

Питание гребневика мнемипсиса

Д-р биол. наук Е. А. ЦИХОН-ЛУКАНИНА, канд. биол. наук О. Г. РЕЗНИЧЕНКО – Институт океанологии РАН
Канд. биол. наук Т. А. ЛУКАШЕВА – Южное отделение Института океанологии РАН

Массовое развитие гребневиков и других желетельных зоопланктеров нарушает функционирование пелагических экосистем, затрудняет промысел и культивирование гидробионтов, а также рекреационное использование прибрежных вод.

В конце 80-х годов текущего столетия в Черное море вселился и размножился в большом количестве гребневик *Mnemiopsis leidyi*. В результате заметно упала концентрация зоопланктона - основной пищи рыб-планктофагов (Виноградов и др., 1989). Это явление стимулировало изучение экологии вселенца, в частности его питания*.

Мы исследовали рационы черноморского мнемипсиса в открытых (44-й рейс НИС "Дмитрий Менделеев", лето 1989 г.) и в прибрежных (Голубая бухта у г. Геленджика, лето и зима 1990 г.) водах Черного моря. Гребневиков отлавливали плейстонным тралом или сачком. В лаборатории подсчитали и измерили кормовые организмы в глотке, реконструировали их массу и энергетический эквивалент в зависимости от размеров по известным уравнениям (Виноградов, Шушкина, 1987). Суточные рационы гребневика в естественных условиях определяли методом А. Байкова (Байков, 1935). В лабораторных экспериментах животных кормили копеподами при концентрации корма 4–66 экз/л.

Диапазон массы тела подопытных животных 4 – 838 мг сухого вещества, его калорийность 678,8 кал/г. Температура воды в опытах и в море летом 18–20, зимой 9 °С. Было изучено около 500 особей мнемипсиса.

Наблюдения за поведением гребневиков *in vitro* показали, что мнемипсис – пассивный хищник: пока жертва не наткнется на ловчие органы (лопасти и щупальцевые нити), она не будет поймана. Однако столкновение с ними не всегда результативно, и

некоторым "пленникам" удается высвободиться. При большой концентрации корма крупные гребневики ловят пищу быстрее, чем мелкие, что объясняется большей площадью их ловчих органов. Мнемипсис захватывает мелкую добычу щупальцевыми нитями, крупную – лопастями. Гребневики избегают заглатывать мертвых зоопланктеров.

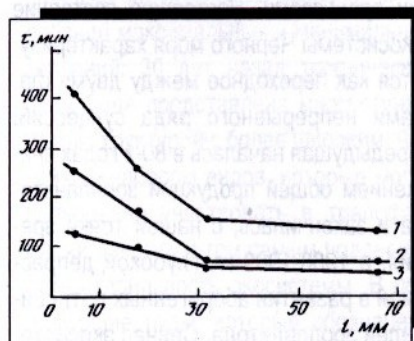
Организмы поедаются и перевариваются с различной скоростью; кроме того, у них неодинаковая энергоёмкость и различная концентрация в море. Поэтому о пищевом спектре правильнее судить по энергетическому эквиваленту рациона, а не по содержанию глотки (Цихон-Луканина и др., 1992, 1993). Летом в прибрежье и в открытых водах гребневики питаются копеподами и кладоцерами, причем роль первых наиболее значительна в открытых водах (см. таблицу). В прибрежье пищевой баланс включает множество личинок рыб, фрагментов макрофитов и личинок двусторчатых моллюсков (преимущественно мидий). Зимой основа пищи – яйца беспозвоночных, главным образом мидий, а также бокоплавы, в то время как копеподы и кладоцеры почти отсутствуют. В других прибрежных акваториях Черного моря (г. Судак и Прибосфорье) в пище мнемипсиса летом преобладают кладоцеры и личинки моллюсков (Сергеева и др., 1990).

Размеры поедаемых гребневиком организмов колеблются от сотых долей до десятков миллиметров. По-видимому, относить мнемипсиса к макрофагам (Мальшев и др., 1990) так же неправомерно, как и к микрофагам. Не выяснено, потребляет ли гребневик желетельных и фитопланктон.

Данные о продолжительности переваривания основной пищи мнемипсиса – копепод – представлены на рисунке. Быстрее всего переваривается мелкая акарция (0,007 мг массы сухого вещества), а также понтелла (0,170 мг), хуже – каланус (0,190 мг). Понтелла имеет достаточно жесткие покровы, что, вероятно, замедляет ее переваривание.

Относительные рационы гребневика, рассчитанные по энергосодержанию потребленной пищи и тела консумента, в разных акваториях и в разное время года заметно различаются. Так, по нашим данным, в открытых водах летом они составляют 0,51 %, в прибрежье у г. Геленджика в теплое время года – 0,10, зимой – 0,095 %. Столь же низки рационы и в других акваториях: у г. Судак – 0,02, в Прибосфорье – 0,009, в прибрежье штата Флорида – 0,62 % (Цихон-Луканина и др., 1992; расчет для первых двух акваторий – по данным Сергеевой и др., 1990, для штата Флорида – по данным Ларсона, 1987). Важно подчеркнуть, что в глотке некоторых гребневиков (5 – 25 % изученных особей в разных акваториях) организмы не обнаружены. По-видимому, животных с пустой глоткой следует отнести к голодающим особям, находящимся в среде с низкой концентрацией зоопланктона. Выяснилось, что в лаборатории гребневики способны к длительному голоданию, при этом они сильно худеют. Однако перенесенные в плотную взвесь кормовых организмов особи быстро восстанавливают свои размеры и в дальнейшем ничем не отличаются от нормальных.

Как согласуется малое потребление пищи мнемипсисом с жизнедеятельностью его популяции в Черном море? Известно, что представители этого вида на рост за-



Зависимость продолжительности переваривания копепод (τ) от длины тела гребневика (l): 1 - понтелла; 2 - каланус; 3 - акарция

*Липская Н. Я., Лучинская Т. Н. Биология гребневика мнемипсиса // РХ, 1990, № 9, с. 36-38.

трачивают максимум 50 % ассимилированной энергии и в растущей популяции гребневиков относительный рацион составляет $\geq 7-8\%$, а затраты на обмен компенсируются при 3%-ном рационе (Reeve et al., 1989; Шушкина и др., 1990). Если воспользоваться этим критерием для выделения хорошо питающихся особей ("лидеров", у которых рацион $> 3\%$), то выясняется, что их насчитывается мало: летом в открытых водах 22,0 %, в прибрежных – 3,8 %. Это трудно связать со вспышкой численности мнемипсиса в Черном море. Однако зависимость яйценоскости мнемипсиса от его рациона описывается степенным уравнением с экспонентой 1,69 (расчет по данным Reeve et al., 1989). Столь высокое значение этого параметра свидетельствует о том, что величина рациона сильно влияет на яйцепродуктивность. Расчет показывает, что гребневик – "лидер" в открытых водах образует в среднем лишь 2 яйца, в прибрежных – свыше 200 яиц в сутки на особь. Если для каждой экосистемы (прибрежной и открытого моря) определить занимаемую ею площадь, численность субпопуляции гребневика и долю в ней особей-"лидеров", то отношение яйцепродуктивности у мнемипсиса в этих двух экосистемах составит 15 : 1 (Цихон-Луканина и др., 1993). Следовательно, популяция растет преимущественно в прибрежной экосистеме, где рационы "лидеров" намного выше, чем в открытом море (31,6 против 1,87 кал/сут на одну особь), и столь же высока их яйцепродуктивность и где в настоящее время нет потенциальных потребителей гребневика ранних стадий развития – крупных хищных копепод-понтеллид (Stanlaw et al., 1981; Зайцев, 1991). И то, что мнемипсис размножается главным образом у берегов, подтверждает преобладание его мо-

лоди на мелководье (Шушкина, Виноградов, 1991).

На основе зависимости рационов мнемипсиса от концентрации пищи (Цихон-Луканина и др., 1991) установлено, что "лидеры" в прибрежье питаются в скоплениях кормовых организмов концентрацией около 9,55 кал/л, превышающей среднюю концентрацию зоопланктона более чем на порядок. В итоге яйцепродуктивность этой части популяции оказывается очень высокой.

Личинки и молодь рыб в пище мнемипсиса встречаются редко. Тем не менее эти виды корма доминируют в пище особей-"лидеров" в прибрежье. Мы предложили простую графическую модель интенсивности потребления личинок рыб в их скоплениях плотностью около 2 экз/л (концентрация прибрежных стай личинок в Голубой бухте). В модели использованы две зависимости: времени захвата жертвы от суммы линейных размеров личинки и гребневика, а также продолжительности ее переваривания от соотношения этих размеров (Цихон-Луканина и др., 1993). Расчет по модели и прямое определение рациона в лаборатории дали сходные результаты: 4–8 личинок в сутки на одну особь гребневика.

Попытались также оценить выедание личинок рыб мнемипсисом в прибрежье Черного моря, ориентируясь на средний уровень их потребления в скоплениях – 5 экз. в сутки на одну особь консумента. Плотность популяции гребневика от сезона к сезону заметно колеблется. В период вспышки у северо-восточного побережья моря она достигает в среднем 286 экз/м², численность же личинок рыб в этом районе ~ 47 экз/м² (Костюченко, 1976; Овен и др., 1991; Шушкина, Виноградов, 1991). Если считать, что группировка мнемипсисов-ихтиофагов составляет 0,026 общей численности, т. е. 7 экз/м², то она потребляет в сутки 35 личи-

нок рыб под 1 м², или 74 % их численности. Между вспышками, когда численность мнемипсиса падает примерно на порядок, уровень выедания снижается до 7 % в сутки. Эти величины близки к приводимым для мнемипсиса и личинок анчоуса (Monteleone, Duguay, 1988). Они согласуются также с количественными оценками выедания мнемипсисом зоопланктона (Шушкина и др., 1990). Таким образом, мнемипсис существенно влияет на численность ихтиопланктона.

Жизненная стратегия мнемипсиса, как и большинства желетельных организмов, состоит в форсировании потребления пищи в плотных скоплениях (пятнах) зоопланктона в целях предельного ускорения гаметогенеза. Желетельные организмы появились около 500 млн лет назад, в эдиакаре, и достигли расцвета в позднедокембрийское время в результате перехода с потребления протистов на более энергоемкий корм – зоопланктон (Schneider, 1992). Этому способствовала обводненность тканей: она приводила к укрупнению тела, причем площадь пищедобывательных и пищеварительных структур увеличивалась пропорционально квадрату их размеров. В результате сильно повышались рационы, ускорялись пищеварение и рост, облегчалась плавучесть и значительно снижались затраты на локомоцию. Сами консументы становились малозаметными для хищников; низкая энергоемкость тела, а у многих и наличие стрекательных клеток делали их малоприглядным источником пищи. Наконец, сама морфо-анатомическая организация таких желетельных, как гребневик, благоприятствовала максимально быстрому расселению в среде с помощью гамет: гонады находились вблизи гастровакулярной полости, и переваренная пища быстро использовалась для гаметогенеза. Вот почему желетельным не свойственно накопление резервных питательных веществ.

Жизненная форма желетельных характерна не только для гребневиков, но и для многих групп беспозвоночных. Однако если у кишечнополостных, гребневиков и щетинкочелюстных желетельность доминирует, то в других таксонах она встречается редко. Таковы ноктилюка из перидиней, некоторые пелагические коловратки, полихеты, копеподы, моллюски, иглокожие и оболочники. Из перечня этих таксонов видно, что желетельность как жизненная форма возникла в ходе эволюции неоднократно в разных группах эукариот. Она является адаптацией к нестабильным трофическим условиям.

Гидросфера все больше и больше подвергается антропогенной нагрузке, действующей избирательно на разные компоненты экосистемы, поэтому вариабельность характеристик среды усиливается. Это благоприятствует массовому развитию популяций желетельных. По-видимому, лишь общее оздоровление экосистем приведет к радикальному снижению численности этих организмов.

Организм	Доля в рационе, %		
	ОВЛ	ПВЛ	ПВЗ
Протисты	0,11	0	0,63
Копеподы	74,7	56,4	1,04
Кладоцеры	23,5	20,5	0,42
Боклопавы	0	0,62	11,9
Личинки двустворчатых моллюсков	0	6,15	0,78
Щетинкочелюстные	0,99	0	0
Яйца беспозвоночных	0,36	0	85,2
Личинки рыб	0,19	8,01	0
Фрагменты макрофитов	0	8,06	0
Прочие организмы	0,17	0,29	0

Примечание. ОВЛ - открытые воды летом; ПВЛ - прибрежные воды летом; ПВЗ - прибрежные воды зимой.