

УДК 593.8:591 12(262.5)

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА ЧЕРНОМОРСКОГО ГРЕБНЕВИКА *MNEMIOPSIS LEIDYI* AGASSIZ, 1865*

Минкина Н.И.

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН»,
г. Севастополь, Российская Федерация,
e-mail: niminkina@yandex.ru

Разработан метод мониторинга «благополучия» пелагиали на основании оценки пространственной вариабельности уровня энергетического обмена массовых видов зоопланктона. Метод предполагает исключение составляющих разброса измеряемых величин интенсивности дыхания, связанных с его суточным ритмом и условиями эксперимента. Влияние гетерогенности среды описывается оставшейся компонентой изменчивости интенсивности дыхания данного вида.

На основе выполненных экспериментов с использованием этого метода получены векторные поля отклонений уровня энергетического обмена у гребневика-вселенца *M. leidyi*. от статистической «нормы», рассчитанной для северной половины Черного моря. Выявлены основные факторы, определяющие характер и уровень физиологического «отклика» молоди и половозрелых особей этого гребневика на комплекс изменений, происходящих в среде и в ходе сезонной сукцессии планктона. Таковыми являются кормовые условия, орографический фактор и активность процесса размножения популяции.

Выявляемая пространственная изменчивость вектора и уровня энергетического обмена у отдельных групп зоопланктона (например, копепод, личинок моллюсков и рыб и т.п.) может служить показателем уровня ингибирующего влияния на них негативных факторов среды, в том числе загрязнения. Метод может быть также полезен для оконтуривания границ воздействия поллютантов на гидробионтов.

Ключевые слова: Черное море, мнемипсис, энергетический обмен, суточный ритм, пространственная вариабельность, неоднородность среды

Введение

Характеристики жизнедеятельности массовых видов водных организмов дают наиболее быстрый отклик на изменения качества среды обитания. В частности, это относится к величине энергетического обмена пойкилотермных организмов как к интегральному показателю их физиологического состояния. Огромный объем данных, накопленных к настоящему времени, свидетельствует о большой вариабельности дыхания у планктонных животных (Hemmingsen, 1960; Суценья, 1972; Ивлева, 1981; Павлова, 1987). Обычно эти данные представляют собой средние за время экспозиции величины стандартного обмена у взрослых особей. Но процедура измерений стандартного обмена планктонных животных строго не определена, результаты очень вариабельны и причины этого мало изучены с экологических позиций (Павлова, 1987). Противоречивы и недостаточны данные о суточной и сезонной изменчивости уровня дыхания зоопланктеров как на организменном, так и на популяционном уровнях. Малочисленны данные о величинах обмена у молоди зоопланктона, наиболее чувствительной к загрязнению. Не существует методик определения пространственной вариабельности энергетического обмена гидробионтов. Показатель электрон-транспортной активности, который предполагалось использовать для оценки уровня

* Работа выполнена в рамках проекта «ЭКОМОНОК» государственной программы ГКНТ СССР «Глобальные изменения природной среды и климата». Комплексные экспедиции финансировались Министерством охраны окружающей природной среды Украины. Исследования были также поддержаны бюджетной темой РАН АААА-А18-118021490093-4.

дыхания популяций зоопланктона, характеризует пул митохондрий организма, то есть его предельные энергетические возможности (Våmstedt, 1980). Остается неизвестным, как эти возможности реализуются в конкретных условиях обитания гидробионтов. В результате в настоящее время применимость метаболической теории в экологии гидробионтов вызывает сомнения у некоторых исследователей (Tilman et al., 2004; Alcaraz, 2016). Но необходимость оценить взаимосвязи функциональных характеристик планктона и особенностей функционирования экосистем по-прежнему является очень актуальной (Calow, 1987; Brown et al., 2004; Kearney, Porter, 2009; de Bello et al., 2010; Allen, Polimene, 2011; Barneche et al., 2014; Hébert et al., 2016).

Важно оценить, каково суммарное воздействие пищевых условий и/или загрязнения пелагиали на физиологическое состояние массовых видов планктонных организмов – криля, желтелых организмов, копепод, личинок рыб. Не менее важным является и решение обратной задачи: на основании оценки физиологического состояния популяций массовых видов планктона выявить области обследуемой акватории, неблагоприятные для их жизнедеятельности и/или наиболее подверженные загрязнению.

С целью получения данных, заполняющих эти пробелы, впервые был разработан оригинальный метод биологического мониторинга популяций зоопланктона на основании оценки пространственной изменчивости уровня их энергетического обмена в условиях гетерогенной среды (Минкина, 2007).

Представляются важными следующие вопросы: 1) каковы основные причины и механизмы большого разброса результатов измерения величин дыхания у планктонных гидробионтов; возможности их устранения и формализации процедуры измерения; 2) как соотносятся поля абиотических (например, содержания поллютантов), структурных, функциональных характеристик автотрофного звена с полями функциональных показателей гетеротрофных звеньев в морских сообществах, в данной статье – с уровнем энергетического обмена.

Исследования в данном направлении представляют интерес для объективной оценки состояния окружающей среды, влияния ее на популяции массовых видов планктона и принятия обоснованных решений по оптимальному использованию акваторий.

Материалы и методы

Предлагается оригинальная методика оценки временной и пространственной изменчивости интенсивности дыхания планктонных животных, включающая схему экспериментов и метод анализа результатов. Исследования последних лет показали, что нельзя игнорировать влияние на уровень дыхания гидробионтов плотности посадки организмов в респирометры, или, точнее, производной от нее величины – концентрации живой массы (Хайлов, Попов, 1983; Попов, 1987; Павлова, 1987; Boaden, 1989; Минкина, Павлова, 1995; Minkina et al., 1996; Хайлов и др., 1999; Минкина и др., 2006; Barneche et al., 2014). Было показано, что плотностная регуляция физиологических функций гидробионтов в эксперименте связана с изменением поведенческих реакций и ингибированием процессов жизнедеятельности метаболитами самих животных. Переменные величины концентрации массы, характеризующей суммарный эффект взаимовлияния особей в опыте, – одна из основных причин значительной вариабельности результатов измерения дыхания планктонных организмов, традиционно не учитываемая. Установлено, что с увеличением концентрации массы в эксперименте снижается интенсивность энергетического обмена у разных групп водных организмов (Хайлов, Попов, 1983; Попов, 1987; Павлова, 1987; Boaden, 1989; Минкина, Павлова, 1995; Minkina et al., 1996; Хайлов и др., 1999; Минкина и др., 2006; Glazier, 2006).

Значимость этой зависимости значительно выше, чем традиционно изучаемой зависимости интенсивности дыхания от индивидуальной массы тела животных. Известно, что показатели степени регрессионных уравнений, описывающих эти два типа зависимостей, имеют значения: от массы тела около $(-0,2) - (-0,25)$, от концентрации массы в пределах $(-0,6) - (-0,8)$.

Другим фактором, способным существенно влиять на величины энергетического обмена, является суточные ритмы физиологических процессов и поведения гидробионтов. Например, у черноморских копепод суточный ритм меняется на разных стадиях развития вида в онтогенезе, но сохраняется и характерен внутри жизненных форм, которые могут объединять несколько последовательных стадий развития (Петипа, 1967; Kjørboe, Hirst, 2014). Последнее обстоятельство позволяет без большой погрешности пересчитывать величины дыхания, измеренные у особей одного вида, но с разными размерами, принадлежащих к одной жизненной форме, к средней массе тела. Это делает возможным формировать общую выборку значений интенсивности энергетического обмена. Суточный ритм дыхания может оцениваться статистическим трендом, который может быть выделен в такой выборке величин энергетического обмена для особи со средними размерами в данной жизненной форме, полученных в разное время суток (Самышев, 1991; Минкина, Павлова, 1995; Minkina et al., 1996;). Наименее трудоемким методом измерения величин энергетического обмена, обеспечивающим необходимый для статистических расчетов объем данных, является полярографический метод. Кроме того, регистрация динамики процесса потребления кислорода позволяет судить о физиологическом состоянии организмов во время эксперимента, наличии стресса и избегать связанных с этим погрешностей (Самышев и др., 1980; Ikeda, 1980; Ивлева, 1981; Самышев, 1991; Минкина, Павлова, 1995; Minkina et al., 1996; Минкина, 2017).

Таким образом, при анализе результатов экспериментов предлагается применить схему расчетов, описанную нами ранее (Минкина, Павлова, 1995; Minkina et al., 1996; Минкина и др., 2006; Минкина, Самышев, 2009). Используется показатель концентрации живой массы, который рассчитывается по формуле:

$$C_w = N \times W / V, \quad (1)$$

где N – число организмов в респирометре, W – масса тела особи, V – объём респирометра.

Величина дыхания при постоянной температуре в опыте рассматривается как функция концентрации живой массы, индивидуальной массы тела особей и времени суток. Величины интенсивности обмена пересчитывается по формуле:

$$\frac{R_o}{W} = \frac{R}{W} \times \left(\frac{C_w}{C_o}\right)^{b_1}, \quad (2)$$

где C_o – выбранная для анализа постоянная величина концентрации массы, R_o/W – приведенное значение интенсивности дыхания, R/W – измеренное значение, b_1 – показатель степени в регрессионном уравнении вида $R/W = a_1 C_w^{-b_1}$. Принимая во внимание связь интенсивности дыхания с массой тела ($R/W = a_2 W^{-b_2}$), величины R_o/W пересчитываются для средней индивидуальной массы W_{av} в выбранных размерных классах организмов:

$$\frac{R'}{W} = \frac{R_o}{W} \times \left(\frac{W}{W_{av}}\right)^{-b_2}, \quad (3)$$

где R'/W – нормированные по параметрам массы значения интенсивности дыхания.

Величины, принадлежащие разным кривым динамики дыхания, полученным в различных точках исследуемой акватории, после нормирования могут быть использованы для выделения суточного тренда. Пространственный масштаб исследований определяет и шаг оценки суточного ритма дыхания животных. Для мезомасштабной шкалы достаточно выбрать интервал порядка одного часа. Для каждого часа суток формируются выборки из текущих нормированных значений кривых динамики энергетического обмена, полученных в различных узлах полигона на обследуемой акватории (процедура осреднения по пространству). Рассчитываются средние значения по всему полигону для каждого часа суток. Их совокупность образует тренд дыхания данного вида или жизненной формы (процедура осреднения по времени). Эта методика была использована нами ранее для оценки суточного ритма дыхания черноморского гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidy* Agassiz, 1865 (Минкина, Павлова, 1995).

В качестве примера применения предлагаемого метода мы использовали данные об энергетическом метаболизме гребневика *Mnemiopsis leidy*, вселившегося в Черное море с конца 1980-х годов и давшего катастрофическую вспышку численности к 90-м годам (Шушкина, Виноградов, 1991). Период исследований интересен тем, что в экосистему Черного моря еще не внедрился другой хищный гребневик-иммигрант – *Beroe ovata*, питающийся мнемииопсисом.

Данными послужили результаты экспериментов с половозрелыми особями и молодью *M. leidy* в ходе двух выполненных по единой сетке станций комплексных сезонных съемок на судах Украинского научного центра экологии моря (УкрНЦЭМ, г. Одесса) в северной половине Черного моря, охвативших экономзоны Украины, России и Грузии (в 58 рейсе НИС «Г. Ушаков» в мае 1992 г. и 61 рейсе НИС «Э. Кренкель» в сентябре 1992 г). В этих экспедициях был накоплен уникальный массив информации о состоянии экосистемы Черного моря, включающий в себя комплекс гидрофизических, гидрохимических и гидробиологических наблюдений (Мединец и др., 1994; Грузов и др., 1994), который позволяет интерпретировать результаты, полученные нами предложенным методом. Абиотические характеристики среды приводятся по данным УкрНЦЭМ и переданы нам в порядке обмена по Договору о научном сотрудничестве ИнБЮМ и УкрНЦЭМ.

Гребневиком вылавливали из верхнего перемешанного слоя сетью ДЖОМ (Джеди, океаническая модель), оборудованной мельничным газом № 23. Эксперименты выполняли при температуре обитания гребневиком – в мае при 14°C, в сентябре при 23°C. Сразу после вылова животных пересаживали в сосуды с фильтрованной водой, где держали около 2 ч для освобождения кишечника. Респирометры заполняли водой, профильтрованной через мембранные фильтры с диаметром пор до 3 мкм. В воду добавляли смесь антибиотиков в концентрации 25 мг/л. Содержание кислорода в опытах определяли полярографическим методом с использованием платиново-хлор-серебряных закрытых электродных систем типа Кларка. Датчики кислорода и температуры подключались к оксиметрам КЛ-115 и АК-04 с цифровой индикацией, показания которых непрерывно регистрировались на ленте самописца КСП-4. Перемешивание воды в респирометрах обеспечивала электрическая качалка (shuttle), на которой помещалась термостатирующая кювета с опытными сосудами. Датчики калибровали методом Винклера, пробы титровали на бюретке с ценой деления 0,02 мл. Постоянная времени используемых датчиков (максимальное время установления показаний) с тефлоновой мембраной толщиной 5 мкм не превышала 15 мин.

Поскольку не было обнаружено сезонных различий в уровне дыхания черноморского мнемииопсиса, кроме связанных с разницей температур обитания (Павлова, Минкина, 1995), все величины интенсивности энергетического метаболизма приведены к температуре 23°C. При расчетах были использованы значения

коэффициентов Q10 для Coelenterata: для интервала температур 10–15°C – 2.20, 15–20°C – 2.13, 20–25°C – 2.05 (Ивлева, 1981).

Впервые нами была определена зависимость интенсивности дыхания мнемииопсиса от плотности посадки особей в респирометры (рис. 1). Зависимость интенсивности дыхания мнемииопсиса от их индивидуальной сухой массы тела по нашим определениям представлена на рис. 2.

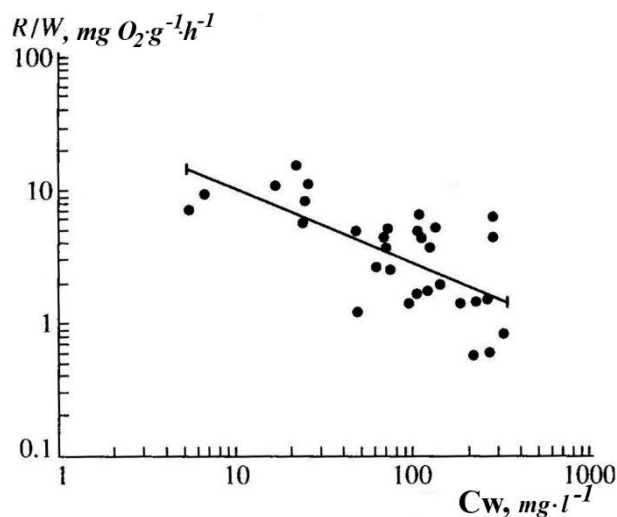


Рис. 1. Зависимость интенсивности дыхания черноморского *Mnemiopsis leidyi* (R/W , мг O_2 г сухого веса $^{-1}$ ·ч $^{-1}$) от концентрации живой массы C_w (мг сухого веса л $^{-1}$) в опытах по (Минкина, Павлова, 1995). $R/W=36,22 C_w^{-0,56+0,11}$, число измерений $n=31$, коэффициент корреляции $r^2=0.454$.

Показатель степени уравнения зависимости интенсивности дыхания мнемииопсиса от концентрации сухой массы в опытах равен 0,56, тогда как показатель степени в уравнении зависимости скорости дыхания (values of respiration rate) равен 0,89, а для интенсивности дыхания (specific respiration rates) – 0,11 (рис. 2 А). Т.е., зависимость интенсивности дыхания у мнемииопсиса от экспериментальной концентрации живой массы оказалась более сильной, чем от индивидуальной массы тела. Показатель степени в уравнении последней зависимости (рис. 2 А, В) не подчиняется закону $3/4$ (Minkina et al., 1996; Минкина и др., 2006; Dodds et al., 2001; Glazier, 2006; Минкина, Самышев, 2009; Alcaraz, 2016).

С учетом этой зависимости, после приведения данных к одной температуре – 23°C (в мае опыты выполнялись при 14°C), для выбранной базовой величины плотности посадки (100 мг сухого веса л $^{-1}$) были рассчитаны суточные тренды интенсивности дыхания для трех модальных классов этого гребневика: личинок от 0,55 до 5 мм, молоди и взрослых особей длиной 7,7–20 мм и 20–47 мм на всем полигоне (Минкина, Павлова, 1995), используя данные, полученные весной и осенью (табл 1, рис. 3).

Метод предполагает последовательное исключение составляющих разброса измеряемых величин дыхания, связанных с условиями эксперимента. Средняя за сутки величина энергетического обмена вида, рассчитываемая по тренду, принимается за «норму» ($R/W_{100\%}$). Влияние конкретной океанографической ситуации на состояние популяций планктона описывается оставшейся компонентой вариабельности интенсивности метаболизма организмов данной видовой принадлежности. Рассчитываются величины отклонений (в %) средних результатов за интервал времени T экспериментов (R/W_{av}), выполненных в различных узлах сетки станций, от средней величины в выделенном для всего полигона тренду за этот же интервал времени (R/W_T), отнесенных к полученной «норме» для всей обследуемой акватории:

$$\Delta = \left(\frac{R'}{W_{av}} - \frac{R'}{W_T} \right) / \frac{R'}{W_{100\%}}, \quad (4)$$

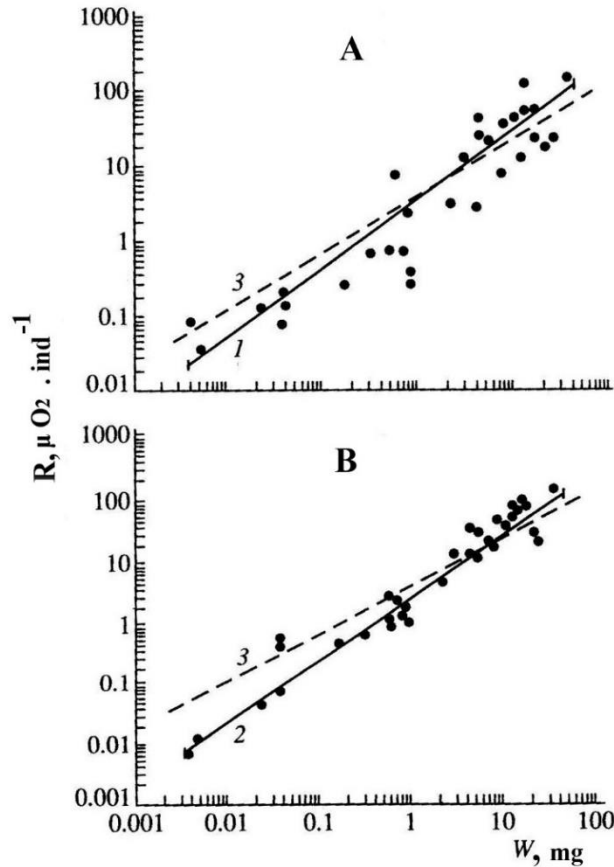


Рис. 2. Связь скорости дыхания черноморского *M. leidy* (R , $\mu\text{O}_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) и сухой массой тела W при 23°C по (Минкина, Павлова, 1995). А – параметр Cw – переменная величина; В – $Cw = C_0 = 100 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$. 1 – $R = 3,20W^{(0,89+0,07)}$, $n=31$, $r^2=0,963$; 2 – $R_0 = 2,64W^{(0,98+0,05)}$, $n=31$, $r^2=0,936$; 3 – общее уравнение стандартного обмена (у Coelenterata и Stenophora при 16°C (Ивлева, 1981, табл. 9), приведенное к 23°C : $R = 3,82 W^{0,752}$.

Таблица 1.

Суточная изменчивость уровня энергетического обмена гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidy* в северной части Черного моря при температуре 23°C

Время суток	Личинки, сухая масса тела менее 0,5 мг. Ср. = 0,081 мг				Взрослые гребневики, размерная группа от 0,5 до 5 мг. Ср. = 2,099 мг				Взрослые гребневики с массой тела более 5 мг. Ср. = 15,862 мг			
	R/Ср.	n	σ	$\pm t_{\alpha}$	R/Ср.	n	σ	$\pm t_{\alpha}$	R/Ср.	n	σ	$\pm t_{\alpha}$
0	4,26	8	3,15	1,83	3,98	7	2,43	1,51	1,63	4	1,52	1,25
1	2,62	8	0,91	0,53	2,69	11	1,53	0,76	10,85	4	17,29	14,22
2	2,94	8	1,87	1,09	1,40	8	1,18	0,68	-	-	-	-
3	4,93	8	3,05	1,77	0,58	8	0,54	0,32	-	-	-	-
4	3,95	8	3,73	2,17	1,04	8	0,86	0,50	-	-	-	-
5	4,27	2	4,36	5,07	1,32	2	0,40	0,46	-	-	-	-
6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10	5,77	4	6,82	5,61	5,48	6	1,72	1,15	-	-	-	-
11	5,23	8	4,68	2,72	2,85	16	3,38	1,39	2,66	2	0,38	0,44
12	7,35	8	8,64	5,02	1,64	16	1,39	0,57	1,20	4	0,80	0,66
13	6,66	11	5,71	2,83	2,71	20	2,77	1,02	4,70	6	6,84	4,59

Время суток	Личинки, сухая масса тела менее 0,5 мг. Wср. = 0,081 мг				Взрослые гребневики, размерная группа от 0,5 до 5 мг. Wср. = 2,099 мг				Взрослые гребневики с массой тела более 5 мг. Wср. = 15,862 мг			
	R/Wср.	n	σ	$\pm t_{\alpha}$	R/Wср.	n	σ	$\pm t_{\alpha}$	R/Wср.	n	σ	$\pm t_{\alpha}$
14	9,38	10	11,55	6,01	5,92	22	6,55	2,30	3,98	12	4,52	2,14
15	6,70	7	11,14	6,93	2,98	20	4,40	1,62	5,54	21	5,64	2,02
16	5,05	16	6,56	2,70	2,35	20	2,61	0,96	5,35	25	5,44	1,79
17	6,29	16	10,14	4,17	2,64	21	2,06	0,74	3,38	19	4,93	1,86
18	5,56	13	8,68	3,96	3,98	12	4,90	2,33	3,20	17	3,04	1,21
19	0,70	4	0,51	0,42	2,48	12	1,72	0,82	2,90	8	2,01	1,17
20	3,64	2	-	-	3,10	13	1,54	0,70	5,19	8	2,03	1,18
21	-	-	-	-	4,12	14	4,00	1,76	3,83	8	4,31	2,51
22	-	-	-	-	7,62	6	5,32	3,57	11,94	5	2,40	1,76
23	12,48	8	4,76	2,77	2,45	4	2,48	2,04	3,54	4	2,57	2,11
Средне суточные величины	5,77	149	7,10	0,96	3,01	246	3,49	0,37	4,56	147	5,18	0,70

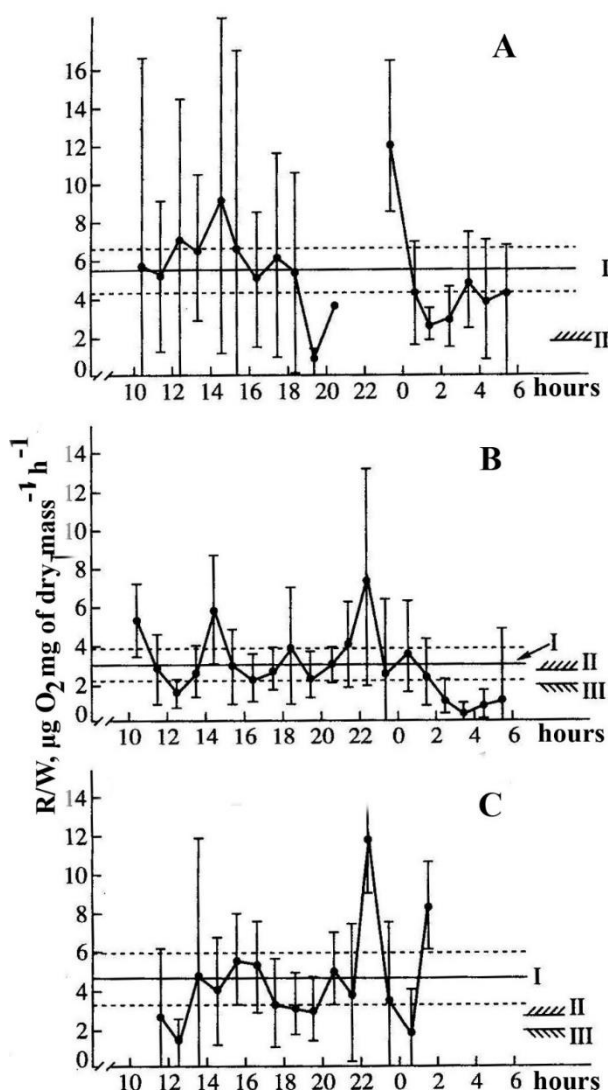


Рис. 3. Суточный ритм энергетического обмена черноморского *M. leidy* при выбранной базовой величине концентрации живой массы в опытах $Co = 100 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ по (Минкина, Павлова, 1995). I – среднесуточная величина интенсивности дыхания; пунктир – статистическая «норма», принятая за 100%. На рисунке нанесены ее доверительные интервалы при 95%-ном уровне значимости. Уровень II – величина, рассчитанная по уравнению (2); уровень III – величина, рассчитанная по уравнению (4). А – личинки; В – взрослые особи средних размеров; С – крупные особи.

Результаты исследований

На основании собственного массива данных (табл. 2) построены карты вариабельности уровня энергетического обмена личинок и половозрелых *M. leidy* в мае и сентябре 1992 г. (рис. 4, 5). Известно, что структура скоплений мнемииопсиса испытывает существенные сезонные колебания (Виноградов и др., 1992; Хорошилов, 1993; Грузов и др., 1994; Mutlu, 1999). E. Mutlu проанализировал распределение этого гребневика в разные сезоны с 1991 по 1995 годы в южной и юго-западных районах Черного моря. Он обнаружил, что максимумы биомассы мнемииопсиса приурочены к антициклоническим вихрям, а минимумы концентрации наблюдались в районах с циклоническим подъемом вод.

Нам удалось захватить диаметрально противоположные состояния популяции мнемииопсиса: от внезапной депрессии в марте-июле 1992 г. с доминированием младших возрастных групп и минимальной численностью над шельфом северо-западной части моря (по оценкам (Мединец и др., 1994) запас в северной половине моря составлял 4–16 млн. т) до мощной вспышки численности этого гребневика, связанной с активным размножением в мелководных районах моря. Численность его в северо-западной части Черного моря в сентябре 1992 г. достигала 1–2 тыс. экз. м⁻², а запас на исследованной акватории моря – 39 млн. т. В январе-феврале 1993 г. последовало снижение запаса гребневика до 10 млн. т.

На рисунках 4 и 5 приведены полученные нами поля отклонений от «нормы» (в % по отношению к ней) величин интенсивности энергетического метаболизма, измеренных в различных узлах сетки полигона и преобразованных согласно нашему методу. В мае (при очень низкой численности мнемииопсиса) наблюдалось ингибирование уровня энергетического метаболизма (ЭМ) у его половозрелых особей на всем полигоне с минимумами в приустьевом районе Дуная (на 100%), на свале глубин в антициклоническом образовании в Каламитском заливе (на 100%) и в прибрежной части Кавказского побережья между Туапсе и Сочи (на 120%). (рис. 4 А). Только в конвергентной зоне открытой части моря южнее Крыма (Георгиев и др., 1994), которая хорошо видна на карте распределения температура воды в верхнем перемешанном слое (рис. 4 D), выявлена практически «норма» уровня ЭМ у половозрелых крупных гребневиков (-1,7 %). Но именно в открытых районах моря, в основном в продуктивных конвергентных зонах над свалом глубин, сохраняется после массового размножения популяция в виде редких, но крупных половозрелых особей (Грузов и др., 1994).

В условиях мощной вспышки численности в сентябре (пик размножения) наблюдались обширные зоны повышенного уровня ЭМ личинок мнемииопсиса в мелководной северо-западной части и пониженного - в глубоководной части моря (рис. 5 В). Массовое размножение мнемииопсиса в Черном море начинается при прогреве поверхностных слоев до 20–22°C в прибрежной части моря, у Керченского пролива и устьев рек (Грузов и др., 1994). Выявленная область повышенного обмена гребневиков в восточной части моря до +90% от статистической «нормы» у этого пролива действительно ограничивается изотермами 20–23° (рис. 5 D). В других районах моря, где температура была уже ниже, нерест закончился, популяция была ослабленной (негативная направленность отклонений ЭМ от «нормы») вплоть до гибели отнерестившихся особей (Грузов и др., 1994). В северо-западной части моря минимумы уровня ЭМ половозрелых особей зарегистрированы в приустьевых районах Днепра (-70%) и Дуная (-60%).

Таблица 2

Пространственная изменчивость уровня энергетического обмена гребневника-вселенца *Mnemiopsis leidyi* в северной части Черного моря в мае и сентябре 1992 г. при температуре 23°C

№ станции	Координаты		Время проведения эксперимента	Средняя длина особей в опыте, мм	Средняя сухая масса особей в опыте, мг	Концентрация массы в опыте, мг/мл	Скорость ливания Р ₀ в опыте, мкг О ₂ /экз*ч	Интенсивность ливания R/W, мкг О ₂ . мг*ч				Отклонение от «горды», %
	Широта, °N	Долгота, °O						при перемене	величине Cw	Приведенная к Cw на 100 мкг/мл	Приведенная к средней массе	
Личинки, сухая масса тела менее 0,5 мг. Wср. = 0,081 мг, R/W _{100%} = 5,77 мкг О ₂ . мг*ч												
96 к	42,5	39	16 ⁰⁰ -23 ³⁰	2	0,04	60,7	0,1	2,56	1,94	1,97	4,25	-39,5
96 к	- "	- "	16 ⁰⁰ -19 ³⁰	3	0,18	139,0	0,33	1,88	2,25	2,22	4,4	-37,8
93 к	43,85	38,92	23 ⁰⁰ -5 ³⁰	0,55	0,003	5,4	0,1	24,47	5,4	5,74	5,06	11,8
93 к	- "	- "	23 ⁰⁰ -5 ¹⁵	0,5	0,003	24,4	0,04	8,38	3,81	4,04	5,06	-17,7
81 к	44,25	38	13 ¹⁵ -18 ⁰⁰	5	0,33	72,2	0,8	2,46	2,05	1,99	6,82	-83,7
21 к	43,5	35,02	10 ⁰⁰ -14 ¹⁵	2,5	0,02	23,8	0,14	5,72	2,58	2,64	6,88	-73,5
40.2 к	46	32,65	10 ⁰⁰ -14 ¹⁵	2	0,04	279,0	0,17	4,33	7,67	7,78	6,88	15,6
Взрослые гребневники, размерная группа от 0,5 до 5 мг. Wср. = 2,099 мг, R/W _{100%} = 3,01 мкг О ₂ . мг*ч												
97 к	42,13	40	1 ¹⁵ -6 ⁰⁰	9	0,9	267,0	0,51	0,57	0,98	1,00	1,41	-13,6
97 к	- "	- "	1 ¹⁵ -5 ³⁰	9	0,9	217,0	0,46	0,51	0,79	0,8	1,41	-20,3
81 к	44,25	38	13 ¹⁵ -18 ⁰⁰	7,7	0,73	67,2	2,93	4,01	3,22	3,29	3,32	-1,0
81 к	- "	- "	13 ³⁰ -18 ⁰⁰	20	4,63	16,7	49,2	10,61	3,92	3,86	3,32	17,9
66.1 к	44,95	36,9	14 ³⁰ -22 ¹⁵	7	0,59	21,6	9,03	15,30	6,53	6,69	3,91	92,4
24 к	44,98	30,98	11 ⁰⁰ -21 ⁴⁵	8,1	0,64	93,2	0,87	1,36	1,31	1,34	3,16	-60,5
21 к	43,5	35,02	10 ⁰⁰ -14 ¹⁵	7,7	0,55	106,0	0,94	1,73	1,78	1,83	3,72	-62,8
39 к	45,37	31,98	10 ⁰⁰ -18 ¹⁵	16	4,1	328,0	3,28	0,8	1,55	1,53	3,39	-61,8
55	43,5	34	10 ⁰⁰ -13 ⁴⁰	15	3,12	46,5	15	4,81	3,14	3,12	3,17	-1,7
25	44,5	31,2	17 ⁵⁵ -22 ³⁰	13	2,28	100,0	3,74	1,64	1,64	1,64	3,96	-77,1
35	43,5	32	20 ¹⁵ -1 ³⁰	18	4,64	108,0	29	6,24	6,46	6,36	4,17	72,8
Взрослые гребневники с массой тела более 5 мг. Wср. = 15,862 мг, R/W _{100%} = 4,56 мкг О ₂ . мг*ч												
77 к	43,5	37	16 ⁰⁰ -18 ³⁰	2,3	7,4	178	10	1,36	1,87	1,9	3,96	-45,2
77 к	- "	- "	15 ⁰⁰ -18 ⁴⁵	27,5	8,22	132	41,6	5,06	5,89	5,97	4,37	35,1
77 к	- "	- "	17 ³⁰ -18 ⁴⁵	38	26,4	47,6	2,4	0,09	0,06	0,06	3,31	-71,3
65 к	44,8	35	14 ¹⁵ -18 ⁴⁵	47	37,6	69,2	2,52	0,07	0,05	0,05	4,29	-93,0
53.1 к	44,58	34,5	11 ¹⁵ -14 ⁴⁵	17	5,31	105	0,71	0,13	0,14	0,14	3,14	-65,8
55 к	43,5	34	18 ⁰⁰ -21 ⁴⁰	38	13,6	25,4	1,83	0,13	0,06	0,06	3,78	-81,6
55 к	- "	- "	14 ³⁰ -16 ¹⁵	27	11,2	225	1,02	0,09	0,14	0,14	4,96	-105,7
39 к	45,37	31,98	11 ³⁰ -18 ⁰⁰	26,5	17,7	278	0,97	0,05	0,1	0,1	3,83	-81,8
81	44,25	38	15 ⁰⁰ -16 ⁴⁵	37,5	23	6,5	1,74	0,08	0,02	0,02	5,45	-119,1
20.1	45,5	30	13 ⁰⁰ -16 ⁰⁰	25	9,49	71,6	0,9	0,09	0,08	0,08	4,89	-105,5
25	44,5	31,2	17 ⁵⁵ -22 ¹⁵	32	16,26	122,9	1,34	0,08	0,09	0,09	5,41	-116,7
35	43,5	32	21 ⁴⁵ -1 ³⁰	30	14,13	109,8	1,21	0,09	0,09	0,09	5,86	-126,5

* индекс «к» - данные получены в сентябре на НИС «Э. Кренкель»

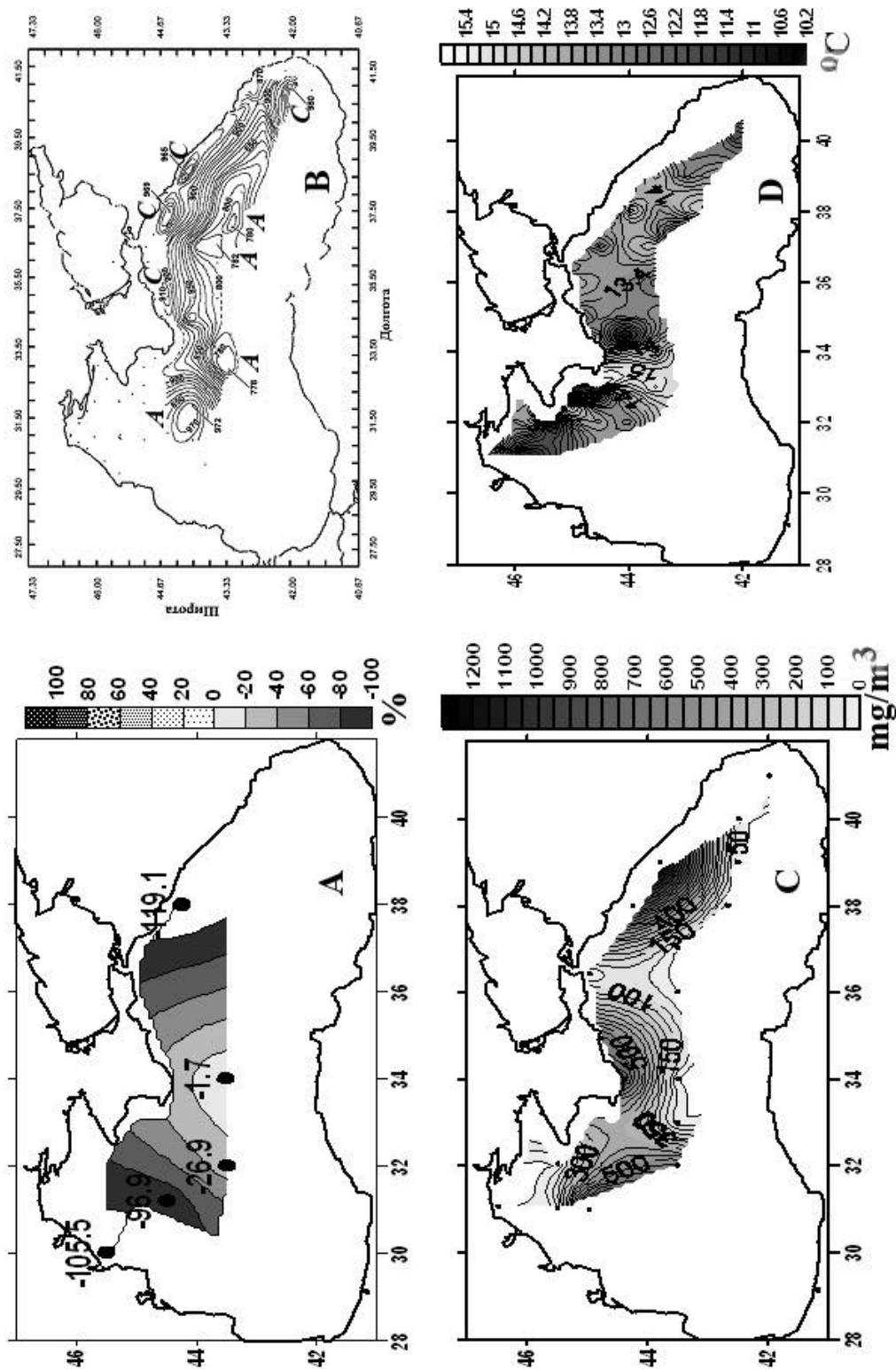


Рис. 4. Поле неоднородности энергетического метаболизма (в % отклонений от статистической «нормы») половозрелых *M.leidyi* (A) и его связь с гидродинамическими условиями (B, D) в мае 1992 г. В – распределение динамических высот (дин. мм) относительно горизонта 10 м по (Георгиев и др., 1994). С – распределение биомассы гребневиков в верхнем перемешанном слое (Грузов и др., 1994); D – распределение средневзвешенной температуры в верхнем перемешанном слое. Буквами А обозначены антициклоны, С – циклоны.

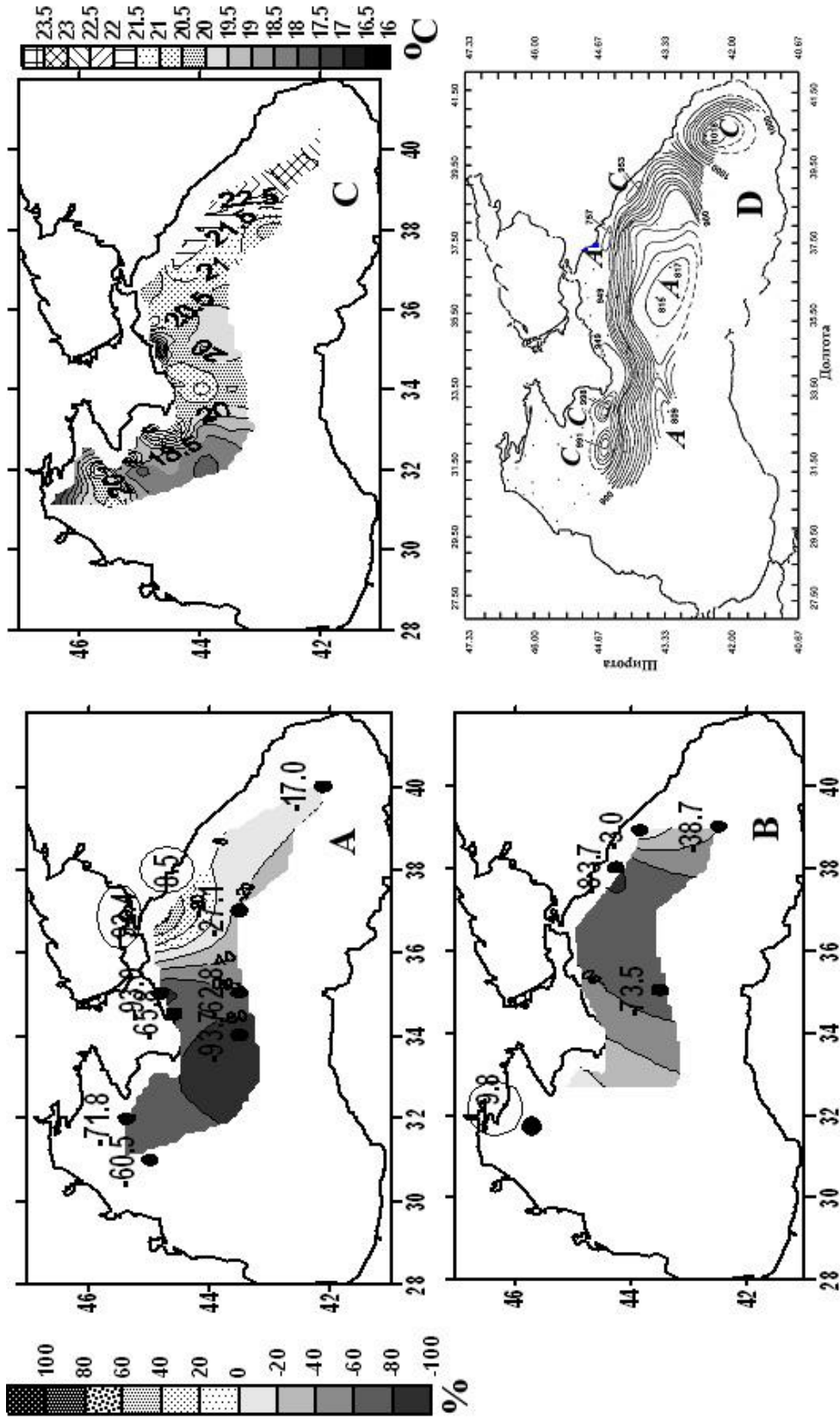


Рис. 5. Поля неоднородности энергетического метаболизма (в % отклонений от статистической «нормы») половозрелых (А) и личинок (В) *M. leidy* в сентябре 1992 г. и их связь с гидродинамическими условиями. С – распределение средневзвешенной температуры в верхнем перемешанном слое; D – распределение динамических высот (дин. мм) относительно горизонта 10 м по (Георгиев и др., 1994). На рис. 5 А позитивные значения отклонений энергетического метаболизма выделены кружками.

Выводы

Разработан метод мониторинга «благополучия» пелагиали на основании оценки пространственной вариабельности уровня энергетического обмена массовых видов зоопланктона. Метод предполагает исключение составляющих разброса измеряемых величин интенсивности дыхания, связанных с условиями эксперимента и суточным ритмом. Влияние гетерогенности среды описывается оставшейся компонентой изменчивости интенсивности дыхания данного вида.

На основе выполненных экспериментов получены векторные поля отклонений уровня энергетического обмена от статистической «нормы» у гребневика-вселенца в Черное море *M. leidy*.

Совместный анализ полей распределения абиотических характеристик среды северной половины Черного моря весной и осенью 1992 г. («до береговой период»), структурных параметров планктонного сообщества и отклонений уровня энергетического метаболизма черноморской популяции мнемипсиса позволил выявить основные факторы, определяющие характер и уровень физиологического «отклика» молоди и половозрелых особей этого гребневика на комплекс изменений, происходящих в среде и в ходе сезонной сукцессии планктона. Таковыми являются кормовые условия, орографический фактор и активность процесса размножения популяции.

Основным фактором, ингибирующим жизнедеятельность гребневику, является дефицит пищи, имеющий место во время зимней и ранневесенней фазы сезонной сукцессии планктонного сообщества. Негативная направленность отклонений энергетического метаболизма от «нормы» наблюдалась также у ослабленной после нереста части популяции мнемипсиса.

Таким образом, разработанный нами метод мониторинга на основании оценки пространственной вариабельности уровня энергетического обмена массовых видов зоопланктона позволяет получить интегральную оценку влияния на жизнедеятельность их популяций гетерогенных условий среды при разных сценариях развития планктонного сообщества.

Выявляемая пространственная изменчивость вектора и уровня энергетического обмена у отдельных групп зоопланктона (например, копепод, личинок моллюсков и рыб и т.п.) может служить показателем уровня ингибирующего влияния на них негативных факторов среды, в том числе загрязнения. Метод может быть также полезен для оконтуривания границ воздействия поллютантов на гидробионтов.

Список литературы

1. Ивлева И.В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. – Киев: Наук. думка, 1981.– 232 с.
2. Виноградов М.Е., Сапожников В.В., Шушкина Э.А. Экосистема Черного моря. – М.: Наук, 1992. 112 с.
3. Георгиев В.Т., Герасимов С.А., Попов Ю.И. Гидродинамическое состояние открытых вод северной половины Черного моря в 1992-1993 гг. // Исследование экосистемы Черного моря: Сб. науч.тр. (Министерство охраны окружающей природной среды Украины, Укр. науч. Центр экологии моря). – Вып.1. Одесса, 1994. С. 17–23.
4. Грузов Л.Н., Люмкис П.В, Нападовский Г.В. Исследования пространственно-временной структуры планктонных полей северной половины Черного моря в 1992-93 гг. / Исследование экосистемы Черного моря: Сб. науч.тр. (Министерство охраны окружающей природной среды Украины, Укр. науч. Центр экологии моря). – Вып.1. Одесса, 1994. С. 94–127.

5. Мединец В.И., Грузов Л.Н., Орлова И.Г., Василева В.Н., Попов Ю.И. Исследование годового цикла основных элементов экосистемы северной части Черного моря // Исследование экосистемы Черного моря: Сб. науч.тр. (Министерство охраны окружающей природной среды Украины, Укр. науч. Центр экологии моря).– Вып.1. Одесса, 1994. С. 12–16.
6. Минкина Н.И. Пространственная вариабельность уровня энергетического обмена зоопланктона (методика оценки) // Системы контроля окружающей среды. Средства, модели и мониторинг: Сб. науч. тр. – Севастополь, 2007. С.318–324.
7. Минкина Н.И. Основной энергетический обмен у массовых видов копепод / Механизмы образования скоплений и функционирования планктона в экосистемах Индийского океана / Т.С. Петипа (науч. ред.) и др.; [отв. ред. Э.З. Самышев]; Рос. акад. наук, Ин-т мор. биол. исслед. им. А.О. Ковалевского. – Белгород: КОНСТАНТА; Севастополь, 2017. Гл. 11, С. 268–291.
8. Минкина Н.И., Павлова Е.В. Суточные изменения интенсивности дыхания гребневика *Mnemiopsis leidy* в Чёрном море // Океанология. 1995. Т.35, № 2. С. 241–245.
9. Минкина Н.И., Павлова Е.В., Самышев Э.З., Гордина А.Д. Энергетический обмен икры, личинок и мальков черноморской камбалы калкан и его изменения в условиях загрязнения // Системы контроля окружающей среды. Методические, технические и программные средства: Сб. науч. тр. – Севастополь, 2006. С. 347–356.
10. Минкина Н.И., Самышев Э.З. Опыт оценки пространственной изменчивости энергетического обмена планктонных животных на примере желетелых Черного моря и Антарктики // Системы контроля окружающей среды. Средства, информационные технологии и мониторинг: Сб. науч. тр. / НАН Украины. МГИ: – Севастополь, 2009. С. 360–369.
11. Павлова Е.В. Движение и энергетический обмен морских планктонных организмов. – Киев: Наукова думка, 1987. 212 с.
12. Петипа Т.С. О жизненных формах пелагических копепод и вопрос о структуре трофических уровней // Структура и динамика водных сообществ и популяций. - Киев: Наук. думка, 1967. С. 108–109.
13. Попов А.Е. О связи интенсивности энергетического обмена водных организмов с концентрацией их массы в условиях эксперимента // Экология морских организмов. – Киев: Наук. думка, 1987. С.98–104.
14. Самышев Э.З. Антарктический криль и структура планктонного сообщества в его ареале. – М.: Наука, 1991. 168 с.
15. Самышев Э.З., Лушов А.И., Ефимов В.С. Об изменении интенсивности обмена гидробионтов в процессе адаптации к условиям опыта (на примере *Idotea baltica basteri* из Черного моря) // Гидробиол. журн. 1980. Т. 16, вып. 6. С. 94–96.
16. Сущеня Л.М. Интенсивность дыхания ракообразных. – Киев: Наук. думка, 1972.– 195 с.
17. Хайлов К.М., Попов А.Е. Концентрация живой массы как регулятор функционирования водных организмов // Экология моря. 1983. Вып. 15. С. 3–15.
18. Хайлов К.М., Празукин А.В., Минкина Н.И., Павлова Е.В. Концентрация и функциональная активность живого вещества в сгущениях разного уровня организации // Успехи соврем. биол. 1999. Т. 119, № 1. – С.3–14.
19. Хорошилов В.С. Сезонная динамика черноморской популяции гребневика *Mnemiopsis leidy* // Океанология. – 1993. –Т. 33, № 4. С. 558–562.
20. Шушкина Э.А., Виноградов М.Е. Изменения планктонного сообщества открытых районов Черного моря и воздействия на него гребневика мнемипсиса (1978–1989 гг.) // Изменчивость экосистемы Черного моря: естественные и антропогенные факторы. М.: Наука, 1991. С. 249–291.
21. Alcaraz M. Marine zooplankton and the metabolic theory of ecology: is it a predictive tool? // J. Plankton Res. 2016. Vol. 38, N 3. P. 762–770.

22. Allen J. I., Polimene L. Linking physiology to ecology: towards a new generation of plankton models // *J. Plankton Res.* 2011. Vol.33. P. 989–997.
23. Båmstedt U. ETS-activity as an estimator of respiratory rate of zooplankton populations. The significance of variations in environmental factors // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1980. Vol. 42, N 2. P. 267–283.
24. Barneche D., Kulbicki M., Floeter S., Friedlander A., Maina J., Allen A.P. Scaling metabolism from individuals to fish communities at broad spatial scales // *Ecol. Lett.* 2014. Vol. 17. P. 1067–1076.
25. de Bello F., Lavorel S., Díaz S., Harrington R., Cornelissen J.H.C., Bardgett R.D., Berg M.P. et al. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits // *Biodivers. Conserv.* 2010. Vol. 19. P. 2873–2893.
26. Boaden P.J.S. Adaptation of intertidal sand meiofaunal oxygen uptake to temperature and population density // *Sci. Mar.* 1989. Vol. 53, N 2-3. P. 329–334.
27. Brown J.H., Gillooly J.F., Allen A.P., Savage V.M., West G.B. Toward a metabolic theory of ecology // *Ecology.* 2004. Vol. 85. P. 1771–1789.
28. Calow P. Toward a definition of functional ecology // *Funct. Ecol.* 1987. Vol. 1. P. 57–61.
29. Dodds P.S., Rothman D.H., Weitz J.S. Re-examination of the ‘3/4-law’ of metabolism // *J. Theor. Biol.* 2001. Vol. 209. P. 9–27.
30. Glazier D.S. The 3/4-power law is not universal: evolution of isometric, ontogenetic metabolic scaling in pelagic animals // *BioScience.* 2006. Vol. 56. P. 325–332.
31. Hébert M-P., Beisner B. E., Maranger R. Linking zooplankton communities to ecosystems functioning: toward an effect-trait framework (HORIZONS) // *J. Plankton Res.* 2016. Vol. 00. P. 1–10.
32. Hemmingsen A.M. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces and its evolution // *Rep. Steno. memorial hospital Nordisk insulin lab. Copenhagen, 1960.* Vol.9. P. 7–110.
33. Ikeda T. The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton // *Mar. Biol.* 1980. Vol.58, № 4. P.285–293.
34. Kearney M., Porter W. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species’ ranges // *Ecol. Lett.* 2009. Vol. 12. P. 1–17.
35. Kjørboe T., Hirst A.G. Shifts in mass scaling of respiration, feeding, and growth rates across life-form transitions in marine pelagic organisms // *Am. Nat.* 2014. Vol.183. E118–E130.
36. Minkina N.I., Pavlova E.V., Sazhina L.I. Diurnal rhythm on energy metabolism at different stages of development of *Calanus euxinus* and *Acartia clausi* from the Black Sea // *Sixth Intern. Conf. on Copepoda.* (Oldenburg-Bremerhaven, Germany, 29 July-3 Aug. 1996). Oldenburg-Bremerhaven, 1996. P. 81.
37. Mutlu E. Distribution and abundance of ctenophores and their zooplankton food in the Black Sea. II. *Mnemiopsis leidyi* // *Marine Biology.* 1999. Vol. 135. P. 609-613.
38. Tilman D., Hillerislambers J., Harpole S., Dybzinski R., Fargione J., Clark C., Lehman C. Does metabolic theory apply to community ecology? It’s a matter of scale // *Ecology.* 2004. Vol. 85. P. 1797–1799.

**SPATIAL VARIABILITY OF ENERGETIC METABOLISM OF BLACK SEA
CTENOPHOR *MNEMIOPSIS LEIDYI* AGASSIZ, 1865**

Minkina N.I.

*A.O.Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation,
e-mail: niminkina@yandex.ru*

A method of monitoring of «well-being» of pelagial on the basis of an estimation of spatial variability of energetic exchange level is developed of mass species of zooplankton is developed. The method supposes the exception of components of dispersion of the measured values of specific respiration rate,

related to its daily rhythm and experimental conditions. Effect of heterogeneity of environment is described to a remaining component of variability of specific respiration rate values of this specie.

On the basis of the fulfilled experiments with the use of this method the vector fields of deviations of level of energetic exchange at combjelly-invader *M. leidyi* from the statistical «norm» are received in the north half of the Black sea. Main factors, determining nature and level of physiological response of young and adult individuals of the combjelly on the complex of changes what is going in an environment and during seasonal succession of plankton, are revealed. Such are food conditions, an orographic factor and an activity of reproduction of a population.

The revealed spatial changeability of vector and level of exchange level at the single populations of zooplankton (for example, copepods, larvae of molluscs and fishes, etc.) can be as the index of level of the inhibited impact on them of negative factors of environment, including contamination. The method can be also useful to a contouring of scopes of influence of pollutants on hydrobionts.

Key words: Black Sea; *Mnemiopsis leidyi*; energetic metabolism; daily rhythm; spatial variability; heterogeneity of environment.

Минкина
Наталья
Иосифовна

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник,
ведущий научный сотрудник отдела функционирования морских
экосистем, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей
им. А.О. Ковалевского РАН», e-mail: niminkina@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.03.2020 г.