



УДК 593.8: 591.13

Г. А. Финенко, канд. биол. наук, вед. н. сотр., З. А. Романова, канд. биол. наук, ст. н. сотр.,
Г. И. Аболмасова, канд. биол. наук, ст. н. с., Н. А. Дацык, вед. инж., Б. Е. Аннинский, канд. биол. наук, ст. н. с.

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

MNEMIOPSIS LEIDYI: СКОРОСТЬ ПИТАНИЯ ГРЕБНЕВИКОВ В МОРЕ И ПИЩЕВОЙ ПРЕСС ПОПУЛЯЦИИ НА КОРМОВОЙ ЗООПЛАНКТОН

На основе исследования качественного и количественного состава пищи гребневика мнemiопсиса в природных условиях и экспериментальных данных по времени переваривания им корма оценены рационы животных в Севастопольской бухте и шельфовой зоне моря. Параллельно изучалась сезонная динамика численности, биомассы и популяционная структура мнemiопсиса и мезопланктона. Полученные данные послужили основой для оценки трофического пресса гребневика на зоопланктонное сообщество в прибрежных районах крымского побережья Чёрного моря и в Севастопольской бухте. Пищевой пресс популяции гребневика на кормовой зоопланктон в прибрежной зоне в целом в 2008 г. был достаточно продолжительным (июнь – август) и мощным (до 30 % биомассы и до 90 % продукции в сутки), что в значительной мере должно было подорвать кормовую базу и, соответственно, пищевую обеспеченность планктоноядных рыб.

Ключевые слова: мнemiопсис, мезопланктон, суточный рацион, трофический пресс

В начале 1980-х гг. гребневик *Mnemiopsis leidyi*, известный как интенсивный потребитель зоопланктона, был транспортирован в Чёрное море из северо-западной Атлантики. Будучи, с одной стороны, пищевым конкурентом планктоноядным рыбам, с другой, потребителем их личинок и икры, гребневик нанёс огромный ущерб запасам пелагических рыб, в результате чего их уловы и, в первую очередь, хамсы *Engraulis encrasicolus ponticus* и ставриды *Trachurus mediterranea ponticus* резко снизились [18, 19, 22]. И хотя после массовой вспышки в начальный период освоения нового биотопа (3 – 4 кг м⁻² в 1989 – 1990 гг.) его биомасса в последующие годы снизилась до умеренного уровня (200 г м⁻²), тем не менее в отдельные годы (1995) отмечались резкие подъёмы, сравнимые с величинами конца 1980-х. К концу 1990-х непреднамеренная интродукция гребневика *Beroe ovata*, потребляющего в Чёрном море практически только мнemiопсиса, также вызвала на этот раз благоприятные изменения в черноморской экосистеме в целом [1,

5, 10, 12, 15, 16]. Потребляя мнemiопсиса, берое регулирует его численность и через него – другие компоненты экосистемы, включая планктоноядных рыб. Вселение берое сократило время присутствия в планктоне мнemiопсиса с 7 – 8 до 1 – 2 мес. и ослабило его пресс на мезо- и микрозоопланктон [7, 11, 16]. Тем не менее, во время летнего сезонного максимума плотность мнemiопсиса и сейчас может достигать величин, наблюдавшихся в годы до вселения берое. Продолжительность присутствия мнemiопсиса в больших количествах в планктоне, определяемая временем появления берое, варьирует от года к году. Соответственно и пресс мнemiопсиса на зоопланктон (кормовую базу рыб) и их пищевая обеспеченность будут зависеть от обилия и длительности развития популяции мнemiопсиса.

Хотя в ряде работ исследована скорость питания мнemiопсиса в лабораторных экспериментах, подобных измерений для природных условий крайне мало. На атлантическом побережье такие наблюдения проводил Ларсон [21],

в Чёрном море в Голубой бухте в районе Геленджика в мае – июне 1989 г. – Е. А. Цихон-Луканина с соавторами [8, 9] и в крымском и кавказском прибрежных районах и открытой части моря в июле 1992 г. – В. Е. Заика и Н. К. Ревков [2]. В [2] установлена связь интенсивности питания, показателем которой служило количество жертв в гастральной полости, с размером потребителей и концентрацией пищи в море. В [8, 9] оценены суточные рационы на основе кратковременных исследований состава пищи гребневиков и времени переваривания. Ни в одной из работ не сделано попытки оценить скорость потребления зоопланктона популяцией мнемииопсиса в природе (суточные рационы) и, соответственно, его роль как пищевого конкурента мелких планктоноядных рыб.

В своё время мы исследовали потребление пищи гребневиками в экспериментальных условиях на примере черноморского и каспийского мнемииопсисов, связь скорости питания с биотическим и абиотическими условиями [5, 17]. На основании выявленных закономерностей и мониторинговых исследований количественного развития популяции гребневиков оценивали интенсивность потребления ею пищи. В основу наших расчётов положена величина освобождённого животным объёма воды в единицу времени и её связь с массой тела гребневика и температурой воды. Аналогичный способ оценки широко использовали зарубежные исследователи, как для гребневиков, так и для других желетелых [13, 14, 20]. Однако, как показано нами [6], эта величина очень изменчива и зависит от экспериментальных условий, в частности, от объёмов экспериментальных сосудов и вида пищи. Небольшие объёмы экспериментальных сосудов лимитируют интенсивность питания животных, а использование в опытах одного модельного вида корма – копепод или личинок артемий – игнорирует многообразие пищевых организмов в море. Нам представлялось интересным подойти к определению роли мнемииопсиса как пищевого конкурента планктоноядных рыб другим путём: изучить питание гребневиков в есте-

ственных условиях, определить состав и скорость потребления пищи и таким образом оценить влияние их популяции на мезозоопланктон.

Цель данной работы – на основе исследования сезонной динамики численности, биомассы и популяционной структуры гребневика мнемииопсиса, а также мезопланктона и экспериментальных данных по скорости питания животных в природе оценить трофический пресс мнемииопсисов на зоопланктонное сообщество у крымского побережья Чёрного моря и в Севастопольской бухте.

Материал и методы. Мониторинговые исследования желетелых и мезозоопланктона. Сбор желетелого зоопланктона проводили либо ежемесячно (в зимне-весенний период) либо два раза в месяц (летом и осенью) в первой половине дня сетью Богорова-Расса (диаметр 80 см, размер ячеек 500 мкм) на 3 станциях в Севастопольской бухте и на 3 станциях в прилегающих к бухте шельфовых районах моря. Облавливали слой воды от дна до поверхности (50 – 60 – 0 м на станциях шельфового района и 10 – 15 – 0 м на станциях в бухте). Одновременно измеряли температуру воды на поверхности.

Сразу после отбора проб проводили количественный учёт и измерения длины всех желетелых (общая длина тела у берое и орально-аборальная длина у мнемииопсиса); мелких животных (< 5 мм) просчитывали и измеряли в лаборатории под биноклем с увеличением $\times 16$. Численность гребневиков разных размерных групп оценивали с интервалом 5 мм. Биомассу рассчитывали как произведение численности и среднего сырого веса каждой размерной группы, используя уравнения регрессии [5]. Общая биомасса рассчитана как сумма биомасс всех размерных групп в популяции.

Мезопланктон отбирали сетью Джели (диаметр входного отверстия 37 см, размер ячеек 120 мкм) одновременно с желетелыми организмами на 3 мониторинговых станциях (1 – в шельфовом районе моря, 2 – у входа в бухту и в её глубине) вертикальными ловами от дна до поверхности.

Фиксированные 4 % формальдегидом

пробы мезопланктона обрабатывали стандартным методом для определения численности каждого вида и стадии или размера группы. Общая биомасса мезопланктона была рассчитана по численности и весу каждой группы. Кормовой зоопланктон оценивали как разницу между общей биомассой и биомассой желетелых и динофлагеллят *Noctiluca scintillans*

Опыты по времени переваривания мнемииопсисом естественного зоопланктона. Опыты проводили в Севастополе на базе ИнБИОМ НАН Украины с 15 мая по 15 октября 2008 г. Гребневи́ков собирали на 3 станциях в Севастопольской бухте с глубинами 10 – 12 м и на 3 станциях в прилегающих к бухте шельфовых районах моря (глубина 50 – 60 м). После адаптации к условиям опыта в течение 24 – 48 ч от 4 до 10 неповреждённых животных с пустыми кишечниками помещали индивидуально в сосуды объёмом 5 л – для взрослых (более 10 мм) гребневи́ков или в 1-литровые – для личинок. В эксперимент отбирали размерные группы, наиболее массовые в исследуемый период.

В опытные сосуды вносили разбавленную взвесь естественного зоопланктона, собранного одновременно со сбором желетелых горизонтальными ловами сетью Джеди на станциях в бухте и в шельфовой зоне. Сгущенный зоопланктон разбавляли фильтрованной морской водой (диаметр пор 100 мкм). Биомасса зоопланктона в опытах поддерживалась относительно постоянной в пределах 2 – 3 мг л⁻¹. Состав зоопланктона в экспериментах соответствовал наблюдавшемуся в момент отбора проб в море и изменялся от опыта к опыту, также как и размерный диапазон гребневи́ков.

Мнемииопсисов содержали в сосудах с известной концентрацией зоопланктона течение 1 ч при температуре 10⁰С и 20 – 30 мин при более высокой температуре для питания, после чего животных отсаживали, просчитывали количество жертв в кишечнике и наблюдали процесс переваривания пищи под бинокляром до его полного завершения. Продолжительность питания была выбрана так, чтобы она была короче времени переваривания. Каждый вариант Морський екологічний журнал, № 1, Т. IX. 2010

опыта проводили в 3 – 6 повторностях. В конце эксперимента измеряли орально-аборальную длину животных, после чего взрослых гребневи́ков взвешивали на электронных весах Sartorius L 220 S. Вес личинок рассчитывали по формуле [2]. Для пересчёта рационов на единицу углерода животных было определено содержание углерода в теле гребневи́ков с помощью СНН анализатора.

Наблюдения за составом пищи мнемииопсисов в природных условиях.

Начиная с апреля 2008 г. проводили изучение состава пищи гребневи́ков в естественных условиях. При мониторинговых сборах отбирали мнемииопсисов с пищей в гастральной полости, измеряли и помещали индивидуально в пластиковые сосуды с завинчивающимися крышками объёмом 0.3 л с 50 мл 70 % раствором спирта (в апреле – мае) или с 1 % раствором формальдегида (последующие сборы). Зоопланктонные организмы из гастральной полости хорошо сохраняются при таком способе фиксации, хотя тела самих гребневи́ков распадаются. Жертв просчитывали тотально в камере Богорова под бинокляром стандартным методом счёта зоопланктона. Суточные рационы гребневи́ков рассчитывали по массе содержимого кишечника, определённого по численности отдельных организмов и их индивидуальной массе, и времени переваривания. При расчёте суточных рационов учитывали зависимость величины времени переваривания от количества жертв в гастральной полости, полученную в эксперименте (при 9 – 10⁰С) или при отсутствии чётко выраженной зависимости использовали среднюю величину для данной серии опытов.

Результаты и обсуждение. Мониторинговые исследования популяций желетелых и мезозоопланктона. Мнемииопсис. Особенностью 2008 г. была высокая биомасса мнемииопсиса на шельфе в зимний период (до 650 г м⁻²) при его невысокой численности (30 – 40 экз м⁻²), сохранявшаяся достаточно продолжительное время (рис. 1 А, Б).

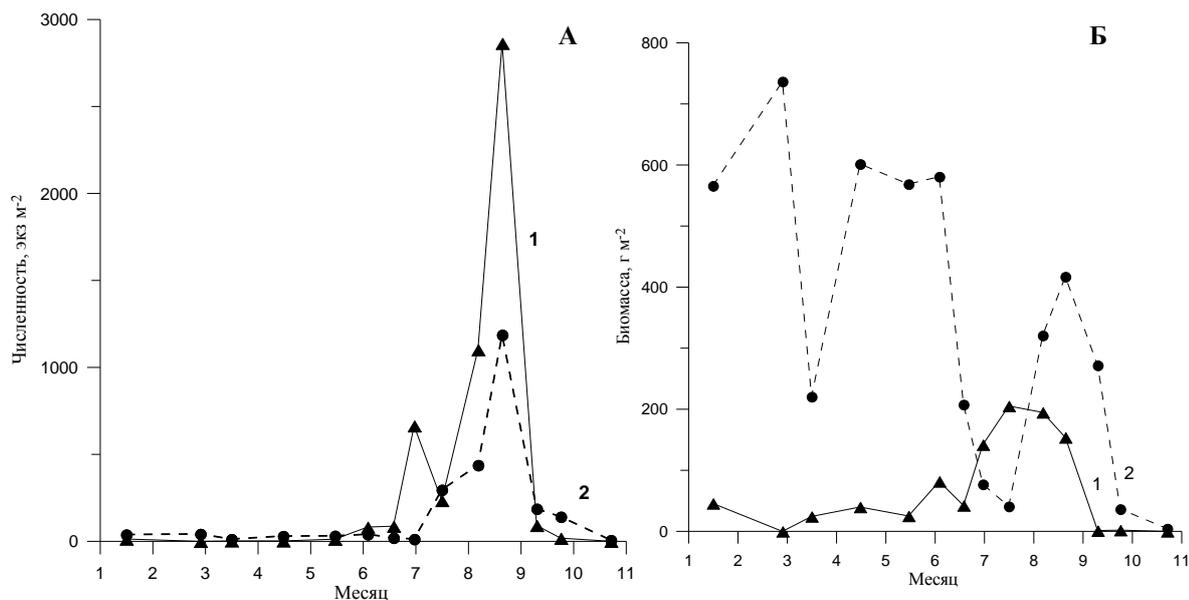


Рис. 1 Численность (А) и биомасса (Б) мнемипсиса в Севастопольской бухте (1) и в шельфовой зоне Чёрного моря (2)

Fig.1 *Mnemiopsis* abundance (A) and biomass (Б) in Sevastopol Bay (1) and in the Black Sea shelf zone (2)

Возрастание численности при одновременном снижении биомассы наблюдалось во второй половине июля – августе за счёт пополнения популяции молодью. В бухте, напротив, высокая биомасса гребневика совпадала во времени с высокой численностью (около 200 г м⁻² и 2000 экз м⁻² соответственно) и была отмечена только в конце июля – августе в период интенсивного размножения, когда более 90 % популяции составляли личинки меньше 10 мм (рис. 1 А, Б). Заметим, что размножение мнемипсиса в бухте началось в мае и продолжалось до второй половины августа, хотя даже в зимние месяцы в планктоне шельфовой зоны и бухты присутствовало небольшое количество молоди. Во второй половине сентября динамика численности мнемипсиса резко изменилась в обоих районах, что было вызвано появлением в планктоне берое, в течение короткого периода (10 – 12 дней) снизившего на порядок численность и биомассу мнемипсиса в шельфовой зоне и на 2 порядка – в бухте.

Таким образом, вторая половина июля – август 2008 г. были временем максимальной численности мнемипсиса как на шельфе, так и в самой бухте. Именно в это время можно было

ожидать максимальную степень выедания гребневиками мезозoopланктона.

Мезозoopланктон. Динамика численности и биомассы мезозoopланктона на шельфовой станции и в бухте была чётко связана с развитием популяции мнемипсиса (рис. 2). Максимальные величины в обоих районах отмечены весной (в марте – апреле), после чего постепенно снижались до минимума в летние месяцы, в период интенсивного размножения гребневиков. В сентябре резкое увеличение численности и биомассы зоопланктона было обусловлено сокращением численности мнемипсиса. В течение года трансформировался видовой состав мезозoopланктона. Если доминирующую роль в обоих районах в зимне-ранневесенние месяцы играли копеподы (до 70 – 80 % по численности и биомассе), то с марта по июнь более 80 – 90 % по численности и 30 – 55 % по биомассе в бухте и в море составляли коловратки. В августе – сентябре кладоцеры заняли доминирующее положение, как в бухте, так и в море. Меропланктон (личинки бивальвий, гастропод, Cirripedia) составляли в отдельные месяцы (май – июнь) значительную долю общей численности.

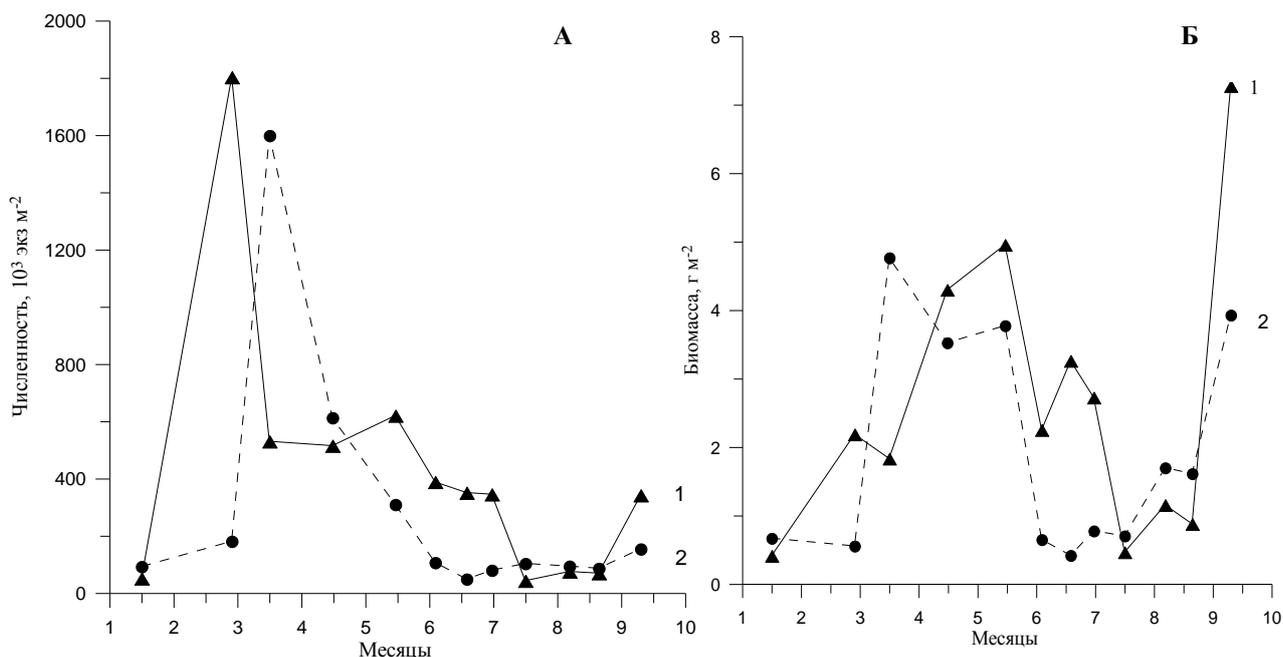


Рис. 2 Динамика численности (А) и биомассы (Б) мезозoopлankтона в Севастопольской бухте (1) и шельфовой зоне (2)

Fig. 2 Dynamics of mesozooplankton abundance (А) and biomass (Б) in Sevastopol bay (1) and in the Black Sea shelf zone (2)

Состав пищи и время переваривания мнемииописом естественного мезозoopлankтона. Проведённые с апреля по октябрь наблюдения за составом пищи гребневиков в природе выявили многообразие пищевых объектов, включающих мезозoopлankтон – все стадии планктонных копепод *Acartia* sp, *Oithona* sp., *Calanus euxinus*, кладоцер *Penilia avirostris* и *Pleopis polyphemoides*, а также мероплankтон – велигеры бивальвий, гастропод и науплиусы циррипедий. Мероплankтон составлял большую часть потребленных жертв в течение всего периода наблюдений: в весенние (апрель – июнь) и осенние (вторая половина августа – сентябрь) месяцы это были велигеры бивальвий, в летние – (июль – первая половина августа) – велигеры гастропод (табл. 1). В весенние месяцы наряду с бивальвиями важную роль играли копеподы, летом их заменили ветвистосусые раки. Только в сентябре копеподы и бивальвии вновь стали доминирующими компонентами пищи мнемииописиса. Яйца копепод летом в бухте составляли значительную часть жертв. В целом видовой состав пищи мнемиио-

писиса в отдельные сезоны совпадает с составом и количественным развитием отдельных групп мезоплankтона в природе. Отметим, однако, что коловраток, несмотря на их многочисленность, редко находили в пищевом комке, причиной чего, возможно, было очень короткое время их переваривания. Икра рыб также отмечалась лишь в очень редких случаях, а личинки рыб не были обнаружены вовсе.

Количество потребленных жертв уменьшалось от весны к осени; с одной стороны, это результат изменения размерной структуры популяции, с другой – численности зооплankтона. Весной в популяции преобладали крупные животные длиной 48 – 57 мм; в летние месяцы размер исследованных гребневиков не превышал 20 – 30 мм. Если в апреле – мае при высокой численности зооплankтона количество пищевых организмов в гастральной полости составляло 20.– 50 экз (яйца коловраток и копепод до 80), то в августе – сентябре, когда численность и биомасса зооплankтона практически были на минимуме – лишь 2 – 8 экз. (яйца копепод – до 17).

Табл. 1 Процентное соотношение отдельных групп жертв в рационе мнемииопсиса (в скобках количество проанализированных мнемииопсисов)

Table 1 Percentage of the separate prey groups in *M. leidyi* ration (number of *M. leidyi* analyzed is in parenthesis)

Дата	Copepoda		Cladocera		Bivalvia		Meroplankton	
	Шельф	Бухта	Шельф	Бухта	Шельф	Бухта	Шельф	Бухта
15.04	19.5±18.3 (14)	17.4±8.9 (2)	6.2±8,6	9.0±12.4	43.3±29.7	18.0±7.8	43.3±29.7	18.0±7.8
15.05	38.3±35.0 (17)	11.1±9.2 (3)	5.9±7.0	29.4±49.9	24.1±21.3	19.9±12.7	24.8±22.6	26.3±12.1
04.06	33.9±25.2 (16)	1.3 (1)	3.6±7.3	0	41.1±29.9	73	44.4±30.2	76.0
19.06	2.0±4.0 (12)	0 (4)	14.0±17.0	55.0±34.0	52.5±34.6	0	86.2±56.3	26.0±14.1
01.07	4.8±6.4 (7)	17.9±9.2 (10)	13.5±17.1	29.3±19.5	5.4±6.8	7.8±11.8	70.5±23.6	41.7±24.8
16.07	–	5.4±14.2 (13)	–	0.22±0.8	–	23.9±32.7	–	61.3±40.1
06.08	0 (15)	2.6±4.4 (3)	28.4±35.8	5.0±8.7	46.1±26.4	35.8±17.7	57.6±31.4	73.8±22.7
20.08	1.4±4.2 (9)	25.0±5.4 (2)	11.1±33.3	50.0±70.7	21.9±23.5	25.0±35.4	47.4±36.3	25.0±35.4
09.09	25.3±37.8 (15)	–	7.9±11.7	–	25.1±37.7	–	32.1±41.5	–

Время переваривания пищи животными длиной от 50 до 3 – 5 мм в диапазоне температур 10 – 25°C составляло 1 – 2.3 ч (табл. 2). Видовой состав потребленных жертв в течение наблюдаемого периода оставался очень близким: основным пищевым объектом была акар-

ция, летом к ней добавлялись кладоцеры *Penilia avirostris* и *Pleopis polyphemoides*. Науплии Cirripedia, несмотря на их высокую численность, редко захватывались животными. В начале июля доминировала *Oithona brevicornis* (до 89 экз).

Табл. 2 Время переваривания пищи мнемииопсисом в опытах

Table 2 Digestion time of *M. leidyi* in the experiments

Дата	T°C	Размерная группа, мм	Время переваривания, ч	Кол-во жертв	Вид жертв	Кол-во измерений	r ²
16.05	9 – 10	35 – 45	2.3 ± 1.0	1 – 24	<i>Acartia</i> sp., <i>Pleopis polyphemoides</i> , N Cirripedia	17	0.70
04.06	20	20 – 50	1.0 ± 0.4	2 – 21	<i>Acartia</i> sp.	12	0.18
20.06	24 – 25	20 – 50	1.1 ± 0.3	6 – 36	<i>P. polyphemoides</i> , <i>Acartia</i> sp.	8	0.14
02.07	24	20 – 30	1.0 ± 0.4	14 – 89	<i>Oithona brevicornis</i> , <i>Acartia</i> sp.	6	0.14
17.07	22	10 – 15	1.4 ± 1.0	1 – 12	<i>Acartia</i> sp., <i>Bivalvia</i> , N Cirripedia	11	0.11
07.08	23 – 24	3 – 10	2.1 ± 1.1	1 – 10	<i>Penilia avirostris</i> , <i>Acartia</i> sp.	7	0.11
10-11.09	24	3 – 5	1.44 ± 0.6	1 – 6	<i>P. avirostis</i> , <i>Acartia</i> sp.	9	0.49

Количество захваченных за время питания жертв широко варьировало от 1 до 89,

однако, достоверная связь между временем переваривания и количеством пищевых объектов

в гастральной полости выявлена только в двух сериях: весенней – 15 мая (коэффициент детерминации между названными показателями 0.70) и осенней – (9 сентября) – 0.49 (рис. 3,

табл. 2). Во всех остальных случаях такой связи не наблюдалось даже в достаточно узком размерном диапазоне гребневиков.

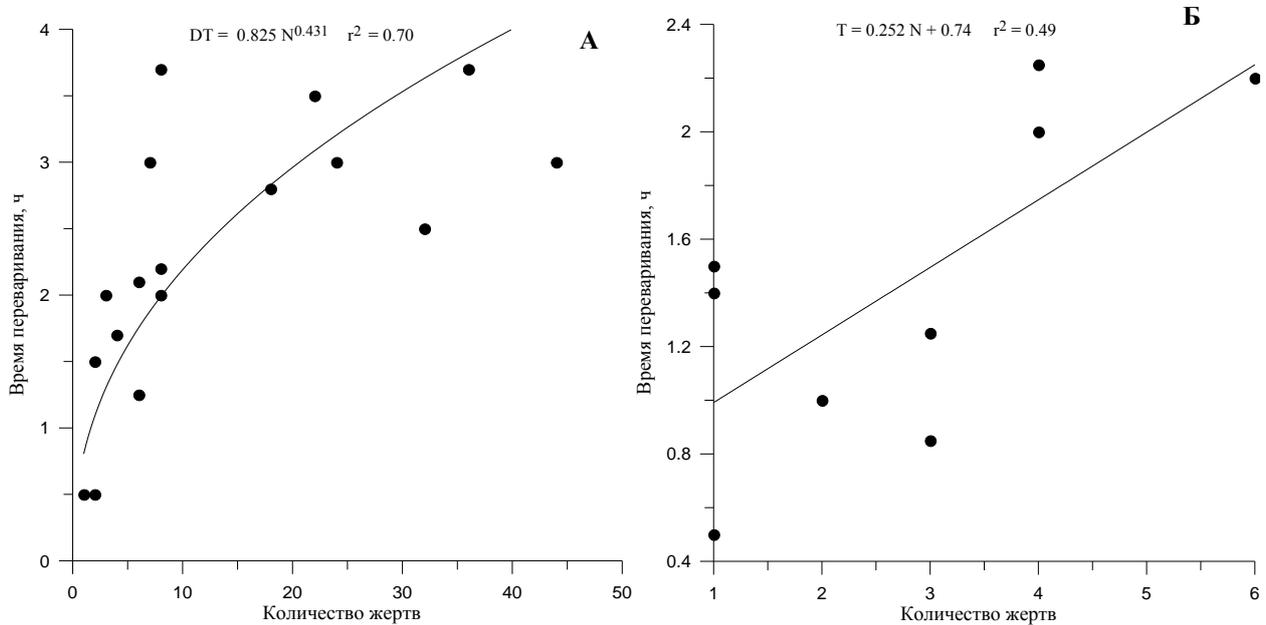


Рис. 3 Зависимость времени переваривания от количества жертв в гастральной полости у 30 – 40 мм мнемии-
писов при 9 – 10° С (А) и у 3. – 4 мм при 24° С (Б)
Fig. 3 Effect of prey number in gut in *M. leidyi* of 30 – 40 mm at 9 – 10° С (А) and in 3 – 4 mm ctenophores at 24° С
(Б)

Скорость питания гребневиков и выедание ими мезозoopланктона. Рассчитанные по содержанию гастральной полости животных и времени переваривания пищи величины рационов, выраженные в сырой массе, были пересчитаны на сухую массу и содержание углерода в теле гребневиков. При этом принималось, что сухая масса составляет 2.2 % сырой [6], а содержание углерода – 4 % сухой, величина, полученная нами для гребневиков разного размера. Величины рационов, выраженные в сырой, сухой массе и углеродном эквиваленте приведены в табл. 3. Надо отметить, что величины, полученные для природных условий, оказались значительно ниже получаемых в опытах. Известно, что лобатные гребневики могут потреблять пищу с очень высокой скоростью, которая практически не ограничивается концентрацией корма. Суточные рационы

гребневиков в лабораторных экспериментах при высокой концентрации корма могли достигать 300 – 500 % содержания углерода в теле [23]. Оцененные нами при значительно более низких природных концентрациях суточные рационы изменялись от 0.02 до 0.24 % сырой массы, 0.15 – 2.5 – сухой и 1.5 – 24.5 % содержания углерода в теле животных разного размера в течение наблюдаемого периода.

Сезонная динамика суточных рационов в шельфовой зоне и бухте были схожи, но величины рационов в течение всего периода наблюдений были выше в бухте (рис. 4). Так, на шельфе они изменялись от 1.5 до 6 % содержания углерода в теле животных, в то время как в бухте – от 2.8 до 25.5 %. В бухте наблюдалось два пика потребления – в мае и в июле, на шельфе – один в мае, второй пик не был четко выражен.

Табл. 3 Сезонная динамика суточных рационов мнемииопсиса в Севастопольской бухте и шельфовой зоне Чёрного моря

Table 3 Seasonal dynamics of *M. leidy* daily rations in Sevastopol Bay and in the Black Sea shelf zone

Дата	Бухта/ шельф	L, mm	R % WW	R % DW	R % C	n
15.04	Бухта	46 ± 6	0.03 ± 0.02	0.28 ± 0.16	2.77 ± 1.61	2
	Шельф	51 ± 11	0.05 ± 0.09	0.25 ± 0.31	2.56 ± 3.11	15
15.05	Бухта	39 ± 2	0.10 ± 0.10	0.88 ± 0.90	8.80 ± 9.03	3
	Шельф	50 ± 9	0.06 ± 0.09	0.60 ± 0.79	6.03 ± 7.95	17
04.06	Бухта	47	0.1	0.9	8.98	1
	Шельф	51 ± 10	0.02 ± 0.02	0.19 ± 0.16	1.92 ± 1.61	16
19.06	Бухта	36 ± 3	0.06 ± 0.04	0.34 ± 0.36	3.37 ± 3.58	4
	Шельф	38 ± 8	0.02 ± 0.02	0.15 ± 0.22	1.53 ± 2.21	12
01.07	Бухта	30 ± 10	0.24 ± 0.37	2.45 ± 3.32	24.47 ± 33.21	11
	Шельф	31 ± 3	0.05 ± 0.07	0.48 ± 0.62	4.8 ± 6.17	7
16.07	Бухта	25 ± 9	0.07 ± 0.1	0.66 ± 0.5	6.59 ± 5.2	11
	Шельф	—	—	—	—	—
06.08	Бухта	24 ± 7	0.10 ± 0.04	0.89 ± 0.36	8.92 ± 3.57	3
	Шельф	22 ± 8	0.05 ± 0.06	0.41 ± 0.52	4.07 ± 5.21	14
20.08	Бухта	17 ± 1	0.06 ± 0.09	0.57 ± 0.76	5.66 ± 7.52	2
	Шельф	27 ± 9	0.04 ± 0.04	0.25 ± 0.18	3.09 ± 1.86	9

Между величиной удельного рациона и биомассой кормового мезозoopланктона не было выявлено чётко выраженной зависимости. По-видимому, одновременно с концентрацией пищевых организмов на величину рациона оказывал влияние ещё один фактор – структура популяции гребневиков (показателем структу-

ры популяции служила средняя сырая масса гребневиков в данное время), изменяющаяся по сезонам. Однако проведённые нами расчёты множественной корреляции между этими тремя величинами показали только слабую связь между ними.

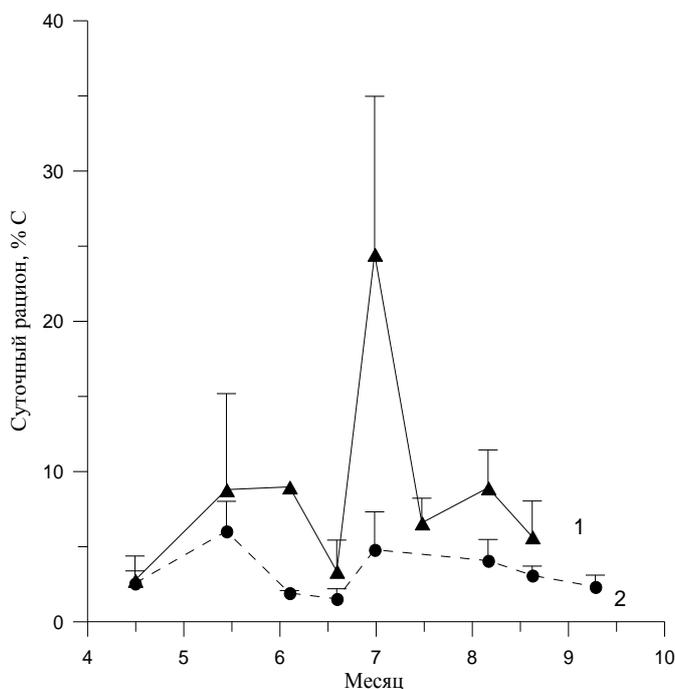


Рис. 4 Сезонная динамика суточных рационов популяции мнемииопсиса в Севастопольской бухте (1) и в шельфовой зоне Чёрного моря (2)

Fig. 4 Seasonal dynamics of *M. leidy* population in Sevastopol Bay (1) and in the shelf zone of the Black Sea (2)

Величина освобождённого объёма, впервые определённая нами для естественных условий, хорошо коррелировала с массой тела животных и описывалась единой кривой для гребневиков из разных мест обитания (рис. 5). Она намного превышает величины, полученные в экспериментах в небольших объёмах. Известно, что в опытах её ограничивают стенки сосуда, когда животные вынуждены втягивать лопасти при соприкосновении со стенками и на время прекращать питание.

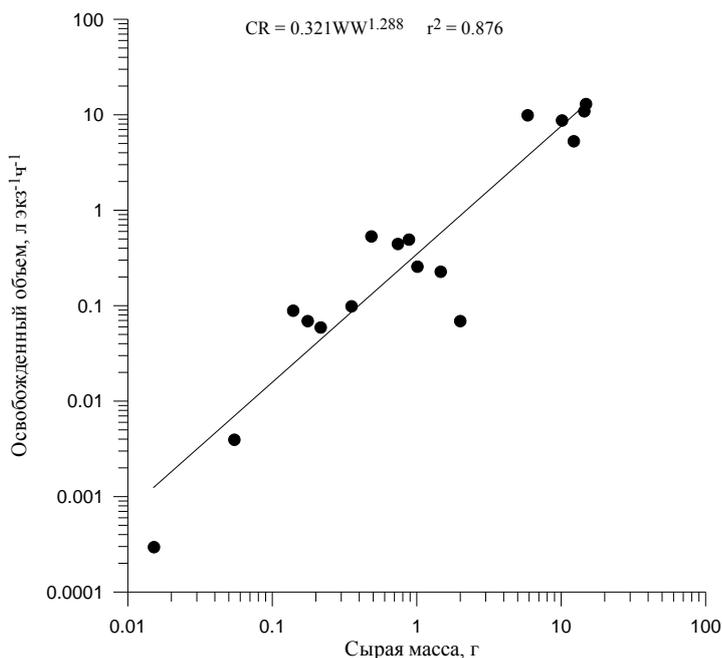


Рис. 5. Зависимость величины освобождённого объёма воды от массы тела гребневиков при температуре 18 – 22 °С (бухта и шельф)
Fig. 5 Effect of wet body weight on clearance rate of *M. leidyi* at 18 – 22 °С

Скорость выедания зоопланктона популяцией мнемиипсиса в бухте, оцененная по суточным рационам, численности популяции гребневиков и биомассе зоопланктона, как и скорость потребления, также имела два пика – в начале июля (28 % биомассы кормового зоопланктона) и в первой половине августа (16 %); в шельфовой зоне первый пик был сдвинут на месяц вперед (в начале июня около 19 %), второй пик совпал по времени с пиком в бухте (9 %) (рис. 6).

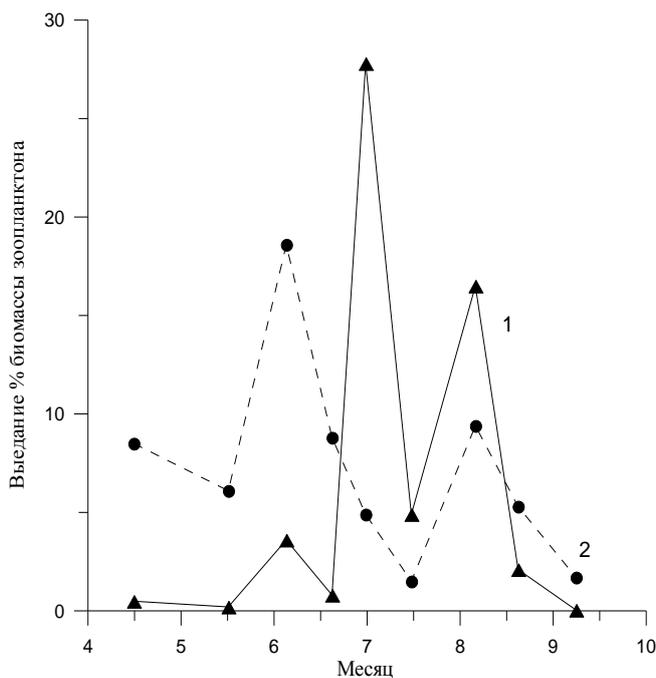


Рис. 6 Выедание биомассы кормового мезозоопланктона популяцией *M. leidyi* в Севастопольской бухте (1) и в шельфовой зоне Чёрного моря (2)
Fig. 6 Grazing rate of fodder zooplankton biomass by *M. leidyi* in Sevastopol Bay (1) and in the Black Sea shelf zone

В начале лета продукция зоопланктона в шельфовой зоне потреблялась популяцией гребневиков значительно интенсивнее (60 – 85 %), чем в бухте, где популяция в это время была немногочисленной и выедала лишь 1.5 – 5 % продукции мезозоопланктона. Основное её развитие началось в начале июня и продолжалось до сентября; в это время степень выедания увеличилась до 50 – 90 % продукции, а в отдельные периоды значительно её превышала. В июне в бухте популяция мнемиипсиса выедала 186 %, а в июле – августе в шельфовом районе – 124 – 165 % продукции.

Таким образом, пресс популяции гребневика на кормовой зоопланктон в прибрежной зоне в целом в 2008 г. был достаточно продолжительным (июнь – август) и мощным, что привело к снижению биомассы мезопланктона, и в значительной мере должно было подорвать пищевую обеспеченность планктоноядных рыб.

Выводы. 1. Динамика численности и биомассы популяции мнемиипсиса различалась в исследуемых районах: в бухте мнемиипсис практически отсутствовал в зимне-весенние месяцы, в то время как его биомасса на шельфе была максимальной. Во второй половине июля – августе в обоих районах шло интенсивное размножение, обеспечившее максимальную

численность гребневиков. **2.** Динамика численности и биомассы мезозoopланктона в обоих районах была связана с развитием популяции мнемииопсиса. Высокие (март – апрель) величины постепенно снижались до минимума в летние месяцы, в период интенсивного роста и размножения гребневиков. В сентябре резкое увеличение численности и биомассы зоопланктона было обусловлено сокращением численности мнемииопсиса. **3.** Наблюдения за составом пищи гребневиков в природе выявили многообразие пищевых объектов, включающих мезозoopланктон – все стадии планктонных копепод и кладоцер, а также меропланктон – велигеры бивальвий, гастропод и науплиусы циррипедий. Количество жертв в гастральной полости уменьшалось от весны к осени; с одной стороны, это результат изменения размер-

ной структуры популяции, с другой – численности зоопланктона. **4.** Время переваривания пищи гребневиками размером от 50 до 3 – 5 мм в диапазоне температур 10 – 25⁰ С составляло 1 – 2.3 ч и зависело от температуры и размера животных. **5.** Пищевой пресс популяции гребневика на кормовой зоопланктон в прибрежной зоне Севастополя в целом в 2008 г. был достаточно продолжительным (июнь – август) и мощным (до 30 % биомассы и до 90 % продукции в сутки), что в значительной мере должно было подорвать кормовую базу и соответственно пищевую обеспеченность планктоноядных рыб.

Благодарность. Авторы благодарят А. Б. Кожемяку за определение содержания углерода в теле мнемииопсисов.

1. *Виноградов М. Е., Востоков С. В., Арашкевич Е. Г.* и др. Особенности биологии гребневиков – вселенцев и их роль в экосистеме Чёрного моря // *Виды-вселенцы в европейских морях России.* Ред. Матишов Г.Г. Апатиты: КНЦ, 2000. – С. 91 – 113.
2. *Заика В. Е., Ревков Н. К.* Пища черноморского гребневика мнемииопсиса в зависимости от состава зоопланктона // *Гидробиол. журн.* – 1998. – **34**, № 3. – С. 29 – 35.
3. *Финенко Г. А., Аболмасова Г. И., Романова З. А.* Интенсивность питания, дыхания и роста *Mnemiopsis mscradyi* в зависимости от концентрации пищи // *Биология моря.* (Владивосток). – 1995. – **21**, 5. – С. 315 – 320.
4. *Финенко Г. А., Романова З. А.* Популяционная динамика и энергетика гребневика *Mnemiopsis leidyi* // *Океанология.* – 2000. – **40**, вып. 5. – С. 720 – 728.
5. *Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И.* Новый вселенец в Чёрное море – гребневик *Beroe ovata* // *Экология моря.* – 2000. – Вып. 50. – С. 21 – 25.
6. *Финенко Г.А., Романова З.А., Аболмасова Г.И.* и др. Влияние условий питания на скорость потребления и переваривания пищи у лопастного гребневика *Mnemiopsis leidyi* // *Морск. экол. журн.* – 2005. – **4**, №1. – С. 75 – 83.
7. *Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И., Аннинский Б. Е.* и др. Гребневика – вселенцы и их роль в трофодинамике планктонного сообщества в прибрежных районах крымского побережья Чёрного моря (Севастопольская бухта) // *Океанология.* – 2006. – **46**, вып. 4. – С. 507 – 517.
8. *Цихон-Луканина Е. А., Резниченко О. Г., Лукашева Г. А.* Количественные закономерности питания черноморского гребневика *Mnemiopsis leidyi* // *Океанология.* – 1991. – **31**, вып. 2. – С. 272 – 276.
9. *Цихон-Луканина Е. А., Резниченко О. Г., Лукашева Т. А.* Чем питается гребневик мнемииопсис в прибрежных водах Чёрного моря? // *Океанология.* – 1992. – **32**, вып. 4. – С. 724 – 729.
10. *Шиганова Т. А., Булгакова Ю. В., Сорокин П. Ю., Лукашев Ю. Ф.* Результаты исследований *Beroe ovata*, нового вселенца в Чёрное море // *Известия РАН, сер. биол.* – 2000. – №2. – С. 581 – 590
11. *Шиганова Т. А., Мусаева Э. И., Булгакова Ю. В.* и др. Гребневика – вселенцы *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) и *Beroe ovata* Mayer 1912 и их воздействие на пелагическую экосистему северо-восточной части Чёрного моря // *Изв. РАН, сер. биол.* – 2003. – **2**. – С. 225 – 235.
12. *Шушкина Э. А., Виноградов М. Е., Лебедева Л. П., Лукашева Т. А.* Распределение зоопланктона в прибрежье северо-востока Чёрного моря в теплый климатический период 2000 – 2002 гг. // *Океанология.* – 2004. – **44**, вып. 4. – С. 524 – 537.
13. *Bishop J. W.* A comparative study of feeding rates of tentaculate ctenophores // *Ecology.* - 1968. – **49**. – P. 996 – 997.
14. *Deason E. E.* *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) in Narragansett Bay, 1975–1979: abundance, size

- composition and estimation of grazing // Estuar. Coast Shelf Sci. – 1982. – 1. – P. 121–134.
15. Finenko G. A., Anninsky B. E., Romanova Z. A., Abolmasova G. I., Kideys A. E. Chemical composition, respiration and feeding rates of the new alien ctenophore, *Beroe ovata*, in the Black Sea // Hydrobiologia. – 2001. – 451. – P. 177–186.
 16. Finenko G. A., Romanova Z. A., Abolmasova G. I., Anninsky B. E. et al. Population dynamics, ingestion, growth and reproduction rates of the invader *Beroe ovata* and its impact on plankton community in Sevastopol Bay, the Black Sea // J. Plankt. Res. – 2003. – 25, N5. – P. 539–549.
 17. Finenko G. A., Kideys A. E., Anninsky B. E., Shiganova T. A. et al. Invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea: feeding, respiration, reproduction and impact on zooplankton community // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2006. – 314. – P. 171–185.
 18. Gücü, A. C. Role of fishing in the Black Sea ecosystem. // In: Örsöy, E. and Mikaelyan A. (eds.) Sensitivity to Change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea.-1997.- Klüwer Acad. Publ., Dordrecht/Boston/London. – P. 149 – 162.
 19. Kideys A., Roohi A., Bacheri S. et al. Impacts of Invasive Ctenophores on the Fisheries of the Black Sea and Caspian Sea // Oceanography. – 2005. – 18, N2. – P. 33 – 41.
 20. Kremer P. Predation by the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Narragansett Bay, Rhode Island. Estuaries. – 1979. – 2. – P. 97 – 105.
 21. Larson R J. In situ feeding rates of the Ctenophore *Mnemiopsis mccradyi* // Estuaries. - 1979. – 10, 2. - P. 87–91.
 22. Niermann U., Bingel F., Gorban A. et al. Distribution of anchovy eggs and larvae (*Engraulis encrasicolus* Cuv.) in the Black Sea in 1991 and 1992 in comparison to former surveys // ICES J. Mar. Sci. -1994. – 51. – P. 395–406.
 23. Reeve M. R., Walter M. A., Ikeda T. Laboratory studies of ingestion and food utilization in lobate and tentaculate Ctenophores // Limnol. Oceanogr. – 1978. – 23, № 4. – P. 40 – 51.

Поступила 02 июля 2009 г.

***Mnemiopsis leidyi*: швидкість живлення реброплавів у морі і харчовий прес популяції на кормовий зоопланктон.** Г. А. Фіненко, З. О. Романова, Г. І. Аболмасова, Н. О. Дацик, Б. Є. Аннінський. На основі дослідження якісного і кількісного складу їжі реброплава мнеміопсіса в природних умовах і експериментальних даних щодо тривалості травлення ним їжі були оцінені раціони тварин у Севастопольській бухті та шельфовій зоні моря. Паралельно вивчалась сезонна динаміка чисельності, біомаси і популяційна структура мнеміопсісу і мезопланктону. Отримані дані послужили основою для оцінки трофічного преса реброплава на зоопланктонне угруповання в прибережних районах Кримського узбережжя Чорного моря і в Севастопольській бухті. Трофічний прес популяції реброплава на кормовий зоопланктон в узбережній зоні в цілому в 2008 р. був досить довготривалим (червень – серпень) і потужним (до 30 % біомаси і до 90 % продукції за добу), що значною мірою повинно було підірвати кормову базу і, відповідно, харчову забезпеченість планктонічних риб.

Ключові слова: мнеміопсіс, мезопланктон, добовий раціон, трофічний прес

***Mnemiopsis leidyi*: ingestion rate of the ctenophores in the sea and predatory impact of the population on forage zooplankton.** G. A. Finenko, Z. A. Romanova, G. I. Abolmasova, N. A. Datzyk, B. E. Anninsky. Based on abundance and species composition of *M. leidyi* food in the sea and experimental data on digestion time the daily ration values of the population in Sevastopol Bay and shelf zone of the Black Sea were estimated. In parallel the seasonal dynamics of abundance, biomass and population structure of *M. leidyi* and mesozooplankton were studied. These data were the base for the estimation of predatory impact of ctenophore population on zooplankton community in Sevastopol Bay and shelf zone of the Black Sea. Predatory impact of *M. leidyi* population on forage zooplankton in the coastal zone in a whole in 2008 was rather long in time (June –August) and high (up to 30 % of biomass and 90 % of production per day). As a result forage reserve of planktivorous fish and their food supply were undermined.

Key words: *Mnemiopsis*, mesoplankton, daily ration, predatory impact