

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК [593.7+593.8](262.5)

**ЖЕЛЕТЕЛЫЙ МАКРОПЛАНКТОН
ОТКРЫТОЙ ПЕЛАГИАЛИ И ШЕЛЬФА ЧЁРНОГО МОРЯ:
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОСЕНЬЮ 2016 г.
И МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ БИОМАССЫ И ЧИСЛЕННОСТИ**

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

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Россия
E-mail: anninsky_b@mail.ru

Поступила в редакцию 23.08.2018; после доработки 13.05.2019;
принята к публикации 25.09.2019; опубликована онлайн 30.09.2019.

Сообщество желетелого макропланктона Чёрного моря обновляется ежегодно и функционирует по-разному в зависимости от сложной системы трофических отношений и межгодовых колебаний биотических и абиотических факторов. Мониторинг этого сообщества необходим для оценки современного состояния и векторов возможной эволюции всей пелагической экосистемы. С этой целью в ходе планктонных работ по программе 89-го рейса НИС «Профессор Водяницкий» (сентябрь — октябрь 2016 г.) в прибрежных и открытых районах моря к югу и юго-западу от полуострова Крым на 62 станциях собраны данные по составу, численности, биомассе и распределению массовых видов желетелых. Пробы отбирали сетью Богорова — Расса (площадь входного отверстия — 0,5 м², ячея — 300 мкм) методом тотальных вертикальных ловов от дна до поверхности моря в области мелководного шельфа и от нижней границы кислородной зоны [по данным зонда CTD SBE plus (Sea Bird)] до поверхности моря — в его глубоководной части. Сцифомедуза *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) и три вида гребневиков (*Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865; *Pleurobrachia pileus* (O. F. Müller, 1776); *Beroe ovata* Bruguière, 1789) присутствовали совместно на 56 станциях. В глубоководных районах моря отмечено увеличение средней биомассы каждого из видов (*A. aurita* — до 260 г·м⁻²). Достоверных различий между показателями 2016 и 2010 г. не обнаружено ($p > 0,05$), при этом численность медузы возросла почти на порядок ($p < 0,001$), *P. pileus* — в 2–5 раз ($p < 0,001$), *B. ovata* — в 3–15 раз ($p < 0,01$). Более высокая численность *M. leidyi* наблюдалась лишь на внешнем шельфе ($p < 0,01$); в других районах моря её увеличению могло помешать хищничество *B. ovata*. Скорость соматического роста медузы в 2016 г. была одной из самых низких за последние 15 лет. Опережающий рост численности желетелых по отношению к их биомассе свидетельствует о тотальном уменьшении размеров особей как в популяциях гребневиков, так и в популяции медузы. Низкая скорость соматического роста медузы указывает на неблагоприятные условия существования этого вида в 2016 г. Тем не менее из-за высокой численности особей весеннего поколения биомасса медузы была выше, чем в прежние годы. Вследствие ослабления конкуренции со стороны гребневиков-планктофагов, в перспективе на ближайшие годы следует ожидать ещё большего увеличения экологической валентности *A. aurita* среди желетелых хищников.

Ключевые слова: желетелый макропланктон, гребневик, медуза, биомасса, пространственное распределение, межгодовые изменения, Чёрное море

Популяции желтелого макропланктона во многих морях находятся под пристальным вниманием экологов. Отчасти это связано с ощутимым ущербом, который испытывают пелагические экосистемы и некоторые производства при массовом развитии желтелых организмов [16, 17], отчасти — с перспективой необратимой трансформации всей системы трофических связей в пелагиали [14, 18]. Известно, что экспансия медуз и гребневиков может приводить к упрощению экосистем и усилению их зависимости от желтелых хищников в роли господствующих консументов [17, 19]. Постоянный мониторинг этих процессов важен для понимания основных векторов современной эволюции пелагической экосистемы Чёрного моря. Из-за пространственной вариабельности состояния популяций в ареале их обитания такие исследования не могут быть ограничены узкой зоной стационарных наблюдений и должны периодически проводиться максимально широко.

Цель настоящей работы — проанализировать современное состояние массовых популяций медуз и гребневиков в Чёрном море, а именно: распределение, численность, биомассу и временную динамику обилия за последние годы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Планктонные работы проводили на НИС «Профессор Водяницкий» (89-й рейс) в период с 30 сентября по 19 октября 2016 г. преимущественно в центральных и сопредельных с юга и запада полуострову Крым районах Чёрного моря ($43^{\circ}22'–45^{\circ}15'$ с. ш. и $31^{\circ}24'–36^{\circ}26'$ в. д.) (рис. 1).

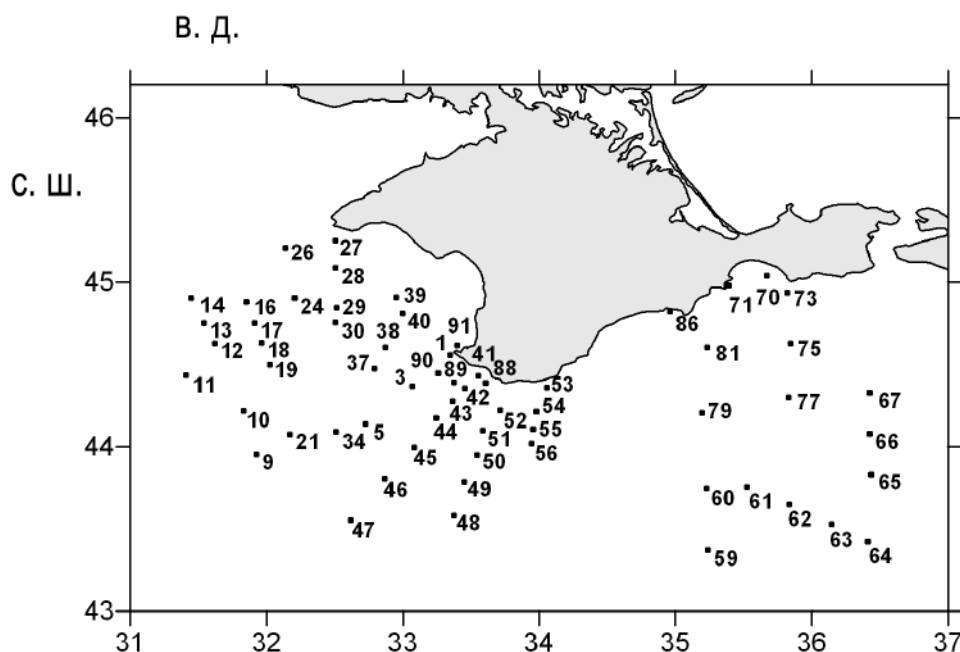


Рис. 1. Карта-схема районов отбора проб желтелого макропланктона в Чёрном море в 89-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий» (сентябрь — октябрь 2016 г.). Цифрами обозначены номера станций

Fig. 1. A schematic map of sampling stations (marked with numbers) during RV “Professor Vodyanitsky” 89th cruise in the Black Sea (September – October of 2016)

Пробы отбирали в одной повторности на каждой из 62 станций, в том числе на 39 станциях в районах глубинной эпипелагиали (глубины > 200 м), на 19 станциях в районах внешнего шельфа (глубины 50–200 м) и на 4 станциях в районах внутреннего шельфа (глубины < 50 м). Отбор проб производили сетью Богорова — Расса (площадь входного отверстия — $0,5 \text{ м}^2$, ячея — 300 мкм) методом тотальных вертикальных ловов от дна до поверхности моря в области мелководного шельфа, а также от нижней границы кислородной зоны (по данным зонда CTD SBE plus (Sea Bird), $\sigma_t = 16,2$) до поверхности моря — в его глубоководной части. Первичный анализ желтелого макропланктона (таксономический состав и численность особей размером > 5 мм) осуществляли на борту судна

сразу после отбора проб. Диаметр медуз (расстояние между ропалиями) и орально-аборальную длину гребневиков измеряли с точностью до 1 мм. Массу тела организмов рассчитывали по установленным линейно-весовым соотношениям [6, 7]. Данные по ранним стадиям развития гребневиков (< 5 мм), эфирам аурелии и гидромедузам позже корректировали в стационарных условиях после микроскопии сетных проб, предварительно зафиксированных в 4%-ном растворе формалина, нейтрализованном тетраборатом натрия (бурой).

Расчёты удельной скорости линейного роста медузы во всех случаях производили, исходя из наиболее вероятных сроков массового появления эфир в планктоне (середина марта) и экспоненциальной зависимости для роста [3, 7]. При оценке данных 2016 г. учитывали также эмпирическое линейное соотношение ($Y = 0,29X + 0,76$; $r^2 = 0,40$) между удельной скоростью роста (Y , %·сут⁻¹) и диаметром зонтика медузы в октябре (X , мм). Статистическую обработку данных осуществляли с использованием стандартного программного обеспечения Grapher 3 и Surfer 8 для Windows. Достоверность различий средних оценивали по t -критерию Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Осенью 2016 г. желетелый макропланктон Чёрного моря был в основном представлен сцифомедузой *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) и тремя видами гребневиков (*Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865; *Pleurobrachia pileus* (O. F. Müller, 1776); *Beroe ovata* Bruguière, 1789), которые присутствовали совместно в подавляющем большинстве (> 90 %) проб (рис. 2). Кроме этих видов, в районах прибрежного шельфа иногда встречались гидромедузы: численно преобладали *Clytia hemisphaerica* (Linnaeus, 1767) [до 28 экз.·м⁻² (ст. 70, 73, 76)] и *Rathkea octopunctata* (M. Sars, 1835) [до 4 экз.·м⁻² (ст. 10, 13, 41)]. Единичная крупная особь (диаметр зонтика — 16 мм) гидромедузы *Blackfordia virginica* Mayer, 1910 выловлена на ст. 39, а ювенильная *Sarsia tubulosa* (M. Sars, 1835) — на ст. 16. Ранее обычная [22] сцифомедуза *Rhizostoma pulmo* (Macri, 1778) в пробах отсутствовала и в море не была замечена ни разу.

По распространённости и биомассе среди указанных видов преобладала медуза *A. aurita*, отсутствовавшая в пробах лишь на ст. 70. Средняя по районам биомасса аурелии (203–676 г·м⁻²) была выше на мелководном шельфе [(676 ± 583) г·м⁻²], однако небольшое количество измерений, их разброс и отсутствие аналогичной закономерности для численности особей говорят о том, что последняя величина — это, скорее всего, результат недостаточной репрезентативности данных (табл. 1). Отсутствие существенных различий по биомассе и численности вида в разных районах эпипелагиали прослеживается по среднегеометрическим оценкам (79–157 г·м⁻² и 10–21 экз.·м⁻² соответственно) и подтверждается статистически ($p > 0,05$).

Максимальные биомасса (2611 г·м⁻²) и численность (92 экз.·м⁻²) медузы обнаружены на северной периферии восточного циклонического круговорота (ст. 79), где, судя по приповерхностной температуре морской воды, происходило поднятие глубинных вод в верхние горизонты моря. В популяции преобладали особи весенней генерации этого года, но встречались и физиологически инактивные экземпляры весенней генерации прошлого года, а также редкие крупные экземпляры осенне-зимней генерации. На 19 станциях обнаружены единичные эфиры нового поколения.

Конкурирующие с медузой *P. pileus* и *M. leidyi* на шельфе и в глубинных районах моря имели приблизительно равную биомассу, однако численно и по распространённости среди них всюду доминировала *P. pileus*. В глубинных районах пространственное распределение *P. pileus* отличалось большей однородностью, чем таковое других желетелых, а биомасса на восьми станциях превышала биомассу медузы. Выделяются два очага наиболее крупных скоплений гребневика — периферия восточного циклонического круговорота (до 161 г·м⁻² и 444 экз.·м⁻²) и пограничные области антициклона западнее Крыма (до 93 г·м⁻² и 331 экз.·м⁻²). В каждом районе длина тела особей находилась в пределах 1–24 мм, причём всюду количественно преобладали экземпляры 5–7 мм, формирующие в среднем 37 % численности популяции.

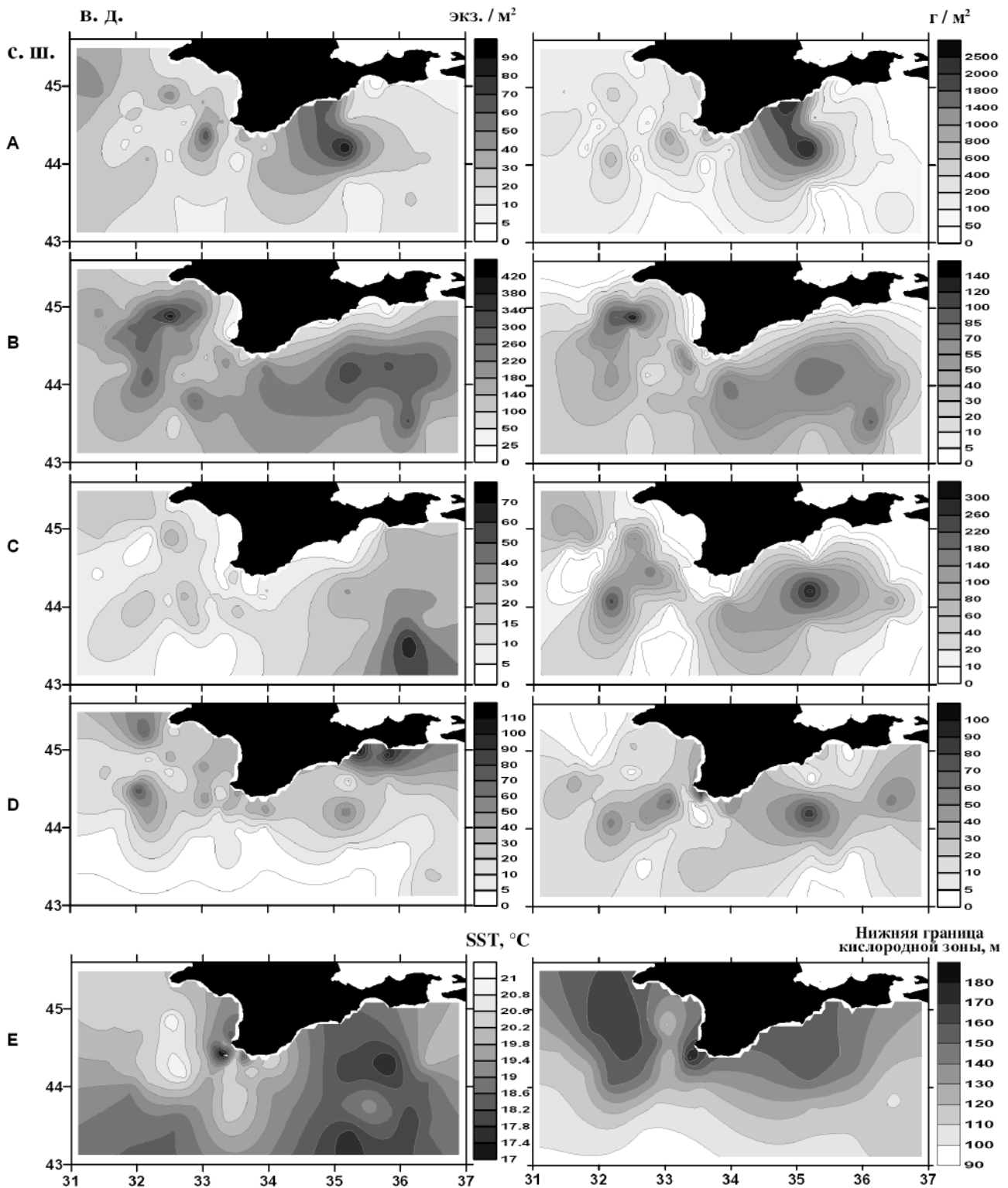


Рис. 2. Распределение желетелого макропланктона (А–D) и некоторые особенности гидрологического режима (Е) в центральных глубоководных и граничащих с ними районах Чёрного моря в сентябре — октябре 2016 г. А — *Aurelia aurita*; В — *Pleurobrachia pileus*; С — *Mnemiopsis leidyi*; D — *Beroe ovata*; Е — приповерхностная температура морской воды (SST, °C) и глубинная граница кислородной зоны (м)

Fig. 2. Spatial distribution of abundance and biomass of gelatinous macroplankton in the central deepwater and nearby areas of the Black Sea with some hydrological features in this region in September and October of 2016. А – *Aurelia aurita*; В – *Pleurobrachia pileus*; С – *Mnemiopsis leidyi*; D – *Beroe ovata*; Е – sea surface temperature (SST, °C) and the lower oxycline depth (m)

Таблица 1. Численность (экз. \cdot м⁻²) и биомасса (г \cdot м⁻²) желетелого макропланктона в глубоководной части и районах шельфа Чёрного моря в сентябре — октябре 2016 г. (n — количество станций). Приведены средние \pm ошибки средних; в скобках указаны среднегеометрические значения

Table 1. Abundance (ind. per m²) and biomass (g of wet weight per m²) of gelatinous macroplankton in deepwater and shelf areas of the Black Sea in September and October of 2016 (n is number of stations). The average \pm errors of the average are given; geometric mean values are in brackets

Вид	Внутренний шельф, < 50 м, $n = 4$		Внешний шельф, 50–200 м, $n = 19$		Глубинные районы, > 200 м, $n = 39$	
	экз. \cdot м ⁻²	г \cdot м ⁻²	экз. \cdot м ⁻²	г \cdot м ⁻²	экз. \cdot м ⁻²	г \cdot м ⁻²
<i>Aurelia aurita</i>	23 \pm 15 (10)	676 \pm 583 (79)	24 \pm 3 (21)	203 \pm 45 (157)	21 \pm 3 (17)	260 \pm 72 (126)
<i>Pleurobrachia pileus</i>	16 \pm 6 (10)	0,1 \pm 0,01 (0,05)	160 \pm 22 (116)	28 \pm 8 (17)	203 \pm 11 (192)	45 \pm 4 (40)
<i>Mnemiopsis leidy</i>	7 \pm 6 (3)	0,2 \pm 0,1 (0,2)	10 \pm 2 (8)	26 \pm 10 (9)	16 \pm 2 (10)	48 \pm 11 (13)
<i>Beroe ovata</i>	75 \pm 21 (66)	11 \pm 6 (8)	29 \pm 4 (25)	22 \pm 6 (14)	16 \pm 3 (10)	22 \pm 3 (13)

Гребневик *M. leidy* обнаружен в макропланктоне на 58 станциях. В целом этот вид встречался чаще и в больших количествах в направлении от внутреннего шельфа к районам глубоководной эпипелагиали. Несмотря на отдельные локальные скопления (до 325 г \cdot м⁻² на ст. 79), биомасса гребневики обычно не превышала 50 г \cdot м⁻², а в открытых районах моря приближалась в среднем к 26–48 г \cdot м⁻². Наиболее вероятные величины биомассы, определённые как геометрические средние, составили здесь 9–13 г \cdot м⁻². Численность *M. leidy* возрастала ближе к восточной части моря, где в редких случаях достигала 70 экз. \cdot м⁻² (ст. 63). В популяции численно преобладали небольшие гребневики (79 % особей — до 15 мм); крупные, старые экземпляры раннелетнего поколения (50–70 мм) встречались единично и только в глубоководных районах. Такая размерно-возрастная структура популяции *M. leidy* могла быть следствием позднего активного размножения (в октябре яйца практически отсутствовали), а также более полного выедания на шельфе крупных экземпляров гребневиком *B. ovata*.

Гребневик *B. ovata* встречался в районе исследований практически повсеместно. Его средняя биомасса находилась в пределах 11–22 г \cdot м⁻², причём обычно была выше в тех же районах, что и биомасса мнемипсиса (ст. 79 — 92 г \cdot м⁻²). Численность *B. ovata* была максимальной в районе Феодосийского залива (108–112 экз. \cdot м⁻²) и убывала с удалением от побережья Крыма. Полученные результаты дают основание предположить, что изначально популяция гребневики развивалась в прибрежье, а её расселение в открытые районы моря происходило позже. В популяции преобладали ранние личиночные стадии (> 55 % особей имели размеры < 5 мм). На десяти станциях встречались яйца. Доля особей размерами > 40 мм не превышала 3 %.

ОБСУЖДЕНИЕ

Биомасса желетелого макропланктона в открытой, глубоководной части Чёрного моря в 2016 г. была в 1,5 раза выше, чем в 2010 г. (рис. 3), вследствие \approx 40%-ного увеличения биомассы аурелии, \approx 10%-ного — плевробрахии и \approx 50%-ного — берое. Биомасса мнемипсиса в 2016 г. оказалась вдвое ниже, чем в 2010 г. Гребневики *M. leidy* и *B. ovata* образуют единый комплекс хищник — жертва, в котором биомасса берое — не что иное, как часть ассимилированной биомассы *M. leidy*, а значит, уменьшение таковой у последнего вида может быть лишь отдельным эпизодом острых межпопуляционных отношений.

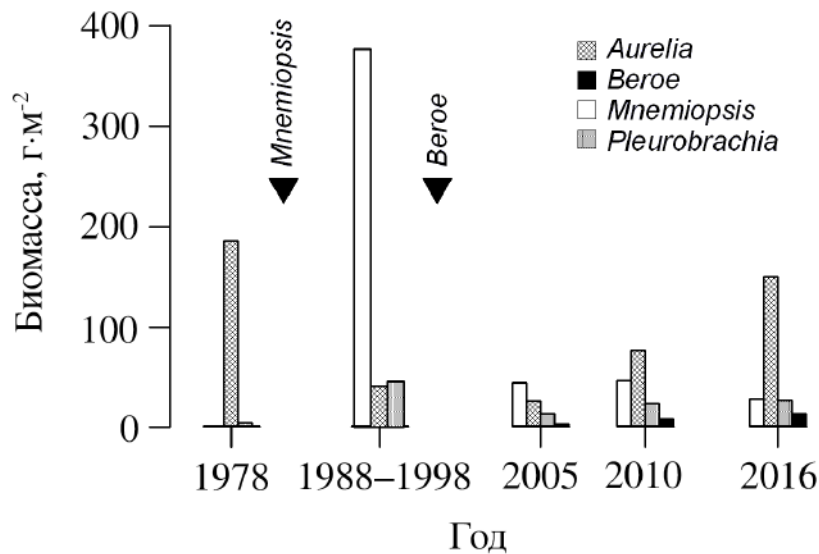


Рис. 3. Многолетняя динамика биомассы доминирующих видов желетелого макропланктона в центральных районах Чёрного моря (глубины > 200 м) в осенние месяцы 1978–2016 гг., по данным сетных ловов. Сведения: 1978 — [21]; 1988–1998 — [4, 12, 21]; 2005 — [20]; 2010 — [4]; 2016 — настоящая работа

Fig. 3. Long-term biomass dynamics in three species of gelatinous macroplankton in central areas of the Black Sea (depths > 200 m) in the autumn months of 1978–2016 according to net samplings. Sources: 1978 – [21]; 1988–1998 – [4, 12, 21]; 2005 – [20]; 2010 – [4]; 2016 – this study

Ориентировочные расчёты (с учётом коэффициентов использования усвоенной пищи на рост K_2 (30 %) и усвояемости пищи (80 %), а также разницы в содержании органического вещества в теле *B. ovata* (Б) и *M. leidyi* (М) $B/M = 2,2$ [8]) показывают, что $15 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ для *B. ovata* в 2010 г. эквивалентны $138 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ *M. leidyi*, а $22 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ для *B. ovata* в 2016 г. эквивалентны $202 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ *M. leidyi*. Следовательно, в период до сезонного развития популяции *B. ovata* биомасса *M. leidyi* в 2016 г. находилась примерно на том же (или более высоком) уровне ($250 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$), что и в 2010 г. ($224 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$).

При общей тенденции к увеличению средней биомассы всех желетелых, достоверных различий между данными 2016 и 2010 г. не найдено ($p > 0,05$). Более существенные изменения, возможно временного характера, наблюдались для численности особей (рис. 4). По сравнению со значениями 2010 г., на внешнем шельфе и в глубинной части моря в 2016 г. численность *A. aurita* увеличилась почти на порядок ($p < 0,001$), а численность *P. pileus* возросла в 2–5 раз ($p < 0,001$). Рост численности *M. leidyi* произошёл лишь на внешнем шельфе ($p < 0,01$). В прибрежье и глубинных районах моря её увеличение было недостоверным ($p > 0,05$). Последний факт может быть, как показано выше, следствием более сильного хищнического пресса популяции *B. ovata* в 2016 г. Численность *B. ovata* в 2016 г. в 3–15 раз превышала численность этого вида в 2010 г., причём во всех районах эпипелагиали ($p < 0,01$).

Опережающий рост численности желетелых организмов по отношению к их биомассе свидетельствует об уменьшении размеров особей как в популяциях гребневиков, так и в популяциях медузы. Это явление может носить сезонный либо более долговременный характер и быть обусловлено многими причинами: условиями среды, межпопуляционными отношениями, дефицитом пищевых ресурсов и другими обстоятельствами [9]. При том что оба года можно считать одними из самых тёплых за последнее десятилетие, верхняя эпипелагиаль моря в июне — июле 2016 г. прогревалась не так сильно (до $+25 \text{ }^\circ\text{C}$), как в 2010 г. (до $+28 \text{ }^\circ\text{C}$). Что ещё более важно, температура в августе — октябре 2016 г., наоборот, была на $1,3\text{--}2,3 \text{ }^\circ\text{C}$ выше, чем в тот же период 2010 г. Такие температурные условия ($+20\text{--}+25 \text{ }^\circ\text{C}$) максимально благоприятны для размножения *M. leidyi* [5]. При позднелетнем — осеннем развитии мелкого тепловодного мезозоопланктона (*Oithona davisae*, *Paracalanus parvus*, Cladocera), в массе присутствующего в пище гребневика,

такие температурные условия не могли не привести к появлению многочисленной молодежи. О её прежнем большом количестве говорят значительная «остаточная» численность особей (среди которых доля личинок длиной 3–5 мм составляет $\approx 33\%$) и высокая численность мелкоразмерных *B. ovata*.

Подобные обстоятельства, но уже в осенние месяцы (при понижении поверхностной температуры воды в море примерно до $+20^\circ\text{C}$ с постепенным заглублением и «размыванием» термоклина) могли спровоцировать осеннюю вспышку размножения у *P. pileus*. Между тем доля молодежи (< 3 мм) в популяции *P. pileus* в сентябре — октябре 2016 г. в среднем не превышала 15%. Отметим, что основную часть популяции ($\approx 55\%$) составляло весеннее поколение (пик размножения — в апреле) с модальным размерным классом ≈ 7 мм. Массовое развитие этого поколения — свидетельство в целом хорошей обеспеченности пищей гребневика в 2016 г. Вместе с тем не исключено, что медленное остывание поверхностных горизонтов моря в период с августа по октябрь воспрепятствовало раннему проникновению молодежи *P. pileus* в верхнюю эпипелагиаль и тем самым обострило внутривидовое пищевое соперничество (а также конкуренцию с медузой) в биотопе обитания. Большая численность популяции могла привести к обеднению пищевых ресурсов гребневика с сопутствующим замедлением или даже инверсией роста особей.

Последнее явление ежегодно наблюдается для популяции *B. ovata*: она быстро развивается на пике обилия жертв (обычно в августе — сентябре), после чего постепенно деградирует в условиях дефицита пищи [10]. Между тем основной причиной измельчания *B. ovata* в 2016 г. может быть значительное количество мелкоразмерных *M. leidyi* и *P. pileus*. Слабый химический сигнал со стороны таких жертв затрудняет их пищевое распознавание и делает их улавливание менее эффективным и энергетически не оправданным для крупных особей берое [9]. И наоборот: многочисленность мелких *B. ovata* увеличивает вероятность пищевого контакта с ними, хотя небольшие запасы органического вещества у таких жертв не могут быть достаточным ресурсом для роста хищников. Если позволяют температурные условия, пищи в лучшем случае хватает для личиночного размножения [5]. Так, вероятно, и происходило (судя по обилию яиц) в сентябре — октябре 2016 г. по всей верхней эпипелагиали моря.

Увеличение численности *A. aurita* в 2016 г. произошло за счёт обильной весенней генерации (февраль — март), формирующей $\approx 90\%$ популяции осенью. В дальнейшем развитию этого поколения (как и в случае *P. pileus*) могли препятствовать следующие обстоятельства:

- 1) многочисленность особей, обострившая внутривидовое соперничество за пищу;
- 2) тепловое вытеснение особей в область термоклина при прогревании верхних горизонтов моря;
- 3) усилившаяся пищевая конкуренция с гребневиками, потребителями планктона.

Вследствие вышеизложенного, средний (среднегеометрический) диаметр зонтика медузы в октябре 2016 г. составил лишь 44,3 мм, а скорость роста данной генерации оказалась одной из самых низких за последние 15 лет (рис. 5).

По результатам наших многолетних исследований на внешнем шельфе б. Севастопольская, более быстрый рост популяции *A. aurita* наблюдается в годы с относительно прохладной зимой и слабым паводковым стоком рек в феврале — марте. В этих условиях, приводящих к дефициту фосфатов и силикатов в верхней эпипелагиали [11], сильнее развиваются бактерии и флагеллаты, а также сопутствующие консументы (инфузории, мелкие копеподы и хетогнаты). Медуза, трофический статус которой, по-видимому, лишь немногим выше, чем трофический статус копепод [17], является конечным потребителем преимущественно «микробиальной» пищевой цепи [15, 18, 19]. Следовательно, её развитие во многом зависит от развития микрзоопланктона [13, 20]. Низкая скорость роста *A. aurita* в 2016 г. может указывать на то, что в этом году в пелагическом сообществе значительно активнее функционировала основная пищевая цепь (диатомовые водоросли — рачковый зоопланктон), более благоприятная для популяций гребневиков и мелких пелагических рыб.

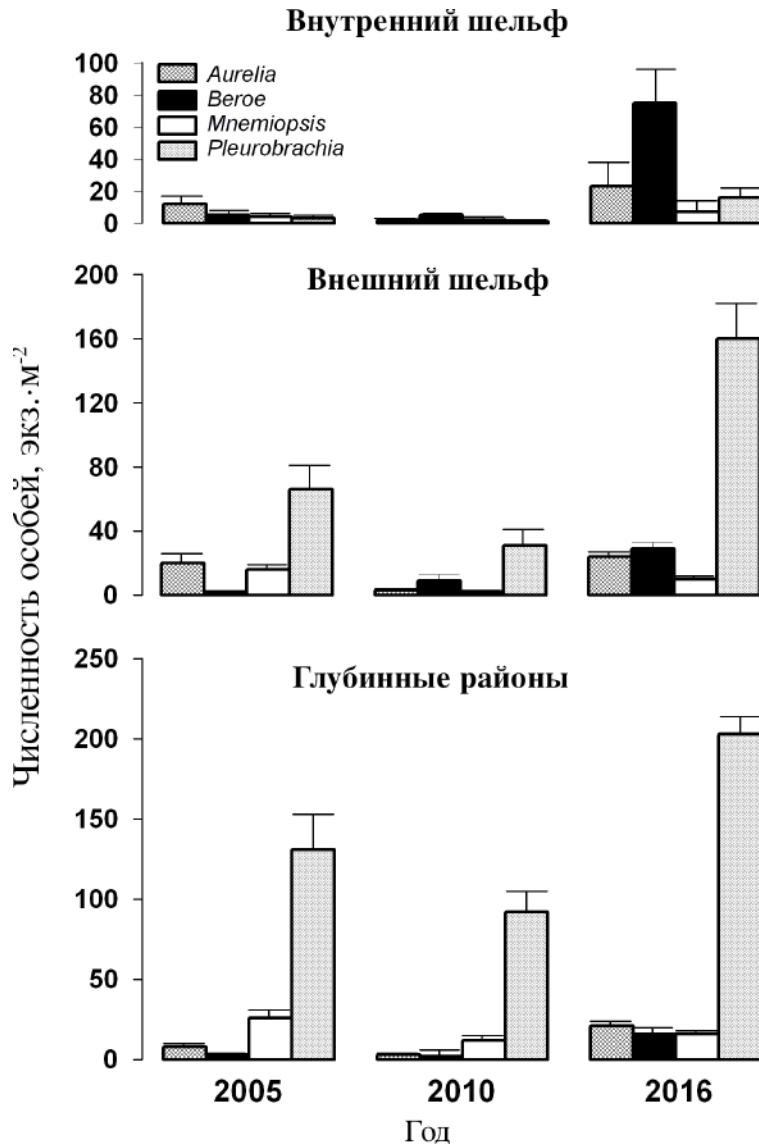


Рис. 4. Межгодовая динамика численности (средние и ошибки средних) доминирующих видов желетелого макропланктона в Чёрном море в сентябре — октябре 2005–2016 гг. по данным сетных ловов. Сведения: 2005 – [20]; 2010 – [4]; 2016 – настоящая работа

Fig. 4. Interannual dynamics of the abundance (average and errors of the average) of the dominant gelatinous macroplankton in the Black Sea in September and October of 2016 according to net samplings. Sources: 2005 – [20]; 2010 – [4]; 2016 – this study

При доминировании прежних видов (*A. aurita*, *M. leidy*, *P. pileus*, *B. ovata*) в Чёрном море сообщество желетелого макропланктона постоянно находится в динамическом равновесии, при котором размерно-количественный состав организмов колеблется в зависимости от климатических факторов, обеспеченности пищей и межпопуляционных отношений (хищничество и конкуренция) [3, 4, 6]. В 2016 г. впервые в составе жертв свежевывловленного *M. leidy* обнаружена 4–5-миллиметровая особь *P. pileus*, что свидетельствует о том, что отношения между этими видами могут выходить за рамки исключительно конкуренции. В целом сезонные вспышки хищничества гребневика *B. ovata* обеспечивают лучшие пищевые условия для *A. aurita*, биомасса которой имеет тенденцию к увеличению. Во многом благодаря этому возрастает и трофическая роль всего желетелого сообщества: больше органического вещества накапливается, а следовательно, потребляется, ассимилируется и минерализуется этими организмами. Если осенью 2005 г. биомасса желетелых была эквивалентна $0,13 \text{ г } C_{\text{орг}} \cdot \text{м}^{-2}$ [2], то в 2010 г. она составила $0,28 \text{ г } C_{\text{орг}} \cdot \text{м}^{-2}$ [4], а в 2016 г. — $0,40 \text{ г } C_{\text{орг}} \cdot \text{м}^{-2}$ (с учётом

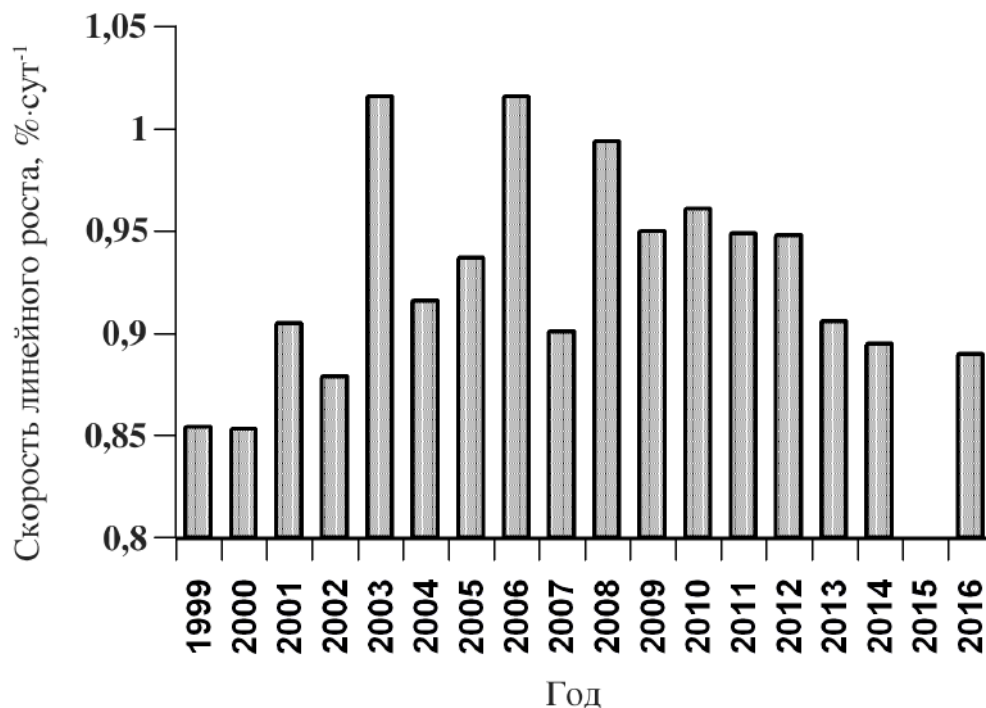


Рис. 5. Межгодовая динамика удельной скорости линейного роста медузы *Aurelia aurita* в Чёрном море: 1999–2014 гг. — данные многолетнего мониторинга на внешнем шельфе у б. Севастопольская [3]; 2016 г. — данные 89-го рейса НИС «Профессор Водяницкий»

Fig. 5. Interannual variations in linear specific growth rate of the jellyfish *Aurelia aurita* from the Black Sea: 1999–2014 – long-term monitoring near Sevastopol Bay [3]; 2016 – data obtained during RV “Professor Vodyanitsky” 89th cruise

того, что содержание $C_{орг}$ в теле *M. leidyi*, *A. aurita* и *P. pileus* достигает 0,060; 0,076 и 0,123 % сырой массы соответственно [1]). На пике биомассы *A. aurita* (в феврале — марте) величины показателя $C_{орг}$ повышаются ещё в 2–3 раза [21]. Частично минерализуясь и частично высвобождаясь непосредственно в экосистему при ежегодном обновлении поколений, органический углерод через бактерии и жгутиковый планктон снова вовлекается в трофические цепи и обеспечивает развитие очередной генерации медузы. Отмеченный в 2016 г. факт её высокой численности при небольших размерах особей даёт основание полагать, что в благоприятных для соматического роста условиях биомасса популяции может увеличиться. По-видимому, в дальнейшем следует ожидать опережающего повышения биомассы *A. aurita* среди желтелых хищников [3]. Считается, что подобная тенденция ведёт к снижению доли рачкового зоопланктона в общей биомассе мезозоопланктона, а следовательно, и к ухудшению пищевых условий для рыб-планктофагов [18, 19]. Между тем, по данным многолетнего мониторинга на внешнем шельфе б. Севастопольская, рост биомассы медузы представляет угрозу лишь для некоторых планктонных видов, обитающих в зоне термоклина (*Oikopleura (Vexillaria) dioica*, *Oithona similis*) и не приводит в межгодовой перспективе к снижению биомассы рачков [3]. Более того, в годы с высокой биомассой медузы растёт и биомасса мелкой тепловодной копеподы *Oithona davisae* — важного компонента пищи личинок и молоди рыб.

Выводы:

1. Состав желтелого макропланктона в Чёрном море с начала XXI века существенно не изменился.
2. Общая биомасса желтелых хищников в море в последние годы увеличилась и сохранила тенденцию к росту, преимущественно за счёт увеличения биомассы медузы *A. aurita*.
3. Натурализовавшийся в Чёрном море гребневик *B. ovata* способен контролировать популяцию *M. leidyi* независимо от её структуры и межгодовых изменений в пелагиали, обусловленных климатической нестабильностью.

4. В 2016 г. наблюдался опережающий рост численности желетелых организмов по отношению к их биомассе, что свидетельствует о тотальном уменьшении размеров особей как в популяциях гребневиков, так и в популяции медузы. Низкая скорость соматического роста медузы указывает на неблагоприятные условия существования *A. aurita* в данный период. Тем не менее, вследствие значительной численности особей весеннего поколения, биомасса медузы в 2016 г. была выше, чем в предыдущие годы. Из-за ослабшей конкуренции со стороны гребневикув-планктофагов в перспективе на ближайшие годы следует ожидать ещё большего повышения экологической валентности медуз среди желетелых хищников. Указанный процесс может иметь неблагоприятные последствия для всей экосистемы: он приведёт к усилению «низкоэнергетического» вектора её функционирования и к увеличению хищнического пресса медуз на отдельные виды зоопланктона.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ 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 гранта РФФИ р_а 18-44-920022 «Отклик черноморской пелагической экосистемы на изменение климата в регионе (на примере медуз, гребневиков и мелких пелагических рыб)».

Благодарности. Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам ФГБУН ФИЦ МГИ С. А. Шутову и Ю. И. Артамонову за содействие в организации экспедиционных работ и за любезно предоставленные данные по гидрологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Аннинский Б. Е. Состав органического вещества медузы *Aurelia aurita* и двух видов гребневиков Чёрного моря // *Биология моря*. 1994. Т. 20, № 4. С. 291–295. [Anninsky B. E. Organic matter composition of the jelly-fish *Aurelia aurita* and two species of ctenophores from the Black Sea. *Biologiya morya*, 1994, vol. 20, no. 2, pp. 291–295. (in Russ.)]
2. Аннинский Б. Е., Тимофте Ф. Распределение зоопланктона в западном секторе Чёрного моря в октябре 2005 г. // *Морской экологический журнал*. 2009. Т. 8, № 1. С. 17–31. [Anninsky B. E., Timofte F. The distribution of zooplankton in the western Black Sea in October 2005. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2009, vol. 8, no. 1, pp. 17–31. (in Russ.)]
3. Аннинский Б. Е., Финенко Г. А., Дацык Н. А. Роль желетелых хищников в трофодинамике планктонных сообществ прибрежных районов Чёрного моря // *Морские биологические исследования: достижения и перспективы* : в 3-х т. : сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроч. к 145-летию Севастопольской биологической станции (Севастополь, 19–24 сент. 2016 г.) / под общ. ред. А. В. Гаевской. Севастополь, 2016. Т. 2. С. 221–224. [Anninsky B. E., Finenko G. A., Datsyk N. A. The trophodynamic role of gelatinous predators in planctonic communities of the coastal regions of the Black Sea. In: *Morskije biologicheskie issledovaniya: dostizheniya i perspektivy* : v 3-kh t. : sb. materialov Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem, priuroch. k 145-letiyu Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii (Sevastopol, 19–24 Sept., 2016) / A. V. Gaevskaya (Ed.). Sevastopol, 2016, vol. 2, pp. 221–224. (in Russ.)]
4. Аннинский Б. Е., Финенко Г. А., Дацык Н. А., Игнатъев С. М. Желетелый макропланктон в Чёрном море осенью 2010 г. // *Океанология*. 2013. Т. 53, № 6. С. 758–768. [Anninsky B. E., Finenko G. A., Datsyk N. A., Ignatyev S. M. Gelatinous macroplankton in the Black Sea in the autumn of 2010. *Oceanology*, 2013, vol. 53, iss. 6, pp. 758–768. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S0001437013060015>
5. Финенко Г. А., Дацык Н. А. Репродуктивные особенности гребневика *Mnemiopsis leidyi* в шельфовой зоне Чёрного моря // *Морские биологические исследования: достижения и перспективы* : в 3-х т. : сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроч. к 145-летию Севастопольской биологической станции (Севастополь, 19–24 сент. 2016 г.) / под общ. ред. А. В. Гаевской. Севастополь, 2016. Т. 1. С. 317–319. [Finenko G. A., Datsyk N. A. The reproductive features of ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in inshore

- zone of the Black Sea. In: *Morskie biologicheskie issledovaniya: dostizheniya i perspektivy* : v 3-kh t. : sb. materialov Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem, priuroch. k 145-letiyu Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii (Sevastopol, 19–24 Sept., 2016) / A. V. Gaevskaya (Ed.). Sevastopol, 2016, vol. 1, pp. 317–319. (in Russ.)]
6. Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И., Аннинский Б. Е., Павловская Т. В., Бат Л., Кидейс А. Е. Гребневики-вселенцы и их роль в трофодинамике планктонного сообщества в прибрежных районах крымского побережья Чёрного моря (Севастопольская бухта) // *Океанология*. 2006. Т. 46, № 4. С. 507–517. [Finenko G. A., Romanova Z. A., Abolmasova G. I., Anninsky B. E., Pavlovskaya T. V., Bat L., Kideys A. E. Ctenophores-invaders and their role in the trophic dynamics of the planktonic community in the coastal regions off the Crimean coasts of the Black Sea (Sevastopol Bay). *Oceanology*, 2006, vol. 46, iss. 4, pp. 507–517. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S0001437006040047>
 7. 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. E. Kideys, G. A. Finenko, L. Bat (Eds). Istanbul, Turkey: Black Sea Commission Publications, 2009, pp. 99–160.
 8. Anninsky B. E., Finenko G. A., Abolmasova G. I., Hubareva E. S., Svetlichny L. S., Bat L., Kideys A. E. Effect of starvation on the biochemical compositions and respiration rates of ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* in the Black Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2005, vol. 85, no. 3, pp. 549–561. <https://doi.org/10.1017/S0025315405011471>
 9. Daufresne M., Lengfellner K., Sommer U. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, vol. 106, no. 31, pp. 12788–12793. <https://doi.org/10.1073/pnas.0902080106>
 10. Finenko G. A., Romanova Z. A., Abolmasova G. I., Anninsky B. E., Svetlichny L. S., Hubareva E. S., Bat L., Kideys A. E. Population dynamics, ingestion, growth and reproduction rates of the invader *Beroe ovata* and its impact on planktonic community in Sevastopol Bay of the Black Sea. *Journal of Plankton Research*, 2003, vol. 25, no. 5, pp. 539–549. <https://doi.org/10.1093/plankt/25.5.539>
 11. Humborg C. V., Ittekkot V., Cociasu A., Bodungen B. V. Effect of Danube River dam on Black Sea biogeochemistry. *Nature*, 1997, vol. 386, pp. 385–388. <https://doi.org/10.1038/386385a0>
 12. Kideys A. E., Romanova Z. A. Distribution of gelatinous macrozooplankton in the southern Black Sea during 1996–1999. *Marine Biology*, 2001, vol. 139, pp. 535–547. <http://dx.doi.org/10.1007/s002270100602>
 13. Malej A., Turk V., Lučić D., Benović A. Direct and indirect trophic interactions of *Aurelia* sp. (Scyphozoa) in stratified marine environment (Mljet Lakes, Adriatic Sea). *Marine Biology*, 2006, vol. 151, pp. 827–841. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0503-1>
 14. Parsons T. R., Lalli C. M. Jellyfish population explosions: Revisiting a hypothesis of possible causes. *La Mer*, 2002, vol. 40, pp. 111–121. http://www.sfjo-lamer.org/la_mer/40-3/40-3-2.pdf
 15. Pomeroy L. R., Williams P. J. leB., Azam F., Hobbie J. E. The microbial loop. *Oceanography*, 2007, vol. 20, no. 2, pp. 28–33. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2007.45>
 16. Purcell J. E. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: A review. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2005, vol. 85, no. 3, pp. 461–476. <https://doi.org/10.1017/S0025315405011409>
 17. Purcell J. E., Uye S.-I., 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>
 18. Richardson A. J., Bakun A., Hays G. C., Gibbons M. J. The jellyfish joyride: Causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends in Ecology & Evolution*, 2009, vol. 24, no. 6, pp. 312–322. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.01.010>
 19. Robinson K. L., Ruzicka J. J., Decker M. B., Brodeur R. D., Hernandez F. J., Quiñones J., Acha E. M., Uye S.-I., Mianzan H., Graham W. M. Jellyfish, forage fish, and the world's major fisheries. *Oceanography*, 2014, vol. 27, no. 4, pp. 104–115. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2014.90>
 20. Stoecker D., Michaels A. E., Davies L. H. Grazing by the jellyfish, *Aurelia aurita*, on microzooplankton. *Journal of Plankton Research*, 1987, vol. 9, pp. 901–915. <https://doi.org/10.1093/plankt/9.5.901>

21. Vinogradov M. E., Shushkina E. A., Mikaylyan A. S., Nezlin N. P. Temporal (seasonal and interannual) changes of ecosystem of the open waters of the Black Sea. In: *Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies* / S. Beşiktepe, U. Ünlüata, A. S. Bologna (Eds). Dordrecht et al.: Kluwer Acad. Publ., 1999, pp. 109–129. (NATO ASI Series ; ASEN2 ; vol. 56). <http://doi.org/10.1007/978-94-011-4568-8>
22. Zaitsev Y., Mamaev V. *Marine biological diversity in the Black Sea. A study of change and decline*. N. Y.: United Nations Publications, 1997, vol. 15, 208 p.

**GELATINOUS MACROPLANKTON
OF THE OPEN PELAGIAL AND SHELF OF THE BLACK SEA:
DISTRIBUTION IN AUTUMN 2016
AND INTERANNUAL CHANGES IN BIOMASS AND ABUNDANCE**

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

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: anninsky_b@mail.ru

The gelatinous macroplankton community of the Black Sea renews annually and functionates differently depending on the complicated system of trophic relations and interannual fluctuations of biotic and abiotic factors. Its monitoring is necessary for the evaluation of the current state and possible vectors of evolution of the whole pelagic ecosystem. For this purpose the data on the composition and distribution of gelatinous organisms were collected on the 89th cruise of the RV “Professor Vodyanitsky” (September – October of 2016) at 62 stations located in coastal areas and in the open sea to the south and southwest of Crimea. Samples were taken with the Bogorov – Rass net (inlet area of 0.5 m², mesh of 300 µm) using vertical net hauls from the bottom to the sea surface in the shallow shelf and from the lower boundary of the oxygen zone [according to the dissolved oxygen sensor CTD SBE plus (Sea Bird)] to the sea surface – in deepwater areas. *Aurelia aurita* and 3 ctenophore species (*Mnemiopsis leidyi*, *Pleurobrachia pileus*, and *Beroe ovata*) were present together in the 90 % of the samples (on 56 stations). In spite of some increase in average biomass of every species in deep sea areas, and, particularly, of *A. aurita* up to 260 g per m², there was no difference between the data of 2016 and 2010 ($p > 0.05$). The abundance of *A. aurita* increased by about one order of magnitude ($p < 0.001$); the abundance of *P. pileus* increased 2–5 times ($p < 0.001$); of *B. ovata* – 3–15 times ($p < 0.01$). *M. leidyi* abundance increased only at the outer Black Sea shelf; in other regions it could have been restricted by *B. ovata* predation. *A. aurita* linear specific growth rate in 2016 was one of the lowest for the last 15 years. Slow somatic growth of the jellyfish indicates unfavorable conditions for this species in 2016. However, the jellyfish biomass was higher than that of previous years because of the huge abundance of the spring generation. The weakening competition with planktivorous ctenophores may lead to even greater increase in the ecological valence of *A. aurita* among other gelatinous predators in the nearest future.

Keywords: gelatinous macroplankton, ctenophore, jellyfish, biomass, spatial distribution, interannual changes, Black Sea