С. 23 – 25.
 17. Машукова О. В. Сезонная вариабельность характеристик биолюминесценции черноморского гребневика *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz // Pontus Euxinus – 2009: Мат. VI Междунар. науч.–практ. конф. – Севастополь, 2009. – С. 82 – 83.
 18. Машукова О. В. Сезонная вариабельность биолюминесценции черноморского гребневика-вселенца *Beroe ovata* Mayer 1912 (Stenophora: Beroidea) // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Биол. – 2010. – № 3 (44). – С. 156 – 159.
 19. Машукова О. В., Ханайченко А. Н., Токарев Ю. Н. и др. Влияние питания на биолюминесцентные характеристики гребневика *Mnemiopsis leidyi* (Stenophora: Lobata) // Экология моря. – 2008. – Вып. 75. – С. 42 – 47.
 20. Овчинников И. М., Титов В. Б., Кривошея О. И. и др. Гидрологическая структура и динамика вод // Техногенное загрязнение и процессы естественного самоочищения Прикавказской зоны Черного моря. – М. : Недра, 1996. – С. 133 – 202.
 21. *Определитель фауны Черного и Азовского морей*. – К. : Наук. думка, 1968. – 1. – 437 с.
 22. Токарев Ю. Н. Основы биофизической экологии гидробионтов. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. – 342 с.
 23. Токарев Ю. Н., Машукова О. В., Василенко В. И. Биолюминесценция черноморских гребневиков-вселенцев *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata* при механической и химической стимуляции // Экология моря. – 2008. – Вып. 76. – С. 61 – 66.
 24. Финенко Г. А., Романова З. А. Аболмасова Г. И. Новый вселенец в Черное море – гребневик *Beroe ovata* Brunguierie // Экология моря. – 2000. – Вып. 50. – С. 21 – 25.
 25. Финенко Г. А., Романова З. А. Аболмасова Г. И. и др. Гребневика-вселенцы и их роль в трофодинамике планктонного сообщества в прибрежных районах крымского побережья Черного моря (Севастопольская бухта) // Океанология. – 2006. – 46, 4. – С. 507 – 517.
 26. Artüz M. I. Stenophora invasion in the Marmara Sea // J. Sci. Techn. – 1991. – 9, 571. – P. 9 – 11.
 27. Chang Hao-Hsien A natural history of the stenophore *Mnemiopsis leidyi* in Narragansett Bay. – Diss. Degr. Doct. Phil. – Univ. Rhode Island. – 2007. – 140 p.
 28. Esser M., Greve W. M. Boersma M. Effects of temperature and the presence of benthic predators on the vertical distribution of the ctenophore *Pleurobrachia pileus* // Mar. Biol. – 2004. – 145. – P. 595 – 601.
 29. Harbison G. R., Madin L. P., Swanberg N. R. On the natural history and distribution of oceanic

- ctenophores // Deep-Sea Res. – 1978. – **25**. – P. 233 – 256. doi:10.1016/0146-6291(78)90590-8.
30. Mutlu E., Bingel F. Distribution and abundance of ctenophores, and their zooplankton food in the Black Sea. I. *Pleurobrachia pileus* // Mar. Biol. – 1999. – **135**, 4. – P. 589 – 601.
31. Mutlu E., Bingel F., Gucu A. C. et al. Distribution of the new invader *Mnemiopsis sp.* and the resident *Aurelia aurita* and *Pleurobrachia pileus* populations in the Black Sea in the years 1991- 1993 // ICES J. mar. sci. – 1994. – **51**. – P. 407 – 421.
32. Öztürk B., Mihneva V., Shiganova T. First records of *Bolinopsis vitrea* (L. Agassiz, 1860) (Ctenophora: Lobata) in the Black Sea // Aquatic Invasions. – 2011. – **6**, 3. – P. 355 – 360. doi: 10.3391/ai.2011.6.3.12
33. Purcell J. E. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review // J. Mar. Biol. Ass. U.K. – 2005. – **85**. – P. 461 – 476
34. Shiganova T. A., Bulgakova Y. V., Volovik S. P. et al. The new invader *Beroe ovata* Mayer 1912 and its effect on the ecosystem in the northeastern Black Sea // Hydrobiologia. – 2001. – **451**. – P. 187 – 197.
35. Shiganova T. A., Christou E. D., Bulgakova J. V. et al. Study on the distribution and biology of the invader *M. leidy* in the northern Aegean Sea, comparison with indigenous species *Bolinopsis vitrea* : Dumont HT, Shiganova TA, Niermann U (eds). The Ctenophore *Mnemiopsis leidy* in the Black, Caspian and Mediterranean Seas and Other Aquatic Invasions // NATO ASI Series 2 Environment: Kluwer Academic Publishers. – 2004. – P. 113–135. doi:10.1007/1-4020-2152-6_4
36. Shiganova T. A., Malej A. Native and non-native ctenophores in the Gulf of Trieste, Northern Adriatic Sea // J. Plankton Res. – 2009. – **31**. – P. 61 – 71, doi:10.1093/plankt/fbn102.

Поступила 18 февраля 2013 г.
После доработки 11 ноября 2013 г.

Видові відмінності реброплавів Чорного моря в реакціях на зміну температури. В. С. Заїка, Ю. М. Токарев, О. В. Машукова. Виявлені відмінності реакцій чорноморських реброплавів *Pleurobrachia pileus*, *Mnemiopsis leidy*, *Beroe ovata* і *Bolinopsis vitrea* на зміну температури. Показана їх віднесення до шарів з різною температурою і уточнені термальні залежності вимету яєць, темпу розвитку і зростання личинок тварин. З тих, що мешкають в даний час у Чорному морі реброплавів плевробрахія є холодолюбливим видом, тоді як мнеміопсис найбільш теплолюбливий. Визначений вплив температурних умов на характеристики біологічної світлоемісії реброплавів. Оптимум біологічної світлоемісії реакції *M. leidy* зареєстрований при температурі 26 ± 1 °C, а *B. ovata* – при 22 ± 1 °C. Мінімум світловипромінювання для обох видів реброплавів відмічено при 10 ± 1 °C.

Ключові слова: варіабельність температури, характеристики світловипромінювання, реброплав, пелагіаль

Specific distinctions of the Black Sea ctenophores in reactions on temperature change. V. E. Zaika, Yu. N. Tokarev, O. V. Mashukova. Distinctions of the Black Sea ctenophores *Pleurobrachia pileus*, *Mnemiopsis leidy*, *Beroe ovata* and *Bolinopsis vitrea* reactions on the temperature change are revealed. Their confinedness to the layers with different temperature has been shown and thermal dependences of eggs spawning, rate of development and growth of animals larvae has been specified. Among living now in the Black sea ctenophores pleurobrachia is cold-loving species, while mnemiopsis is more thermophilic. Influence of temperature conditions on ctenophores bioluminescence characteristics has been defined. An optimum of bioluminescent reaction of *M. leidy* is registered at temperature 26 ± 1 °C, and *B. ovata* – at 22 ± 1 °C. The minimum of light-emission for both species of ctenophores has been registered at 10 ± 1 °C.

Keywords: temperature variability, light-emission characteristics, ctenophores, pelagial