

УДК 593.8:591.13

# ***MNEMIOPSIS LEIDYI* A. AGASSIZ, 1865 (СТЕНОФОРА: ЛОВАТА) В ПРИБРЕЖНЫХ РАЙОНАХ ЧЁРНОГО МОРЯ: 25 ЛЕТ ПОСЛЕ ВСПЫШКИ**

© 2017 Финенко Г.А.\*, Аннинский Б.Е., Дацык Н.А.

Институт морских биологических исследований им. А.О.Ковалевского  
Российской Академии наук, Севастополь 299011;  
e-mail: \*gfinenko@gmail.com

Поступила в редакцию 09.04.2017

Изучены количественное развитие, размерная структура, скорость размножения популяции гребневика *Mnemiopsis leidyi* и динамика численности и биомассы *Beroe ovata* в шельфовом районе Чёрного моря у Севастополя в 2013–2014 гг. Проведён сравнительный анализ многолетних материалов по состоянию популяции. Особенностью развития популяции *M. leidyi* последних лет является его сдвиг на более ранние сроки и значительное уменьшение плодовитости: в летние месяцы в 2014 г. средняя плодовитость взрослых гребневикулов (30–70 мм) составляла лишь 20% от плодовитости в 2004 г. По-видимому, это связано с повышением температуры верхнего однородного слоя, приведшим к уменьшению скорости питания гребневикулов.

**Ключевые слова:** Чёрное море, гребневикулы *Mnemiopsis leidyi*, популяция, плодовитость, мезозоопланктон, время полужизни зоопланктона.

## **Введение**

Оценка роли желтелых в пищевой цепи в морских экосистемах приобрела особую важность в последние десятилетия, когда их «вспышки» стали частыми и почти повсеместными. Беспрецедентная по своим масштабам «вспышка» гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Чёрном и Азовском морях в конце 1980-х гг. привела к коллапсу рыболовства, в частности, вылова мелких планктоноядных рыб (хамсы, ставриды) и изменению характера всей пищевой цепи в планктонном сообществе [Виноградов и др., 1989, 2005; Shiganova, 1998]. С тех пор популяция *M. leidyi* стала одним из важных компонентов зоопланктона в Чёрном море. Присутствие этих хищников определяет рыбные ресурсы либо через прямое потребление икры и личиночных стадий, либо через пищевую конкуренцию за мезозоопланктон, которая оказывается наиболее острой при ограниченных пищевых ресурсах. При высокой продукции зоопланктона на первое место выходит их роль в формировании видовой и раз-

мерной структуры зоопланктонного сообщества.

Мы проводим мониторинг состояния гребневикулов (численность, биомасса, структура популяции, интенсивность размножения и пищевой пресс на планктонное сообщество) с 1999 г. [Finenko et al., 2003, 2009; Финенко и др., 2010, 2013а, 2013б, 2015], что позволяет нам проанализировать количественное развитие, особенности сезонной динамики и многолетние тренды развития популяции в связи с факторами среды, и, в частности, с климатическими изменениями. Изучение действия этих факторов, и, в частности, температуры, на скорость размножения гребневикулов может дать ключ к пониманию процессов, определяющих плотность популяции.

Цель работы – оценить состояние популяции гребневика *M. leidyi* в юго-западных крымских прибрежных областях Чёрного моря (район Севастополя) в 2013–2014 гг., провести сравнительный анализ многолетних материалов по количественному развитию и скорости размножения популяции.

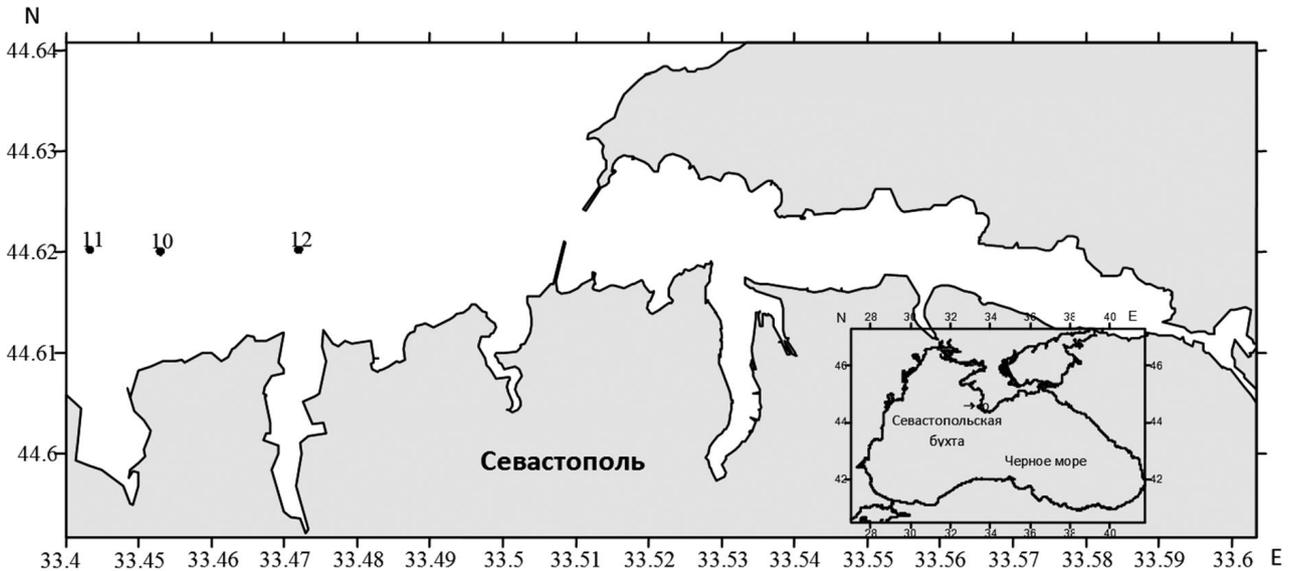


Рис. 1. Схема станций в шельфовой зоне Черного моря.

### Материал и методы

Материалом для работы послужили пробы макропланктона, собранные с января 2013 г. по декабрь 2014 г. на 3 станциях в шельфовых районах Чёрного моря у Севастополя над глубинами 60 м – ст. 10, 70–90 м – ст. 11 и 45–50 м – ст. 12. (рис. 1).

Температура воды в районе наблюдений в летний период составляла 16.8–25.0 и 15.4–26.8 °C в 2013 и 2014 гг., соответственно, солёность на поверхности – 18‰. Сбор желтого зоопланктона, обработка материала и исследования скорости потребления пищи проводились по методике, описанной нами ранее [Finenko et al., 2009; Финенко и др., 2010, 2013а]. На основе полученных материалов был рассчитан облавливаемый (освобождённый) гребневиками объём воды при потреблении зоопланктона:

$$F = N_i / N,$$

где  $F$  – облавливаемый объём (л экз<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup>),  $N_i$  – количество потреблённых жертв (экз ч<sup>-1</sup>),  $N$  – численность жертв в планктоне (экз л<sup>-1</sup>).

Оценку пищевого пресса популяции *Mnemiopsis leidyi* на мезопланктон проводили, основываясь на величине освобождённого объёма ( $F$ , л экз<sup>-1</sup>сутки<sup>-1</sup>), среднего веса животных и численности популяции. Время полужизни зоопланктона ( $T_{1/2}$ , сутки) рассчитывали по формуле:

$$T_{1/2} = \ln 2 / F_{\text{пор}} \text{ [Hansson et al., 2005]},$$

где  $F_{\text{пор}}$  – освобождённый популяцией объём воды, л сутки<sup>-1</sup>.

В лабораторных экспериментах исследовали интенсивность размножения *Mnemiopsis leidyi*. Свежевыловленных животных с орально-аборальной длиной более 30 мм (размер, при котором лопастные формы гребневика начинают размножаться) помещали индивидуально в 5-литровые ёмкости с профильтрованной через мельничное сито с размером ячеек 112 мкм морской водой при температуре воды в момент исследования. Через сутки животных отсаживали и измеряли, содержимое сосудов методом обратной фильтрации концентрировали до 50–100 мл и просчитывали (тотально либо в аликвоте) количество яиц и личинок. Популяционную плодовитость рассчитывали как произведение численности животных более 30 мм в популяции на среднюю индивидуальную плодовитость.

При статистической обработке материала использовали компьютерные программы Microsoft Excel 98 и Grafer. Во всех случаях (кроме таблицы) приведены средние величины и ошибка средней (SE).

Несмотря на то, что мониторинг проводится нами с 1999 г., обсуждение материалов мы основываем на более коротком промежутке времени, начиная с 2004 г., когда схема отбора

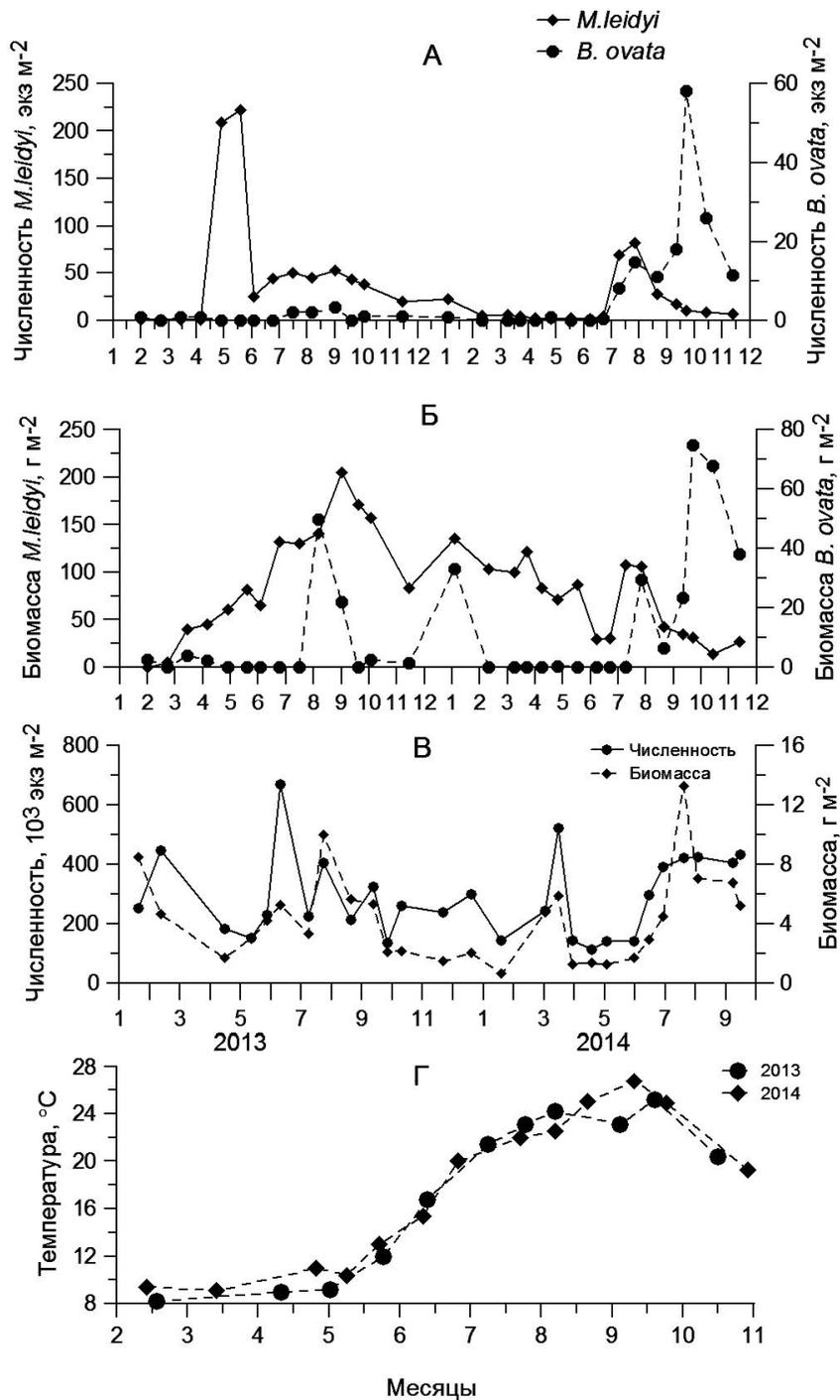
проб была единой в отличие от предыдущих лет.

### Результаты

Динамика численности и биомассы мнемипсиса в изученные годы характеризовалась наличием летнего пика, однако в 2013 г. максимальная численность была достигнута уже

в первой декаде июня, то есть на полтора месяца раньше, чем в 2014 г., когда пик численности и биомассы наблюдался в начале августа (рис. 2 А, Б).

В 2013 г. летняя биомасса *Mnemiopsis leidyi* была низкой при высокой численности, то есть популяция состояла преимущественно из личинок и переходных стадий (рис. 3).



**Рис. 2.** Численность (А) и биомасса (Б) *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata*; численность, биомасса кормового зоопланктона (В); температура воды (Г) на шельфе Чёрного моря в 2013–2014 гг.

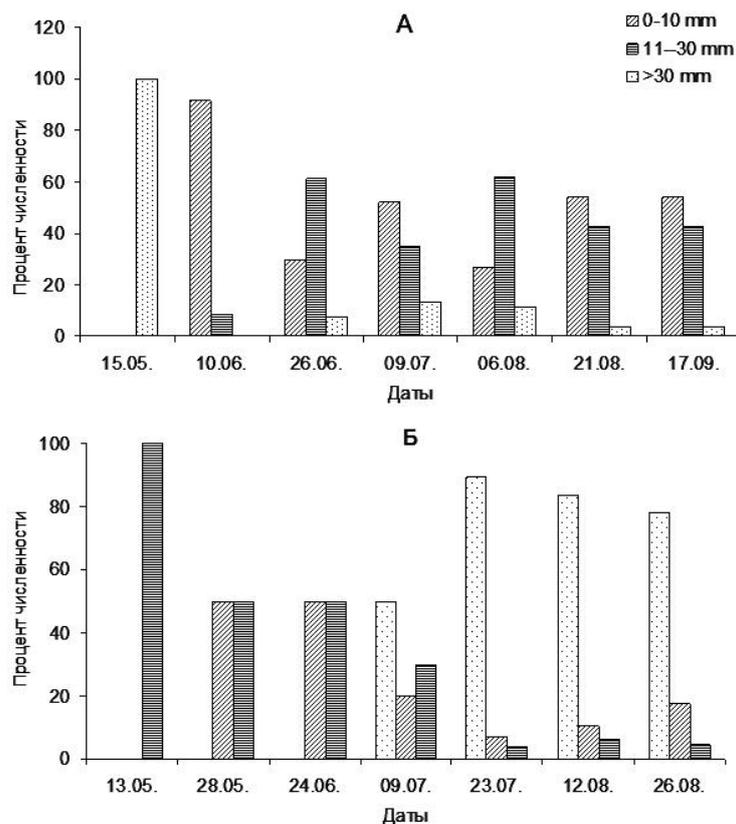


Рис. 3. Структура популяции *Mnemiopsis leidyi* в шельфовой зоне Чёрного моря в 2013 (А) и 2014 гг. (Б).

Безлопастной гребневик – *Beroe ovata* – определяющий динамику плотности популяции *M. leidyi* благодаря его интенсивному выеданию, появился в планктоне лишь через 2.5 месяца и был представлен очень немногочисленными крупными особями (рис. 2А). Соответственно, сезонная динамика биомассы мнемипсиса в 2013 г. отличалась от предшествующих лет: отсутствие пресса *B. ovata* и его низкая численность привели к тому, что биомасса *M. leidyi* оставалась высокой вплоть до ноября (рис. 2Б). Для 2014 г. характерны низкая численность и биомасса *M. leidyi* и высокая – *B. ovata* (табл. 1).

Среднелетняя численность *M. leidyi* в 2013 г. была  $84.2 \pm 48.4$ , биомасса –  $115.4 \pm 74.9$ , в 2014 г. –  $26.3 \pm 15.6$  экз  $m^{-2}$  и  $65.5 \pm 19.8$  г  $m^{-2}$ , соответственно; *B. ovata* –  $1.60 \pm 0.51$  и  $12.58 \pm 8.98$  в 2013 г., в 2014 г. –  $18.4 \pm 6.24$  экз  $m^{-2}$  и  $29.9 \pm 10.9$  г  $m^{-2}$ .

Высокая биомасса при низкой численности гребневиков в весенние месяцы была обусловлена присутствием крупных особей длиной до 75 мм. Последующее увеличение численности связано с размножением животных. В 2013 г. оно началось очень рано – в первой декаде июня, когда 90% общей численности популяции составляли личинки меньше 10 мм (рис.

Таблица 1. Среднелетняя численность под  $m^{-2}$  (экз  $m^{-2}$ ) и в столбе воды (экз  $m^{-3}$ ) и биомасса (г  $m^{-2}$  и г  $m^{-3}$ ) гребневиков в прибрежных районах Чёрного моря в 2013–2014 гг.

Год	<i>M. leidyi</i>				<i>B. ovata</i>			
	экз $m^{-2}$	г $m^{-2}$	экз $m^{-3}$	г $m^{-3}$	экз $m^{-2}$	г $m^{-2}$	экз $m^{-3}$	г $m^{-3}$
2013	$84.2 \pm 48.4$	$115.4 \pm 74.9$	$3.17 \pm 1.53$	$3.0 \pm 0.94$	$1.6 \pm 0.51$	$12.58 \pm 8.98$	$0.02 \pm 0.02$	$0.05 \pm 0.05$
2014	$26.3 \pm 15.6$	$65.5 \pm 19.8$	$0.57 \pm 0.26$	$1.39 \pm 0.36$	$18.4 \pm 6.24$	$29.9 \pm 10.9$	$0.29 \pm 0.13$	$0.29 \pm 0.16$

3). С разной интенсивностью размножение продолжалось до начала октября одновременно с ростом животных: количество особей промежуточной стадии 11–30 мм увеличилось с 8% в июне до 80% в октябре. Доля взрослых гребневиков более 30 мм в июне – ноябре изменялась в пределах 3.7–18.6% общей численности популяции и достигала 60–80 (и даже 100%) в зимние месяцы 2014 г. Размножение *M. leidyi* в 2014 г. началось на месяц позже (начало июля). В течение всего лета и осени в популяции доминировали личинки, составляя от ~70 до 100% при значительно меньшей доле промежуточных и взрослых стадий по сравнению с предыдущим годом (рис. 3Б).

Индивидуальная плодовитость гребневиков максимальна в весенний – раннелетний период, когда в популяции доминируют крупные перезимовавшие животные. В апреле – мае 2013–2014 гг. 100% популяции составляли 50–80 мм *M. leidyi* с плодовитостью до  $800 \pm 417$  экз м<sup>-2</sup>. Резкое снижение плодовитости происходит в июне и продолжается в июле, когда в популяции преобладают личинки и молодь до 30–35 мм, только приступающие к размноже-

нию и имеющие низкую плодовитость. Пул личинок достигает 100% общей численности, при этом до 80% её представляют самые мелкие, только что отрождённые личинки. В лабораторных экспериментах личинки размером от 2 до 9 мм размножались со скоростью 2–20 яиц сутки<sup>-1</sup>, хотя отдельные особи могли продуцировать до 40–50 яиц сутки<sup>-1</sup>. Средняя плодовитость взрослых гребневиков длиной 30–80 мм в летние месяцы 2013 г. составляла  $135.2 \pm 48.7$ , в 2014 г. –  $265.9 \pm 42.3$  яиц сутки<sup>-1</sup>. Доля яиц, продуцируемых личинками *M. leidyi*, изменялась от 2 до 20% общего количества. Популяционная плодовитость зависит от размерной структуры популяции и индивидуальной скорости размножения. В 2014 г. средняя за лето популяционная плодовитость *M. leidyi* составляла  $509.2 \pm 132.6$  яиц м<sup>-2</sup>

В оба года биомасса зоопланктона характеризовалась двумя чётко выраженными пиками: ранневесенним (февраль – апрель) и летне-осенним (июль – сентябрь) с максимумом 10–12 г м<sup>-2</sup> (рис. 2В). Основной вклад в кормовой зоопланктон как по численности ( $83.1 \pm 2.6$  и  $74.7 \pm 5.2\%$ ), так и по биомассе ( $67.8 \pm$

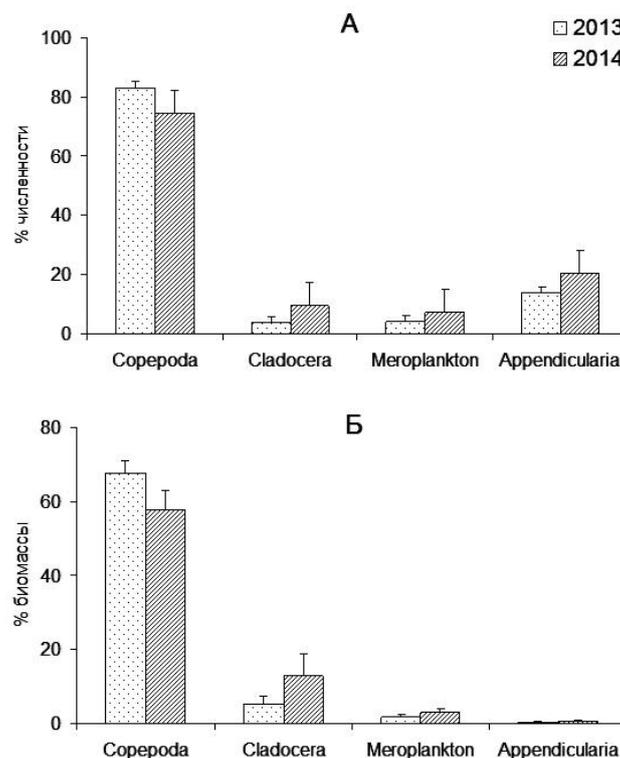


Рис. 4. Соотношение отдельных групп мезозoopланктона в шельфовой зоне Чёрного моря в 2013 и 2014 гг. (А– по численности, Б– по биомассе)

3.4 и  $57.7 \pm 5.3\%$ ) в 2013 и 2014 гг., соответственно, вносили Copepoda, однако, их доля в 2014 г. была значительно ниже при увеличении доли ветвистоусых (по численности – с  $3.7 \pm 1.6$  до  $9.6 \pm 5.7\%$ , по биомассе – с  $5.2 \pm 2.1$  до  $12.8 \pm 5.9\%$ ), что, по-видимому, связано с более высокой летней температурой воды в 2014 г. (рис. 2Г, рис. 4).

В первой декаде августа 2014 г. численность Cladocera, преимущественно *Penilia avirostris*, достигла более 80% всего кормового зоопланктона. Доля меропланктона, на 60% представленная велигерами *Bivalvia*, была выше в 2014 г. ( $7.3 \pm 1.7$  против  $4.2 \pm 1.1\%$  общей численности кормового зоопланктона в 2013 г.). Если в 2013 г. виды рода *Acartia* (*A. clausi* + *A. tonsa*) были доминирующими в течение всего летнего периода (от 15 до 65% общей числен-

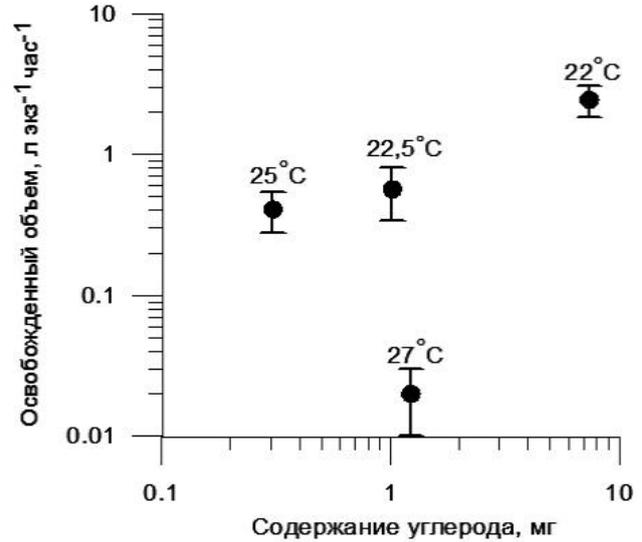


Рис. 5. Связь между величиной облавливаемого объёма и содержанием углерода в теле *Mnemiopsis leidyi* при разной температуре.

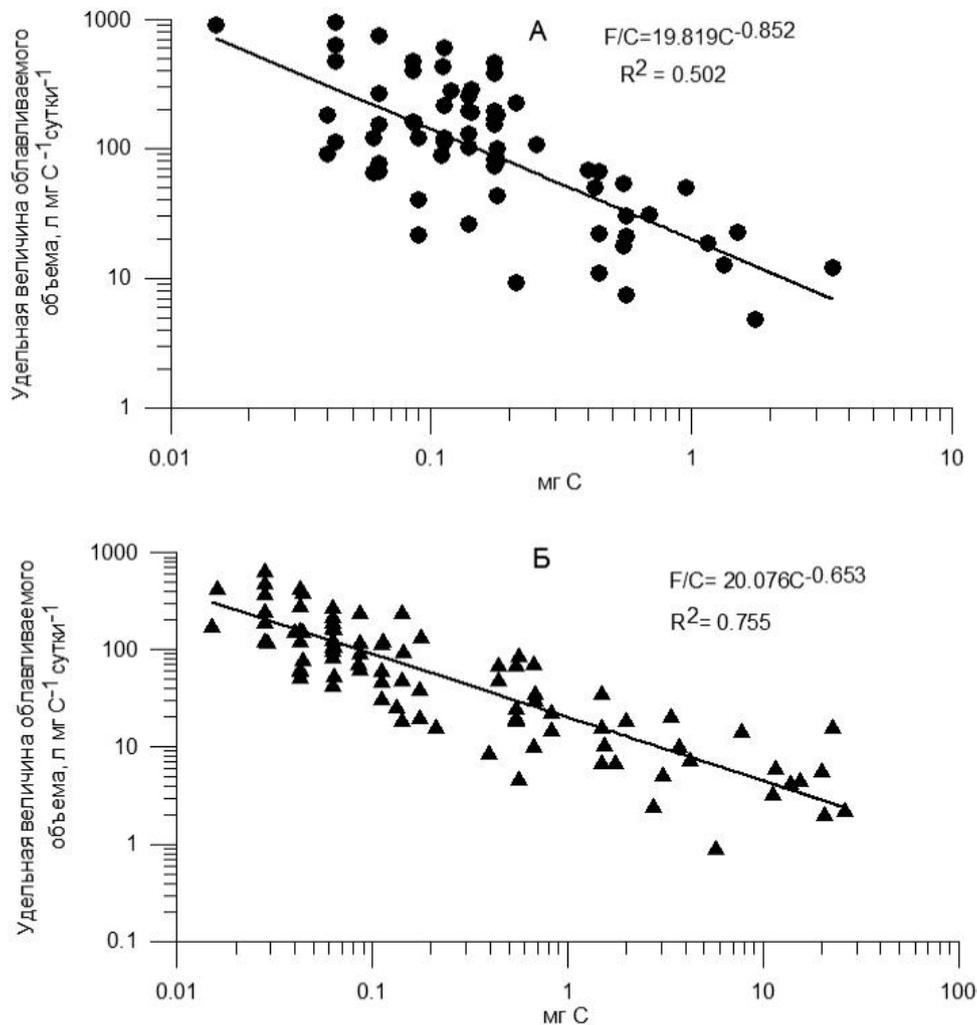


Рис. 6. Связь величины удельного облавливаемого объёма ( $F/C$ , л  $\text{мг C}^{-1}$  сутки $^{-1}$ ) с содержанием углерода в теле *Mnemiopsis leidyi* (C, мг) в летний период 2013 и 2014 гг.

**Таблица 2.** Время полужизни мезопланктона в летние месяцы 2013–2014 гг. в шельфовой зоне Чёрного моря

2013		2014	
Дата	T <sub>½</sub> .сутки	Дата	T <sub>½</sub> .сутки
10.06	6.7	23.06	61.3
20.07	25.5	16.07	64.8
13.08	22.2	13.08	31.7
21.08	34.9	26.08	16.3
10.09	31.7		
Среднее ± sd	24.2 ± 11.0		43.5 ± 23.5

ности), то в 2014 г. их доля не превышала 20–30%; из *Soropoda* доминировали виды рода *Oithona* (*O. similis* и *O. davisae*).

Величина освобождённого (осветлённого) объёма воды гребневиками летом 2014 г. показывает чёткую связь с температурой. Минимальная величина наблюдалась при 27 °С (рис. 5), что свидетельствует о снижении интенсивности питания *M. leidy* при высокой температуре.

Удельная величина освобождённого гребневиками объёма воды в зависимости от содержания углерода в теле при потреблении мезозoopланктона в летние месяцы 2013 и 2014 гг. описывалась параболической зависимостью (рис. 6) с высокими коэффициентами детерминации.

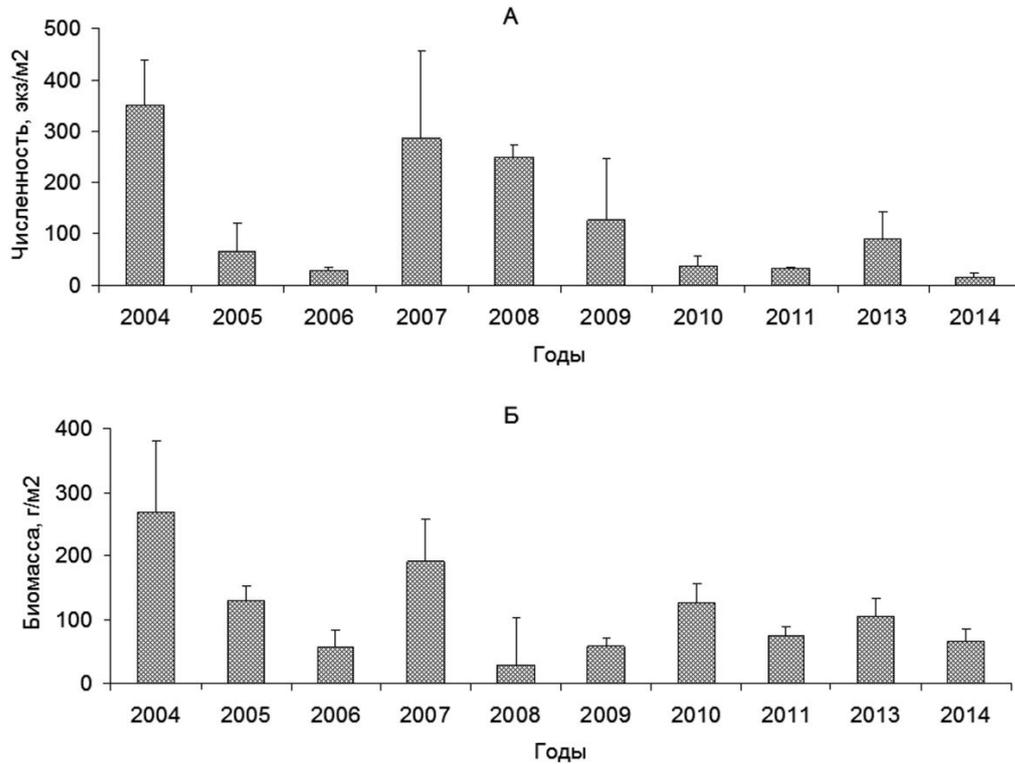
Эта зависимость легла в основу оценки пресса гребневиков на zoопланктон. Рассчитанное на основе величины освобождённого популяцией объёма воды и численности популяции время полужизни zoопланктона изменялось от 6.7 до 64.8 дней в летние месяцы, в среднем составляя 24.2 ± 11.0 и 43.5 ± 23.5 дня в 2013 и 2014 гг., соответственно (табл. 2).

Величины, превышающие 3 недели – время генерации *Soropoda*, основной пищи *M. leidy* – свидетельствуют об отсутствии влияния выедания гребневиком на биомассу zoопланктона. Как видно из таблицы, практически в течение всего летнего периода популяция *M. leidy* не контролировала биомассу zoопланктона. Нужно отметить, что в отдельные короткие периоды (первая декада июня в 2013 г. и конец августа в 2014 г.) продолжительность полужизни zoопланктона была ниже этой критической величины.

### Обсуждение

За 10-летний период наблюдений (2004–2014 гг.) чётко проявляется уменьшение численности популяции мнемнопсиса в прибрежных районах Чёрного моря. Средняя плотность популяции в 2004–2009 гг. составляла 198.2 ± 43.7, в 2010–2014 гг. – 54.5 ± 14.0 экз м<sup>-2</sup> (p < 0.01) (рис. 7). Сходная тенденция выявлена и в других районах моря. Так, в глубоководных районах западной и центральной части Чёрного моря падение биомассы *M. leidy* наблюдалось с 2005 г., и её величина оставалась на том же уровне до 2010 г. [Аннинский, Тимофеев, 2009; Аннинский и др., 2013]. Значительно более низкие биомассы *M. leidy* по сравнению с предшествующими годами наблюдались в 2010–2014 гг. в шельфовых районах северо-восточной части Чёрного моря в районе Геленджика [Арашкевич и др., 2015].

В последний период, с 2010 г., значительно снизилась и максимальная численность (150–250 экз м<sup>-2</sup>) по сравнению с предыдущими годами (2004–2009 гг. – 500–900 экз м<sup>-2</sup>). Особенностью последних лет является и сдвиг развития популяции на более ранние сроки. Если до 2009 г. максимальная численность, как правило, достигалась в последней декаде июля – первой декаде августа, то в 2009–2014 гг. она отмечалась во второй декаде июля, а в 2012 и 2013 гг. – уже в середине июня. Более того, в 2009 г. практически отсутствовал летний максимум мнемнопсиса из-за раннего появления *B. ovata* в первой декаде июля. Полагают, что раннее появление *M. leidy* в последние годы обязано воздействию пульсирующих весенних потеплений, приводящих к более раннему размножению в прибрежных бухтах, служащих

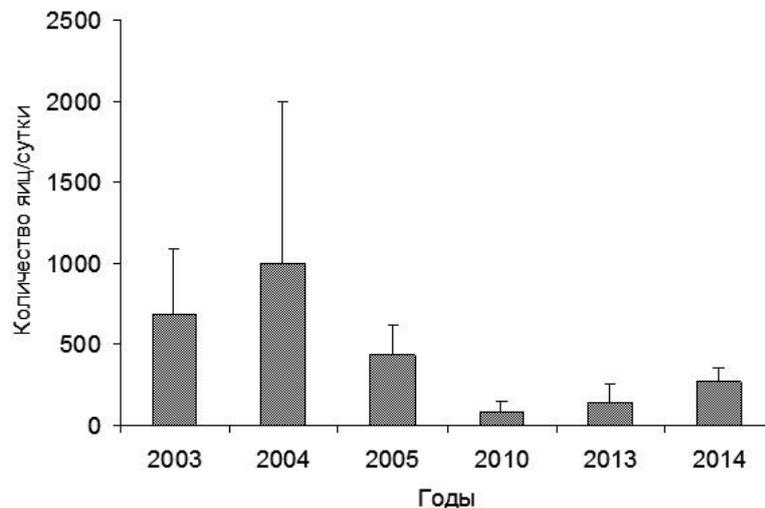


**Рис. 7.** Многолетняя динамика численности (А) и биомассы (Б) *Mnemiopsis leidyi* в прибрежных районах Чёрного моря.

источником популяции для шельфовой зоны [Costello et al., 2006; Robinson, Graham, 2014]. По-видимому, именно этим обусловлено и более раннее появление в планктоне другого гребневика – теплолюбивого *B. ovata*, потребителя *M. leidyi*: в 2009–2013 гг. оно также сдвинулось на месяц-полтора. В 2013–2014 гг. *B. ovata* оставался в планктоне гораздо более длительное время: до февраля – марта следу-

ющего года. В 2001–2008 гг. он отсутствовал большую часть года: вплоть до августа – сентября.

Долгое присутствие *B. ovata* в планктоне может снижать численность зимующей популяции *M. leidyi* и приводить к низкой численности в следующем году. Тем не менее, нельзя говорить о причине низкой численности мнемипсиса в последние годы только как резуль-



**Рис. 8.** Межгодовая динамика скорости размножения *Mnemiopsis leidyi* в прибрежных районах Чёрного моря.

тате его подавления *B. ovata*: в 2010–2014 гг. численность *B. ovata* была ниже, чем в 2004–2009 гг. В межгодовой динамике скорости размножения *M. leidy*, показателем которой является плодовитость, наблюдается снижение в последние годы. В летние месяцы 2014 г. средняя плодовитость взрослых гребневигов (30–60 мм) составляла лишь 20% от плодовитости в 2004 г. (рис. 8).

В июле – августе 2010 г., когда температура воды на поверхности достигала 30 °С, плодовитость была самой низкой за все годы наблюдений (около 5 яиц сутки<sup>-1</sup>). В 2014 г. средне-летняя популяционная плодовитость *M. leidy* составляла  $509.2 \pm 132.6$  яиц м<sup>-2</sup>, в то время как в 2004 г. –  $6637.8 \pm 3214$  яиц м<sup>-2</sup>, то есть более чем на порядок выше.

Таким образом, значительное снижение плодовитости *M. leidy* в последние годы, наряду с хищничеством *B. ovate*, привело к сокращению популяции *M. leidy*.

Плодовитость – один из важных индикаторов пищевых условий. В рассматриваемые годы пищевые условия для *M. leidy* – численность кормового зоопланктона в шельфовой зоне Чёрного моря – даже несколько увеличилась как следствие вселения *O. davisae*, составляющей от 6 до 15% среднегодовой численности и 1–5% биомассы кормового зоопланктона. Наряду с этим, ответ организма и, в частности, скорость его размножения, может зависеть не только от количества и качества пищи, но и от более сложных механизмов пищевого поведения, обеспечивающих способность животных её потреблять. Наши предыдущие исследования показали, что оптимальная температура для питания *M. leidy* лежит в диапазоне 23–25 °С [Финенко и др., 2013б]; дальнейшее её повышение приводит к снижению интенсивности питания. Максимальная скорость питания и роста личинок *M. leidy* в лабораторных экспериментах также наблюдалась при 25 °С [Gambill et al., 2015]. О неблагоприятном действии высоких температур на физиологические процессы у *M. leidy* говорит и большая вариабельность интенсивности дыхания при температуре выше 25 °С [Lilley et al., 2014]. Тенденция к снижению ин-

тенсивности питания *M. leidy* при температуре выше 25 °С, отмеченная нами, наблюдалась также Purcell [2009]. Наша гипотеза совпадает с точкой зрения Mutlu [1999], полагающего, что именно совместное действие температуры и обеспеченности пищей определяет плодовитость и скорость размножения *M. leidy*.

Приводимые в литературе величины плодовитости *M. leidy* на северной границе его ареала в Северной Атлантике – 9380 и 14233 яиц сутки<sup>-1</sup> [Kremer, 1976], в южных районах – Бискайском заливе – 9910 яиц сутки<sup>-1</sup> [Baker, Reeve, 1974] и в первые годы вселения в Чёрное море – 3000 яиц сутки<sup>-1</sup> [Заика, Ревков, 1994] на порядок превышают наблюдаемые нами в последние годы в прибрежных районах Чёрного моря.

Возможно, изменение климата, приведшее к повышению поверхностной температуры воды в море до 28 °С и выше, стало причиной снижения интенсивности питания и, как следствие, плодовитости, скорости размножения и размера популяции гребневигов.

Рассчитанный нами по скорости потребления зоопланктона и отдельных его групп пищевой пресс *M. leidy* в 2013–2014 гг. оказался низким [Финенко и др., в печати], что совпадает с высокими величинами времени полужизни зоопланктона. Таким образом, низкая скорость выедания кормового зоопланктона популяцией *M. leidy* в последние годы не определяет сезонные циклы зоопланктона в прибрежных районах Чёрного моря.

## Выводы

1. За 10-летний период наблюдений (2004–2014 гг.) чётко проявляется снижение численности популяции *M. leidy* в прибрежных районах Чёрного моря. Средняя плотность популяции в 2004–2009 гг. составляла  $198.2 \pm 43.7$ , в 2010–2014 гг. –  $54.5 \pm 14.0$  экз м<sup>-2</sup>.
2. Особенностью последних лет является сдвиг развития популяции на более ранние сроки – с последней декады июля на середину июня – вторую декаду июля.
3. Причиной сокращения популяции *M. leidy*, наряду с хищничеством *B. ovata*, явилось снижение скорости размножения гребне-

виков, обусловленное уменьшением интенсивности питания животных при изменении климата, приведшего к повышению поверхностной температуры воды в море.

4. Высокие величины времени полужизни кормового зоопланктона свидетельствуют о низкой скорости его выедания популяцией *M. leidy* и отсутствии контроля ею сезонных циклов мезопланктона.

## Литература

- Аннинский Б.Е., Тимофеев Ф. Распределение зоопланктона в западном секторе Чёрного моря в октябре 2003 г. // Морск. эколог. журн. 2009. Т. 8. № 1. С. 17–31.
- Аннинский Б.Е., Финенко Г.А., Дацк Н.А., Игнатъев С.М. Желетельный макропланктон в Чёрном море осенью 2010 г. // Океанология. 2013. Т. 53. № 6. С. 758–768.
- Арашкевич Е.Г., Луппова Н.Е., Никишина А.Б. и др. Судовой экологический мониторинг в шельфовой зоне Чёрного моря: оценка современного состояния пелагической экосистемы // Океанология. 2015. Т. 56. № 6. С. 1–7.
- Виноградов М.Е., Лебедева Л.П., Виноградов Г.М. и др. Мониторинг пелагических сообществ северо-восточной части Чёрного моря в 2004 г.: макро- и мезопланктон // Океанология. 2005. Т. 47. № 3. С. 381–392.
- Виноградов М.Е., Шушкина Е.А., Мусаева Е.И., Сорокин П.Ю. Гребневик *Mnemiopsis leidy* (A. Agassiz) (Ctenophora: Lobata) – новый вселенец в Чёрное море // Океанология. 1989. Т. 29. № 2. С. 293–299.
- Заика В.Е., Ревков Н.К. Анатомия гонад и размножение гребневика *Mnemiopsis* sp. в Чёрном море // Зоолог. журн. 1994. Т. 73. № 3. С. 5–11.
- Финенко Г.А., Аболмасова Г.И., Романова З.А. и др. Динамика популяции гребневиков *Mnemiopsis leidy* и её воздействие на зоопланктон в прибрежных районах Чёрного моря у берегов Крыма в 2004–2008 гг. // Океанология. 2013а. Т. 53. № 1. С. 88–97.
- Финенко Г.А., Аболмасова Г.И., Дацк Н.А. и др. Влияние состава пищи и температуры на скорость питания гребневика – вселенца *Mnemiopsis leidy* A. Agassiz *in situ* // Российск. журнал биолог. инвазий. 2013б. № 4. С. 78–88.
- Финенко Г.А., Аболмасова Г.И., Дацк Н.А., Аннинский Б.Е. Влияние гребневика *Mnemiopsis leidy* (Ctenophora: Lobata) на плотность популяции и видовой состав мезопланктона в прибрежных районах Крымского побережья Чёрного моря // Биология моря. 2015. Т. 41. № 2. С. 100–109.
- Финенко Г.А., Аннинский Б.Е., Дацк Н.А. Пищевой спектр, скорость потребления и трофический пресс популяции гребневика *Mnemiopsis leidy* на планктонное сообщество в прибрежных районах Чёрного моря // Океанология. В печати.
- Финенко Г.А., Романова З.А., Аболмасова Г.И. и др. *Mnemiopsis leidy*: скорость питания гребневиков в море и пищевой пресс популяции на кормовой зоопланктон // Морск. эколог. журн. 2010. Т. 9. № 1. С. 73–83.
- Baker L., Reeve M.R. Laboratory culture of the lobate ctenophore *Mnemiopsis mccradyi* with notes on feeding and fecundity // Mar. Biol. 1974. Vol. 26. P. 57–62.
- Costello J., Sullivan B.K., Gifford D.J. et al. Seasonal refugia, shoreward thermal amplification, and metapopulation dynamics of the ctenophore *Mnemiopsis leidy* in Narragansett Bay, Rhode Island // Limnol. Oceanogr. 2006. Vol. 51. P. 1819–1831.
- Finenko G.A., Anninsky B.E., Abolmasova G.I. et al. Functional role of the ctenophores – invaders *Mnemiopsis leidy* Agassiz and *Beroe ovata* Mayer in inshore planktonic communities // In: Shulman G.E., Oztürk B., Kideys A. et al. (eds.). Black Sea Commission Publication. 2009. Istanbul, Turkey. P. 165–221.
- 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 // J. Plankt. Res. 2003. Vol. 25. P. 539–549.
- Gambill M., Møller K.F., Peck M.A. Effect of temperature on the feeding and growth of the larvae of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidy* // J. Plankton Res. 2015. Vol. 37. P. 1001–1005.
- Hansson L.J., Moeslund O., Kiorboe T., Riisgard H.U. Clearance rates of jellyfish and their potential predation impact on zooplankton and fish larvae in a neritic ecosystem (Limfjorden, Denmark) // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2005. Vol. 304. P. 117–131. <http://dx.doi.org/10.3354/meps304117>
- Kremer P. Population dynamics and ecological energetics of a pulsed zooplankton predator, the ctenophore *Mnemiopsis leidy* // In: Wiley M. (ed.) Estuarine Processes. New York, USA: Academic Press, 1976. Vol. 1. P. 197–215.
- Lilley M.K., Thibault-Botha D., Lombard F. Respiration demands increase significantly with both temperature and mass in the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidy* // J. Plankton Res. 2014. Vol. 35. P. 831–837.
- Mutlu E. Distribution and abundance of ctenophores and their zooplankton food in the Black Sea. 2. *Mnemiopsis leidy* // Mar. Biol. 1999. Vol. 135. P. 603–613.
- Purcell J.E. Extension of methods for jellyfish and ctenophore trophic ecology to large-scale research // Hydrobiologia. 2009. Vol. 616. P. 23–50.
- Robinson K.L., Graham W.M. Warming of subtropical coastal waters accelerates *Mnemiopsis leidy* growth and alters timing of spring ctenophore blooms // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2014. Vol. 502. P. 105–115.

# ***MNEMIOPSIS LEIDYI* A. AGASSIZ, 1865 (CTENOPHORA: LOBATA) IN THE BLACK SEA INSHORE REGIONS: 25 YEARS AFTER BLOOM**

©2017 Finenko G.A.\*, Anninsky B.E., Datsyk N.A.

A.O. Kovalevski Institute of Marine Biological Research,  
Russian Academy of Sciences, Sevastopol 299011;  
e-mail: \*[gfinenko@gmail.com](mailto:gfinenko@gmail.com)

Abundance, biomass, size structure and reproduction rate of ctenophore *M.leidy* population along with abundance and species structure of mesozooplankton were investigated in shelf area of the Northern Black Sea off Crimea shore (near Sevastopol) in summer 2013–2014. Comparative analyses of long-term data on *M. leidy* condition and its trophic effect on zooplankton community were done. The shift of *M. leidy* development to earlier time and decrease of reproduction rate is a feature of the last years. Reproduction rate of adult *M. leidy* (30–60 mm) in summer 2014 amounted to 20% of its meaning in 2004. Evidently, this is in connection with the higher water layer temperature increase, which led to decrease of feeding rate in ctenophores.

**Keywords:** the Black Sea, ctenophore *Mnemiopsis leidy*, population, reproduction rate, mesozooplankton, zooplankton half-life time.