

УДК 57.022
AGRIS M40

**ЧЕРНОМОРСКИЙ ГРЕБНЕВИК-ВСЕЛЕНЕЦ *BEROE OVATA*
(*STENOPHORA*, *ATENTACULATA*, *BEROIDA*):
РЕПРОДУКЦИОННЫЙ УСПЕХ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ**

©*Луппова Н. Е.*, ORCID: 0000-0001-8088-3277,
Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН,
г. Геленджик, Россия, *louppova@yandex.ru*

**THE BLACK SEA *STENOPHORA*-INVADER *BEROE OVATA*
(*STENOPHORA*, *ATENTACULATA*, *BEROIDA*):
REPRODUCTION SUCCESS DEPENDING ON CONDITIONS OF HABITATION**

©*Louppova N.*, ORCID: 0000-0001-8088-3277,
Shirshov Institute of Oceanology of RAS,
Gelendzhik, Russia, louppova@yandex.ru

Аннотация. Данные по динамике размножения *Beroe ovata* in situ в зависимости от обилия его пищи — *Mnemiopsis leidyi*, получены впервые для Черного моря. И плодовитость взрослых *Beroe*, и рост его личинок напрямую зависят от количества потребленной пищи. Исследована скорость размножения *B. ovata*, развитие яиц и рост личинок в первые дни жизни. Установлена зависимость суточной динамики продукции яиц, скорости их развития, а также скорости роста личинок от температуры среды. Обсуждаются механизмы, благодаря которым *B. ovata* удается в краткие сроки достичь репродукционного успеха.

Abstract. Data on the dynamics of reproduction of *Beroe ovata* in situ, depending on the abundance of its food — *Mnemiopsis leidyi* — were obtained for the first time for the Black Sea. As the fertility of adult *B. ovata* as the growth of its larvae directly depend on the amount of food consumed. The reproduction rate of *B. ovata*, the development of eggs and the growth of larvae in the first days of life were studied. The dependence of the daily dynamics of egg production, the rate of their development, and the growth rate of larvae depend on the water temperature. The mechanisms by which *B. ovata* succeeds in achieving reproductive success in a short time are discussed.

Ключевые слова: Черное море, гребневики, репродукция, среда обитания, температура.

Keywords: Black Sea, Stenophores, reproduction, habitat, temperature.

Вселение *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1865) из Атлантического океана вместе с балластными водами судов в конце 80-х гг. прошлого столетия, явилось настоящей катастрофой для Черного моря [1–3]. Массовое размножение этого планктонофага вызвало серьезные нарушения в функционировании пелагической экосистемы Черного моря. Резко сократился численный и видовой состав зоопланктона и планктоноядных рыб [4–5].

Специфический естественный потребитель мнемииопсиса — гребневик *Beroe ovata* Mayer из отряда Beroidea, обитающий у атлантического побережья Америки, проник в черноморские воды, где впервые был обнаружен в 1997 г. [6–7]. Различными авторами

подчеркивается, что в результате пресс мнемнопсиса на кормовой зоопланктон значительно снизился [2, 8].

Таким образом, всестороннее исследование этих двух видов гребневиков–вселенцев, контролирующих кормовую базу промысловых рыб, является одной из самых актуальных задач современной экологии Черного моря.

Морфология и систематика родов *Mnemiopsis* и *Beroe* изучена довольно подробно [9–10]. В настоящее время в мировой науке собран значительный материал наблюдений за динамикой и численностью гребневиков [11–13]. В Черном море, в частности, проводились многочисленные исследования их численности и биомассы, хотя по большей части работы носили отрывочный характер и предпринимались в различных точках моря [1, 14–19]. Полученные результаты различаются очень сильно, и не только для разных районов моря. Даже у одного отдельно взятого автора и для одного и того же района моря данные разных лет зачастую оказываются противоречивыми. Действительно, межсезонные различия могут быть весьма велики, и когда исследования проводятся нерегулярно, связную картину происходящих в популяциях изменений получить трудно. В таких случаях выводы часто носят только предположительный характер.

Для понимания процессов, реально происходящих в популяции, необходимо исследовать ее на уровне отдельных индивидов, учитывая их возраст (размер) и физиологическое состояние. Если для *M. leidy* основные вопросы функционирования и роста популяций: плодовитость особей, жизнеспособность яиц, питание и рост молоди были исследованы в лабораторных условиях несколькими авторами [21–25], то эти аспекты биологии *B. ovata* до сих пор практически не рассматривались и слабо освещены, как в отечественной, так и в мировой научной литературе, за несколькими исключениями [14, 26–28]. А ведь без таких исследований невозможно получить адекватное представление, собственно, о внутривидовом механизме воспроизводства.

В работах Хорошилова [4], и Виноградова с соавторами [15–16] показано, что в С–В побережье Черного моря в летне–осенний период численность *M. leidy* достигает максимальных величин за счет появления большого числа молоди, а биомасса в этот период снижается. Если в течение года биомасса варьирует в пределах 5–20 г/м³, то в июле–августе она снижается до 1–2,5 г/м³. Берое появляется в побережье только в августе, то есть в то время, когда жертва присутствует, но биомасса ее в 2–8 раз ниже, чем в другие сезоны года.

Одним из основных факторов, контролирующим плодовитость берое, как было показано ранее в работе Арашкевич с соавт. [14], является, по-видимому, питание. Размножение гребневиков напрямую зависит от обилия пищи. Этому утверждению соответствуют сведения о строении половой системы гребневиков: герминативные структуры выстилают пищеварительные каналы, и развивающиеся в гонадах яйца получают питание непосредственно от пищеварительных клеток стенок каналов [23]. Известно, что и рост гребневиков напрямую зависит от обилия пищи [29].

То, что *B. ovata* — хищник, облигатно питающийся гребневиками из отр. Lobata, к которому относится и *M. leidy*, широко известно [30–31].

Механизм захвата и переваривания добычи изучен достаточно хорошо. Поглощение мнемнопсиса берое происходит стремительно. Ротовое отверстие хищника способно растягиваться неимоверно быстро и широко, закрываясь после заглатывания пищи так же быстро и надежно по принципу застёжки–«молнии» [32–33]. Пища переваривается от 3 до 8 часов в зависимости от размера жертвы. Слишком крупная для заглатывания целиком добыча расчленяется с помощью макроцилиев, окаймляющих «губы» берое с внутренней

стороны [33]. Максимальный суточный рацион берое в опыте достигал 7 жертв/экз сутки или до 107% от веса тела в углеводе, при условии высокой концентрации жертв в среде [19].

Можно предположить, что личинки хищника так же питаются лобатными ктенофорами или их личинками. Однако экспериментальных подтверждений этому до сих пор нет.

По сведениям Камшилова [30], подросшие личинки *Beroe cucumis* способны питаться личинками лобатной ктенофоры *Bolinopsis infundibulum* O. F. Müller. Однако неизвестно, верно ли такое утверждение в отношении *B. ovata*, а также способны ли они питаться взрослыми *M. leidyi*. Главное же, остается неизвестным спектр питания самых мелких личинок *Beroe*.

В свете всего вышеизложенного возникает вопрос: если рост и плодовитость берое находятся в прямой зависимости от обилия пищи, почему же он приступает к размножению именно в тот сезон, когда его пища — мнемииопсис — наименее обильна?

Другим фактором среды, значительно влияющим на размножение организмов, и гребневиков, в частности, по-видимому, является температура. По нашим данным, плодовитость мнемииопсиса в Черном море достигает пика при температуре 15–20 °С [26–27]. По данным В. К. Sullivan, D. Van Keuren, M. Clancy (2001) популяция *Mnemiopsis leidyi* в бухте Нарагансет (восточное побережье Северной Америки) достигла максимальной численности в 1999 г. на два месяца раньше, чем в 1971 г., и была в 2–3 раза обильнее [13]. Авторы связывают это с потеплением воды, которое наблюдалось последние 50 лет. Хун (Chun, 1892, цитировано по [23]) полагал, что температура предопределяет развитие личиночных гонад, поскольку половозрелые личинки были собраны ранним летом вскоре после потепления воды. Экспериментальных работ, подтверждающих эту гипотезу, не проводили.

Для выяснения механизмов, регулирующих состояние популяции, необходимо исследовать влияние первичных периодических факторов окружающей среды, таких как температура и освещенность, и для решения таких задач нужно проводить лабораторные опыты. Поскольку до сих пор подобные экспериментальные исследования не предпринимались, то, так же, как и вопросы репродукции, механизмы, регулирующие существование популяций гребневиков, признанных одними из самых опасных в мире вселенцев, до сих пор не объяснены.

Целью данной работы было исследование стратегии размножения черноморского *Beroe ovata*. Поставлены были следующие задачи: оценить сезонную и суточную динамику плодовитости; скорость развития яиц; исследовать питание и рост личинок *Beroe*; выявить условия, благоприятствующие успешному воспроизводству популяции.

Материалы и методы

Работу проводили в Голубой бухте (акватория Геленджика, Черное море) на базе Южного отделения Института океанологии РАН. В июле–сентябре 2001 исследовали потенциальную плодовитость берое в зависимости от доступности пищи в естественных условиях, тогда же провели часть экспериментов по выращиванию личинок из яиц и по их питанию в лаборатории. Исследования по влиянию температуры на плодовитость берое проводились в августе 2005 г. так же в лаборатории.

Количественный учет гребневиков *Beroe ovata* и *Mnemiopsis leidyi* в прибрежье проводили во время погружений с применением легководолазного оборудования. Численность *B. ovata* и *M. leidyi* в столбе воды высотой от 9 до 22 м определяли, подсчитывая гребневиков, попадавших в створ рамки площадью 0,25 м². За период работы выполнено 59

погружений. Авторы выражают благодарность за помощь в сборе материала сотрудникам ЮО ИО РАН И. С. Доровских и А. Ф. Юрчику.

Животных для всех экспериментов отбирали вручную в море в приповерхностном слое воды от 10 до 0 м в полиэтиленовые канистры с широким горлом, стараясь не задевать руками легкоповреждаемых гребневиков и направлять их в сосуд создаваемым рукой током воды. Немедленно после доставки в лабораторию каждую особь поочередно зачерпывали крупным стеклянным эксикатором, стараясь избежать контакта со стенками сосуда, и дождавшись момента, когда животное принимало расслабленную форму, измеряли аборально–оральную длину тела.

*Определение потенциальной плодовитости *Beroe ovata* методом экспресс–оценки.* Работа проводилась одновременно с учетом гребневиков в море. Репрезентативную (не менее 30 экземпляров) выборку случайно отобранных в море животных немедленно доставляли в лабораторию, где измеряли и исследовали потенциальную плодовитость каждой особи путем внешнего осмотра с помощью бинокулярного микроскопа МБС-1. Потенциальную плодовитость оценивали как степень наполненности гонад, выстилающих меридиональные каналы и их боковые ответвления, готовыми к вымету яйцами. На увеличении 2 яйца в гонадах и овидуктах над меридиональными каналами и разветвленной системой их боковых ответвлений прекрасно видны сквозь прозрачные покровы тела. С помощью этого экспресс–метода репродуктивное состояние популяции можно оценивать, осматривая свежевывловленных особей под бинокулярным микроскопом, не прибегая к долговременным экспериментам. Степень наполненности гонад яйцами определяли как показатель потенциальной плодовитости (ППП). При показателе потенциальной плодовитости равном 1 яйца в гонадах располагаются весьма разреженно, поодиночке (Рисунок 1, А). При $ППП=2$ яйца в гонадах гораздо обильнее и встречаются рядом по 1–2 шт., очень редко по 3 (Рисунок 1, Б).

$ППП=3$ относится к случаям, когда каждое яйцо в гонаде соприкасается как минимум с двумя другими, и гонады наполнены ими полностью (Рисунок 1, В).

Таким образом, всего исследовано 817 животных.

ППП популяции вычисляли как арифметическое среднее ППП всех особей выборки.

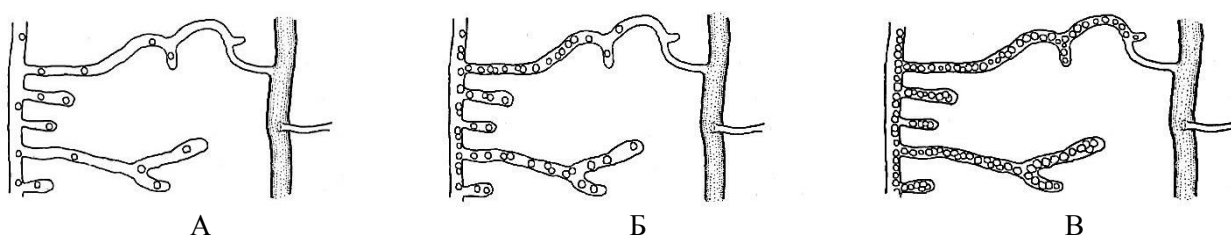


Рисунок 1. А–В — показатель потенциальной плодовитости (ППП) как степень наполненности гонад яйцами [36] (объяснения в тексте).

Динамику суточного размножения для берое и время развития от яйца до личинки определяли по следующей схеме. Накормленных животных сажали в 5-литровую емкость с профильтрованной морской водой и через каждые 4 ч переносили в следующий такой же сосуд. Спустя 28 часов после начала опыта считали яйца во всех емкостях. Для этого воду из сосудов мягко, чтобы не повредить яйца, фильтровали через сито с ячейей 120 мкм, опущенное так же в морскую фильтрованную воду. Оставшиеся на сите яйца смывали в стакан. Из полученного в стакане объема брали подпробу, в которой считали яйца на разных стадиях развития, под бинокулярным микроскопом в камере Богорова. Пересчитывая

количество яиц в подпробе на объем пробы получали продукцию яиц за каждые 4 часа, отмечая количество:

- 1) недробящихся;
- 2) на стадии нескольких бластомеров;
- 3) на стадии личинки в яйце;
- 4) свободноплавающих личинок.

Было проведено 3 опыта: при температуре 23–24 °С в сентябре 2001 г. и 26 °С и 20 °С в августе 2005 г., с участием в каждом 6 крупных особей длиной тела около 60 мм. В 2001 г. акцент в работе был сделан на определение и описание стадии развития яиц, динамику суточного вымета оценить не удалось. Температура воды в поверхностном слое моря в дни проведения экспериментов была около 24 °С. Освещение в лаборатории соответствовало естественному.

Наблюдения за питанием и ростом личинок проводили в камерах объемом 5 мл и 1,5 см в диаметре. В каждую камеру помещали измеренную с помощью окуляра–микрометра личинку берое и добавляли по 3 личинки мнемипсиса примерно равного ей размера (около 0,3 мм в диаметре) в качестве корма. Затем каждые 4–6 часов просматривали содержимое ячеек под биноклем, измеряли личинок хищника, отмечали количество оставшихся жертв и пополняли их число до первоначального. Продолжительность наблюдений составляла 2–3 дня. В качестве пищи личинкам предлагали также целого взрослого мнемипсиса и его фрагменты. Всего проведено 7 опытов при соответствующей температуре.

Результаты и обсуждение

Динамика численности гребневиков в прибрежье

Подводные наблюдения за изменением численности гребневиков начались 4 июля 2001 г. В это время в районе Голубой бухты количество мнемипсиса было незначительным (1–2 экз/м³), а берое отсутствовал (Рисунок 2).

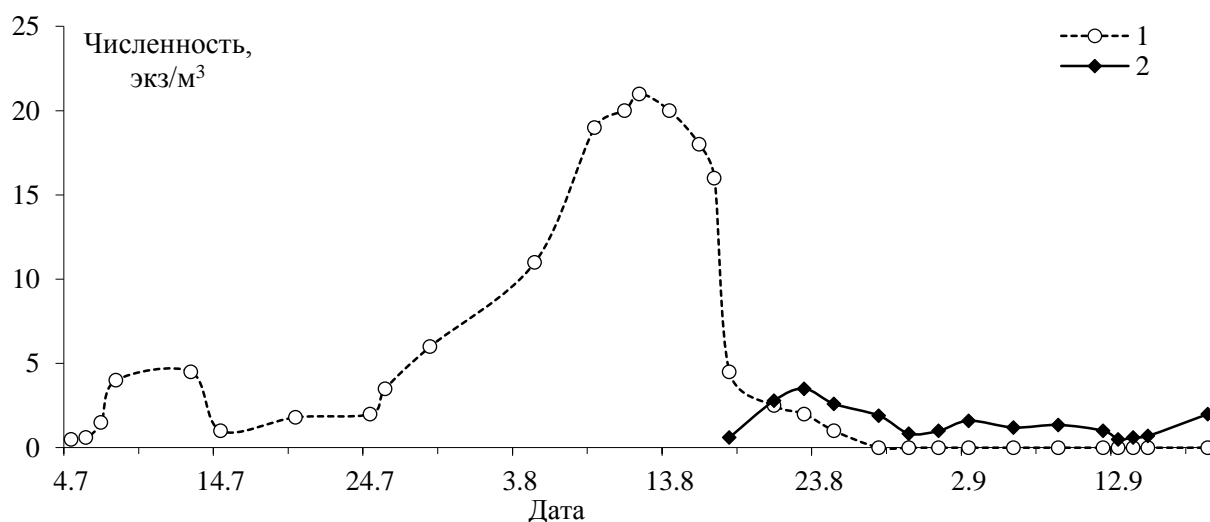


Рисунок 2. Динамика численности гребневиков в 2001 г. 1— *M. leidy*, 2 — *V. ovata*.

В течение июля средняя плотность популяции мнемипсиса составляла $2,2 \pm 1,5$ экз/м³ меняясь от 0,5 до 4,5 экз/м³ в разные даты наблюдения. В последних числах июля и первой декаде августа численность резко возрастала и максимальные значения (18–21 экз/м³) были отмечены с 8 по 15 августа. В этом году первые единичные экземпляры берое были нами замечены в прибрежье 8 августа. Плотность их популяции тогда составляла 1 экз/1000 м³, но стремительно нарастала. В стандартных съемках с помощью рамки берое начали регулярно

попадаться 17 августа (Рисунок 2). Одновременно с появлением берое плотность популяции мнемииопсиса стала резко уменьшаться: к 17 августа она составляла всего 4 экз/м³, а к концу августа упала практически до нуля. Берое встречался в заметных количествах вплоть до окончания наших наблюдений. Максимальная численность была отмечена 20 августа (3,5 экз/м³), далее она варьировала в пределах 0,5–2 экз/м³ (Рисунок 2).

Оба вида гребневиков находились, в основном, в верхнем 3–4 м слое. Обычно горизонтальное распределение мнемииопсиса и берое было относительно равномерным, однако нередко мы наблюдали их плотные скопления диаметром несколько десятков метров, где концентрация животных превышала фоновую на порядок и более.

Полученные нами данные хорошо объясняют тот лаг в 10–15 дней между резким падением численности *M. leidy* и первым появлением *B. ovata* в сетных ловах с причала ЮО, который обнаружился другими исследователями в 2000 и 2001 годах (Виноградов и др., 2002) и который авторы склонны объяснять естественной убылью популяции мнемииопсиса в связи с недостатком корма [15–16]. Но до появления берое никакого уменьшения численности мнемииопсиса в это время обычно не происходило, напротив, количество мнемииопсиса в прибрежье увеличивалось, а «в отдельные годы максимум размножения наблюдался даже в октябре–ноябре» [15]. Очевидно, на самом деле мнемииопсисы были уничтожены берое, количество которых в акватории через 10–15 дней после первого появления выросло в тысячи раз, и уже превосходило количество их жертв.

Интересно отметить, что во второй половине сентября, когда мнемииопсис почти полностью исчез из планктона, отдельные его крупные особи попадались в узком придонном слое (на глубинах ниже 10 м). По данным сетных ловов в глубоководных районах за пределами шельфа остатки популяции мнемииопсиса в это же время были обнаружены под термоклином, в то время как берое встречался почти исключительно в верхнем перемешанном слое над термоклином [8].

Первые 10 дней после появления в акватории Голубой бухты абсолютно все особи берое содержали пищу в гастровакулярной полости. Определить степень сытости берое можно на расстояния нескольких метров под водой, т. к. животное приобретает белесый оттенок, и при ближайшем рассмотрении в его стомодеуме и канальной системе видны хлопья перевариваемой пищи. По мере выедания популяции мнемииопсиса доля экземпляров берое с пищей внутри уменьшалась, и в сентябре лишь единичные особи содержали в себе пищу. Сравнительно часто стали попадаться особи берое, проглотившие себе подобных, меньших по размеру. Однако, в тех случаях, когда проводились наблюдения за такими экземплярами, заглоченные особи отторгались через несколько минут или часов в неповрежденном состоянии.

Таким образом, появившись в акватории *Beroe ovata* в кратчайшие сроки уничтожает основной запас пищи — *Mnemiopsis leidy*, — численность которого резко падает до почти нулевой, и в дальнейшем поддерживается на минимальном уровне за счет случайного заноса немногочисленных экземпляров из других районов моря, а так же, по-видимому, из-под термоклина.

Динамика продукции яиц берое в зависимости от пищи. В первые дни появления одиночных особей берое в прибрежье, когда плотность популяции их жертв достигала, в среднем, 20 экз/м³, гонады всех половозрелых хищников были заполнены яйцами максимально (ППП=3). Через 10 дней, к тому времени, когда численность берое выросла настолько, что он стал попадать в створ рамки (17 августа), плотность популяции уничтожаемого мнемииопсиса стала резко падать (Рисунок 3).

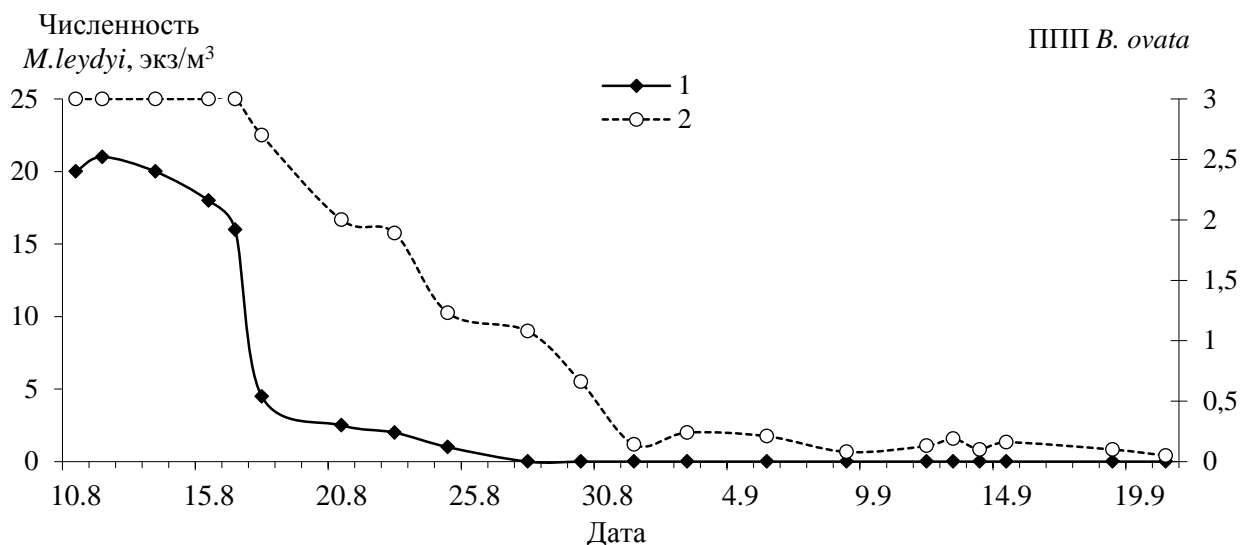


Рисунок 3. Динамика численности мнемиипсиса в акватории и потенциальная плодовитость берое: 1 — численность популяции *M. leidyi*, экз/м³, 2 — средний показатель потенциальной плодовитости (ППП) популяции *B. ovata*.

Плодовитость берое стала снижаться так же резко, но с запозданием на несколько дней. К 17 августа для основной массы популяции хищника ППП упал ниже 1, хотя еще встречались экземпляры с полностью заполненными гонадами. К этому времени плотность популяции мнемиипсиса снизилась до 4 экз/м³, шансов у хищника встретить жертву, по-видимому, стало меньше, и далее темп убывания численности мнемиипсиса в акватории несколько снизился. К этому времени полностью заполненными гонады (ППП=3) не были уже ни у одной особи берое. Еще через 12 дней мнемиипсис в акватории был практически уничтожен, показатель плодовитости популяции берое упал до 0,2 и оставался очень низким до конца наблюдений.

Наши данные по плодовитости совпадают с данными по сезонной динамике распределения личинок берое в прибрежье [16]. Из приведенного в статье графика видно, что резкий всплеск численности личинок берое (до 750 экз/м³) относится как раз к третьей декаде августа, а в сентябре они практически не встречаются в сетных пробах. Как было показано Арашкевич с соавторами [14], переваривший пищу берое способен к размножению только в течение 1–2 суток.

Очевидно, что плодовитость *B. ovata* напрямую зависит от обилия пищи. Наиболее интенсивно берое размножается в тот короткий период (порядка 2 недель), когда появляются его первые крупные особи, относительно немногочисленные и мало конкурирующие за пищу. Их личинки, появившиеся в это время, имеют шанс вырасти и, возможно, даже успеть размножиться в этом же году. При этом очень важно, чтобы личинки эти были также обеспечены пищей. Поскольку многочисленная фракция самых мелких личинок по данным Виноградова [16] исчезает из состава планктона за несколько дней, можно сделать вывод, что или они погибают, или очень быстро вырастают.

Итак, получается, что *B. ovata* уничтожает запас пищи за 2 недели и далее уже пищевого ресурса на размножение не хватает. Тогда почему же хищник появляется в массе и размножается именно летом? Хотя численность мнемиипсиса к августу резко выросла, в основном популяция состояла из мелких особей. К августу немного увеличивается так же и биомасса *M. leidyi*, но все же летом она, как правило, ниже, чем во все остальные сезоны [14]. Значит, обильное питание взрослых берое — отнюдь не единственный, — и даже не главный

из факторов, контролирующих размножение. Поэтому следующей задачей нашей работы являлось выяснение пищевого режима личинок.

*Суточная динамика размножения *V. ovata*.* В экспериментах по суточной динамике размножения все особи выметывали яйца на протяжении всего эксперимента, не продемонстрировав приуроченности к какому-либо времени суток. Все экземпляры в экспериментах нерестились с различной интенсивностью. ППП гребневики был разный, что отразилось в абсолютных размерах кладок. На всех графиках наблюдаются пики вымета яиц, но для каждой особи картина динамики нереста индивидуальна. При температуре, соответствующей той, что в данный момент была в море (23–24 °С), все экземпляры нерестились неравномерно и асинхронно, не продемонстрировав никакой согласованности. Отклонение температуры на несколько градусов в ту или иную сторону приводило к согласованному сдвигу максимумов нереста. Четыре из 6 берое, содержащихся при температуре 26 °С наиболее интенсивно выметывали яйца в течение первых 4 часов (Рисунок 4А). Две особи ППП которых был низок, максимальное количество яиц выметали между первыми 4 и 8 часами, а затем уже не плодились вообще, и гонады их были пусты.

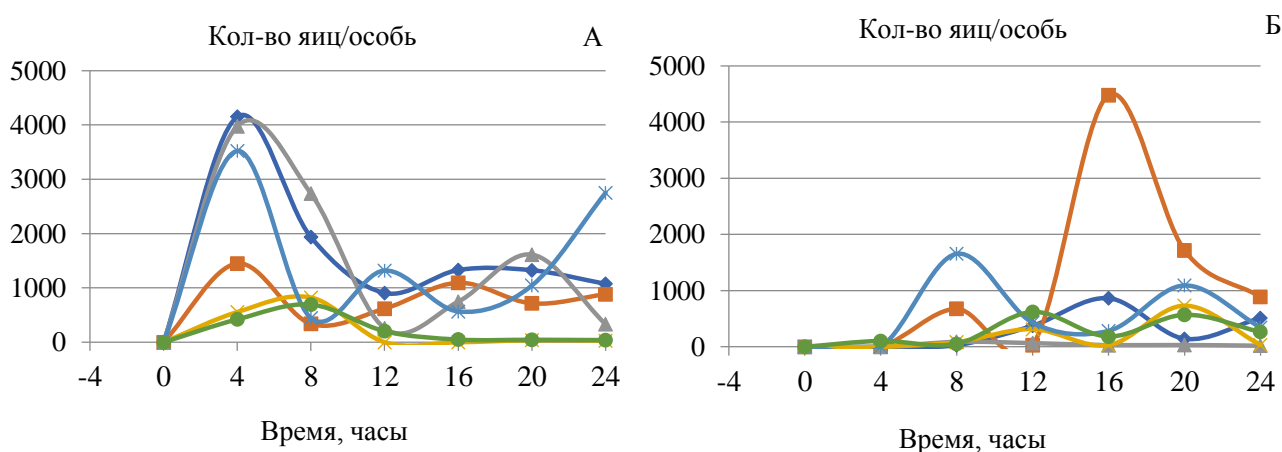


Рисунок 4. Суточная динамика размножения *V. ovata*. А — при $t=26$ °С, В — при $t=20$ °С [36].

Следовательно, в отличие от мнемипсиса, для которого доказан однократный нерест в ночное время суток ([23, 34], собственные наблюдения), берое нереститься, как и питаться, могут круглосуточно. Скорость нереста зависит от температуры среды, и чем выше температура, тем быстрее происходит нерест. В таком случае созревание яиц должно происходить практически непрерывно и гораздо быстрее, чем у мнемипсиса. Действительно, размер суточной кладки крупного берое может превышать 20000 яиц [14], что в несколько раз превышает максимальную кладку мнемипсиса (собственные неопубликованные данные).

*Время развития от яйца до личинки у *V. ovata*.* Высвобождаются яйца поодиночке через гонопоры, расположенные вдоль всей канальной системы берое. Взрослая особь при этом производит ритмические сокращения всего тела. Оболочка при выходе яйца в наружную среду расправляется, и ее диаметр составляет 800–1000 мкм. Диаметр зародыша без оболочки — 325–350 мкм. По нашим данным (Рисунок 5) первые 4 часа после вымета яйца не дробятся.

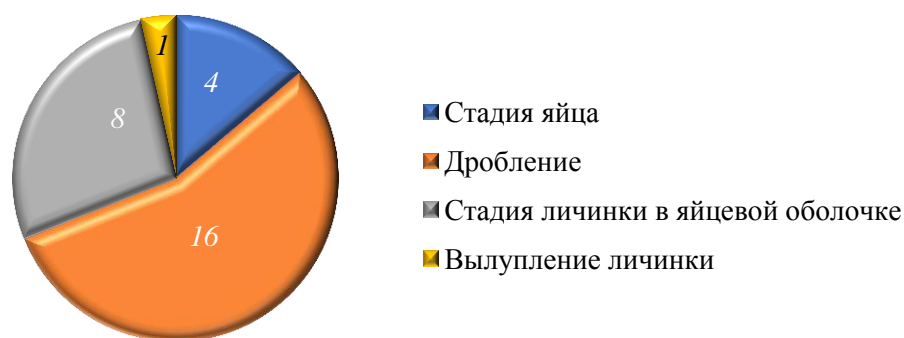


Рисунок 5. Время развития *Beroe ovata* от яйца до личинки при $t=22\text{ }^{\circ}\text{C}$ (в часах) [36].

Дробление длится около 16 часов; по его завершении образуется личинка, которая первые 8 часов плавает внутри яйцевой оболочки. Вылупление сформированной личинки происходит в течение 1 часа. Весь период от вымета яйца до выхода личинки при температуре $20\text{--}22\text{ }^{\circ}\text{C}$ занимает 29–31 ч. При $t=24\text{ }^{\circ}\text{C}$ период сокращается до 23–25 ч, а при $t=26\text{ }^{\circ}\text{C}$ — до 21–22 ч.

Очевидно, температура ускоряет развитие яиц, скорость выхода сформированной личинки из яйца зависит от температуры среды, так же как и созревание гонад. Поскольку температура регулирует размножение и других звеньев пищевой цепи, то, в конечном счете, этот фактор может обеспечивать эффективность воспроизводства вида, приурочивая сезон размножения ко времени максимального обилия пищи для потомства. Таким образом, время появления берое в прибрежье — начало августа, характеризуется максимально высокой температурой среды и относительным обилием пищи. Остается выяснить, чем же питаются личинки. Ведь от их выживаемости репродуктивный успех популяции зависит не меньше, чем от плодовитости взрослых.

Питание и рост личинок берое. Процент вылупившихся личинок в экспериментах по развитию яиц составлял в среднем 17,9%. Скорее всего это связано с хрупкостью и нежностью яиц берое, которые легко повреждаются при лабораторных манипуляциях. Яйца мнемнопсиса в подобных условиях демонстрировали почти полную «всхожесть». Вообще говоря, и взрослые мнемнопсисы гораздо более толерантны к условиям содержания, чем берое.

Выклюнувшиеся личинки имеют размер 0,5 мм и по плану строения напоминают взрослых, несут на абсорбальном конце тела вокруг статоциста венчик гребных пластинок, состоящий из 4 пар рядов, по 4–5 пластинки–ктены в каждом ряду (Рисунок 6А). У личинок сформированы 8 меридиональных каналов, но пока еще отсутствуют парагастральные. Однако развитие происходит довольно быстро, даже если в первое время пища отсутствует. Рост, например, гребных рядов очень хорошо заметен. У двухдневной личинки они уже несут около десятка гребных пластинок (Рисунок 6Б). Личинки постоянно двигаются, активно работая гребными рядами. Рост и развитие выклюнувшихся личинок обеспечивается, по-видимому, за счет высокого удельного содержания органического вещества, превышающего этот показатель у взрослых более чем в 20 раз [35]. На вторые–третьи сутки жизни личинки, однако, расходуя внутренние запасы питательных веществ и приобретая черты взрослого хищника, явно обнаруживают признаки голода, периодически широко открывая рот, по внутреннему краю которого уже сформированы макроцилии.

В наших экспериментах личинки берое питались личинками мнемнопсиса, приблизительно равными себе по размеру. Этот процесс происходит так же, как у взрослых хищников. Взрослые мнемнопсисы для мелких личинок берое, по-видимому, неуязвимы. В

эксперименте личинки могли питаться лишь свежеповрежденным неподвижным мнемииопсисом, поглощая вытекающую из него слизь и кусочки внутренних тканей. В естественных условиях такая ситуация практически невозможна: взрослые мнемииопсисы и подросшая активно плавающая молодежь не дают мелким личинкам к себе приблизиться, непроизвольно отбрасывая их естественным током воды, постоянно создаваемым гребными рядами и периодическими взмахами лопастей. Их поврежденные покровы затягиваются очень быстро.

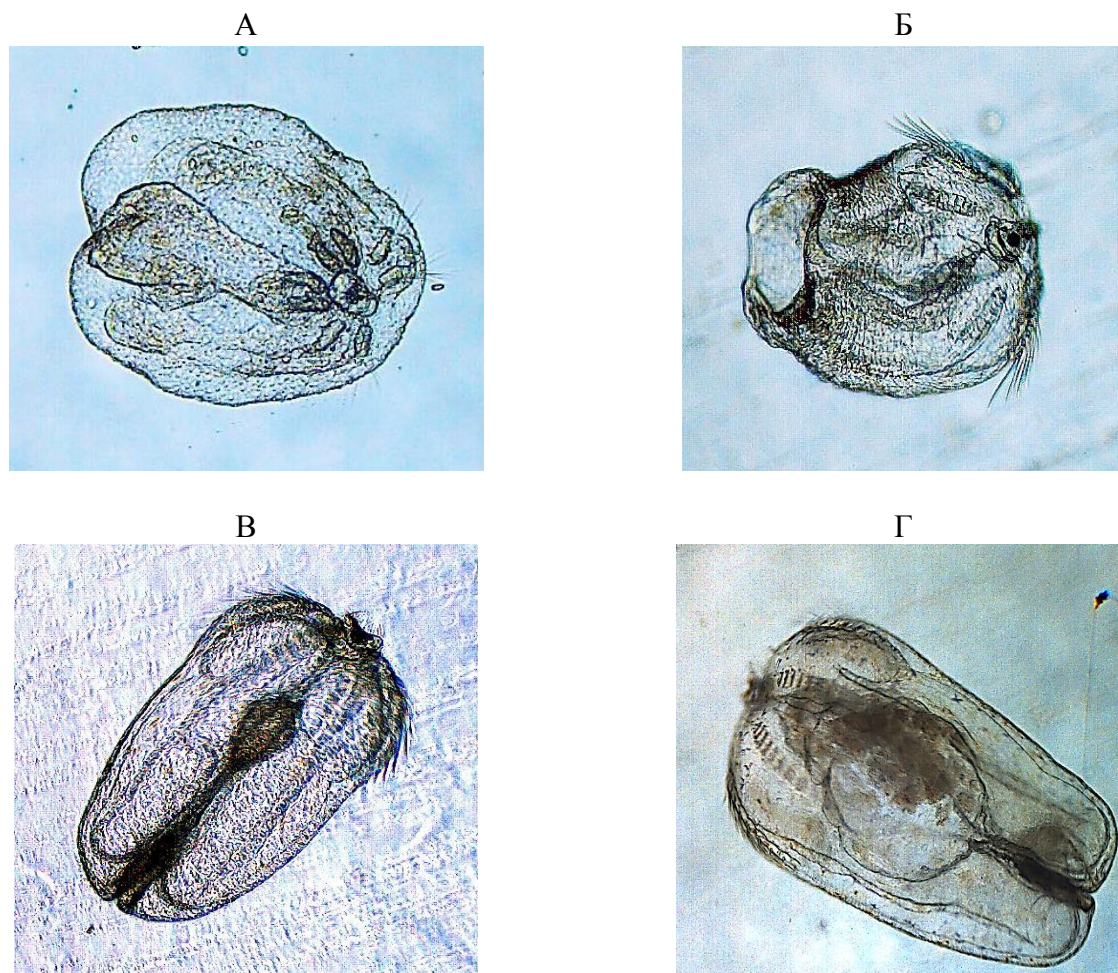


Рисунок 6. Личинка *Beroe ovata*: А — однодневная личинка со стороны аборального органа, Б — двухдневная личинка, В — 3 дневная личинка, Г — 4-дневная личинка с пищей внутри.

К сожалению, личинки берое плохо выживали в эксперименте, и из 18 опытов по питанию личинками мнемииопсиса успешными оказались только 7 (Таблица).

Наблюдается тенденцию к увеличению сухого веса съеденных в течение суток жертв (от 0,6 до 1,8 мкг) и к уменьшению удельного суточного рациона (от 129 до 71%) по мере увеличения размера тела потребителя.

Энергетические затраты на дыхание у личинок берое составляют 20–30% сухого веса в сутки (Светличный, личное сообщение). Следовательно, полученные нами рационы полностью покрывают затраты на метаболизм и рост личинок. За двое суток вес одного экземпляра удвоился (от 1,7 до 3,3 мкг сухого веса). За этот период он съел 3 мкг корма.

Таблица.

ПИТАНИЕ ЛИЧИНОК *BEROE OVATA* ЛИЧИНКАМИ *MNEMIOPSIS LEIDYI* [36]

№ опыта	Длина берое, мм	Сырой вес, мкг	Сухой вес, мкг	Число съеденных личинок	Сухой вес съеденных жертв, мкг	Суточный рацион, % от сухого веса
1	0,8	67	1,7	4	1,2	71
2	0,6	28	0,7	3	0,9	129
3	0,6	28	0,7	3	0,9	129
4	0,7	45	1,1	4	1,2	109
5	0,9	95	2,4	6	1,8	75
6	0,6	28	0,7	2	0,6	86
7	0,7	45	1,1	3	0,9	82

Таким образом, при оптимальных условиях питания личинки берое способны расти очень быстро. Хотя быстрый рост при обильном питании характерен и для взрослых гребневикулов [29], очевидно, что молодь способна увеличиваться в размерах гораздо быстрее.

Поскольку максимум численности личинок мнемииопсиса приходится на то время, когда вода наиболее прогрета, и следует за максимумом численности взрослых размножающихся мнемииопсисов [15–16, 26], очевидно, что личинки берое, появившиеся первыми в акватории в данном сезоне, действительно попадают в наиболее благоприятнейшие условия для быстрого роста. К сентябрю 2001 г., мелких личинок в акватории уже не было [15]. По-видимому, они выросли, а взрослые берое, уничтожившие запас пищи к третьей декаде августа, в дальнейшем уже не имели достаточных ресурсов для размножения.

Вероятно, в благоприятных условиях, дальнейший рост и созревание личинок берое происходит так же быстро. Однако в условиях пищевого дефицита, подобного тому, что мы наблюдали осенью 2001 г., выживает лишь незначительная их доля.

Выводы

Очевидно, факторами, контролирующими размножение гребневикулов берое, являются трофические условия и температура среды.

Размножение берое напрямую зависит от обилия пищи. Эти организмы способны питаться непрерывно, питание поступает к созревающим в гонадах половым продуктам непосредственно из пищевых каналов, разветвленная сеть которых охватывает всю поверхность тела животного, поэтому при прочих оптимальных условиях размер кладки ограничивается лишь размером гребневикула.

Вымет яиц у берое происходит асинхронно, то есть они способны к откладке яиц в любое время суток.

Время развития от яйца до личинки у *B. ovata* занимает около суток и зависит от температуры среды. Температура, очевидно, влияет на скорость созревания яиц в гонадах, ускоряет развитие выметанных яиц в наружной среде. Личинка берое питается молодью мнемииопсиса подобного себе размера, заглатывая пищу таким же образом, как взрослые берое. Хотя смертность личинок велика в первые дни жизни, при оптимальных условиях выжившие растут очень быстро.

Шансов на успешное размножение и развитие потомства, по-видимому, гораздо больше у тех особей берое, что попадают в изобилующее пищей побережье летом самыми первыми. Хотя биомасса мнемииопсиса в это время относительно других сезонов невелика, и ресурс питания взрослых берое исчерпывается довольно быстро, вылупившиеся в это время личинки имеют оптимальные условия для питания и роста. Поскольку температура

регулирует размножение и других звеньев пищевой цепи, то, в конечном счете, температурный фактор обеспечивает эффективность воспроизводства вида, приурочивая сезон размножения популяции *B. ovata* ко времени максимального обилия пищи для потомства.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты №16-44-230326 и №17-05-00799).

Список литературы:

1. Виноградов М. Е., Сапожников В. В., Шушкина Э. А. Экосистема Черного моря / под ред. М. Е. Виноградова. М., 1992.
2. Игнатьев С. М., Зуев Г. В., Мельникова Е. Б. Многолетняя динамика состояния популяции гребневика *Mnemiopsis leidyi* Agassis в районе Севастополя (Черное море) // Экология моря. 2001. Т. 56. С. 8-12.
3. Шушкина Э. А., Мусаева Э. И. Структура планктонного сообщества эпипелагиали Черного моря и ее изменения в связи с вселением нового вида гребневика // Океанология. 1990. Т. 30. №2. С. 324-328.
4. Хорошилов В. С., Лукашева Т. А. Изменения зоопланктонного сообщества Голубой бухты после вселения в Черное море гребневика мнemiопсиса // Океанология. 1999. Т. 33. №46. С. 558-562.
5. Kideys A. E. Recent dramatic changes in the Black Sea ecosystem: the reason for the sharp decline in Turkish anchovy fisheries // Journal of Marine Systems. 1994. V. 5. P. 171-181.
6. Луппова Н. Е. *Beroe ovata* Mayer, 1912 (Ctenophora, Atentaculata, Beroida) в прибрежных водах северо-восточной части Черного моря) // Экология моря. 2002. Т. 59. С. 23-25.
7. Konsulov A. S., Kamburska L.T. Ecological determination of the new ctenophora - *Beroe ovata* invasion in the Black Sea // Трудове на Института океанология. 1998. Т. 2. С. 195-198.
8. Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. Динамика возрастной структуры популяций гребневиков *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovate* у Кавказского побережья Черного моря в 2000 г. // Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря / ред. А. Г. Зацепин, М. В. Флинт. М.: Наука, 2002. С. 272-288.
9. Серавин Л. Н. Ревизия видового состава гребневиков рода *Mnemiopsis* (отряд Lobata). 2. Видовая принадлежность черноморского мнemiопсиса и видовой состав рода *Mnemiopsis* // Зоол. журн. 1994. Т. 73. №1. С. 19-33.
10. Серавин Л. Н., Шиганова Т. А., Луппова Н. Е. История изучения гребневика *Beroe ovata* (Ctenophora, Atentaculata, Beroida) и некоторые особенности строения его черноморского представителя // Зоол. журн. 2002. Т. 81. №10. С. 1193-1200.
11. Kremer P. Population dynamics and ecological energetics of a pulsed zooplankton predator, the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* // Estuarine Processes. V. 1. New York: Academic Press, 1976. P. 197-215.
12. Nelson T. C. On the Occurrence and Food Habits of Ctenophores in New Jersey Inland Coastal Waters // Biological Bulletin. 1925. V. 48. №2. P. 92-111.
13. Sullivan B. K., Van Keuren D., Clancy M. Timing and size blooms of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in relation to temperature in Narragansett Bay, RI // Hidrobiologia. 2001. V. 451. P. 113-120.
14. Арашкевич Е. Г., Анохина Л. Л., Востоков С. В., Дриц А. В., Лукашева Т. А., Луппова Н. Е., Мусаева Э. И., Толмеев А. Н. Репродукционная стратегия *Beroe ovata*

(Ctenophora, Atentaculata, Beroida) - нового вселенца в Черное море // Океанология. 2000. Т. 41. №1. С. 116-120.

15. Луппова Н. Е. Динамика численности и структуры популяции гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidy* A. Agassiz, 1865 (Mnemiopsida, Tentaculata) в прибрежной зоне Северо-Восточной части Черного моря // Поволжский экологический журнал. 2014. №4. С. 537-543.

16. Виноградов М. Е., Шушкина Э. А., Востоков С. В., Верещака А. Л., Лукашева Т. А. Взаимодействие популяций гребневиков-вселенцев в прибрежных водах северо-восточной части Черного моря // Океанология. 2002. Т. 42. №5. С. 693-701.

17. Виноградов М. Е., Виноградов Г. М., Лебедева Л. П., Лукашева Т. А., Засько Д. Н. Состояние популяций гребневиков Северо-Восточной части Черного моря в 2005 г. // Океанология. 2006. Т. 46. №3. С. 406-414.

18. Заика В. Е., Сергеева Н. Г. Морфология и развитие гребневика-вселенца *Mnemiopsis mccradyi* (Ctenophora: Lobata) в условиях Черного моря // Зоол. журн. 1990. Т. 69. №2. С. 5-11.

19. Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И. Новый вселенец в Черное море - гребневик *Beroe ovata* Brunguiere // Экология моря. 2000. Т. 50. С. 21-25.

20. Mutlu E. Distribution and abundance of ctenophores, and their zooplankton food in the Black Sea. II. *Mnemiopsis leidy* // Marine Biology. 1999. V. 195. P. 603-613.

21. Greve W. Cultivation experiments on North Sea ctenophores // Helgol. Wiss. Meeresunters. 1970. V. 20. №1. P. 304-317.

22. Harbison R. G., Miller R. Not all ctenophores are hermaphrodites. Studies on the systematics, distribution, sexuality and development of two species of *Ocyropsis* // Mar. Biol. 1986. V. 90. P. 413-424.

23. Pianka H. D. Ctenophora // Reproduction of Marine Invertebrates: Acoelomate and Pseudocoelomate Metazoans. Ed. by Giese A. C., Pearse J. New York, Academic Press, 1974. 201-265.

24. Reeve M. R., Syms M. A., Kremer P. Growth dynamics of a ctenophore (*Mnemiopsis*) in relation to variable food supply. 1. Carbon biomass, feeding, egg production, growth and assimilation efficiency // J. Mar. Res. 1989. V. 11. №3. P. 535-552.

25. Stanlaw K. A., Reeve M. R., Walter M. A. Growth, food, and vulnerability to damage of the ctenophore *Mnemiopsis mccradyi* in its early life history stages // Limnol. Oceanogr. 1981. V. 26. №2. P. 224-234.

26. Louppova N. E., Arashkevich E. G. Reproductive strategies of *Beroe ovata* and *Mnemiopsis leidy* in coastal waters of the NE Black Sea // Первая международная конференция "Black Sea Ecosystem 2005 and Beyond" (8-10 мая 2006. Стамбул). 2006. С. 82.

27. Louppova N. E., Arashkevich E. G. Effect of temperature on reproduction strategy of the Ctenophores *Mnemiopsis leidy* and *Beroe ovata*: application to the climate variations // 2nd biannual and Black Sea scene EC project joint conference (Sofia, 6-9 October 2008). 2008. P. 23.

28. Луппова Н. Е., Арашкевич Е. Г., Косьян А. Р., Сорокин Ю. И. Суточная динамика размножения гребневика *Beroe ovata*, развитие яиц, питание и рост его личинок // Наука Кубани. 2008. №3. С. 20-24.

29. Камшилов М.М. Биология гребневиков прибрежья Мурманна // Тр. Мурман. Морск. Биол. инст. 1961. №3 (7). С. 36-48.

30. Камшилов М. М. Питание гребневика *Beroe cucumis* Fab. // Доклады Академии наук СССР. 1955. Т. 102. №2. С. 36-48.

31. Tamm S. L., Tamm S. Diversity of macrociliary size, tooth patterns, and distribution in *Beroe* (Ctenophora) // Zoomorphology. 1993. V. 113. P. 79-89.

32. Tamm S. L. Dynamic Control of Reversible Cell Adhesion and Actin Cytoskeleton in the Mouth of *Beroe* // *Microscopy Research and Technique*. 1999. V. 44. P. 293-303.
33. Swanberg N. R. The feeding behavior of *Beroe ovata* // *Marine Biology*. 1974. V. 24. P. 69-76.
34. Заика В. Е., Ревков К. Н. Анатомия гонад и режим размножения *Mnemiopsis sp.* в Черном море // *Зоол. журн.* 1994. Т. 73. №3. С. 42-47.
35. Аннинский Б. Е., Финенко Г. А., Аболмасова Г. И., Романова З. А. Содержание органического вещества в теле гребневиков *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata) и *Beroe ovata* (Ctenophora: Beroida) на ранних стадиях онтогенеза // *Биология моря*. 2007. Т. 33. №6. С. 457-464.
36. Луппова Н. Е., Арашкевич Е. Г., Косьян А. Р. Размножение гребневика *Beroe ovata* (Ctenophora, Atentaculata, Beroida) в Черном море: плодовитость, развитие яиц, питание и рост его личинок в зависимости от условий обитания // *Комплексные исследования Черного моря / под ред. Н. В. Есина, Б. С. Ломазова. М.: Научный мир, 2011. С. 53-54.*

References:

1. Vinogradov, M. E., Sapozhnikov, V. V., & Shushkina, E. A. (1992). Ekosistema Chernogo morya [Ecosystem of the Black Sea]. Ed. by M. E. Vinogradov. Moscow. (in Russian).
2. Ignatyev, S. M., Zuev, G. V., & Melnikova E. B. (2001). The long-term dynamic of the state of ctenophora, *Mnemiopsis leidyi* Agassiz population in the Sevastopol region (the Black Sea). *Ekologiya morya*, 56, 8-12. (in Russian).
3. Shushkina, E. A., & Musaev, E. I. (1990). Struktura planktonnogo soobshchestva epipelagiali Chernogo morya i ee izmeneniya v svyazi s vseleniem novogo vida grebnevikov [Structure of the plankton community of the Black Sea epipelagic and its changes in connection with the introduction of a new species of ctenophore]. *Oceanology*, 30(2), 324-328. (in Russian).
4. Khoroshilov, V. S., & Lukasheva, T. A. (1999). Izmeneniya zooplanktonnogo soobshchestva Goluboi bukhty posle vseleniya v Chernoe more grebnevikov mnemiopsisa [Changes in the zooplankton community of the Blue Bay after migration to the Black Sea of the ctenophore *Mnemiopsis*]. *Oceanology*, 33(4b), 558-562. (in Russian).
5. Kideys, A. E. (1994). Recent dramatic changes in the Black Sea ecosystem: the reason for the sharp decline in Turkish anchovy fisheries. *Journal of Marine Systems*, 5, 171-181.
6. Luppova, N. E. (2002). *Beroe ovata* Mayer, 1912 (Ctenophora, Atentaculata, Beroida) in the coastal waters of the northeastern part of the Black Sea. *Ekologiya morya*, 59, 23-25. (in Russian).
7. Konsulov, A. S., & Kamburska, L. T. (1998). Ecological determination of the new ctenophora - *Beroe ovate* invasion in the Black Sea. In: *Trudove na Instituta okeanologiya. V. 2. 195-198.*
8. Vinogradov, M. Ye., & Shushkina, E. A. (2002). Dinamika vozrastnoi struktury populyatsii grebnevikov *Mnemiopsis leidyi* i *Beroe ovate* u Kavkazskogo poberezhia Chernogo morya v 2000 g. [Dynamics of the age structure of the populations of the ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovate* near the Caucasian coast of the Black Sea in 2000]. In: *Kompleksnye issledovaniya severo-vostochnoi chasti Chernogo morya [Complex studies of the North-Eastern part of the Black Sea]. Ed. by Zatsepin A. G., Flint M. V. Moscow, Nauka, 272-288.* (in Russian).
9. Seravin, L. N. (1994). Revision of the species composition of the ctenophores of the genus *Mnemiopsis* (order Lobata). 2. Species Appearance of the Black Sea *Mnemiopsis* and Species Composition of the *Mnemiopsis* Genus. *Zool. zhurnal.*, 73(1), 19-33. (in Russian).

10. Seravin, L. N., Shiganova, T. A., & Luppova, N. E. (2002). The history of the study of the ctenophore *Beroe ovata* (Ctenophora, Atentaculata, Beroida) and some features of the structure of its Black Sea representative. *Zool. Zhurnal*, 81(10), 1193-1200. (in Russian).
11. Kremer, P. (1976). Population dynamics and ecological energetic of a pulsed zooplankton predator, the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. In: *Estuarine Processes. V. 1. New York, Academic Press*, 197-215.
12. Nelson, T. C. (1925). On the occurrence and food habits of ctenophores in New Jersey inland coastal waters. *Biological Bulletin*, 48(2), 92-111.
13. Sullivan, B. K., Van Keuren, D., & Clancy, M. (2001). Timing and size blooms of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in relation to temperature in Narragansett Bay, RI. *Hidrobiologia*, 451, 113-120.
14. Arashkevich, E. G., Anokhina, L. L., Vostokov, S. V., Drits, A. V., Lukasheva, T. A., Luppova, N. E., Musaeva, E. I., & Tolomeyev, A. N. (2000). Reproduction strategy *Beroe ovata* (Stenophora, Atentaculata, Beroida) - a new invader in the Black Sea. *Oceanology*, 41(1), 116-120. (in Russian).
15. Louppova, N. E. (2014). Abundance dynamics and population structure of the invasive Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (Mnemiopsida, Tentaculata) in the coastal zone of the Northeastern Black Sea. *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal*, (4), 537-543. (in Russian).
16. Vinogradov, M. E., Shushkina, E. A., Vostokov, S. V., Vereshchaka, A. L., & Lukasheva, T. A. (2002). Interaction between the populations of the Ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* off the Caucasian coast of the Black Sea. *Oceanology*, 42(5), 661-669.
17. Vinogradov, M. E., Lebedeva, L. P., Zasko, D. N., Vinogradov, G. M., & Lukasheva, T. A. (2006). Patterns of Ctenophore populations in the Northeastern part of the Black Sea in 2005. *Oceanology*, 46(3), 376-384.
18. Zaika, V. E., & Sergeeva, N. G. (1990). Morphology and development of *Mnemiopsis mccradyi* (Ctenophora, Lobata) in the Black Sea. *Zool. zhurnal*, 69(2), 5-10. (in Russian).
19. Finenko, G. A., Romanova, Z. A., & Abolmasova, G. I. (2000). The ctenophore, *Beroe ovata* - a recent invader to the Black Sea. *Ekologiya morya*, 50, 21-25. (in Russian).
20. Mutlu, E. (1999). Distribution and abundance of ctenophores, and their zooplankton food in the Black Sea. II. *Mnemiopsis leidyi*. *Marine Biology*, 195, 603-613.
21. Greve, W. (1970). Cultivation experiments on North Sea cenophores. *Helgoland. Wiss. Meeresunters*, 20(1), 304-317.
22. Harbison, R. G., & Miller, R. (1986). Not all ctenophores are hermaphrodites. Studies on the systematics, distribution, sexuality and development pf two species of *Ocyropsis*. *Mar. Biol.*, 90, 413-424.
23. Pianka, H. D. (1974). Ctenophora. In: *Reproduction of marine invertebrates: Acoelomate and Pseudocoelomate Metazoans*. Ed. by Giese A. C., Pearse J. New York, Academic Press, 201-265.
24. Reeve, M. R., Syms, M. A., & Kremer P. (1989). Growth dynamics of a ctenophore (*Mnemiopsis*) in relation to variable food supply. 1. Carbon biomass, feeding, egg production, growth and assimilation efficiency. *J. Mar. Res.*, 11(3), 535-552.
25. Stanlaw, K. A., Reeve, M. R., & Walter, M. A. (1981). Growth, food, and vulnerability to damage of the ctenophore *Mnemiopsis mccradyi* in its early life history stages. *Limnol. Oceanogr.*, 26(2), 224-234.
26. Louppova, N. E., Arashkevich, E. G. (2006). Reproductive Strategies of *Beroe ovata* and *Mnemiopsis leidyi* in coastal waters of the NE Black Sea. In: *Black Sea Ecosystem 2005 and Beyond. Istanbul*, 82.

27. Louppova, N. E., & Arashkevich, E. G. (2008). Effect of temperature on the reproduction of the Ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata*: application to the climate variations. *In: 2nd biannual and the Black Sea scene EC project joint conference. Sofia, 2008, 23.*
28. Luppova, N. E., Arashkevich, E. G., Kosian, A. R., & Sorokin, Yu. I. (2008). Daily dynamics of reproduction of the ctenophore *Beroe ovata*, development of eggs, nutrition and growth of its larvae. *Nauka Kubani*, (3), 20-24. (in Russian).
29. Kamshilov, M. M. (1961). Biology of the ctenophores of the Murman coast. *In: Tr. Murm. Morsk. Biol. inst. Issue 3 (7), 36-48.* (in Russian).
30. Kamshilov, M. M. (1955). Nutrition of the ctenophore *Beroe cucumis* Fab. *Reports of the Academy of Sciences of the USSR, 102(2), 36-48.* (in Russian).
31. Tamm, S. L., & Tamm, S. (1993). Diversity of macrociliary size, tooth patterns, and distribution in *Beroe* (Ctenophora). *Zoomorphology*, 113, 79-89.
32. Tamm, S. L. (1999). Dynamic Control of Reversible Cell Adhesion and Actin Cytoskeleton in the Mouth of *Beroe*. *Microscopy Research and Technique*, 44, 293-303.
33. Swanberg, N. R. (1974). The feeding behavior of *Beroe ovata*. *Marine Biology*, 24, 69-76.
34. Zaika, V. E., Revkov, K. N. (1994). Anatomy of the gonads and the breeding regimen of *Mnemiopsis* sp. in the Black Sea. *Zool. Zhurnal*, 73(3), 42-47.
35. Anninsky, B. E., Finenko, G. A., Abolmasova, G. I., & Romanova, Z. A. (2007). The content of organic matter in the body of the ctenophores *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata) and *Beroe ovata* (Ctenophora: Beroida) in the early stages of ontogeny. *Biologiya morya*, 33(6), 457-464. (in Russia).
36. Luppova, N. E., Arashkevich, E. G., & Kosiyan, A. R. (2011). Razmnozhenie grebnevika *Beroe ovata* (Ctenophora, Atentaculata, Beroida) v Chernom more: plodovitost, razvitie yaits, pitanie i rost ego lichinok v zavisimosti ot uslovii obitaniya [Breeding of ctenophore *Beroe ovata* (Ctenophora, Atentaculata, Beroida) in the Black Sea: fecundity, development of eggs, food and growth of its larvae, depending on habitat conditions]. *In: Kompleksnyye issledovaniya Chernogo moray [Black Sea Complex Studies]. Ed. by N. V. Esin, B. S. Lomazov. Moscow, Nauchnyi mir, 53-54.*

Работа поступила
в редакцию 24.09.2018 г.

Принята к публикации
28.09.2018 г.

Ссылка для цитирования:

Луппова Н. Е. Черноморский гребневик-вселенец *Beroe ovata* (Ctenophora, Atentaculata, Beroida): репродукционный успех в зависимости от условий обитания // Бюллетень науки и практики. 2018. Т. 4. №10. С. 31-46. Режим доступа: <http://www.bulletennauki.com/louppova> (дата обращения 15.10.2018).

Cite as (APA):

Louppova, N. (2018). The Black Sea Ctenophora-invader *Beroe ovata* (Ctenophora, Atentaculata, Beroida): reproduction success depending on conditions of habitation. *Bulletin of Science and Practice*, 4(10), 31-46. (in Russian).