



УДК 593.8:[591.134+591.16] (262.5)

В. Е. Заика, чл.-корр. НАН України, вед. научн. сотр.

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

О СВЯЗИ РАЗМЕРНОЙ СТРУКТУРЫ *MNEMIOPSIS LEIDYI* В ЧЕРНОМ МОРЕ С ДИНАМИКОЙ ЕГО РОСТА И РАЗМНОЖЕНИЯ

Показано, что *Mnemiopsis leidy*, как и другие гребневники, имеет очень быстрый линейный рост, близкий к экспоненциальному, а также способен, при дефиците пищи, к “обратному росту”, причем размеры и морфология “похудевших” животных не позволяют отличить их от более молодых особей. Из-за этой особенности, по размерной структуре популяций мнемииопсиса невозможно судить об их возрастной структуре. В частности, мелкие особи (длиной до 5 мм), встречаемые в малом числе, могут оказаться не молодью, а взрослыми. Поэтому периоды нереста мнемииопсиса необходимо выделять по массовому количеству личинок длиной 1 - 2 мм и активной откладке яиц животными. Описаны случаи явного нереста, особенности роста и развития личинок мнемииопсиса в Черном море.

Ключевые слова: *Mnemiopsis leidy*, линейный рост, “обратный рост”, размерный состав

Данные по размерной структуре популяции важны не только для описания динамики последней, но часто используются также для выявления сезонных ритмов размножения вида. Однако рост гребневников настолько своеобразен, что требуется большая осторожность при анализе размерной структуры их популяций. В настоящей работе это показано путем анализа взаимосвязи между размножением, ростом и структурой популяций *Mnemiopsis leidy* в Черном море.

Материал и методы. Размножение мнемииопсиса, индивидуальное развитие особей и встречаемость ранних личинок изучали в период с 1988 по 1992 г. в судовых рейсах по Черному морю в летне-осенний период. Учет яиц и ранних личинок проводили с помощью сетных ловов, с использованием сети с ячейей диаметром 0.11 мм. Пойманных у поверхности крупных животных осторожно помещали в большие стеклянные сосуды для проверки возможной откладки яиц. Эмбриональное и постэмбриональное развитие изучали в судо-

вой лаборатории с помощью бинокулярного микроскопа. Измеряли орально-аборальную длину животного и длину с лопастями. Ниже обсуждается длина без учета лопастей (кроме специально оговоренных случаев).

Собственные эксперименты по росту не проводили, считая возможным использовать результаты многократных и методически тщательных исследований роста мнемииопсиса, выполненных исследователями США. Эти материалы увязаны с имеющимися данными исследователей ИНБЮМ по росту гребневика в условиях Черного моря.

Результаты и обсуждение. Стадии развития мнемииопсиса. Рассмотрим этапы индивидуального развития животного. Эмбриогенез проходит внутри яйца, имеющего диаметр 0.5 мм. Из яйца вылупляется цидиппидная личинка диаметром 0.3 - 0.4 мм [5, 22].

Ранние личинки мнемииопсиса длиной до 4 - 5 мм будем называть личинками. Более крупные личинки (>5 мм), для удобства, назовем молодью, хотя метаморфоз личинок идет

постепенно по мере увеличения размеров, вплоть до длины 20 - 30 мм, когда у мнемипсиса лопасти начинают выдаваться за ротовую щель и животные становятся половозрелыми [5]. В Азово-Черноморском бассейне длина мнемипсиса с лопастями обычно достигает около 11 см (без лопастей 7 см) [5], хотя есть указания, что встречались особи до 18 - 20 см [2].

В соответствии с изложенным, будем различать следующие стадии развития мнемипсиса: 1 – личинки (до 4 – 5 мм), 2 – молодь (от 5 до 20 мм) и 3 – взрослые особи (от 20 до 70 мм, без учета лопастей).

Перечисленные стадии мнемипсиса последовательно и быстро проходит при оптимальной температуре и достаточном питании, но следует подчеркнуть, что дефицит пищи приводит к весьма значительному уменьшению размеров животных на любой стадии развития. Это будет подробно обсуждено в специальном разделе.

Весовой и линейный рост мнемипсиса. Примем за основу экспериментальные данные по росту мнемипсиса, полученные при нескольких концентрациях пищи и температуре воды 26°C [21]. При этом в двух сериях опытов продолжительностью 16 и 18 суток рост завершился откладкой яиц созревшими особями (имевшими длину около 30 мм), что подтверждает успешность опытов.

Кривые роста массы были построены авторами [21] в углеродном эквиваленте (в мгС). Для одной из этих серий кривые роста были аппроксимированы нами [9] уравнением:

$$W_t = W_0 e^{kt} \text{ при } k(W) = 0,51, \quad (1)$$

где W_t - масса тела (мгС) в момент времени t , а $k(W)$ - удельная скорость роста массы (коэффициент роста). Данный коэффициент роста действителен лишь при использованных единицах массы.

Для перехода к уравнению линейного роста используем соотношение:

$$W(\text{мгС}) = 4.57 L^{1.64}, \quad (2)$$

где L - длина тела в мм. Это соотношение получено для черноморской популяции мнемипсиса [10].

Коэффициент линейного роста $k(L)$ можно вычислить, разделив коэффициент весового роста $k(W)$ на показатель степени в (2), т.е. $k(L) = 0.51 / 1.64 = 0.31$, откуда имеем:

$$L_t = L_0 e^{0.31t}. \quad (3)$$

Поскольку при вылуплении личинка имеет диаметр 0.3 – 0.4 мм [5], примем $L_0 = 0.35$. Это позволяет построить кривую линейного роста по уравнению (3) (рис.1, кривая 2).

Необходимо отметить, что коэффициент роста гребневиков постоянен лишь относительно и несколько снижается при вычислении для последовательных кратких отрезков времени [19]. Фактически в описанных опытах по росту начальная длина гребневиков составляла 17 мм, и максимальная удельная скорость роста была, видимо, пропущена. Во всяком случае, опубликованы данные о заметно большей скорости роста мнемипсиса при той же температуре и максимальной концентрации пищи [20]. В этом случае у мелких особей было достигнуто значение $k(W) = 0,8$.

Пользуясь описанным выше методом, по (2) вычислим $k(L)$ и получим второй вариант уравнения линейного роста:

$$L_t = 0,35 e^{0.49t},$$

по которому построим кривую более быстрого роста (рис.1, кривая 1). Для этого опыта сообщается [20], что животные достигали длины 30 мм примерно за 10 сут. По кривой 1 можно видеть, что длина 30 мм достигается за 9 сут. Это показывает верность наших расчетов.

Две полученные кривые будем считать вероятными вариантами линейного роста мнемипсиса в Черном море в разгар лета. С учетом колебаний в концентрации доступной пищи фактическая кривая роста будет находиться в промежутке между двумя кривыми на рис. 1. Температура в описанных опытах соответствовала таковой при основном пике нереста в Черном море, который наблюдался при 19 – 23°C [8] или даже при 24.5 – 26°C [2].

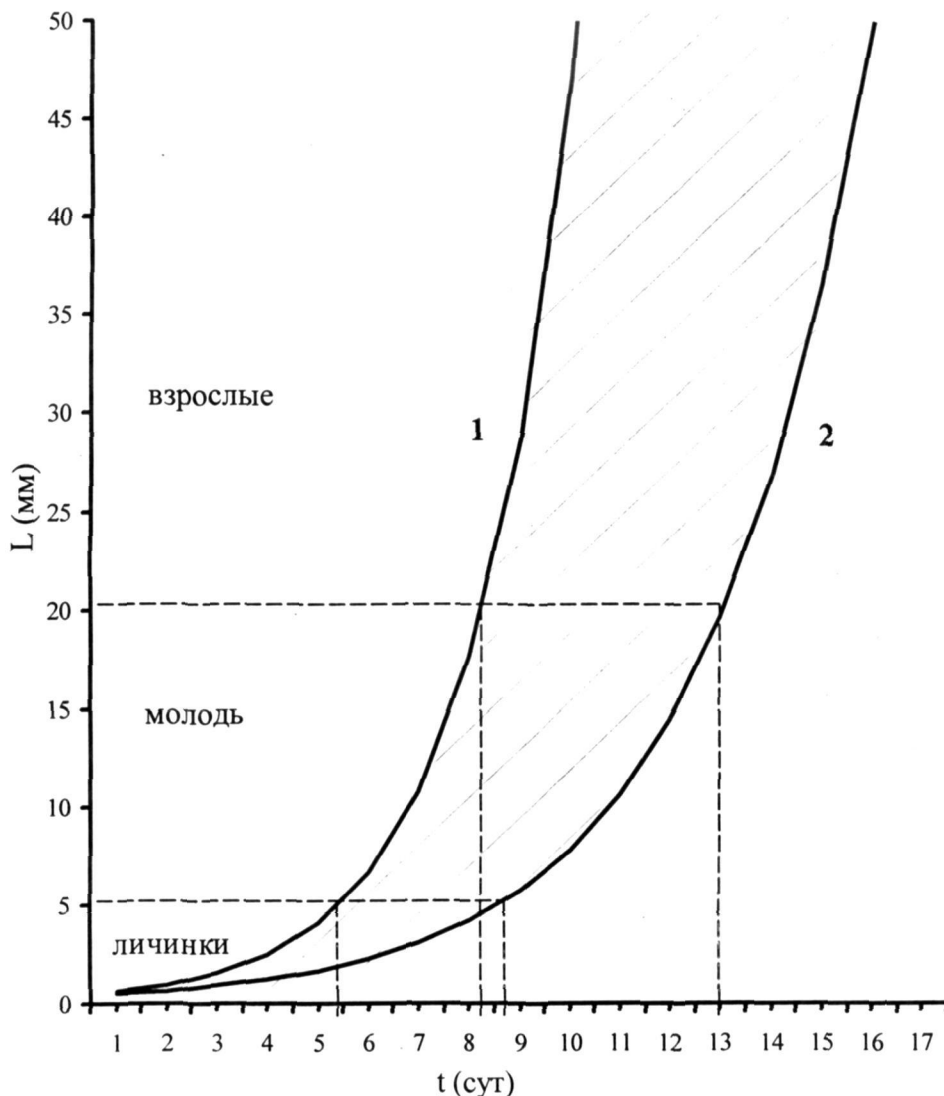


Рис. 1. Ожидаемая кривая линейного роста гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Черном море при максимальных летних температурах

Fig. 1. Expected curve of lineal growth of ctenophora *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea under maximum summer temperature

Основные особенности роста гребневиков. Анализ данных разных авторов о росте гребневиков позволяет заключить, что своеобразиие соматического роста гребневиков сводится к следующему:

1. При оптимальных условиях крайне высока удельная скорость роста (по сравнению с другими гидробионтами). При этом на значительных участках роста его удельная скорость (коэффициент роста) близка к постоянной ве-

личине, что позволяет аппроксимировать рост экспоненциальной кривой [3, 4, 9, 20, 21].

2. Резкие колебания в обводнении тканей, в зависимости от условий питания и роста [21].

3. Снижение относительного содержания углерода в сухой массе по мере увеличения размеров [21].

4. Способность значительно уменьшаться в размерах при недостатке пищи [11, 12, 15, 18, 22].

Все эти особенности делают размерно-весовые показатели гребневиков весьма лабильными, не привязанными жестко к возрасту животного. Уникальной является способность гребневиков значительно уменьшаться в размерах при голодании, причем пока не известны признаки, позволяющие отличить похудевшее животное от младшего по возрасту. Это явление назовем способностью к обратному росту и опишем его более подробно.

Способность к «обратному росту». На представителях родов *Beroe*, *Vallicula*, *Mnemiopsis* показана их способность сильно уменьшаться в размерах при голодании [11, 12, 15, 18, 22]. «Похудевшее» животное приобретает признаки особи более младшего возраста. Сведения о подобном явлении «обратного роста» нам известны только для некоторых личинок насекомых (проволочников), у которых при голодании личинка совершает линьки, последовательно уменьшаясь в размерах.

Взрослый мнемипсис при снижении концентрации пищи (в период нереста), прежде всего, прекращает откладку яиц и всю получаемую энергию тратит на обмен. Далее животное производит «углеродное разбавление» своих тканей [21], что помогает сохранить размеры и поддерживать обмен. И лишь в последнюю очередь включаются механизмы обратного роста.

Ранние личинки мнемипсиса голодание выдерживают 2 – 3 дня, затем смертность резко увеличивается. У личинки, выдержавшей голодание 6 – 7 дней, диаметр тела уменьшается до 0.2 мм [22].

Обратный рост показан и в опытах с черноморским мнемипсисом [11]. По этим данным, длина голодавших гребневиков за 15 суток (при температуре около 20⁰С) уменьшилась с 50 до 15 мм. При недостатке корма животное теряет в весе до 19 % ежедневно и погибает при потере около 90 % начальной массы [12, 13]. Это свойство мнемипсиса необходимо помнить при анализе данных по размерному составу гребневиков.

Размерный состав популяции и вопрос о сезонности нереста мнемипсиса. Изложенное выше о проявлении обратного роста убеждает, что размер мнемипсиса не может служить надежным критерием возраста [18]. В от-

личие от других животных размерная структура популяции гребневика не отражает возрастную структуру. К тому же, если для получения данных использованы сети с крупной ячейкой и не учтены личинки менее 5 мм длиной, то трудно уверенно судить о сезоне размножения животных.

Мнемипсис имеет четкий суточный ритм развития гонад и вымета яиц. В Черном море, в июле, нерест происходит ночью в течение 3 – 4 ч с пиком в 24 ч. При температуре выше 22⁰ период эмбрионального развития длится 11 – 16 ч [6]. Следовательно, ранние стадии личинок появляются днем, и может наблюдаться четкая суточная динамика размерного состава личинок. Действительно, в период массового размножения мнемипсиса 17 – 18 июля 1988 г., в слое 0 – 5 м личинки длиной до 1 мм давали пик обилия в 10 ч, а личинки длиной 1.0 – 1.5 мм – в 14 ч. Минимальная длина личинок в уловах в сетных ловах в 10 – 14 ч была 1 мм, а в период 17 – 21 ч возрастала до 2 – 4 мм [8]. При этом вертикальное распределение личинок длиной до 1 мм дает представление о глубинах, на которых происходит нерест взрослых особей.

Как видно по рис. 1, личинки через сутки после вылупления могут иметь длину до 0.6 – 0.9 мм, через 3 сут - 1.5 мм. Соответственно, личинки длиной до 2 мм имеют возраст, при успешном развитии, не более 3 – 6 суток, а личинки длиной 5 мм – возраст не более 6 – 9 суток. Уже упоминалось, что у личинки, выдержавшей голодание 6 – 7 дней, диаметр тела уменьшается до 0.2 мм [22]. Поэтому обилие в море нормально развитых ранних личинок очень показательно, оно указывает на происходящий или совсем недавний массовый нерест и адекватные условия развития личинок.

Прямые доказательства массового нереста мнемипсиса в Черном море (микроскопические наблюдения за формированием половых продуктов, выметом яиц, вылуплением личинок) получены экспериментально в судовой лаборатории 17 – 18 июля 1988 г. [5, 6] и с 19 по 22 июля 1992 г. при температуре (в лаборатории) 19 – 24⁰С [8]. В 1990 г. личинки длиной менее 2 мм во время рейса с 20 августа до 3 сентября встречали лишь единично, пока

они в массе не были встречены с 8 по 11 сентября 1990 г. [7].

Высокая численность личинок длиной 1 – 2 мм в планктоне является надежным критерием идущего нереста и не может быть следствием массового «похудения», которое обязательно сопровождается высокой смертностью личинок.

Во всех описанных случаях нерест мнемипсиса наблюдался фоне высокой температуры воды (19 – 24°C), при большой концентрации кормового зоопланктона и наличии скоплений нерестующих особей гребневика. Соответственно, такие условия можно считать типичными для активного размножения популяции черноморского мнемипсиса.

С описанных позиций и с учетом личного опыта рассмотрим некоторые данные по размерной структуре популяций мнемипсиса. У берегов США (в заливе Нарагансет) мнемипсис обилен с середины июля до октября. После зимы почти все животные – крупнее 4 см (без лопастей), и хотя максимальная длина там равна 7 см (с лопастями – 9 см), немногие особи приближаются к верхнему пределу [16]. По нашему мнению, это означает, что зимой многие животные испытывают недостаток пищи и уменьшаются в размерах.

У входа в Севастопольскую бухту Черного моря длительные наблюдения проводили

с использованием сетки с ячейей 0.5 мм [13]. Зимой здесь встречались мнемипсисы длиной 10 – 15 мм. Но это, по нашему мнению, не молодь, а перезимовавшие животные, сильно уменьшившиеся в размерах. В марте, с увеличением обилия пищи, начинается рост размеров мнемипсиса, а в июле особи мельче 5 мм составляют 50 – 87 % популяции, что на фоне высокой температуры и большой концентрации корма естественно объяснить размножением, хотя ранние личинки и вымет яиц не были отмечены при данной методике.

В Голубой бухте (кавказский берег Черного моря) длина животных в декабре была 27 мм, до марта составляла 17 – 21 мм, а в июле или августе средняя длина падала до 2 мм [14]. Так что наличие летнего нереста мнемипсиса очевидно.

В то же время для кавказского побережья указываются растянутые сроки размножения мнемипсиса. Утверждается даже, что размножение происходит с мая по ноябрь, а иногда в течение всего года [1]. Сходный вывод о режиме размножения мнемипсиса сделан по материалам, полученным у берегов Турции [17]. Эти заключения не основаны на данных по вымету яиц или массовому присутствию личинок длиной 1 – 2 мм, и потому требуются дополнительные свидетельства нереста мнемипсиса за пределами летнего периода.

1. Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. Динамика возрастной структуры популяции гребневиков *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata* у кавказского побережья Черного моря в 2000 г. / Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря. - М.: Наука, 2002. - С. 272 - 288.
2. Воловик С. П. (ред.). Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (А. Agassiz) в Азовском и Черном море: биология и последствия вселения. - Ростов-на-Дону: АзНИИРХ, 2000. - 500 с.
3. Заика В. Е. Рост гребневиков и медуз // Зоол. журн. - 1972 - **51**, вып.2. - С. 179 - 189.
4. Заика В. Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов. - К.:Наук. думка, 1983. - 206 с.
5. Заика В. Е., Сергеева Н. Г. Морфология и развитие гребневика - вселенца *Mnemiopsis mccradyi* (Stenophora, Lobata) в условиях Черного моря // Зоол. журн. - 1990 - **69**, вып.2 - С. 5 - 11.
6. Заика В. Е., Сергеева Н. Г. Суточные изменения структуры популяции и вертикального распределения гребневика *Mnemiopsis mccradyi* Mayer (Stenophora) в Черном море // Гидробиол. журн. - 1991 - **27**, № 2 - С. 15 - 19.
7. Заика В. Е., Иванова Н. И. Гребневик *Mnemiopsis mccradyi* в осеннем гипонейстоне Черного моря // Экология моря. - 1992. - Вып. 42. - С. 6 - 10.
8. Заика В. Е., Ревков Н. К. Анатомия гонад и режим размножения гребневика *Mnemiopsis* sp. в Черном море // Зоол. журн. - 1994. - **73**, 3. - С. 5 - 10.
9. Заика В. Е. Аллометрия скоростей роста, питания и метаболизма гребневиков и медуз // Экология моря. - 2002. - Вып. 59 - С. 42 - 47.
10. Павлова Е. В., Минкина Н. И. Дыхание черноморского гребневика - вселенца (Stenophora, Lobata, *Mnemiopsis*) // Докл. НАНУ. - 1993. - **333**, № 5. - С. 682 – 683.

11. Сергеева Н. Г., Заїка В. Е., Михайлова Т. В. Питание гребневика *Mnemiopsis mccradyi* в условиях Черного моря // Экология моря. - 1990. - Вып. 35. - С. 18 - 22.
12. Финенко Г. А., Аболмасова Г. И., Романова З. А. Питание, потребление кислорода и рост гребневика *Mnemiopsis mccradyi* в зависимости от концентрации пищи // Биология моря. - 1995. - 21, № 5. - С. 315 - 320.
13. Финенко Г. А., Романова З. А. Популяционная динамика и энергетика гребневика *Mnemiopsis leidy* в Севастопольской бухте // Океанология. - 2000. - 40, № 5 - С. 720 - 728.
14. Хорошилов В. С., Лукашева Т. А. Изменения зоопланктонного сообщества Голубой бухты после вселения в Черное море гребневика мнеміопсиса // Океанология. - 1999. - 39, № 4. - С. 567 - 572.
15. Greve W. Cultivation experiments on North Sea ctenophores // Helgol. wiss. Meeresunters. - 1970. - 20, N1 - 4. - P. 304 - 317.
16. Kremer P., Nixon S. Distribution and abundance of the ctenophore, *Mnemiopsis leidy* in Narragansett Bay // Estuar. a. Coastal Sci. - 1976. - 4. - P. 627 - 639.
17. Mutlu E. Distribution and abundance of ctenophores and their zooplankton food in the Black Sea. II. *Mnemiopsis leidy* // Mar. Biology. - 1999. - 135. - P. 603 - 613.
18. Pianka H. D. Ctenophora / Reproduction of marine invertebrates / Eds. Giese A. C., Pearse J.S. 1974. - 1. - P. 201 - 265.
19. Reeve M. R., Walter M. A. Nutritional ecology of ctenophores - a review of recent research // Advances in mar. Biol. - 1978. - 15. - P. 249 - 287.
20. Reeve M. R., Walter M. A., Ikeda I. Laboratory studies of ingestion and food utilization in lobate and tentaculate ctenophores // Limnol. and Oceanogr. - 1978. - 23, N 4. - P. 740 - 751.
21. Reeve M. R., Syms M. A., Kremer P. Growth dynamics of ctenophore (*Mnemiopsis*) in relation to variable food supply. I. Carbon biomass, feeding, egg production, growth and assimilation efficiency // J. Plankton Res. - 1989. - 11, N 3 - P. 535 - 552.
22. Stanlaw K. A., Reeve M. R., Walter M. A. Growth, food, and vulnerability to damage of the ctenophore *Mnemiopsis mccradyi* in its early life history stages // Limnol. Oceanogr. - 1981. - 26, N 2 - P. 224 - 234.

Поступила 02 марта 2005 г.

Про зв'язок розмірної структури *Mnemiopsis leidy* у Чорному морі з динамікою його росту і розмноження. В. Є. Заїка. З'ясовано, що *Mnemiopsis leidy*, як і іншим реброплавам притаманні як швидкий лінійний ріст, наближений до експоненційного, так і здатність до «зворотнього росту» в умовах дефіциту їжі. В такому випадку розміри і морфологія організмів, що «схудли» не дозволяють відрізнити їх від молодших за віком особин. Через таку особливість розмірна структура популяції мнеміопсиса не може бути підставою для міркувань про вікову структуру. Зокрема, дрібні, особини (довжиною до 5 мм), що зустрічаються в невеликій кількості можуть бути дорослими, але «схудлими» організмами. Саме тому, періоди нересту мнеміопсиса необхідно визначати за масовою кількістю личинок довжиною 1 – 2 мм та активним відкладанням яєць тваринами. Описані випадки явного нересту, особливості росту і розвитку личинок мнеміопсиса у Чорному морі.

Ключові слова: *Mnemiopsis leidy*, лінійний ріст, «зворотній» ріст, розмірний склад

About the connection of *Mnemiopsis leidy* size structure in the Black Sea with dynamics of its growth and reproduction. V. E. Zaika. It has been shown that *Mnemiopsis leidy* like the other ctenophora has very fast linear growth close to exponential one. It is important these animals are "capable under deficiency of food to "reverse growth" (size diminishing) and morphology of diminished animals don't permit to define true age of them. Due to of this feature, on size structure of *Mnemiopsis* populations it is not possible to judge about their age structure. In particular, individuals with length up to 5 mm when they are in small numbers, they can be not juvenils but diminished adults. Therefore, for *Mnemiopsis* it is necessary to distinguish the periods of spawning by mass quantity of larva with length 1 – 2 mm and active laying eggs by animals. Cases of obvious spawning are described and features of growth development of *Mnemiopsis* lava in the Black Sea.

Key words: *Mnemiopsis leidy*, linear growth, "reverse growth", size composition