



УДК [593.7+593.8]:591.13(262.5)

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ И ПИЩЕВЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОПУЛЯЦИЙ ЖЕЛЕТЕЛЫХ В АКВАТОРИИ КРЫМА В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

© 2019 г. Г. А. Финенко, Н. А. Дацык, С. М. Игнатьев, Б. Е. Аннинский

Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия
E-mail: gfinenko@gmail.com

Поступила в редакцию 22.08.2018; после доработки 11.01.2019;
принята к публикации 22.05.2019; опубликована онлайн 24.06.2019.

Численность, биомасса, размерная структура популяций желетелых хищников [медуза *Aurelia aurita* Linnaeus, 1758; гребневики *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 и *Pleurobrachia pileus* (O. F. Müller, 1776)] и интенсивность питания двух видов (*A. aurita* и *M. leidyi*) исследованы в раннелетний период (июнь) 2016 г. на 45 станциях, охватывавших зону шельфа у берегов Крыма от м. Тарханкут до г. Керчи, а также на 3 станциях глубоководного района с координатами 44°23'N–45°5'N и 32°22'E–36°36'E. Сбор материала проводили вертикальными тралениями от дна (10–100 м) до поверхности на шельфовых станциях и от глубины с $\sigma_t = 16,2$ до поверхности — на глубоководных, используя модифицированную сеть Богорова — Расса с диаметром входного отверстия 80 см и ячейёй 500 мкм. Спектр питания определяли под микроскопом в лаборатории сразу после вылова животных, рассчитывая впоследствии суточные рационы и скорость выедания зоопланктона. Установлены пространственные различия в биомассе и численности отдельных видов: максимальная биомасса *A. aurita*, преобладавшей во всех районах, отмечена в Евпаторийско-Севастопольском районе и обусловлена большими скоплениями среднеразмерных особей новой генерации. Гребневик *P. pileus* доминировал по численности в районе халистазы. Пищевой спектр медуз был очень разнообразен и включал различные стадии Copepoda, Tunicata, Cladocera, а также меропланктонные организмы — велигеры *Bivalvia* и *Gastropoda*. Халистатическая зона с большими глубинами характеризовалась максимальным количеством видов планктонных Copepoda в пище *A. aurita*. Среднесуточные рационы медуз, рассчитанные по содержанию пищи в гастральной полости и по времени переваривания, изменялись в широких пределах от района к району. Самыми низкими показателями были в Каркинитском заливе [(0,113 ± 0,10) мг С·экз.⁻¹·сут⁻¹, или (1,6 ± 2,18) % С тела], где большую долю пищи составляли водоросли *Coscinodiscus granii* Gough, 1905. Наиболее интенсивно питались животные в халистатической области [(0,687 ± 0,094) мг С·экз.⁻¹·сут⁻¹, или (56,2 ± 23,7) % С тела], в пище преобладали *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991 и *Pseudocalanus elongatus* Voeck, 1865. Ни в одном из районов *A. aurita* не могла компенсировать затраты на дыхание за счёт потребления мезозоопланктона. Наибольший пресс на зоопланктон оказывала популяция медуз в Каркинитском заливе и в Евпаторийско-Севастопольском районе, хотя во всех исследованных районах её пресс был очень низок и не приводил к кардинальному сокращению численности зоопланктонного сообщества.

Ключевые слова: желетелый зоопланктон, *Aurelia aurita*, численность, биомасса, суточный рацион, пищевые потребности

Наличие двух альтернативных точек зрения на долговременную динамику популяций желетелых в Мировом океане определяет необходимость проведения продолжительного мониторинга как основы для анализа их состояния. Накопление многолетних рядов данных по развитию желетелых в Чёрном море позволяет оценить их роль в функционировании пелагической экосистемы в связи с климатическими изменениями.

Увеличение обилия желетелых во многом связано, как полагают, с человеческой деятельностью — с рыболовством, потеплением океана, гипоксией, изменением среды обитания, развитием прибрежных районов, эвтрофикацией и, в некоторых случаях, интродукциями чужеродных видов [23, 24, 25]. В отдельных регионах растут численность и частота появления этих животных, расширяются границы ареала [13]. Есть и альтернативная точка зрения: увеличения количества желетелых не наблюдается, это лишь результат естественной осцилляции их численности в глобальных популяциях [14, 15]. В настоящее время данных для однозначного ответа на вопрос о том, имеет ли место глобальное увеличение количества желетелых, недостаточно.

Численность желетелых определяется не только гидрофизическими процессами, антропогенными и климатическими факторами, но и взаимодействием физиологических и поведенческих отношений видов с окружающими условиями, а также конкурентными и трофическими взаимодействиями между видами. Детальное изучение состава диеты и скорости потребления пищи животными может дать полезную информацию о путях передачи энергии, трофических отношениях желетелых и их возможном влиянии на популяции жертв. Развитие популяций желетелых претерпевает значительную вариабельность во времени и пространстве, поэтому только проведение долговременного мониторинга может создать основу для оценки их состояния, пищевого пресса на планктонное сообщество, влияния на пищевую обеспеченность планктоноядных рыб и функционирование пелагической экосистемы в целом. Накопление многолетних рядов данных позволяет полнее понять механизмы динамики экосистемы Чёрного моря.

Основной целью исследования являлась оценка состояния популяций желетелого макрозоопланктона и его роли в трофической цепи зоопланктон — желетелые хищники.

Задачи:

- изучить пространственное распределение и структуру популяций желетелых хищников в шельфовых и открытых районах Чёрного моря;
- исследовать пищевой спектр массовых видов желетелых и скорость потребления пищи;
- оценить пищевой пресс этих видов на зоопланктонное сообщество.

Наши исследования являются частью мониторинга состояния экосистемы прибрежных и открытых вод Чёрного моря у берегов Крыма, проводимого Институтом морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН с 2016 г. Работу выполняли в 86-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий» с 8 по 18 июня 2016 г. на 45 станциях, охватывавших зону шельфа у берегов Крыма от м. Тарханкут до г. Керчи, а также на 3 станциях глубоководного района с координатами 44°23'N–45°5'N и 32°22'E–36°36'E (рис. 1).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изученная акватория Чёрного моря была разделена согласно районированию В. А. Водяницкого [4]:

- 1 — район Каркинитского залива (ст. 3–11);
- 2 — Евпаторийско-Севастопольский район (ст. 1, 2, 13, 45–50);
- 3 — район Южного берега Крыма (ст. 40–43);
- 4 — Феодосийский район — полигон у Судака (ст. 17–25).

Кроме того, были выполнены 3 станции в глубоководной халистатической области (ст. 14–16) и 9 станций в районе Керченского пролива у м. Опук (ст. 26–34). Все станции, кроме глубоководных, расположены на шельфе с глубинами от 10 до 150 м (исключение — ст. 30 с глубиной 525 м).

Температура воды на поверхности на отдельных станциях в Чёрном море изменялась от +18,1 до +22,6 °C. Самыми низкими её значения были на западе (Каркинитский залив): температура в верхнем квазиоднородном слое находилась в пределах от +18,1 до +19,7 °C. Максимальными были значения на востоке (в районе Керченского пролива) — до +22,6 °C. Диапазон изменения

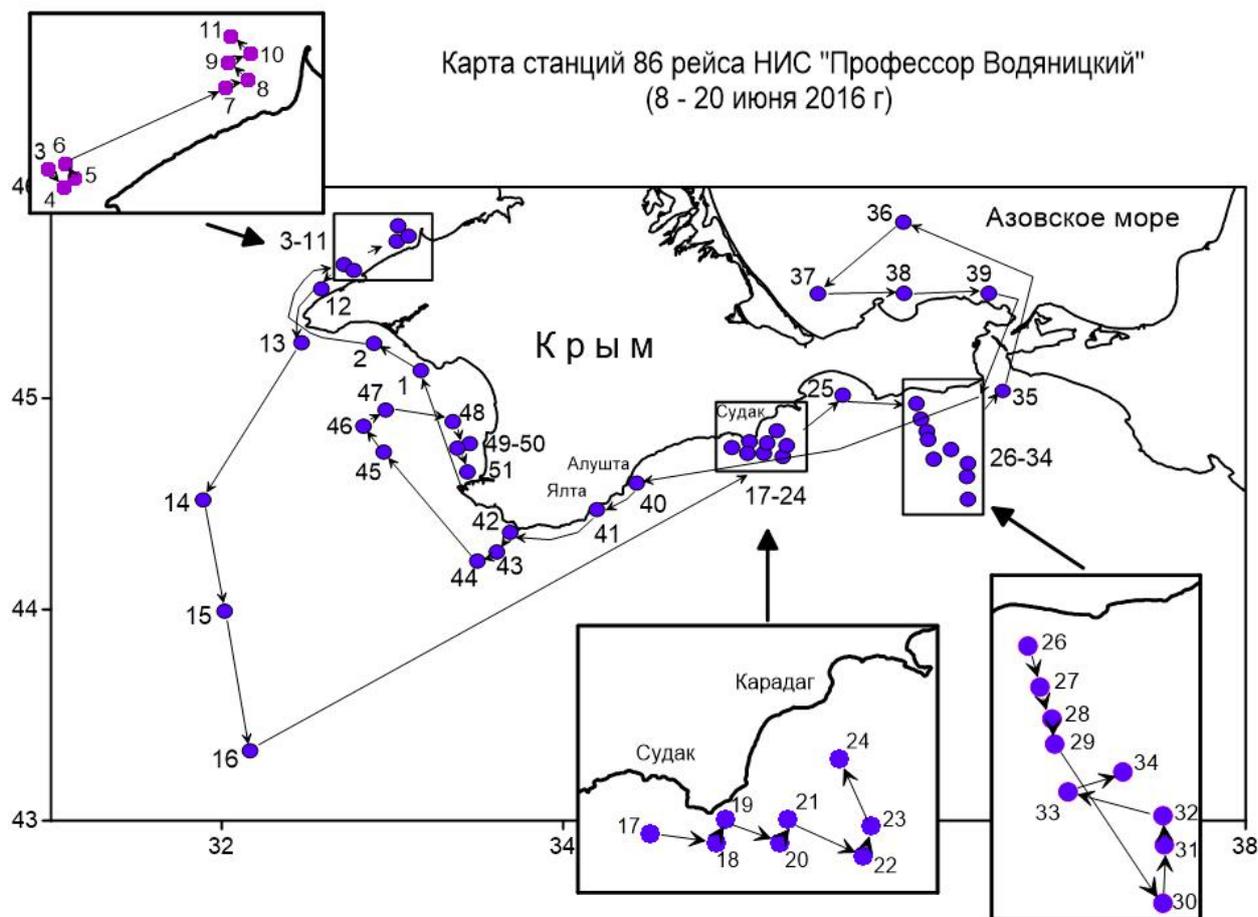


Рис. 1. Карта станций в 86-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий»

Fig. 1. Map of the stations in the 86th cruise of RV “Professor Vodyanitsky”

солёности — от 17,24 до 18,34‰; на прибрежных станциях у Керченского пролива она снижалась до 13,52‰. Относительная прозрачность воды в Чёрном море колебалась в пределах 8–12 м. Исключением была ст. 16, отличающаяся высокой прозрачностью (20 м).

Сбор желетелого зоопланктона и обработку материала проводили по методике, описанной нами ранее [8, 9, 17, 18].

Для того чтобы изучить спектр питания и скорость потребления пищи желетелыми хищниками в море, всех выловленных особей просматривали в лаборатории под микроскопом непосредственно после вылова. Состав пищи в гастральной полости животных определяли до вида и стадии развития. Суточный рацион (R , мг·экз.⁻¹·сут⁻¹) рассчитывали по формуле:

$$R = Bz \times DT^{-1} \times 24,$$

где Bz — биомасса зоопланктона в гастральной полости хищника, мг;

DT — время переваривания зоопланктона, ч.

Время переваривания пищи медузами рассчитывали по формуле, учитывающей биомассу пищи в гастральной полости (Bz , мг) и вес животного (WW , г), вводя k_t [поправку при пересчёте времени переваривания рачкового зоопланктона при +20 °С к наблюдаемой в море температуре (1)] и k_{sp} (поправку на увеличение времени переваривания велигеров *Bivalvia* (2,67) по сравнению с таковым для рачкового зоопланктона) [16]:

$$DT = 1,81 \times B_z^{0,122} \times WW^{-0,193} \times k_t \times k_{sp}.$$

Последнюю поправку не вводили, когда крупные *A. aurita* (больше 150 мм) содержали в гастральной полости менее пяти велигеров. В этих случаях время переваривания приравняли ко времени переваривания рачкового зоопланктона. Время переваривания пищи *M. leidy* рассчитывали по данным [7] с учётом температурной поправки. О степени пищевого пресса популяций *A. aurita* на мезопланктон судили по величине времени полужизни зоопланктона (T , сутки), в основу расчёта которого положены формулы, связывающие величину освобожденного объёма (CR , л·экз.⁻¹·сут⁻¹) с диаметром купола (D , мм) [16, 21]:

$$CR_{ind} = 0,0073 \times D^{2,1},$$

$$CR_{pop} = CR_{ind} \times N/1000,$$

$$T = \ln 2/CR_{pop},$$

где CR_{pop} — величина объёма воды, освобождённого популяцией, м³·сут⁻¹;

N — плотность популяции, экз.·м⁻³.

Минимальные пищевые потребности *A. aurita* (необходимое количество ассимилированной пищи для компенсации дыхательных потребностей) оценивали по формуле:

$$Q = 0,00936 \times WW^{0,84} \times 0,535 \times k_t \times 24,$$

где Q — скорость дыхания *A. aurita*, мг С·экз.⁻¹·сут⁻¹;

WW — сырой вес, г;

0,535 — переходный коэффициент от миллилитров O_2 к миллиграммам С;

k_t — температурная поправка для перехода от +20 °С к наблюдаемой температуре [3].

При пересчёте величин рационов, выраженных в сыром весе, в углеродные единицы было принято, что 1 мг С эквивалентен 25 мг сырого веса зоопланктона (отношение сухой:сырой вес = 0,1; отношение С:сухой вес зоопланктона = 0,4). Отношения для *A. aurita* и *M. leidy*: сухой:сырой вес = 0,02, содержание С — 0,04 сухого веса [6, 11]. Исследование питания медуз проводили на 23 станциях (по 3–5 станций в каждом районе). Всего изучен 181 экз. с диаметром купола 11–140 мм и сырым весом 0,067–131,7 г. Содержание углерода — 0,054–107,9 мг С·экз.⁻¹. При статистической обработке материала использовали компьютерные программы Surfer, Microsoft Excel 98 и Grapher. Во всех случаях приведены средние величины и ошибка средней (SE).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Численность, биомасса, структура популяции и распределение желетелого макропланктона. В период исследования желетельный макропланктон отмечен по всему побережью Крыма (от Каркинитского залива до Керченского пролива); он был представлен тремя видами: медузой *Aurelia aurita* и гребневиками *Pleurobrachia pileus* и *Mnemiopsis leidy*. Гребневик *Beroe ovata* Bruguère, 1789 наблюдался лишь несколько раз с борта судна — на станциях в халистатической области и у берегов Севастополя.

В Чёрном море медузы обнаружены на всех станциях. Их численность варьировала в пределах 2–160 экз.·м⁻², а биомасса — 1,2–5563,8 г·м⁻². Распределение *A. aurita* вдоль Крымского побережья было весьма неоднородным. Максимальная биомасса *A. aurita* составляла 5563,8 г·м⁻² [в Евпаторийско-Севастопольском районе на траверзе пос. Кача (ст. 48)]. На трёх глубинных станциях в халистатической области биомасса *A. aurita* достигала 900 г·м⁻² и была сходна с величинами на станциях внешнего шельфа (рис. 2А).

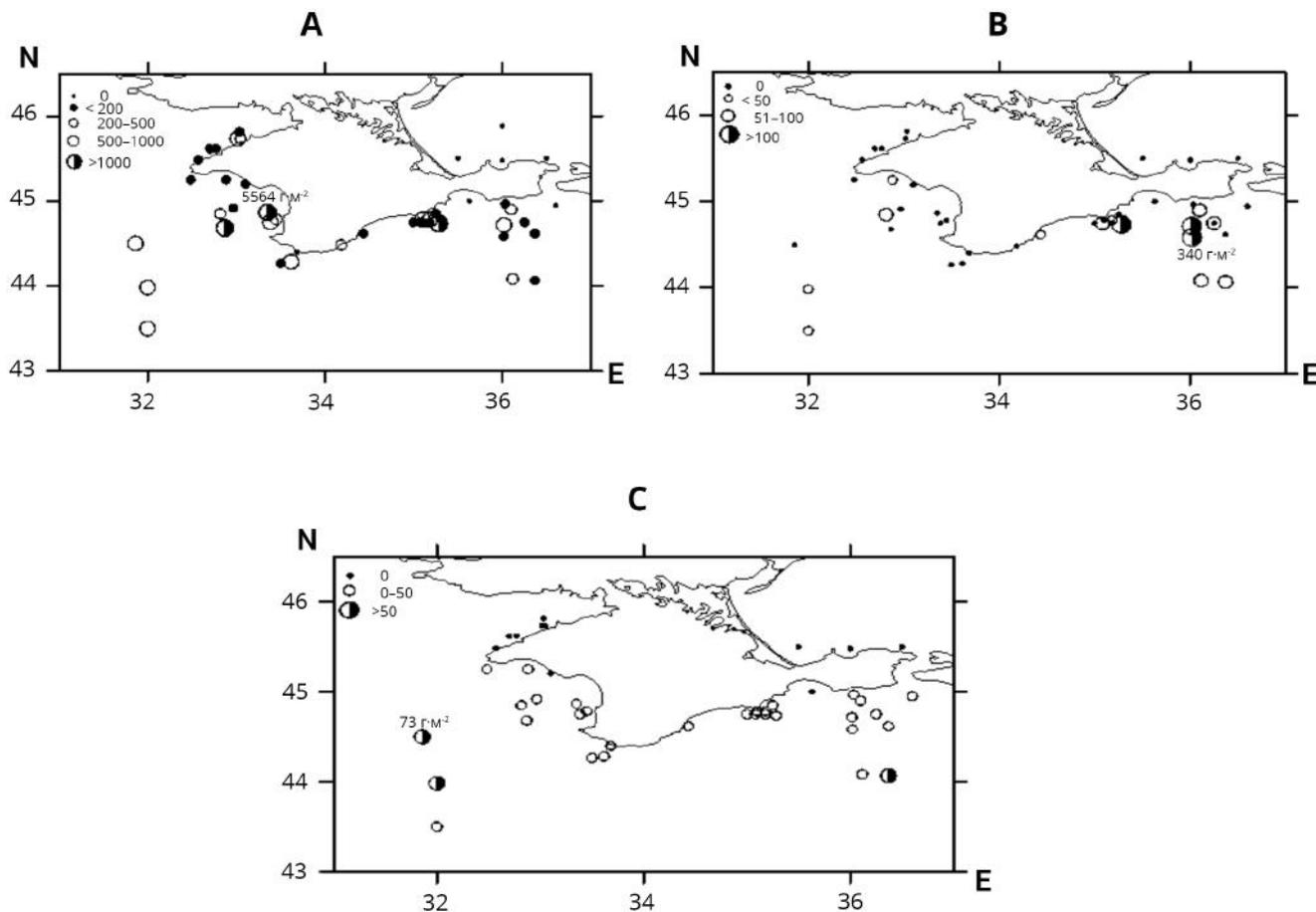


Рис. 2. Биомасса ($\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$) *Aurelia aurita* (A), *Mnemiopsis leidyi* (B) и *Pleurobrachia pileus* (C) в июне 2016 г. в Чёрном море

Fig. 2. Biomass ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) of *Aurelia aurita* (A), *Mnemiopsis leidyi* (B) и *Pleurobrachia pileus* (C) in June 2016 in the Black Sea

Размерная структура популяции медуз несколько различалась по районам. Так, в Евпаторийско-Севастопольском районе и в халистатической области популяция на 80 % состояла из среднеразмерных особей 11–50 мм, а доля более крупных животных составляла около 20 %. В остальных районах Крыма основная часть популяции была представлена животными двух размерных групп — 11–50 и 51–100 мм (рис. 3А).

Гребневик-вселенец *M. leidyi* отмечен только на 30 % станций и представлен единичными особями, численность которых варьировала в пределах 0,4–8,0 экз. $\cdot\text{м}^{-2}$, биомасса — 1,1–340,5 $\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$. Максимальные значения биомассы (до 340,5 $\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$) зафиксированы в восточной части Крыма на траверзе м. Опук. Относительно высокая биомасса мнемииосписа при низкой численности (8 экз. $\cdot\text{м}^{-2}$) обусловлена присутствием крупных (52–76 мм) взрослых животных (рис. 2В).

Популяция *M. leidyi* представлена широким размерным спектром животных — от 7 до 76 мм. При этом наблюдалось чёткое разделение по районам исследования: в Каркинитском заливе и в Евпаторийско-Севастопольском районе преобладали личинки до 10 мм, во всех остальных районах популяция целиком была представлена крупными (> 30 мм) половозрелыми особями (рис. 3В). Таким образом, размножение *M. leidyi* начинается в западных шельфовых районах Крыма.

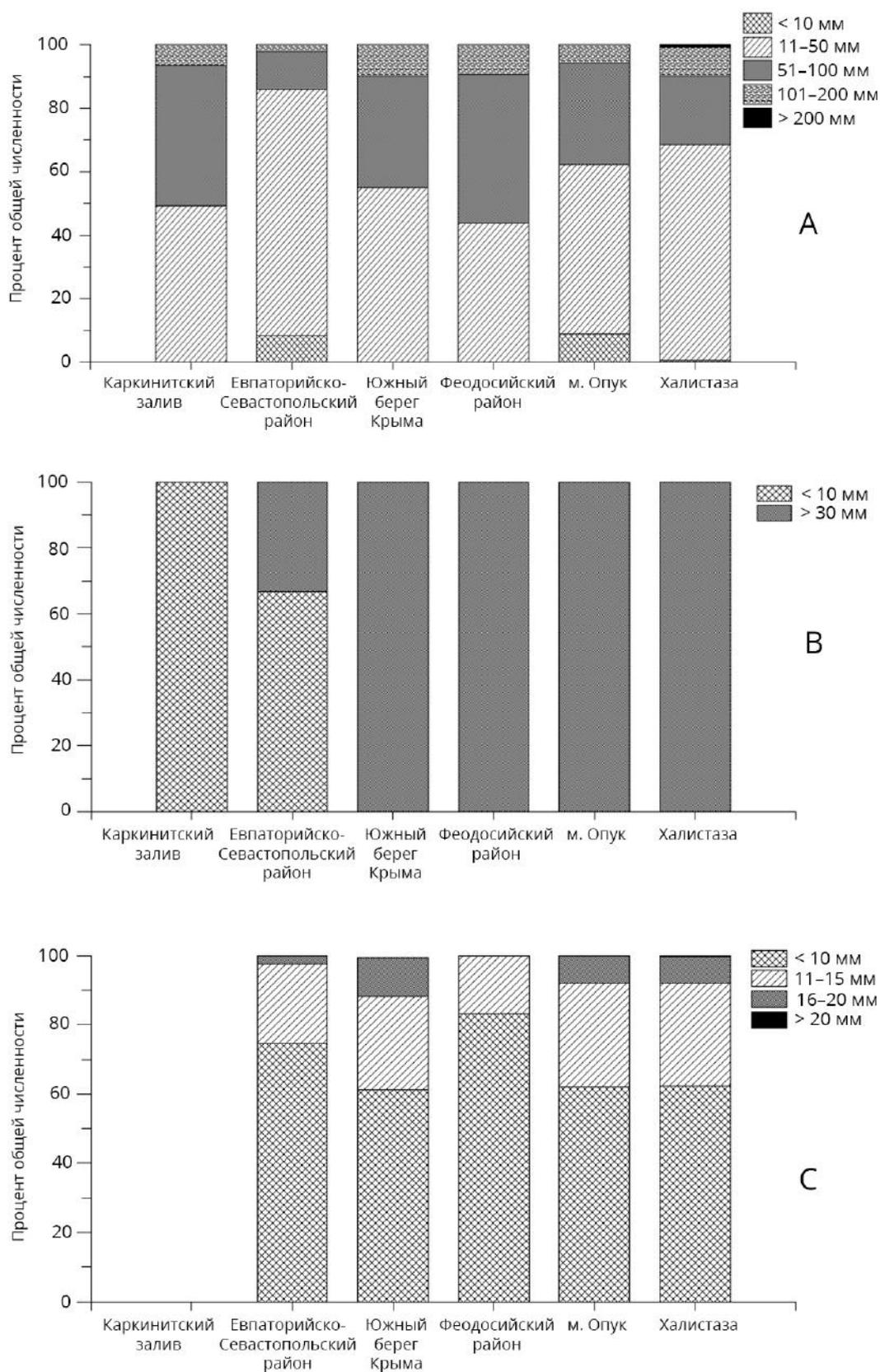


Рис. 3. Размерная структура популяции *Aurelia aurita* (A), *Mnemiopsis leidyi* (B) и *Pleurobrachia pileus* (C) в июне 2016 г. в Чёрном море

Fig. 3. Size structure of *Aurelia aurita* (A), *Mnemiopsis leidyi* (B) and *Pleurobrachia pileus* (C) populations in June 2016 in the Black Sea

Холодноводный гребневик *P. pileus* представлен почти повсеместно, с численностью 4–282 экз.·м⁻² и биомассой от < 1 до 73 г·м⁻², с относительно ровными значениями вдоль всего берега Крыма, кроме мелководного Каркинитского залива, где он отсутствовал (рис. 2С). Максимальные величины численности и биомассы отмечены на глубоководных станциях в халистатической области (до 73 г·м⁻²) и на глубоководной станции в районе м. Опук (до 50 г·м⁻²).

Во всех исследованных районах структура популяции *P. pileus* оказалась сходной. Преобладающей размерной группой (60–80 % общей численности) были животные до 10 мм, что говорит об интенсивном размножении в период наблюдений. Доля гребневиков диаметром 11–15 мм составляла около 30 %. Крупные животные (до 20 мм) присутствовали практически вдоль всего побережья Крыма, но в незначительном количестве (около 5 %) (рис. 3С).

Сравнение обилия отдельных видов желтелых по районам показало преобладание *P. pileus* по численности над другими видами. Между тем биомасса *A. aurita* намного превосходила биомассу других желтелых, составляя до 80–96 % во всех исследованных районах, кроме м. Опук (65 %) (табл. 1).

Биомасса медуз была максимальной в районах халистазы и в Евпаторийско-Севастопольском районе; в остальных исследуемых областях она была в 3 раза ниже и практически одинакова. В районе халистазы отмечалась и самая высокая биомасса *P. pileus*. Минимальной численностью и биомассой, практически одинаковой во всех районах, характеризовалась популяция *M. leidy*.

Таблица 1. Численность и биомасса желтелого макропланктона в различных районах Чёрного моря в июне 2016 г.

Table 1. Abundance and biomass of gelatinous macroplankton in different regions of the Black Sea in June 2016

Район	<i>Aurelia aurita</i>		<i>Mnemiopsis leidy</i>		<i>Pleurobrachia pileus</i>	
	экз.·м ⁻²	г·м ⁻²	экз.·м ⁻²	г·м ⁻²	экз.·м ⁻²	г·м ⁻²
Каркинитский залив	16,4 ± 8,4	220,9 ± 137,2	0,4 ± 0,4	0,3 ± 0,3	–	–
Евпаторийско-Севастопольский район	55,6 ± 14,9	1074,9 ± 615,5	0,6 ± 0,4	8,0 ± 8,3	74,5 ± 17,2	16,2 ± 3,6
Южный берег Крыма	14,4 ± 5,8	267,5 ± 145,6	0,4 ± 0,4	2,5 ± 2,5	49,2 ± 25,4	16,2 ± 7,9
Феодосийский район	16,0 ± 5,3	349,0 ± 167,2	0,8 ± 0,4	23,5 ± 17,2	33,0 ± 7,6	5,6 ± 1,1
Мыс Опук	16,8 ± 5,0	180,9 ± 65,0	2,4 ± 0,9	77,2 ± 35,3	68,2 ± 16,9	19,0 ± 6,4
Халистаза	56,3 ± 23,5	882,1 ± 53,7	0,5 ± 0,3	15,3 ± 8,2	227,0 ± 30,2	60,9 ± 7,6

Пищевой спектр *A. aurita*. Из 181 экз. около 70 % содержали пищу в гастральной полости. Наибольшим количеством «накормленных» было в области халистазы [(85,0 ± 1,0) %]. В других районах доля животных с наполненной гастральной полостью изменялась от (60,7 ± 34,4) до (77,0 ± 23,2) % и достоверно не отличалась от таковой в области халистазы ($p > 0,1$). Самая низкая доля питающихся животных с наибольшей дисперсией отмечалась в районе Каркинитского залива [(46,0 ± 45,1) %]. Пищевой спектр медуз был очень разнообразен. Он включал различные стадии копепод *Calanus euxinus* Huisemann, 1991, *Acartia clausi* Giesbrecht, 1889 + *A. tonsa* Dana, 1849, *Paracalanus parvus* Claus, 1863, *Pseudocalanus elongatus* Voeck, 1865; кладоцер *Pleopis polyphemoides* Leuckart, 1859; туникат *Oikopleura dioica* Fol, 1872, а также меропланктонные организмы — велигеры *Bivalvia* и *Gastropoda*.

Acartia sp. (*A. clausi* + *A. tonsa*) (рис. 4) в гастральной полости медуз отмечена во всех районах. Её количество достигало максимума на станциях Каркинитского залива и в районе халистазы (больше 30 % общего количества жертв). Различия в составе пищевых объектов чётко проявлялись по районам. Так, на западе (в Каркинитском заливе и востоке у м. Опук) 40–45 % организмов в гастральной полости по численности составляли диатомовые водоросли *Conscinodiscus granii*. В значительно меньшем количестве (3 %) они обнаружены в Феодосийском районе. Особенностью

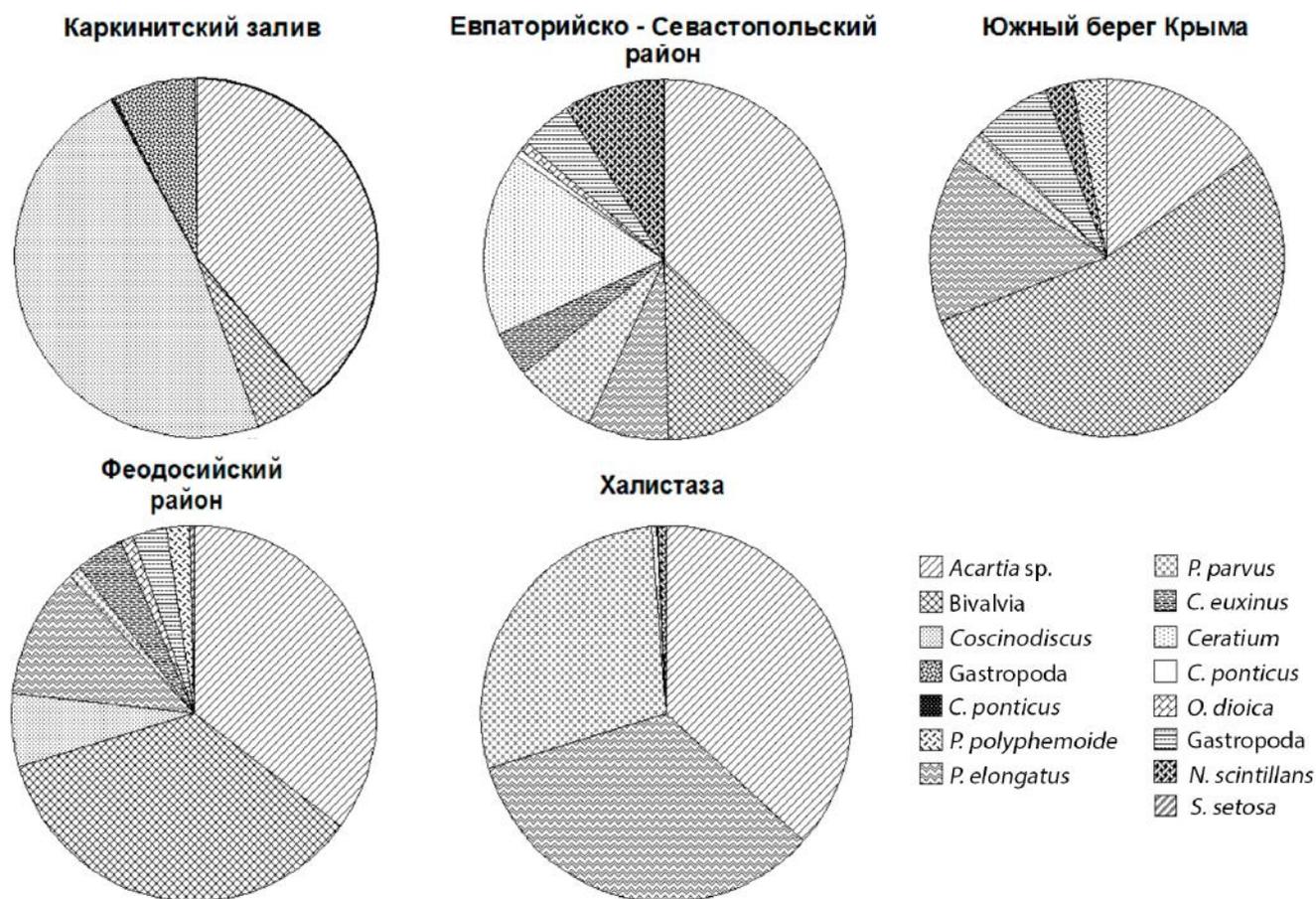


Рис. 4. Пищевой спектр *A. aurita* в различных районах Чёрного моря

Fig. 4. Food spectra of *A. aurita* in different regions of the Black Sea

Евпаторийско-Севастопольского района было наличие в пищевом комке *Ceratium* sp. Shrank, 1793 и *Noctiluca scintillans* Kofoid & Swezy, 1921. На станциях Феодосийского района и Южного берега Крыма до 20 и 40 % по численности соответственно составляли велигеры бивальвий. В других районах они либо отсутствовали, либо присутствовали в незначительном количестве. Халистатическая зона с большими глубинами характеризовалась самым широким спектром потреблённых планктонных Сорерода, где холодноводные виды *C. euxinus* и *P. elongatus* достигали 50 % общей численности жертв в гастральной полости. Следует отметить, что соотношение пищевых объектов по биомассе будет отличаться от соответствующих величин, рассчитанных по численности, из-за различий в индивидуальном весе. Так, доля *C. granii* в районе Каркинитского залива будет значительно ниже приведённых значений [(7,5 ± 6,3) %], а доля *C. euxinus* в халистазе — существенно выше [(70,1 ± 22,1) %]. Не выявлены достоверные различия между долей животных с пищей и без пищи в зависимости от размера животных (10–50 и 50–100 мм), в то время как доля питавшихся в халистатической области достоверно отличалась от таковой в других районах ($p = 0,05$). Среднее число питавшихся медуз составляло (92,6 ± 6,3) % в халистазе против (63,3 ± 33,8) % в других районах.

Количество жертв в гастральной полости, как и величина суточного рациона, не было связано ни с линейными размерами (диаметром), ни с содержанием углерода в теле животных (рис. 5, 6).

Среднесуточные удельные рационы в популяции изменялись в широких пределах от района к району, будучи самыми низкими в Каркинитском заливе [(1,6 ± 2,2) % С тела], где популяция была представлена крупными животными (табл. 2). Наиболее интенсивно питались животные в халистатической области [(0,687 ± 0,094) мг С·экз.⁻¹·сут⁻¹, или (56,2 ± 23,7) % С тела].

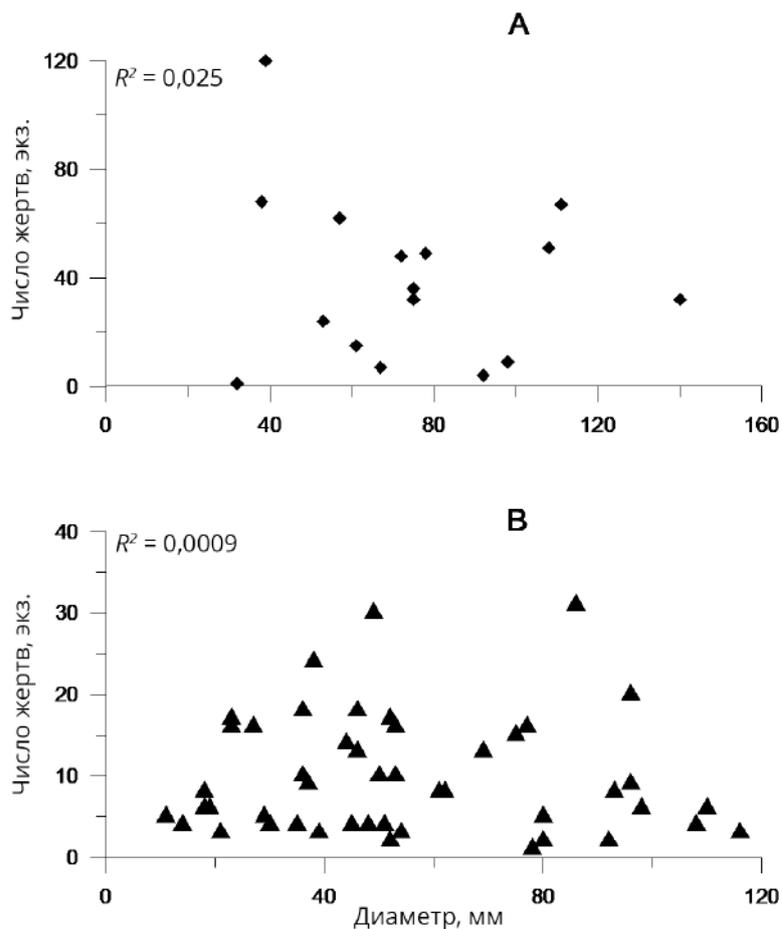


Рис. 5. Связь между количеством жертв в гастральной полости и диаметром купола *A. aurita*: А — Каркинитский залив, В — халистаза

Fig. 5. Relationship between prey number in gastric cavity and bell diameter of *A. aurita*: А – Karkinitsky Bay, В – halistaza

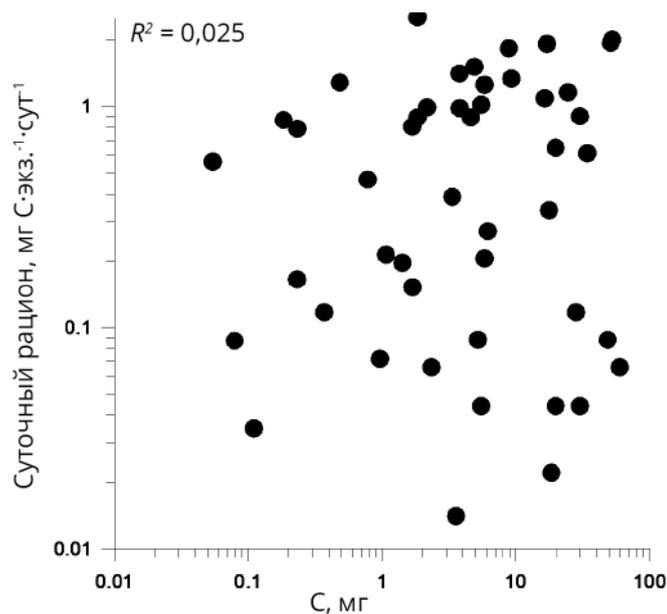


Рис. 6. Связь между суточным рационом и содержанием углерода в теле *A. aurita*

Fig. 6. Relationship between daily ration value and body carbon content in *A. aurita*

Таблица 2. Диаметр (D, мм), содержание углерода (C, мг), количество жертв в гастральной полости (N, экз.), суточный рацион (R, мг С·экз.⁻¹·сут⁻¹) и удельный суточный рацион (R/C, % экз.⁻¹·сут⁻¹) *A. aurita* в прибрежных и открытых районах Чёрного моря

Table 2. Diameter (D, mm), carbon content (C, mg), prey number in gastric cavity (N, ind.), daily ration (R, mg C·ind.⁻¹·day⁻¹) and specific daily ration (R/C, % ind.⁻¹·day⁻¹) of *A. aurita* in the Black Sea inshore and offshore areas

Район	n	D	C	N	R	R/C, %
Каркинитский залив	16	74,7 ± 7,4	23,7 ± 6,8	39,1 ± 7,8	0,43 ± 0,10	1,6 ± 2,2
Евпаторийско-Севастопольский район	23	38,4 ± 4,2	4,26 ± 1,44	7,1 ± 1,6	0,117 ± 0,030	10,0 ± 0,6
Южный берег Крыма	33	46,0 ± 3,8	6,43 ± 1,60	8,9 ± 1,3	0,098 ± 0,018	6,6 ± 1,9
Феодосийский район	10	56,9 ± 7,2	10,72 ± 4,73	6,9 ± 2,8	0,193 ± 0,068	9,3 ± 6,5
Мыс Опук	12	48,5 ± 5,5	6,53 ± 2,24	17,8 ± 4,4	0,474 ± 0,128	22,5 ± 13,7
Халистаза	47	54,8 ± 4,1	12,19 ± 2,29	9,7 ± 1,1	0,687 ± 0,094	56,2 ± 23,7

Примечание: n — количество измерений

Note: n is number of measurements

Сравнение количества потреблённой животными пищи с минимальными пищевыми потребностями, рассчитанными по скорости дыхания, показало, что ни в одном из районов *A. aurita* не может компенсировать затраты на дыхание за счёт потребления мезозoopланктона: пищевые потребности превышали суточный рацион в 1,7–15,3 раза в разных районах (табл. 3). Наиболее благоприятные условия для жизнедеятельности медуз складываются в глубоководной халистатической зоне, где, как указывалось, основу их пищевого рациона составляют *C. euxinus* на различных стадиях развития.

Таблица 3. Минимальные пищевые потребности (Q, мг С·экз.⁻¹·сут⁻¹) и суточные рационы (R, мг С·экз.⁻¹·сут⁻¹) *A. aurita* в шельфовых и глубоководных районах Чёрного моря

Table 3. Minimum food requirements (Q, mg C·ind.⁻¹·day⁻¹) and daily rations (R, mg C·ind.⁻¹·day⁻¹) of *A. aurita* in the Black Sea inshore and offshore areas

Район	WW	Q	R	Q/R
Каркинитский залив	23,96	1,732	0,43	4,0
Евпаторийско-Севастопольский район	3,22	1,321	0,117	2,7
Южный берег Крыма	13,69	1,089	0,098	11,0
Феодосийский район	13,31	1,057	0,193	5,5
Мыс Опук	9,65	0,807	0,474	1,7
Халистаза	15,05	1,172	0,687	1,7

Примечание: WW — сырой вес, г

Note: WW is wet weight, g

Рассчитанная на основе численности популяции медуз и величин суточных рационов скорость потребления мезозoopланктона субпопуляциями медуз в разных районах значительно различалась в зависимости от плотности популяции хищников и скорости их питания. Наиболее многочисленные субпопуляции *A. aurita* — на Евпаторийско-Севастопольском шельфе [(55,6 ± 14,9) экз.·м⁻²] и в халистатической области [(56,3 ± 23,5) экз.·м⁻²] — потребляли 6,5 и 55,6 мг С·м⁻²·сут⁻¹ соответственно. Между тем в остальных исследованных областях эти величины были значительно ниже — от 1,57 до 3,09 мг С·м⁻²·сут⁻¹. Исключением стал район м. Опук — 8,53 мг С·м⁻²·сутки⁻¹ (табл. 4).

Как следует из табл. 4, наибольший пресс на zooplankton оказывала популяция медуз в западных районах шельфа (Каркинитский залив и Евпаторийско-Севастопольский район) (наименьшее время полужизни zooplanktona), более слабый и примерно равный — в районе Южного берега, м. Опук и в глубоководной области. На востоке Крымского шельфа (Феодосийский район) выедание zooplanktona популяцией *A. aurita* было незначительным. Во всех исследованных районах время

Таблица 4. Потребление зоопланктона и время полужизни зоопланктона при потреблении его популяцией *Aurelia aurita* в шельфовых и открытых районах Чёрного моря: R_{ind} , мг С·экз.⁻¹·сут⁻¹ — суточный рацион особи; R_{pop} , мг С·м⁻²·сут⁻¹ — суточный рацион популяции

Table 4. Consumption of zooplankton and half-life of zooplankton under its consumption by *Aurelia aurita* population in inshore and offshore areas of the Black Sea: R_{ind} , mg C·ind.⁻¹·day⁻¹ – individual daily ration; R_{pop} , mg C·m⁻²·day⁻¹ – population daily ration

Район	Численность, экз.·м ⁻²	R_{ind}	R_{pop}	Время полужизни зоопланктона, дни
Каркинитский залив	16,4 ± 8,4	0,43 ± 0,100	2,743 ± 0,432	50 ± 27
Евпаторийско-Севастопольский район	55,6 ± 14,9	0,117 ± 0,030	6,505 ± 1,624	90 ± 28
Южный берег Крыма	14,4 ± 5,8	0,098 ± 0,018	1,57 ± 0,332	134 ± 75
Феодосийский район	16,0 ± 5,3	0,193 ± 0,068	3,088 ± 0,617	357 ± 111
Мыс Опук	16,8 ± 5,0	0,474 ± 0,128	8,532 ± 1,723	176 ± 37
Халистаза	56,3 ± 23,5	0,687 ± 0,094	55,61 ± 7,700	137 ± 41

полужизни зоопланктона значительно превышало время генерации основной пищи — копепод (около 21 суток при +20 °С). Следовательно, их пищевой пресс на мезопланктон был низок и не мог привести к кардинальному сокращению численности зоопланктонного сообщества.

Исследования питания *Mnemiopsis leidy*. Так как *M. leidy* встречался в пробах единично, питание было проанализировано лишь у 3 экз. — взрослых половозрелых животных с орально-аборальной длиной 52–55 мм. Основные пищевые объекты — разные стадии рачкового зоопланктона (*Acartia* sp., *P. elongatus*, *P. parvus*, *P. polyphemoides*) и велигеры бивальвий. Количество жертв в гастральной полости изменялось от 2 до 49 экз.; в последнем случае 85 % составляли велигеры бивальвий. Абсолютные суточные рационы гребневиков были невысокими (от 0,126 до 0,543 мг С·экз.⁻¹·сут⁻¹), как и величины удельных рационов (0,64–2,24 % С тела). Это, безусловно, значительно ниже их минимальных пищевых потребностей.

ОБСУЖДЕНИЕ

Приводимые в литературе материалы по количественному развитию, горизонтальному распределению и питанию желетелых в разных районах Чёрного моря обнаруживают сходные тенденции с полученными нами на шельфе Крымского полуострова.

В 1980-е гг. (до вселения *M. leidy*) высокая биомасса *A. aurita* отмечалась по всему морю, с максимальными величинами (около 1500 г·м⁻²) в северо-западной части Чёрного моря [26]. После вселения *M. leidy* она уменьшилась до 125 и даже до 30 г·м⁻² [20]. Вселение *B. ovata* и снижение численности *M. leidy* сопровождалось увеличением обилия медуз. В июне — июле 1996 г. в южной глубоководной области Чёрного моря у берегов Турции максимальная численность и биомасса *A. aurita* достигали величин 180 экз.·м⁻² и 900 г·м⁻² соответственно [20]. В западных прибрежных водах величины биомассы превышали таковые в восточных благодаря наличию нескольких мест размножения у Стамбула и Эрегли. В июне 2006 г. в западных опреснённых районах моря *A. aurita* также характеризовалась высокой численностью (> 20 экз.·м⁻²) и биомассой (> 500 г·м⁻²). В мае 2007 г. основная область распространения *A. aurita* сдвинулась на восток; самые высокие значения численности и биомассы (138 экз.·м⁻² и 1600 г·м⁻²) отмечались в юго-восточной области [22].

В шельфовой зоне Чёрного моря у Севастополя увеличение биомассы *A. aurita* наблюдалось с 2008 г. [1, 2]. В 2009–2010 гг. в этом районе биомасса *A. aurita* достигала максимальной величины 1000 и 1700 г·м⁻² в весенние месяцы соответственно и была выше, чем в предыдущие годы (265–965 г·м⁻²). Среднегодовая биомасса *A. aurita* составляла около 400 г·м⁻². Близкие среднегодовые величины (340 г·м⁻²) обнаружены в северо-восточной части Чёрного моря в 2011–2012 гг. [12].

Общей чертой сезонной динамики биомассы во все годы было наличие максимума в весенние месяцы, что связано, по-видимому, с завершением годового цикла роста *A. aurita* и с достижением максимальных размеров.

В целом литературные и собственные данные свидетельствуют об увеличении биомассы медузы *A. aurita* в последние годы.

Биомасса *M. leidy* в 1989–1990 гг. превосходила биомассу *A. aurita*. Структурные изменения в макропланктонном сообществе особенно сильно проявились в первые годы после вселения *B. ovata* (1999–2008) (за счёт хищничества последнего), а также с 2009–2010 гг., когда драйвером развития популяций желетелых послужили, вероятно, климатические условия [19]. Характер сезонного развития популяции *M. leidy* определяется температурными условиями и сроками появления в планктоне гребневика *B. ovata*. Как правило, в начале лета (июнь) *M. leidy* редко встречается в планктоне. Его массовое развитие наблюдается в летние месяцы при прогревании воды выше +22 °С. В июне 2006 г. *M. leidy* был обнаружен только в юго-западной области турецкой акватории Чёрного моря и практически отсутствовал в восточной [22]. В мае 2007 г. он присутствовал лишь у Босфора; его численность и биомасса были низкими (1,7 экз·м⁻² и 27,4 г·м⁻² соответственно). В июне 2009–2014 гг. на шельфе Крыма его численность составляла около 5 экз·м⁻², а биомасса — около 90 г·м⁻². Исключением стал 2013 г.: высокая численность (417 экз·м⁻²) наблюдалась при той же биомассе как результат раннего размножения (в это время 20 % общей численности составляли личинки и взрослые половозрелые животные и 80 % — переходные стадии). В июне в другие годы, как и в 2016 г., в исследованных районах размножение гребневиков только начиналось или отсутствовало вовсе [1, 19].

В течение 1988–1990 гг. сезонная и межгодовая биомасса *P. pileus* в глубоководных районах Чёрного моря изменялась в узких пределах, в среднем составляя 70–100 г·м⁻² [20]. После 1994 г. биомасса *P. pileus* находится на среднем уровне 50–100 г·м⁻² (у нас в июне — от 6 до 20 г·м⁻² в прибрежье и 60 г·м⁻² в халистазе).

В июне 2006 г. диапазон изменения численности и биомассы *P. pileus* в южных районах Чёрного моря в раннелетний период в среднем составлял 220 экз·м⁻² и 70–90 г·м⁻². По-видимому, отсутствие больших сезонных и межгодовых колебаний в развитии популяции *P. pileus* является результатом достаточно стабильных условий его обитания.

Горизонтальное распределение *A. aurita* и *M. leidy* — намного более пятнистое, чем таковое *P. pileus*, обитающей на глубине. Это объясняется, вероятно, тем, что течения в глубоководной части моря менее выражены, чем в поверхностном слое [5]. Основной пищевой объект *P. pileus* — *Calanus euxinus* — обитает также в глубоких водах, что обуславливает высокую численность холодноводного гребневика в этих районах (в нашем случае — м. Опук и халистаза) и, напротив, его отсутствие в Каркинитском заливе. Более мелкие копеподы и велигеры бивальвий развиваются в большом количестве в поверхностном слое прибрежных районов и обеспечивают развитие *A. aurita* и *M. leidy*.

Исследования пищевого спектра *A. aurita* на шельфе Крыма у Севастополя и в южных районах показали практически полное сходство с таковым, выявленным нами в раннелетний период вдоль всего Крымского побережья. Наиболее предпочитаемые пищевые объекты — личиночные стадии декапод, икра и ранние личиночные стадии рыб, велигеры бивальвий и *Paracalanus parvus* из копепод. Избирательность *Oithona similis* и *Cladocera Penilia avirostris* обычно ниже, чем таковая зоопланктона в целом. Пищевой спектр меняется с ростом размеров хищников со сдвигом в сторону более крупных жертв. В отдельные периоды в пищевом комке отмечено присутствие *Noctiluca scintillans*, *Ceratium fusus* и *Coscinodiscus janishi* [11].

Исследования на шельфе Севастополя показали, что доля питающихся медуз наиболее низка в мае — июне [11]. В наших исследованиях доля питающихся медуз была высокой (80–100 %) во все исследованные сезоны во всех районах [9, 10], кроме Каркинитского залива в раннелетний период (40 %).

Нами показано, что пищевой пресс популяции *A. aurita* на мезопланктон во всех исследованных районах был низок и не мог привести к кардинальному сокращению численности зоопланктонного сообщества. К такому же выводу приходят и [26], установившие, что даже в годы своего максимального развития (1980-е) *A. aurita* могли потреблять лишь 5–7 % биомассы зоопланктона в сутки, или 50–70 % его суточной продукции. Отсутствие корреляции между биомассой желетелых хищников и биомассой мезопланктона и его отдельных таксономических групп [12] подтверждает наше заключение.

Выводы:

1. Желетельный макропланктон в раннелетний период (июнь) на шельфе Крыма и в глубоководной области Чёрного моря был представлен одним видом медуз (*A. aurita*) и двумя видами гребневиков (*M. leidy* и *P. pileus*). По численности доминировал гребневик *P. pileus* (до 282 экз. \cdot м⁻²); по биомассе преобладала *A. aurita* (до 5563 г \cdot м⁻²).
2. Установлены пространственные различия в пищевом спектре *A. aurita*: наряду с разными стадиями рачкового планктона в Каркинитском заливе и в районе м. Опук, более 40 % общей численности жертв составляли водоросли *C. granii*. Халистатическая зона с большими глубинами характеризовалась максимально широким видовым составом планктонных Copepoda, где холодноводные виды *C. euxinus* и *P. elongatus* составляли до 50 % общей численности жертв в гастральной полости *A. aurita*.
3. Среднесуточные рационы медуз изменялись в широких пределах от района к району, будучи самыми низкими в Каркинитском заливе [(0,113 \pm 0,10) мг С \cdot экз.⁻¹ \cdot сутки⁻¹, или (1,6 \pm 2,18) % С тела], где большую долю пищи составляли водоросли *C. granii*. Наиболее интенсивно питались животные в халистатической области [(0,687 \pm 0,094) мг С \cdot экз.⁻¹ \cdot сутки⁻¹, или (56,2 \pm 23,7) % С тела].
4. Ни в одном из районов *A. aurita* не могла компенсировать затраты на дыхание за счёт потребления мезозоопланктона: пищевые потребности превышали суточный рацион в 1,7–15,3 раза в разных районах. Наибольший пресс на зоопланктон оказывала популяция медуз в Каркинитском заливе и в Евпаторийско-Севастопольском районе, хотя на всём исследованном шельфе её пресс был очень низок и не мог привести к кардинальному сокращению численности зоопланктонного сообщества.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ по теме «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» (№ гос. регистрации АААА-А18-118021490093-4) и при частичной поддержке проекта РФФИ и г. Севастополя р_а 18-44-920022 «Отклик черноморской пелагической экосистемы на изменение климата в регионе (на примере медуз, гребневиков и мелких пелагических рыб)».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Аболмасова Г. И., Финенко Г. А., Романова З. А., Дацык Н. А., Аннинский Б. Е. Состояние желе-телого макрозоопланктона в шельфовой зоне крымского побережья Черного моря в 2009–2010 гг. // *Морской экологический журнал*. 2012. Т. 11, № 3. С. 17–24. [Abolmasova G. I., Finenko G. A., Romanova Z. A., Datsyk N. A., Anninky B. E. Condition of gelatinous macrozooplankton in inshore zone of the Black Sea off the Crimean coast in 2009–2010. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2012, vol. 11, no. 3, pp. 17–24. (in Russ.)]
2. Аннинский Б. Е., Аболмасова Г. И., Дацык Н. А. Влияние желетелых хищников на кормовую базу мелких пелагических рыб. Выедание мезозоопланктона медузой *Aurelia aurita* L. в Черном море // *Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей* / ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская, Г. Е. Шульман, Ю. А. Загородняя. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. С. 276–283. [Anninsky B. E., Abolmasova G. I., Datsyk N. A. Effect of gelatinous predators on forage reserve of small pelagic fish. Consumption of mesozooplankton by jellyfish *Aurelia aurita* L. in the Black Sea. In:

- Biological resources of the Black Sea and Sea of Azov* / V. N. Ereemeev, A. V. Gaevskaya, G. E. Shulman, Ju. A. Zagorodnyaya (Eds). Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2011, pp. 276–283. (in Russ.)]
3. Винберг Г. Г. *Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб*. Минск : Изд-во Белгосуниверситета, 1956. 254 с. [Winberg G. G. *Intensivnost obmena i pishchevye potrebnosti ryb*. Minsk: Izd-vo Belgosuniversiteta, 1956, 254 p. (in Russ.)]
 4. Водяницкий В. А. О естественно-историческом районировании Черного моря и в частности у берегов Крыма // *Труды Севастопольской биологической станции*. 1949. Т. 7. С. 249–255. [Vodyanitsky V. A. O estestvenno-istoricheskom raionirovanii Chernogo morya i v chastnosti u beregov Kryma. *Trudy Sevastopolskoi biologicheskoi stantsii*, 1949, vol. 7, pp. 249–255. (in Russ.)]
 5. Иванов В. А., Белокопытов В. Н. *Океанография Черного моря* / НАН Украины, Морской гидрофизический институт. Севастополь, 2011. 212 с. [Ivanov V. A., Belokopytov V. N. *Okeanografiya Chernogo morya* / NAN Ukrainy, Morskoj gidrofizicheskii institut. Sevastopol, 2011, 212 p. (in Russ.)]
 6. Финенко Г. А., Романова З. А. Популяционная динамика и энергетика гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Севастопольской бухте // *Океанология*. 2000. Т. 40, вып. 5. С. 720–729. [Finenko G. A., Romanova Z. A. Population Dynamics and Energetics of the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Sevastopol Bay. *Okeanologiya*, 2000, vol. 40, iss. 5, pp. 720–729. (in Russ.)]
 7. Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И., Дацык Н. А., Аннинский Б. Е. Влияние условий питания на скорость потребления и переваривания пищи у лопастного гребневика *Mnemiopsis leidyi* // *Морской экологический журнал*. 2005. Т. 4, № 1. С. 75–83. [Finenko G. A., Romanova Z. A., Abolmasova G. I., Datsyk N. A., Anninsky B. E. Effect of food conditions on ingestion rate and digestion time in lobate ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2005, vol. 4, no. 1, pp. 75–83. (in Russ.)]
 8. Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И., Дацык Н. А., Аннинский Б. Е. *Mnemiopsis leidyi*: скорость питания гребневиков в море и пищевой пресс популяции на кормовой зоопланктон // *Морской экологический журнал*. 2010. Т. 9, № 1. С. 73–83. [Finenko G. A., Romanova Z. A., Abolmasova G. I., Datsyk N. A., Anninsky B. E. *Mnemiopsis leidyi*: ingestion rate of the ctenophores in the sea and predatory impact of the population on forage zooplankton. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2010, vol. 9, no. 1, pp. 73–83. (in Russ.)]
 9. Финенко Г. А., Дацык Н. А., Аннинский Б. Е. Пространственное распределение и питание желетелых хищников в прибрежных районах Крыма в зимний период 2016 г. // *Морской биологический журнал*. 2016. Т. 1, № 3. С. 42–49. [Finenko G. A., Datsyk N. A., Anninsky B. E. Spatial distribution and feeding rate of gelatinous predators in inshore areas of Crimean coast in winter 2016. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2016, vol. 1, no. 3, pp. 42–49. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.3.07>
 10. Финенко Г. А., Аннинский Б. Е., Дацык Н. А. Пространственное распределение, структура популяций желетелых хищников и пищевой пресс на зоопланктонное сообщество в прибрежных районах Крымского побережья Черного моря. // *Журнал Сибирского федерального университета* (в печати). [Finenko G. A., Anninsky B. E., Datsyk N. A. Prostranstvennoe raspredelenie, struktura populyatsii zheletelykh khishchnikov i pishchevoi press na zooplanktonnoe soobshchestvo v pribrezhnykh raionah Chernogo morya. *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta* (in press).]
 11. Anninsky B. E. Organic composition and ecological energetics of jellyfish *Aurelia aurita* L. (Cnidaria, Scyphozoa) under the Black Sea conditions. In: *Trophic relationships and food supply of heterotrophic animals in the pelagic ecosystem of the Black Sea* / G. E. Shulman, B. Öztürk, A. Kideys, G. A. Finenko, L. Bat (Eds). Istanbul, Turkey: Black Sea Commission Publications, 2009, pp. 99–160.
 12. Arashkevich E. G., Louppova N. E., Nikishina A. B., Pautova L. A., Chasovnikov V. K., Drits A. V., Podymov O. I., Romanova N. D., Stanichnaya R. R., Zatsepin A. G., Kuklev S. B., Flint M. V. Marine environmental monitoring in the shelf zone of the Black Sea. Assessment of the current state of the pelagic ecosystem. *Oceanology*, 2015, vol. 55, iss. 6, pp. 871–876. <https://doi.org/10.1134/S0001437015060016>
 13. Brotz L., Cheung W. W. L., Kleisner K., Pakhomov E. Increasing jellyfish populations: trends in Large Marine Ecosystems. *Hydrobiologia*, 2012, vol. 690, iss. 1, pp. 3–20. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1039-7>
 14. Condon R. H., Graham W. M., Duarte C. M., Pitt K., Lucas C. H., Steven H. D., Sutherland H. K.,

- Robinson R. K. L., Dawson M. N., Decker M. B., Mills C., Purcell J. E., Malej A., Mianzan H., Uye S., Gelcich S., Madin L. P. Questioning the rise of gelatinous zooplankton in the world's oceans. *BioScience*, 2012, vol. 62, iss. 2, pp. 160–169. <https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.2.9>
15. Condon R. H., Duarte C. M., Pitt K. A., Robinson K., Lucas C. H., Sutherland K. R., Mianzan H. W., Bogeberg M., Purcell J. E., Decker M. B., Uye S., Madin L. P., Brodeur R. D., Haddock S. H. D., Malej A., Parry G. D., Eriksen E., Quiñones J., Acha M., Harvey M., Arthur J. M., Graham W. M. Recurrent jellyfish blooms are a consequence of global oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United State of America*, 2013, vol. 110, iss. 3, pp. 1000–1005. <https://doi.org/10.1073/pnas.1210920110>
 16. Hansson J., Moeslund O., Kiørboe T., Riisgard H. U. Clearance rates of jellyfish and their potential predation impact on zooplankton and fish larvae in a neritic ecosystem (Limfjorden, Denmark). *Marine Ecology Progress Series*, 2005, vol. 304, pp. 117–131. <http://dx.doi.org/10.3354/meps304117>
 17. Finenko G. A., Anninsky B. E., Abolmasova G. I., Romanova Z. A., Datsyk N. A., Kideys A., Bat L. Functional role of the ctenophores – invaders *Mnemiopsis leidyi* Agassiz and *Beroe ovata* Mayer in the inshore planktonic communities. In: *Trophic relationships and food supply of heterotrophic animals in the pelagic ecosystem of the Black Sea* / G. E. Shulman, B. Öztürk, A. Kideys, G. A. Finenko, L. Bat (Eds). Istanbul, Turkey: Black Sea Commission Publications, 2009, pp. 165–221.
 18. Finenko G. A., Abolmasova G. I., Romanova Z. A., Datsyk N. A., Anninskii B. E. Population dynamics of the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its impact on the zooplankton in the coastal regions of the Black Sea of the Crimean coast in 2004–2008. *Oceanology*, 2013, vol. 53, iss. 1, pp. 80–88. <https://doi.org/10.1134/S0001437012050074>
 19. Finenko G. A., Anninsky B. E., Datsyk N. A. *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 (Ctenophora, Lobata) in the inshore areas of the Black Sea: 25 years after its outbreak. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2018, vol. 9, no. 1, pp. 86–93. <https://doi.org/10.1134/S207511718010071>
 20. Kideys A., Romanova Z. Distribution of gelatinous macrozooplankton in the Southern Black Sea during 1997–1999. *Marine Biology*, 2001, vol. 139, iss. 3, pp. 535–547. <https://doi.org/10.1007/s002270100602>
 21. Møller L. F., Riisgard H. U. Feeding, bioenergetics and growth in the common jellyfish *Aurelia aurita* and two hydromedusae, *Sarsia tubulosa* and *Aequorea vitrina*. *Marine Ecology Progress Series*, 2007, vol. 346, pp. 167–177. <https://doi.org/10.3354/meps06959>
 22. Mutlu E. Distribution and abundance of ctenophores and their zooplankton food in the Black Sea. II. *Mnemiopsis leidyi*. *Marine Biology*, 1999, vol. 135, iss. 4, pp. 603–613. <https://doi.org/10.1007/s002270050661>
 23. Purcell J. E., Uye S., Lo W.-T. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and direct consequences for humans: a review. *Marine Ecology Progress Series*, 2007, vol. 350, pp. 153–174. <https://doi.org/10.3354/meps07093>
 24. Purcell J. E. Jellyfish and ctenophore blooms coincide with human proliferations and environment perturbation. *Annals Review Marine Science*, 2012, vol. 4, pp. 209–235. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120709-142751>
 25. Richardson A. J., Bakun A., Hays G. C., Gibbons M. J. The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to more gelatinous future. *Trends in Ecology & Evolution*, 2009, vol. 24, iss. 6, pp. 312–322. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.01.010>
 26. Shushkina E. A., Arnautov G. N. Quantitative distribution of the medusa *Aurelia aurita* and its role in the Black Sea ecosystem. *Oceanology*, 1985, vol. 25, iss. 1, pp. 102–105.

SPATIAL VARIABILITY AND TROPHIC CHARACTERISTICS OF JELLYFISH POPULATIONS IN THE CRIMEA MARINE AREA IN SUMMER

G. A. Finenko, N. A. Datsyk, **S. M. Ignatyev**, and B. E. Anninsky

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: gfinenko@gmail.com

The existence of two alternative points of view on the long-term dynamics of gelatinous macroplankton populations in the World Ocean determines the need for long-term monitoring as a basis for assessing their condition. The accumulation of long-term series of data on the development of gelatinous predators in the Black Sea makes it possible to assess their role in the functioning of the pelagic ecosystem in connection with climatic variability. The abundance, biomass, the size structure of the gelatinous predators (jellyfish *Aurelia aurita*; ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Pleurobrachia pileus*) and the feeding intensity of the two species (*A. aurita* and *M. leidyi*) were investigated in the early summer period (June) of 2016 at 45 stations covering the shelf zone off the coast of Crimea from Cape Tarkhankut to Kerch, as well as at 3 stations of the deepwater area with the coordinates 44°23'N–45°5'N and 32°22'E–36°36'E. The material was collected from the bottom (10–100 m) up to the surface at the inshore stations and from the depth with $\sigma_t = 16.2$ to the surface – in deepwater by vertical trawls with modified Bogorov – Russ net with an inlet diameter of 80 cm, a mesh of 300 μm . The nutritional spectrum and its quantitative composition were determined under a microscope in the laboratory immediately after the catch of animals, followed by the calculation of diurnal rations and the rate of ingestion of zooplankton. Spatial differences in abundance of gelatinous species were observed: the maximum biomass of *A. aurita*, prevailing in all regions, was observed in the Yevpatoriya – Sevastopol region and was due to large accumulations of middle-sized specimens of new generation. Ctenophora *P. pileus* dominated in the abundance in the halistatic zone. The food spectrum of jellyfish was very diverse and included various stages of Copepoda, Tunicata, Cladocera, and also the meroplankton – the Bivalvia and Gastropoda veligers. The halistatic zone with great depths was characterized by the widest species composition of planktonic Copepoda in *A. aurita* food. The average daily rations of jellyfish varied from one region to another, being the lowest in the Karkinitzky Bay [(0.113 \pm 0.10) mg C⁻¹·day⁻¹, or (1.6 \pm 2.18) % of C body] with most of the food being algae *C. granii*. The most intensive feeding was in the halistatic zone [(56.2 \pm 23.7) % of C body] with a predominance of *Calanus euxinus* and *Pseudocalanus elongatus* in the diet. In no region *A. aurita* can compensate the respiration requirements by the consumption of mesozooplankton. The highest impact on zooplankton was provided by jellyfish population in the Karkinitzky Bay and in the Yevpatoriya – Sevastopol region, although along all the shelf its impact was very low and did not lead to a dramatic reduction in the zooplankton community abundance.

Keywords: jellyfish, *Aurelia aurita*, abundance, biomass, daily ration, food requirements