



5. Hydrometeorology and hydrochemistry of seas. Vol. VI. The Caspian Sea. Issue 2. Hydrochemical conditions and oceanographic principles of biological productivity development. 1996. Gidrometeoizdat. St. Petersburg. 324 p.
6. Zhilyaev, A.P. 1972. Calculation of fluctuations of the Sea of Azov level. J. Oceanology. Vol. 12, 1: 49-56.
7. Zhilyaev, A.P., Yesin, N.V. 1974. On periods of fluctuations of the Sea of Azov level. Pp. 14-16. In: Problems of studies and development of the Sea of Azov and its coasts. Krasnodar Publishing House. Krasnodar.
8. Kamakin, A.M., Studenikina, Yu.B., Stepanova, L.V., Rubtsova, E.G. 2002. Seasonal distribution of *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea in 2001. Pp. 42-46. In: Scientific Newsletter of the Caspian Floating University, No.3. CFU. Astrakhan.
9. The Caspian Sea: hydrology and hydrochemistry. 1986. Ed. S.S. Baidin, A.N. Kosarev. Nauka. Moscow. 261 p.
10. Khlebnikov, S.D. 1985. Mathematical simulation, numerical methods and complexes in asymmetric and non-linear load. Energoatomizdat. Moscow. 112 p.

УДК 574. 593.8 (262.81)

ЗАКОНОМЕРНОСТИ МНОГОЛЕТНЕЙ И МЕЖСЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИИ ГРЕБНЕВИКА *MNEMIOPSIS LEIDYI* В КАСПИЙСКОМ МОРЕ

© 2012 ¹А.М.Камакин, ²В.Ф.Зайцев.

¹Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства,
ФГУП «КаспНИРХ»

²Астраханский государственный технический университет, АГТУ

Представлены результаты многолетних (2001-2011 гг.) мониторинговых исследований по распределению популяции вида-вселенца *Mnemiopsis leidyi*, в течение всего года (январь-ноябрь) по всем основным районам моря. Определен сценарий развития вида-вселенца *Mnemiopsis leidyi* и дан прогноз дальнейшего развития его популяции в Северном, Среднем и Южном Каспии. Приведенные материалы позволяют определить и прогнозировать влияние этого желтого хищника на основные трофические уровни экосистем Каспийского моря.

Results of long-term (2001-2011) monitoring investigations into the distribution of invader *Mnemiopsis leidyi* population in all major sea areas through the whole year (January-November) are presented. The scenario of invader *Mnemiopsis leidyi* development is considered and the further development of its population in the Northern, Middle and Southern Caspian is predicted. Materials presented make it possible to forecast the impact of that gelatinous predator on the main trophic levels of the Caspian Sea ecosystem.

Ключевые слова: Вселенец, гребневик, динамика многолетняя, динамика сезонная, мнemiопсис, популяция, экосистема.

Keywords: Invader, ctenophore, long-term dynamics, seasonal dynamics, *Mnemiopsis leidyi*, population, ecosystem

Введение

Лавинообразное развитие короткоциклического эврибионтного вида *Mnemiopsis leidyi* создало угрозу существованию аборигенным видам гидробионтов Каспийского моря, прежде всего в результате пищевой конкуренции, а так же прямого выедания пелагической икры и личинок видов имеющих планктонную стадию развития. Представлены данные ежегодных мониторинговых исследований, собранные сотрудниками КаспНИРХа с 2001 по 2011 гг., В сопоставлении с пространственно-временными и качественно-количественными параметрами других звеньев трофической цепи (рыб-зоопланктофагов, моллюсков), результаты исследований позволяют прогнозировать развитие популяции *Mnemiopsis leidyi*, без чего нельзя объективно оценить уровень развития экосистемы Каспийского моря. При проведении исследований особое внимание уделялось основным местам миграций и нагула морских, проходных промысловых видов рыб, т.е. западной и центральной части Северного и Среднего Каспия, как основных мест нагула и миграций ценных и промысловых видов рыб в российских территориальных водах.

Материал и методика

Гидробиологический материал собирался в районах с диапазоном глубин от 8 м (Северный Каспий) до 900 м (Средний и Южный Каспий). Изучение гребневика производили ком-



плексно – различными методами. Отлов гребневика велся зоопланктонными сетями Джеди, ИКС-45 и ИКС-50. На станциях с глубинами менее 50,0 м лов мнемииописа производился тотально от дна до поверхности, а над большими глубинами облавливался слой 0-50 м. Для изучения вертикального распределения мнемииописа так же использовалась подводная фото-, видео- и телесъемка.

Результаты исследований

Пространственно-временное распределение популяции. В Каспийском море в июне отмечается, так называемый, «зимний» тип распределения популяции *Mnemiopsis leidyi*. При такой дифференциации наиболее высокая численность и биомасса наблюдается в центральной наиболее глубоководной части моря (рис. 1), т.к. этот район имеет наибольший теплозапас, позволяющий зимой поддерживать температуру верхнего, продукционного слоя моря в пределах от 10 до 16,5 °С. Это вполне достаточно для поддержания процессов метаболизма организма желетелых.

В аномально мягкие зимы (2004 г.) северная граница ареала достигала 45-ой широты (рис. 1), с эпицентрами зимнего ареала в Среднем и Южном Каспии (численность до 400 экз./м³). Размерно-возрастной состав популяции в холодное время года представлен личинками и молодь, составляющих мелкоразмерную часть популяции ($L \leq 5$ мм) (Камакин, 2005).

Начиная с июля, оптимальная для мнемииописа температура воды и высокие концентрации кормового зоопланктона у западного побережья Среднего Каспия и западной половине Северного Каспия способствуют лавинообразному увеличению его численности в этой части ареала. Например, уже к концу августа 2009 г. максимальная концентрация *Mnemiopsis leidyi* достигла более 1600 экз./м³, а его популяция успевала заселить почти всю западную и центральную часть Северного Каспия (рис. 2).

С июля по октябрь наблюдается «летний» тип распределения (рис. 2А и 2Б) – т.е. в отличие от зимы максимальные концентрации образуются, наоборот, в прибрежной зоне с глубинами менее 100 м. В августе-сентябре северная граница ареала достигает района предустьевых взморья дельты Волги (рис. 2А), в этот период популяция *Mnemiopsis leidyi* имеет максимальный уровень развития (Камакин, 2005).

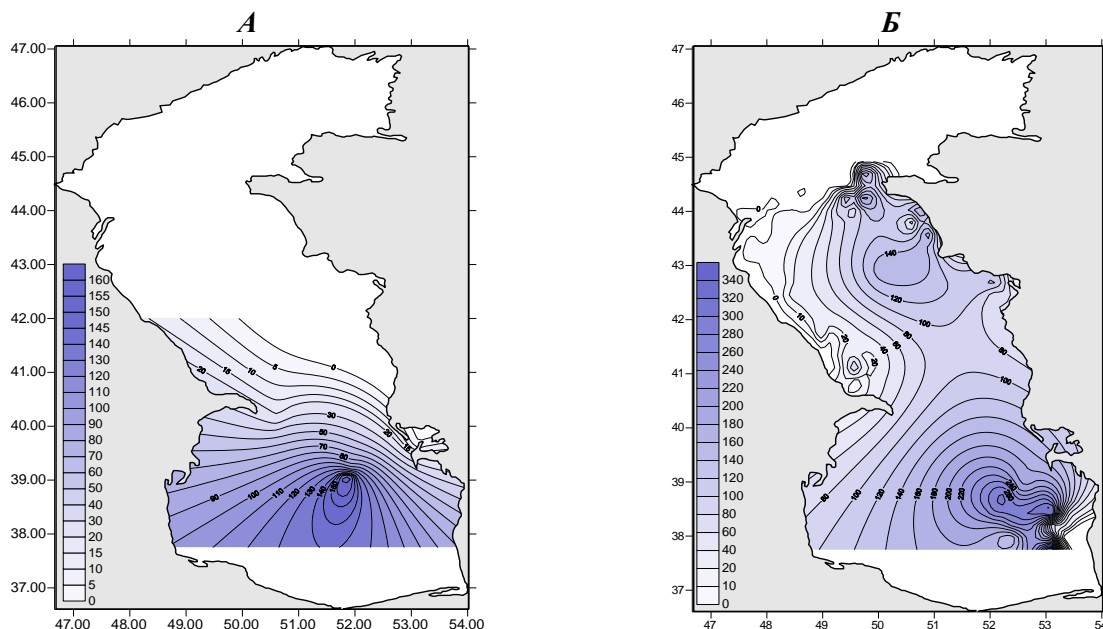


Рис. 1. «Зимний» тип распределения популяции *Mnemiopsis leidyi* (экз./м³):
А - в суровые зимы (февраль 2005 г.); Б - в мягкие зимы (февраль 2004 г.).

В отличие от нативной, в каспийской популяции гребневика в годовом цикле развития наблюдался только один пик, приходящийся на август-сентябрь. Ареал обитания мнемииописа в этот период занимал 90-95% акватории Каспия. В августе температура поверхностного слоя моря в обследованном районе Каспия колебалась в от 24,2 до 29,8 °С, что подтверждается данными предыдущих лет. Это благоприятно отразилось на увеличении численности зоопланктона (низших ракообразных и личинок моллюсков), соответственно и его потребителе - *Mnemiopsis leidyi*.

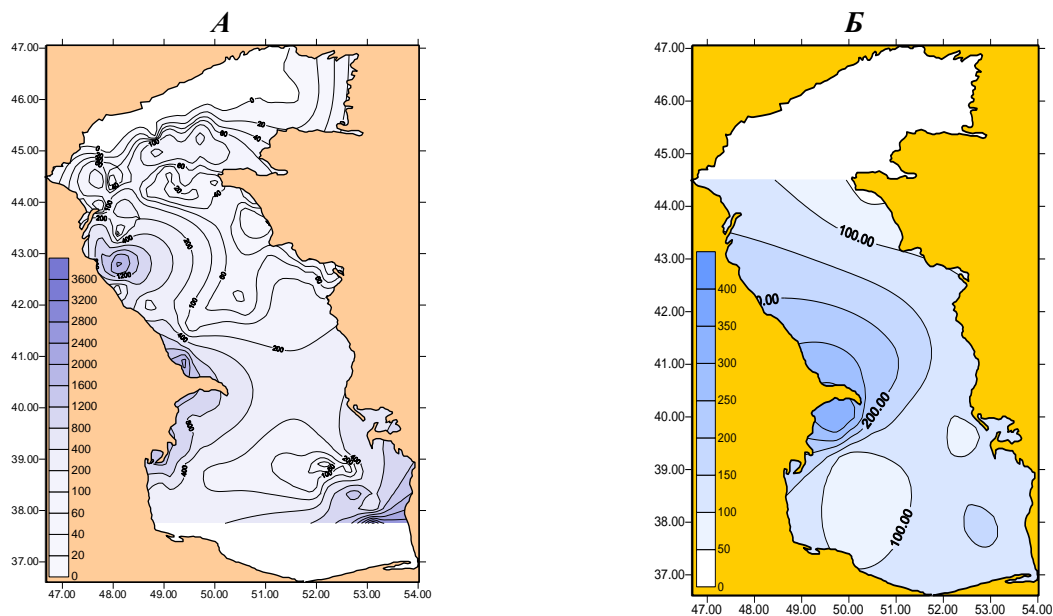


Рис. 2. «Летний» тип распределения популяции *Mnemiopsis leidyi* (экз./м³) в 2002 г.:
А - в июле; Б - в октябре

К августу наиболее плотная часть его популяции мнемииопсиса (ядро) смещается вдоль западного побережья к границе Северного и Среднего Каспия в районе шельфа глубинами от 10-12 м до 200 м (рис. 3). В ядре популяции средняя численность достигает до 1000-3500 экз./м³. А. его ареал уже охватывает юго-западную часть Северного Каспия, составляя более 70-80% его акватории. Исследования, проведенные в восточной части Северного Каспия, подтвердили отсутствие здесь значительных концентраций мнемииопсиса.

В августе подводные наблюдения показали, что в Северном Каспии отмечено равномерное распределение гребневика на глубинах до 12-15 м, т.е. во всей толще воды (от поверхности до дна) не зависимо от времени суток. В более глубоководной части моря (Среднем и Южном Каспии), основная часть популяции *M. leidyi* сосредоточена в верхнем продукционном слое 0-30 м, т.к. под термоклином скопления желетелых были малочисленными и составляли менее 5% численности и 10 % биомассы (Камакин и др., 2005).

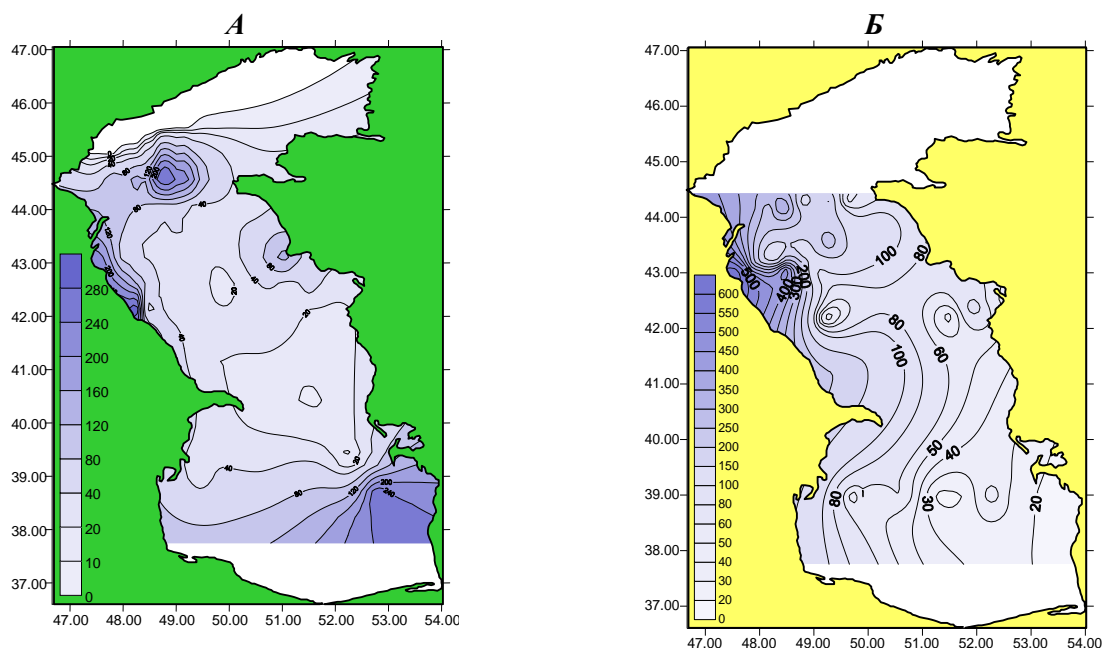


Рис. 3. Карта-схема распределения численности популяции *Mnemiopsis leidyi* (экз./м³):
А – в августе 2005 г.; Б – в сентябре 2006 г.



Над восточным шельфом и в открытой, глубоководной части Среднего Каспия количество гребневика было значительно меньше. Это связано с формированием в теплое время года у восточного шельфа аномальной зоны холодных вод в результате апвеллинга. Средняя численность *Mnemiopsis leidyi* обследованного района Среднего Каспия в августе 2003 составила 578 экз./м³.

В Южном Каспии ядро южнокаспийской части популяции располагается на юго-восточном мелководье моря. Здесь максимальная численность в 2005 г. составила всего 269 экз./м³. Тогда как, в 2002 г. его максимальная численность достигала около 4000 экз./м³, а 2003 г. – около 600 экз./м³.

К началу сентября ареал *Mnemiopsis leidyi* достигает максимально годовых значений и составляет 90-95% от общей площади моря и 60-80% от площади Северного Каспия. По многолетним наблюдениям гребневик отсутствовал только в зоне предустьевых взморья Волги (пресноводные и солоноватоводные районы) и в восточной части Северного Каспия (рис. 4).

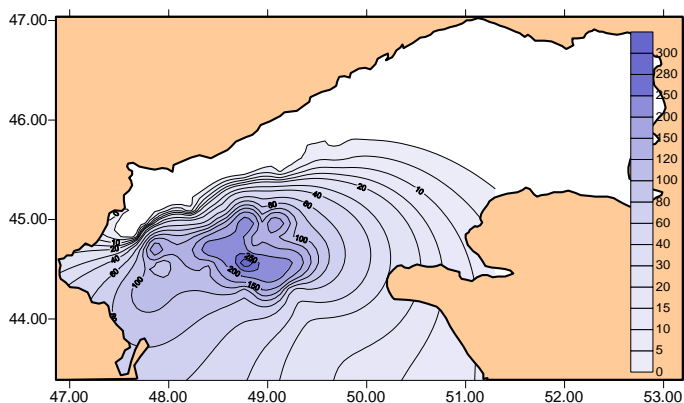


Рис. 4. Границы ареала *Mnemiopsis leidyi* в Северном Каспии в октябре 2005 г.

Осенью в западной половине Северного и у западного побережья Среднего Каспия высокий уровень численности мнемииопсиса ($N_{max} = 426 \div 508$ экз./м³) поддерживается вплоть до начала сезона штормов (до ноября). С началом осеннего охлаждения и продолжительных штормов силой более 5-6 баллов популяции в Среднем Каспии море смещается из прибрежной зоны в глубоководную. Так, в конце октября - начале ноября 2011 г. средняя численность (биомасса) составляла: на западе 78 экз./м³ (6,3 г/м³), на востоке – 89 экз./м³ (6,9 г/м³) и в центре моря 155 экз./м³ (9,2 г/м³).

Анализируя многолетний материал (2001-2011 гг.), можно проследить следующие закономерности. Развития северокаспийской части популяции *Mnemiopsis leidyi* в годовом аспекте носит зависимый характер, т.к. гребневик проникает сюда только во второй половине года (в июле). Его наличие здесь полностью зависит от ряда гидрологических факторов (течения, температура) предопределяющих пассивную весеннюю миграцию из районов зимовки (глубоководная часть Среднего и Южного Каспия).

В Среднем Каспии развитие субпопуляции имеет *полузависимый* характер, т.к. с одной стороны, в холодные зимы его присутствие здесь происходит за счет процесса миграции из Южного Каспия, а с другой стороны – в нормальные и теплые зимы он образует здесь «аборигенной формы», а глубоководная часть среднего Каспия входит в состав зимнего ареала, наряду с глубоководьем Южного Каспия. Соответственно в Южном Каспии *Mnemiopsis leidyi* присутствует постоянно в течение всего года в не зависимости от суровости зим.

Размерно-возрастной состав популяции. В южном Каспии мелкоразмерная группа ($L = 1,0 \div 10,0$ мм) популяции в основном представлена: молодью, личинками, яйцами. В холодное время года (зимой и весной) в составе популяции мелкоразмерные особи *Mnemiopsis leidyi* преобладают, достигая 98% от биомассы (рис. 5). Подобное соотношение размерных групп по численности характерно для ядра популяции в период пика размножения. С началом вегетационного сезона (с июня по ноябрь) доля мелкоразмерных особей в составе биомассы мнемииопсиса уменьшается примерно в 2 раза (до 37-63%). Однако летом на западе Северного и Среднего Каспия *Mnemiopsis leidyi* продолжает интенсивно размножаться, о чем говорит высокая численность яиц и личинок.

Стратегия развития популяции гребневика. Основываясь на концепции «r-стратегии развития» короткоциклических видов (Стаут и др., 2009), а так же исходя из сезонных особенностей годового цикла развития и данных многолетней динамики каспийской популяции *Mnemiopsis leidyi* (табл.; рис. 6) можно сделать заключение – что в отличие от Южного Каспия, уровень развития тех частей популяции, которые обитают в Северном и Среднем Каспии еще не достигли уровня поддерживающей емкости среды данных районов моря. Следовательно, с доста-



точно высокой степенью вероятности можно говорить об увеличении на их акватории численности *Mnemiopsis leidyi* в 2013-2014 гг., а так же расширении площади летнего ареала за счет восточной части Северного Каспия.

В начале вегетационного периода для проникновения и интенсивного развития мнемипсиса в Северном и Среднем Каспии благоприятными условиями среды являются: теплая зима, преобладание южных и юго-западных ветров, значительное сокращение пресноводного стока Волги и т.п.

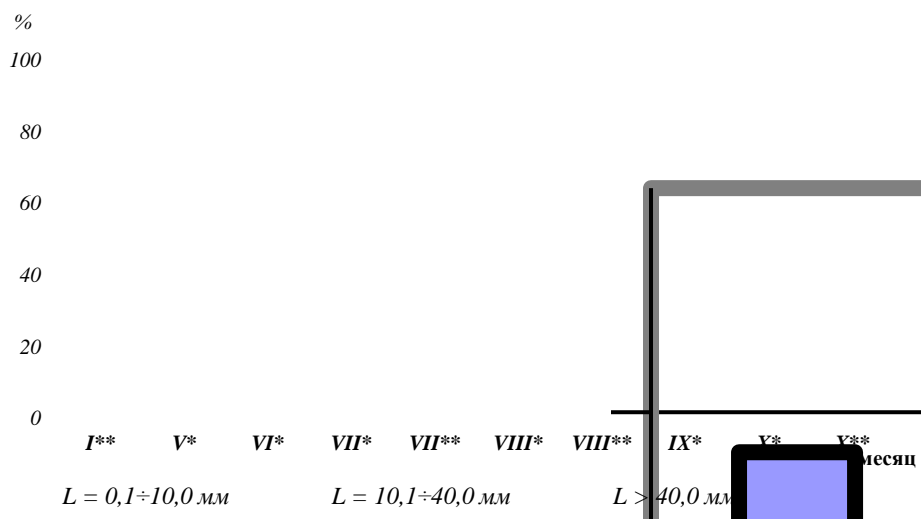


Рис. 5. Внутригодовая динамика размерно-возрастного состава (% от биомассы) скоплений гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Южном Каспии (* - 2001 г.; ** - 2002 г.).

Таблица №1

Средняя численность ($N_{ср.}$, экз./м³) и биомасса ($БМ_{ср.}$, г/м³) *Mnemiopsis leidyi* в основных районах Каспийского моря в период годового пика развития популяции (при «типичном» способе отбора выборки из генеральной совокупности)

| Год | Северный Каспий | | Средний Каспий | | Южный Каспий | | Средняя по морю | |
|------|-----------------|------------|----------------|------------|--------------|------------|-----------------|------------|
| | $N_{ср.}$ | $БМ_{ср.}$ | $N_{ср.}$ | $БМ_{ср.}$ | $N_{ср.}$ | $БМ_{ср.}$ | $N_{ср.}$ | $БМ_{ср.}$ |
| 2001 | 108 | 35,7 | 207 | 14,4 | 348 | 8,1 | 222 | 19,4 |
| 2002 | 102 | 20,7 | 257 | 10,9 | 523 | 18,9 | 294 | 16,8 |
| 2003 | 578 | 42,7 | 305 | 20,7 | 238 | 16,0 | 467 | 26,5 |
| 2004 | 327 | 39,9 | 498 | 32,7 | 22 | 6,4 | 343 | 26,3 |
| 2005 | 153 | 35,0 | 54 | 6,7 | 59 | 7,0 | 89 | 16,2 |
| 2006 | 201 | 21,9 | 179 | 25,0 | 40 | 10,2 | 140 | 19,9 |
| 2007 | 540 | 64,0 | 314 | 36,1 | *34 | *8,1 | 296 | 36,1 |
| 2008 | 818 | 37,0 | 230 | 10,4 | 33 | 2,2 | 360 | 16,5 |
| 2009 | 656 | 24,7 | 195 | 9,9 | **38 | **6,8 | ***296 | ***13,8 |
| 2010 | 671 | 41,9 | 246 | 18,8 | **35 | **5,7 | ***317 | ***22,1 |
| 2011 | **715 | **34,5 | **224 | **13,0 | **35 | **4,9 | ***324 | ***17,5 |

Условные обозначения:

$N_{ср.}$ - средняя численность, экз./м³; $БМ_{ср.}$ - средняя биомасса, г/м³;

2002; 2003; 2004 и 2008 - годы пиков численности развития популяции *Mnemiopsis leidyi*, соответственно: в Южном Каспии, в целом по Каспийскому морю; в Среднем Каспии и в Северном Каспии;

* - по материалам совместной съемки с АзерНИИРХ;

** - по средним значениям периода стабилизации популяции *Mnemiopsis leidyi* в Южном Каспии;

*** - с учетом стабильности развития популяции *Mnemiopsis leidyi* в Южном Каспии.

Летом наличие апвеллинга у восточного побережья Среднего Каспия является причиной зоны пониженных температур, сдерживающим дальнейшее распространение *Mnemiopsis leidyi* в Северный Каспий вдоль восточного побережья.

В различных районах моря, уровень развития популяции не однороден. Данные монито-



ринговых исследований 2001-2011 гг. (рис. 6) показали, что популяции мнемипсиса в Каспийском море, что его межгодовая динамика численности подчиняется общим закономерностям флуктуации вселенцев с *r-стратегией* (рис. 7) (Карпевич А.Ф., 1975; Стаут и др., 2009).

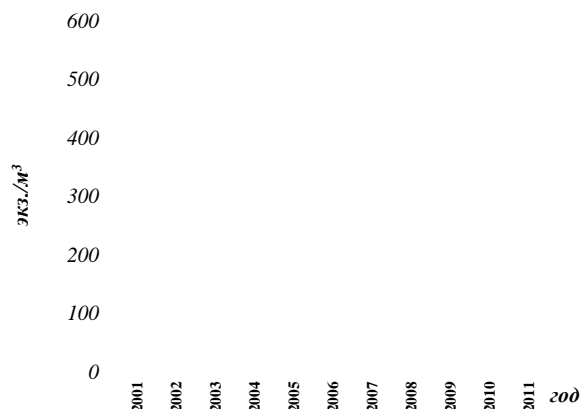
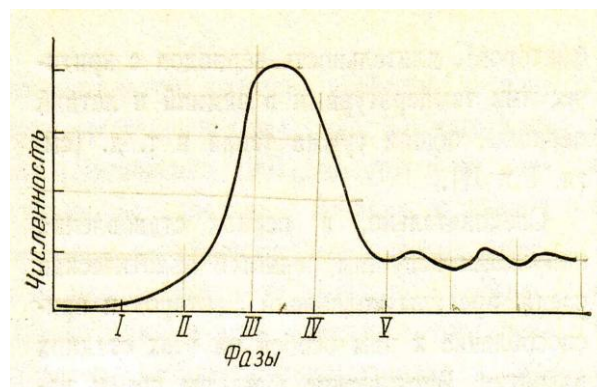


Рис. 6. Динамика численности (экз./м³) популяции *Mnemiopsis leidyi* в Южном Каспии



Фазы:

- I – выживания особей (199?-1999 гг.);
- II – размножения и нарастания численности (2000-2001 гг.);
- III – взрыва численности (2002-2003 гг.);
- IV – установления биотических отношений (2004 г.);
- V – натурализации (с 2005 г.).

Рис. 7. Изменения численности популяций акклиматизантов (Карпевич А.Ф., 1975)

При снижении и стабилизации численность субпопуляции *Mnemiopsis leidyi* в Южном Каспии (рис. 6), в Среднем и Северном Каспии они имеют по-прежнему высокий уровень развития. Так, в 2009 г. – 656 экз./м³, 2010 г. – 671 экз./м³, а 2011 г. – 715 экз./м³ (табл.; рис. 8).

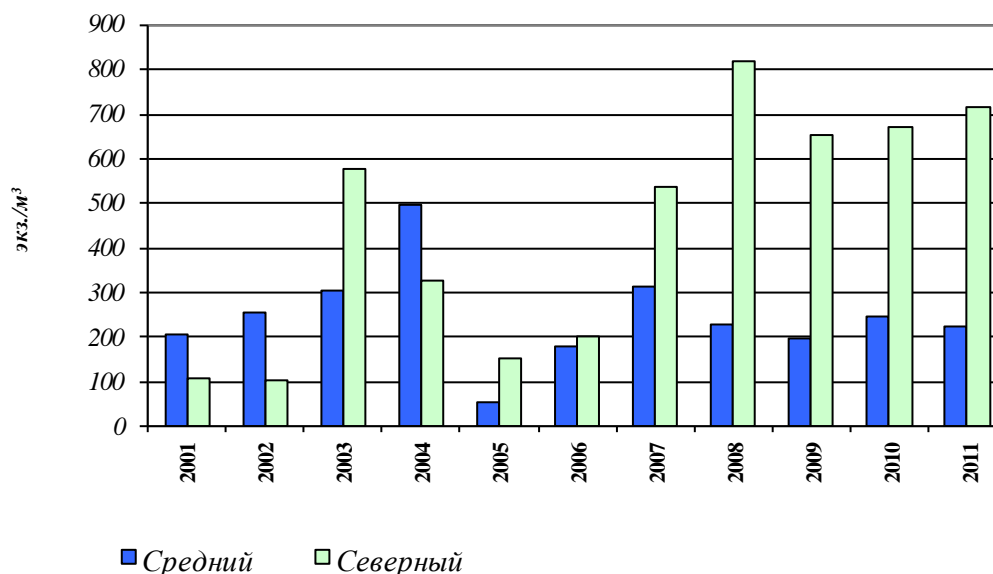


Рис. 8. Многолетняя динамика средней численности (экз./м³) популяции *Mnemiopsis leidyi* в Среднем и Северном Каспии

Заключение

Начальный этап годового цикла развития популяции *Mnemiopsis leidyi* приходится на зимний период. В это время распределение имеет «зимний» тип, это когда популяции в основном сосредоточена в открытой части Среднего и Южного Каспия, где он зимует в районах над глубинами более 200 м, а 100% скоплений представлено мелкоразмерной группой.

С апреля по июль наблюдалось интенсивное распространение мнемипсиса из районов зимовки.



Основной путь распространения мнемипсиса протекает вдоль западного побережья Среднего Каспия, только к июлю первые особи гребневика достигали Северного Каспия.

В годовом цикле развития каспийской популяции гребневика наблюдается один пик развития – в августе-сентябре, о чем свидетельствует максимальная численность и биомасса, а также площадь ареала (90-95 % акватории моря) популяции. При таком «летнем» типе распределения образуется два эпицентра повышенных концентраций – в западной части мелководного Северного Каспия и на восточном мелководье Южного.

В октябре-ноябре с началом понижения температуры продукционного слоя моря (0-50) начинался этап регрессии популяции – сокращение площади ареала, уменьшение общей численности и биомассы. В Северном Каспии интенсивное охлаждение мелководья приводило к полному отмиранию *Mnemiopsis leidyi*.

Летом основная часть популяции мнемипсиса сосредоточена над слоем температурного скачка. Под термоклином (глубине более 35 м) его концентрация резко сокращается. Осенью, с разрушением термоклина, гребневик проникал в более глубокие горизонты моря (до 100 м).

Вселенец *Mnemiopsis leidyi* является короткоциклическим видом, следовательно, стратегия развития его популяции в «новом» водоеме классифицируется как «*r-стратегия*». Т.е., в фазе максимального развития достигается точка экстремума, когда из-за уменьшения пищевых ресурсов экспоненциальный тип кривой роста популяции становится невозможен (Стаут и др., 2009), и наблюдается резкий спад численности вида с дальнейшей стабилизацией.

В Южном Каспии уровня развития популяции *Mnemiopsis leidyi* уже достиг уровня поддерживающей емкости среды, и с 2004 г. начался его спад. В настоящее время наблюдается стабилизация (нулевой рост), т.е., процесс скорость размножения *Mnemiopsis leidyi* уравнивается его смертностью (Грин и др., 1990).

В Северном и Среднем Каспии в отличие от Южного Каспия, уровень развития субпопуляций еще не достиг уровня поддерживающей емкости среды данных районов моря и соответственно, здесь в ближайшие годы еще будут наблюдаться высокие концентрации скоплений *Mnemiopsis leidyi*.

Библиографический список

1. Стаут У., Грин Н., Тейлор Д. Биология: В 3-х томах. Т. 1.: Пер. с англ./Под ред. Р.Сопера. – М.: Мир, 2009. -325 с.
2. Камакин А.М. Основные условия формирования каспийской популяции *Mnemiopsis leidyi*. В сб.: Актуальные проблемы современной науки: Тр. 1-го Международного форума (6-й Международной конференции). Естественные науки. Ч. 13: Экология / Науч. ред. Проф. А.С.Трунин, С.Н.Егоров, О.Е.Мироненко. – Самара: Изд-во СамГТУ, 2005. С. 57-65.
3. Камакин А.М., Ушивцев В.Б., Николаев Г.Ю. Вертикальное распределение гребневика мнемипсиса в Каспийском море в 2004 г. В сб.: Тр. КаспНИРХа. Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2004 г. - Астрахань: Изд-во КаспНИРХа, 2005. С. 174-178.
4. Карпевич А.Ф. Избранные тр.: в 2-х томах / Т. 2. Акклиматизация гидробионтов и научные основы аквакультуры. – М.: Изд-во ВНИРО, 1998. – 870 с.

Bibliography

1. Stout, W., Green, N., Taylor, D. 2009. Biology: in Three Volumes. Vol. 1. Ed. R. Soper. Mir. Moscow. 325 p.
2. Kamakin, A.M. 2005. Main conditions of development of the *Mnemiopsis leidyi* Caspian population. Pp. 57-65. In: Topical problems of modern science: Proceedings of the First International Forum (the Sixth International Conference). Natural Sciences. Part 13: Ecology. Ed. Prof. A.S. Trunin, S.N. Yegorov, O.E. Mironenko. SamSTU Press. Samara.
3. Kamakin, A.M., Ushivtsev, V.B., Nikolaev, G.Yu. 2005. Vertical distribution of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea in 2004. Pp. 174-178. In: CaspNIRKh Transaction. Fisheries Investigations in the Caspian Sea: Results of Research in 2004. CaspNIRKh Press. Astrakhan
4. Karpevich, A.F. 1998. Selected Works: in Two Volumes. Vol. 2. Acclimatization of hydrobionts and scientific bases of aquaculture. VNIRO Press. Moscow. 870 p.