

ПОПУЛЯЦИЯ ГРЕБНЕВИКА *MNEMIOPSIS LEIDYI* A. AGASSIZ, 1865 И ЕГО ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ЗООПЛАНКТОН В ГЛУБОКОВОДНЫХ РАЙОНАХ ЧЁРНОГО МОРЯ В ИЮЛЕ – АВГУСТЕ 2017 г.

© 2022 Финенко Г.А.*, Дацык Н.А.**, Загородняя Ю.А.***, Аннинский Б.Е.****

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, 299011, Россия;

e-mail: *gfinenko@gmail.com, **dacikn@yandex.ru, ***artam-ant@ya.ru, ****anninsky_b@mail.ru

Поступила в редакцию 31.05.2021. После доработки 15.02.2022. Принята к публикации 06.05.2022

Исследовано состояние популяции гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidy* (A. Agassiz, 1865), концентрация и состав мезозoopланктона, а также трофические отношения и хищнический пресс *M. leidy* на популяции жертв в западном и восточном секторах глубоководной части Чёрного моря в июле – августе 2017 г. Биомасса гребневика на пике его сезонного развития в этих районах находилась в среднем в пределах 92–258 г м⁻². В пищевом спектре *M. leidy* преобладали веслоногие рачки *Acartia* spp. и *Calanus euxinus* (Hulsemann 1984). Обнаружены региональные различия в количественном развитии гребневиков и зоопланктона, интенсивности потребления пищи и выедания жертв. В западной открытой части моря высокая скорость потребления пищи (удельный суточный рацион 45.50±8.31% С тела) и интенсивное выедание рачков *M. leidy* (до ~50% биомассы *Acartia* spp. в сутки) должно сопровождаться снижением биомассы мезопланктона. Напротив, на востоке при суточном выедании гребневиком около 6% биомассы *Acartia* spp. хищничество *M. leidy* не оказывало существенного влияния на планктонное сообщество.

Ключевые слова: гребневик *Mnemiopsis leidy*, пищевой спектр, суточный рацион, интенсивность выедания, зоопланктон.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-2-107-123

Введение

Проникновение чужеродных видов в морские экосистемы нередко приводит к изменениям в структуре, разнообразии и функционировании нативных сообществ вследствие прямых, либо каскадных воздействий на них со стороны вселенцев. Экосистемы замкнутых водоёмов, особенно подверженные эвтрофированию и антропогенному влиянию, наиболее уязвимы к инвазиям [Daskalov et al., 2007]. Вселение в Чёрное море чужеродного гребневика *Mnemiopsis leidy* (A. Agassiz, 1865) в начале 1980-х гг. и последовавшие за этим беспрецедентные изменения в структуре и функционировании пелагического сообщества вызвали коллапс всей черноморской экосистемы [Kideys, 2002]. Уже в первые годы после вселения (1988–1990) этот вид-планктофаг, при отсутствии хищников и паразитов, дал огромную вспышку численности [Vinogradov et al. 1989; Шушкина и др.,

1990; Шушкина, Мусаева, 1990; Виноградов и др., 1993; Bogdanova, Konsulov, 1993; Kideys, 2002], приведшую к сокращению запасов рыб – хамсы *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) и ставриды *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868), тем самым нанёс огромный экономический ущерб рыбной промышленности причерноморских стран. При интенсивном выедании гребневиком преимущественно тепловодных видов зоопланктона произошло изменение видовой и трофической структуры планктонного сообщества [Шушкина и др., 1990]. Из планктона исчезла массовая циклопоидная копепода *Oithona nana* (Giesbrecht, 1893). Резко сократились численность и биомасса мезозoopланктона – основного кормового объекта гребневика, уменьшилась численность и биомасса таких видов, как *Centropages ponticus* (Karavaev, 1895) и *Paracalanus parvus* (Claus, 1863), а также щетинкочелюстных *Parasagitta*

setosa (J. Müller, 1847) [Загородняя, Скрыбин, 1995; Gubanova et al., 2001]. В составе и численности прочих компонентов также произошли заметные изменения, вызванные либо непосредственно хищничеством *M. leidy*, либо каскадными эффектами в пищевой цепи [Shiganova et al., 2004; Dinasquet et al., 2012; Shiganova et al., 2019b].

Непреднамеренная интродукция в конце 1990-х гг. другого вида – гребневика *Beroe ovata* (Mayer, 1912), питающегося гребневиками – *планктофагами*, кардинально изменила ситуацию, значительно сократив продолжительность массового развития *M. leidy* и снизив его хищнический пресс на планктонное сообщество [Виноградов и др., 2002; Finenko et al., 2003; Shiganova et al., 2004]. Следствием этого стало увеличение биомассы и восстановление видовой структуры зоопланктона [Губарева и др., 2004]. Вновь появились в значительном количестве наиболее пострадавшие виды копепод *P. parvus*, *C. ponticus* [Finenko et al., 2003]. Высокая эффективность хищничества *B. ovata* наряду с другими факторами привела к улучшению состояния пелагической экосистемы Чёрного моря и изменила факторы, определяющие состояние экосистемы [Kideys, 2002; Finenko et al., 2003; Shiganova et al., 2004; Vereshchaka et al., 2019].

Наряду с модельными и теоретическими исследованиями гребневиков-вселенцев (*M. leidy* и *B. ovata*), их взаимодействия и прогноза на будущее развитие сценария при потеплении климата [Shiganova et al., 2014; 2018; 2019a] продолжают мониторинговые исследования в различных районах Чёрного моря. Данные последних лет по многим аспектам существования и популяционной динамики *M. leidy* в Чёрном море были преимущественно получены в исследованиях на шельфе [Аболмасова и др., 2012; Arashkevich et al., 2015; Finenko et al., 2018a, 2018b], тогда как глубоководная часть моря с принципиально иным планктонным комплексом оставалась в этом отношении слабо изученной. Немногочисленные наблюдения в основном были приурочены к весеннему, либо осеннему сезонам (март, октябрь 2005–2007 гг., октябрь – ноябрь 2010 г.) [Аннинский, Тимофеев,

2009; Mutlu, 2009; Anninsky et al., 2013] и не охватывали летний сезонный пик массового развития популяции *M. leidy* (июль – август). В большинстве этих работ основное внимание уделялось пространственному распределению, а также сезонной и межгодовой динамике численности и биомассы желтелых. Оценка же функционирования пелагической экосистемы невозможна без учёта динамики процессов, понимания закономерностей трансформации вещества и передачи энергии по трофическим цепям.

Настоящие исследования были предприняты с целью: 1) изучения состояния популяции гребневика *M. leidy* на пике его сезонного обилия в глубоководной части Чёрного моря в 2017 г.; 2) оценки состояния сообщества мезозoopланктона в этих районах; 3) анализа характера трофических отношений и потенциального хищнического пресса гребневика на летний мезозoopланктонный комплекс открытой эпипелагиали моря.

Материал и методика

Исследования количественного распределения и особенностей питания *M. leidy* проводили в 96-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий» в период с 26 июля по 9 августа 2017 г. В глубоководной части моря планктонные станции находились в двух основных секторах: 1) западном, топографически совпадающем с зоной Севастопольского антициклона (станции 2–5, 14, 15) и 2) восточном, соответствующим северо-западной периферии Восточного циклонического круговорота (станции 8–12) (рис. 1). На всех станциях были проведены работы по определению численности, биомассы, размерной структуры популяции и трофических характеристик гребневиков. Материал собирали сетью ДЖОМ (входной диаметр 80 см, ячей 300 мкм) вертикальными ловами от нижней границы кислородной зоны, изменявшейся по станциям в пределах 120–150 м, до поверхности моря. На каждой станции с помощью зонда CTD SBE plus (Sea-Bird) измеряли температуру, солёность и относительную плотность морской воды (δ_t).

Орально-аборальную длину гребневиков измеряли с точностью до 1 мм в момент мак-

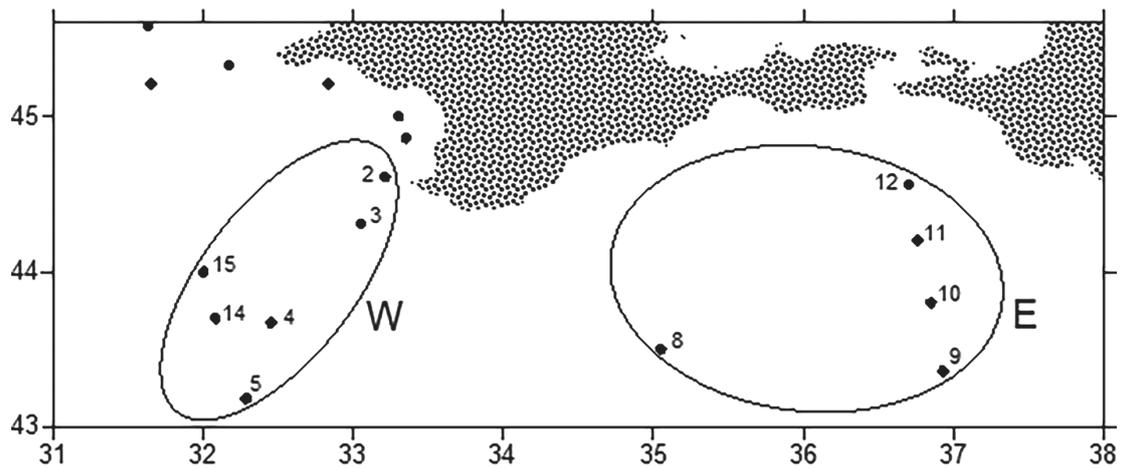


Рис. 1. Районы и станции макро- и мезопланктонных исследований в западном и восточном секторах глубоководной зоны Чёрного моря в июле – августе 2017 г.

симального расслабления особей на градуированной стеклянной пластине. Массу тела (W , мг) находили, используя ранее установленные линейно-весовые соотношения (L , мм) [Finenko et al., 2003].

$$M. leidyi: \quad W = 1.07 \times L^{2.76} \quad 2 < L < 10,$$

$$M. leidyi: \quad W = 1.31 \times L^{2.49} \quad 11 < L < 70.$$

Для исследования состава и скорости потребления пищи под микроскопом МБС-1 в камере Богорова сразу после вылова просчитывали количество всех жертв в гастральной полости гребневиков. На самой удалённой от Крымского побережья станции (ст. 5) была изучена с шестичасовым интервалом суточная динамика питания *M. leidyi*.

Состав пищи, по возможности, определяли до вида и стадии развития. Суточный рацион (R , мг С экз.⁻¹сут⁻¹) *M. leidyi* рассчитывали по формуле:

$$R = Bz \times DT^{-1} \times 24,$$

где Bz – биомасса зоопланктона в гастральной полости хищника, выраженная в углероде (мг С), DT – время переваривания зоопланктона (ч) с учётом температуры обитания. При переходе от сырой массы к единицам углерода содержание углерода в зоопланктоне принимали равным 8% сырой массы [Arashkevich et al., 2014], содержание углерода в теле *M. leidyi* – 4% сухой массы [Finenko и др., 2010] при её содержании в сыром веществе 2.2% [Finenko, Романова, 2000]. Время переваривания мелких ракообразных (*Acartia* spp.,

P. parvus) личинками и ранними стадиями гребневиков при 25 °С составляло 0.8 и 0.7 ч, соответственно [Финенко и др., 2008; 2010]. Крупного рачка *S. euxinus* личинки переваривали в 2 раза медленнее [Цихон-Луканина и др., 1995]. Исследовано питание 180 экземпляров размером от 3 до 45 мм; в зоне Севастопольского антициклона – 116, в восточном секторе моря – 64.

Минимальные пищевые потребности *M. leidyi* при температуре обитания рассчитывали по формуле:

$$Q = 0.134 \times DW^{0.91},$$

где Q – мл экз.⁻¹ ч⁻¹, DW – сухой вес, г [Аболмасова, 2001]. При расчёте количества ассимилированной животными пищи усвояемость корма принимали равной 80% [Финенко, Романова, 2000].

Пресс популяции *M. leidyi* на популяции мезозoopланктона определяли как

$$G = R \times N / B \times 100,$$

где G – выедание биомассы зоопланктона популяцией *M. leidyi*, % сут⁻¹, R – суточный рацион, мг С экз.⁻¹ сут⁻¹, N – численность гребневика, экз. м⁻³, B – биомасса зоопланктона, мг С м⁻³.

На тех же станциях были отобраны количественные пробы зоопланктона. Его отлавливали малой сетью Джеди (диаметр входного отверстия – 38 см, размер ячеек 140 мкм) послойно: от верхней границы кислородного слоя (ВКС) до термоклина (обычно до глубины 10–15 м на отдельных станциях), в

слое термоклина (10–30 м), и от нижней границы термоклина до нижней границы кислородной зоны. Пробы фиксировали 4%-м раствором нейтрализованного боратами формалина, и по стандартной методике определяли численность, таксономический состав и размерно-возрастную структуру популяций зоопланктона. Численность и биомассу организмов рассчитывали послойно и во всём обловленном слое. Для перехода от размерных характеристик особей к единицам биомассы использовали размерно-весовые соотношения для черноморских видов [Aleksandrov et al., 2014].

Статистическая обработка данных проводилась с использованием стандартного программного обеспечения Microsoft Excel 98, Grapher 3 и Surfer 8 для Windows. Приведены средние величины \pm ошибка средней (SE).

Результаты

Гидрология районов. Температура поверхностного слоя на станциях западного сектора моря изменялась от 23.2 до 24.6 °C (средняя – 24.2 \pm 1.4 °C), восточного – в пределах 24.4–26.2 °C (средняя – 25.8 \pm 0.3 °C), средняя солёность – 17.9 \pm 0.6 и 18.2 \pm 0.3‰, соответственно. Толщина верхнего перемешиваемого слоя (ВКС) в западной части моря составляла 18.3 \pm 2.2 м, в восточной – 15 \pm 3.2 м. Вертикальный профиль температуры различался по районам с более выраженным

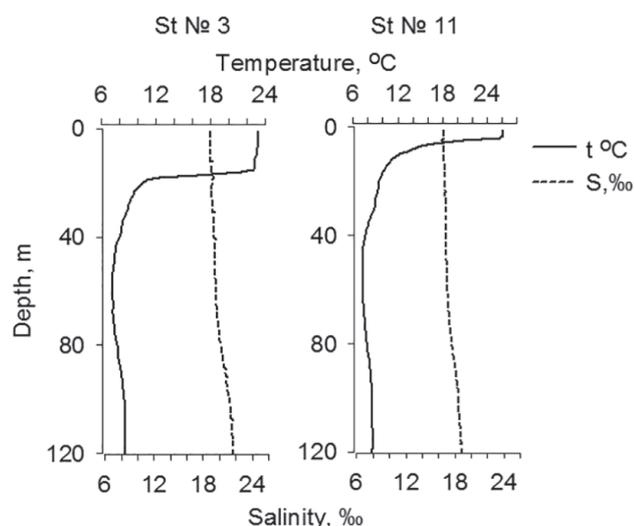


Рис. 2. Типичные вертикальные профили температуры и солёности в западном (ст. 3) и восточном (ст. 11) секторах Чёрного моря в июле – августе 2017 г.

термоклинном в западном секторе (рис. 2). Профили солёности в обоих районах были идентичны.

Численность, биомасса и пространственное распределение гребневиков и зоопланктона в глубоководных районах Чёрного моря. В июле – августе 2017 г. гребневик *M. leidyi* встречался в открытых районах моря повсеместно. Популяция была особенно многочисленной на западе с максимальными величинами в центральной части и южной периферии Севастопольского антициклонического вихря (ст. 4 и 5 с глубинами около 2000 м). Численность гребневика здесь составляла 104–592 экз. м⁻², биомасса – 149–414 г м⁻². В восточной части моря численность и биомасса *M. leidyi* были в среднем втрое ниже, чем на западе (табл. 1, рис. 3). При отсутствии строгого соответствия между пространственным распределением *M. leidyi* и особенностями макромасштабной циркуляции в глубоководной части моря, безусловно, прослеживается связь количественного развития популяции гребневика с прогреваемым поверхностным биотопом.

Популяция в обоих районах на 80% состояла из личинок и переходных стадий размером от <5 до 15 мм, численность лопастных неполовозрелых и взрослых половозрелых

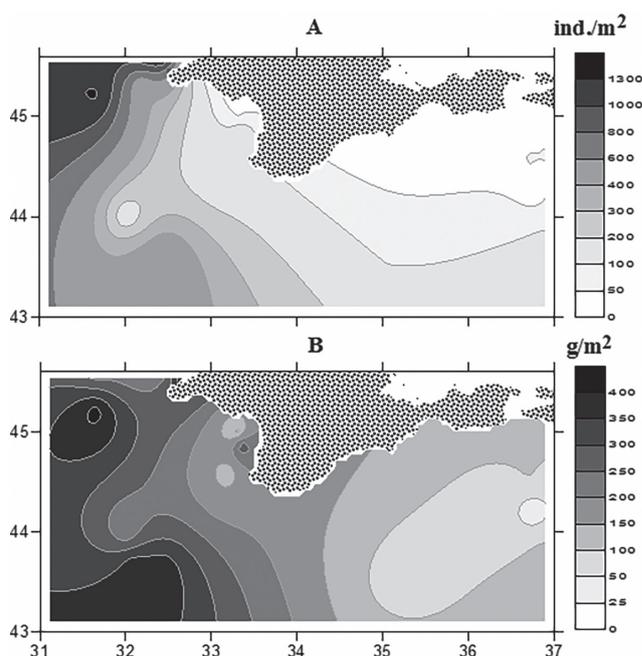


Рис. 3. Карта распределения гребневика *M. leidyi* (А – численность, Б – биомасса) в глубоководной части Чёрного моря в июле – августе 2017 г.

Таблица 1. Характеристика популяции гребневика *M. leidy* в глубоководных районах Чёрного моря

Показатель	Западный сектор исследований	Восточный сектор исследований
Численность, экз. м ⁻²	335.6 ± 71.3	115.4 ± 28.3
Биомасса, г м ⁻²	262.7 ± 43.2	105.0 ± 29.0
Средний сырой вес, г	1.05 ± 0.19	1.04 ± 0.22
Средний сухой вес, г	0.023 ± 0.004	0.023 ± 0.005
Содержание углерода, мг С	0.927 ± 0.169	0.915 ± 0.195

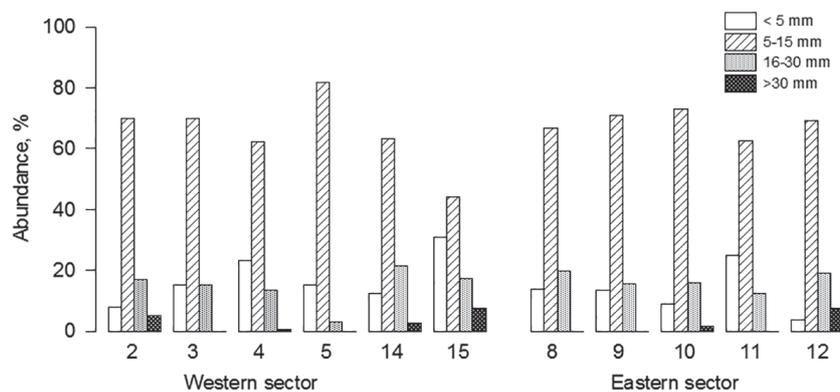


Рис. 4. Размерная структура популяции *M. leidy* в западном и восточном секторах глубоководной части Чёрного моря в июле – августе 2017 г. Цифры на оси абсцисс – номера станций.

особей была низкой (рис. 4). Сходство размерной структуры популяции привело к практически равным средним массам гребневиков в обоих районах (см. табл. 1).

В восточном секторе на двух станциях (11 и 12) присутствовали гребневика *Beroe ovata* с численностью 4 и 2 экз м⁻² и биомассой 82.98 и 2.14 г м⁻², соответственно.

Зоопланктон. Численность кормового зоопланктона (без ночесветки и гребневиков) во всем кислородном слое на станциях западного и восточного глубоководных секторов варьировала в пределах 401–1866 (средняя –1132±458) и 524–1220 (средняя 851±271) экз. м⁻³, соответственно. Биомасса, выраженная в единицах сырого веса, в западном секторе изменялась от 63.5 до 233.2 (средняя 119.9±54.4), в восточном – от 33.1 до 135.3 (средняя 75.8±36.6) мг м⁻³. Средняя численность и биомасса зоопланктона в западном секторе была выше, чем в восточном. Преобладающей группой в составе зоопланктона верхнего квазиоднородного (ВКС) и всего кислородного слоя в обоих районах были Copepoda (табл. 2 и 3). Из Cladocera обнаружены *Penilia avirostris* (Dana, 1849) и *Pleopis polyphemoides* (Leuckart, 1859). Из других групп кормового зоопланктона встречались

аппендикулярия *Oikopleura (Voxillaria) dioica* (Foll, 1872), щетинкочелюстные *Parasagitta setosa*, личинки двустворчатых (Bivalvia) и брюхоногих моллюсков (Gastropoda), полихеты (Polychaeta). Остальные таксоны – Decapoda, Cirripedia, Bryozoa, Harpacticoida – были представлены единично.

Численность Copepoda в ВКС восточного сектора была в 4.7 раза выше, чем в ВКС западного сектора, за счёт *Acartia* spp. и тепловодных видов (табл. 2). При этом видовая структура была сходной: в обоих доминировали представители рода *Acartia*, составлявшие 63 и 58% всех Copepoda, в основном это *Acartia clausi* (Giesbrecht, 1889) с присутствием (в меньших количествах) *A. tonsa* (Dana, 1849) на 11 и 12 станциях восточного сектора с численностью 2 и 31 экз. м⁻³, соответственно. Субдоминантным видом в ВКС обоих секторов была *Oithona davisae* (Ferrari F. D., Orsi, 1984), составлявшая 13.9 и 15.7% численности Copepoda, соответственно, на западе и востоке исследованной акватории. Другие виды Copepoda – *C. euxinus*, *Pseudocalanus elongatus* (Brady, 1865) и *Oithona similis* (Claus, 1866), которые летом находятся глубже, составляли в ВКС западного сектора около 1% и немногим более в ВКС восточного.

Таблица 2. Средняя численность (экз. м⁻³) и структура таксоцена Copepoda (%) в ВКС и во всём кислородном слое глубоководной части моря

Таксоны	Западный сектор				Восточный сектор			
	ВКС (n = 6)		Кислородный слой (n = 6)		ВКС (n = 5)		Кислородный слой (n = 4)	
	экз. м ⁻³	%	экз. м ⁻³	%	экз. м ⁻³	%	экз. м ⁻³	%
<i>Acartia</i> spp.	472.8	63.1	157.8	23.79	2030.7	58.2	173.3	24.1
<i>Calanus euxinus</i>	8.4	1.1	101.8	15.35	35.0	1.0	136.4	19.0
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	6.1	0.8	174.9	26.37	72.4	2.1	148.4	20.6
<i>Paracalanus parvus</i>	8.2	1.1	8.8	1.33	23.9	0.7	6.8	0.9
<i>Centropages ponticus</i>	33.2	4.4	6.6	1.00	400.3	11.5	48.5	6.7
<i>Oithona davisae</i>	103.9	13.9	21.2	3.20	546.7	15.7	58.2	8.1
<i>Oithona similis</i>	3.6	0.6	174.3	26.28	175.7	5.0	116.9	16.2
Copepoda*	112.6	15.0	17.8	2.68	207.1	5.9	31.1	4.3
Сумма Copepoda	748.8	100	663.3	100	3491.8	100	719.6	100

Примечание: * – неидентифицированные науплиусы Copepoda, n – количество станций при исследовании зоопланктона.

Необычно низкой в ВКС оказалась численность *P. parvus* – обычного обитателя поверхностных слоёв, который в обоих секторах составлял около 1% численности Copepoda.

Суммарные величины численности рачков во всём кислородном слое обоих секторов мало различались, в отличие от ВКС (табл. 2). Copepoda составляли 87 и 92% численности зоопланктона в западном и восточном секторах, соответственно. В западном секторе доминировали холодноводные *P. elongatus* и *O. similis*, здесь на долю каждого приходилось 26% численности копепод. *A. clausi* была субдоминантом. В восточном секторе, наоборот, доминировали *Acartia* spp., а субдоминантами были *P. elongatus* и *C. euxinus*. Тепловодные виды (*C. ponticus* и *O. davisae*) в сумме составляли 15% численности Copepoda в восточном секторе и 4.2% в западном, что может быть связано с особенностями температурного режима. Температура поверхностной воды в восточном секторе была на 1.6 °C выше, чем в западном.

Acartia spp. доминировали по биомассе в ВКС обоих секторов (табл. 3). Их доля в западном секторе (77.1%), была существенно выше, чем в восточном (57.4%). В отличие от ВКС, во всём кислородном слое обоих секторов по биомассе доминировал холодноводный крупный рачок *C. euxinus*. Доля мелкой циклопиды *O. davisae* была низкой,

в ВКС она составляла от 4 до 5% биомассы Copepoda, во всём кислородном слое – менее 1%. Биомасса Copepoda была значительно выше в ВКС восточного сектора, во всём кислородном слое – в западном. Доля Copepoda во всём кислородном слое обоих секторов была равнозначной, они составляли 43 и 45% биомассы кормового зоопланктона.

Средняя численность кормового зоопланктона во всём кислородном слое западного (115.2±97.2 тыс. экз. м⁻²) и восточного (111.9±50 тыс. экз. м⁻²) секторов была приблизительно одинакова. Средняя биомасса кормовых организмов в западном секторе – 18.2±10.1 г м⁻² (Copepoda – 7.9±4.5 г м⁻²), примерно вдвое превышала их биомассу в восточном секторе – 10.0±6.3 г м⁻² (Copepoda – 5.1±4.6 г м⁻²).

Пищевой спектр, особенности питания и выедание зоопланктона *M. leidy*. Пищевой спектр гребневика в исследуемый период в изученных районах был крайне ограничен и на 98% был представлен различными возрастными стадиями *Acartia* spp. и *C. euxinus*. Редко встречались *P. elongatus*, *P. parvus* и *C. ponticus*, доля которых в общей численности мезопланктона в обоих районах была незначительной. Именно этим объясняется почти полное отсутствие их в содержимом гастральной полости (ГП) гребневиков. На ряде станций западного глубоководного сектора (2, 15)

Таблица 3. Средняя биомасса ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) и структура таксоцены Copepoda (%) в ВКС и во всём кислородном слое глубоководной части моря

Таксоны	Западный сектор				Восточный сектор			
	ВКС (n = 6)		Кислородный слой (n = 6)		ВКС (n = 5)		Кислородный слой (n = 4)	
	$\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$	%	$\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$	%	$\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$	%	$\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$	%
<i>Acartia</i> spp.	6.95	77.1	2.55	5.1	21.71	57.4	1.33	3.5
<i>Calanus euxinus</i>	1.01	11.2	43.05	87.0	9.64	25.5	32.01	84.9
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	0.08	0.8	2.99	6.0	0.74	2.0	3.25	8.6
<i>Paracalanus parvus</i>	0.08	0.9	0.08	0.2	0.15	0.4	0.06	0.2
<i>Centropages ponticus</i>	0.41	4.5	0.09	0.2	2.99	7.9	0.38	1.00
<i>Oithona davisae</i>	0.35	3.9	0.07	0	1.77	4.7	0.19	0.5
<i>Oithona similis</i>	0.02	0.2	0.66	1.3	0.32	0.9	0.48	1.3
Copepoda*	0.12	1.4	0.02	0.2	0.22	0.6	0.03	0.1
Сумма Copepoda	9.02	100	49.51	100	37.54	100	37.72	100

Примечание: * – неидентифицированные науплиусы Copepoda, n – количество станций при исследовании зоопланктона.

в пищевом комке *M. leidy* наряду с Copepoda присутствовала *P. avirostris*. На ст. 5 отмечены яйца *O. similis* и других Copepoda (до 35 экз.), на периферии восточного сектора (ст. 12) – единичные клетки крупной диатомеи *Coscinodiscus granii*. В составе жертв чётко прослеживаются региональные различия: в восточной части моря основными компонентами содержимого ГП были *Acartia* spp. с небольшой долей *P. elongatus* и яиц Copepoda; на четырёх из пяти станций отсутствовал *C. euxinus*. В западном секторе он присутствовал в ГП гребневиков на трёх из 5 станций. В восточной части моря большая часть гребневиков (45±9.2%) не содержала пищи в ГП, в то время как на западе их доля была значительно ниже – 25.8±8.6% ($p < 0.01$) (табл. 4).

Количество жертв в гастральной полости питающихся гребневиков варьировало от 1 до 14 (яйца Copepoda до 35) на западе и от 1 до 12 экз. на востоке. Средние величины в обоих секторах мало различались, составляя 3.3 ± 0.3 и 2.9 ± 0.4 экз. в западной и восточной частях моря, соответственно. При этом, на востоке доля особей с 1–5 жертвами в гастральной полости была несколько выше (96% питающихся), чем на западе (85%), а доля гребневиков с более чем 5 экз. жертв была очень низкой (4 против 15%). Их суточные рационы на станциях западного сектора ($0.069\text{--}8.759$ мг С экз.⁻¹) в среднем (0.60 ± 0.11 мг С экз.⁻¹) были недостоверно выше ($p > 0.05$), чем на станциях восточного сектора ($0.043\text{--}2.160$ и 0.38 ± 0.08 мг С экз.⁻¹), соответственно (табл.

Таблица 4. Трофические показатели гребневика *M. leidy* в глубоководных районах Чёрного моря

Параметр	Западный сектор	Восточный сектор
Количество исследованных гребневиков	116	64
Оральнo-аборальная длина, мм	15.9 ± 0.8	17.7 ± 1.5
Содержание углерода, мг С экз. ⁻¹	3.02 ± 0.49	3.78 ± 1.04
Количество жертв в ГП	3.3 ± 0.3	2.9 ± 0.4
% голодающих особей	25.8 ± 8.6	45.0 ± 9.2
Абсолютный суточный рацион, мг С экз. ⁻¹	0.60 ± 0.11	0.38 ± 0.08
Удельный суточный рацион, % С тела	45.50 ± 8.31	14.16 ± 1.97
Пищевые потребности, мг С экз. ⁻¹ сут ⁻¹	0.183 ± 0.033	0.208 ± 0.055
Ассимилированная пища /пищевые потребности	6.30 ± 1.17	2.02 ± 0.25
Выедание <i>Acartia</i> spp., % биомассы сут ⁻¹	50.0	6.0

Таблица 5. Суточное выедание *Acartia* spp популяцией *M. leidy* в ВКС на отдельных станциях западного и восточного глубоководных секторов: B_M – биомасса *M. leidy*, B_A – биомасса *Acartia* spp., G – выедание, № – номер станции, n – число измерений

Западный сектор				Восточный сектор			
№/n	B_M mg C m ⁻³	B_A mg C m ⁻³	G % биомассы сут ⁻¹	№/n	B_M mg C m ⁻³	B_A mg C m ⁻³	G % биомассы сут ⁻¹
2/10	1.010	0.622	50.8 ± 21.5	8/7	0.622	0.523	45.1 ± 23.3
3/9	1.018	0.185	194.2 ± 63.6	9/13	0.909	4.861	4.4 ± 1.3
5/59	2.421	1.362	37.2 ± 4.6	10/9	0.789	0.592	13.2 ± 5.1
14/7	2.532	0.324	188.5 ± 68.9	11/1	0.101	2.074	0
15/7	1.193	0.348	17.2 ± 8.7	12/4	0.602	0.631	1.8 ± 1.6
2–15/92			71.6 ± 1.1	8–12/34			13.2 ± 5.1

4). Более низкая величина абсолютного суточного рациона *M. leidy* в восточном секторе, по-видимому, обусловлена отсутствием крупных рачков среди жертв. Средний удельный суточный рацион гребневика оказался также ниже в восточной части моря (14.2±1.9 против 45.5±8.3% C тела сут⁻¹).

Минимальные суточные пищевые потребности *M. leidy*, рассчитанные по скорости потребления O₂ при данных температурных условиях, составляли 4.3–7.1% C массы тела в зависимости от размера гребневиков. Степень обеспеченности пищей, показателем которой является отношение между количеством ассимилированной пищи (A, мг C экз.⁻¹ сут⁻¹) и дыхательными потребностями гребневиков (Q, мг C экз.⁻¹ сут⁻¹) изменялась по станциям в пределах 0.32–47.0 (в среднем – 6.30±1.17) в западном секторе и 0.03–5.68 (в среднем – 2.02±0.25) в восточном (табл. 4), то есть особи в большинстве случаев потребляли достаточное для обмена и роста количество пищи. Более обеспеченными были личинки и ранние переходные стадии гребневиков; животные размером более 20 мм (100 мг сухого веса, ~4 мг C) могли испытывать недостаток пищи (R/C = 0.4–0.04). В отдельных случаях, при потреблении крупных жертв (старших copepodитов и половозрелых *C. euxinus*) взрослые и поздние стадии гребневиков в исследуемых районах имели потенциал для роста: так, 45 мм *M. leidy* с 11 рачками *Acartia* spp. и *C. euxinus* в гастральной полости, питаясь круглосуточно с такой интенсивностью, мог обеспечить не только дыхательные потребности, но также интенсивный рост и размножение

(R/Q = 5.9). Однако, доля таких гребневиков в популяции была незначительной.

Так как почти единственными объектами питания гребневиков в период исследования были *Acartia* spp. и *C. euxinus*, воздействие гребневиков на зоопланктонное сообщество в основном сводится к воздействию на популяции этих видов. Учитывая, что популяция *M. leidy*, как правило, обитает в верхнем перемешанном слое выше температурного скачка [Vinogradov et al., 1989; Шушкина, Мусаева, 1990; Bogdanova, Konsulov, 1993; Kideys, Romanova, 2001], мы рассчитали потенциальный пищевой пресс популяции гребневиков на эти виды в слое ВКС. В ВКС западного сектора выедание *Acartia* spp. сильно варьировало по станциям (табл. 5) и в среднем было очень высоким; ежесуточно популяция гребневика могла потенциально выедать более 70% (71.6±1.1%) биомассы рачков.

В ВКС восточных районов при высокой вариабельности выедания рачков на разных станциях, в среднем оно было невысоким – 13.2±5.1%, что, по-видимому, объясняется низкой биомассой гребневиков и втрое большей биомассой *Acartia* spp. в этой части моря. Если учесть, что активно питались лишь около 75% особей в западном и около 50% в восточном секторах, то оценки суточного выедания *Acartia* spp. снизятся до ~50% биомассы жертв на западе и ~6% – на востоке.

Расчёт скорости выедания гребневиком *C. euxinus* определялся временем отбора проб на станциях. По данным суточной станции, в течение дневного времени в ГП гребневика *C. euxinus* не было: она начинала возрастать по-

сле 20 ч, что связано с суточными миграциями рачков к поверхности. При расчёте суточных рационов и скорости выедания было принято, что гребневик потребляет *C. euxinus* в течение 12 вечерних и ночных часов, когда мигрирующие рачки проникают в нижние слои ВКС. Биомасса *C. euxinus* в ВКС составляла 1.01 и 9.64 мг м⁻³ в западном и восточном секторах, соответственно. На четырёх из пяти станций восточного сектора *M. leidy* не потреблял *C. euxinus* ни ранним утром, ни в вечерние часы, хотя здесь его биомасса в ВКС была значительно выше, чем на западе. Вероятно, это связано с сохраняющейся пространственной разобщённостью популяций в этом районе. И только на ст. 12 (время исследования 21:30) у всех просмотренных особей *M. leidy* в ГП находились разновозрастные копепоиды *C. euxinus*. Рассчитанная для этой станции суточная скорость выедания рачков популяцией *M. leidy* в среднем составляла 19.6±4.5% их биомассы, с поправкой на непитающихся гребневику (45%), гребневик в ВКС мог выедать до ~10% биомассы *C. euxinus*.

Обсуждение

Численность, биомасса и пространственное распределение *M. leidy*. В онтогенезе лобатные гребневики проходят три стадии развития: тентакулятная (0.5–5.0 мм), переходная (6.0–15.0 мм) и лобатная (>15 мм), различающихся своей морфологией и способом питания. Тентакулятная стадия имеет два нитевидных щупальца, с помощью которых захватывает жертвы. У гребневику на переходной стадии появляются лопасти, которые на третьей стадии остаются единственным средством захвата пищи. В июле – августе 2017 г. в западном и восточном глубоководных секторах основную часть популяции *M. leidy* (больше 70%) составляли особи на переходной стадии развития. Доля взрослых гребневику, обычно достигающих зрелости при длине 30 мм, была незначительной. Таким образом, судя по структуре, популяции в обоих районах обновились и состояли из особей нового поколения. Интенсивное размножение *M. leidy* в Чёрном море происходит при температуре воды 22 °С и выше, при этом

численность гребневику достигает сезонного максимума. Температура воды в ВКС (около 25 °С) в период наблюдений была близка к оптимальной [Finenko et al., 2014], значит, в обоих районах популяция находилась на пике своего развития.

Как указано выше, в открытых районах Чёрного моря в последние 10–15 лет наблюдения за состоянием популяций гребневику-вселенцев проводились преимущественно в весенний и осенний сезоны, когда животные только начинали появляться в планктоне, либо находились на стадии затухания развития популяции [Аннинский, Тимофте, 2009; Mutlu, 2009; Anninsky et al., 2013; Аннинский и др., 2019]. Известно, что наибольший эффект на планктонное сообщество и экосистему в целом гребневики оказывают в летние месяцы (июль – август). Приведённые в работе данные характеризуют состояние популяции именно в этот сезон. При этом, с одной стороны, численно и по биомассе она была развита на порядок слабее, чем в годы массовой экспансии гребневику [Vinogradov et al., 1989], с другой, – была более многочисленной, чем обычно весной или осенью в последние 10–15 лет [Аннинский, Тимофте, 2009; Mutlu, 2009; Anninsky et al., 2013; Аннинский и др., 2019]. Единственное известное исключение – высокая биомасса *M. leidy* (261±16.2 г·м⁻²) в южной части Чёрного моря в октябре 2006 г. [Mutlu, 2009], которая находилась примерно на том же уровне, что в западном глубоководном секторе летом 2017 г. (258.5±37.6 г м⁻²). Однако, численность особей осенью 2006 г. была достоверно ниже ($p < 0.001$) (7.0±0.73 экз. м⁻²), чем в западных (299.6±65.8 экз. м⁻²) и восточных (93.6±21.7 экз. м⁻²) районах в июле – августе 2017 г. Во всех других случаях величины численности и биомассы *M. leidy* были ниже, чем летом 2017 г. В октябре 2005 г. в глубоководной зоне западного сектора Чёрного моря биомасса гребневику достигала лишь 76±22 г м⁻², а численность – 26±5 экз. м⁻² [Аннинский, Тимофте, 2009]. В открытом море у Анатолийского побережья в июне и мае 2007 г. биомасса *M. leidy* составляла 52.1±10.8 и 27.4±4.73 г м⁻², соответственно, численность – всего 1.7±0.33 и 1.7±0.29 экз. м⁻² [Mutlu, 2009]. Низкие вели-

чины численности (12 ± 3 экз. m^{-2}) и биомассы (86 ± 13 г m^{-2}) *M. leidy* фиксировались в открытых районах к югу и юго-западу от Крымского полуострова в октябре 2010 г. [Anninsky et al., 2013]. А в сентябре – октябре 2016 г. биомасса *M. leidy* здесь оказалась вдвое ниже, чем в 2010 г. – 48 ± 11 г m^{-2} при численности 16 ± 2 экз. m^{-2} [Аннинский и др., 2019].

В 1996–1998 гг. средняя биомасса *M. leidy* в глубоководных районах южной части Чёрного моря в июле – сентябре была близка к $200\text{--}300$ г m^{-2} [Kideys, Romanova, 2001]. В сентябре 1999 г. при экспансии *V. ovata* по всему морю она снизилась до 12 г m^{-2} и была минимальной за всё время наблюдений [Kideys, Romanova, 2001]. Биомасса *M. leidy* в западном и восточном глубоководных секторах в период наших наблюдений была практически такой же, как во второй половине лета в открытых районах до вселения *V. ovata*. В конце июля – первой декаде августа 2017 г. *V. ovata* присутствовал в планктоне только на двух станциях восточного сектора (ст. 11 и 12), где численность гребневика составляла 4 и 2 экз. m^{-2} , а его биомасса – 82.9 и 2.1 г m^{-2} , соответственно. Таким образом, исследования 2017 г. совпадали по времени с пиком развития популяции *M. leidy* на станциях западного сектора и начальным периодом освоения глубоководных биотопов популяцией *V. ovata*

– в восточной части моря, то есть временем максимального эффекта *M. leidy* на функционирование зоопланктонного сообщества и формирование его видовой и размерной структуры.

Зоопланктон. Катастрофическое снижение биомассы кормового зоопланктона произошло в начале 1990-х гг. по всему Чёрному морю, что большинство исследователей связало с массовым развитием популяции хищного мнемииописа. Небольшое увеличение биомассы наблюдали в разных районах моря в середине 1990-х [Kovalev et al., 1998a, 1998b; Niermann et al., 1999; Загородняя и др., 2001]. Чёткий положительный тренд изменения биомассы мезозоопланктона в глубоководной части Чёрного моря выявлен в 2000-х гг. [Arashkevich et al., 2014]. В 2010 г. ИнБЮМ возобновил исследования зоопланктона в открытом море у берегов Крыма. Наблюдавшиеся в эти годы величины были существенно выше, чем в начале 1990-х гг., но ниже показателей, регистрируемых ИО РАН в 2000-х гг. (рис. 5).

Более высокие величины ИО РАН можно отнести к различной уловистости используемых сетей, а также возможного включения мелких особей гребневика *P. pileus* в состав мезозоопланктона, либо пространственно-временной изменчивости биомассы зоо-

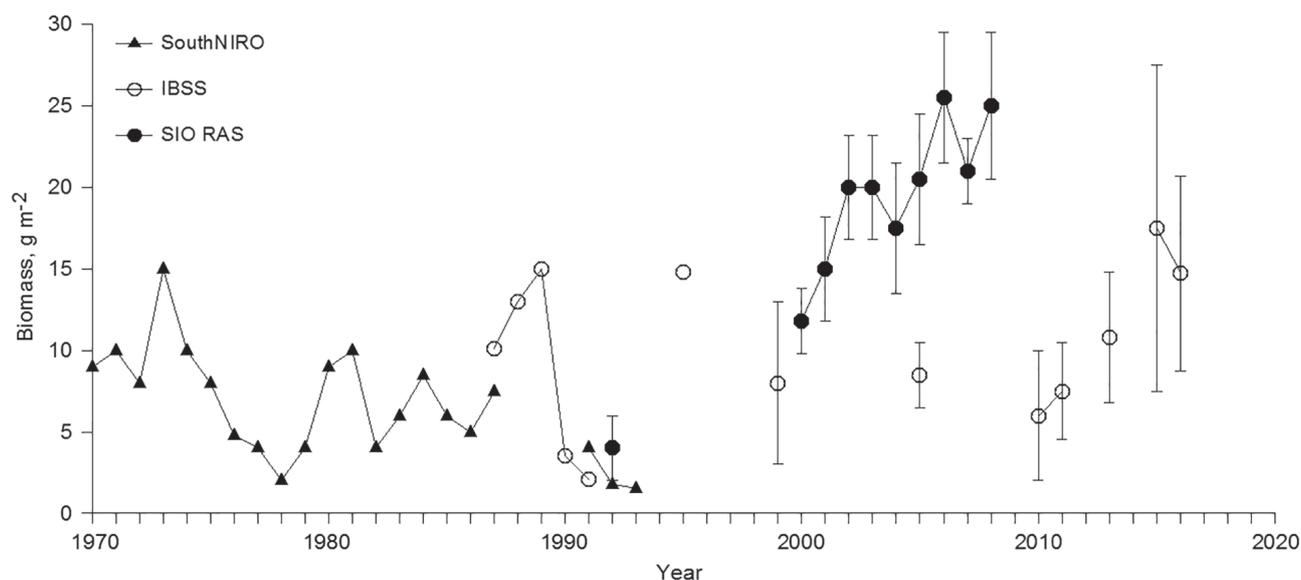


Рис. 5. Многолетняя динамика биомассы (г m^{-2}) кормового зоопланктона в кислородном слое глубоководной части Чёрного моря. Модифицированный рисунок из статьи [Arashkevich et al., 2014] дополнен результатами исследований ИнБЮМ в 1995 [Загородняя и др., 2001; 2003] и 1999 г. и данными, полученными у берегов Крыма начиная с 2010 г. На графике приведено стандартное отклонение.

планктона. Таким образом, согласно данным разных исследователей, в глубоководной части Чёрного моря, начиная с 2000-х гг., прослеживался положительный тренд изменения биомассы мезозoopланктона. По-видимому, это связано с уменьшением обилия и пресса мнемииопсиса на кормовой зоопланктон, что показано для прибрежных районов [Finenko et al., 2018a, 2018b]. Кратковременное значительное выедание зоопланктона популяцией гребневиков в настоящее время определяет среднегодовую динамику обилия мезопланктона лишь в отдельных районах Чёрного моря и зависит от гидрофизических условий района.

Пищевой спектр, особенности питания и выедание зоопланктона *M. leidy*. Особенностью пищевого спектра *M. leidy* в глубоководных районах было его фактическое сокращение до двух массовых видов Copepoda: *Acartia* spp. и *C. euxinus*. Новый вселенец в Чёрное море – циклопоидная копепода *O. davisae*, занимая по численности и биомассе субдоминантное положение в ВКС, практически не потреблялась гребневиками, по-видимому, из-за её мелких размеров и особенностей поведения. Близкий спектр жертв был выявлен у молоди (11 ± 5 мм) и у половозрелых (40–70 мм) *M. leidy* в открытых районах северной части моря в октябре – ноябре 2010 г. [Anninsky et al., 2013].

В прибрежных водах пищевой спектр *M. leidy* обычно значительно шире и может включать все стадии развития планктонных Copepoda (*A. clausi*, *A. tonsa*, *O. davisae*, *C. euxinus*), Cladocera (*P. avirostris* и *P. polyphemoides*), а также меропланктон – личинок Bivalvia, Gastropoda, Cirripedia и Polychaeta [Финенко и др., 2010]. Кроме того, в определённый период годового цикла для переживания неблагоприятных пищевых условий *M. leidy* может переходить на каннибализм, потребляя собственных личинок [Javidpour et al., 2020]. На потребление *M. leidy* икры и личинок рыб в прибрежных и открытых районах указывают некоторые авторы [Цихон-Луканина и др., 1991], но в наших исследованиях этого не наблюдалось.

Одним из важных показателей, характеризующих интенсивность питания животных,

служит время (продолжительность) переваривания пищи. Время переваривания зависит от размера потребителя, вида и размера жертв, их состава и морфологии, а также количества пищевых объектов в гастральной полости гребневика. У одноразмерных личинок при одинаковых температурных условиях оно варьировало от 1 мин при переваривании алорикатных Ciliata до 2 ч в случае копеподитов [Sullivan, 2010]. Более широкий диапазон времени переваривания разных видов пищи – 0.25–7.0 ч, изменяющийся в зависимости от размеров жертв и потребителя, а также численности жертв в гастральной полости, приводят [Granhag et al., 2011; Marchessaux et al., 2021]. В ранее проведённых опытах [Финенко и др., 2008] было установлено, что время переваривания мелкого зоопланктона (*Acartia* sp., *P. elongatus*, *P. parvus* и др.) личинками *M. leidy* при температуре 25 °C составляло 0.8 ч, тогда как крупного *C. euxinus* вдвое больше [Цихон-Луканина и др., 1995]. Время переваривания всех жертв особями с орально-аборальной длиной более 15 мм было примерно одинаковым (0.7 ч) [Финенко и др., 2010]. При одинаковой температуре и равном количестве жертв в гастральной полости скорость переваривания пищи у более крупных *M. leidy* обычно выше, чем у личинок. Тем не менее, поскольку у крупных особей в море численность жертв в ГП (в среднем 3.8 экз.) достоверно ($p < 0.01$) превышала их численность у личинок (2.3 экз.), то при расчёте суточного рациона гребневика нами были приняты близкие величины времени переваривания у обеих размерных групп.

Популяции гребневиков в обоих районах были представлены интенсивно питающимися личинками и животными на переходной стадии (удельный суточный рацион составлял 14.2 ± 1.9 и $50.6 \pm 8.8\%$ С тела сутки⁻¹ в восточном и западном районах, соответственно), что превышало минимальные пищевые потребности на дыхание и обеспечивало рост. Ранее проведённые эксперименты показали, что потребность в пище возрастает по мере роста *M. leidy*, требуя более высоких концентраций зоопланктона [Финенко, Романова, 2000]. В исследуемый период при концентрациях копепод ~ 8 и 5 г м⁻² в западном и восточ-

ном секторах небольшая часть взрослых *M. leidy*, особенно в восточном секторе, могла в течение некоторого времени лишь частично компенсировать дыхательные потребности.

Трофические отношения в пищевой цепи желетелье – зоопланктон в европейских морях после вселения *M. leidy* привлекают всё большее внимание [Finenko et al., 2013; McNamara et al., 2013; Colin et al., 2015; Jaspers et al., 2015, 2018; Javidpour et al., 2020; Marchessaux et al., 2021; Stoltenberg et al., 2021], так как они, с одной стороны, определяют конкурентные пищевые отношения с мелкими планктоноядными рыбами, с другой – видовую и размерную структуру зоопланктонного сообщества и других компонентов экосистемы. Приводимые в литературе величины интенсивности выедания *M. leidy* мезозоопланктона в разных морях варьируют в широких пределах в зависимости от района, сезона, численности особей и скорости потребления пищи. В нативных водах Чесапикского залива при высокой плотности *M. leidy* 12 экз. м⁻³ его популяция могла ежедневно изымать 23–32% биомассы зоопланктона [Purcell et al., 2001]; при низкой плотности (3–6 экз. м⁻³) – 11–17%. В годы массового развития гребневика в этом районе (1987–2000 гг.) его пресс на кормовой зоопланктон был ещё более значительным – потенциальное суточное потребление достигало 45% биомассы зоопланктона, а на отдельных станциях – более 100%. Хищнический пресс *M. leidy* в 1996–2000 гг. мог достигать около 60% биомассы Copepoda в сутки [Purcell et al., 2001; Purcell, Decker, 2005].

Близкий к катастрофическому эффект на зоопланктонное сообщество оказало хищничество *A. aurita* и нового вселенца *M. leidy* летом 2009 г. в некоторых районах Северного моря (Лим-фьорд), сократив среднее время полужизни зоопланктона (время, за которое численность зоопланктона снижается вдвое) до 0.5–2.9 суток. Это привело к исчезновению ряда видов, структурным изменениям в зоопланктонном сообществе и в динамике отдельных групп и видов зоопланктона: исчезли высокие сезонные пики численности Cladocera и Copepoda, характерные для прежних лет [Riisgard et al., 2012; Riisgard, Goldstein, 2014].

В эстуариях Лонг-Айленда популяция *M. leidy* при высокой плотности могла ежедневно выедать 20–89% велигеров двустворчатых моллюсков и другого зоопланктона, включая взрослых Copepoda, науплиусов и Tintinnidae [McNamara et al., 2010]. Столь высокая скорость выедания могла привести к значительному снижению обилия жертв в планктоне и изменить видовую структуру зоопланктонного сообщества.

Выедание зоопланктона популяцией *M. leidy* во французской средиземноморской лагуне в течение 18 месяцев было очень вариабельно и изменялось от 0 до 100%. Наибольший эффект *M. leidy* оказывал на менее подвижные жертвы – личинок моллюсков и усоногих раков (28±41 и 12±26%, соответственно) [Marchessaux et al., 2021].

Оценка потребления зоопланктона по минимальным пищевым потребностям двух видов – *A. aurita* и *M. leidy*, проведённая по многолетним данным (2005–2014 гг.) для северо-восточных районов Чёрного моря [Amelina et al., 2019], показала, что среднегодовая суточная скорость выедания зоопланктона была максимальной на внутреннем шельфе (18% биомассы зоопланктона в сутки) и уменьшалась по направлению от берега в открытое море, где не превышала 2%. Такая же низкая скорость выедания приведена в работе [Anninsky et al., 2013]: осенью 2010 г. в глубоководной области *M. leidy* выедал за сутки лишь 0.1–0.3% биомассы кормового зоопланктона. Причина низких величин выедания – период исследования. Как указывалось выше, хищнический пресс *M. leidy* на популяции жертв максимален в период его летнего сезонного пика. В обоих случаях период исследования не совпадал со временем максимального развития популяций желетельных.

По результатам мониторинга 2004–2014 гг. на шельфе Чёрного моря в районе Севастополя в летний период (май – сентябрь) гребневика потребляли 2–18% биомассы зоопланктона в сутки и в определённые периоды развития в отсутствие *B. ovata* могли влиять на обилие жертв. Таким образом, скорость выедания кормового зоопланктона популяцией *M. leidy* может сильно различаться в зависимости от состояния популяции гребневика

– численности и размерной структуры, обилия зоопланктона, сезона и района исследований. Климатические изменения в последние годы – повышение температуры – приводят к сдвигу на более ранние сроки массового развития популяции хищника, а, следовательно, и пресса на популяции жертв [Costello et al., 2006; Robinson et al., 2014; Finenko et al., 2018a]. Экспериментальные и полевые исследования влияния турбулентности на степень выедания *M. leidy* зоопланктона выявили отсутствие связи между этими двумя показателями, так как гребневики избегают этих районов [Jaspers et al., 2018].

Степень воздействия *M. leidy* на структуру зоопланктонного сообщества определяется межгодовыми и видовыми различиями в выедании отдельных видов кормового зоопланктона популяцией *M. leidy*. В шельфовых районах Чёрного моря у Севастополя в летние месяцы 2008 г. гребневик ежедневно выедал 17% биомассы Copepoda и 40% велигеров моллюсков; в 2009–2014 гг. – лишь 2–5% численности велигеров и 2–3% Copepoda [Finenko et al., 2018a], что связано с различиями в количестве потребителей и жертв в отдельные годы.

В наших исследованиях в июле – августе 2017 г. в западном и восточном глубоководных секторах гребневик выедал 50% биомассы *Acartia* spp. в сутки на западе и 6% – на востоке моря. В восточном секторе до 50% гребневиков не имело пищи в гастральной полости. Доля особей с большим количеством жертв в ГП (>5) здесь также была значительно ниже, чем на западе (4% против 15%, $p < 0.01$). Скорость выедания зоопланктона в этом районе была небольшой. При различающихся гидрофизических условиях в обоих глубоководных секторах основным фактором, определявшим состояние популяции гребневика *M. leidy* и зоопланктонного сообщества, вероятно, был физический. В то же время присутствие в восточном секторе такого хищника, как *B. ovata*, также отчасти могло ослабить выедание зоопланктона гребневиком-планктофагом.

Таким образом, влияние гребневиков *M. leidy* на зоопланктонное сообщество в двух глубоководных секторах моря чётко различа-

лось. Высокая скорость выедания зоопланктона на западе неизбежно должна привести к сильному снижению биомассы умеренно-водного мезопланктона, в частности, *Acartia* spp., в то время, как на востоке хищничество *M. leidy* не регулировало мезозоопланктонное сообщество.

Заключение

Исследование популяций гребневика *Mnemiopsis leidy* в период его максимального сезонного развития (июль – август 2017 г.) в западном и восточном секторе глубоководной части Чёрного моря показало, что его биомасса может достигать достаточно высоких величин (в среднем до 250 г м⁻²), сравнимых с прибрежными районами. Пространственное распределение отличается высокой гетерогенностью: численность и биомасса гребневика по станциям варьировала в широких пределах от 32 до 1756 экз. м⁻² и от 18 до 421.8 г м⁻². В пищевом спектре *M. leidy* преобладали *Acartia* spp. (преимущественно *A. clausi*) и *C. euxinus*, доминировавшие в кормовом зоопланктоне. Биомасса кормового зоопланктона была вдвое выше в западном секторе. Популяции гребневиков в обоих районах были представлены интенсивно питающимися личинками и особями на переходной стадии развития – удельный суточный рацион составлял 14.2±1.9 и 50.6±8.8% С тела сут⁻¹ в восточном и западном районах, соответственно. Он превышал минимальные пищевые потребности *M. leidy* на дыхание и был достаточным для обеспечения их роста. Интенсивное выедание зоопланктона *M. leidy* (около 50% биомассы *Acartia* spp. в сутки) на западе, в отсутствие *B. ovata* могло привести к сильному снижению биомассы мезопланктона. Последующее развитие комплекса «*M. leidy* – зоопланктон» определяется сроками появления в планктоне и численностью популяции *B. ovata*. Хищнический пресс *M. leidy* на зоопланктонное сообщество может привести к уменьшению выедания фитопланктона в определённый период и изменить структуру пищевой цепи.

Напротив, на востоке при суточном выедании гребневиком около 6% биомассы *Acartia* spp. хищничество *M. leidy* не могло оказать

существенного влияния на сообщество зоопланктона.

Финансирование работы

Работа подготовлена по теме государственного задания ФИЦ Институт биологии южных морей «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» НИОКТР номер гос. регистрации 121041400077-1, теме НИР «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» номер гос. регистрации 121030100028-0 и при частичной поддержке проекта РФФИ и г. Севастополя р_а 18-44-920022 «Отклик черноморской пелагической экосистемы на изменение климата в регионе (на примере медуз, гребневиков и мелких пелагических рыб)».

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Аболмасова Г.И. Скорость энергетического обмена у *Mnemiopsis leidy* A. Agassiz в зависимости от температурных и пищевых условий // Гидробиологический журнал. 2001. Т. 37. № 2. С. 90–95.
- Аболмасова Г.И., Финенко Г.А., Романова З.А., Дацк Н.А., Аннинский Б.Е. Состояние желетелого макрозоопланктона в шельфовой зоне крымского побережья Чёрного моря в 2009–2010 гг. // Морской экологический журнал. 2012. Т. 11. № 3. С. 17–24.
- Аннинский Б.Е., Игнатъев С.М., Финенко Г.А., Дацк Н.А. Желетельный макропланктон открытой пелагиали и шельфа Чёрного моря: распределение осенью 2016 г. и межгодовые изменения биомассы и численности // Морской биологический журнал. 2019. Т. 4. № 3. С. 3–14.
- Аннинский Б.Е., Тимофте Ф. Распределение зоопланктона в западном секторе Чёрного моря в октябре 2005 г. // Морской экологический журнал. 2009. Т. 8. № 1. С. 17–31.

- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Востоков С.В., Верещака А.И., Лукашева Т.А. Популяционная динамика гребневиков *Mnemiopsis leidy* и *Beroe ovata* у Кавказского побережья Чёрного моря // Океанология. 2002. Т. 42. № 5. С. 693–701.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Николаева Г.Г. Состояние зооцены открытых районов Чёрного моря в конце лета 1992 года // Океанология. 1993. Т. 33. № 3. С. 382–387.
- Губарева Е.С., Светличный Л.С., Романова З.А., Финенко Г.А., Аболмасова Г.И., Аннинский Б.Е., Бат Л., Кидейс А.Е. Состояние зоопланктонного сообщества Севастопольской бухты после вселения гребневика *Beroe ovata* в Чёрное море (1999–2003) // Морской биологический журнал. 2004. Т. 3. № 1. С. 39–46.
- Загородняя Ю.А., Ковалев А.В., Островская Н.А. Количественные показатели и сезонная динамика черноморского зоопланктона у берегов Крыма по результатам исследований в 1994–1995 гг. // Экология моря. 2001. Вып. 55. С. 17–22.
- Загородняя Ю.А., Павловская Т.В., Морякова В.К. Современное состояние зоопланктона у берегов Крыма // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. Гл. 2.3. С. 49–83.
- Загородняя Ю.А., Скрябин В.А. Современные тенденции изменений зоопланктона в прибрежных районах Чёрного моря // Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна. Севастополь: МГИ НАН Украины, 1995. С. 87–95.
- Финенко Г.А., Аболмасова Г.И., Дацк Н.А., Аннинский Б.Е. *Mnemiopsis leidy*: скорость питания гребневиков в море и пищевой пресс на кормовой зоопланктон // Морской экологический журнал. 2010. Т. 9. № 1. С. 73–83.
- Финенко Г.А., Павловская Т.В., Романова З.А., Аболмасова Г.И. Время переваривания пищи и интенсивность питания личинок гребневика *Mnemiopsis leidy* A. Agassiz (*Stenophora lobata*) // Морской экологический журнал. 2008. Т. 7. № 3. С. 75–86.
- Финенко Г.А., Романова З.А. Популяционная динамика и энергетика гребневика *Mnemiopsis leidy* // Океанология. 2000. Т. 40. № 5. С. 720–728.
- Цихон-Луканина Е.А., Резниченко О.Г., Лукашева Т.А. Количественные закономерности питания черноморского гребневика *Mnemiopsis leidy* // Океанология. 1991. Т. 31, вып. 2. С. 273–276.
- Цихон-Луканина Е.А., Резниченко О.Г., Лукашева Т.А. Питание гребневика мнемипсиса // Рыбное хозяйство. 1995. № 4. С. 46–47.
- Шушкина Э.А., Мусаева Э.И. Количество гребневика мнемипсиса – вселенца в Чёрное море продолжает увеличиваться // Океанология. 1990. Т. 30. № 4. С. 702–703.
- Шушкина Э.А., Николаева Г.Г., Лукашева Т.А. Изменения в структуре планктонного сообщества Чёрного моря при массовом появлении *Mnemiopsis leidy*. // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51. № 1. С. 54–60.
- Alexandrov B., Arashkevch E., Gubanova A., Korshenko A. Black Sea Monitoring Guidelines – Mesozooplank-

- ton // EU/UNDP Project: Improving Environmental Monitoring in the Black Sea (EMBLAS). Final draft. October 2014. P. 1–31. <http://emblasproject.org/publications-reports>
- Amelina A., Arashkevich E., Louppova N. Predatory effect of *Aurelia aurita* and *Mnemiopsis leidyi* on zooplankton community in the coastal area of the North-Eastern Black Sea // Rapport Commission international Mediterranean. 2019. 42. P. 224.
- Anninsky B.E., Finenko G.A., Datsyk N.A., Ignatyev S.M. Gelatinous Macroplankton in the Black Sea in the Autumn of 2010 // *Oceanology*. 2013. Vol. 53. No. 6. P. 676–685.
- Arashkevich E.G., Louppova N.E., Nikishina A.B., Pautova L.A., Chasovnikov V.K., Drits A.V., Podymov O.I., Romanova N.D., Zatsepina A.G., Kuklev S.B., Flint M.V. Marine Environmental Monitoring in the Shelf Zone of the Black Sea: Assessment of the Current State of the Pelagic Ecosystem // *Oceanology*. 2015. Vol. 55. No. 6. P. 871–876.
- Arashkevich E.G., Stefanova K., Bandelj V., Siokou S., Kurt T.T., Orek J.A., Timofte F., Timonin A., Solidoro C. Mesozooplankton in the open Black Sea: Regional and seasonal characteristics // *Journal of Marine Systems*. 2014. Vol. 135. P. 81–96.
- Bogdanova D., Konsulov A. On the distribution of the new Ctenophora species *Mnemia mccradyi* in the Black Sea along the Bulgarian coastline in the summer of 1990 // *Comp. Rend. Acad. Bul. Sci.* 1993. Vol. 46. No. 3. P. 71–74.
- Colin S.P., MacPherson R., Gemmell B., Costello J.H., Sutherland K., Jaspers C. Elevating the predatory effect: Sensory-scanning foraging strategy by the lobate ctenophore *Mnemiopsis leidyi* // *Limnology and Oceanography*. 2015. Vol. 60. P. 100–109. <https://doi.org/10.1002/lno.10007>
- Costello J., Sullivan B.K., Gifford D.J., Van Keuren D., Sullivan J. Seasonal refugia, shoreward thermal amplification, and metapopulation dynamics of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Narragansett Bay, Rhode Island // *Limnology and Oceanography*. 2006. Vol. 51. P. 1819–1831.
- Daskalov G.M., Grishin A.N., Rodionov S., Mihneva V. Trophic cascades triggered by overfishing reveal possible mechanisms of ecosystem regime shifts // *Proceedings Academy Science USA*. 2007. Vol. 104. P. 10518–10523.
- Dinasquet J., Titelman J., Møller L.F., Setälä O., Granhag L., Andersen T., Båmstedt U., Haraldsson M., Hosia A., Katajisto T., Kragh T., Kuparinen J., Schrøter M.-L., Søndergaard M., Tiselius P., Riemann L. Cascading effects of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* on the planktonic food web in a nutrient-limited estuarine system // *MEPS*. 2012. Vol. 460. P. 49–61. <https://doi.org/10.3354/meps0977>
- Finenko G.A., Abolmasova G.I., Datsyk N.A., Romanova Z.A., Anninsky B.E. Effect of food composition and temperature on in situ feeding rates of Ctenophore invader *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2014. Vol. 5. No. 1. P. 49–55.
- Finenko G.A., Abolmasova G.I., Romanova Z.A., Datsyk N.A., Anninsky B.E. Population Dynamics of the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its Impact on the Zooplankton in the Coastal Regions of the Black Sea off the Crimean Coast in 2004–2008 // *Oceanology*. 2013. Vol. 53. No. 1. P. 80–88. <https://doi.org/10.1134/S0001437012050074>
- Finenko G.A., Anninsky B.E., Datsyk N.A. *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz. 1865 (Ctenophora: Lobata) in the inshore areas of the Black Sea: 25 years after its outbreak // *Russian Journal Biological Invasions*. 2018a. Vol. 5. No. 1. P. 86–93.
- Finenko G.A., Anninsky B.E., Datsyk N.A. Trophic characteristics of *Mnemiopsis leidyi* and its impact on the plankton community of the Black Sea // *Oceanology*. 2018b. Vol. 58. No. 6. P. 817–824.
- Finenko G.A., Romanova Z.A., Abolmasova G.I., Anninsky B.E., Svetlichny L.S., Hubareva E.S., Bat L., Kideys A. 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 of Plankton Research*. 2003. Vol. 25. Iss. 4. P. 539–549. <https://doi.org/10.1093/plankt/25.5.539>
- Granhag L., Møller L.F., Hansson I.J. Size-specific clearance rates of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* based on in situ gut content analyses // *Journal of Plankton Research*. 2011. Vol. 33. No. 7. P. 1043–1052.
- Gubanov A.D., Prusova I.Yu., Niermann U., Shadrin N.V., Polikarpov I.G. Dramatic change in the Copepod Community in Sevastopol Bay (Black Sea) during two decades (1976–1996) // *Senckenbergiana maritime*. 2001. Vol. 31. P. 7–27.
- Jaspers C., Acuña I.L., Brodeur R.d. Interaction of gelatinous zooplankton within marine food webs // *Journal Plankton Research*. 2015. Vol. 37. P. 935–939.
- Jaspers C., Costello J., Sutherland K., Gemmell B., Kelsy N., Lucas, Tackett J., Karra L., Dodge, Collin S. Resilience in moving water: Effect of turbulence on the predatory impact of the lobate ctenophore *Mnemiopsis leidyi* // *Limnology and Oceanography*. 2018. 63. P. 445–458. <https://doi.org/10.1002/lno.10642>
- Javidpour J., Molinero J.-C., Ramires-Romero E., Roberts P., Larson T. Cannibalism makes invasive comby jelly, *Mnemiopsis leidyi*, resilient to unfavourable conditions // *Communication Biology*. 2020. Vol. 3. No. 1. P. 1–7 <https://doi.org/10.1038/s420003-020-0940-2>
- Kideys A.E. Fall and rise of the Black Sea ecosystem // *Science*. 2002. Vol. 297. Iss. 5586. P. 1482–1484. <https://doi.org/10.1126/science.1073002>
- Kideys A.E., Romanova Z. Distribution of gelatinous macrozooplankton in the southern Black Sea in 1996–1999 // *Marine Biology*. 2001. Vol. 139. P. 535–547. <https://doi.org/10.1007/0022701602>
- Kovalev A.V., Gubanov A.D., Kideys A.E., Melnikov V.V., Niermann U., Ostrovskaya N.A., Prusova I.Yu., Skryabin V.A., Uysal L., Zagorodnyaya Yu.A. Long-term changes in the biomass and composition of Fodder zooplankton in coastal region of the Black Sea during the period 1957–1996 // *Ecosystem Modelling as a Management Tool for the Black Sea*. Dordrecht; Boston; London, 1998a. Vol. 1. P. 209–219.

- Kovalev A., Niermann U., Melnikov V., Belokopitov V., Uysal Z., Kideys A.E., Unsal M., Altukhov D. Long-term changes in the Black Sea zooplankton: the role of natural and anthropogenic factors // *Ecosystem Modelling as a Management Tool for the Black Sea*. Dordrecht; Boston; London, 1998b. Vol. 1. P. 221–234.
- Marchessaux G., Belloni B., Gadreaud J., Thibault D. Predation assessment of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in a French Mediterranean lagoon // *Journal of Plankton Research*. 2021. Vol. 43. Iss. 2. P. 161–179. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbab002>
- McNamara M.E., Lonsdale D.J., Cerrato R.M. Shifting abundance of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and the implications for larval bivalve mortality // *Marine Biology*. 2010. Vol. 157. P. 401–412. <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1327-6>
- McNamara M.E., Lonsdale D.J., Cerrato R.M. Top-down control of mesoplankton by adult *Mnemiopsis leidyi* influences microplankton abundance and composite enhancing prey conditions for larval ctenophores // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2013. Vol. 133. P. 2–10.
- Mutlu E. Recent distribution and size structure of gelatinous organisms in the southern Black Sea and their interactions with fish catches // *Marine Biology*. 2009. Vol. 156. P. 935–957.
- Niermann U., Kideys A.E., Kovalev A.V., Melnikov V., Belokopitov V. Fluctuations of Pelagic species of the open Black Sea during 1980–1995 possible teleconnections // *Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies* kluwer academic Publishes, 1999. P. 147–173.
- Purcell J.E., Decker M.B. Effects of climate on relative predation by scyphomedusae and ctenophores on copepods in Chesapeake Bay during 1987–2000 // *Limnology and Oceanography*. 2005. Vol. 50. No. 1. P. 376–387.
- Purcell J.E., Shiganova T.A., Decker M.B., Houde E.D. The ctenophore *Mnemiopsis* in native and exotic habitats: U.S. estuaries versus the Black Sea basin // *Hydrobiologia*. 2001. 451 (Developments in Hydrobiology 155). P. 145–176.
- Riisgard H.U., Goldstein J. Jellyfish and Ctenophores in Limfjorden (Denmark)—Mini-Review, with Recent New Observations // *Journal of Marine Science and Engineering*. 2014. Vol. 2. No. 4. P. 593–615. <https://doi.org/10.3390/jmse2040593>
- Riisgard H.U., Madsen C.V., Barth-Jensen C., Purcell J.E. Population dynamics and zooplankton predation impact of the indigenous scyphozoan *Aurelia aurita* and the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Limfjorden (Denmark) // *Aquatic Invasions*. 2012. Vol. 7. Iss. 2. P. 147–162.
- Robinson K.L., Graham W.M. Warming of subtropical coastal waters accelerates *Mnemiopsis leidyi* growth and alters timing of spring ctenophore blooms // *Marine Ecology. Progress Series*. 2014. Vol. 502. P. 105–115.
- Shiganova T.A., Alekseenko E., Kazmin A.S. Predicting range expansion of invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 under current environmental conditions and future climate change scenarios // *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 2019a. Vol. 227. 106347. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.106347>
- Shiganova T.A., Alekseenko E., Moskalenko L., Nival P. Modelling assessment of interactions in the Black Sea of the invasive ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* // *Ecological Modelling*. 2018. Vol. 376. P.1–14.
- Shiganova T.A., Dumont H.J., Mikaelyan A., Glazov D.M., Bulgakova Yu.V., Musaeva E.I., Sorokin P.Yu., Pautova L.A., Mirzoyan Z.A., Studenikina E.P. Interactions between the invading ctenophores *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) and *Beroe ovata* Mayer 1912 and their influence on the Pelagic ecosystem of the Northeastern Black Sea // *The ctenophore Mnemiopsis leidyi in the Black, Caspian and Mediterranean seas and other aquatic invasions*. NATO ASI Series 2. Environment. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2004. P. 33–70.
- Shiganova T.A., Legendre L., Kazmin A.S., Nival P. Interactions between invasive ctenophores in the Black Sea: assessment of control mechanisms based on long-term observations // *Marine Ecology Progress Series*. 2014. Vol. 507. P. 111–123. <https://doi.org/10.3354/meps10806>
- Shiganova T., Mikaelyan A., Moncheva S., Stefanova K., Chasovnikov V., Mosharov S., Mosharova I., Slabakova N., Mavrodieva R., Stefnova E., Zasko D., Dzhurova B. Effect of invasive ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* on low trophic webs of the Black Sea ecosystem // *Marine Pollution Bulletin*. 2019b. Vol. 141. P. 434–447.
- Stoltenberg I., Dierking J., Müller-Navarra D.C., Javidpur J. Review of jelefish trophic interactions in the Baltic Sea // *Marine Biology Research*. 2021. Vol. 17. No. 4. P. 311–326.
- Sullivan Y.J. Gut evacuation of larval *Mnemiopsis leidyi* Agassiz (Ctenophora. Lobata) // *Journal of Plankton Research*. 2010. Vol. 32. No. 1. P. 69–74.
- Vereshchaka A., Anokhina L., Lukasheva T., Lunina A. Long-term studies reveal major environmental factors driving zooplankton dynamics and periodicities in the Black Sea coastal zooplankton // *Journal of Life and Environmental Sciences*. 2019. Vol. 7. No. 25. P. 1–24.
- Vinogradov M.E., Shushkina E.A., Musaeva E.I., Sorokin P.Yu. A new acclimated species in the Black Sea: the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora. Lobata) // *Oceanology*. 1989. Vol. 29. P. 220–224.

CTENOPHORA *MNEMIOPSIS LEIDYI* A. AGASSIZ, 1865 POPULATION AND ITS PRESSURE ON ZOOPLANKTON IN OPEN AREAS OF THE BLACK SEA IN JULY – AUGUST 2017

© 2022 Finenko G.A.*, Dacik N.A.**, Zagorodnyay Yu.A.***, Anninsky B.E.****

Federal Research Centre “Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS”, Sevastopol, 299011,
Russian Federation

e-mail: *gfinenko@gmail.com, **dacikn@yandex.ru, ***artam-ant@ya.ru, ****anninsky_b@mail.ru

The research both of the quantity and size structure of the invader *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz 1865), as well as the mesozooplankton abundance, species diversity, the food spectrum, trophic relations, and predatory impact by *M. leidyi* on prey populations in the western and eastern sectors of the open Black Sea was carried out in July – August 2017. *M. leidyi* biomass varied from 92 to 250 g m⁻² during the period of maximum seasonal development. The food spectrum of *M. leidyi* was dominated by copepods *Acartia* spp. and *Calanus euxinus* (Hulsemann 1984). A clear spatial difference in the quantity of *M. leidyi* and zooplankton, the intensity of food consumption and predatory impact was observed. In the western offshore part of the sea, the high food ingestion rate by *M. leidyi* (the mean specific daily ration was 45.50±8.31% C) and intensive predatory impact on zooplankton (up to ~50% of *Acartia* sp. biomass) resulted in the strong decrease in mesozooplankton biomass. In contrast, in the eastern sector *M. leidyi* predation had no effect on zooplankton community maintaining daily grazing of ~6% *Acartia* spp. biomass.

Key words: ctenophore *Mnemiopsis leidyi*, food spectrum, daily ration, predatory impact, zooplankton.