

ВЛИЯНИЕ СОСТАВА ПИЩИ И ТЕМПЕРАТУРЫ НА СКОРОСТЬ ПИТАНИЯ ГРЕБНЕВИКА-ВСЕЛЕНЦА *MNEMIOPSIS LEIDYI* A. AGASSIZ *IN SITU*

© 2013 Финенко Г.А., Аболмасова Г.И., Дацык Н.А., Романова З.А., Аннинский Б.Е.

Институт биологии южных морей Национальной Академии Наук Украины, Севастополь, пр. Нахимова, 2; e-mail: gfinenko@gmail.com

Поступила в редакцию 21.02.2013

На основе изучения качественного и количественного состава пищи гребневи́ков *Mnemiopsis leidyi* оценена интенсивность питания животных в шельфовой зоне северо-западной части Черного моря в 2009–2010 гг. Показано, что интенсивность потребления различных видов жертв, показателем которой служит величина осветлённого гребневи́ками в единицу времени объёма воды, определяется видовой принадлежностью пищевых объектов. Максимальная величина отмечена при потреблении личинок *Bivalvia* – $400 \text{ л} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$ и минимальная — при потреблении копепод – около $35 \text{ л} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$. Интенсивность питания гребневи́ков в диапазоне температур 13–27°C увеличивается с повышением температуры, но при повышении температуры выше 27–28° наблюдается снижение интенсивности питания. Полученные данные использованы для оценки скорости выедания популяцией гребневи́ков отдельных групп пищевых организмов и всего кормового зоопланктона в целом. Выедание групп, как и всего мезопланктона, в 2009–2010 гг. было значительно ниже, чем в предыдущие годы, что свидетельствует о снижении пресса популяции мнемии́псиса на зоопланктонное сообщество.

Ключевые слова: гребневи́ки, состав пищи, осветлённый объём, скорость питания, суточный рацион, выедание.

Введение

Численность некоторых видов желетелых и частота их появления в отдельных районах Мирового океана в последние десятилетия увеличиваются, расширяются географические границы их распространения, что приводит порой к разрушительным последствиям для экосистемы [Brodeur et al., 1999; Mills, 2001; Lynam et al., 2004; Purcell, 2005]. *Mnemiopsis leidyi*, гребневи́к, вселившийся в Чёрное море в 1980-х гг., постоянно расширяет свой ареал и обнаруживается всё в новых районах. Он проник в большинство южных морей: в Азовское, Мраморное, Эгейское, Каспийское, различающихся по пищевым и температурным условиям; в 2006 г. был обнаружен в Северном и Балтийском морях [Voersma et al., 2007] и в

2005–2009 гг. – в разных районах Средиземного [Воеро et al., 2009].

Температура является важнейшим фактором, определяющим условия развития популяции желетелых [Kremer, 1994]. Так, при высокой температуре отмечены высокие величины численности и продукции у гребневи́ка *Mnemiopsis leidyi*, пяти видов сцифомедуз, 6 видов гидромедуз и 2 видов сифонофор [Purcell, 2005]. Тем не менее, до сих пор действие температуры на энергетические параметры мнемии́псиса и, в частности, на параметры пищевого поведения недостаточно изучены.

Скорости питания желетелых (и не только) значительно более вариабельны, чем скорости метаболизма, что связано с различиями в морфологии жертв и их поведении. В экспериментальных

исследованиях, как правило, в качестве пищи для мнемииопсиса использовали копепод, однако, в природе состав пищи гребневиков значительно более разнообразен. Показано, что скорость потребления разных видов жертв может сильно различаться. Так, рацион медузы *Aurelia aurita* и осветлённый объём на личинках моллюсков были соответственно в 10 и 100 раз выше, чем на ракообразных [Purcell, 1997]. Таким образом, состав пищи может в значительной степени определять скорость её потребления, вклад хищника в скорость смертности всех функциональных групп зоопланктона и его влияние на видовую структуру планктонного сообщества.

Цель работы – на основе исследования питания гребневика *Mnemiopsis leidy in situ* определить скорость потребления различных групп пищевых организмов и влияние температуры на интенсивность питания, а также оценить трофический пресс популяции мнемииопсиса на отдельные группы и всего кормового мезопланктона в прибрежных районах Крымского побережья Чёрного моря.

Материал и методы

Пищевой спектр и скорость потребления пищи гребневиками *M. leidy* в естественных условиях изучали с марта 2009 по сентябрь 2010 г. Мнемииопсисов с жертвами в гастральной полости отбирали на 3-х станциях на шельфе Чёрного моря у Севастополя, фиксировали 4%-м формалином и в лаборатории в камере Богорова под бинокуляром определяли количество и видовой состав пищевых организмов стандартным методом счёта зоопланктона. На основе полученных результатов и определённых ранее в лабораторных экспериментах величин времени переваривания пищи [Финенко и др., 2010] рассчитывали две основные количественные характеристики питания гребневиков: величину осветлённого в единицу времени объёма воды, то есть объёма воды, содержащего количество пищевых объектов, равное потреблённому,

и суточные рационы. Сырой вес личинок (< 10 мм) и взрослых гребневиков (> 10 мм) определяли по уравнениям регрессии, связывающим длину и вес животных [Finenko et al., 2003]. Содержание сухого вещества в теле мнемииопсисов всех размеров принимали равным 2.2% сырого.

Одновременно на одной мониторинговой станции в шельфовой зоне сетью Джеди отбирали пробы зоопланктона вертикальными ловами от дна до поверхности (60–0 м). Пробы фиксировали 4%-м формалином и обрабатывали в лаборатории счётно-весовым методом. Общую биомассу мезозоопланктона рассчитывали по численности и индивидуальной массе планктонных организмов и их стадий [Петипа, 1957]. К кормовому зоопланктону относили всех планктонных животных, кроме динофлагеллят *Noctiluca scintillans* и желетелых организмов.

Скорость выедания популяцией гребневиков отдельных групп и всего кормового зоопланктона была рассчитана на основе величин осветлённого объёма, численности и размерной структуры популяции мнемииопсиса, а также видового состава мезопланктона в исследуемый период.

Статистическую обработку данных проводили с использованием математического аппарата программы Microsoft Excel 2002.

Результаты

Пища гребневиков в течение периода наблюдений включала мезозоопланктон – все стадии планктонных копепод *Acartia clausi* и *A. tonsa*, *Oithona similis* и *O. davisae*, *Calanus euxinus*, кладоцер *Penilia avirostris* и *Pleopis polyphemoides*, аппендикулярий *Oikopleura dioica*, а также меропланктон – велигеры *Bivalvia* и *Gastropoda* (рис.1). Доля копепод в гастральной полости гребневиков снижалась от зимы к лету с 70–80% до 30% общей численности, кладоцер, напротив, увеличивалась с мая по сентябрь. Аналогичные изменения наблюдали и в планктоне

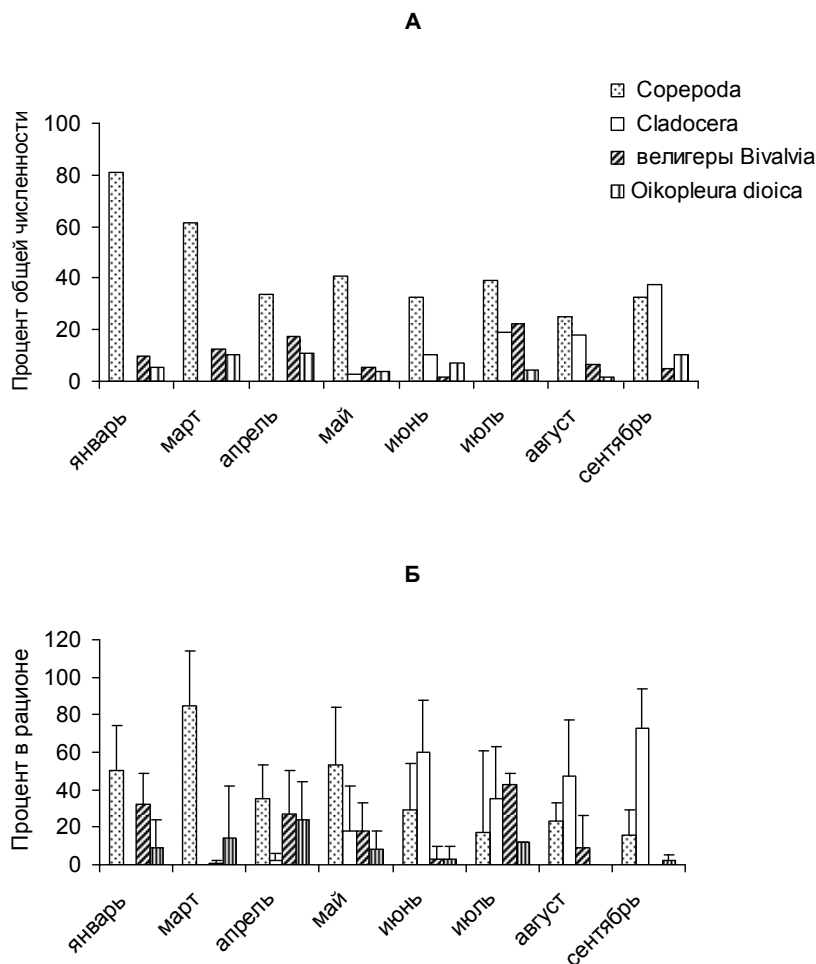


Рис. 1. Процентное соотношение отдельных групп кормового зоопланктона в гастральной полости *M. leidy* (А) и в планктоне шельфа (Б) (среднее \pm стандартное отклонение) в январе – сентябре 2010 г.

шельфовой зоны. Наряду с копеподами и кладоцерами личинки двустворчатых моллюсков и *O. dioica* составляли значительную долю пищи в разное время года – максимальная доля велигеров двустворчатых моллюсков была в апреле (18%) и июле (22%), ойкоплевры (10–11%) – в марте – апреле и сентябре и совпадала по времени с максимальным развитием их в планктоне.

Интенсивность потребления различных видов жертв, показателем которой может служить величина осветлённого гребневиками в единицу времени объёма воды, при прочих равных условиях определяется видовой принадлежностью пищевых объектов. Максимальная величина отмечена при потреблении личинок *Bivalvia* – $400 \text{ л} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$ и минимальная – при потреблении копе-

под – около $35 \text{ л} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$. Величина осветлённого объёма на Copepoda достоверно отличается от таковой на других видах пищи ($p < 0.01$), различия между величинами при потреблении Cladocera, велигеров *Bivalvia* и ойкоплевры не достоверны ($p > 0.05$). Отметим, что эти величины очень вариабельны как при потреблении одного вида жертв (Cv от 80% на Copepoda до 242% на *Bivalvia*), так и на разных пищевых объектах (рис. 2).

Связь между величиной осветлённого мнемипсисом объёма воды и содержанием углерода в теле потребителей была проанализирована в 3-х температурных интервалах (11–15, 19–25 и 26–29°C) на 4-х группах жертв (копеподы, кладоцеры, личинки *Bivalvia* и общий кормовой зоопланктон) (рис. 3). При

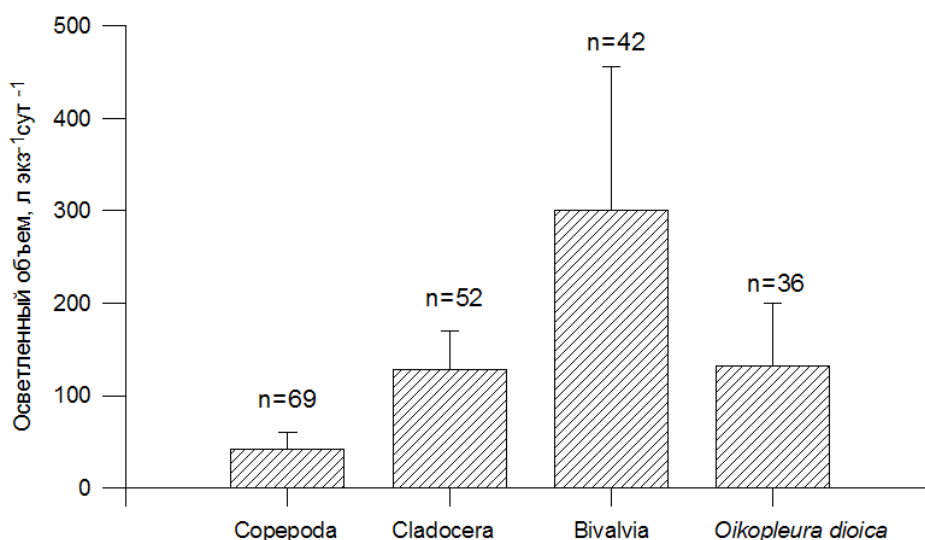


Рис. 2. Величины осветлённых объёмов воды (средняя \pm стандартная ошибка) при потреблении *M. leidy* разных групп кормового зоопланктона.

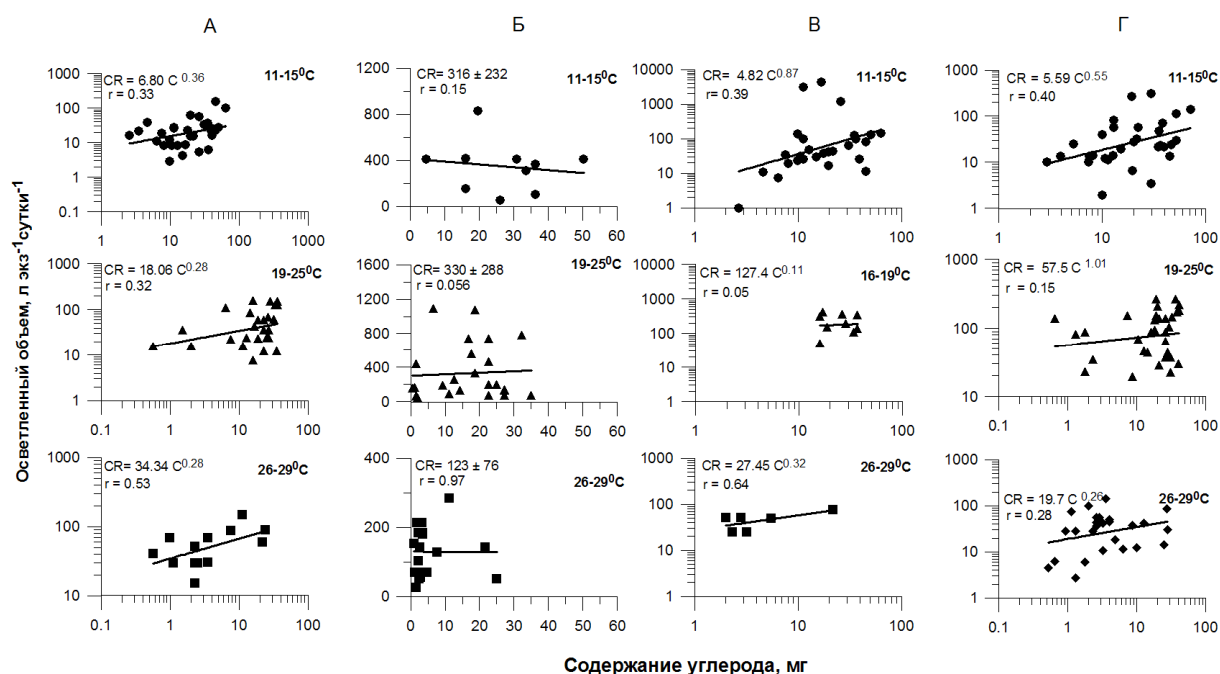


Рис. 3. Связь между величиной осветлённого объёма и содержанием углерода в теле *M. leidy* при потреблении Copepoda (А), Cladocera (Б), велигеров Bivalvia (В), кормового зоопланктона (Г) в трёх температурных диапазонах.

всех температурах величина осветлённого объёма несколько увеличивается по мере увеличения массы гребневиков при потреблении Copepoda, Bivalvia и всего кормового зоопланктона, в то время как при потреблении кладоцер она остаётся постоянной с характерными значениями в каждом температурном диапазоне (рис. 3Б).

На примере копепод (так как они всегда присутствуют в рационе) приве-

дена общая картина связи между величиной осветлённого объёма и факторами, её определяющими: массой тела гребневиков, численностью кормового зоопланктона и температурой (рис. 4). Как показано выше, прослеживается некоторая тенденция к повышению величины осветлённого объёма с увеличением массы тела гребневиков (рис. 4А) и постоянство её во всём диапазоне пищевых концентраций (рис. 4Б).

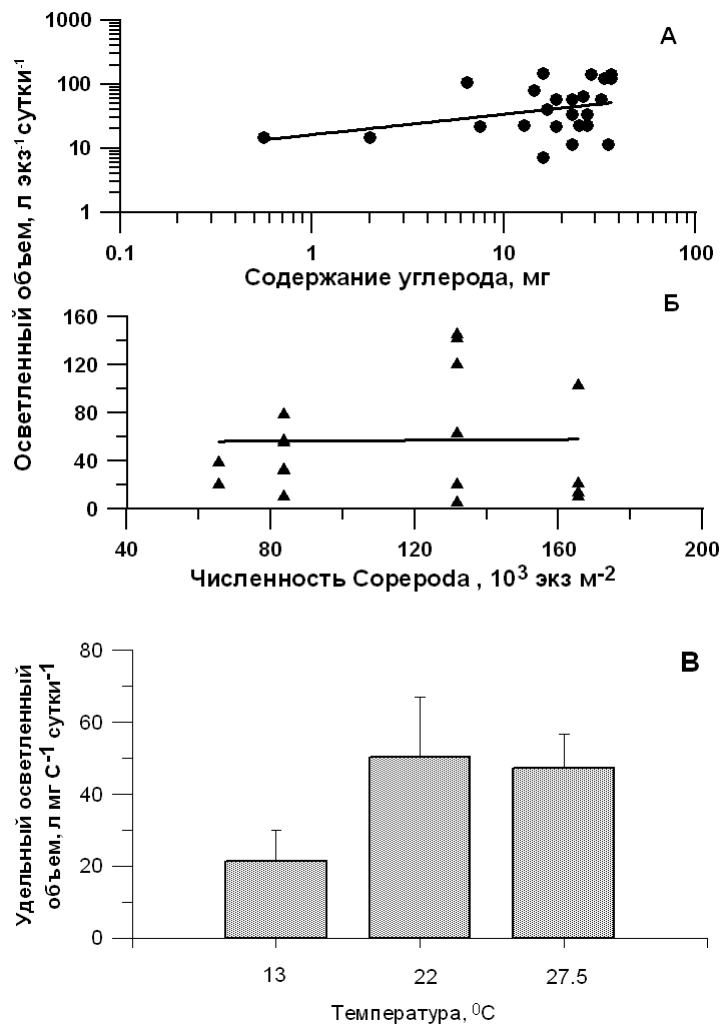


Рис. 4. Связь между величиной осветлённого объёма и содержанием углерода в теле *M. leidy* (А), численностью копепод (Б) и температурой (В), А и Б – при температуре 15–19 °С.

При анализе температурной зависимости интенсивности питания мы объединили данные в три группы: 1. температурный диапазон 10–15 °С (средняя температура 13 °С), 2. диапазон 19–25 °С (средняя температура 22 °С), 3. средняя температура 27.5 °С (интервал 26–29 °С) (рис. 4В). Наибольшее влияние на интенсивность питания гребневиков оказывает повышение температуры от 13 до 22 °С с Q_{10} равным 4.5 (рис. 5), выше 27 °С наблюдается некоторое снижение. Во всём исследованном температурном диапазоне (13–27 °С) Q_{10} осветлённого объёма составляет около 1.5. По-видимому, можно полагать, что оптимальной температурой для питания мнемнописиса является температура 24–25 °С.

Второй ключевой показатель интенсивности питания животных – суточный рацион, являющийся производной величины осветлённого объёма и концентрации пищи. В отличие от величины осветлённого объёма, эта величина в природных условиях обнаруживает более тесную корреляцию с массой хищника, особенно в широком диапазоне весов при высокой температуре, когда в популяции наряду с крупными появились мелкие животные (рис. 6). Удельные суточные рационы гребневиков в температурном диапазоне 10–15 °С изменялись от 0.05 до 39% (среднее 4.8 ± 1.1), от 0.25 до 153% (среднее 16.3 ± 4.7) и от 0.25 до 16.3% С тела (среднее 19.8 ± 8.4) в интервале 19–25 °С и 26–29 °С соответственно.

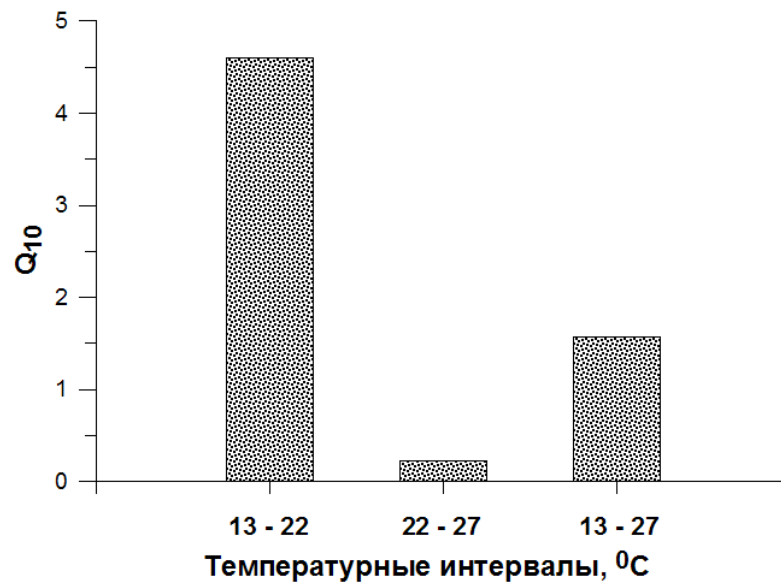


Рис. 5. Значения величины Q_{10} осветлённого мнемипсисом объёма воды при потреблении кормового зоопланктона в диапазоне температур 13–27 °C.

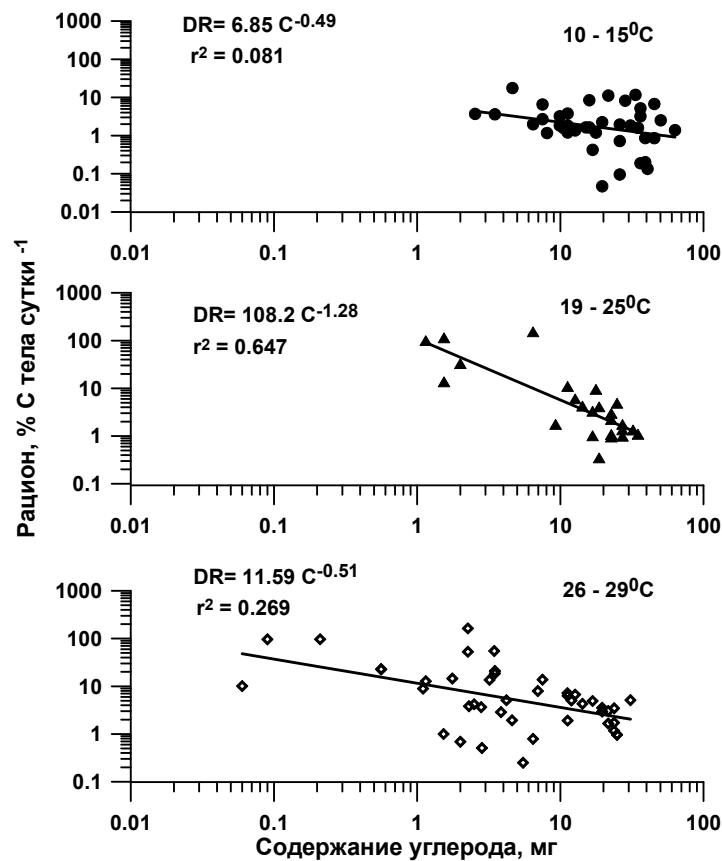


Рис. 6. Связь между удельным суточным рационом и содержанием углерода в теле *M. leidy* в трёх температурных диапазонах.

Рассчитанные для каждой группы жертв уравнения связи между величиной облавливаемого объёма, массой тела гребневиков и температурой, а также размерный состав и численность популяции гребневиков (рис. 7) были

положены в основу определения скорости выедания отдельных групп и всего кормового зоопланктона популяцией мнемипсиса в летние месяцы (май – сентябрь) 2009–2010 гг. (рис. 8).

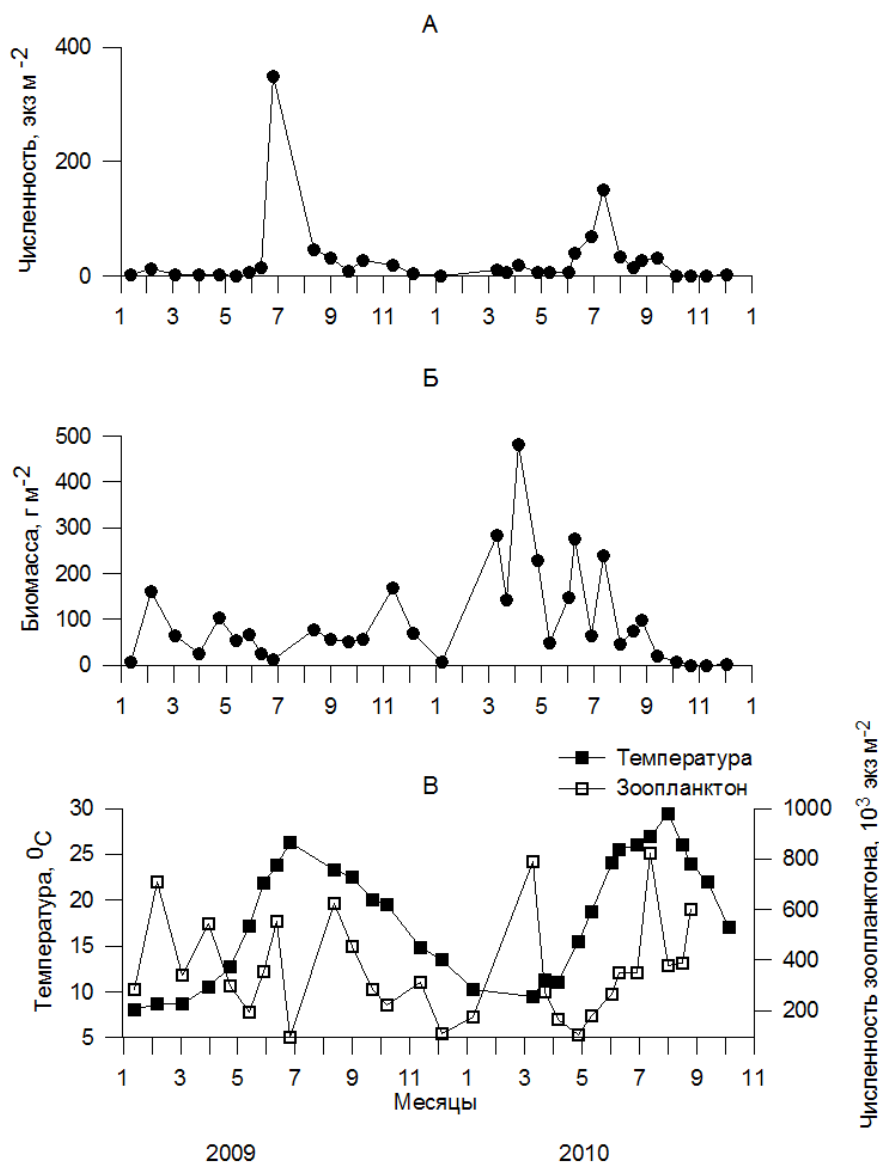


Рис. 7. Численность, биомасса *M. leidy* (А, Б), численность кормового мезопланктона и температура воды (В) на шельфе Чёрного моря в 2009–2010 гг.

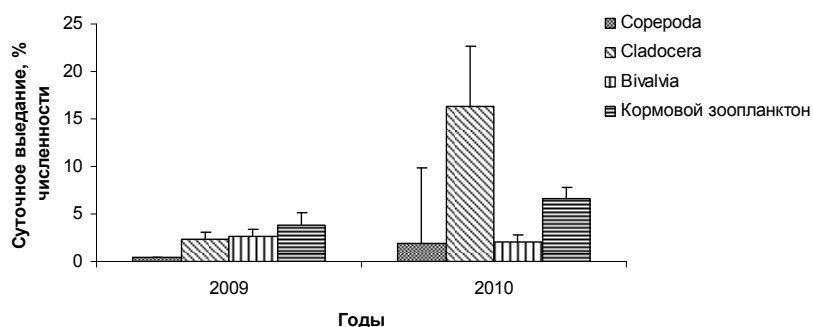


Рис. 8. Суточное выедание отдельных групп и всего кормового зоопланктона (средняя \pm стандартная ошибка) популяцией *M. leidy* в летние месяцы 2009–2010 гг.

Все группы в оба года выедались с очень небольшой скоростью: в 2009 г. не более 3% численности кладоцер и велигеров *Bivalvia* в сутки, и лишь 1% –

копепод. В 2010 г. выедание кладоцер было значительно выше, чем других групп. Выедание всего кормового зоопланктона популяцией гребневиков в

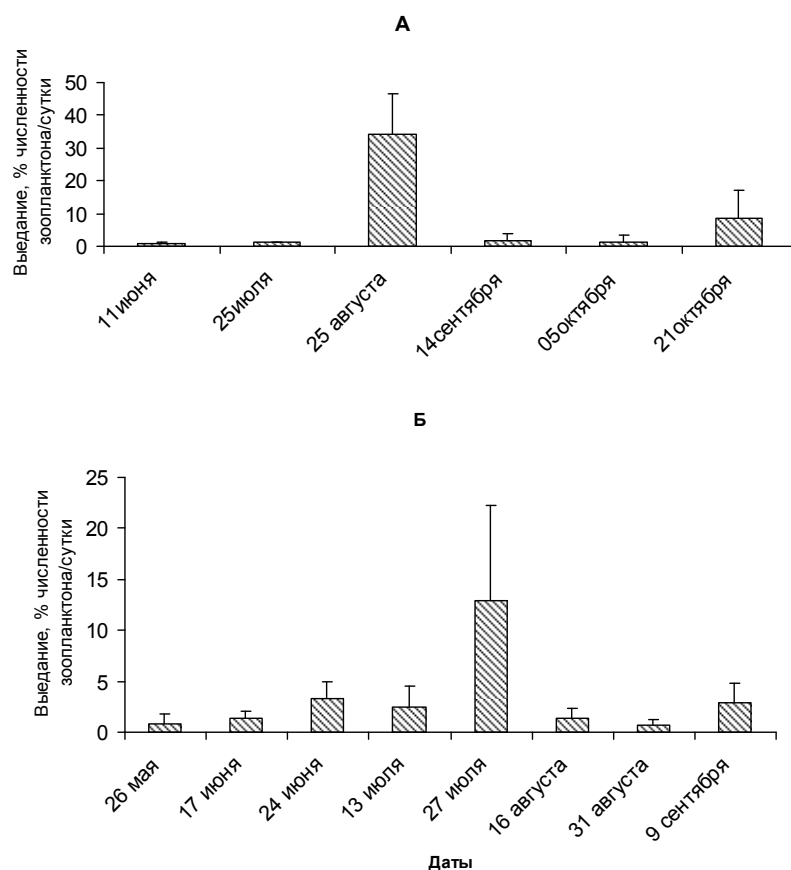


Рис. 9. Выведение кормового зоопланктона популяцией *M. leidyi* (среднее \pm стандартное отклонение) в шельфовой зоне Чёрного моря в 2009 (А) и 2010 (Б) гг.

среднем за лето в 2009 и 2010 гг. также было очень низким (3.8 ± 1.3 и 6.6 ± 1.2 соответственно) с кратковременным увеличением в конце июля – августе (рис. 8, 9). Среднелетняя численность и биомасса гребневиков в эти годы была достаточно близка (49.8 и 53.2 экз \cdot м $^{-2}$ и 39.1 и 37.9 г \cdot м $^{-2}$). Надо отметить, что в 2009 г. сезонная динамика мнемипсиса отличалась от всех предшествующих лет: максимальная биомасса на шельфе отмечена зимой – в феврале (около 200 г \cdot м $^{-2}$), летом она не превышала 100 г \cdot м $^{-2}$. В оба года численность *M. leidyi* в летние месяцы (май – сентябрь) была значительно ниже, чем в предшествующие годы (в среднем 146 и 39 экз \cdot м $^{-2}$ в 2009 и 2010 гг. против 250 экз \cdot м $^{-2}$ в 2008 г.), одной из причин чего было раннее появление – в первой декаде июля в период интенсивного размножения *M. leidyi* – другого гребневика – *Beroe ovata*, быстро подавившего развитие популяции мнемипсиса. Таким образом, в эти годы популяция мнемипсиса

не контролировала зоопланктонное сообщество в изучаемом районе.

Обсуждение

Оценка скорости питания по содержанию гастральной полости характеризует особенности питания животных в рассматриваемый период времени в изучаемом районе, так как основана на истинном потреблении в естественных пищевых условиях, включающих различные типы жертв и их концентрацию.

Напротив, лабораторные пищевые эксперименты могут приводить к артефактам из-за ограничения, как в объёме, так и в типе жертв и их плотности. Результаты лабораторных пищевых экспериментов могут быть широко экстраполированы, в то время как результаты по содержанию гастральной полости ограничены специфическим местом и условиями в момент сбора. Такие исследования очень трудоёмки, так как для них требуется большое количество животных, включающих

соответствующий диапазон типов жертв и концентраций, но они дают объективную информацию о пищевом статусе популяции и пищевых отношениях в планктонной цепи в данном районе.

Наши наблюдения показали, что диета гребневи́ков в шельфовой зоне Чёрного моря в период наблюдений была представлена большим количеством типов жертв с сезонной сменой доминирующих пищевых организмов. Копеподы преобладали в зимне-весенние месяцы, составляя от 40 до 70% общей численности жертв в гастральной полости. *Cladocera* заняли доминирующее положение в пищевом комке гребневи́ков в летние месяцы, несмотря на то, что их численность в планктоне была сравнима с численностью копепод. Личинки моллюсков были значительно более многочисленны в диете по сравнению с морем. Вместе с тем, их доля в общем рационе была ниже, чем в разовом пищевом комке. Причина этого – значительно более продолжительное время переваривания снабжённых жёсткой раковиной велигеров по сравнению с планктонными ракообразными. Если среднее время переваривания ракообразных при температуре $22 \pm 2^\circ\text{C}$ составляло около 1 ч, то велигеров – в 6 раз больше.

Различия в величинах скорости облова разных пищевых организмов связаны, с одной стороны, с поведенческими особенностями жертв (скоростью движения, способностью избегать хищников и частотой столкновений с ними) и их распределением в пространстве, то есть со степенью агрегированности. С другой стороны, использование разных способов лова жертв (с помощью реснитчатого покрытия аурикул в случае мелких и малоподвижных жертв – икры рыб, велигеров *Bivalvia*) и захватом оральными лопастями (в случае крупных подвижных – копепод) также может определять эффективность и скорость лова пищевых организмов [Wagett, Costello, 1999]. Ларсон [Larson, 1987] показал, что медленно плавающие объекты, такие, как велигеры моллю-

сков, улавливаются чаще, чем взрослые копеподы. Это хорошо согласуется с величинами эффективности лова, приведёнными в работе Мадсен и Риисгард [Madsen, Riisgård, 2010]: велигеры моллюсков улавливались со 100%-й эффективностью, коловратки (*Brachionus plicatilis*) и взрослые копеподы (*Acartia tonsa*) – менее эффективно (70 и 47%, соответственно).

Что касается полученной нами относительно слабой связи между величиной осветлённого объёма и массой тела гребневи́ков в разных температурных условиях, то нужно заметить, что диапазон весов животных различался в исследованных интервалах температур. Наиболее полно, с массой $4.6\text{--}50.2 \text{ мг}\cdot\text{С}\cdot\text{экз}^{-1}$ (длина 22–70 мм), были представлены животные в популяции при температуре 11–15 °С. При температуре 19–25 °С популяция состояла из гребневи́ков средних размеров длиной 11–50 мм ($0.6\text{--}35.0 \text{ мг}\cdot\text{С}\cdot\text{экз}^{-1}$). В результате летнего размножения при 26–29 °С в популяции появляются мелкие гребневи́ки и диапазон весов сдвигается в сторону низких величин $1.0\text{--}20.0 \text{ мг}\cdot\text{С}\cdot\text{экз}^{-1}$. Возможно, узкий диапазон весов, различающихся только на порядок, обусловил невысокие коэффициенты корреляции между рассматриваемыми величинами. Тем не менее, отношение между массой тела и величиной осветлённого объёма было статистически достоверным при температуре 10–15 °С для копепод, бивальвий и всего кормового зоопланктона, а также при 26–29 °С – для копепод ($p < 0.05$). Более высокая достоверность отмечена между величиной суточного рациона и массой тела при 16–19 °С и 26–29 °С ($p < 0.001$). В целом, величины осветлённого объёма, оцененные по содержанию гастральной полости гребневи́ков, оказались выше, чем полученные в лабораторных экспериментах при ограниченных объёмах контейнеров [Финенко и др., 2005; Purcell, 2009; Granhag et al., 2011].

Исследования влияния температуры на пищевые характеристики желетелых

очень немногочисленны. В острых опытах (кратковременная акклимация гребневиков к температуре эксперимента) по скорости потребления и переваривания пищи, проведённых на *M. leidy* из Каспийского моря в температурном диапазоне 12–27 °С выявлено, что влияние температуры на величину осветлённого объёма было значительным: Q_{10} в интервале 12–20 °С составляло 3.81, в интервале 20–27 °С – 1.91 [Rowshantabari et al., 2012], что близко к полученным нами для природных условий. Время переваривания пищи уменьшалось с повышением температуры с Q_{10} равным 1.67 во всём исследованном температурном диапазоне. Однако, одновременно с сокращением времени переваривания в опыте увеличивалось количество потреблённых жертв: при 12 °С пятимиллиметровый *M. leidy* в течение 10 мин в среднем потреблял 1.4 *Acartia*, в то время как при 27 °С – 3.5. Возможно, этими различиями в числе жертв, особенно у таких мелких гребневиков, можно объяснить более низкое Q_{10} времени переваривания по сравнению с Q_{10} величины осветлённого объёма. Тенденция к снижению интенсивности питания *M. leidy* при температуре выше 27 °С, отмеченная нами, наблюдалась также Парселл [Purcell, 2009]. Некоторым подтверждением нашего заключения о неблагоприятном воздействии высокой температуры на жизнедеятельность *M. leidy* может служить тот факт, что в 2010 г. при повышении температуры поверхностного слоя до 30 °С основная масса гребневиков находилась значительно ниже – в слое 25–60 м (устное сообщение С. Игнатьева). Плодовитость при этом была самой низкой за все годы наблюдений (около 5 яиц/день).

Более обширные исследования проводились по влиянию температуры на метаболизм животных. Установлено, что скорость дыхания и экскреции у мнемииописа чувствительны к температуре: в широком температурном диапазоне 7–23 °С Q_{10} составляло 2.1

[Svetlichny et al., 2004], более высокую величину Q_{10} , равную 4.0, приводит Кремер [Kremer, 1977] в интервале 10.3–24.5 °С. Скорость дыхания другого вида гребневиков *Beroe ovata* возрастала по мере повышения температуры с 10 до 28 °С независимо от размера тела со средней величиной Q_{10} 2.17 ± 0.5 [Svetlichny et al., 2004]. В наших наблюдениях в природных условиях Q_{10} величины осветлённого объёма у *M. leidy* был значительно ниже – 1.5 – во всём исследованном температурном диапазоне (13–27 °С); в интервале высоких температур 22–27 °С Q_{10} близок к 1.

В отличие от общепринятого представления о зависимости метаболизма от температуры, Парселл [Purcell, 2009] установила, что она не всегда очень тесная или очевидная в естественных популяциях пойкилотермных животных. Так, величины дыхания трёх видов сцифомедуз – *Aurelia* sp., *Chrysaora* sp., *Cyanea* sp. – и гребневика *M. leidy*, измеренные в эксперименте при температуре, близкой к температуре окружающей среды, практически не зависели от температуры, то есть не подчинялись закономерностям, установленным в острых опытах при отсутствии или кратковременной акклимации животных к температурным условиям опыта. К сожалению, отсутствие достаточного количества данных не позволяет нам судить о том, насколько справедливо такое заключение по отношению к пищевым характеристикам гребневиков. Однако заметим, что реакция на температуру у адаптированных животных и животных в острых опытах может сильно различаться, что связано с физиологической адаптацией к температуре среды.

Выедая в разной степени отдельные компоненты мезопланктона, популяция мнемииописа может определять видовой состав зоопланктонного сообщества, следствием чего могут быть изменения во всей пищевой цепи. Выедая с разной интенсивностью отдельные виды и группы кормовых организмов, изменяя видовой состав зоопланктона,

гребневики могут модифицировать видовой и размерный состав фитопланктона. Выедая большую долю тонких фильтраторов, преимущественно Cladocera, они могут создать благоприятные условия для развития мелких видов водорослей. Межгодовая изменчивость пресса популяции мнемипсиса на отдельные группы кормовых организмов чётко проявилась в исследуемые годы: если в 2008 г. в летний период велигеры *Bivalvia* и ветвистоусые раки выедались на 20% в сутки [Финенко и др., 2013], то в 2009 г. – только на 2–5%. В целом, выедание всего кормового зоопланктона в последние 2 года было значительно ниже, чем в 2008 г. (3.8 и 6.6% против 12.7% численности в сутки), что обусловлено низкой численностью мнемипсиса в летние месяцы из-за раннего появления берое.

Как было показано нами ранее, критическая биомасса гребневиков, не приводящая к уменьшению численности мезозоопланктона, должна быть не выше 14 г/м³ или 420 г/м² (если основная часть популяции обитает в верхнем слое до 30 м) [Финенко и др., 2013]. Как следует из наших наблюдений, в последние годы биомасса мнемипсиса даже в период его массового развития не превышает этой величины.

Выводы

1. Пищевой спектр популяции мнемипсиса изменяется от года к году: в 2009 в гастральной полости превалировали Copepoda, в 2010 – Cladocera (до 60% общего количества жертв). Значительную долю потреблённой пищи в последние годы составляет *Oikopleura dioica* – от 2 до 5%.

2. Температура и вес животных слабо влияют на интенсивность питания в природе в диапазоне температур 22–27 °С. Основным фактором, определяющим количество потреблённой пищи, является концентрация жертв.

3. Выедание мнемипсисом всех групп кормового зоопланктона (Copepoda, велигеры *Bivalvia*, Cladocera) в летний период 2009–2010 гг. было

значительно ниже, чем в предшествующие годы за счёт его низкой численности, что свидетельствует о снижении пресса гребневиков на кормовой зоопланктон.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке 7 рамочной программы ЕС проект PERSEUS no: 287600.

Литература

Петипа Т.С. О среднем весе основных форм зоопланктона Чёрного моря // В сб.: Труды Севастопольской биологической станции / Под ред. В.А. Водяницкого. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1957. Т. 9. С. 39–57.

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* // Морской экологический журнал. 2005. Т. 4. № 1. С. 75–83.

Финенко Г.А., Романова З.А., Аболмасова Г.И. и др. *Mnemiopsis leidyi*: скорость питания гребневиков в море и пищевой пресс популяции на кормовой зоопланктон // Морской экологический журнал. 2010. Т. 9. № 1. С. 73–83.

Финенко Г.А., Аболмасова Г.И., Романова З.А. и др. Динамика популяции гребневиков *Mnemiopsis leidyi* и её воздействие на зоопланктон в прибрежных районах Чёрного моря у берегов Крыма в 2004–2008 гг. // Океанология. 2013. Т. 53. № 1. С. 88–97.

Boero F., Putti M., Trainito E. et al. First records of *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) from the Ligurian, Tyrrhenian and Ionian Seas (Western Mediterranean) and first record of *Phyllorhiza punctata* (Cnidaria) from the Western Mediterranean // Aquatic Invasions. 2009. V. 4: 675–680. DOI 10.3391/ai.2009.4.4.13

Boersma M., Malzahn A.V., Greve W. et al. The first occurrence of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the North Sea // Helgoland Marine Research. 2007. V. 61. № 2. P. 153–155.

- Brodeur R.D., Mills C.E., Overland J.E. et al. Evidence for a substantial increase in gelatinous zooplankton in the Bering Sea, with possible links to climate change // Fisheries Oceanography. 1999. № 8. P. 296–306.
- Finenko G.A., Romanova Z.A., Abolmasova G.I. 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 // Journal Plankton Research. 2003. V. 25. N 5. P. 539–549.
- Granhag L., Friismoller L., Hansson L.J. Size-specific clearance rates of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* based on in situ gut content analyses // Journal Plankton Research. 2011. V. 33. N. 7. P. 1043–1052.
- Kremer P. Respiration and excretion by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* // Marine Biology. 1977. 44: 43–50.
- Kremer P. Pattern of abundance for *Mnemiopsis* in US coastal waters: a comparative overview // ICES. Journal Marine Science. 1994. V. 51. P. 347–354.
- Larson R.J. *In situ* feeding rates of the Ctenophore *Mnemiopsis mccradyi* // Estuaries. 1987. V. 10. N. 2. P. 87–91.
- Lynam C.P., Hay S.J., Brierley A.S. Interannual variability in abundance of North Sea jellyfish and links to the North Atlantic Oscillation // Limnology and Oceanography. 2004. V. 49. P. 637–643.
- Madsen C.V., Riisgard H.U. Ingestion-rate method for measurement of clearance rates of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* // Aquatic Invasions. 2010. V. 5. P. 357–361.
- Mills E. Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions? // Hydrobiologia. 2001. V. 451. P. 55–68.
- Purcell J.E. Pelagic cnidarians and ctenophores as predators: selective predation, feeding rates, and effects on prey populations // Ann Inst Oceanogr. 1997. V. 73. P. 125–137.
- Purcell J. E. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms // A review. Journal Marine Biological Association UK. 2005. V. 85. P. 461–476.
- Purcell J.E. Extension of methods for jellyfish and ctenophore trophic ecology to large-scale research // Hydrobiologia. 2009. V. 616. P. 23–50.
- Rowshantabari M., Finenko G.A., Kideys A.E. et. al. Effect of temperature on clearance rate, daily ration and digestion time of *Mnemiopsis leidyi* from the southern Caspian Sea // Caspian Journal Environmental Science. 2012. V. 10. N. 2. P. 157–167.
- Svetlichny L.S., Abolmasova G.I., Hubareva E.S. et. al. Respiration rates of *Beroe ovata* in the Black Sea // Mar. Biol. 2004. V. 145. P. 585–593.
- Waggett R., Costello J.H. Capture mechanisms used by the lobate ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*, preying on the copepod *Acartia tonsa* // Journal Plankton Research. 1999. V. 21. P. 2037–2052.

**EFFECT OF FOOD COMPOSITION AND
TEMPERATURE ON CTENOPHORE-INVADER
MNEMIOPSIS LEIDYI A. AGASSIZ
FEEDING RATE *IN SITU***

© 2013 **Finenko G.A., Abolmasova G.I., Datsyk N.A.,
Romanova Z.A., Anninskii B.E.**

Institute of Biology of the Southern Seas, the National Academy of Sciences,
Ukraine, Sevastopol, Ukraine; e-mail: gfinenko@gmail.com

On the basis of the study of abundance and food composition of ctenophore *Mnemiopsis leidyi* the animals' feeding intensity in inshore waters of the northwestern Black Sea in 2009–2010 was estimated. It was shown that clearance rate varied in different food item groups. Maximum values were observed under *M. leidyi* consumption of *Bivalvia* veligers ($400 \text{ l ind}^{-1} \text{ day}^{-1}$) and the minimum one – under Copepoda consumption ($35 \text{ l ind}^{-1} \text{ day}^{-1}$). The feeding rate in a temperature range of 13–27 °C increased along with the temperature while at temperatures higher than 27–28 °C it decreased. These data were used to calculate the predatory impact of the *M. leidyi* population on the different forage groups and the forage zooplankton community in the whole. The predatory pressure on all forage groups as well as on zooplankton in 2009–2010 was noticeably lower than that in the previous years, which testified to reduction of the predatory impact of *M. leidyi* population on zooplankton community.

Key words: ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*, food composition, clearance rate, feeding rate, daily ration, predatory impact.