

РЕГУЛИРУЕТ ЛИ ГРЕБНЕВИК *MNEMIOPSIS LEIDYI* А. AGASSIZ, 1865 СОСТАВ И БИОМАССУ МЕЗОЗООПЛАНКТОНА В ГЛУБОКОВОДНЫХ РАЙОНАХ ЧЕРНОГО МОРЯ?

©2024 г. Б. Е. Аннинский*, @, Г. А. Финенко*, Н. А. Дацык*

*Федеральный исследовательский центр “Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН”,
пр. Нахимова, 2, Севастополь, 299011 Россия

@E-mail: anninsky_b@mail.ru

Поступила в редакцию 21.06.2022 г.

После доработки 27.07.2023 г.

Принята к публикации 31.07.2023 г.

Исследовали численность, биомассу и влияние на зоопланктон гребневика *Mnemiopsis leidy* в глубоководных районах Черного моря в октябре 2019 г. При численности гребневика, варьирующей от 16 до 38 экз. м⁻², его биомасса в открытом море изменялась от 100 до 200 г м⁻² и была сравнительно выше на северо-западной периферии восточного циклонического круговорота. Несмотря на доминирование в популяции крупных особей (≥ 30 мм), активность их размножения была крайне слабой. Удельный суточный рацион достигал 4–13% углерода тела взрослых и ювенильных особей соответственно, и превышал минимальные потребности гребневика в пище. Ежедневное потребление им трех видов копепод (*Acartia spp.*, *Calanus euxinus*, *Oithona davisae*) приближалось к 4.5–11% их биомассы, но было менее 1.6% для аппендикулярии *Oikopleura (Vexillaria) dioica*. Потери всего зоопланктона за счет хищничества гребневика *M. leidy* находились в пределах 2–4% от биомассы потенциальных жертв.

Ключевые слова: Черное море, *Mnemiopsis leidy*, копеподы, пищевой спектр, суточный рацион, пищевые потребности

DOI: 10.31857/S1026347024010104, **EDN:** LNLGNN

Будучи обязательным компонентом морских пелагических экосистем, хищный желетелый макрозоопланктон является важным элементом структурно-функциональной организации сообществ, основным трофическим конкурентом рыб-планктофагов, а также потребителем их икры и личинок. Из-за конкуренции и внешних условий популяции желетелых ежегодно развиваются неодинаково, чаще образуя максимумы обилия с приблизительной периодичностью в 20 лет (Condon *et al.*, 2013). В немалой степени экспансии желетелых способствует эвтрофикация, сокращение популяций рыб, активное судоходство и изменение климата (Purcell *et al.*, 2007). При этом “каскадные эффекты” могут качественно и количественно изменять нативные экосистемы (Vinogradov *et al.*, 1999; Dinasquet *et al.*, 2012).

Гребневик *Mnemiopsis leidy* А. Agassiz, 1865, вселившийся в Черное море в 1980-х гг., к настоящему времени прочно вошел как компонент экосистемы во все южные (Черное, Азовское, Каспийское, Мраморное, Средиземное), а также некоторые западные (Северное и Балтийское) моря (Vinogradov

et al., 1989; Studenikina *et al.*, 1991; Ivanov *et al.*, 2000; Shiganova *et al.*, 2001, 2019; Javidpour *et al.*, 2006; Voersma *et al.*, 2007; Ghabooli *et al.*, 2011). Быстрое освоение новых мест обитания свидетельствует, с одной стороны, о резко возросших рисках экологической интервенции, с другой — об экологическом оппортунизме данного вида, способного адаптироваться к крайне широким колебаниям биотических и абиотических условий.

С проникновением в Черное море в 1997–1998 гг. гребневика *Beroe ovata* Vruguière, 1789 (Konsulov, Kamburska, 1998), питающегося исключительно гребневиками-планктофагами, биомасса *M. leidy* сократилась в глубоководных районах в среднем с 300–500 до ~50 г м⁻² (Kideys, 2002, Mutlu, 2009). На внешнем шельфе Севастопольской бухты она составляла в июне – августе 2002–2019 гг. 55–470 г м⁻² и зависела в основном от температуры поверхностного слоя моря (ТПМ) в январе – феврале ($r = -0.55$; $p < 0.05$) (Anninsky *et al.*, 2022). Это означает, что в отличие от массовых видов тепловодного мезозоопланктона (*Paracalanus parvus*, *Oithona davisae* и др.) популяция гребневика

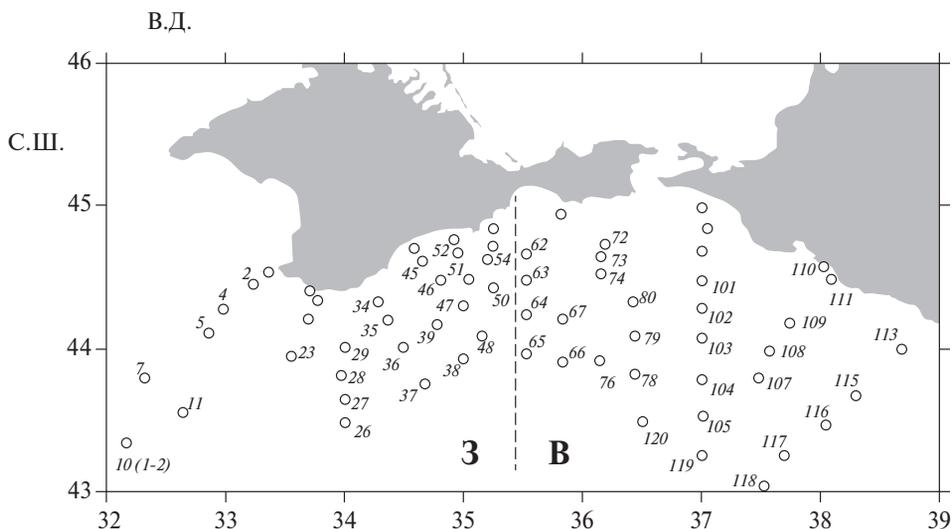


Рис. 1. Станции планктонных работ в 110-м рейсе НИС “Профессор Водяницкий” в октябре 2019 г. Цифрами обозначены номера глубоководных станций, пунктиром — условное разделение района исследований на западный (З) и восточный (В) сектора.

развивалась сильнее в годы с холодной зимой, когда происходило активное конвективное перемешивание водных масс. Однако такое явление могло быть вызвано и тем, что в эти годы *B. ovata* появлялся в планктоне позже обычного (Anninsky *et al.*, 2023) и *M. leidy* имел больше времени для сезонной экспансии. Очевидно, что межгодовые флуктуации обилия и распределения *M. leidy* — это результат комплексного влияния на его популяцию многих внешних факторов, в ряду которых первостепенное значение имеет обеспеченность пищей, температура морской воды и хищнический пресс со стороны *B. ovata* (Delpy *et al.*, 2016; Vereschaka *et al.*, 2019).

В отличие от районов шельфа, для которых ранее получены наиболее длинные временные ряды, характеризующие состояние сообществ желетелых организмов и их влияние на нижние трофические звенья (Финенко и др., 2021, Finenko *et al.*, 2013, 2018a), глубоководная часть Черного моря оставалась в этом отношении недостаточно изученной (Vinogradov *et al.*, 1999; Arashkevich *et al.*, 2014). Здесь при абсолютном доминировании в биомассе мезозoopланктона копеподы *Calanus euxinus* (Arashkevich *et al.*, 2014) и ином режиме циркуляции водных масс (Иванов, Белокопытов, 2011) для желетелых хищников формируются трофические условия, которые существенно отличаются от таковых в прибрежных районах. Имеет значение и то, что из-за продолжающегося потепления в Черноморском регионе (Новикова, Полонский, 2018; Востоков и др., 2019) в море в последние годы развились негативные процессы: повысилась температура холодного промежуточного слоя (ХПС),

снизилась концентрация кислорода и насыщение им глубинных горизонтов, изменился биогенный режим верхней эпипелагиали (Видничук, Коновалов, 2021). Все эти явления могут иметь значение и для формирования популяций макрозоопланктона.

Цель настоящей работы: 1) оценка количественного потребления гребневиком *M. leidy* мезозoopланктонных организмов в глубоководных районах Черного моря; 2) определение степени трофического влияния *M. leidy* на состав и количественные показатели мезозoopланктонных сообществ.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использован материал, собранный в ходе 110-го рейса НИС “Профессор Водяницкий” в период с 7 по 21 октября 2019 г. в западном (З) и восточном (В) глубоководных районах Черного моря (координаты 43°02–44°56 с.ш. и 32°10–38°40 в.д. (рис. 1).

Пробы макрозоопланктона отбирались сетью Богорова — Расса (диаметр входного отверстия 80 см, размер ячеек 500 мкм). Исследование структуры и численности популяции *M. leidy* проводили на 56 станциях (26 ст. на западе и 30 ст. на востоке), питания — на 26 станциях (12 ст. на западе, 14 ст. на востоке). Видовой и количественный состав пищи изучен у 167 особей *M. leidy* с орально-аборальной длиной от 8 до 76 мм. На каждой станции с помощью зонда Sea-Bird’s 911 *plus* CTD (США) измеряли температуру, соленость и относительную плотность морской воды (σ_t). В районах с глубинами от 430 до 2160 м облавливали слой от нижней границы

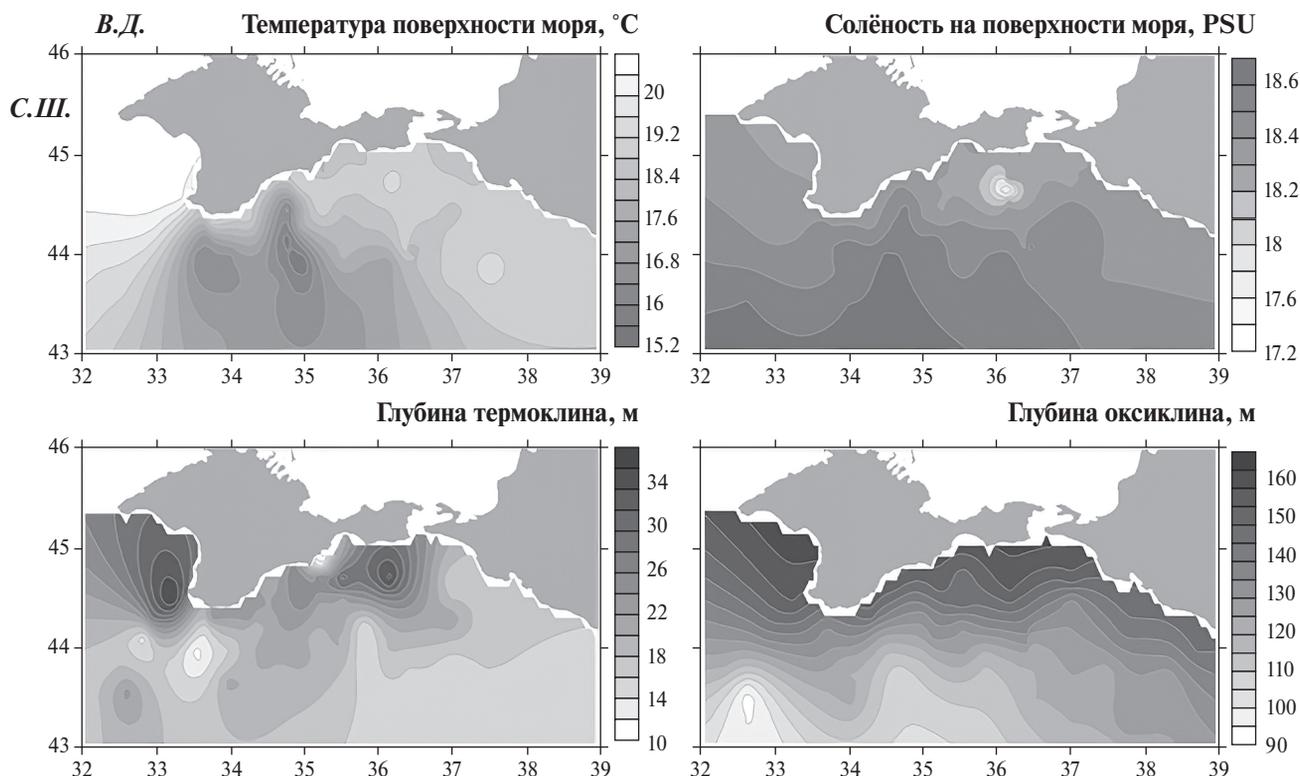


Рис. 2 Пространственное распределение температуры ($^{\circ}\text{C}$) и солёности (PSU) на поверхности моря, а также глубины залегания (м) верхней границы термоклина и нижней границы кислородной зоны Черного моря в период с 7 по 21 октября 2019 г.

кислородной зоны ($\sigma_t = 16.2$), находившейся на глубине 93–157 м, до поверхности моря. Особей подсчитывали и измеряли непосредственно после вылова для последующего расчета биомассы. Для определения количественного и качественного состава пищи их фиксировали 2% раствором нейтрализованного боратами формалина. Таксономический состав жертв и их количество определяли в камере Богорова под микроскопом МБС-10 (Россия) при увеличении $8\times$ (2-4). Для перехода от длины к массе тела организмов использовали известные размерно-весовые соотношения (Aleksandrov *et al.*, 2014).

Пробы мезозoopланктона отбирались с помощью малой сети Джеди (диаметр входного отверстия 38 см, размер ячеи 140 мкм) тотальным ловом от поверхности до нижней границы кислородного слоя ($\sigma_t = 16.2$) на пяти станциях в западном и пяти станциях в восточном секторах. Пробы фиксировали 4% раствором нейтрализованного боратами формалина сразу после вылова и в дальнейшем изучали с использованием стандартной методики обработки проб (Aleksandrov *et al.*, 2014).

На основе численности, состава и индивидуальной массы жертв рассчитывали их время переваривания гребневиком, его суточный рацион

и освобожденный от организмов объем морской воды, обеспечивающий такое количество пищи. Облавливаемый объем (CR л экз. $^{-1}$ ч $^{-1}$) находили для всех доминирующих видов жертв и зоопланктона в целом по формуле

$$CR = N_1/N,$$

где N_1 – количество потребленных жертв данного вида (экз. ч $^{-1}$), N – их численность в планктоне (экз. л $^{-1}$).

Выедание мезозoopланктона гребневиком *M. leidyi* оценивали на основании рациона особей и размерной структуры популяции хищника, а также биомассы и состава мезозoopланктона в море. Так как зоопланктонных станций было меньше, чем станций, где изучали питание, расчет интенсивности выедания организмов проводили с учетом биомассы мезозoopланктона на ближайших станциях.

При переходе в расчетах от сырой массы к органическому углероду тела принимали, что у *M. leidyi* сухая масса тела составляет 2.2% от сырой, у зоопланктона – 20%, содержание углерода – 4% и 40% сухой массы соответственно (Финенко, Романова, 2000, Arashkevich *et al.*, 2014).

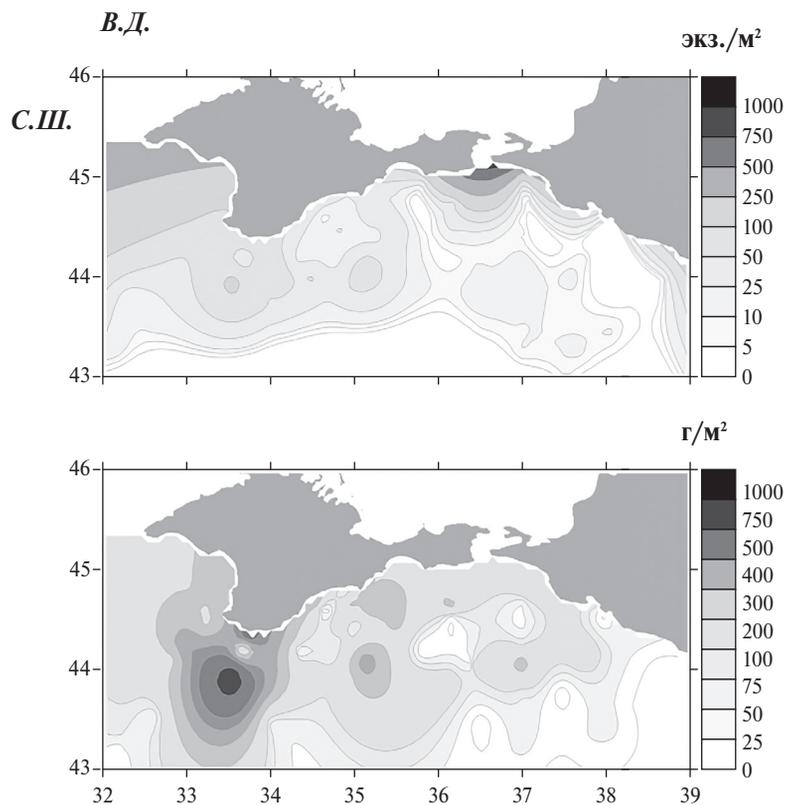


Рис. 3. Численность (экз. м⁻²) и биомасса (г м⁻²) гребневика *Mnemiopsis leidy* в северной глубоководной части Черного моря в октябре 2019 г.

Обеспеченность пищей *M. leidy* оценивали, сопоставляя ассимилируемую пищу с минимальными пищевыми потребностями гребневика, рассчитанными по скорости потребления кислорода (СПК) (Аболмасова, 2001):

$$Q = 0.012e^{(0.098T)} DW^{0.78} 0.536,$$

где Q – СПК, мг С экз.⁻¹ час⁻¹, T – температура, °С, DW – сухая масса тела, мг, 0.536 – коэффициент перехода от миллилитров кислорода к миллиграммам углерода. Усвояемость пищи этим видом принимали равной 80%.

Обработка результатов исследований проводилась с использованием статистических пакетов Microsoft Excel 98, Grafer и Surfer для Windows. Во всех случаях приведены средние и значения стандартной ошибки (SE).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Гидрологические условия в районе исследований. Температура поверхностного слоя в исследуемый период изменялась в западном секторе от 15.6 до 20.4 °С (средняя 18.03 ± 0.28 °С), в восточном – от 17.3 до 19 °С (средняя 18.64 ± 0.13 °С) (рис. 2).

Поле понижения температуры южнее п-ова Крым указывает на значительное поступление глубинных холодных вод к поверхности, что в этом районе в основном было связано с активностью Восточного циклонического круговорота. Об этом же свидетельствует топографически близкий к изменению температуры рост солёности поверхностных вод. На станциях западного сектора солёность варьировала в пределах 18.28–18.62 PSU (средняя 18.4 ± 0.02 PSU), на востоке интервал ее изменений был шире – от 17.37 до 19.36 PSU (средняя 18.6 ± 0.1 PSU) при минимальных значениях (17.37–18.27 PSU) на ст. 72–73. Снижение солёности на этих станциях было вызвано выносом в Керченское предпроливье распресненных вод Азовского моря.

Нижняя граница верхнего квазиоднородного слоя (ВКС), соответствующая верхней границе термоклина, на западе и востоке глубоководной части моря находилась приблизительно в одном глубинном слое: соответственно 11–36 м (в среднем 21.0 ± 1.0 м) и 14–34 м (в среднем 20.0 ± 1.4 м). В обоих случаях глубина залегания термоклина в основном регулировалась мезомасштабной циркуляцией водных масс: поднималась в районах циклонической циркуляции и опускалась в ядрах

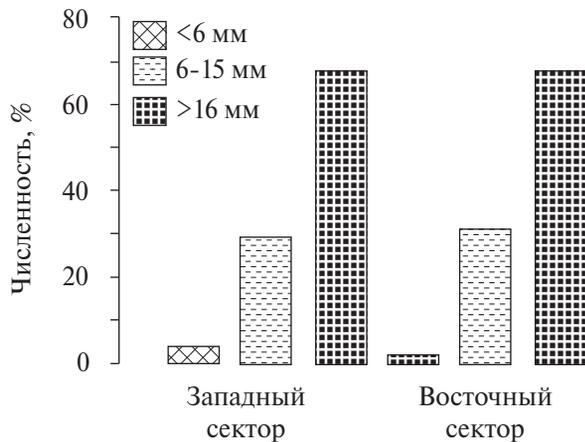


Рис. 4. Относительная численность (%) личинок, постличиночных возрастных стадий и взрослых особей в популяции *M. leidy* из западного и восточного секторов глубоководной части Черного моря в октябре 2019 г.

антициклонических вихрей, среди которых особенно заметны Севастопольский и Крымский антициклоны.

Численность, биомасса и структура популяции гребневика *M. leidy*. Численность *M. leidy* в исследованной глубоководной части моря в октябре 2019 г. составляла в среднем 26 ± 3 экз. м^{-2} , биомасса — 144 ± 21 г м^{-2} . Пространственное распределение особей было крайне неоднородным: биомасса варьировала от < 10 г м^{-2} (ст. 45, 107, 110, 113, 118, 120) до > 1000 г м^{-2} (ст. 23). В целом численность и биомасса *M. leidy* в западном секторе была в 2 раза больше, чем в восточном (рис. 3). Возможно, это могло быть вызвано вытеснением поверхностных водных масс — предпочитаемой среды

Таблица 1. Количественные характеристики особей в популяции *M. leidy* из западного и восточного секторов глубоководной части Черного моря в октябре 2019 г.

Показатель	Западный сектор	Восточный сектор
Численность, экз. м^{-2}	38.3 ± 5.5	16.0 ± 2.3
Биомасса, г м^{-2}	201.6 ± 39.6	96.4 ± 14.7
Сырая масса тела, г экз. $^{-1}$	5.2 ± 0.4	6.2 ± 0.8
Сухая масса тела, г экз. $^{-1}$	$(1.1 \pm 0.1) \cdot 10^{-1}$	$(1.4 \pm 0.1) \cdot 10^{-1}$
Содержание углерода, мг С экз. $^{-1}$	4.5 ± 0.4	5.5 ± 0.4

обитания гребневика, к периферии циклонической циркуляции или нередко наблюдающейся аккумуляцией зоопланктона в зоне конвергенции Основного черноморского течения (ОЧТ) у Южного берега Крыма. Примечательно, что таких желетелых хищников, как *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) и *Pleurobrachia pileus* (O. F. Muller, 1776), здесь в октябре 2019 г. было также больше, чем в других районах.

Структура популяции гребневика *M. leidy* на западе была идентична таковой на востоке: в обоих случаях на долю личиночных стадий приходилось 1–4% всех особей, ювенильных — до 30% и взрослых особей до 70% (рис. 4).

Низкая численность личинок и отсутствие яиц (особенно в восточном секторе) означает, что, несмотря на численное преобладание (~70%) в популяции крупных особей, интенсивность их размножения в октябре 2019 г., а также летом этого года оставалась аномально низкой. Причины этого явления неясны и могут быть связаны как с прежними, так и нынешними условиями сезонного развития *M. leidy*. При сходной размерной структуре популяции в восточном секторе гребневика были немного крупнее, что привело к большей сухой массе и содержанию углерода в теле этих особей (табл. 1).

Состав, численность и биомасса мезозоопланктона. Таксономическая структура сообществ мезозоопланктона была характерна для середины осени (Загородняя и др., 2023). Во всех глубоководных районах численно доминировали копеподы (табл. 2). Ветвистоусые рачки были представлены встречавшейся единично *Penilia avirostris*.

Средняя численность мезозоопланктона была выше в восточном секторе, где чаще встречались науплиусы копепод и старшие возрастные стадии копеподы *Pseudocalanus elongatus*, а также аппендикулярия *Oikopleura (Vexillaria) dioica*. Науплиусы копепод доминировали повсеместно и составляли 20% численности мезозоопланктона на западе и до 32% — на востоке (табл. 2). Кроме того, в обоих секторах наблюдалась высокая численность циклопоидной копеподы *Oithona similis*, близкая к 20% всей численности организмов. Другой циклопоидный вид — *O. davisae* встречался в море реже и имел относительную численность в исследуемых районах около 10% (табл. 2). Копеподы *Acartia* spp. занимали субдоминирующую позицию по численности и были представлены двумя морфологически сходными видами: *Acartia clausi* и *Acartia tonsa*. Суммарная численность других таксономических групп и видов мезозоопланктона не превышала 8% от всех организмов.

Доля отдельных таксономических групп и видов в биомассе мезозоопланктона изменялась главным образом в зависимости от присутствия крупной

Таблица 2. Численность (экз. м⁻³), биомасса (мг м⁻³) организмов, структура мезозoopланктонного сообщества (% общей численности) в глубоководных районах Черного моря в октябре 2019 г.

Таксон	Западный сектор				Восточный сектор			
	экз. м ⁻³	%	мг м ⁻³	%	экз. м ⁻³	%	мг м ⁻³	%
<i>Acartia</i> sp.	219.2 ± 70.5	17.0	22.1 ± 1.5	5.83	151.1 ± 30.4	10.8	1.3 ± 0.4	1
<i>Calanus euxinus</i>	34.1 ± 12.8	2.7	27.3 ± 11.8	69	24.8 ± 5.2	1.8	18.5 ± 3.4	56.3
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	61.1 ± 25.6	4.7	2 ± 1.7	5.3	164 ± 48.0	8.9	3.1 ± 1.3	8.8
<i>Paracalanus parvulus</i>	134.3 ± 13.7	12.1	0.9 ± 1.2	3	137 ± 5.2	9.4	1 ± 0.3	3.4
<i>Centropages ponticus</i>	33.3 ± 8.9	3.0	0.4 ± 1.2	1.2	69 ± 22.8	3.8	0.8 ± 0.3	2.1
<i>Oithona davisae</i>	116.3 ± 17.5	10.2	0.5 ± 1.1	1.5	176 ± 43.6	10.1	0.8 ± 0.2	2.6
<i>Oithona similis</i>	273 ± 146.3	20.9	1.1 ± 1.5	2.7	309.4 ± 63.1	19.6	1.2 ± 0.3	4
Науплиусы Copepoda	252.2 ± 90.6	20.0	0.2 ± 1.1	0.5	503.4 ± 83.3	31.7	0.3 ± 0.1	1
Сумма Copepoda	1123.5 ± 321.2	91.4	36 ± 12.6	93.1	1483.7 ± 226.1	90.6	26.9 ± 4.2	82.2
<i>Penilia avirostris</i>	1.1 ± 0.7	0.1	<0.1	0.1	1.3 ± 0.9	0.1	<0.1	0.1
<i>Parasagitta setosa</i>	3.8 ± 1.4	0.3	0.7 ± 1.4	1.6	6.1 ± 1.4	0.4	1.6 ± 0.5	5.9
<i>Oikopleura (Vexillaria) dioica</i>	68.5 ± 38.1	5.8	1.6 ± 1.8	4.7	129.4 ± 31.3	7.7	3.3 ± 0.8	11.4
Bivalvia	0	0	0	0	3.4 ± 2.3	0.2	<0.1	0
Меропланктон	4.1 ± 2.9	0.5	0.1 ± 1.02	0.2	12.2 ± 4.0	0.7	0.1 ± 0.0	0.3
Общий мезопланктон	1216.5 ± 312.3	—	38.5 ± 12.9	—	1642.8 ± 252.7	—	32 ± 4.2	—

копеподы *C. euxinus* и была выше в западном секторе, чем в восточном (табл. 2). Биомасса копеподы *O. similis* и науплиусов в исследуемом районе моря не превышала 5%. Вместе с тем обнаружилось, что виды, казалось бы, имеющие минорное представительство среди других организмов мезозoopланктона (*O. dioica* и *Parasagitta setosa*), вносили весьма существенный вклад в биомассу, особенно в восточном секторе моря.

Из данных табл. 2 следует, что и биомасса, и доля отдельных таксонов в мезозoopланктоне западного и восточного глубоководных секторов моря существенно не различались ($p > 0.05$). Это означает, что по крайней мере по трофической компоненте условия существования популяции *M. leidy* в обоих этих секторах в октябре 2019 г. были практически идентичны.

Хищнический пресс гребневики *M. leidy* на популяции мезозoopланктона. По составу жертв и их относительному количеству в гастральной полости исследованные особи гребневики *M. leidy* на западе и востоке различались несущественно. Однако на западе в пище гребневики была выше доля копеподы *C. euxinus*, а на востоке *O. similis* не встречалась среди жертв (рис. 5).

Основными компонентами пищи гребневики *M. leidy* были копеподы *Acartia* spp. и *O. davisae*

и их науплиусы. На долю *C. euxinus* приходилось до 13% численности всех жертв в восточном секторе, и только 5% в западном. Численность аппендикулярий в пище гребневики *M. leidy* повсеместно составляла не более 9%, других групп мезозoopланктона — не более 5%.

При очевидной неспособности ювенильных особей *M. leidy* поедать крупных представителей мезозoopланктона, гребневики с орально-аборальной длиной 20–47 мм, составлявшие основную часть популяции в октябре 2019 г., не различались по своей селективности питания. Уже при длине < 20 мм в пище гребневики нередко наблюдались поздние возрастные стадии щетинкочлустных *P. setosa* и копеподы *C. euxinus*. Причем последний вид в 40% случаев присутствовал среди жертв *M. leidy* и в светлое время суток. Различные виды мелкоразмерного мезозoopланктона также им активно потреблялись, а отсутствие науплиусов копепод в его гастральной полости (ГП), возможно, обусловлено их быстрым перевариванием. В то же время в популяции *M. leidy* присутствовали особи (чаще на личиночной или постличиночной стадии развития), не имеющие пищи в ГП. Их доля в западном и восточном глубоководных секторах моря достигала 14 и 22% соответственно (табл. 3).

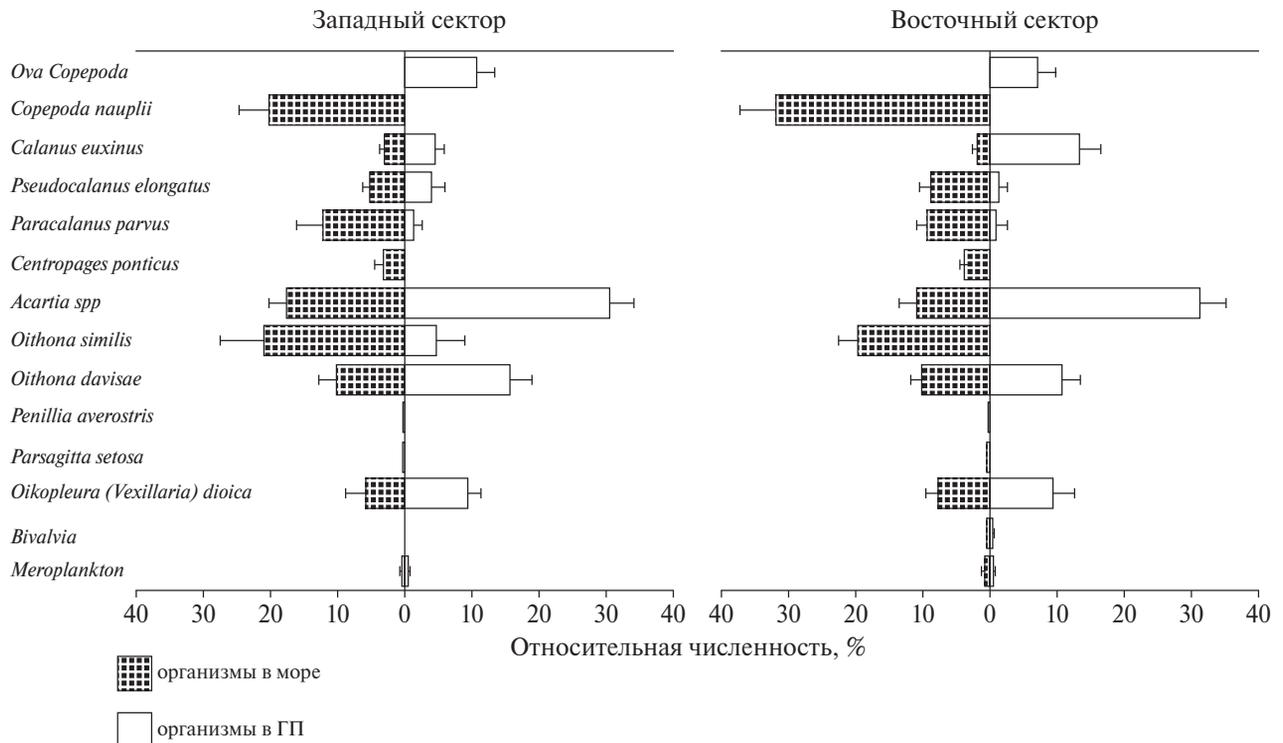


Рис. 5. Численный состав массового мезопланктона (%) в западном и восточном глубоководных секторах Черного моря и доля этих организмов (%) в пище *M. leidyi* из тех же районов в октябре 2019 г.

Из полученных данных следует, что гребневик *M. leidyi* потреблял больше пищи в восточном секторе ($p < 0,05$), где его рацион составлял в среднем 0.40 ± 0.06 мг С экз.⁻¹ сут.⁻¹, тогда как в западном секторе — 0.26 ± 0.06 мг С экз.⁻¹ сут.⁻¹.

По отношению к $C_{\text{орг}}$ тела скорость питания особей в обоих секторах (9.33 ± 0.19 и $12.17 \pm 1.76\%$ сут.⁻¹ на западе и востоке соответственно) достоверно не различалась ($p > 0.05$), что было вызвано относительно большей длиной и массой тела питающихся особей на востоке. Размеры удельного суточного рациона гребневика существенно зависели от состава пищи: рацион обычно был ниже (0.16–4.3%) в случае мелкоразмерных жертв (*O. davisae*, *P. avirostris*, *O. dioica*, *P. parvus*, яйца Copepoda), и выше (до 60% С тела) при потреблении *M. leidyi* копеподы *C. euxinus*.

Объем воды, освобожденной гребневиком от организмов, строго зависел от массы и, соответственно, содержания $C_{\text{орг}}$ в его теле (табл. 4). При потреблении одноразмерными особями *M. leidyi* копепод *Acartia* spp., *C. euxinus* и *O. davisae* он изменялся слабо, что указывает на близкую эффективность их улавливания этим видом. Для особей с массой тела 5 г (~25 мм) облавливаемый объем воды достигал ~20 л экз.⁻¹ сут.⁻¹, для 10 г особей (~40 мм) — около 40 л экз.⁻¹ сут.⁻¹. Со значительно

меньшей скоростью потреблялась *O. dioica*, что могло быть связано с узкой глубинной зоной (область термоклина) распределения этого вида, а также маскирующим влиянием более плотных и гетерогенных скоплений рачкового мезозoopланктона.

Сравнение количества усвоенной пищи (А, мг С экз.⁻¹ сут.⁻¹) с минимальными пищевыми потребностями гребневика, рассчитанными по скорости дыхания (Q, мг С экз.⁻¹ сут.⁻¹), показало, что ассимилированная часть рациона *M. leidyi* во всех случаях компенсировала эти траты. Причем ювенильные возрастные стадии питались значительно эффективнее ($A/Q = 2.2$ и 3.2 на западе и востоке соответственно), чем взрослые особи ($A/Q = 1.3$ в обоих глубоководных секторах). Это означает, что соматический рост молоди *M. leidyi* осенью 2019 г. был достаточно хорошо обеспечен, тогда как генеративная активность взрослых особей в это время могла быть отчасти ресурсно ограниченной. Однако из-за сдерживающего влияния низкой температуры на генеративные процессы данное обстоятельство могло уже и не иметь большого значения для выживания популяции гребневика в осенне-зимний период.

Зависимое от многих факторов (состав, биомасса, распределение организмов и пр.) ежесуточное выедание гребневиком *M. leidyi* массовых видов

мезозоопланктона в западном и восточном глубоководных секторах моря колебалось в пределах 1.5–11.0% биомассы потенциальных жертв (рис. 6).

Хищнический пресс *M. leidy* был несколько слабее на западе (1.6–5.2% биомассы) и сильнее на востоке (1.5–11.0% биомассы), причем три вида копепод выедались гребневиком почти одинаково эффективно (4.5–11% биомассы), в то время как *O. dioica* была подвержена этому в значительно меньшей степени (1.5–1.6%). В целом в глубоководных районах Черного моря вследствие хищничества гребневика ежесуточные потери кормового мезозоопланктона были близки к 2–4% его биомассы. При удельной суточной продукции планктонных ракообразных, равной 10% биомассы, хищнический пресс *M. leidy* в изученных районах мог составлять около 20–40% суточной продукции мезозоопланктона и не должен был привести к снижению биомассы потребляемых организмов. Вместе с тем для отдельных тепловодных или умеренноводных видов, а также районов их обитания хищничество гребневика могло представлять более серьезную угрозу. Так, не исключено, что выедание этим хищником копеподы *Acartia* spp. в восточном глубоководном секторе моря в октябре 2019 г. уже превышало потенциал суточного восполнения (10% биомассы) популяции рачка.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

При многолетней тенденции постепенного повышения температуры на поверхности Черного моря (в среднем на 2°C в теплый период года за последние 20 лет (Новикова, Полонский, 2018)) этот процесс имеет значительную межгодовую вариабельность, в частности приведшую к тому, что температура поверхности моря (ТПМ) в январе – феврале 2019 г. оказалась приблизительно на 1°C выше, чем в среднем за аналогичный период 2003–2018 гг. Кроме того, согласно открытым базам данных (<http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/giovanni>) ТПМ в январе 2019 г. была на 1–1.5°C выше, чем в январе 2017–2018 гг. Поскольку рост ТПМ в зимние месяцы сопровождается ослаблением конвективного перемешивания ХПС (Иванов, Белокопытов, 2011), его температура также сохраняется более высокой, а содержание в нем кислорода снижается. В 2019 г. температура в ядре ХПС составляла 8.3–8.4°C, насыщенность этих вод кислородом – 60–65% (Видничук, Коновалов, 2021). Такие внешние условия могли не только замедлить развитие популяций холодноводных видов мезозоопланктона (особенно *S. euxinus*), а также, возможно, выживаемость гребневика *V. ovata* в зимний период, но и косвенно повлиять на состояние пелагической биоты. Очевидный механизм этого влияния – конвективное перемешивание ХПС, при ослаблении которого блокируется вертикальный перенос

Таблица 3. Трофозоологические характеристики гребневика *M. leidy* в западном и восточном глубоководных секторах Черного моря в октябре 2019 г.

Параметр	Западный сектор	Восточный сектор
Исследовано особей, экз.	48	49
Длина тела особей, мм	33.0 ± 1.9	30.9 ± 1.9
Количество жертв в ГП, инд. экз. ⁻¹	9.9 ± 1.2	8.6 ± 1.9
Доля особей, не имеющих пищи в ГП, %	14.0	22.2
Суточный рацион, мг С экз. ⁻¹	0.26 ± 0.06	0.40 ± 0.06
Удельный суточный рацион, %	12.17 ± 1.76	9.33 ± 0.19

Таблица 4. Параметры степенной зависимости $F_{sp} = a \cdot C^b$ облавливаемого объема морской воды (F_{sp} , л мг С⁻¹ сут.⁻¹) от содержания углерода в теле *M. leidy* (C , мг⁻¹) при потреблении гребневиком четырех видов зоопланктона в Черном море осенью 2019 г. n – число измерений, r^2 – коэффициент детерминации

Вид	n	a	b	r^2
<i>Acartia</i> sp.	79	17.18	-0.94	0.41
<i>Calanus euxinus</i>	31	16.37	-0.83	0.57
<i>Oithona davisae</i>	39	22.70	-1.04	0.52
<i>Oikopleura (Vexillaria) dioica</i>	30	6.57	-1.10	0.71

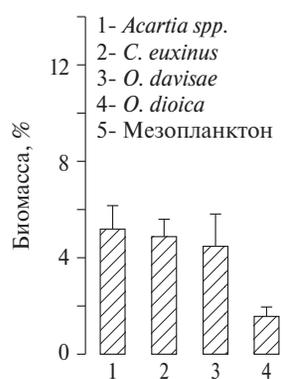


Рис. 6. Суточные потери биомассы (%) некоторых массовых видов и мезозоопланктона в целом в результате хищничества популяции *M. leidy* в западном и восточном глубоководных секторах Черного моря в октябре 2019 г.

биогенных элементов из слоя основного пикноклина в зону активного фотосинтеза, в результате чего с весенним потеплением фитопланктон развивается слабее, чем обычно (Востоков и др., 2019). Соответственно, сообщества мезозоопланктона, а затем и хищных планктофагов в этом случае также не всегда могут иметь достаточные ресурсы для своего развития.

Биомасса копеподы *C. euxinus*, достигавшая в глубоководных районах Черного моря в октябре 2005 г. $6.2 \pm 1.1 \text{ г м}^{-2}$, октябре 2016 г. — $7.1 \pm 0.7 \text{ г м}^{-2}$ и ноябре 2017 г. — $7.3 \pm 0.5 \text{ г м}^{-2}$ (Губарева, Аннинский, 2022), в октябре 2019 г. сократилась до $2.7 \pm 0.7 \text{ г м}^{-2}$ (Дацык и др., 2020). Почти в пять раз за это время снизилась биомасса субдоминирующих копепод *P. elongatus* и *A. clausi*. В то же время при общем двукратном снижении биомассы мезозоопланктона его суммарная численность не только не уменьшилась, но даже в 1.5 раза возросла, преимущественно за счет мелких циклопоидных рачков, таких как *O. davisae* и *O. similis* (Дацык и др., 2020). Следовательно, наряду с наблюдаемыми количественными изменениями в мезозоопланктонных сообществах, возможно вызванными потеплением, качественно изменилась в последние годы и структура этих сообществ.

Для сообщества желетелых хищников в 2000–2017 гг. было характерно постепенное нарастание в глубоководной части моря биомассы медузы *A. aurita* с 44 до 634 г м^{-2} и гребневика *B. ovata* с 4 до 28 г м^{-2} (Anninsky *et al.*, 2022). В то же время биомасса гребневика *M. leidy* в этот период скорее снижалась с 76 до 23 г м^{-2} (Anninsky *et al.*, 2022). В 2018–2019 гг. развивающиеся в этом направлении желетелые комплексы достигли определенного предела, и изменения в них приняли турбулентный характер: биомасса *A. aurita* сократилась с 634 до 98 г м^{-2} , *B. ovata* — с 28 до $< 1.0 \text{ г м}^{-2}$, а биомасса *M. leidy* возросла приблизительно пятикратно. Нет достаточных оснований считать, что её увеличение до 144 г м^{-2} у последнего вида может быть предвестником возобновившейся в Черном море экспансии этого хищника. Во-первых, увеличение биомассы у *M. leidy* (при практическом отсутствии контроля за ней со стороны гребневика *B. ovata*) выглядит ничтожным на фоне того, как она может возрасти сезонно (Finenko *et al.*, 2013), а также аномально высоких значений ($> 1000 \text{ г м}^{-2}$), которых она достигала в Черном море в конце 80-х — начале 90-х гг. прошлого столетия (Vinogradov *et al.*, 1999). Во-вторых, прирост биомассы *M. leidy* в 4–5 раз по сырому веществу и в 5–6 раз по органическому уступал ее синхронной потере у своего главного трофического конкурента — медузы *A. aurita*. В-третьих, интенсивность размножения *M. leidy* при, казалось бы, позитивных изменениях в его популяции, по-видимому, весь прошедший год оставалась крайне низкой.

Это дает основание заключить, что обеспеченность пищей гребневика в основном сохранялась в 2019 г. на уровне немногим превышающем пищевые потребности, необходимые для компенсации метаболических трат. То, что полевые оценки рациона гребневика *M. leidy* не подтвердили явную скудость его питания в октябре 2019 г., не означает, что в той же мере пищи ему хватало летом или в начале осени. Само состояние популяции гребневика однозначно свидетельствовало об обратном. Так как в глубоководных районах осенью 2019 г. среди жертв этого хищника доминировали копеподы *C. euxinus*, составлявшие около 80% общей биомассы потребленных организмов, можно предположить, что ранее при температуре верхнего перемешанного слоя, превышающей 20°C , доля этого вида в рационе *M. leidy* была значительно ниже. Такой вывод следует из очевидного разграничения предпочитаемых биотопов обоих видов: копепода *C. euxinus* — холодноводный вид, мигрирующая часть популяции которого летом практически не поднимается выше зоны термоклина (Svetlichny, Hubareva, 2009), тогда как гребневик *M. leidy* — вид тепловодный, основная часть популяции которого постоянно находится в зоне ВКС (Vinogradov *et al.*, 1999). Не исключено также, что высокие концентрации мелкой циклопоидной копеподы *O. davisae*, населяющей верхнюю эпипелагиаль, могли летом дезориентировать гребневика, однако не обеспечили его пищевые потребности в должной мере.

С понижением температуры ниже 20°C осенью 2019 г. мезозоопланктона в ВКС стало больше и вероятность его потребления *M. leidy* возросла, о чем говорит относительно небольшое количество особей, не имевших пищи в гастральной полости. Заметим, что летом 2017 г., на пике развития гребневика в глубоководных районах Черного моря, на долю таких особей приходилось 25–50% всей численности *M. leidy*, а на шельфе Севастополя до 40% (Finenko *et al.*, 2013). О благоприятных пищевых условиях для гребневика *M. leidy* в глубоководной зоне Черного моря в октябре 2019 г. говорит и значительное количество жертв в ГП ($8.6 \pm 0.8 \text{ экз. инд.}^{-1}$), тогда как летом 2017 г. их было вдвое меньше (Finenko *et al.*, 2022). Следует учитывать, что различия в количестве жертв могли быть связаны также и с разной размерной структурой популяции гребневика в эти годы. Летом 2017 г. в популяции *M. leidy* численно доминировали (80%) ранневозрастные особи длиной $< 5\text{--}15 \text{ мм}$, а осенью 2019 г. — крупноразмерные взрослые экземпляры (70%). В экспериментах, когда *M. leidy* были предложены науплиусы *Artemia salina*, 20–30-мм особи потребляли 1–17 экз. а 40–50-мм за то же время уже 7–70 экз. (Финенко и др., 2005). Кроме того, наличие жертв в ГП может зависеть от их таксономической принадлежности, размеров

и морфологии. Быстрее всего (до 2 мин) *M. leidy* переваривает инфузорий, науплиусов копепод (2–6 мин), медленнее (2–3 часа) – взрослых особей и старших копеподитов *C. euxinus* (Цихон-Луканина и др., 1995; Sullivan, 2010).

При изменении концентрации мезозoopланта в пределах ее естественной изменчивости объем воды, освобожденный гребневиком от кормовых организмов, может колебаться от единиц до десятков литров в час в зависимости от распределения и поведенческих реакций потенциальных жертв и самого хищника. Наиболее эффективно *M. leidy* потребляет медленно движущийся меропланктон (велигеры моллюсков и науплиусы усоногих раков), тогда как копеподы, способные избегать гребневика, улавливаются им с меньшей эффективностью (Finenko *et al.*, 2018b). Приблизительно равный освобождаемый объем, полученный при потреблении гребневиком копепод *Acartia* sp., *C. euxinus*, *O. Davisae*, и меньший – при выедании аппендикулярии *O. dioica*, может означать, что эти копеподы оказались для гребневика одинаково доступны, тогда как аппендикулярии, населяющие исключительно область термоклина, – доступны менее.

Степень выедания гребневиком в октябре 2019 г. копеподы *Acartia* sp. в восточном секторе моря (~11% биомассы в сутки) несколько превышала обычный потенциал восстановления популяции этого рачка (10% биомассы в сутки). Для копепод *C. euxinus*, *O. davisae* и аппендикулярии *O. dioica*, которые ежесуточно выедались *M. leidy* на 1.5–8.0%, хищничество гребневика уже, по-видимому, не имело существенного влияния на ход популяционной динамики. Этот вывод справедлив и в отношении всего мезозoopланта, биомасса которого ежесуточно выедалась гребневиком лишь на 2–4%. Необходимо отметить, что в период исследований популяция гребневика *M. leidy* находилась на пике своего сезонного развития, когда влияла на мезозoopланктон особенно сильно. В конце 80-х – начале 90-х гг. прошлого столетия хищничество гребневика *M. leidy* привело к резкому сокращению биомассы всего кормового мезозoopланта и даже исчезновению таких копепод, как *Oithona nana* и, вероятно, *Labidocera brunescens*. Летом 2008 г. на шельфе Черного моря *M. leidy* ежесуточно выедал 17% биомассы копепод и 40% велигеров моллюсков; в 2009 и 2013–2014 гг. – до 5% копепод и 3% всей численности велигеров соответственно (Finenko *et al.*, 2018b). Очевидно, что степень влияния гребневика *M. leidy* на мезозoopланктон имеет тенденцию к снижению в последние годы, и после натурализации в Черном море гребневика *B. ovata* развитие мезозoopланктонного комплекса здесь в большей мере регулируется температурным режимом вод, обогащением фотического слоя биогенными

элементами и концентрацией хлорофилла в верхней эпипелагиали (Vereshchaka *et al.*, 2019).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Довольно длительный период экспансии медузы *A. aurita* (2003–2017) в экосистеме Черного моря сменился в 2018–2019 гг. турбулентными изменениями в планктоне: в глубоководных районах биомасса кормового мезозoopланта сократилась вдвое, *A. aurita* – в 4–5 раз, гребневика *B. ovata* – не менее чем в 25 раз, а *M. leidy*, наоборот, возросла от 23–48 г м⁻² осенью 2016–2017 гг. до 144 ± 21 г м⁻² – в октябре 2019 г. Однако на фоне биомассы, которой *M. leidy* достигал в конце 80-х – начале 90-х гг. прошлого столетия, ее прирост в 2019 г. нельзя признать значительным. Несмотря на преобладание в популяции гребневика крупных половозрелых особей (≥ 30 мм) (до 25% общей численности), интенсивность их размножения была крайне низкой, на что указывает небольшая численность личинок и отсутствие яиц. Удельный суточный рацион изменялся от 4 до 13% углерода тела у взрослых и ювенильных особей соответственно и превышал минимальные потребности гребневика в пище. Ежесуточное потребление *M. leidy* кормового мезозoopланта варьировало в пределах 1.5–11% его биомассы. Три вида копепод (*Acartia* spp., *C. euxinus*, *O. davisae*), доминировавшие в мезозoopланктоне моря и пище гребневика, выедались им с близкой эффективностью (4.5–11% биомассы), в то время как аппендикулярия *O. dioica* – в значительно меньшей степени (1.5–1.6% биомассы). Скорость выедания *M. leidy* всего кормового мезозoopланта в глубоководной части Черного моря в октябре 2019 г. была близка к 2–4% биомассы организмов в сутки и не могла существенно повлиять на структуру и обилие мезозoopланктонных сообществ. Тем не менее *M. leidy* по-прежнему остается значимым элементом в сообществе хищных планктофагов, способным при благоприятных условиях сезонно или локально регулировать развитие отдельных популяций копепод и мезозoopланктонного комплекса в целом.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

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).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аболмасова Г.И. Скорость энергетического обмена у *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz в зависимости от температурных и пищевых условий // Гидробиол. журн. 2001. Т. 37. № 2. С. 90–95.
- Видничук А.В., Коновалов С.К. Изменение кислородного режима глубоководной части Черного моря за период 1980–2019 годы // Морск. гидрофиз. журн. 2021. Т. 37. № 2. С. 195–206. <https://doi.org/10.22449/0233-7584-2021-2-195-206>
- Востоков С.В., Лобковский Л.И., Востокова А.С., Соловьев Д.М. Сезонная и многолетняя изменчивость фитопланктона в Черном море по данным дистанционного зондирования и контактными измерениями хлорофилла а // Докл. акад. наук. 2019. Т. 485. № 1. С. 99–103. <https://doi.org/10.31857/S0869-5652485199-103>
- Губарева Е.С., Аннинский Б.Е. Состояние популяции *Calanus euxinus* (Copepoda) в открытой пелагиали и зоне шельфа Черного моря осенью 2016 г. // Морск. экол. журн. 2022. Т. 7. № 3. С. 17–27. <https://marine-biology.ru/mbj/article/view/349>
- Дацык Н.А., Аннинский Б.Е., Финенко Г.А. Зоопланктон глубоководных районов Черного моря в осенний период 2019 г. // Экол. проблемы. Взгляд в будущее: Сб. тр. IX Междунар. науч.-практ. конф., БП и СОТ «Витязь» – БП и СОТ «Лиманчик», 22–23 октября 2020 г. / Под ред. Ю.А. Федорова. Таганрог: Изд-во Южного федерального университета, 2020. С. 201–205.
- Загородняя Ю.А., Драпун И.Е., Галаговец Е.А., Гарбазей О.А., Губанов В.В., Кудякова А.С., Литвинюк Д.А., Попова Е.В. Сезонные изменения численности, биомассы и видового разнообразия зоопланктона в открытом море у берегов Крыма (Черное и Азовское моря) // Океанология. 2023. Т. 63. № 2. С. 255–265. <https://doi.org/10.31857/S0030157423010173>
- Иванов В.А., Белокопытов В.Н. Океанография Черного моря. Севастополь: МГИ НАН Украины, 2011. 209 с.
- Новикова А.М., Полонский А.Б. Междесятилетняя изменчивость температуры поверхности и холодного промежуточного слоя в Черном море // Системы контр. окруж. среды. 2018. № 14. С. 110–115. <https://doi.org/10.33075/2220-5861-2018-4-110-115>
- Финенко Г.А., Романова З.А. Популяционная динамика и энергетика гребневика *Mnemiopsis leidyi* // Океанология. 2000. Т. 40. № 5. С. 720–728.
- Финенко Г.А., Романова З.А., Аболмасова Г.И., Аннинский Б.Е., Губарева Е.С., Бат Л., Кидейс А.Е. Влияние условий питания на скорость потребления и переваривания пищи у лопастного гребневика *Mnemiopsis leidyi* // Морск. экол. журн. 2005. Т. 4. № 1. С. 75–83.
- Финенко Г.А., Аннинский Б.Е., Дацык Н.А. Пространственное распределение, структура популяций желетельных хищников и пищевой пресс на зоопланктонное сообщество в прибрежных районах Крымского побережья Черного моря // Журн. сиб. федер. ун-та. Биология. 2021. 14 (2). С. 168–181. <https://doi.org/10.17516/1997-1389-0336>
- Цихон-Луканина Е.А., Резниченко О.Г., Лукашева Т.А. Питание гребневика мнемииопсиса // Рыбное хозяйство. 1995. № 4. С. 46–47.
- Alexandrov B., Arashkevch E., Gubanova A., Korshenko A. Black Sea Monitoring Guidelines – Mesozooplankton // EU/UNDP Project: Improving Environmental Monitoring in the Black Sea (EMBLAS). Final draft. October 2014. P. 1–31.
- Anninsky B.E., Finenko G.A., Datsyk N.A., Hubareva E.S. Expansion of gelatinous macrozooplankton in the open Black Sea off Crimea under the weather events of recent years // Medit. Mar. Sci. 2022. V. 23. Iss. 3. P. 460–472. <https://doi.org/10.12681/mms.27021>
- Anninsky B.E., Finenko G.A., Datsyk N.A. Interannual Population Dynamics of the Ctenophore *Beroe ovata* Bruguière, 1789 at the Outer Shelf of Sevastopol Bay of the Black Sea // Russian J. Biol. Inv. 2023. V 14. № 2. 131–143. <https://doi.org/10.1134/S2075111723020030>
- 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 // J. Mar. Syst. 2014. V. 135. P. 81–96. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.07.011>
- Boersma M., Malzahn A.V., Greve W., Javidpour J. The first occurrence of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the North Sea // Helgol. Mar. Res. 2007. V. 61. № 2. P. 153–155. <https://doi.org/10.1007/s10152-006-0055-2>
- Condon R.H., Duarte C.M., Pitt K.A., Robinson K. Recurrent jellyfish blooms are a consequence of global oscillation // Proc. Natl. Acad. Sci. 2013. V. 110. P. 1000–1005. <https://doi.org/10.1073/pnas.1210920110>
- Delpy F., Albouy-Boyer S., Pagano M., Thibault D., Blanchot J., Guilhaumon F., Molinero J.C., Bonnet D. Identifying the drivers of abundance and size of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Northwestern Mediterranean lagoons // Mar. Environ. Res. 2016. V. 119. P. 114–125. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2016.05.026>
- Dinasquet J., Titelman J., Møller L.F., Setälä O., Granhag L., Andersen T., Båmstedt U., Haraldsson M., Hosiä A., Katajisto T., Kragh T., Kuparinen J., Schröter 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 // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2012. V. 460. P. 49–61. <https://doi.org/10.3354/meps09770>
- 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 // *Oceanolog.* 2013. V. 53. Iss. 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 J. Biol. Inv.* 2018a. V. 5. № 1. P. 86–93. <https://doi.org/10.1134/S2075111718010071>
- Finenko G.A., Anninsky B.E., Datsyk N.A. Trophic Characteristics of *Mnemiopsis leidyi* and Its Impact on the Planktonic Community in the Black Sea Inshore Regions // *Oceanolog.* 2018b. V. 58. Iss. 6. P. 817–824. <https://doi.org/10.1134/S0001437018060048>
- Finenko G.A., Anninsky B.E., Datsyk N.A. Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 Population and Its Impact on Zooplankton in Open Areas of the Black Sea in July–August 2017 // *Russian J. Biol. Inv.* 2022. V. 13. № 3. P. 361–375. <https://doi.org/10.1134/S2075111722030055>
- Ghahooli, S., Shiganova T.A., Zhan A., Cristescu M., Eghtesadi–Araghi P., MacIsaac H. Multiple introductions and invasion pathways for the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Eurasia // *Biol. Inv.* 2011. V. 13. P. 679–695. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9859-8>
- 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. V. 31. P. 7–27.
- Ivanov V.P., Kamakin A.M., Ushivtsev V.B., Shiganova T.A., Zhukova O.P., Aladin N.V., Wilson S.I., Harbison G.R., Dumont H.J. Invasion of the Caspian Sea by the comb jellyfish *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) // *Biol. Inv.* 2000. V. 2. P. 255–258.
- Javidpour J., Sommer U., Shiganova T. First record of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in the Baltic Sea // *Aquat. Invasions.* 2006. V. 1. № 4. P. 299–302.
- Kideys A.E. Fall and rise of the Black Sea ecosystem // *Science.* 2002. V. 297. Iss. 5586. P. 1482–1484. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1073002>
- Konsulov A., Kamburska L. Ecological determination of the new ctenophore (*Beroe ovata*) invasion in the Black Sea // *Inst. Oceanol.* 1998. V. 2. P. 195–197.
- Mutlu E. Recent distribution and size structure of gelatinous organisms in the southern Black Sea and their interactions with fish catches // *Mar. Biol.* 2009. V. 156. P. 935–957. <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1139-8>
- Purcell J.E., Uye S.I., Lo W.T. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and direct consequences for humans: a review // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2007. V. 350. P. 153–174. <https://doi.org/10.3354/meps07093>
- Shiganova T., Mirzoyan Z., Studenikina E., Volovik S., Siokou-Frangou I., Zervoudaki S., Christou E.D., Skirta A.Y., Dumont H.J. Population development of the invader ctenophore *Mnemiopsis leidyi*, in the Black Sea and in other seas of the Mediterranean basin // *Mar. Biol.* 2001. V. 139. P. 431–445.
- Shiganova T.A., Sommer U., Javidpour J., Molinero J.C., Malej A., Kazmin A.S., Isinibilir M., Christou E., Siokou-Frangou I., Marambio M., Fuentes V., Mirzoyan Z.A., Gülsahin N., Lombard F., Lilley M.K.S., Angel D.L., Galil B.S., Bonnet D., Delpy F. Patterns of invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* distribution and variability in different recipient environments of the Eurasian seas: A review // *Mar. Environ. Res.* 2019. P. 0141–1136. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.104791>
- Studenikina E., Volovik S.P., Mirzoyan I.A., Luts G.I. The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Sea of Azov // *Oceanolog.* 1991. V. 31. Iss. 6. P. 722–725.
- Svetlichny L.S., Hubareva E.S. Energy allocation and development patterns in *Calanus euxinus* (Copepoda) // *Trophic Relationships and Food Supply of Heterotrophic Animals in the Pelagic Ecosystem of the Black Sea* / Eds Ozturk B., Kideys A., Finenko G.A., Shulman G.E., Bat L. Black Sea Commission Publications 2009–2. Istanbul, Turkey, 2009. 308 p.
- Sullivan Y.J. Gut evacuation of larval *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz (Ctenophora. Lobata) // *J. Plankton Res.* 2010. V. 32. № 1. P. 69–74. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp100>
- Vinogradov M.E., Shushkina E.A., Musaeva E.I., Sorokin P.Y. A newly acclimated species in the Black Sea: the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata) // *Oceanolog.* 1989. V. 29. Iss. 2. P. 220–224.
- Vinogradov M.E., Shushkina E.A., Mikaelyan A.S., Nezhlin N.P. Temporal (seasonal and interannual) changes of ecosystem of the open waters of the Black Sea. // *Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies* / S. Besiktepe, U. Unluata, A.S. Bologa (Eds.). Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers, 1999. V. 56. P. 109–129.
- 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. *PeerJ* 2019. V. 7. e7588. <http://doi.org/10.7717/peerj.7588>

Mesozooplankton Communities in Deep-water Areas of the Black Sea: Are Their Composition and Biomass Regulated by the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865?

© 2024 г. В. Е. Anninsky^{1, #}, G. A. Finenko¹, N. A. Datsyk¹

Federal Research Centre Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS, Sevastopol, 299011 Russia

[#]e-mail: anninsky_b@mail.ru

The abundance, biomass, distribution and feeding patterns of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 were studied in the deep-water Black Sea in October 2019. The biomass of the ctenophore in the open areas of the sea was 100–200 g m⁻², the abundance was 16–38 ind. m⁻². With the dominance of large individuals (≥30 mm) in the population, the activity of their reproduction remained extremely weak. The specific daily ration varied from ~4% to 13% of body carbon in adults and juveniles, respectively, and exceeded the minimum food requirements of the ctenophore. The daily consumption of three species of copepods (*Acartia* spp., *Calanus euxinus*, *Oithona davisae*) by *M. leidyi* reached 4.5–11% of their biomass, while that of appendicularians *Oikopleura (Vexillaria) dioica* – < 1.6%. The predatory pressure of *M. leidyi* on the entire prey zooplankton attained 2–4% of the biomass of organisms per day.

Keywords: Black Sea, *Mnemiopsis leidyi*, copepods, food spectrum, daily ration, food requirements