

**ТРОФОЛОГИЯ ГРЕБНЕВИКА *MNEMIOPSIS LEIDYI*  
ПОСЛЕ НАТУРАЛИЗАЦИИ В ЭКОСИСТЕМЕ КАСПИЙСКОГО МОРЯ****М. Г. Бирюкова***Астраханский государственный заповедник,  
Астрахань, Российская Федерация*

Трофологические исследования гребневика *Mnemiopsis leidyi*, проводившиеся в акватории Каспийского моря, в основном охватывают организмы, достигших стадии развития «взрослая особь». Без внимания остаются молодь, метаморфирующие личинки и личинки, вышедшие из яиц. Из особенностей биологии желетелых известно, что гребневик начинает питаться с момента выхода личинки из яйца. Исследование доступности кормовых ресурсов и их размерного ряда позволило проследить некоторую зависимость в питании гребневика, а также определить, какая стадия развития желетелого организма в популяции питается интенсивнее всего. За период натурализации инвазии в акватории Каспийского моря (1998–2016 гг.) в популяции мнемииопсиса отмечается тенденция к увеличению количества особей с пустой гастровакулярной полостью (ГВП). По результатам анализа в период исследования (2015, 2016, 2019 гг.) доля особей с пустыми ГВП в Северном Каспии выросла до 77,8 %, что обусловлено не столько климатическими и гидрологическими факторами, как это зафиксировано в 2015 и 2016 гг., сколько доступностью кормовых объектов и внутривидовой конкуренцией за пищевые ресурсы. Отмечается многообразие кормовых объектов, входящих в состав питания гребневика. Основными кормовыми компонентами являются мезозoopланктон, а также частично меропланктон – науплиусы циррипедий, личинки многощетинковых червей. В пищевых потребностях гребневика не прослеживается четкая избирательность в кормовых ресурсах, и основу его пищи по-прежнему составляют самые массовые формы зоопланктона.

**Ключевые слова:** Каспий, гребневик, *Mnemiopsis leidyi*, желетельный организм, гастровакулярная полость, кормовые объекты, зоопланктон, питание.

**Для цитирования:** Бирюкова М. Г. Трофология гребневика *Mnemiopsis leidyi* после натурализации в экосистеме Каспийского моря // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2021. № 1. С. 61–68. DOI: 10.24143/2073-5529-2021-1-61-68.

**Введение**

Гребневик мнемииопсис был впервые обнаружен в Каспийском море в 1998 г. в акватории Южного и Среднего Каспия. Рыбаки отмечали наличие каких-то желетелых организмов в уловах. Осенью 1999 г. на границе Южного и Среднего Каспия специалистами из Волжско-Каспийского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии в ходе ряда мониторинговых работ было обнаружено и подтверждено присутствие *Mnemiopsis leidyi* в акватории [1]. К июлю 2000 г. мнемииопсис распространился повсеместно в Среднем и Южном Каспии над большими глубинами. В Северном Каспии мнемииопсис был впервые обнаружен в сентябре 2000 г. в центральной и северо-западной частях над глубинами 5–6 м, в районе Белинского канала, относительно недалеко от авандельты Волги, от участков распресненных вод. В восточной части Северного Каспия, в территориальных водах Республики Казахстан, он обнаружен не был, несмотря на более высокую соленость [2]. Отсутствие его вдоль восточного побережья Каспийского моря объяснялось наличием там зоны апвеллинга и, как следствие, более низкой температуры в поверхностном слое. Также высказывалось предположение, что гребневики выносятся на периферию апвеллинга в его фронтальную зону [3–6]. Постепенно инвазия адаптировалась к новым условиям среды обитания и кормовым ресурсам, увеличивая свою популяцию в численности с огромной скоростью. В Южном Каспии пик численности пришелся на 2002–2003 гг. В июле 2010 г. скопления гребневики в водах Северного Каспия достигли широты о. Жемчужный и б. Ракушечная. Такое глубокое проникновение мнемииопсиса на север

моря значительно увеличило интенсивность его негативного воздействия на трофическую цепь северокаспийской экосистемы, особенно на представителей бентофауны [5]. С 2005 г. стала наблюдаться тенденция к снижению численности гребневика в акватории Южного Каспия, однако рост популяции в других частях акватории Каспийского моря продолжался. Для Среднего Каспия пик пришелся на 2008–2009 гг., для Северного Каспия – на 2010–2012 гг. Тенденция к значительному снижению численности гребневика в акватории западной части Северного Каспия отмечается с 2014 г. Относительной выравненности в численности популяция гребневика достигла в 2016 г., что позволило в определенной степени восстановиться популяции кильки обыкновенной (основного конкурента в питании для гребневика) [3].

Информация трофологического характера в исследованиях биологических аспектов вселенцев чрезвычайно важна, т. к. она дает полную картину воздействия инвазии на экосистему Каспийского моря. Ранее трофологические исследования гребневика *Mnemiopsis leidyi* в акватории Каспийского моря охватывали особей, достигших стадии развития «взрослая особь», оставляя без внимания молодь, метаморфирующих личинок и личинок, вышедших из яйца. Как известно, гребневик питаться начинает с момента выхода личинки из яйца. На основании данных о доступности кормовых ресурсов и особенностях их размерного ряда можно проследить некую зависимость в питании гребневика и определить, на какой стадии развития желетельный организм питается интенсивнее всего [7].

### Объект исследования

В период исследования – 2015, 2016 и 2019 гг. – было отловлено 2 067 экз. гребневика различной стадии развития. В мае–сентябре 2015 г. сбор трофологического материала по оценке таксономического состава гастровакулярной полости (ГВП) гребневика проводился в местах максимальных скоплений *Mnemiopsis leidyi* на акватории Северного, Среднего и Южного Каспия, где было отобрано на анализ 222 ГВП у гребневиков, общий размер которых составлял от 10 до 40 мм (2015 г.), 38 ГВП у гребневиков размером от 6 до 20 мм (2016 г.) [7] и 1 807 ГВП гребневиков размером от 0,2 до 35 мм (2019 г.).

### Результаты исследования

При исследовании спектра питания гребневика в Каспийском море рассматривалась теснота корреляционной связи между средними экстерьерными показателями гребневика (длина тела), количеством особей с пустой ГВП и интенсивностью их питания (табл.).

Средние значения экстерьерных характеристик *Mnemiopsis leidyi*, отловленного в 2015, 2016 и 2019 гг. в основных районах Каспия

Район исследования	Средняя длина, мм			Количество особей с пустой ГВП, экз.		
	2015 г.	2016 г.	2019 г.	2015 г.	2016 г.	2019 г.
Северный Каспий	44	13	9	15	3	1 405
Средний Каспий	28	20	–	19	8	–
Южный Каспий	21	–	–	3	–	–

Несмотря на экстремальное маловодье 2015 и 2019 гг., слабое распределение Северной части Каспийского моря и интенсивное прогревание водных масс в осенний период (температура воды достигла +14,5 °С на конец октября) популяция гребневика продолжала кормиться и размножаться в этом районе, однако по сведениям среднесезонных данных, изложенных в ряде работ А. М. Камакина [3–6], в этот период времени гребневик с течениями мигрирует в Средний и Южный Каспий на зимовку.

Установлено, что за весь вегетационный период 2015 г. встречаемость особей мнемипсиса длиной 10–60 мм с пустой ГВП в Северном Каспии составляет 41 %, в Среднем Каспии – 51 %, в Южном Каспии – 8 % (рис. 1).

В 2016 г. встречаемость особей мнемипсиса длиной 6–20 мм с пустой ГВП в Северном Каспии достигает 27 %, в Среднем Каспии – 73 % [7].

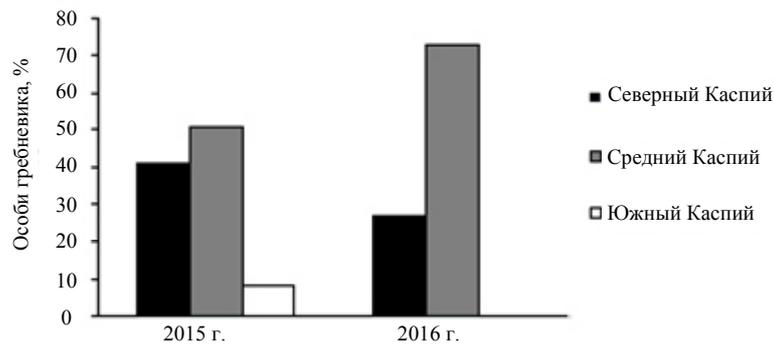


Рис. 1. Процент особей гребневика с пустой гастровакулярной полостью в 2015 и 2016 гг.

В 2019 г. на долю личинок, вышедших из яйца, приходится 46,5 %, на растущих личинок – 14,2 %, на метаморфирующих личинок – 6,8 %, на молодь – 25,3 %, на взрослых особей – 7,2 % из общего количества особей, отловленных на анализ (рис. 2).

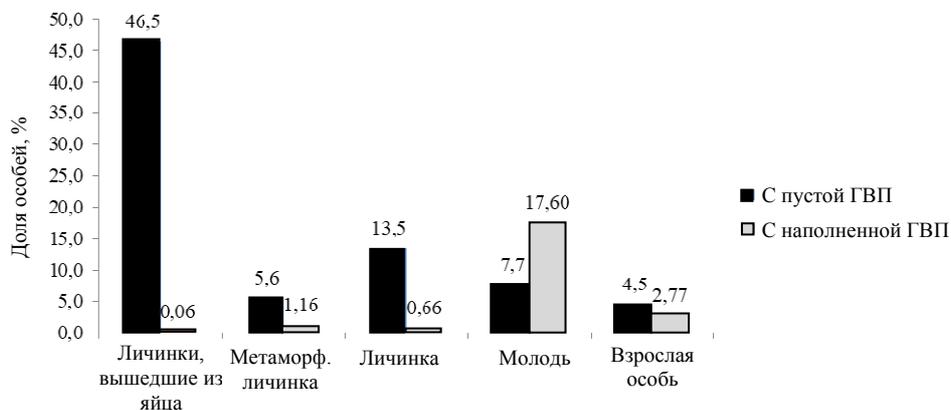


Рис. 2. Доля особей на различной стадии развития с пустой и наполненной ГВП

На 1 807 особей приходится 1 405 экз. с пустой ГВП, что составляет 77,8 % от общего числа просмотренных экземпляров, и лишь 402 организма имели в своих ГВП хотя бы один кормовой объект. Не отмечаются в ГВП гребневиков растительность (фитопланктон) и детрит. Ктеннулы и «глотка» чистые.

46 % особей с пустой ГВП приходится на личинок, вышедших из яйца, и 13,5 % – на личинок. Меньше всего «голодающих» организмов приходится на взрослых и молодь – 4,5 и 5,6 % соответственно. Однако среди особей с наполненной ГВП большая часть питающихся приходится на молодь – 17,6 %, а на взрослых – 2,77 %. Средний размер питающихся личинок составил 0,6–1 мм, молоди 9–12 мм, взрослых – 25 мм. Такая тенденция образовалась из-за кормовых объектов, по своим размерам не превышающих 900 мкм.

Из анализа полученных данных следует, что количество голодающих особей гребневика выросло, что впоследствии может привести к снижению репродуктивной способности желетелого организма и снижению численности популяции в целом.

В своих пищевых потребностях гребневик не имеет четких предпочтений в кормовых ресурсах, и основу его пищи составляют самые массовые формы зоопланктона. В Северном, Среднем и Южном Каспии таксономический состав пищевого комка у *Mnemiopsis leidyi* (отобранного в 2015 г.) был представлен в основном веслоногими рачками (подкласс Copepoda, род Acartia) и их науплиальными стадиями – 74,1 % (рис. 3).

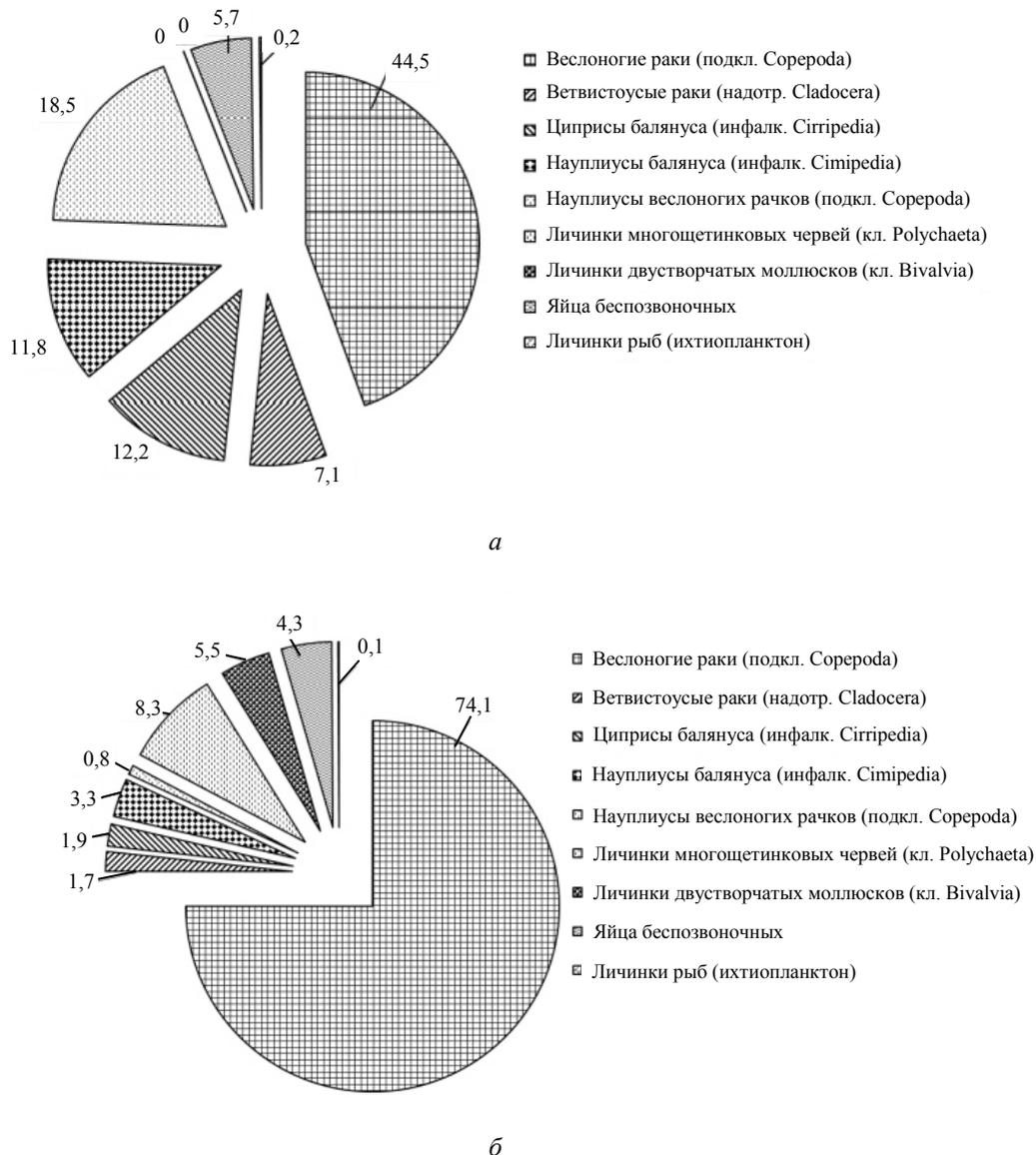


Рис. 3. Доля кормовых объектов в ГВП *Mnemiopsis leidyi* по сезонам 2015 г.:  
 а – май–июнь  $N$  отн., %; б – август–сентябрь  $N$  отн., %

Самым массовым организмом, встречающимся в питании гребневика в 2015 г., является веслоногий рачок *Acartia tonsa*. В гораздо меньших, незначительных количествах встречались представители надотряда Cladocera (1,7 %), личинки многощетинковых червей (кл. Polychaeta) (8,3 %), планктонные личинки (меропланктон) двустворчатых моллюсков (кл. Bivalvia) – *Lamellibranchia* (5,5 %) – и усногих раков (инфракласс Cirripedia) – 1,9 % [7].

В летне-осенний период 2016 г. в пищевом коме ГВП мнемииопсиса, обитающего в Среднем Каспии, было обнаружено 5 пищевых компонентов, отражающих соотношение основных эколого-таксономических групп зоопланктонного сообщества: копеподиты и науплии веслоногих раков (подкласс Copepoda, р. *Acartia*), соответственно 50 и 64 %; науплиусы *Balanus improvisus* (инфракласс Cirripedia) – 3 и 25 % (рис. 4).

В гораздо меньших, незначительных количествах встречались представители отр. Harpacticiformes (7 %), личинки многощетинковых червей из рода *Hediste* (3 %) и усногих раков (инфракласс Cirripedia) – 3 % [7].

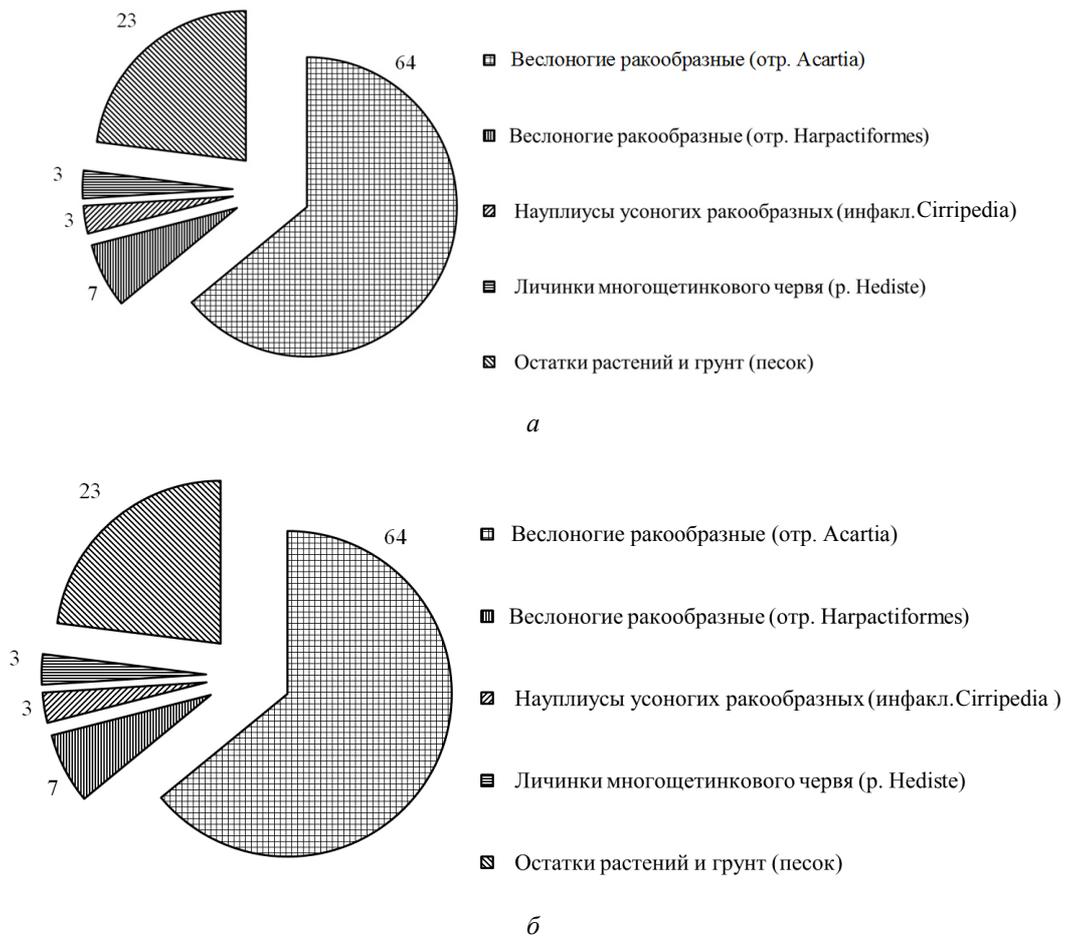


Рис. 4. Доля кормовых объектов в ГВП *Mnemiopsis leidyi* по сезонам 2016 г.:  
 а – август *N* отн., %; б – сентябрь–октябрь *N* отн., %

В ГВП гребневиков, отловленных в акватории Северного Каспия в 2019 г., отмечаются организмы, относимые к различным группам: Rotifera, Cladocera, Copepoda, Amphipoda, Mysida, Vermes, Stenophora, – доля которых отражена на рис. 5.

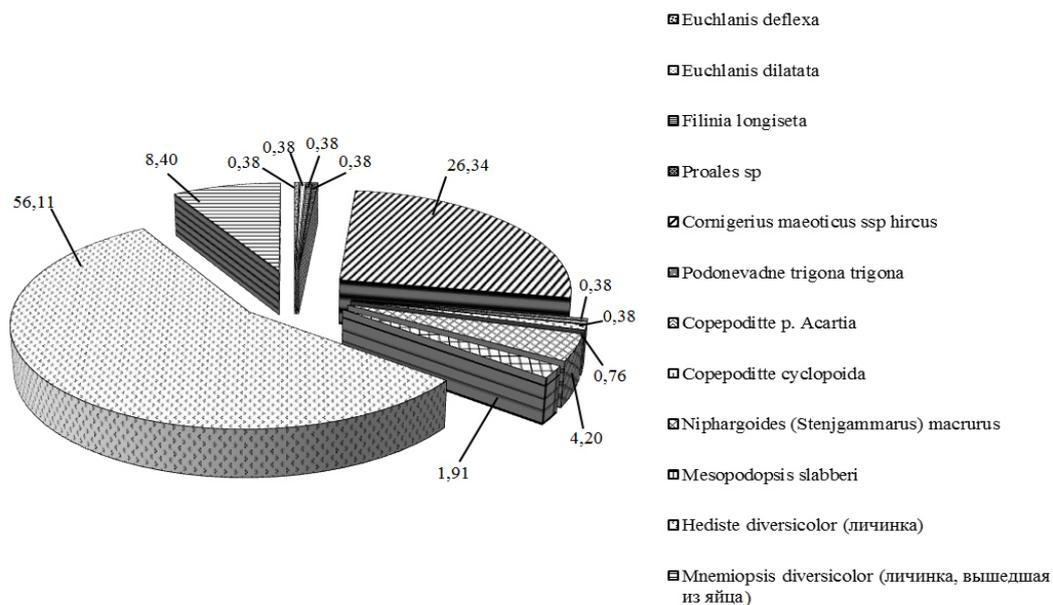


Рис. 5. Доля кормовых объектов в ГВП гребневика *Mnemiopsis leidyi* в 2019 г.

Следует отметить, что в ГВП взрослых гребневиков встречаются яйца и личинки, вышедшие из яйца. Но нецелесообразно утверждать, что голодный гребневик будет потреблять себе подобных, только более мелкого размера, т. к. зрелые гаметы у гребневика, согласно особенностям морфологии, попадают в гастроваскулярную систему и выводятся наружу через рот. Оплодотворение и ранние этапы развития могут проходить в гастральной полости. Поэтому личинки, отмеченные на рис. 5, являются, скорее, случайным компонентом либо одним из этапов размножения взрослого гребневика.

Несмотря на то, что количество захваченных за время питания жертв широко варьирует – от 1 до 141 экз., достоверной связи между временем переваривания и количеством пищевых объектов в гастральной полости гребневиков не выявлено. Одной из важнейшей характеристик пищевого поведения мнемипсиса является величина облавливаемого объема, под которым понимается условно взятый объем воды, в котором находится количество пищевых объектов, равное потребленному количеству кормовых организмов. Отсюда выявляется наибольший пресс на зоопланктон в Северном и Среднем Каспии, который отмечается в осенний период времени.

### Заключение

За 20 лет популяция гребневика прошла все стадии натурализации в акватории Каспийского моря. Желетельный организм занял свою нишу в экосистеме водоема, освоив кормовую базу моря и составив конкуренцию планктоноядной ихтиофауне. По причине отсутствия естественных врагов, несмотря на попытки целенаправленного вселения гребневика *Beroe ovata*, основным регулятором численности популяции гребневика по-прежнему является доступность кормовых ресурсов (зоопланктон и личинки бентических организмов), а также ряд гидрологических и климатических факторов среды.

За период натурализации инвазии в акватории Каспийского моря в популяции мнемипсиса отмечается увеличение количества особей с пустой ГВП. Следует отметить, что в 2015 г. в пробах гребневика ловчий аппарат особей с пустой ГВП или с незначительным содержанием пищи почти всегда был забит твердыми частичками неорганического происхождения, возможно, взвесью. Аналогичная картина наблюдалась и в пробах 2016 г. отбора, однако в некоторых пробах замечены остатки детрита и зеленая водоросль рода *Mougeotia*. Вероятно, это связано с сезонными гидрометеорологическими особенностями условий мест обитания гребневика в Каспийском море. В осенний период отмечалось большое количество штормовых дней с повышенной мутностью воды. Поднятая волнением моря взвесь прилипала к поверхностям и, в свою очередь, значительно снижала эффективность работы ловчего аппарата желетельных организмов [7]. В 2019 г. доля особей с пустым ГВП в Северном Каспии увеличилась до 77,8 %, что связано не с климатическими и гидрологическими факторами, как в 2015 и 2016 гг., а с доступностью кормовых объектов и внутренней конкуренцией за пищевые ресурсы.

Наблюдения за составом пищи мнемипсиса в природе выявили многообразие пищевых объектов. Основными компонентами пищи мнемипсиса является мезозоопланктон, а также меропланктон – науплиусы циррипедий, личинки многощетинковых червей. В целом, в своих пищевых потребностях гребневик не имеет четкой избирательности в кормовых ресурсах, и основу его пищи по-прежнему составляют самые массовые формы зоопланктона.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Камакин А. М., Ушивцев В. Б., Николаев Г. Ю. Вертикальное распределение гребневика мнемипсиса в Каспийском море в 2004 г. // Тр. КаспНИРХа. Рыбохозяйственные исследования на Каспии: результаты НИР за 2004 г. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2005. С. 174–178.
2. Шиганова Т. А., Камакин А. М. и др. Вселенец в Каспийское море – гребневик *Mnemiopsis* и его воздействие на пелагическую экосистему. М., 2001. С. 542–549.
3. Камакин А. М., Егоров С. Н. Влияние популяции *Mnemiopsis leidy* на различные трофические уровни экосистемы Каспийского моря // Актуальные проблемы современной науки: тр. I Междунар. форума (VI Междунар. конф.) молодых ученых и студентов (Самара, 12–15 сентября 2005 г.). Самара: Изд-во СамГТУ, 2005. Естественные науки. Ч. 13: Экология. С. 65–72.
4. Камакин А. М., Зайцев В. Ф., Катунин Д. Н. Эколого-биологическое обоснование математического моделирования популяции гребневика *Mnemiopsis leidy* в Каспийском море // Вестн. Астрахан. гос. техн. ун-та. Сер.: Рыбное хозяйство. 2015. № 1. С. 47–61.

5. Камакин А. М., Зайцев В. Ф. Закономерности многолетней и межсезонной динамики популяции гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Каспийском море // Юг России: экология, развитие. 2012. № 1. Т. 7. С. 96–102.

6. Камакин А. М. Многолетние (2001–2009 гг.) колебания численности *Mnemiopsis leidyi* в Каспийском море // Современные проблемы гидроэкологии: тез. докл. IV Междунар. науч. конф., посвящ. памяти проф. Г. Г. Винберга (Санкт-Петербург, 11–15 октября 2010 г.). СПб.: Изд-во Зоолог. ин-та Рос. Акад. наук, 2010. С. 77. URL: <http://www.spsl.nsc.ru/FullText/konfe/gidrogeol-2010.pdf> (дата обращения: 24.04.2020).

7. Бирюкова М. Г., Камакин А. М. Трофологическая характеристика гребневика мнемипсиса и кильки обыкновенной в Каспийском море // Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса: материалы V Науч.-практ. конф. молодых ученых с междунар. участием (Москва, 17–18 апреля 2017 г.). М.: Изд-во ВНИРО, 2017. С. 37–41.

Статья поступила в редакцию 19.08.2020

### **ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРЕ**

*Бирюкова Мария Георгиевна* – Россия, 414021, Астрахань; Астраханский государственный заповедник; научный сотрудник лаборатории эколого-биологических исследований; [mizuirono@yahoo.com](mailto:mizuirono@yahoo.com).



## **TROPHOLOGY OF CTENOPHORE *MNEMIOPSIS LEIDYI* AFTER NATURALIZATION IN ECOSYSTEM OF CASPIAN SEA**

*M. G. Biryukova*

*Astrakhan State Nature Reserve,  
Astrakhan, Russian Federation*

**Abstract.** Trophological studies of ctenophore *Mnemiopsis leidyi* conducted in the Caspian Sea more often included species at the later stage of development, as a result, juveniles, metamorphic larvae and larvae were ignored. Ctenophore is known to start feeding since the moment the larva emerges from the egg. Studying the availability of food resources and their size range allowed to trace a certain dependence in the diet of ctenophore, and to determine at which stage of development the jellylike organism in the population feeds most intensively. During the period of naturalization of invasion in the Caspian Sea (1998-2016) there has been registered an increasing number of species with an empty gastrovascular cavity (GVC) in the *Mnemiopsis* population. According to the analysis results obtained during the study period, the share of individuals with empty GVC in the North Caspian increased to 77.8%, which is associated not with the climatic or hydrological factors, as in 2015 and 2016, but with the availability of food items and internal competition for food resources. There has been found the diversity of the items making food stuff of *Mnemiopsis* in nature. The main food component is mesozooplankton, as well as meroplankton (cirriped nauplii, larvae of polychaete worms). In food requirements ctenophore does not show selectivity of food resources, the basis of its food make the most available forms of zooplankters.

**Key words:** the Caspian Sea, ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*, jellylike organism, gastrovascular cavity, food items, zooplankton, nutrition.

**For citation:** Biryukova M. G. Trophology of ctenophore *Mnemiopsis leidyi* after naturalization in ecosystem of Caspian Sea. *Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry*. 2021;1:61-68. (In Russ.) DOI: 10.24143/2073-5529-2021-1-61-68.

### **REFERENCES**

1. Kamakin A. M., Ushivtsev V. B., Nikolaev G. Iu. Vertikal'noe raspredelenie grebnevikov *Mnemiopsis* в Каспийском море в 2004 г. [Vertical distribution of *Mnemiopsis* ctenophore in Caspian Sea in 2004]. *Trudy KaspNIRKh. Rybokhoziaistvennyye issledovaniia na Kaspii: rezul'taty NIR za 2004 g.* Astrakhan', Izd-vo KaspNIRKh, 2005. Pp. 174-178.

2. Shiganova T. A., Kamakin A. M. i dr. *Vselenets v Kaspiiskoe more – grebnevik Mnemiopsis i ego vozdeistvie na pelagicheskuiu ekosistemu* [Invader in Caspian Sea ctenophore Mnemiopsis and its impact on pelagic ecosystem]. Moscow, 2001. Pp. 542-549.
3. Kamakin A. M., Egorov S. N. Vliianie populiatsii Mnemiopsis leidy na razlichnye troficheskie urovni ekosistemy Kaspiiskogo moria [Influence of Mnemiopsis leidy population on different trophic levels of Caspian Sea ecosystem]. *Aktual'nye problemy sovremennoi nauki: trudy I Mezhdunarodnogo foruma (VI Mezhdunarodnoi konferentsii) molodykh uchenykh i studentov (Samara, 12–15 sentiabria 2005 g.)*. Samara, Izd-vo SamGTU, 2005. Estestvennyye nauki. Part 13: Ekologiya. Pp. 65-72.
4. Kamakin A. M., Zaitsev V. F., Katunin D. N. Ekologo-biologicheskoe obosnovanie matematicheskogo modelirovaniia populiatsii grebnevik Mnemiopsis leidy v Kaspiiskom more [Ecological and biological substantiation of mathematical modeling of ctenophore Mnemiopsis leidy population in Caspian Sea]. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khoziaistvo*, 2015, no. 1, pp. 47-61.
5. Kamakin A. M., Zaitsev V. F. Zakonomernosti mnogoletnei i mezhsezonnnoi dinamiki populiatsii grebnevik Mnemiopsis leidy v Kaspiiskom more [Regularities of long-term and inter-seasonal dynamics of ctenophore Mnemiopsis leidy population in Caspian Sea]. *Iug Rossii: ekologiya, razvitie*, 2012, no. 1, vol. 7, pp. 96-102.
6. Kamakin A. M. Mnogoletnie (2001–2009 gg.) kolebaniia chislennosti Mnemiopsis leidy v Kaspiiskom more [Long-term (2001–2009) fluctuations in abundance of Mnemiopsis leidy in Caspian Sea]. *Sovremennye problemy gidroekologii: tezisy dokladov IV Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii, posviashchennoi pamiati professora G. G. Vinberga (Sankt-Peterburg, 11–15 oktiabria 2010 g.)*. Saint-Petersburg, Izd-vo Zoolog. in-ta Ros. Akad. nauk, 2010. Pp. 77. Available at: <http://www.spsl.nsc.ru/FullText/konfe/gidrogeol-2010.pdf> (accessed: 24.04.2020).
7. Biriukova M. G., Kamakin A. M. Trofologicheskaiia kharakteristika grebnevik mnemiopsisa i kil'ki obyknovnoi v Kaspiiskom more [Trophological characteristics of ctenophore Mnemiopsis and sprat in Caspian Sea]. *Sovremennye problemy i perspektivy razvitiia rybokhoziaistvennogo kompleksa: materialy V Nauchno-prakticheskoi konferentsii molodykh uchenykh s mezhdunarodnym uchastiem (Moskva, 17–18 apreliia 2017 g.)*. Moscow, Izd-vo VNIRO, 2017. Pp. 37-41.

The article submitted to the editors 19.08.2020

#### INFORMATION ABOUT THE AUTHOR

**Biryukova Maria Georgievna** – Russia, 414021, Astrakhan; Astrakhan State Nature Reserve; Researcher of the Laboratory of Ecological and Biological Research; mizuirono@yahoo.com.

