



---

СПЕЦИАЛЬНЫЙ ВЫПУСК  
№ 1

А.Н. Гришин, В.А. Шляхов

ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ  
АККЛИМАТИЗАЦИИ СЕВЕРОАТЛАНТИЧЕСКОГО  
ГРЕБНЕВИКА *BEROE OVATA*  
В ЧЕРНОМ МОРЕ

**Главный редактор**  
доктор биологических наук  
**Е.П. Губанов**

**Редакционная коллегия:**  
доктор географических наук В.А. Брянцев,  
кандидат биологических наук И.И. Серобаба,  
А.Н. Михайлюк, Н.А. Лебедева

**Editor-in-chief**  
Fellow (Biology)  
**E.P. Gubanov**

**Editor Board:**  
Fellow (Geography) V.A. Bryantsev,  
Ph. D. (Biology) I.I. Serobaba  
A.N. Mirhaylyuk, N.A. Lebedeva

**© АВТОРСКОЕ ПРАВО**

Исключительное право на копирование данной публикации или какой-либо её части любым способом принадлежит ЮгНИРО.

По вопросу возможности копирования для некоммерческих целей обращаться по адресу: 98300 Украина, Автономная Республика Крым, г. Керчь, ул. Свердлова, 2, ЮгНИРО.

Телефоны: (06561) 2-92-32, 2-10-65

Факс: (06561) 2-15-72

Телекс: 187125 KRTV SU TETIS

E-mail: [POSTMASTER@UGNIRO.CRIMEA.UA](mailto:POSTMASTER@UGNIRO.CRIMEA.UA)

---

Подписано к печати 16.09.99. Объем 2,9 усл.-печ. л. Тираж 100 экз.  
Заказ № 26.

---

© 1999 Издательский Центр Южного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (ЮгНИРО)

УДК 593.8(262.5)

**Теоретическое обоснование акклиматизации североатлантического гребневика *Beroe ovata* в Черном море.** — Керчь: Изд-во ЮгНИРО, 1999, 28 с.

Авторами предлагается возможность акклиматизации в Черное море североатлантического желетелого хищника *Beroe ovata*, способного снизить численность другого североатлантического гребневика *Mnemiopsis leidyi*, недавно вселившегося в Азово-Черноморский бассейн и оказывающего опустошающее воздействие на кормовую базу аборигенных планктофагов. Подробно рассматривается биологическая и хозяйственная целесообразность предлагаемых работ. Дана оценка биологического состояния популяции мнемииопсиса в условиях Черного и Азовского морей и ее влияния на промысловую базу. Изложены и проанализированы материалы многолетних наблюдений за состоянием планктонных сообществ, приведены количественные оценки энергетического баланса и экологической эффективности пелагических сообществ экосистемы Черного моря до и после внедрения *Mnemiopsis leidyi*. Для обоснования выбора североатлантического гребневика *Beroe ovata*, способного снизить численность мнемииопсиса, представлены результаты многолетних наблюдений различных авторов за биологией гребневиков отряда Beroidea в водах Северной Атлантики и Баренцовом море.

Осуществление работ по акклиматизации *Beroe ovata* предлагается выполнить в два этапа на протяжении шести лет.

**Theoretical grounds of the North-Atlantic ctenophore *Beroe ovata* acclimatization into the Black Sea.** — 1999. YugNIRO Publishers', Kerch: 28 p.

The authors suggest possibility of acclimatization of the north-atlantic predator *Beroe ovata* that can reduce abundance of the other north-atlantic ctenophore *Mnemiopsis leidyi* into the Black Sea. *Mnemiopsis leidyi* has been recently introduced into the Azov-Black Sea basin and exerts devastating influence on food supply of aboriginal plankton-eaters. Biological and commercial expediency of the work suggested is examined in detail. Assessments of biological state of *Mnemiopsis* population under the conditions of the Black and Azov Seas as well as its influence on the commercial stock are presented. Data of observations for the state of planktonic communities are given and analysed. The authors also present quantitative assessments of energetic balance and ecological effect of the Black Sea ecosystem pelagic communities before and after *Mnemiopsis leidyi* introduction. To substantiate the choice of the north-atlantic ctenophore *Beroe ovata* that can lower *Mnemiopsis* abundance the authors offer results of many years observations for the biology of Beroidea order ctenophores in the North Atlantic and Barents Sea by different scientists.

Execution of *Beroe ovata* acclimatization is suggested to carry out in two stages during 6 years.

## ВВЕДЕНИЕ

К уникальным особенностям Азово-Черноморского бассейна добавилось еще одно — рекордное количество вселенцев. За последние 30 лет экосистемы пополнились, по меньшей мере, шестью новыми массовыми видами, большая часть из которых детритофаги. Причем, если одни из них (*Cunearca*, *Mya*, *Rapana*, *Mugil*), создав высокую численность и став промысловыми видами, не вызвали особых потрясений для экосистемы, то внедрение и вспышка численности североатлантического гребневика *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) в 1988 г. сопровождалась снижением численности почти всех элементов планктоценоза и, что особенно заметно, резким падением запасов некоторых массовых промысловых рыб в Черном и Азовском морях.

Сведения о поимке в Черном море нескольких экземпляров ранее неизвестного здесь гребневика, определенного как *Bolinopsis infundibulum* [11], поступили в 1987 г., хотя имеются сообщения и о более раннем его обнаружении — в 1982 г. [37]. Но уже летом 1988 г. вдоль всего северного побережья Черного моря численность нового вида достигла нескольких десятков в м<sup>3</sup>. Размеры гребневика составляли 20–30 мм в Азовском море и 20–75 мм в Черном. При повторном определении Л. Н. Серавиным он был отнесен к роду *Mnemiopsis*, включающему эндемичных обитателей Атлантического побережья Северной Америки, вероятно занесенному в Черное море с балластными водами судами-зерновозами. В дальнейшем вселенец одними авторами определялся как *M. leidyi*, другими — *M. mscradyi* (впервые описанным Майером [40]), которые весьма схожи и скорее относятся к двум подвидам одного вида. Следуя за большинством современных исследователей, мы в данной работе употребляем первое из этих названий — *M. leidyi*.

Проблема контроля численности гребневика *M. leidyi* в Черном и Азовском морях возникла в начале 90-х годов, после того, как стало ясно, что этот вселенец прочно внедрился в морские экосистемы и его негативное влияние на запасы и промысел наиболее массовых пелагических рыб может сохраниться в течение продолжительного

времени. Г. Р. Харбисоном и С. П. Воловиком [37] впервые были предложены возможные способы снижения численности мнemiопсиса и разработана в общих чертах реальная схема решения данной проблемы.

В марте 1994 г. в Женеве состоялось заседание Рабочей группы GESAMP, сформированной компетентными учеными и специалистами из 9 стран Европы и Северной Америки, специально посвященное проблеме ктенофоры *M. leidyi* в Черном море. Рабочая группа сделала заключение о том, что наиболее реальный метод контроля над численностью мнemiопсиса в Черном море — биологический. Он состоит в интродукции рыб (*Gadus*, *Peprilus*, *Oncorhynchus*) и гребневиков (*Beroe* и др.), потребляющих мнemiопсиса. Кроме того, был сформулирован перечень направлений исследований, из которых в число наиболее приоритетных входят:

- выяснение популяционной динамики и взаимодействия между *M. leidyi* и другими планктонными организмами в Черном и Азовском морях;
- выяснение взаимодействия *Mnemiopsis* с мелкими пелагическими рыбами Черноморского региона с акцентом на верхние трофические уровни компонентов экосистемы;
- экспериментальные и полевые исследования *Mnemiopsis* — морфология, темп роста, рационы и пр. в различных водных массах Черного моря. Оптимальные условия выживания, роста и воспроизводства.

В ЮгНИРО на протяжении 11 лет с момента вспышки численности *M. leidyi* проводятся комплексные исследования желетелого вселенца в Азово-Черноморском бассейне, содержание которых в значительной степени совпадает с вышеперечисленными направлениями. На их основе и анализе литературных данных выполнено настоящее исследование, цель которого заключается в обосновании акклиматизации *Beroe ovata*, как наиболее эффективного пути восстановления продуктивности морских экосистем Черного и Азовского морей. Хотя в последние 2 года и отмечаются случаи поимки гребневика *Beroe* в юго-западной и северо-восточной частях Черного моря, поднятая в настоящей работе проблема остается актуальной.

## 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АЗОВСКОГО И ЧЕРНОГО МОРЕЙ

Для составления физико-географического очерка о Черном море использовались материалы гидрологических сборников [7, 20].

**Площадь и глубина.** Черное и Азовское море являются частью бассейна Атлантического океана и соединяются с ним через Средиземное море. По данным различных авторов площадь Черного моря колеблется в пределах 406680 — 423000 км<sup>2</sup>, Азовского — 36000 км<sup>2</sup>. Моря соединяются между собой Керченским проливом (длина пролива 40 км). Средняя глубина Черного моря — 1270-1315 м, максимальная — 2210-2258 м, Азовского — 12-13 м. Дно центральной части Азовского моря ровное и плоское.

**Сток рек.** В Черное море впадают наиболее крупные реки: Дунай, Днепр, Риони, Днестр, Южный Буг, Кодори, Ингури, Чорох, Кызыл-Ирмак, Ешил-Ирмак, Сакарья, Камчия, Велека, Резовская и много мелких рек. Суммарный речной сток северо-западного района моря составляет 269 км<sup>3</sup>, Крыма — 0,5 км<sup>3</sup>, Черноморского побережья Кавказа — 43,2 км<sup>3</sup>, Турции — 15 км<sup>3</sup>, рек болгаро-румынского побережья — 3 км<sup>3</sup> в год.

В Азовское море впадают две крупные реки — Дон и Кубань. Их суммарный годовой сток составляет около 28 км<sup>3</sup> воды. Это равняется 1/10 объема моря. Ежегодно из Азовского моря в Черное в среднем вытекает 49 км<sup>3</sup> воды и поступает из Черного моря в Азовское 35 км<sup>3</sup>.

**Течения в Керченском проливе.** В проливе различают три основных типа течений: устойчивое азовское — со стороны Азовского моря, устойчивое черноморское — со стороны Черного моря и неустановившееся смешанное, переменное по направлению и обычно слабое течение. При северных ветрах чаще всего поток направлен из Азовского моря в Черное. По мере продвижения от входа в пролив со стороны Азовского моря наблюдается постепенное увеличение скорости азовского течения от 10 до 30 см/сек. При южных ветрах развивается черноморское

течение. Смена основных типов течений происходит при смене соответствующих ветров. Во время смены течений, когда в проливе одновременно наблюдаются два потока. Как правило, черноморское течение отмечается у Кавказского берега и у дна, азовское — у Крымского берега и на поверхности. Наиболее устойчивы в проливе азовские течения.

**Температура.** Важное значение при акклиматизации Веге имеет температура воды Черного и Азовского морей в разные сезоны года. Наименьшая среднемесячная температура поверхностного слоя воды в прибрежной зоне Черного моря наблюдается в феврале — от 0 до 1<sup>o</sup>C. В марте начинается прогрев прибрежной акватории, и температура становится ближе к 10<sup>o</sup>C. В мае-июне продолжается быстрый прогрев вод. Максимум температуры воды в большинстве прибрежных районов наступает в августе и составляет от 23<sup>o</sup>C в Керченском проливе до 25,7<sup>o</sup>C в районе Поти и Гудауты. Осеннее выхолаживание Черного моря начинается в сентябре. К ноябрю температура поверхностного слоя падает в среднем на 10<sup>o</sup>C. Центральные районы моря в ноябре заняты водами с температурой 13-15<sup>o</sup>C. Характерно, что даже в период наибольшего выхолаживания (февраль) на глубинах от 20-50 до 75 м температура воды сохраняется на уровне 7-8<sup>o</sup>C и это очень важно для выживания маточной части популяции Веге в зимний период.

Мелководное Азовское море получает много солнечного тепла, что обуславливает довольно высокую среднюю годовую температуру воды (11,5<sup>o</sup>C). Мелководность моря способствует значительному прогреву вод летом и быстрому охлаждению осенью, что создает также условия для быстрого выравнивания температуры воды от поверхности до дна. Температура воды в прибрежной зоне моря имеет четко выраженный годовой ход и отличается большими колебаниями в течение суток, месяца и года. Зимой здесь часто наблюдается температура ниже нуля, и, в отличие от Черного моря, значительная площадь моря покрывается льдом. Лишь в редкие годы центральная и южная части моря в зимние месяцы остаются свободными ото льда.

Повышение температуры происходит от февраля к марту. Наибольшие среднемесячные значения температуры отмечаются в июле — до 29-30°C. Понижение температуры начинается в августе. В открытом море нагревание и охлаждение воды протекает медленнее. Характерно, что для зимы распределение температуры устанавливается к декабрю и удерживается по март. В декабре в центральном и южном районах моря среднемесячная температура поверхностного слоя находится в пределах 3-4°C. В это же время в мелководном Таганрогском заливе она понижается настолько, что может образовать лед.

**Соленость.** Распределение солености в поверхностном слое вод Черного моря определяется тремя мощными источниками опреснения: сток рек, впадающих в северо-западную часть моря, рек Кавказского побережья и вод, поступающих из Азовского моря через Керченский пролив. В соответствии с общей схемой циркуляции распресненные воды движутся вдоль побережья. Минимальная соленость 13‰ наблюдается в северо-западном мелководье на Дунайском устьевом взморье. По мере удаления от устьев рек соленость увеличивается и уже в центре составляет в среднем 18,4‰. Соленоватые воды Азовского моря не создают таких резких градиентов солености, как речные воды, но достаточно резко прослеживаются в поле солености у Керченского пролива в летний период.

Интенсивность сезонных колебаний солености в различных районах моря определяется также близостью к источнику распреснения. К примеру, диапазон сезонных колебаний солености в предкерченском районе составляет 1,5‰, в устьевом взморье рек Риони и Ингури — 2-3‰ и в дунайском устьевом приморье — более 3‰. Значительное уменьшение сезонной изменчивости солености (менее 0,5‰) происходит в морских районах.

На горизонте 20 м локальное влияние речного стока оказывается незначительным (0,2-0,5‰) распреснением вод. Сезонный максимум — 18,4‰. Соленосодержание на горизонте 20 м достигается зимой в результате конвек-

тивного подъема солей. Летом подповерхностные воды медленно распресняются в результате турбулентного обмена. Колебание изменчивости солености составляет от 0,2 до 0,5‰.

Режим солености Азовского моря зависит от стока рек и водообмена с Черным морем. Обычно центральная часть моря занята однородными водными массами с соленостью 11-12‰. В Таганрогском заливе соленость значительно ниже и составляет 5-7‰. Кстати, именно здесь отмечаются наибольшие биомассы мнемииопсиса в летнее время из-за хорошего прогрева и интенсивности развития здесь рачкового планктона. Для Таганрогского залива характерна изменчивость солености, когда в результате сгонно-нагонного действия ветра она понижается или повышается на несколько промилей за небольшой промежуток времени. Наибольшая соленость характерна для предкерченского района — 12-14‰.

## 2. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ГРЕБНЕВИКА *M. LEIDYI* В ЧЕРНОМ МОРЕ

### 2.1. Биомасса

Согласно данным сотрудников института океанологии [3, 4] общая биомасса вселенца в 1989 г. достигла 1 млрд. т, а максимальная биомасса на северо-западе моря составила 4000-5000 г/м<sup>2</sup>. В 1990 г. [31] биомасса мнемииопсиса в прибрежной 30-мильной зоне района Геленджика составила 500 г/м<sup>2</sup>, в районе Анапы — 16000 г/м<sup>2</sup>, в открытой части моря 1500-3000 г/м<sup>2</sup> [30]. В 1991-1993 гг. отмечалось некоторое снижение его биомассы: зимой (февраль) 200-400 г/м<sup>2</sup>, весной (март) — более 2000 г/м<sup>2</sup>, летом (август) — около 4000 г/м<sup>2</sup> и осенью (ноябрь) 200-800 г/м<sup>2</sup> [1, 5].

По опубликованным данным ЮгНИРО [9, 28] общая масса мнемииопсиса в Черном море в разные годы не превышала нескольких десятков миллионов тонн, а удельная средняя биомасса в наиболее продуктивные летние месяцы (июль-август) составила: в 1991 г. — 250 г/м<sup>2</sup>, 1992 — 110, 1993 — 150, 1994 — 220 и в 1995 г. — 370 г/м<sup>2</sup>. В 1994 г. наметились изменения в сезонной динамике биомассы вселенца

[10]. Начало вегетационного периода для популяции характеризовалось очень бурным нарастанием биомассы. Уже в конце мая она соответствовала летнему уровню развития — 200 г/м<sup>2</sup>.

Согласно данным турецких исследователей [41] самая низкая биомасса вселенца в Черном море отмечалась в 1991 г. и составила 120 г/м<sup>2</sup>. В последующие 1992-94 гг. она равнялась соответственно 192, 216 и 215 г/м<sup>2</sup>.

Таким образом, несмотря на столь существенную разницу в оценке биомассы мнемииопсиса различными авторами, следует отметить, что этот гребневик прочно обосновался в планктонном сообществе экосистем Черного и Азовского морей. В своей исходной среде обитания (у берегов Северной Америки) популяция мнемииопсиса проявляет длительные по времени колебания биомассы. За несколькими годами с относительно низкой биомассой следуют годы, когда биомасса гребневика увеличивается в несколько раз. По предположению М.Е. Виноградова стабилизация численности мнемииопсиса в Черном море на низком уровне должна была произойти в 1992-95 гг. [3], но в этот период отмечалось ее увеличение и снижение численности основных конкурентов [10]. У болгарского побережья второй пик развития популяции пришелся на 1994 г. [38]. В 1996 г. сотрудниками ЮгНИРО было обследовано 12 из 420 квадратов (15x20 морских квадратных миль) акватории моря, на которых биомасса вселенца оставалась достаточно высокой (около 200 г/м<sup>2</sup>). В сентябре 1998 г. удалось обследовать акваторию от Керченского предпролива до о. Змеиный. Результаты обловов показали по-прежнему высокие биомассы мнемииопсиса в пределах 150-170 г/м<sup>2</sup>.

## 2.2. РАЗМНОЖЕНИЕ

Нынешнее представление о годовом цикле воспроизводства гребневика в Черном море основывается на динамике размерно-весового состава популяции в течение года. Считается, что размножение мнемииопсиса происходит круглогодично, о чем свидетельствует практически постоянное присутствие молоди размером менее 10 мм. Но поскольку наибольшее ее количество регистрируется в летние месяцы, счита-

ется, что максимум размножения приходится на июль-август, а минимум — на конец апреля-начало мая [2]. Таким образом, если придерживаться вышеизложенной схемы размножения гребневика и при этом учесть, что размера в 10 мм он достигает в течение десяти дней, можно предположить, что летне-осеннему максимуму биомассы всегда предшествует летний максимум размножения.

Однако результаты наших наблюдений позволяют внести в представленную схему определенные коррективы. К примеру, недостаточно четко выраженный максимум численности молоди в июле-августе 1992 г., а в последующие годы неожиданно высокая численность молоди гребневика в мае 1994 г. и в сентябре 1993-94 гг. дает основания говорить о возможности продуктивного воспроизводства популяции не только при высоких температурах воды. Кроме того, по всей видимости, личинки, появившиеся на свет поздней осенью, благополучно зимуют и продолжают свое развитие ранней весной.

## 2.3. ПИТАНИЕ

Впервые величина суточного рациона мнемииопсиса была оценена через год после его массового развития в экосистеме Черного моря [4]. При этом использовались прямые и косвенные методы расчета. Наблюдения в лабораторных условиях позволили авторам утверждать, что среднесуточный рацион гребневика массой 15 мг составляет 7% веса тела, в то время как косвенный метод расчета с использованием среднесуточной скорости обмена дал более низкие величины (1-5% для животных такой же массы). В обоих случаях масса тела выражалась в углеродных единицах.

Сходный подход прямого учета использовали Цикон-Луконина Е. А., Резниченко О. Г. и Лукашова Т. А. [24, 25, 26] с тем отличием, что рацион определялся при разной концентрации пищи, а масса тела выражалась в сухом веществе. Как и в предыдущем случае, большая часть опытов проведена с *Calanus ponticus*, который предлагался гребневику в концентрациях от 4 до 66 экз./л. Расчет показал, что у особей *M. leidy* со средней массой,

как и в предыдущем опыте, рацион в два с лишним раза меньше (3,3%) при концентрации пищи 1460 мг/м<sup>3</sup>, а уже при концентрации калянуса менее, чем 3 экз./л или 600 мг/м<sup>3</sup> питание гребневика фактически прекращается.

Нетрудно заметить, что оба этих метода имеют один общий недостаток. В экспериментах задавалось количество корма, которое не соответствует его концентрации в естественных условиях. По нашим данным, за последние 4 года средняя концентрация кормового для мнемипсиса мезозоопланктона в Черном море в период, предшествующий его массовому развитию (апрель-май), была значительно меньше и не превышала 150 мг/м<sup>3</sup>.

В этой связи мы в своей работе попытались проследить суточный ритм питания вселенца в естественных условиях, а затем на основе полученной экспериментальным путем [23, 24] величины скорости переваривания пищи подойти к оценке среднесуточного рациона.

**Состав пищи.** Из 18 видов и групп организмов, зарегистрированных в планктоне на момент проведения съемки, в пищевом комке гребневика на всех трех станциях обнаружено только 7. Из них наиболее часто встречались рачки *Acartia clausi* всех возрастов, начиная с науплий и до взрослых особей (около 90% питающихся животных). Второе место по частоте встречаемости (около 75%) принадлежит мелким каляноидам *Pseudocalanus elongatus*, *Paracalanus parvus*, *Oithona similis* и веслоногим рачкам *Podon leucarti*, которые доминируют по количеству. В гастро-васкулярной полости (ГВП) отдельных особей гребневика иногда бывает по несколько тысяч этих рачков. Из-за малых индивидуальных размерно-весовых показателей *Podon* занимает небольшое место в составе пищи по массе, хотя в отдельных случаях служит гребневику основным пищевым объектом. На третьем месте по частоте встречаемости и на первом по массе находятся крупные *Calanus helgolandicus*.

**Рацион.** По результатам наших натурных наблюдений в 1991 г. на трех суточных станциях в районах Кобулетти, Гагры и р. Супса суточный рацион

гребневика оказался довольно схожим с рационом мнемипсиса из прибрежных вод Флориды [39], но на порядок ниже полученных Е. А. Цихон-Луканиной и О. Г. Резниченко в лабораторных условиях. При значительных потенциальных возможностях потребления (до 100%) в естественных условиях гребневику приходится довольствоваться значительно меньшим количеством пищи — всего 0,0004-0,41% от собственной массы. Поэтому наши наблюдения позволяют усомниться в правомочности перенесения на природные условия максимальных величин рационов, полученных исследователями при очень больших концентрациях кормовых организмов. Суточный рацион и спектр питания гребневика зависят от концентрации кормовых организмов в непосредственной близости от него, поскольку он является пассивным хищником. По данным исследований можно заключить, что у гребневика отсутствует избирательность в питании. Потребляются те организмы, которых больше в окружающей среде. В этой связи нельзя согласиться с утверждением, что мнемипсис потребляет более энергоемкую пищу, а тем более отыскивает или избегает определенных скоплений планктона [23, 44], хотя бывают случаи, когда ГВП отдельных особей набита однообразной пищей — рачками *Podon*. По нашему мнению это доказывает лишь то, что данные особи случайно попали в зоны с повышенной концентраций ракообразных, в связи с чем они потребляются мнемипсисом в больших количествах.

### 3. ВЛИЯНИЕ ГРЕБНЕВИКА МНЕМИОПСИСА НА БИОТУ

#### 3.1. ЧЕРНОЕ МОРЕ

Исследователями отмечены три главных фактора воздействия гребневика:

- хищничество (поедание икры и личинок рыб) [45];
- выедание пищи промысловых планктонных рыб [46-48];
- прямое воздействие на водную среду в пелагической и бентосной системах в результате массового осаживания слизи мертвых особей на дно шельфа.



Первые два воздействия очевидно наиболее существенные. Осенью 1988 г. биомасса мнемипсиса на порядок и более превосходила биомассу всего остального зоопланктона Черного моря. Биомасса кормового планктона сократилась по сравнению с предыдущими годами на порядок [4].

По данным тех же авторов осенью 1988 г. резко снизилась численность сагитт — с 1000 экз./м<sup>2</sup> до почти полного их отсутствия, в то же время масса всего желетелого макрозоопланктона оставалась на уровне 1,2-1,3 кг/м<sup>2</sup>, и эти гидробионты по-прежнему занимали 90% от общей биомассы зоопланктона.

Наряду со стремительным нарастанием от весны к осени 1988 г. биомассы гребневика *Mnemiopsis*, в прибрежных и глубоководных районах моря отмечалось резкое (в 20 раз) снижение концентрации медузы аурелии.

В результате исследований, выполненных ЮгНИРО в 1989 и 1990 гг., кормовой фон северо-западной части моря и района Южного берега Крыма был пониженным. Хотя среднегодовая биомасса кормовых организмов в этот период оставалась ниже среднемноголетней, биомасса кормового зоопланктона в осенне-зимний и весенний периоды была выше ее среднемноголетних показателей. Такая особенность сезонной динамики кормового зоопланктона сохранилась, в основном, и в последующие годы. Именно в эти холодные периоды года численность и физиологическая активность вселенца мнемипсиса в Черном море минимальная. Массовое развитие гребневика в летнее время 1989-1990 гг. приводило почти к полному выеданию кормовых ракообразных в верхнем 50-метровом слое. На отдельных участках их биомасса не превышала 5-7 мг/м<sup>3</sup>, а в среднем по акватории сохранялась до октября на уровне 20 мг/м<sup>3</sup>, или в 5 раз ниже среднемноголетнего для этого периода значения.

В 1991 г. уровень развития гребневика *Mnemiopsis* был высоким повсеместно, а в июле-августе у восточного побережья превысил прошлогодние показатели в 2 раза. В результате биомасса кормового зоопланктона в летний период, как и в 1990 г., оставалась на низком уровне.

Летом 1992-1993 гг. средняя биомасса кормового зоопланктона в северо-западной части моря составила 14 мг/м<sup>3</sup>, в районе Крыма — 32, в Керченском предпроливье — 8 мг/м<sup>3</sup>. В сентябре 1993 г. все кормовые планктеры были немногочисленны. Почти полное отсутствие кормовых организмов (биомасса 1-7 мг/м<sup>3</sup>) отмечалось в центральной части северо-запада, в районе м. Тарханкут, а также в Керченском предпроливье. Только на отдельных небольших участках у Тендровской косы, Евпатории, Сулины, а так же в районе м. Тарханкут кормовой фон был выше (в пределах 20-50 мг/м<sup>3</sup>).

В начале вегетационного периода 1994 г. (конец мая) биомасса вселенца составила 200 г/м<sup>2</sup>, что больше соответствует летнему уровню развития, когда традиционно отмечались наиболее высокие ее значения. К примеру, летом (август) 1990-1991 гг. в период максимума развития популяции мнемипсиса [4, 16] биомасса гребневика по нашим данным составляла около 300 г/м<sup>2</sup>.

Биомасса кормового зоопланктона весной 1994 г. имела следующие показатели: для Керченского предпроливья — 36 мг/м<sup>3</sup>, на разрезе Ай-Фока — 28, у Южного берега Крыма — 28 мг/м<sup>3</sup>, на Керченском разрезе колебалась от 16 до 119 мг/м<sup>3</sup>, в центральной части северо-западного мелководья (о. Змеиный) — 124 мг/м<sup>3</sup>, а на остальных 15 станциях колебалась от 6 до 31 мг/м<sup>3</sup>. В общем по всей обследованной акватории биомасса кормового мезозоопланктона в среднем равнялась 30 мг/м<sup>3</sup>, что почти в три раза ниже, чем в 1992-1993 гг.

В летне-осенний период средняя биомасса кормового мезозоопланктона составила: для Керченского предпроливья — 22 мг/м<sup>3</sup>, на разрезе Ай-Фока и у Южного берега Крыма — 11, в северо-западной части моря — 4 мг/м<sup>3</sup>, что в среднем на уровне 1992-1993 гг.

Таким образом, вопреки ожидаемой стабилизации уровня развития гребневика *M. leidy* в Черном море [3] отмечалось увеличение его численности и, в то же время, снижение биомассы основного конкурента — медузы (*A. aurita*). Небывало низкая, с момента вселения гребневика, биомасса

кормового мезозoopланктона в весенний период позволяет высказать предположение, что вселенец может успешно реализовать весеннюю кормовую базу и тем самым расширить временные границы своего негативного воздействия на продуктивность планктоноядных рыб. Предполагаемая опасность, связанная с изменением сезонной динамики численности вселенца, заключается в том, что это может привести к снижению общей продуктивности пелагиали — от количества кормовых организмов в начале вегетационного периода зависит величина воспроизведенного органического вещества в наиболее продуктивный летний период. Если интенсивное потребление гребневиком только летне-осенней биомассы кормового планктона оказывало незначительное воздействие на воспроизводительную способность кормового мезозoopланктона, поскольку изымалась преимущественно продукция (урожай), то интенсивное потребление весенней биомассы можно сравнивать с подрывом его маточных популяций.

К сожалению, в последующие четыре года, в связи с отсутствием экспедиций в Черное море, мы не располагаем надежной информацией о развитии наметившейся тенденции во взаимоотношениях между популяцией вселенца и планктонными сообществами. Сведения, полученные в августовской съемке 1998 г. на СРТМ “Поисковик”, подтвердили наше предположение, что по-прежнему популяция мнемипсиса оказывает решающее влияние на биомассу рачкового зоопланктона, составляющего основу кормовой базы промысловых пелагических рыб Черного моря. Как мы и ожидали, отмечались высокие концентрации гребневика в верхнем 50-м слое ( $200\text{--}250\text{ г/м}^3$ ) и критически низкие биомассы кормового зоопланктона ( $20\text{--}30\text{ мг/м}^3$ ).

Подводя итог анализу изменений, произошедших в планктонных сообществах после случайного вселения гребневика мнемипсиса, отметим следующее:

1. Существенно изменилась структура зоопланктонных сообществ. Если доля кормовых организмов в общей биомассе зоопланктона в наиболее продуктивные 60-е годы составляла

37,5%, в 1971-75 гг. — 32,2, то в 1988 г. она снизилась до 10,5%. Существенно снизилась роль ветвистоусых ракообразных, составлявших ранее треть биомассы кормовых ракообразных. В зоопланктоне стал преобладать калянус, совершающий вертикальные миграции на недостижимые для мнемипсиса глубины.

2. Прослеживается четкая тенденция снижения численности и биомассы кормовых организмов. В 60-е годы среднегодовая биомасса кормового мезозoopланктона составляла  $186,8\text{ мг/м}^3$ , в 1971-88 гг. —  $113,6$ , а с момента появления вселенца по настоящее время — упала до  $40,8\text{ мг/м}^3$ .
3. Динамика общей биомассы мезозoopланктона, напротив, характеризовалась нарастанием ее значений от 60-х к 80-м годам. В 1959-69 гг. среднегодовая биомасса общего мезозoopланктона равнялась  $497,7\text{ мг/м}^3$ , в 1971-1975 гг. снизилась до  $352,4$  и вновь возросла в 1979-1982 гг. до  $649,6\text{ мг/м}^3$ . При этом уровень развития мезозoopланктона до начала 80-х годов определялся ноктелюкой, составляющей в среднем за летний период наблюдений 65% от суммарной биомассы, а в 80-е годы — 80%. Указанная выше тенденция в структуре и уровне развития зоопланктона резко нарушилась, начиная с 1988 г. по настоящее время, когда все аборигенные компоненты сообщества имели очень низкие качественные и количественные характеристики.
4. Массовое развитие вселенца вызвало уменьшение биомассы не только кормового зоопланктона, т. е. его жертв, но и пищевых конкурентов, прежде всего медуз *A. aurita*, количество и характер распределения которых резко изменились — медузы практически исчезли из верхнего перемешанного слоя, ставшего вотчиной гребневика мнемипсиса. В основном медуза стала обитать в нижней части термоклина и в водах постоянно охлажденного слоя воды.

### 3.2. АЗОВСКОЕ МОРЕ

Благоприятное географическое положение, малые глубины (до 12-13 м), относительно большое поступление материкового стока определяют высокую активность биологических процессов в Азовском море, что, в свою оче-

редь, определяет высокий уровень развития зоопланктона. Так, средняя биомасса кормового зоопланктона в сороковые годы составляла  $1092 \text{ мг/м}^3$ . Высокий уровень развития зоопланктона ( $400\text{--}600 \text{ мг/м}^3$ ) отмечался и в последующие годы. В период после зарегулирования стока рек Дона и Кубани (1952–55 гг.) биомасса зоопланктона сократилась до  $200\text{--}300 \text{ мг/м}^3$ , а в 1955 г. она была самой низкой в летний период —  $40 \text{ мг/м}^3$ . Повышение материкового стока в последующие годы (1956–1968 гг.) привело к улучшению состояния зоопланктона, биомасса которого увеличивается до  $400\text{--}600 \text{ мг/м}^3$ . Однако в 70-е годы ситуация ухудшилась. В этот период отрицательная роль антропогенной составляющей была усилена естественным маловодьем, что привело к снижению уровня развития зоопланктона до  $100\text{--}200 \text{ мг/м}^3$ . Начиная с 1988 г. и по 1998 г. в Азовском море наблюдались низкие значения биомассы зоопланктона (до  $5\text{--}10 \text{ мг/м}^3$ ) в летний период в связи с проникновением сюда из Черного моря североатлантического эндемика гребневика мнемииопсиса.

Толчком к развитию популяции гребневика в Азовском море является ежегодный занос его весной во время адвекции черноморских вод через Керченский пролив. Интенсивно питаясь и размножаясь, он уже к августу осваивает всю акваторию моря, достигая значительной до нескольких млн. т биомассы.

До вселения мнемииопсиса большая доля рыбопродукции пелагических рыб формировалась за счет хорошо выраженного копеподного максимума, который ежегодно формировался после весеннего (май) подъема численности так называемых временных планктонов (в основном личинок донных беспозвоночных) и приходился, главным образом, на июль. В течение 5 лет перед вселением гребневика биомасса копеподит составляла  $200 \text{ мг/м}^3$ . Сразу после появления нового желетелого потребителя, для которого практически все группы азовской пелагической фауны стали пищевыми объектами [6], сезонная динамика последней полностью утратила традиционный летний копеподный максимум биомассы.

В первые два года интенсивного освоения гребневиком акватории моря, когда уже в июне его численность достигала максимальных значений, отмечались небывало низкие значения биомассы кормовых ракообразных ( $2\text{--}77 \text{ мг/м}^3$  [6]). По данным ЮгНИРО в августе–сентябре 1990–93 гг. при максимальной численности гребневика биомасса кормового зоопланктона в среднем по морю составляла  $6\text{--}9 \text{ мг/м}^3$ , при среднемноголетней для этого месяца  $257 \text{ мг/м}^3$ . Доминировали в августовском планктоне малоценные в кормовом отношении личинки *Cerripedia* (68%) и *Ostracoda* (15%). Веслоногие раки присутствовали в незначительном количестве (2%). Из остальных планктонов единично встречались личинки *Polychaeta*, *Gastropoda*, *Lamellibranchiata*. Личинки *Cirripedia* отмечались по всему морю, но максимальная биомасса фиксировалась в центральной части моря.

Летом 1994 г. отмечались максимальные показатели обилия кормового зоопланктона за последние 5 лет. В западной половине моря встречались участки акватории, где практически отсутствовал гребневик. Биомасса кормового зоопланктона была в два раза ниже среднемноголетней, но на порядок превышала ее значения, характерные для летних месяцев в годы после вселения мнемииопсиса. Появившаяся надежда на снижение воздействия популяции вселенца на кормовую базу, к сожалению, не оправдалась. Уже летом 1995–98 гг. отмечались чрезвычайно низкие показатели биомассы кормового зоопланктона —  $4\text{--}6 \text{ мг/м}^3$ .

Помимо количественных изменений, появление гребневика в Азовском море привело к нарушению качественных характеристик планктонных сообществ (видовая, возрастная и трофическая структуры). По результатам исследований сотрудников АзНИИРХ [6] копеподный комплекс рачкового зоопланктона теперь представлен 1–2 видами, с низкой численностью взрослых форм, составляющих воспроизводительный фонд, резко повысилась доля желетелых организмов, а, следовательно, снизилась калорийность планктона. Углеродный эквивалент кормового зоопланктона снизился с 89

до 3%, на столько же упала ценность кормового зоопланктона в период интенсивного нагула хамсы и тюльки. По существу толща воды Азовского моря в наиболее продуктивный летний период заполнена желетелыми, которые не потребляются местными видами рыб.

#### 4. ВЛИЯНИЕ МНЕМИОПСИСА НА ПОПУЛЯЦИИ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОГО БАССЕЙНА

##### 4.1. ЧЕРНОЕ МОРЕ<sup>1</sup>

В сложившейся ситуации закономерен вопрос о влиянии гребневика на популяции промысловых видов рыб (хамса, ставрида, шпрот и др.). Этот вопрос имеет сейчас важное экономическое значение и ему уделяется большое внимание.

**Черноморская хамса.** В Черном море в последние десятилетия по объему добычи хамса прочно занимает первое место. Ее наиболее производительный промысел ведется кошельковыми неводами на местах зимовки, которые располагаются вдоль побережья Турции и Грузии, крайне редко — у Южного берега Крыма. Путины черноморской хамсы проходят с конца ноября по март, в остальное время года добывается менее 5% от ее годового вылова — главным образом ставными неводами. Имеющиеся ежегодные оценки запасов планктоноядных рыб, а также промысловая статистика позволяют сопоставить динамику биомассы гребневика и численность хамсы.

В путины 1974/1975-1979/1980 гг. уловы черноморской хамсы странами Причерноморья (подавляющая часть уловов приходилась на Турцию и СССР) при ежегодных колебаниях возрастали от 152 до 460 тыс. т при сохранении тенденции также и в увеличении промыслового запаса (который формируется в значительной степени рыбами в возрасте неполного года — 0+) от 800 до 1600-1800 тыс. т [43]. В этот период изъятие от запаса не превышало 50%. В последующие годы, вплоть до 1991 г., происходило устойчивое

уменьшение запаса хамсы, в 1990 г. он составлял менее 300 тыс. т, что является самым низким уровнем за время с 1967 по 1993 г. (именно для этого периода имеются наиболее надежные оценки величины запаса в целом по Черному морю, выполненные методом ВРА международной группой независимых экспертов [43]). Как показали проведенные в ЮгНИРО исследования, начиная с путины 1981/1982 гг. на промысле черноморской хамсы был превышен допустимый уровень эксплуатации  $F_{0.1}$  [29], в связи с чем началось уменьшение ее запаса. Это уменьшение происходило неравномерно — к 1987 г. запас хамсы сократился до 900 тыс. т (в среднем ежегодное уменьшение запаса составляло 7%), но оставался высоким, способным обеспечивать общий годовой вылов этой рыбы на уровне 400 тыс. т. Поддержание такого запаса и высоких уловов гарантировало сравнительно большое по величине родительское стадо, биомасса которого в зоне учета (северной половине и юго-восточной части моря) по данным майских траловых съежек в 1979-1984 гг. колебалась в пределах 150-320 тыс. т. Родительское стадо в эти годы продуцировало пополнение, оказавшееся способным компенсировать потери от промысла. Первые признаки перелова появились уже после 1984 г. [29], когда в отдельные сезоны промысловые суда стали испытывать большие трудности с обнаружением косяков хамсы, а рыбодобывающие предприятия — нести убытки. Так, в путину 1984/1985 гг. общий вылов черноморской хамсы составил 257 тыс. т, при этом уловы Турции и СССР, в сравнении со смежными промысловыми сезонами, уменьшились почти вдвое.

Однако настоящая катастрофа с запасом хамсы наступила после 1986 г., когда в течение двух последующих лет он с 1200 тыс. т упал до 500 тыс. т, хотя вылов в путины 1986/1987 и 1987/1988 гг. оставался рекордно высоким — 451-469 тыс. т, но уже в сезон 1988/1989 гг. резко уменьшился до 188 тыс. т. Среднегодовой темп сокращения запаса в 1987-1988 гг. оценивается в 29%, а отдельно по годам — в 1987 г.

<sup>1</sup> При написании подраздела использованы данные А. Г. Архипова, Н. Н. Данилевского, А. Н. Михайлюка и А. К. Чащина из годовых отчетов ЮгНИРО (АзчерНИРО) за 1971-1998 гг.

— 25%, в 1988 г. — 44%. Именно на этот период времени приходится сообщение об обнаружении в Черном море гребневика мнемнопсиса (1987 г.) и вспышке его численности в Черном и Азовском морях (1988 г.). Следует отметить, что оценки промыслового запаса хамсы, выполненные другими независимыми методами, также дают его скачкообразное сокращение в течение 1988 г.: по модифицированному уравнению Баранова — на 72%, по гидроакустическому учету на зимовке в водах Грузии — на 56%. Что же касается изменения запаса в 1987 г., то тут нет такой однозначности — по прямому гидроакустическому учету у берегов Грузии он сократился всего на 3%, а расчетная оценка по уравнению Баранова показывает даже его рост.

Вполне очевидно, что катастрофическое уменьшение запаса черноморской хамсы в конце 80-х годов объясняется совместным воздействием двух факторов — чрезмерно интенсивным кошельковым промыслом и вспышкой численности гребневика мнемнопсиса. Если предположить, что в 1988 г. темп сокращения запаса хамсы от ее перелола был таким же, как и в среднем для 1984-1987 гг. (14%), то в первый год массового развития гребневика его воздействие на запас приблизительно в 2 раза превосходило влияние перелола.

Начиная с путины 1988/1989 гг. уловы черноморской хамсы оставались ниже среднемноголетнего уровня, а в путину 1990/1991 гг. на промысле сложилась беспрецедентная ситуация, при которой промысловые скопления черноморской хамсы у берегов Грузии совершенно отсутствовали, вылов в течение всей путины составил лишь 2,3 тыс. т. Уровень жиронакопления в теле рыбы был на 40-60% ниже по сравнению с этим же сезоном прошлых лет. Промысловая обстановка у анатолийского побережья также была крайне слабой, турецкий вылов в путину 1990/1991 гг. составил 72 тыс. т, т. е. упал до уровня первой половины 70-х годов, когда численность судов с мощностью двигателя свыше 50 л. с. (на эти суда приходится основной объем добычи хамсы) была в 3,5 раза ниже.

Лишь зимой 1991/1992 г. у берегов Грузии вновь было отмечено появление хамсы общей биомассой 165 тыс. т (70% от среднемноголетнего уровня), которая имела близкую к нормальной упитанность. Вылов СССР в ту путину составил 25 тыс. т, а Турции — 97 тыс. т. Однако, несмотря на относительно благополучное состояние запасов в начале лета 1992 г., в путину 1992/1993 гг. вылов хамсы в водах Грузии составил всего 4 тыс. т, а вылов ее турецким флотом в сравнении с предшествующим сезоном также сократился до 74 тыс. т [43].

В 1989-1992 гг. общие потери объема вылова хамсы из-за массового развития гребневика мнемнопсиса можно грубо оценить в 1 млн. т.

К сожалению, в последующие годы (1993-1996 гг.), в связи с распадом СССР и глубоким экономическим кризисом на территории бывшего Союза, широкомасштабный кошельковый промысел и наши исследования в юго-восточной части моря не проводились, поэтому о реальном состоянии популяции черноморской хамсы в данный период судить трудно. Тем не менее, судя по имеющейся информации об объемах турецкого промысла [34, 35], вылов хамсы в южной части моря у берегов Анатолии в 1993-1996 гг. составил, соответственно, 218,9; 278,7; 373,8 и 273,2 тыс. т, что указывает на определенное восстановление запаса черноморской хамсы после 1992 г. О современном достаточно благополучном состоянии запаса хамсы свидетельствуют и результаты учетных гидроакустических съемок, проведенных ЮгНИРО в водах Грузии в промысловые сезоны 1997/1998 и 1998/1999 гг., по материалам которых биомасса скоплений оценивалась на уровне 200-300 тыс. т.

Наиболее вероятный механизм негативного воздействия гребневика на популяцию хамсы мог быть реализован через пищевую конкуренцию, поскольку в исследуемый период наблюдался необычно низкий уровень развития летнего кормового зоопланктона в верхнем 50-м слое. Не исключена и возможность влияния хищничества гребневика на численность икры и молоди хамсы, которые в массе появля-

ются в планктоне в июле-августе в условиях максимального сезонного уровня биомассы мнемипсиса. В пользу таких выводов говорят и приводимые в литературе факты [17], и наши натурные и экспериментальные наблюдения [8], указывающие на способность гребневика иметь суточный рацион в несколько раз превышающий собственный вес. При этом спектр его питания весьма широк и включает даже личинок рыб [24].

Черноморская популяция хамсы после четырехлетней депрессии смогла приспособиться к условиям, сложившимся в ее репродуктивном и нагульном ареале после внедрения в экосистему моря мнемипсиса, но сейчас нет никакой гарантии в том, что катастрофическое снижение запаса этой рыбы не произойдет вновь. Действительно, проводимые причерноморскими государствами сырьевые исследования не позволяют ответить на вопрос: какой предельно допустимый уровень изъятия хамсы следует установить для очередного промыслового сезона с учетом воздействия гребневика мнемипсиса на ее размножение и нагул? Далее, как на практике, без заключенных международных соглашений в области рыболовства, осуществлять регулирование промысла хамсы на местах зимовки в водах Турции и Грузии? Печальный опыт 80-х годов показывает, что высокие и стабильные в течение нескольких лет уловы хамсы еще не являются показателем стабильности ее запаса, который в условиях высокой численности гребневика мнемипсиса может быть подорван за 1-2 промысловых сезона.

#### **Черноморский шпрот (килька).**

Несмотря на то, что массовое развитие мнемипсиса в Черном море затронуло все элементы экосистемы и особенно популяции пелагических планктоноядных рыб, тем не менее даже среди последних степень его влияния была неодинакова. Если популяции теплолюбивого анчоуса (черноморской хамсы), нагуливающиеся, как и гребневик, в верхнем прогревом 50-м слое, не выдержали пищевой конкуренции с ним и отреагировали достаточно длительной и глубокой депрессией, то холодолюбивый шпрот, способный нагуливаться и нереститься в более глубо-

ких слоях и низких температурах воды, практически не изменял своей численности.

Нерест и нагул молоди шпрота проходит в зимне-весенний период, когда биомасса гребневика и его воздействие на кормовую базу минимальны. Летом сеголетки и взрослая часть популяции уходят из верхнего прогреваемого слоя и тем самым избегают жесткой пищевой конкуренции с другими планктофагами и, в первую очередь, с гребневиком мнемипсисом. Основой кормовой базы шпрота в этот период являются холодолюбивые калянус и псевдокалянус. Однако при этом следует оговориться, что популяции последних не столь уж и не досягаемы для мнемипсиса, поскольку в ночное время поднимаются к границе термоклина и могут в какой-то степени потребляться гребневиком, интенсивность питания которого именно в это время наиболее высока.

#### **Мелкая черноморская ставрида.**

Ставрида добывается главным образом активными орудиями лова (кошельковыми неводами, тралами и конусными сетями с привлечением на электросвет) во время и на местах зимовки, которые обычно совпадают с зимовальным ареалом черноморской хамсы. В промысловых уловах обычно преобладают особи в возрасте 1-3 года, но высокоурожайные поколения, например, поколение 1969 г. рождения, начинают в массе облавливаться с возраста 0+ и могут преобладать в уловах до 5-6-летнего возраста. С некоторым допущением можно считать, что промысловый запас ставриды формируется рыбой старше одного года.

За последние 40 с лишним лет максимальные уловы мелкой ставриды причерноморскими государствами совпали с периодом, предшествующим широкомасштабному распространению гребневика мнемипсиса в Черном море, и захватили первые два года вспьшки его численности. Так, в 1985 г. общий вылов мелкой черноморской ставриды был максимальным за всю историю ее промысла — 141 тыс. т, в т. ч. 100 тыс. т пришлось на долю турецкого рыболовства [43]. В последующие четыре года уловы ставриды, благодаря интенсивному ее вылову в

черноморских водах Анатолии, удерживались на высоком уровне 97-105 тыс. т. Промысловый запас ставриды в период с 1971 по 1989 г. имел общую тенденцию к увеличению, хотя из-за резких колебаний урожайности, характерных для этой рыбы, годы повышенной численности чередовались с годами ее снижения. Согласно оценкам, полученным методом VPA, своих максимальных значений промысловый запас ставриды достигал в 1984-1988 гг. — 665, 545, 368, 315 и 369 тыс. т, соответственно [43].

По мнению специалистов [27, 32] высокая интенсивность промысла ставриды в водах Турции в 1985-1989 гг. скорее всего привела к перелову популяции, что в последующие годы проявилось в снижении ее запаса и уловов. Резкое уменьшение запаса произошло между 1989 и 1990 гг., когда в течение одного года запас сократился на 56%. В 1991 г. запас ставриды достиг минимального за предшествующий 20-летний период значения — 75 тыс. т. С уменьшением запаса уловы стран Причерноморья упали просто катастрофически и в 1993 г. у государств бывшего СССР вообще отсутствовали, у Болгарии и Румынии — составляли 2-3 десятка тонн, а у Турции — снизились до 4,7 тыс. т, или в 20 раз в сравнении с их среднегодовым уровнем 1985-1989 гг.!

В отличие от популяции черноморской хамсы, запас мелкой ставриды продолжает находиться в депрессивном состоянии. В 1992-1998 гг. из-за отсутствия промысловых скоплений на местах зимовки в северной половине и юго-восточной части моря специализированный промысел ставриды судами государств бывшего СССР не проводился. Пассивными орудиями лова в прибрежной зоне Крыма и Кавказа ставрида прилавливается в очень небольших количествах, не превышающих нескольких тонн в год. В турецких водах вылов мелкой ставриды в 1994-1996 гг. находился в пределах 9-11 тыс. т — на уровне 1950-1975 гг., для которых характерна слабая интенсивность промысла.

За последние 10 лет только в 1988 г. был зафиксирован относительно эффективный нерест ставриды в Черном

море. Несмотря на совпадение по времени с первым годом массового развития мнемипсиса, молодь от этого нереста успела реализовать имеющуюся кормовую базу летнего сезона. Подтверждением могут служить материалы летних ихтиопланктонных и мальковых съемок ЮгНИРО 1988 г. Известно, что первая вспышка численности вселенца в Черное море зафиксирована в осенний период 1988 г., тем самым летний максимум биомассы кормового зоопланктона в полной мере еще не испытал опустошающего воздействия со стороны популяции мнемипсиса и в принципе мог быть реализован аборигенными планктофагами, включая ставриду. В этот период среди планктеров существенную роль составляли науплии *Oithona nana* и *O. similis*, являющиеся основой рациона личинок ставриды в возрасте до 10 дней [21]. Однако даже благоприятные для выживания молоди ставриды условия в летний период 1988 г. не смогли оказаться решающими для формирования высокой численности ее поколения этого года рождения, поскольку уже осенью летние генерации столкнулись с жесткой пищевой конкуренцией вселенца-гребневика. Как результат — падение общего вылова черноморской ставриды до 66 тыс. т в 1990 г. (в т. ч. Турция — 65 тыс. т), в котором ее поколение 1988 г. так и не стало доминировать в промысле. Резкое снижение встречаемости и численности рачков *Oithona* под воздействием гребневика мнемипсиса в последующие годы [1, 5, 31] оказало отрицательное влияние на выживаемость ее поколений.

Таким образом, анализируя динамику промысла и возрастного состава черноморской ставриды начиная с 1950 г., можно утверждать, что за последние 14 лет она выдержала два сильных воздействия — весьма интенсивный промысел в 1985-1989 гг. и массовое развитие гребневика мнемипсиса, которое не могло не сказаться на воспроизводительной способности этого вида. Как показали результаты исследования питания молоди и взрослой части популяции ставриды [21], слои обитания и спектр питания мнемипсиса и сеголетков ставриды хорошо сопряжены, поэтому сильнейшее воздей-

ствие гребневика на кормовой мезозопланктон верхнего прогретого слоя напрямую влияет на выживаемость ставриды в первое лето ее жизни, когда она питается в основном планктонными ракообразными. Кроме того, на начальной стадии развития ставриды, когда ее личинки переходят на экзогенное питание, первой пищей для них являются науплии *Oithona*, которые почти перестали встречаться в пробах после вселения в Черное море гребневика мнемнопсиса.

В отличие от хамсы черноморская популяция ставриды до сих пор не смогла приспособиться к условиям, сложившимся в экосистеме моря после внедрения мнемнопсиса, что вероятно связано с меньшими, чем у хамсы, потенциальными возможностями к воспроизводству. Дать обоснованный прогноз дальнейшей динамики запаса и промысловых уловов ставриды в Черном море не представляется возможным из-за отсутствия достаточно объема научных наблюдений.

**Прочие промысловые рыбы.** Реакция прочих промысловых рыб на изменения, произошедшие с рачковым планктоном Черного моря в результате вселения гребневика мнемнопсиса, изучена слабо. Можно отметить, что хищные донные рыбы — катран, скат морская лиса и черноморский калкан на эти изменения практически никак не отреагировали — численность двух первых видов по данным учетных съемок на шельфе Украины находится в стабильном состоянии на среднемноголетнем уровне, запасы калкана в северо-западной и северо-восточной частях Черного моря продолжают восстанавливаться после их перелома в конце 70-х-первой половине 80-х годов, при этом, в 1990-1991 гг. появились урожайные поколения калкана. На численность мерланга гребневик возможно и оказывает негативное воздействие, поскольку молодь этой рыбы около года проводит в верхних слоях пелагиали, питаясь зоопланктоном, но нерест и начальные фазы формирования численности поколений приурочены к холодным сезонам. После вспышки численности гребневика в 1990 г. появилось одно урожайное поколение

этой рыбы, а уловы единственной страны — Турции, ведущей специализированный траловый лов мерланга, в 1989-1996 гг. стабильно удерживались на уровне 15-20 тыс. т.

Численность крымских стад автохтонных кефалей после глубокой депрессии 1991-1995 гг. в последние 3-4 года начинает восстанавливаться. Ответ на вопрос, была ли связана депрессия их запасов с вселением гребневика, скорее отрицательный. По крайней мере, в 1988-1998 гг. в водах Украины зафиксировано появление трех урожайных поколений этих рыб — в 1988, 1996 и 1997 гг. Запас акклиматизанта пиленгаса в Черном море с 1989 г. неуклонно увеличивается, особенно в водах Турции. И это несмотря на то, что самый начальный этап формирования численности пиленгаса происходит в летний период в верхних слоях воды, где кормом для молоди является зоопланктон.

Если судить только по динамике уловов имеющих важное экономическое значение прочих черноморских промысловых рыб — пелагиды, луфаря и др., то особых ее изменений после 1987-1998 гг. не прослеживается.

Таким образом можно заключить, что под воздействие гребневика в Черном море попали только два важных промысловых вида — хамса и ставрида, но именно они в значительной степени определяют величину вылова рыбы в этом водоеме.

#### 4.2. АЗОВСКОЕ МОРЕ<sup>1</sup>

**Азовская хамса.** Промысел азовской хамсы ведется во время зимовальной миграции — первоначально в южной части Азовского моря, в Керченском проливе, а при выходе ее из пролива — в Черном море у берегов Крыма, Таманского п-ва и Кавказа. Основной объем вылова приходится на кошельковые невода, в меньшей степени хамсу добывают ставными неводами. Если черноморская хамса в массе облавливается с возраста 0+, то азовская объектом промысла становится на год позднее, после зимовки и периода летне-осеннего нагула. В 1980-1987 гг., до проникновения гребневика в Азовское море, запас хамсы (по прямому

<sup>1</sup> При написании подраздела использованы данные А. К. Чащина из годовых отчетов ЮгНИРО за 1992-1998 гг.



учету лампарой в августе) оценивается в 150-295 тыс. т, в среднем 226 тыс. т. В этот же промежуток времени годовые уловы колебались от 30 до 74 тыс. т, в среднем 55 тыс. т.

Как известно, отдельные экземпляры гребневика мнемипсиса в Азовском море были обнаружены в середине лета 1988 г., а уже к концу сезона он встречался регулярно и в больших количествах. По свидетельству очевидцев [22] уловы лампарой этого желетелого составляли до 500 кг за один зачет. В 1988 г. запас уменьшился до 100 тыс. т, хотя вылов остался достаточно высоким — 46 тыс. т. В 1989 г. запас азовской хамсы снизился в 2,5 раза и составил 40 тыс. т, а в последующие два года упал до 10 тыс. т [27]. Кроме этого, наметилась четкая тенденция к ухудшению ее качественных показателей, в связи с чем сдвинулись сроки миграций на зимовку через Керченский пролив в Черное море. В результате вылов хамсы в 1989-1991 гг. составлял всего 0,04-1,25 тыс. т, что почти на два порядка ниже среднегодовых уловов.

Столь катастрофическое состояние запасов хамсы наблюдалось до 1992 г. Результаты учетных съемок в названном году давали основание надеяться, что наступил переломный момент во взаимоотношениях между азовской хамсой и гребневиком мнемипсисом. Существенно выросли запас и уловы хамсы (до 90 и 12 тыс. т, соответственно), и, в то же время, снизилась численность гребневика мнемипсиса, особенно в западной части Азовского моря. Улучшение состояния кормовой базы повлияло на качество (упитанность и жирность) уходящей на зимовку рыбы. Впервые за последние три года рыба выходила из Азовского моря со средним показателем жирности 20%.

Однако негативное влияние мнемипсиса продолжало сказываться и после 1992 г., в первую очередь — на поведении хамсы. Несмотря на понижение температуры в октябре, большая часть хамсы не успевала подготовиться к зимовальной миграции из-за низкой жирности, продолжала питаться малокалорийной пищей (фитопланктон и пр.), скосячивалась очень плохо и была малодоступной для облова ко-

шельковыми неводами. Так, в первой декаде октября 1993 г. вылавливалась рыба и с высокими показателями жирности (20% и более), и с очень низкими (15-18%). В результате похолодания в начале следующего месяца произошла гибель задержавшейся в Азовском море части популяции хамсы, имеющей низкую упитанность и жирность.

Подтверждением жесткой взаимозависимости между численностью вселенца и популяцией азовской хамсы послужила ситуация, сложившаяся в 1994 г. Сокращение численности гребневика мнемипсиса, особенно в западной части моря, привело к резкому улучшению качественных и количественных показателей хамсы. И это несмотря на то, что ее осенний запас в 1993 г. был невелик (70 тыс. т), а поколение этого года было оценено как низкоурожайное. По данным августовской съемки запас хамсы приблизился к среднему за “предгребневиковый период” и составил 150-180 тыс. т, при этом он достиг уровня 1983-1984 и 1987 гг. Поколение 1994 г. было оценено как высокоурожайное, вылов азовской хамсы вырос до 20 тыс. т. Таким образом, в 1994 г. произошло серьезное улучшение ресурсов этого объекта. Прежде всего, это объясняется наблюдаемым сокращением уровня развития гребневика. Улучшение состояния кормовой базы позволило хамсе накопить необходимое количество энергетических ресурсов. Ее гибель в Азовском море не наблюдалась.

Благоприятная зима и слабое промысловое использование популяции предопределили высокий уровень запаса азовской хамсы и в следующем 1985 г. Весной в Азовское море зашло около 150 тыс. т хамсы преимущественно предыдущего года рождения, особи которого, в силу своей большой численности при низкой биомассе кормовых организмов, летом и осенью имели слабый темп роста и плохую упитанность. Поколение азовской хамсы, появившееся в 1995 г., оказалось малочисленным, что явилось следствием не только пищевой конкуренции с гребневиком, но и со своим родительским запасом, который за последние 9 лет был максимальным — 260 тыс. т. В условиях высокой численности гребневи-

ка мнемнопсиса на протяжении всего вегетационного периода к осени рыба набрала только 70% от нормальной жирности, а в желудках в массе появился низкокалорийный фитопланктон. Тем не менее, высокий запас обеспечил самый большой после вселения гребневика годовой вылов азовской хамсы — 25 тыс. т.

Результаты учетных работ в мае 1996 г. показали слабый возврат рыб в Азовское море. По всей видимости низкое жиронакопление летом 1995 г. привело к значительной смертности хамсы в период зимовки в Черном море. Зашедшая весной 1996 г. в Азовское море хамса была большей частью представлена особями поколения 1994 г., эффективность нереста которых 1996 г. оказалась невысокой. В августе в море было учтено всего 45 тыс. т хамсы — самый низкий уровень ее запаса после 1991 г. Обилие гребневика и необычайно низкие концентрации зоопланктона в Азовском море привели к тому, что малочисленные косяки хамсы при выходе из Керченского пролива в Черное море рассеивались, и рыба приступала к интенсивному питанию. Вылов в 1996 г. упал до 6 тыс. т.

В 1997-1998 гг. ситуация существенно не изменилась — хотя запас и возрос до 75-120 тыс. т, годовые уловы азовской хамсы из-за ее низкой доступности и плохой организации промысла не превышали 9 тыс. т.

Итак, представленные факты наглядно подтверждают, что в результате пищевой конкуренции с мнемнопсисом популяция азовской хамсы за летний период не успевает сформировать качественные показатели, которые обеспечивали бы ей прежний высокий уровень соматической и генеративной продукции (исключая единственный сезон 1994 г.). Высокие потенциальные возможности, хотя и проявляются в отдельные годы в виде высокой генеративной продукции, тем не менее не реализуются в виде соответствующего прироста массы появившейся молодежи.

Можно заключить, что реакция азовской и черноморской популяций хамсы на внедрение гребневика в морские экосистемы оказалась во многом сходной. Основное различие происхо-

дит из-за более жесткой пищевой конкуренции в Азовском море, обусловленной его мелководностью. Поэтому полное восстановление промысловой значимости азовской хамсы возможно только после кардинального снижения уровня развития гребневика в Черном море, откуда он ежегодно заносится в нагульно-репродуктивный ареал этой рыбы.

**Азовская тюлька.** В Азовском море активный промысел ведется кошельковыми неводами на местах зимовки, а ставными неводами тюлька добывается в основном в период нереста в Таганрогском заливе.

Как и азовская хамса, азовская тюлька является ярко выраженным зоопланктофагом. Поэтому она в меньшей степени пострадала от пищевой конкуренции с мнемнопсисом. Ее запас после вселения гребневика уменьшился с 800 до 140 тыс. т в 1992 г., а уловы снизились в десятки раз. Темп роста рыб всех поколений резко замедлился — к примеру, сеголетки и двухлетки в 1992 г. имели на 1-1,5 см меньше длину, чем рыбы того же возраста, жившие до вселения гребневика. Если к этому добавить и крайне низкую упитанность тюльки, то нынешнее состояние популяции этого вида в Азовском море [18] можно оценить как неудовлетворительное.

Некоторое улучшение условий нагула, в связи с уменьшением численности мнемнопсиса в 1992 г., положительно отразилось на качественных и количественных показателях популяции. Уже летом 1993 г. численность молодежи и общая биомасса стада увеличились соответственно до 88 млрд экз. и 150 тыс. т, а размер молодежи оказался на 10 мм выше, чем в 1992 г. Кроме того, жирность тюльки в августе-сентябре возросла, хотя все еще на 20-30% была ниже “нормы”.

Надежды на снижение численности популяции мнемнопсиса, к сожалению, не оправдались, поэтому депрессия запаса тюльки в последние годы была максимальной, а запас не превышал 50% от среднемноголетнего уровня. Особенно неблагоприятно для промысла оказалось изменение поведения тюльки в период зимовки из-за малого запаса энергетических ресурсов в

теле рыб. При недостаточной жирности тюлька образует плотные, пригодные для облова кошельковыми неводами косяки через 5-7 суток тихой погоды, в то время как ранее было достаточно 2-3 суток. В итоге результативный лов тюльки в течение зимы продолжается не более 10-20 суток, а общий улов России и Украины снизился с 27 тыс. т в 1991 г. до 2,5 тыс. т в 1998 г. В определенной мере уменьшению объемов добычи способствует понижение заинтересованности добывающих организаций к изъятию ставшей малоценной в пищевом отношении рыбы.

Внушающих доверия сведений о влиянии гребневика на запасы других промысловых рыб Азовского моря у нас нет. По всей видимости, как и в Черном море, от вселения мнemiопсиса серьезно пострадали популяции двух промысловых рыб — хамсы и тюльки.

### 5. ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БАЛАНС И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭФФЕКТИВНОСТЬ ПЕЛАГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ ЭКОСИСТЕМЫ ЧЕРНОГО МОРЯ ДО И ПОСЛЕ ВНЕДРЕНИЯ ГРЕБНЕВИКА *M. LEIDYI*

Годовая валовая продукция первичного органического вещества в экосистеме составляет  $3435 \cdot 10^{12}$  ккал. Как известно, только часть этой энергии переходит на следующий гетеротрофный трофический уровень (рисунок). В нашем случае — это  $1941 \cdot 10^{12}$  ккал, остальное расходуется на дыхание и прижизненные выделения в виде растворенного органического вещества. Из  $1941 \cdot 10^{12}$  ккал, учитывая пищевые потребности зоопланктонных фитофагов, только  $99,5 \cdot 10^{12}$  ккал потребляется представителями первого трофического уровня гетеротрофов, остальное первичное органическое вещество остается в виде растворенного органического вещества или переходит в детрит. Следовательно, в детритную систему только за счет фитопланктона ежегодно вводится  $1885 \cdot 10^{12}$  ккал, или 887,8 млн. т так называемого первичного детрита, а чистая продукция фитопланктона, потребляемая следующим трофическим уровнем, составляет  $99,5 \cdot 10^{12}$  ккал, или 46,9 млн. т. Из данного за-

паса энергии питаются два трофических звена, с одной стороны — хищный макрозоопланктон, к которому были отнесены желетельные организмы, а с другой — рыбы-планктофаги. Потребности этих организмов ежегодно составляют  $20,5 \cdot 10^{12}$  ккал, или 15,9 млн. т. Если учесть, что чистая годовая продукция кормового зоопланктона составляет всего  $11,5 \cdot 10^{12}$  ккал, или 8,9 млн. т, то сопоставляя чистую продукцию и потребности рассматриваемых трофических групп животных (табл. 1, 2) можно видеть, что доноры, какими являются фитофаги и детритофаги, поставляют своим потребителям, желетельным и рыбам, почти в два раза меньше корма, чем им необходимо. Кроме того, если рассмотреть сезонные потребности такой массовой группы потребителей зоопланктона, как гребневик *Mnemiopsis*, то окажется, что дефицит корма в отдельные месяцы составляет еще большую величину. К примеру, летом (июнь-сентябрь) потребности гребневика только на 26% покрываются за счет зоопланктона. Таким образом, при принятых в основу расчетов коэффициентах получается несоответствие между вводимой и расходуемой на этом уровне экосистемы энергии. Дефицит составляет  $9,2 \cdot 10^{12}$  ккал, или 7 млн. т органического вещества.

Параллельно с потоком вещества через высшие организмы в экосистеме существует более мощный поток энергии, проходящий через трофическую цепь детрит-бактерии-детритофаги. В детритную систему отдельными звеньями трофической цепи вводятся  $2398 \cdot 10^{12}$  ккал. Сюда входят:  $1885 \cdot 10^{12}$  ккал первичного детрита, за счет отмирания фитопланктона;  $36,8 \cdot 10^{12}$  ккал вторичного детрита, в виде неупотребленной части продукции фитофагов, детритофагов и хищников; сюда следует добавить ежегодную чистую продукцию бактериопланктона  $476 \cdot 10^{12}$  ккал. Из этой суммы энергии бактерииопланктон и детритофаги утилизируют  $1904 \cdot 10^{12} + 60 \cdot 10^{12} = 1964 \cdot 10^{12}$  ккал. В итоге не используется  $2398 \cdot 10^{12} - 1964 \cdot 10^{12} = 434 \cdot 10^{12}$  ккал, или 90 млн. т органического вещества.

Полученные результаты позволяют провести сравнительный анализ эффективности использования энергии

в разных звеньях экосистемы Черного моря в 1970-х [5] и в 1992-1994 гг. (рисунок). Обращает на себя внимание существенное (в 3 раза) увеличение валовой продукции фитопланктона и, соответственно, коэффициента эффек-

тивности использования физиологически активной радиации с 0,01 до 0,03. Это довольно высокий коэффициент, сравнимый с таковым для самых продуктивных районов Мирового океана, в частности с Перуанским апвеллин-

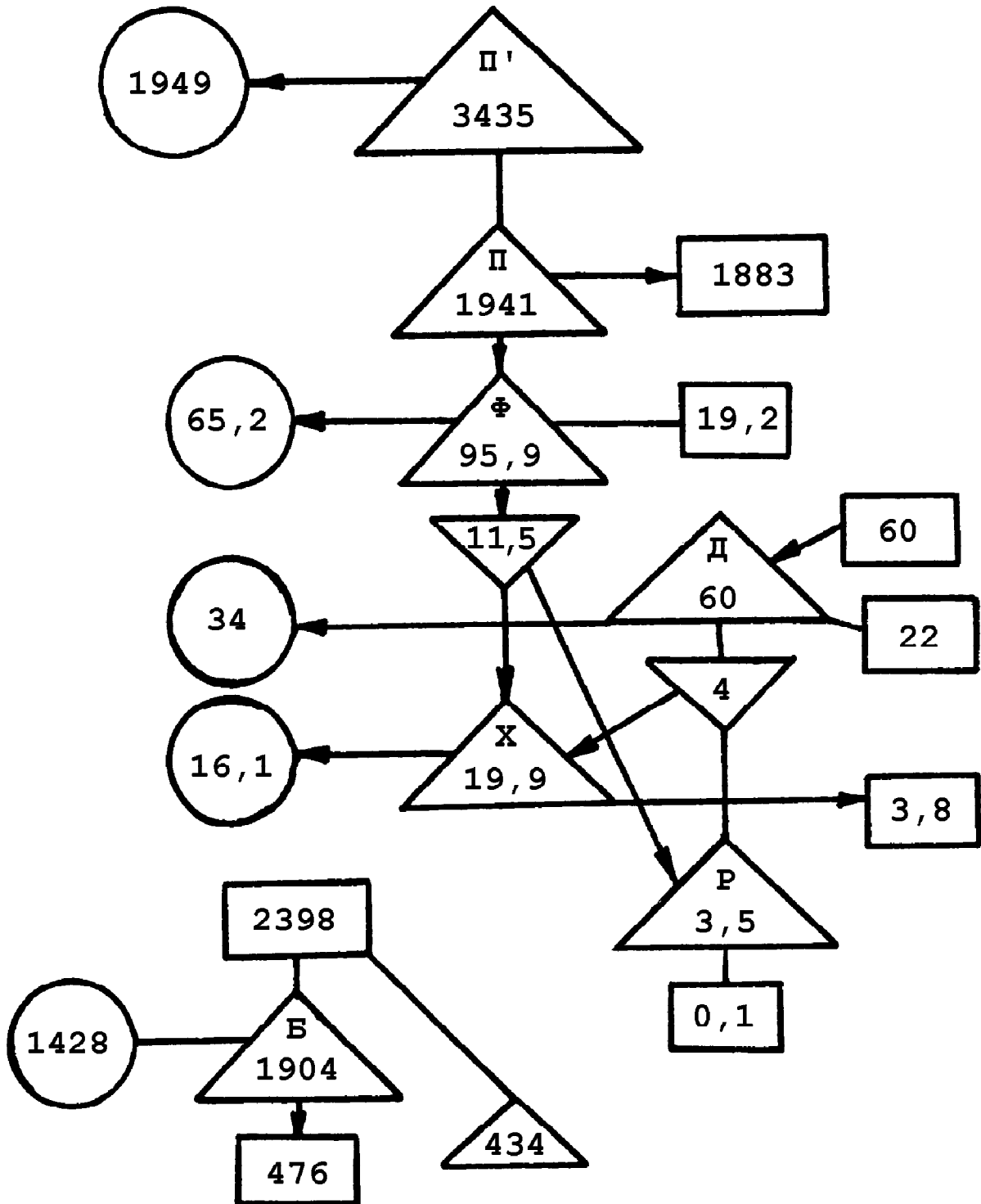


Схема энергетического баланса пелагического сообщества в слое 0-100 м ( $10^{12}$  ккал).

Слева в кругах — расходы на обмен, в прямоугольниках — приход и расход детрита, в треугольниках — продукция данного уровня (П — валовая, П<sub>ч</sub> — чистая продукция автотрофов, Ф — фитофаги, Д — детритофаги, Х — хищники, Р — рыбы, Б — бактерии и гетеротрофные водоросли)

Таблица 1

## Расчет продукции кормового зоопланктона

Показатели	Годы и месяцы			
	1991, 1993 XII-I-III	1991-1992 IV-V	1991-1994 VI-IX	1991-1994 X-XI
Средняя биомасса, г/м <sup>3</sup>	0,026	0,090	0,019	0,031
П/Б-суточный	0,090	0,150	0,250	0,190
Суточная продукция, г/м <sup>3</sup>	0,002	0,013	0,005	0,006
Продукция, г/м <sup>3</sup>	0,281	0,810	0,570	0,350
Продукция, млн. т	2,070	5,960	4,190	2,580
Продукция, 10 <sup>12</sup> ккал	1,610	4,630	3,260	2,010

Таблица 2

## Расчет продукции и рациона гребневика мнемипсиса

Показатели	Годы и месяцы			
	1991-1992 IV-V	1992-1994 I-VII	1991-1993 III-IX	1992-1994 X-XI
Биомасса в начале и конце сезона, г/м <sup>3</sup>	0-27,0	27,0-62,0	62,0-67,0	67,0-2,0
Средняя биомасса, г/м <sup>3</sup>	13,5	44,5	64,5	—
Суточная продукция, г/м <sup>3</sup>	0,45	0,58	0,08	—
Объем слоя распространения, 10 <sup>12</sup> м <sup>3</sup> *	0,11	0,50	1,0	0,11
Сезонная продукция, г/м <sup>3</sup>	27,0	35,0	5,0	0
Сезонная продукция, млн. т	2,97	17,5	5,0	0
П/Б-суточный	0,03	0,01	0,001	0
Сезонная продукция, 10 <sup>12</sup> ккал**	0,20	1,24	0,35	0
Рацион, 10 <sup>12</sup> ккал	2,0	12,4	3,5	0
Рацион, млн. т***	2,6	15,9	4,5	0

\* В апреле-мае слой обитания 0-12 м, что соответствует объему  $0,11 \cdot 10^{12}$  м<sup>3</sup>; в июне-июле — 0-30, объем —  $0,5 \cdot 10^{12}$  м<sup>3</sup>; в августе-сентябре — 0-40 м, объем —  $0,5 \cdot 10^{12}$  м<sup>3</sup> [8];

\*\* 1 г сырого вещества равен 0,071 ккал [19];

\*\*\* 1 г сырого вещества кормового зоопланктона равен 0,778 ккал [4].

гом. Однако коэффициент использования валовой продукции фитофагами существенно снизился с 0,022 до 0,003. Снижение происходит, с одной стороны, за счет высокой концентрации желетельных хищников (Mnemiopsis). В результате зоопланктон выедает сам себя в такой степени, что снижается его давление на низшие трофические уровни — фитопланктон и бактерии, тем самым значительно сужается объем трансформации вещества по автотрофной пищевой цепи. Образующийся избыток первичной энергии передается через детритно-бактериальную цепь,

которая менее эффективна в плане выхода чистой “полезной” продукции. Таким образом бактерии, включающиеся в трофическую цепь через инфузории и гетеротрофный нанопланктон, играют еще большую чем мезо- и макрозоопланктон роль в трансформации энергии фитопланктона (первопищи). Если сравнить экологическую эффективность бактериального уровня, то получим значительное увеличение данного показателя с 0,064 до 0,25, что является свидетельством высокой потребности этой группы организмов.

Анализируя эффективность использования энергии на следующих трофических уровнях, следует отметить снижение эффективности фитофагов с 0,131 до 0,119, что по-прежнему находится в пределах допустимых значений. Столь незначительное снижение эффективности использования чистой продукции, по сравнению с валовой, косвенно подтверждает нормальность физиологических и, в частности, трофических отношений между первичными продуцентами и первичными потребителями.

Сравнивая эффективность использования фитофагов хищниками, обращает на себя внимание заниженная величина улова рыб в 1979 г. По данным В. Н. Грезе [4, 5] он равнялся 119 тыс. т или  $0,1 \cdot 10^{12}$  ккал, в то время как по сводкам ФАО вылов пелагических рыб всеми причерноморскими странами в этот период составил величину, в пять с лишним раз превышающую указанную. Таким образом, для сравнения коэффициентов эффективности мы использовали величину изъятия  $0,56 \cdot 10^{12}$  ккал. Соответственно коэффициент эффективности будет равен 0,022. Наблюдаемое снижение этого коэффициента в 1992-1994 гг. до 0,009 является свидетельством еще больших потерь энергии на трофическом уровне зоопланктонных хищников (железотелых) в связи с малым их использованием.

Не согласуются с величиной чистой продукции фитофагов высокие оценки биомассы гребневика — *Mnemiopsis* в размере 1 млрд. т. [2], которая не может быть обеспечена поступлением необходимого количества продукции кормовых организмов (фитофагов). По нашим расчетам годовая продукция гребневика в 25,5 млн. т. может быть обеспечена кормовой базой только в апреле-мае, в остальной период (июнь-октябрь) из потребностей в  $12,5 \cdot 10^{12}$  ккал он может получить всего  $3,3 \cdot 10^{12}$  ккал. Вполне вероятно, что недостаток энергии *Mnemiopsis* покрывает за счет потребления икры и молоди рыб, медуз, сагитт, а также за счет пико- и нанопланктона.

Сравнивая общий баланс энергии экосистемы Черного моря, следует отметить, что из общей суммы входящей

в нее энергии существенно снизилось расходование ее гетеротрофными животными с 15 до 3,3%, и в то же время в этом процессе возросла роль бактерий с 35 до 41,5%. Если доля невестребованного детрита в 1979 г. составляла 5%, то в 1992-1994 гг. — 12%. Выход чистой продукции с  $0,56 \cdot 10^{12}$  ккал снизился до  $0,1 \cdot 10^{12}$  ккал, что связано с малой экологической эффективностью уровня хищников, и в частности гребневика *Mnemiopsis*, продукция которого почти не используется не только в самой экосистеме, но и человеком.

По нашим оценкам, из-за чрезвычайно высокой концентрации хищного макрозоопланктона, внутри самого планктонного сообщества степень выедания им растительного зоопланктона в 1992-1994 гг. была близкой к 100% от продукции последнего. В результате зоопланктон выедает себя в такой степени, что с одной стороны, не происходит прироста органического вещества, с другой — снижается его давление на низшие трофические уровни, главным образом фитопланктон, что ведет к повышению его валовой продукции, а следовательно первичного детрита в виде отмирающих растительных клеток. Общая тенденция проявляется в формировании неблагоприятных линий использования пищевых ресурсов, начиная с первых звеньев пищевой цепи. В отличие от своих предшественников (мии, кунеарки), внедрившихся конечными звеньями действующей пищевой цепочки с неограниченными запасами кормовых ресурсов, гребневик *мнемипсис* вклинился в самое начало автотрофной пищевой цепи, в значительной степени заблокировав тем самым трансформацию первичного органического вещества по линии фитопланктон—зоопланктон—рыбы. Гребневик оказался настолько сильным ключевым фактором, что поставил в жесткую зависимость от своей численности динамику всех остальных элементов планктоценоза и при этом минимизировал влияние на их численность гидрофизических факторов. Кормовой мезозоопланктон из-за интенсивного выедания в летне-осенний период не может реализовать свои высокие потенциальные продуктивные возможности.

## 6. ОБОСНОВАНИЕ ВЫБОРА СЕВЕРОАТЛАНТИЧЕСКОГО ГРЕБНЕВИКА *BEROE OVATA* ДЛЯ АККЛИМАТИЗАЦИИ В ЧЕРНОМ МОРЕ

### 6.1. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ГРЕБНЕВИКОВ ОТРЯДА *BEROIDEA*

Гребневики относятся к одной из самых древних и, в то же время, наименее изученных групп организмов Мирового океана. До сих пор, со времен G. R. De Beer [33], имеются серьезные проблемы с их систематикой и биологией. Согласно современной таксономии *Beroe*, или морские огурцы, относятся к отряду безщупальцевых гребневиков. Длительное время (до 1960 г.) считалось, что берое и все остальные гребневики являются серьезными пищевыми конкурентами планктоноядным рыбам [12, 19]. Однако исследования, проведенные в 1952 г. М. М. Камшиловым [13] на примере баренцевоморского *Beroe cucumis* Fabr, показали, что данный безщупальцевый гребневик на всех стадиях своего развития питается исключительно щупальцевым гребневиком *Bolinopsis infundibulum* (Martensen) и, частично, микрозоопланктоном. Позже к такому заключению пришли и зарубежные авторы Greve W., Stockner J., Harbison G. R., Matsumoto G., изучавшие питание берое из Атлантического океана и Северного моря [36, 40]. М. М. Камшилов [13], цитируя различных авторов (Хун, Мортензен, Крумбах, Лебур, Персиваля, Нельсона, Майера) заключает, что все исследователи, наблюдавшие *Beroe*, указывают на других гребневиков как на обычную пищу этого вида. Особо следует отметить сообщение Nelson T. [42] в котором он пишет, что *Beroe* в прибрежных водах Нью-Джерси существует за счет гребневиков рода *Mnemiopsis*. Сам М. М. Камшилов приводит неоспоримые доказательства неспособности *Beroe* потреблять рачковый зоопланктон, личинок донных беспозвоночных и личинок рыб. За период с 1952 по 1954 г. почти у 200 пойманных в Дальне-Зеленской бухте *Beroe* пищеварительная полость оказалась пустой, в то время как пищеварительная полость других гребневиков *Bolinopsis iufundibulum* была букваль-

но набита рачками, личинками полихет и личинками мойвы.

В опытах по искусственному кормлению *B. infundibulum* и *B. cucumis* [13] веслоногими рачками и другими представителями зоопланктона первый весьма успешно захватывал и переваривал предлагаемый корм, в то время как *Beroe* относился к подобной пище совершенно безразлично. М. М. Камшилов описывает, как несколько раз, при помощи пипетки, в пищеварительную полость *Beroe* вводились ракообразные и личинки беспозвоночных. Все эти организмы выбрасывались обратно без признаков переваривания. При обилии планктона у гребневика так и не проявилась реакция захвата рачков и других планктеров. *Beroe* совершенно не реагировал на предложенные куски медузы *Aurelia aurita* и в результате погиб, так и не начав питаться.

Были проведены эксперименты с берое различных размеров от 1 до 15 см. Во всех случаях гребневик оставался безразличным к рачковому планктону и, в то же время, весьма активно реагировал только на присутствие *B. infundibulum*, захватывая и переваривая этих гребневиков целиком или отдельными частями. Реакция захвата происходила быстро и, по словам автора, лучше всего может быть охарактеризована словом втягивание.

В 1959 г. М. М. Камшиловым был изучен рост берое, питающихся и не питающихся гребневиками болинописис [14]. За месяц кормления берое размером 35 мм заглотил 44 экземпляра болинописис длиной от 10 до 35 мм и при этом сам увеличился в размерах с 35 до 43,5 мм. После прекращения питания начался вымет оплодотворенных яиц. Плодовитость составила 300 яиц. В другом опыте две особи берое не получали болинописис. За это время их линейные размеры уменьшились с 23 до 15 мм, после чего гребневиков начали кормить, и за месяц их размеры увеличились с 15 до 30 мм. При этом автор отмечает, что в воде, где содержались гребневики, встречалось значительное количество фитопланктона, бактерий, инфузорий, ресничных червей и планктонных ракообразных. Тем не менее, несмотря на их присутствие,

происходило уменьшение размеров подопытных гребневи́ков.

**Враги гребневи́ков.** Возможных потребителей гребневи́ков достаточно много как среди птиц, так и среди обитателей океана, и об этом есть немало свидетельств. Однако во всех случаях желательные являются лишь их попутным или второстепенным кормом. Главная причина этого состоит в низкой энергетичности тела гребневи́ков, а, следовательно, потребление их энергетически не выгодно, и по возможности потребители переходят на питание другими объектами. Это является основным аргументом против использования рыб для снижения численности *Mnemiopsis* в Черном и Азовском морях.

Если рассматривать предпочтительность при поедании различных видов гребневи́ков рыбами, то, как отмечает М. М. Камшилов [15], тресковые охотнее потребляют берое.

В опыте 20 берое были съедены двухгодовалой треской за 3 мин., в то время как 6 болинописов оказались уничтоженными за 50 мин.

Таким образом, подводя итог сказанному, следует отметить:

1. Безщупальцевые гребневи́ки *Beroidea* не могут быть пищевыми конкурентами для планктоноядных рыб, поскольку у них отсутствуют органы захвата (щупальца, лопасти и т. д.) быстродвижущихся объектов (рачкового зоопланктона, личинок рыб и т. д.). Кроме того, даже случайно попавшие в пищеварительную полость гребневи́ка вышперечисленные организмы не перевариваются, по всей видимости, из-за отсутствия необходимых для этого пищеварительных ферментов.
2. Основным объектом питания *Beroe* являются щупальцевые и лопастные гребневи́ки. Доказано, что питание только этими объектами достаточно для его роста и полового созревания.
3. Отдельные экземпляры *Beroe cuscumis* выметывают около 3000 яиц после кормления их в течение месяца болинопис, что сравнимо со скоростью воспроизводства его жертвы.
4. Во всех случаях совместного проживания берое и щупальцевых гребневи́ков отмечается отрицательная

корреляция между их численностью.

5. Отдельные виды рыб (на примере тресковых) после длительного выдерживания голоданием могут питаться гребневи́ками, но при этом явно предпочитают берое болинопису.

Представленные данные наглядно показывают, каким образом гребневи́ки рода *Beroidea* могут препятствовать истреблению зоопланктона Черного и Азовского морей планктоноядными щупальцевыми гребневи́ками, к которым относится *Mnemiopsis leidyi*.

## 6.2. ОБОСНОВАНИЕ АККЛИМАТИЗАЦИИ *B. ovata* В ЧЕРНОМ МОРЕ

На основании анализа трофической структуры и трансформации органического вещества от низших к высшим трофическим группировкам можно заключить, что вселенец, выполняя роль мощного детритообразующего элемента экосистемы, создал тупиковую и очень неэффективную, с точки зрения использования энергии, трофическую цепь: фитопланктон—зоопланктон—мнемиопсис. Поскольку сам вселенец не потребляется ни рыбами, ни человеком, то рассеянная им и накопившаяся в нем колоссальная энергия в виде органического вещества превращается в детрит. Энергия детрита вновь трансформируется по цепочке: бактерии—микрзоопланктон—мезозоопланктон—мнемиопсис и рыбы, из которой она, все-таки в большей степени, снова возвращается к мнемиопсису с потребленным мезозоопланктоном. На каждой из ступеней потребления отмечаются большие потери энергии. При такой неэффективной схеме трансформации первичного органического вещества выход чистой продукции, в виде уловов рыб, после вселения мнемиопсиса снизился в несколько раз. Тупиковое расположение этого вида в новых условиях проживания объясняется, в первую очередь, полным отсутствием в экосистемах Черного и Азовского морей видов организмов, которые потребляли бы мнемиопсиса на какой-либо стадии его развития и таким образом сдерживали бы его развитие в вегетационный период. Следует отметить, что в своем родном ареале (североамериканское побережье Атлантики) гребневи́к не оказывает столь губительного воздействия на биоту, поскольку его числен-



ность жестко связана обратной связью с численностью основных потребителей этого желетелого (*Beroe ovata*, и некоторых рыб потребляющих мнемипсиса). Поэтому у себя на родине *M. leidy* гармонично вписывается в функциональные взаимоотношения между видами и не оказывает опустошительного воздействия на кормовую базу своих пищевых конкурентов. Учитывая вышеизложенное напрашивается логический вывод — сформировать в Черном и Азовском морях трофическую цепочку трансформации: фитопланктон—мезозоопланктон—мнемипсис—берое. Тупиковость этой трофической цепочки сохранится, однако существенно снизится поток энергии и вещества. Преимущество *Beroe* для акклиматизации очевидно — во-первых, он является естественным облигатным потребителем мнемипсиса и, вероятнее всего, не окажет негативного влияния на другие виды в новых для него условиях, а во-вторых, интенсивность размножения этих гребневиков сравнима, поэтому, в отличие от позвоночных хищников (рыб, птиц и т. д.), *B. ovata* сможет быстро реагировать на увеличение численности популяции *M. leidy*. Существенным аргументом в пользу акклиматизации *B. ovata* можно отнести и тот факт, что оба вида гребневиков обитают в распресненных лагунах, растянувшихся вдоль восточного и южного берегов Северной Америки (в том числе Чесапикском и Далаварском заливах), что в некоторой степени сближает условия жизни с нашими морями (Черным и Азовским). Подтверждением этому служит факт процветания мнемипсиса в наших водах. Как и для *M. leidy*, маточным водоемом для *B. ovata* может быть Черное море с ежегодным выносом личинок в период весенней (май-июнь) адвекции вод из Черного в Азовское море.

## 7. ЭТАПЫ АККЛИМАТИЗАЦИИ *BEROE OVATA* В ЧЕРНОМ МОРЕ

Вся вышеизложенная информация рассматривается нами как предварительный этап работ, где на основании глубоких исследований функционирования экосистем Черного и Азовского морей четко сформулирована цель акклиматизации, подобран объект, обо-

снована биологическая и хозяйственная целесообразность проведения работы.

**I этап.** Предполагается осуществление работ по изучению *B. ovata* в родительском ареале в аспекте предстоящей акклиматизации этого вида в Черное море: спектр и рацион питания, пределы изменчивости природных абиотических условий обитания, особенности размножения, межвидовые взаимоотношения и пр. Планируется также транспортировка отдельных особей берое в Черноморский регион для содержания их в лабораторных условиях, максимально приближенных к условиям предполагаемого водоема вселения. В качестве возможного места лабораторного содержания берое могут быть бассейны объемом 12 м<sup>3</sup> с подачей морской воды, которые имеются на научной базе ЮгНИРО “Заветное”, расположенной на побережье южной части Керченского пролива (Украина). Предполагается, что экспериментальные работы продлятся не менее 1 года, поскольку должны будут охватить полный цикл развития гребневика (зима, весна, лето, осень). При этом предусмотрено решение следующих задач:

1. Контроль за выживанием *Beroe* в новых условиях.
2. Изучение формирования соматической и генеративной продукции и их сезонной динамики.
3. Изучение интенсивности и спектра питания *Beroe*.
4. Изучение взаимодействия обоих видов при совместном проживании.
5. Изучение возможности искусственного размножения *Beroe* в лабораторных условиях для расселения его в Черном море.

Поскольку работы по первому этапу проводятся в интересах всех государств Причерноморья, их финансирование должно проводиться как из национальных источников, так и при поддержке международных экологических фондов. Стоимость этих работ (ориентировочно не более 40 тыс. USA\$) включает затраты на приобретение лабораторного оборудования для транспортировки *B. ovata* из Северной Америки в Черноморский регион на экспериментальную базу, оборудования для контроля качества воды в бас-

сейнах, закупку оргтехники (ПЭВМ с необходимой периферией). Часть средств предполагается затратить на командирование специалистов в научные учреждения США для осуществления упомянутых исследований в родителем ареале *V. ovata* и организации его отлова и непосредственной транспортировки. Кроме того, определенная сумма может понадобиться для оплаты экспедиционных работ в местах постоянного обитания объекта предполагаемой интродукции.

**II этап.** Непосредственная акклиматизация *Beroe* в Азово-Черноморский бассейн, проводимая при успешном завершении предыдущего этапа. Осуществляется выпуск производителей и молоди берое в Черное море, контроль взаимоотношений вселенца с *M. leidy* и аборигенной фауной, а также наблюдение за формированием его популяции в водоеме вселения. Предполагаемая продолжительность этого этапа — не менее 5 лет.

Началу работ по второму этапу должно предшествовать обязательное обсуждение и одобрение результатов первого этапа компетентными национальными и международными экспертами на уровне GESAMP, а затем — международное санкционирование на интродукцию *V. ovata* с соблюдением общепринятых правовых норм.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Виноградов М.Е. Мониторинг открытой части Черного моря (26-й рейс научно-исследовательского судна "Витязь", 26 сентября-19 октября 1992 г.)//Океанография, 1993. Т. 33. № 2. — С. 312-316.
2. Виноградов М.Е., Сапожников В.В., Шушкина Э.А. Экосистема Черного моря. — М.: Наука, 1992. — 110 с.
3. Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Временные изменения структуры зооценоза открытых районов Черного моря//Океанография, 1992. Т. 32. № 4. — С. 85-91.
4. Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Мусаева Э. И, Сорокин П.Ю. Новый вселенец в Черное море — гребневик *Mnemiopsis leidy* (A. Agassiz) (*Stenophora: Lobata*)//Океанография, 1989. 29. № 2. — С. 293-299.
5. Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Николаева Г.Г. Состояние зооценоза открытых районов Черного моря в конце лета 1992 г. //Океанология, 1993. Т. 33. № 3. — С. 382-387.
6. Воловик С.П., Мирзоян И.А., Студеникина Е.А., Набока Т.В. Влияние гребневика

*Mnemiopsis leidy* на планктонную фауну Азовского моря//Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азовского бассейна. — Ростов-на-Дону, 1996. — С. 162-167.

7. Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. IV. Черное море. — С.-Пб.: Гидрометеиздат, 1991. — 428 с.
8. Гришин А.И. Суточный режим и спектр питания гребневика *Mnemiopsis leidy* в условиях Черного моря//Тр. ЮгНИРО. Т. 40. — Керчь: ЮгНИРО, 1994. — С. 45-47.
9. Гришин А.И., Архипов А.Г. Некоторые результаты изучения трансформации планктоценоза Черного моря//Рыбное хозяйство, 1995. № 4. — С. 43-46.
10. Гришин А.И., Сороколит Л.К. Особенности формирования кормовой базы планктонных рыб Черного моря в 1994 году//Тр. ЮгНИРО. Т. 41. — Керчь: ЮгНИРО, 1995. — С. 71-74.
11. Зайцев Ю.П., Воробьева А.В., Александров Б.Г. Новый вид *Stenophora* в Черном море//РЖ, Общая зоология: Зоология беспозвоночных. — М.: ВИНТИ, 1988. Т. 11, 11 Д. — С. 35.
12. Зернов С.А. Общая гидробиология, 2-е издание. — Л.: Изд-во АН СССР, 1949. — 890 с.
13. Камшилов М.М. Питание гребневика *Beroe cucumis* Fabr.//Докл. АН СССР. — М., 1955. Т. 102. № 2. — С. 399-402.
14. Камшилов М.М. Зависимость размера гребневика *Beroe cucumis* Fabr. от питания//Докл. АН СССР. — М., 1960. Т. 131. № 4. — С. 957-960.
15. Камшилов М.М. Биология гребневиков побережья Мурмана//Труды Мурманского биологического института. — Мурманск, 1961. Вып. 3 (7). — С. 36-48.
16. Ковалев А.В., Заика В.Е., Островская Н.А., Сергеева Н.Г., Мельников В.В., Тамойкин Н.Ю., Иванова Н.И., Светличный Л.С. *Mnemiopsis mceradyi* Mayer, 1900 — новый обитатель Черного моря//Гидробиологический журнал, 1994. Т. 30. № 3. — С. 104-107.
17. Липская Н.Я., Лучинская Т.Н. Биология гребневика мнемипсиса//Рыбное хозяйство, 1990. № 9. — С. 36-38.
18. Луц Г.И., Мирзоян И.А. Условия формирования запаса Азовской тюльки в современный период//Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азовского бассейна. — Ростов-на-Дону: Полиграф, 1996. — С. 168-174.
19. Мантейфель Б.П. Планктон и сельдь в Баренцевом море//Тр. Полярного института морского рыбного хозяйства и океанографии. — Мурманск, 1941. Вып. 7. — С. 241-254.
20. Океанографическая энциклопедия. — Л.: Гидрометеиздат, 1974. — 630 с.
21. Ревина Н. И. Об обеспечении личинок хамсы и ставриды кормом в Черном море //Тр. АзЧерНИРО: Биологические исследования Черного моря и его промысловых

- ресурсов. — Керчь, 1964. Вып. 23. — С. 105-114.
22. Рогов С.Ф. Динамика популяции азовской хамсы в 1986-1992 гг.//Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азовского бассейна. — Ростов-на Дону: Полиграф, 1996. — С. 174-180.
  23. Сергеева Н.Г., Заика В.Е., Михайлова Т.В. Питание гребневика *Mnemiopsis mceradyi* в условиях Черного моря//Экология моря, 1990. Вып. 35. — С. 18-22.
  24. Цихон-Луконина Е.А., Резниченко О.Г. Особенности питания разноразмерных особей гребневика мнемипсиса в Черном море//Океанология, 1991. Т. 31. № 3. — С. 442-446.
  25. Цихон-Луконина Е.А., Резниченко О.Г., Лукашева Т.А. Количественные закономерности питания Черноморского гребневика *Mnemiopsis leidyi*//Океанология, 1991. Т. 31. № 2. — С. 272-276.
  26. Цихон-Луконина Е.А., Резниченко О.Г., Лукашева Т.А. Чем питается гребневик мнемипсис в прибрежных водах Черного моря//Океанология, 1992. Т. 32. № 4. — С. 724-729.
  27. Чащин А.К. Основные результаты исследований пелагических ресурсов Азово-Черноморского бассейна//Тр. ЮгНИРО. Т. 43. — Керчь: ЮгНИРО, 1997. — С. 60-67.
  28. Чащин А.К., Гришин А.И., Дубовик В.К., Патюк В.В. Межгодовая и сезонная динамика развития гребневика и его влияние на ресурсы пелагических рыб Азово-Черноморского бассейна//Тр. ЮгНИРО. Т. 41. — Керчь: ЮгНИРО, 1995. — С. 48-50.
  29. Шляхов В.А., Чащин А.К., Коркош Н.И. Интенсивность промысла и динамика запаса черноморской хамсы//Биологические ресурсы Черного моря. — М.: ВНИРО, 1990. — С. 93-103.
  30. Шушкина Э.А., Виноградов М.Е. Многолетние изменения биомассы планктона в открытых районах Черного моря//Океанология, 1991. Т. 31. № 6. — С. 973-980.
  31. Шушкина Э.А., Мусаева Э.И. Структура планктонного сообщества эпипелагеали Черного моря//Океанология, 1990. Т. 30. № 2. — С. 306-310.
  32. Bryantsev V.A., Serobaba I.I., Shlyakhov V.A., Yakovlev V.N. Biological resources of the Black Sea in the present ecological conditions. — Ed. Prot. dr. K.C. Guven//Proceeding of the Black Sea Symposium Ecological Problems and Economical Prospects. — Istanbul: Acar Matbaacilik A. S., 1994. — P. 293-296.
  33. De Beer G.R. The evolution of Metazoa. Evolution as a process. — London, 1954. — Pp. 113-120.
  34. Fishery information, data and statistics service (FIDS). — FAO Fisheries Department, 1997.
  35. Fishery statistics 1996. — Devlet Istatistik Enstitüsü Matbaasi. — Ankara, 1998.
  36. Greve W., Stockner J. and Fulton J. Towards a theory of speciation in Beroe//In: G.O. Mackie. Coelenterata Ecology and Behaviour. — New York, Plenum Press. 1976. — Pp. 251-258.
  37. Harbison G.R. and Volovik S.P. Methods for the control of populations of the ctenophore, *Mnemiopsis leidyi* in the Black and Azov Seas. Annex I //FAO Fisheries Report. No. 495. General Fisheries Council for the Mediterranean. Report of the Second Technical Consultation on Stock Assessment in the Black Sea. — FAO, UN Rome. Government Printing Office, 1994-300-566/03051, — Pp. 32-44.
  38. Kideys A.E. Recent changes in the Black Sea ecosystem//Journal of Marine Systems, 1994. V. 5. — Pp. 171-181.
  39. Larson R.J. In situ feeding rates of the ctenophora *Mnemiopsis mceradyi*//Estuaries, 1987. V. 10. — Pp. 87-91.
  40. Mayer A.G. Ctenophores of the Atlantic coast of North America. — Carnegie Inst. — Washington Publ., 1912. — 162 p.
  41. Multu E., Bingel F., Gücü A., Melnikov V.V., Zaika V.E. Distribution of the new invader *Mnemiopsis* sp. and resident *Aurelia aurita* and *Pleurobrachia pileus* populations in the Black Sea in the years 1991-1993//ICES J. Marine Science SI, 1994. — Pp. 407-421.
  42. Nelson T.C. On the occurrence and food habits of ctenophores in New Jersey in loud coastal Water. — Biological Bull., 1925. V. 48. No 2. — 48 p.
  43. Prodanov K., Mikhailov K., Maxim K., Chashchin A., Arkhipov A., Shlyakhov, Ozdamar E. Environmental management of fish resources in the Black Sea and their rational exploitation. (Preliminary version). — FAO Fish/Circ., 909. — Rome: FAO, 1996. — 198 p.
  44. Sullivan B.K., Reeve M.R. Comparison of estimates of the predatory impact of ctenophores by two independent techniques//Mar. Biol., 1982. V. 68. — Pp. 61-65.
  45. Tsikhon-Luconina E.A., Reznichenko O.G., Lukasheva T.A. Predation rates on fish larvae by the ctenophore *Mnemiopsis* in Black Sea inshore waters//Okeanol., 1993. 33 (6) — Pp. 895-899.
  46. Volovik S.P., Dubinina V.G., Semenov A.D., Zaitsev Yu.P. Fisheries and environment studies in the Black Sea System. — GFCM Studies and reviews. No 64. — Rome: FAO, 1993. — Pp. 1-86.
  47. Volovik S.P., Lutz G., Myrzoyan Z.A., Oryahin U.V., Rogov S.F., Studenikina E.I., Revina N.I. Ctenophora *Mnemiopsis* invasion in the Azov Sea: preliminary estimation of consequences//Rybnoe Khozaystvo, 1991. No 1. — Pp. 47-49.
  48. Zaika V.E. The drop of anchovy stock in the Black Sea: result of biological pollution? GFCM/FAO Fisheries Report. 1993. No 495. Annex III. — Pp. 54-59.

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АЗОВСКОГО И ЧЕРНОГО МОРЕЙ .....	5
2. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ГРЕБНЕВИКА <i>M. LEIDYI</i> В ЧЕРНОМ МОРЕ .....	6
2.1. БИОМАССА .....	6
2.2. РАЗМНОЖЕНИЕ .....	7
2.3. ПИТАНИЕ .....	7
3. ВЛИЯНИЕ ГРЕБНЕВИКА МНЕМИОПСИСА НА БИОТУ .....	8
3.1. ЧЕРНОЕ МОРЕ .....	8
3.2. АЗОВСКОЕ МОРЕ .....	10
4. ВЛИЯНИЕ МНЕМИОПСИСА НА ПОПУЛЯЦИИ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОГО БАССЕЙНА .....	12
4.1. ЧЕРНОЕ МОРЕ .....	12
4.2. АЗОВСКОЕ МОРЕ .....	16
5. ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БАЛАНС И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭФФЕКТИВНОСТЬ ПЕЛАГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ ЭКОСИСТЕМЫ ЧЕРНОГО МОРЕЯ ДО И ПОСЛЕ ВНЕДРЕНИЯ ГРЕБНЕВИКА <i>M. LEIDYI</i> .....	19
6. ОБОСНОВАНИЕ ВЫБОРА СЕВЕРОАТЛАНТИЧЕСКОГО ГРЕБНЕВИКА <i>BEROE OVATA</i> ДЛЯ АККЛИМАТИЗАЦИИ В ЧЕРНОМ МОРЕ .....	23
6.1. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ГРЕБНЕВИКОВ ОТРЯДА <i>BEROIDEA</i> .....	23
6.2. ОБОСНОВАНИЕ АККЛИМАТИЗАЦИИ <i>B. OVATA</i> В ЧЕРНОМ МОРЕ .....	24
7. ЭТАПЫ АККЛИМАТИЗАЦИИ <i>BEROE OVATA</i> В ЧЕРНОМ МОРЕ .....	25
ЛИТЕРАТУРА .....	26