



УДК [593.7/.8:574.524](262.5)

## ТРОФИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ В ПИЩЕВОЙ ЦЕПИ ЗООПЛАНКТОН — ЖЕЛЕТЕЛЫЕ В ШЕЛЬФОВЫХ РАЙОНАХ КРЫМСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ЧЁРНОГО МОРЯ

© 2022 г. Г. А. Финенко, Н. А. Дацык, Б. Е. Аннинский, Ю. А. Загородняя

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,  
Севастополь, Российская Федерация  
E-mail: [gfinenko@gmail.com](mailto:gfinenko@gmail.com)

Поступила в редакцию 22.05.2020; после доработки 24.07.2020;  
принята к публикации 24.12.2021; опубликована онлайн 22.03.2022.

В четырёх рейсах НИС «Профессор Водяницкий» в январе — октябре 2016 г. исследована сезонная и пространственная динамика основных трофических характеристик (пищевой спектр, интенсивность питания и выедания мезозoopланктона) популяций двух видов желетелых (медузы *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) и гребневика *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865) на шельфе Крымского полуострова. Район работ был разделён на внутренний (глубина менее 50 м) и внешний (51–200 м) шельф. Для изучения спектра питания и скорости потребления пищи желетелыми хищниками под бинокляром определяли состав пищевых объектов в гастральной полости животных. Суточный рацион ( $R$ , мг·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) рассчитывали по формуле  $R = V_z \times DT^{-1} \times 24$ , где  $V_z$  — биомасса зоопланктона в гастральной полости хищника (мг), а  $DT$  — время переваривания зоопланктона (ч). Выедание зоопланктона оценивали по величинам суточных рационов популяции и по биомассе мезозoopланктона. Зоопланктон отбирали планктонной сетью Джеди с диаметром входного отверстия 38 см и размером ячеи 140 мкм. Вертикальными ловами на станциях внутреннего шельфа облавливали слой от поверхности до дна, на внешнем шельфе — до границы сероводородной зоны, определяемой по изопикне (по данным зонда Sea-Bird,  $\delta_t = 16,2$  усл. ед.). В фиксированных 4%-ным раствором формалина пробах по стандартной методике определяли численность зоопланктона, его таксономический состав и размерно-возрастную структуру. Выявлены сезонные различия в пищевом спектре медуз — преобладание велигеров двустворчатых моллюсков в зимне-весенний период и широкий видовой состав ракообразных и других групп жертв летом. Интенсивность питания двух изученных видов была близкой: удельные суточные рационы зимой, весной и осенью не превышали десятых долей процента содержания углерода в теле. С максимальной скоростью оба вида питались летом в районе внешнего шельфа: рационы достигали 12,9 и 5,1 % С тела у медуз и гребневиков соответственно. Популяции *A. aurita* и *M. leidyi* выедали от 0,2 до 5,0 % биомассы кормового зоопланктона в сутки, что не приводило к кардинальному сокращению численности зоопланктонного сообщества и обеспечивало благоприятные пищевые условия для мелких планктоноядных пелагических рыб.

**Ключевые слова:** желетелый зоопланктон, *Aurelia aurita*, *Mnemiopsis leidyi*, суточный рацион, выедание

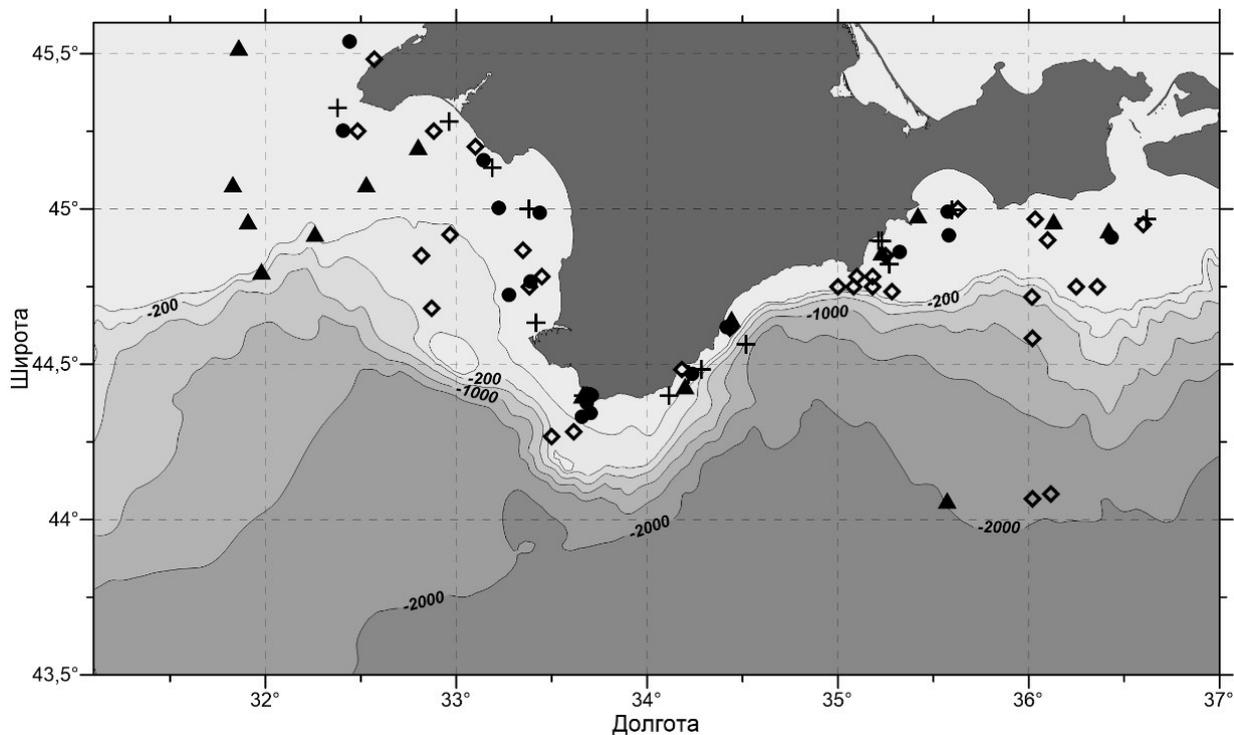
В экосистеме желетелые выступают как потенциальные пищевые конкуренты мелких пелагических рыб (далее — МПР): общность пищевого спектра и пищевые отношения между ними определяют кормовую базу рыб, их обеспеченность пищей и, как следствие, рыбные запасы. Основываясь на наблюдаемом совпадении диет желетелых и МПР (ракообразные и другие зоопланктонные

жертвы), исследователи полагают, что при уменьшении запаса пелагических рыб либо из-за перелова, либо из-за действия климатических и других факторов желетелые могут не только становиться конкурентами МПР, но и функционально замещать их. Это и произошло в Чёрном море в период вспышки гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (Gucu, 2002; Oguz et al., 2008). Кроме того, желетелые потребляют икру и личинок рыб, и их хищничество может ограничивать пополнение запасов МПР (Condon et al., 2013; Richardson et al., 2009). Одним из подходов к анализу пищевых отношений между МПР и желетелыми может служить количественная оценка скорости питания желетелых и степень обеспеченности пищей МПР, показателями которой являются видовое разнообразие, численность икры и личинок отдельных видов, а также количество питающихся особей в популяциях.

Цель работы — исследовать сезонные и пространственные особенности питания двух массовых видов желетелых в Чёрном море (*Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) и *M. leidyi*) и интенсивность потребления их популяциями основного пищевого ресурса (зоопланктона) в прибрежных районах Чёрного моря у побережья Крыма. Такая полная съёмка пространственного распределения и сезонной динамики желетелых и трофических отношений в системе зоопланктон — желетелые на шельфе Крымского полуострова выполнена впервые.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2016 г. в четырёх рейсах НИС «Профессор Водяницкий»: 83-м (зима, январь — февраль), 84-м (весна, апрель), 86-м (раннее лето, июнь) и 90-м (осень, октябрь) — в прибрежных районах Чёрного моря у берегов Крыма от мыса Тарханкут до г. Керчи (рис. 1). Все станции были расположены на шельфе. При анализе они были разделены на станции внутреннего (глубина < 50 м) и внешнего (51–200 м) шельфа.



**Рис. 1.** Карта станций, выполненных в прибрежных водах крымского побережья Чёрного моря в январе — феврале (+), апреле (●), июне (◇) и октябре (▲) 2016 г.

**Fig. 1.** Map of stations sampled in the inshore waters off the Crimean coast in January – February (+), April (●), June (◇), and October (▲) 2016

Районы работ в каждом рейсе, температурные условия и объём материала приведены в табл. 1.

**Таблица 1.** Условия проведения исследований в 83, 84, 86 и 90-м рейсах НИС «Профессор Водяницкий» в январе — октябре 2016 г. (количество станций указано для желетелого зоопланктона / мезопланктона)

**Table 1.** Research conditions in the 83<sup>rd</sup>, 84<sup>th</sup>, 86<sup>th</sup>, and 90<sup>th</sup> cruises of the RV “Professor Vodyanitsky” in January – October 2016 (the number of stations is given for gelatinous zooplankton / mesoplankton)

№ рейса	Даты	Температура поверхностного слоя, °С	Количество станций	Координаты
83	28.01–02.02	+7,5...+9,6	17 / 11	N44.23° – N45.5°, E32.22° – E36.26°
84	19.04–27.04	+10,1...+11,9	29 / 15	N45.41° – N44.18°, E36.25° – E32.24°
86	08.06–18.06	+18,4...+21,7	45 / 8	N43.26° – N45.5°, E32.01° – E36.36°
90	25.09–01.10	+13,2...+15,0	26 / 5	N44.24° – N45.49°, E31.50° – E36.30°

Сбор и обработку желетелого макропланктона проводили по методике, описанной ранее (Anninsky, 2009; Finenko et al., 2013). Численность выражали в экз·м<sup>-2</sup>, биомассу — в г·м<sup>-2</sup> сырого веса. Для изучения спектра питания и скорости потребления пищи желетелыми хищниками в море всех выловленных особей просматривали в лаборатории под микроскопом сразу после вылова. Состав пищевых объектов в гастральной полости животных определяли до вида и стадии развития. Суточный рацион ( $R$ , мг·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) рассчитывали по формуле:

$$R = B_z \times DT^{-1} \times 24, \quad (1)$$

где  $B_z$  — сырая биомасса зоопланктона в гастральной полости хищника, мг;

$DT$  — время переваривания зоопланктона, ч.

Время переваривания пищи медузами вычисляли по формуле, учитывающей биомассу пищи в гастральной полости ( $B_z$ , мг) и вес животного ( $WW$ , г), вводя поправку  $k_t$  при пересчёте времени переваривания рачкового зоопланктона от +20 °С к наблюдаемой в море температуре (Винберг, 1956) и поправку  $k_{sp}$  на увеличение времени переваривания велигеров *Bivalvia* (2,67) по сравнению с таковым для рачкового зоопланктона (Hansson et al., 2005):

$$DT = 1,81 \times B_z^{0,122} \times WW^{-0,193} \times k_t \times k_{sp}. \quad (2)$$

Вторую поправку не вводили, когда крупные *A. aurita* (> 150 мм) содержали в гастральной полости менее 5 велигеров. Время переваривания в таких случаях приравнивали к времени переваривания рачкового зоопланктона.

Время переваривания пищи *M. leidyi* было вычислено по данным (Финенко и др., 2010) с учётом температурной поправки при пересчёте значений от +20 °С к наблюдаемой температуре в море (Винберг, 1956).

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

$$Q = 0,00936 \times WW^{0,84} \times 0,535k_t \times 24, \quad (3)$$

где  $Q$  — скорость дыхания при исследуемой температуре, мг С·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>;

$WW$  — 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 (Аннинский и Тимофеев, 2009).

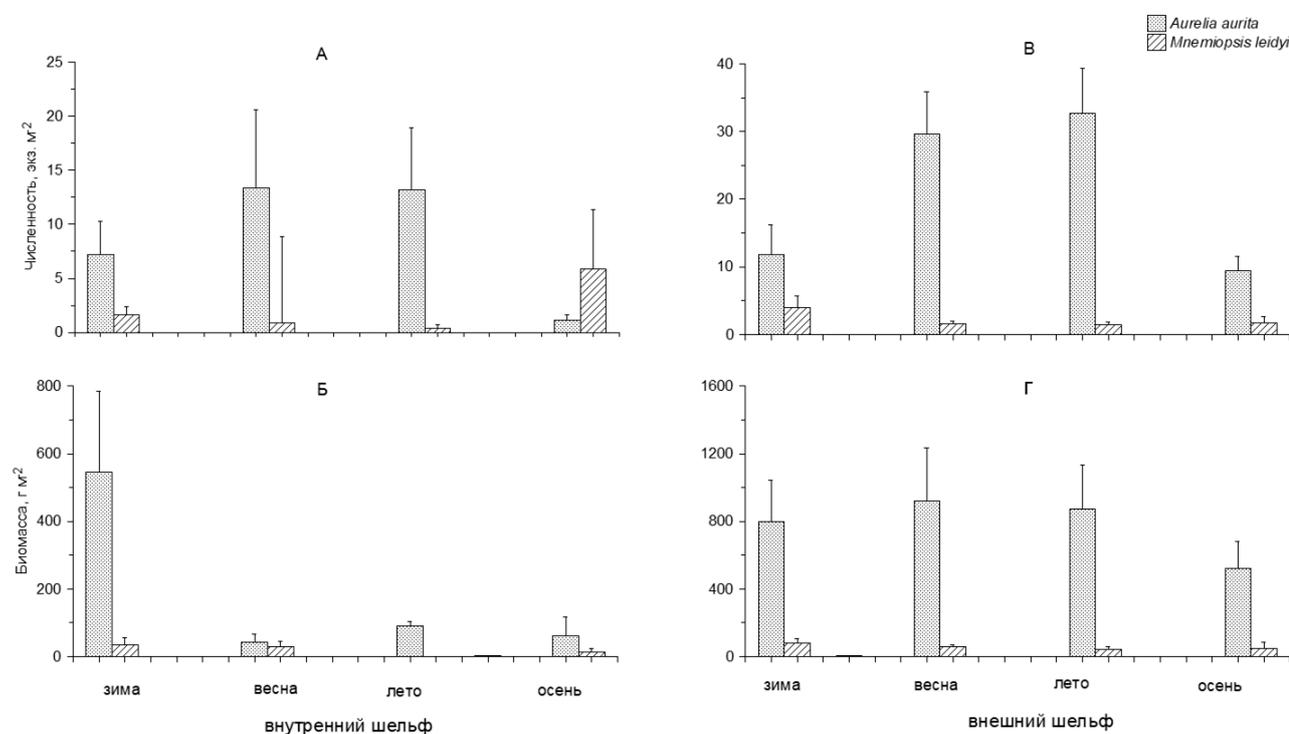
Дыхательные потребности *M. leidy* рассчитывали по формулам, связывающим скорость дыхания гребневиков с сухим весом тела при температуре наблюдений (Аболмасова, 2001).

Выедание зоопланктона двумя видами — *A. aurita* и *M. leidy* — оценивали по величинам суточных рационов популяции и по биомассе зоопланктона. Зоопланктон отбирали планктонной сетью Джеди с диаметром входного отверстия 38 см и размером ячеей 140 мкм. Вертикальными ловами на станциях внутреннего шельфа облавливали слой от поверхности до дна, на внешнем шельфе — до границы сероводородной зоны, определяемой по изопикне (по данным зонда Sea-Bird,  $\delta_t = 16,2$  усл. ед.). В фиксированных 4%-ным раствором формалина пробах по стандартной методике определяли численность зоопланктона, его таксономический состав и размерно-возрастную структуру.

Для перехода от линейных размеров отдельных видов мезозоопланктона к единицам сырой биомассы использовали известные для черноморских видов размерно-весовые соотношения (Петипа, 1957). При пересчёте рационов и других показателей в углеродные единицы принимали, что сухой вес зоопланктона составляет 20 % сырого, а содержание углерода — 40 % сухого веса (Arashkevich et al., 2014); для желтелых — 2,2 и 4 % соответственно (Finenko et al., 2003). При обработке материала использовали компьютерные программы Surfer, Microsoft Excel и Grapher. Достоверность статистических различий выборок оценивали по критерию Стьюдента. Во всех случаях приведены средняя величина  $\pm$  ошибка среднего (standard error, SE).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Сезонная и пространственная динамика желтелых.** Во все сезоны в обоих изученных районах численность медуз значительно превышала численность гребневиков (рис. 2). Максимального развития *A. aurita* достигала в весенний — раннелетний сезоны ( $\approx 30$  экз.·м<sup>-2</sup>; биомасса — 800 г·м<sup>-2</sup> сырого веса) в районе внешнего шельфа, когда в популяции присутствовали особи прошлогодней и нынешней генераций.



**Рис. 2.** Численность (экз.·м<sup>-2</sup>) (А, В), и сырая биомасса (г·м<sup>-2</sup>) (Б, Г) двух видов желтелых по районам в разные сезоны 2016 г.

**Fig. 2.** Abundance (ind.·m<sup>-2</sup>) (А, В) and biomass (g·m<sup>-2</sup>) (Б, Г) of two gelatinous species in different areas and seasons of 2016

Интенсивное размножение зафиксировано весной в мелководных прибрежных районах: около 40 % популяции составляли медузы новой генерации (< 10 мм). На внешнем шельфе в это время отмечали быстрый рост медуз, приводивший к увеличению доли 11–50-миллиметровых животных по сравнению с долей в зимний период — с 10 до 40 % общей численности. Эта же группа преобладала летом в обоих районах. Осенью на мелководных станциях размерная структура популяции медузы была ограничена двумя группами (11–50 и 51–100 мм); гораздо более разнообразна (4 группы) она была во втором районе, где до 30 % общей численности составляли крупные, 101–200-миллиметровые животные.

*M. leidy* присутствовал в планктоне обоих районов в течение всего периода наблюдений с численностью в 4–10 раз ниже численности *A. aurita*, с максимумом на станциях внутреннего шельфа в осенний период. Зимой в обоих районах преобладали взрослые, половозрелые особи, к весне их доля на внутреннем шельфе снижалась из-за отмирания части популяции. Летом и осенью доля личинок ( $\leq 10$  мм) в популяции достигала 90 %. На внешнем шельфе во все сезоны популяция была представлена крупными половозрелыми особями с орально-аборальной длиной > 30 мм.

**Биомасса кормового зоопланктона.** Для желетелых основу кормового зоопланктона составляют мелкие ракообразные (Copepoda и Cladocera), пелагические личинки донных животных, ойкоплевры, сагитты и коловратки. На протяжении зимы, весны и лета биомасса кормового зоопланктона на внешнем шельфе была в несколько раз выше величин, регистрируемых в эти сезоны на внутреннем шельфе (табл. 2). Осенью, в октябре, величины биомасс кормового зоопланктона в двух акваториях были идентичны.

**Таблица 2.** Сезонные изменения сырой биомассы кормового зоопланктона ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) и отдельных таксонов на внутреннем и внешнем шельфе у берегов Крыма в 2016 г. ( $n$  — количество станций)

**Table 2.** Seasonal variability of the wet biomass of fodder zooplankton ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) and individual taxa in inner and outer shelf areas off the Crimean coast in 2016 ( $n$  denotes the number of stations)

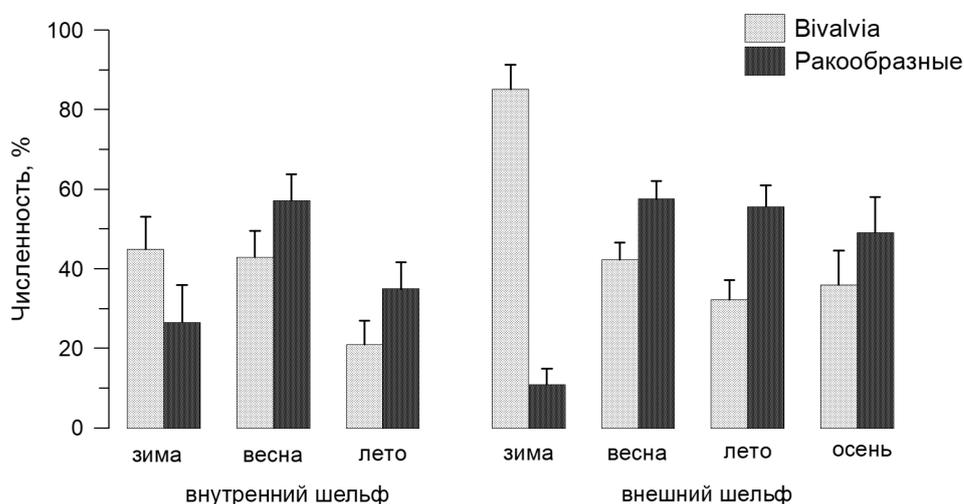
Сезон	Район	$n$	Copepoda	Cladocera	<i>Oikopleura dioica</i>	<i>Parasagitta setosa</i>	Меропланктон	Кормовой зоопланктон
Зима	Внутренний шельф	11	11,77 ± 2,4	0	0,19 ± 0,1	0,21 ± 0,1	1,01 ± 0,3	13,28 ± 2,5
	Внешний шельф	1	30,53	0	0,03	28,01	0,14	58,70
Весна	Внутренний шельф	9	40,28 ± 7,4	0,11 ± 0,1	0,57 ± 0,1	6,40 ± 5,7	5,75 ± 0,6	53,42 ± 10,5
	Внешний шельф	5	69,64 ± 13,6	0	0,08 ± 0,01	140,56 ± 122,7	3,73 ± 1,6	214,02 ± 123,5
Лето	Внутренний шельф	8	13,50 ± 3,6	3,23 ± 1,5	4,09 ± 1,7	0,05 ± 0,04	19,27 ± 6,9	40,21 ± 10,9
	Внешний шельф	9	29,59 ± 6,4	0,43 ± 0,1	1,39 ± 0,4	31,08 ± 16,7	1,19 ± 0,4	63,67 ± 21,9
Осень	Внутренний шельф	4	22,16 ± 2,5	0,12 ± 0,05	0,30 ± 0,2	13,51 ± 8,3	7,52 ± 6,0	43,62 ± 15,2
	Внешний шельф	5	24,22 ± 2,2	0,01 ± 0,01	1,93 ± 1,0	16,18 ± 3,4	0,55 ± 0,1	42,88 ± 5,7

Зоопланктон был представлен обычными черноморскими видами и группами, соотношение которых зависело от сезона. Зимой Copepoda составляли 89 и 52 % биомассы на внутреннем и внешнем шельфе соответственно. В последующие сезоны их доля постепенно снижалась

на внутреннем шельфе и варьировала в широких пределах (11–50 %) на внешнем. В первом районе доминирующей группой были Acartiidae, во втором — *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991. Осенью в обеих акваториях среди Copepoda преобладал *Paracalanus parvus* Claus, 1863 (> 60 % биомассы копепод).

Cladocera составляли незначительную долю зоопланктона в обоих районах (0,2–1,0 %) в течение большей части времени наблюдений; максимальной относительной биомассы (8 %) они достигали в районе внутреннего шельфа в начале лета. В биомассу кормового зоопланктона на внутреннем шельфе, в отличие от таковой внешнего, существенный вклад вносили личинки донных животных (8–48 % в отдельные сезоны), с максимумом в начале лета. На внешнем шельфе важным компонентом кормового зоопланктона была *Parasagitta setosa* J. Müller, 1847, достигавшая 50 % биомассы кормового зоопланктона в отдельные сезоны.

**Питание желетелых, пищевая обеспеченность и пресс на зоопланктонное сообщество.** В течение периода наблюдений основным компонентом рациона медуз являлись велигеры двустворчатых моллюсков и ракообразные. Пищевой спектр *A. aurita* был беден в зимний период. Несмотря на низкую долю меропланктона в общей биомассе кормового зоопланктона, велигеры двустворчатых моллюсков составляли до 80 % количества потреблённых жертв на внешнем шельфе. Что касается ракообразных, то зарегистрированы небольшие доли *Acartia clausi* Giesbrecht, 1889 и *Oithona davisae* Ferrari F. D. & Orsi, 1984, а также науплиусов копепод и коловраток. Весной, летом и осенью в основном доминировали ракообразные (рис. 3). Летом пищевой спектр медуз расширялся как за счёт увеличения количества потребляемых видов ракообразных [*Centropages ponticus* Karavaev, 1895; *P. parvus*; *Pleopis polyphemoides* (Leuckart, 1859)], так и за счёт потребления других групп жертв (личинок гастропод, щетинкочелюстных *P. setosa* и аппендикулярий *Oikopleura (Vexillaria) dioica* Fol, 1872).



**Рис. 3.** Изменение состава пищи *A. aurita* (% общей численности в гастральной полости) по сезонам и районам на шельфе Крыма в 2016 г.

**Fig. 3.** Variability of *A. aurita* food composition (% of total abundance in the gastric cavity) in different seasons and areas of the Crimean shelf in 2016

Особенностью состава пищи *A. aurita* в летний сезон было наличие в гастральной полости большого количества диатомовых водорослей *Coscinodiscus granii* Gough, 1905 в отдельных районах (западный — Каркинитский залив; северо-восточный). В целом, в течение всего периода исследований, кроме зимы, ракообразные составляли основу рациона *A. aurita* в обеих акваториях.

*M. leidyi*, в отличие от медуз, характеризовался чётким проявлением предпочтения ракообразных: они составляли до 70 % общей численности жертв в гастральной полости на станциях внутреннего и внешнего шельфа в разные сезоны.

Количество питающихся медуз в популяции изменялось по сезонам: зимой и весной оно было максимальным в обоих районах (96–98 %); летом и осенью доля не превышала 70 %. На внутреннем шельфе осенью медузы прекращали питание.

В отличие от медуз, 100 % исследованных гребневикулов *M. leidyi* во все сезоны содержали пищу в гастральной полости.

Величина суточного рациона *A. aurita* в обоих районах изменялась на порядок в течение изученных сезонов. Наименьшими были значения в весенний период на мелководных станциях [(0,010 ± 0,002) мг С·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>], когда средний размер особи в популяции минимален (табл. 3).

**Таблица 3.** Диаметр (D, мм), содержание углерода (C, мг·экз.<sup>-1</sup>), количество жертв в гастральной полости (N, экз.), суточный рацион (R, мг С·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) и удельный суточный рацион (R/C, %·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) *A. aurita* в прибрежных районах Чёрного моря (*n* — количество измерений)

**Table 3.** Diameter (D, mm), carbon content (C, mg·ind.<sup>-1</sup>), prey abundance in the gastric cavity (N, ind.), daily ration (R, mg C·ind.<sup>-1</sup>·day<sup>-1</sup>), and specific daily ration (R/C, %·ind.<sup>-1</sup>·day<sup>-1</sup>) for *A. aurita* in inshore areas of the Black Sea (*n* denotes the number of measurements)

Сезон	Район	<i>n</i>	D	C	N	R	R/C
Зима	Внутренний шельф	15	116,9 ± 8,6	87,2 ± 16,2	10,2 ± 3,0	0,031 ± 0,021	0,03 ± 0,01
	Внешний шельф	20	125 ± 9,4	88,9 ± 16,9	16,7 ± 4,4	0,017 ± 0,010	0,08 ± 0,04
Весна	Внутренний шельф	31	25,3 ± 4,2	2,9 ± 1,2	7,7 ± 1,8	0,010 ± 0,002	3,97 ± 0,63
	Внешний шельф	51	52,5 ± 3,0	9,9 ± 1,9	15,7 ± 1,2	0,100 ± 0,010	2,11 ± 0,19
Лето	Внутренний шельф	25	60,8 ± 5,1	11,4 ± 5,24	11,8 ± 5,4	0,100 ± 0,020	2,85 ± 0,84
	Внешний шельф	48	50,2 ± 2,7	6,8 ± 1,0	11,9 ± 1,7	0,250 ± 0,040	12,9 ± 3,1
Осень	Внутренний шельф	20	0	0	0	0	0
	Внешний шельф	27	80,8 ± 7,8	30,2 ± 8,4	19,1 ± 4,5	0,05 ± 0,01	0,32 ± 0,10

Рационы были самыми высокими летом как на внутреннем, так и на внешнем шельфе. Количество жертв в гастральной полости варьировало в пределах от ~ 8 до 19 экз. без чётко выраженной связи с временем и местом наблюдений ( $p > 0,5$ ). Минимальные величины удельного суточного рациона отмечены зимой при низкой температуре, низкой биомассе зоопланктона и преобладании крупных животных в популяции. Из-за различия в структуре популяции медуз по районам весной в мелководной акватории удельный суточный рацион вдвое превышал рацион в районе внешнего шельфа. В летний период на внешнем шельфе удельный рацион *A. aurita* достигал максимальных значений — (12,9 ± 3,1) % С тела·сут<sup>-1</sup>.

Величины рационов росли по мере повышения температуры воды: в среднем животные с содержанием углерода 10 мг потребляли зимой 0,12 % С тела·сут<sup>-1</sup>, весной — 0,56 % С тела·сут<sup>-1</sup>, летом — 3 % С тела·сут<sup>-1</sup> при температуре +8, +10 и +20 °С соответственно.

В разные сезоны скорость потребления пищи гребневидами была несколько выше, чем особями *A. aurita* (диапазон вариации суточных рационов — от  $(0,01 \pm 0,002)$  до  $(0,25 \pm 0,04)$  мг С·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup> у *A. aurita* и от  $(0,018 \pm 0,009)$  до  $(0,40 \pm 0,15)$  у *M. leidy*). Между тем небольшое количество измерений у гребневика позволяет говорить лишь о тенденции, но не о статистически достоверных различиях (табл. 3, 4).

**Таблица 4.** Длина (L, мм), содержание углерода (C, мг·экз.<sup>-1</sup>), количество жертв в гастральной полости (N, экз.), суточный рацион (R, мг С·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) и удельный суточный рацион (R/C, %·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) *M. leidy* в прибрежных районах Чёрного моря (*n* — количество измерений)

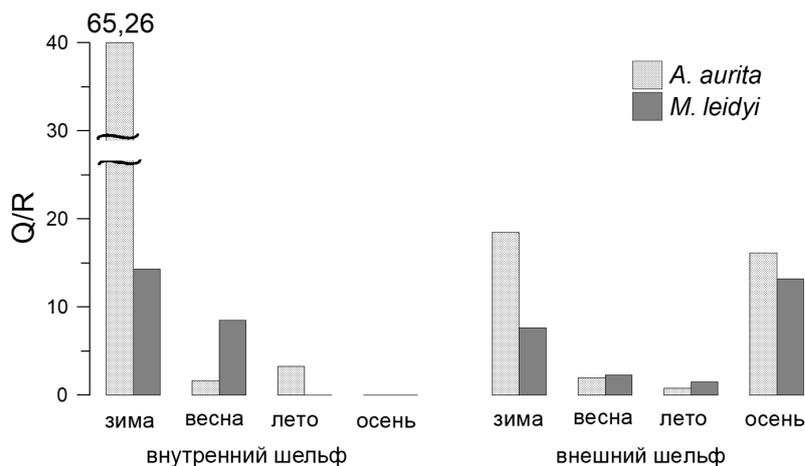
**Table 4.** Length (L, mm), carbon content (C, mg·ind.<sup>-1</sup>), prey abundance in the gastric cavity (N, ind.), daily ration (R, mg C·ind.<sup>-1</sup>·day<sup>-1</sup>), and specific daily ration (R/C, %·ind.<sup>-1</sup>·day<sup>-1</sup>) for *M. leidy* in inshore areas of the Black Sea (*n* denotes the number of measurements)

Сезон	Район	<i>n</i>	L	C	N	R	R/C
Зима	Внутренний шельф	4	33,5 ± 6,5	16,7 ± 8,9	7,4 ± 3,8	0,018 ± 0,009	0,19 ± 0,11
	Внешний шельф	14	37,4 ± 4,7	13,2 ± 3,6	11,0 ± 4,6	0,03 ± 0,01	0,13 ± 0,04
Весна	Внутренний шельф	6	41,3 ± 7,9	12,6 ± 5,1	19,2 ± 5,5	0,066 ± 0,025	0,28 ± 0,12
	Внешний шельф	8	62,7 ± 5,6	29,0 ± 6,8	21,8 ± 5,3	0,262 ± 0,103	0,43 ± 0,19
Лето	Внутренний шельф	0	0	0	0	0	0
	Внешний шельф	3	56,3 ± 13,9	35,4 ± 18,0	27,0 ± 14,8	0,404 ± 0,152	5,10 ± 3,72
Осень	Внутренний шельф	1	92	89,5	19	0,370	0,40
	Внешний шельф	4	54,2 ± 9,0	32,5 ± 16,3	9,0 ± 7,0	0,032 ± 0,071	0,21 ± 0,09

Интенсивность питания исследованных видов также существенно не различалась: удельные суточные рационы зимой, весной и осенью не превышали десятых долей процента углерода тела. С максимальной скоростью оба вида питались летом в районе внешнего шельфа, где рационы достигали 12,9 и 5,1 % С тела у медуз и гребневику соответственно.

Минимальные суточные пищевые потребности медуз, рассчитанные как скорость дыхания в данных температурных условиях, составляли от 1,9 до 10 % С тела. Степень обеспеченности пищей медуз, показателем которой является отношение между дыхательными потребностями (Q, мг С·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) и скоростью потребления пищи (R, мг С·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>), менялась в зависимости от сезона (рис. 4).

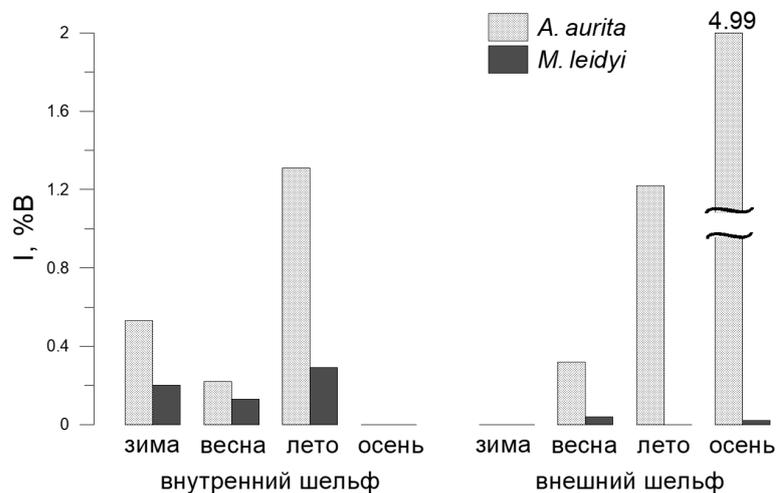
В районе внутреннего шельфа зимой дыхательные потребности в десятки раз превышали суточные рационы; весной и летом медузы были лучше обеспечены пищей (Q/R — от 1,64 до 3,27). На внешнем шельфе только в летний период суточные рационы популяции были выше пищевых потребностей. Таким образом, в течение большей части года медузы не могли удовлетворить минимальные пищевые потребности исключительно за счёт мезозoopланктона. Различия в степени обеспеченности по районам практически отсутствовали, за исключением зимы, когда популяция на внутреннем шельфе была менее обеспеченной; это связано с низкой интенсивностью потребления пищи, обусловленной низкой концентрацией зоопланктона. *M. leidy* был лучше обеспечен пищей весной и летом на внешнем шельфе (Q/R — 2,1 и 1,5 соответственно) и в целом меньше испытывал недостаток в пище в отдельные сезоны, чем *A. aurita*.



**Рис. 4.** Сезонная динамика соотношения скорости дыхания ( $Q$ , мг С·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) и суточного рациона ( $R$ , мг С·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) у *A. aurita* и *M. leidy*

**Fig. 4.** Seasonal dynamics of the relationship between respiration rate ( $Q$ , mg C·ind.<sup>-1</sup>·day<sup>-1</sup>) and daily ration ( $R$ , mg C·ind.<sup>-1</sup>·day<sup>-1</sup>) for *A. aurita* and *M. leidy*

Рассчитанная на основе величин рационов и биомассы зоопланктона скорость его выедания популяцией медуз изменялась от 0,22 до ~ 5 % биомассы зоопланктона в сутки. Значение для гребневиков было на порядок меньше — от 0,02 до 0,29 — из-за малочисленности популяции в исследованный период (рис. 5). К сожалению, время интенсивного роста и развития популяции *M. leidy* (вторая половина июня — сентябрь), когда эффект выедания максимален, не охвачено нашими наблюдениями.



**Рис. 5.** Сезонная динамика интенсивности выедания биомассы мезопланктона популяциями *A. aurita* и *M. leidy*

**Fig. 5.** Seasonal dynamics of predatory impact of *A. aurita* and *M. leidy* populations on mesoplankton biomass

В целом скорость выедания кормового зоопланктона популяциями хищных желетелых в прибрежных районах Крыма в течение зимы — раннего лета составляла 0,35–1,3 %, а осенью достигала ~ 5 % биомассы зоопланктона в сутки. Учитывая то, что удельная продукция копепод (основной пищи желетелых) равна 10 % биомассы в сутки, получаем, что хищнический пресс желетелых в изученных районах изменялся в пределах 3,5–50 % суточной продукции и не мог привести к снижению биомассы зоопланктонного сообщества.

## ОБСУЖДЕНИЕ

На основе мониторинговых наблюдений в шельфовой зоне у г. Севастополя, а также проведённых в 2013–2016 гг. исследований на шельфе Крыма можно говорить о возрастании биомассы медуз в последние годы по сравнению с таковой начала 2000-х гг., когда сырая биомасса медуз в период их максимального развития составляла 200–300 г·м<sup>-2</sup> (Аннинский и др., 2011). Что касается шельфовых районов Крымского полуострова, то в 2016 г. максимальная биомасса *A. aurita* на внутреннем шельфе достигала величин (544 ± 296) г·м<sup>-2</sup>, на внешнем — (800 ± 281) г·м<sup>-2</sup>. Плотность популяции *M. leidyi* в прибрежных районах, напротив, снизилась. В последние годы средняя за лето (май — сентябрь) биомасса гребневикулов на шельфе у г. Севастополя не превышает 100 г·м<sup>-2</sup>, в то время как в 2000-е гг. она достигала 300 г·м<sup>-2</sup>. Средняя плотность популяции в прибрежных районах Чёрного моря у г. Севастополя летом 2004–2009 гг. составляла (198,2 ± 43,7) экз·м<sup>-2</sup>, а в 2010–2014 гг. — (54,5 ± 14,0) (Finenko et al., 2018b). Наши наблюдения 2016 г., как указывалось выше, не охватили период массового развития гребневикулов, и величины численности и биомассы были намного ниже.

Удельная скорость потребления пищи *A. aurita* в прибрежных районах Крыма в разные сезоны 2016 г. изменялась в пределах 0,03–12,9 % С тела (см. табл. 3). В открытых районах Чёрного моря осенью 2010 г. суточные рационы были оценены на уровне 2 % С (Anninsky et al., 2013). Весной 2013 г. в прибрежье они изменялись в пределах 1–3 % С (Дацук и др., 2015). В наших исследованиях, проведённых в разные сезоны, диапазон вариации величин был широким, что обусловлено сезонными и пространственными особенностями структуры популяции медуз, а также температурных и пищевых условий. Сезонные различия суточных рационов в популяции медуз в прибрежных районах Крыма практически совпадают с результатами лабораторных экспериментов, показавших, что при природных концентрациях мезопланктона суточные рационы изменялись от 0,1 до 10,0 % содержания С в теле медуз (Anninsky et al., 2020).

На основе оценки степени обеспеченности пищей популяции *A. aurita*, проведённой ранее в осенний и весенний периоды (Аннинский и Тимофте, 2009 ; Аннинский и Дацук, 2013 ; Дацук и др., 2015) в прибрежных и глубоководных районах Чёрного моря, было заключено, что в эти сезоны пищевые потребности медуз превышали скорость потребления ими мезопланктона примерно в 2 раза. Зимой, согласно нашим исследованиям, различие между дыхательными потребностями и рационом значительно выше и составляет десятки раз. Весной и летом эти различия изменяются в пределах двух — четырёх раз в зависимости от района и достигают минимальной величины (~ 0,8 раза) на внешнем шельфе в летний период. Таким образом, на протяжении большей части жизненного цикла популяция медуз не может компенсировать свои минимальные пищевые потребности за счёт мезопланктона и, по-видимому, использует альтернативные источники питания. По вопросу об альтернативных пищевых источниках этого вида идёт активное обсуждение в литературе (Anninsky et al., 2020 ; Malej et al., 2006 ; Olesen et al., 1994 ; Stoecker et al., 1987). В лабораторных экспериментах установлено, что микрозоопланктон может являться важным компонентом рациона медуз (Stoecker et al., 1987). Исходя из того, что биомасса и продукция микрозоопланктона в прибрежных районах Крыма в отдельные периоды достигают величин, сравнимых с соответствующими показателями мезозоопланктона (Finenko et al., 2006), и учитывая более высокую скорость его переваривания, можно полагать, что микрозоопланктон способен служить дополнительным пищевым источником для *A. aurita*. Вопрос об использовании фито- и бактериопланктона, а также растворённого органического вещества медузами исследователи также неоднократно обсуждали, но к однозначной позиции до сих пор не пришли (Malej et al., 2006 ; Purcell et al., 2007 ; Richardson et al., 2009 ; Shick, 1975). Летом 2016 г. в западной и восточной части шельфа в гастральной полости медуз мы наблюдали большое количество водорослей *Coscinodiscus granii*: они составляли по численности 40–45 %

от общего количества жертв. При этом наличие «пустых» клеточных оболочек и вытекшего содержимого хлоропластов свидетельствовало о том, что в некоторых случаях переваривание фитопланктона было успешным, однако их доля в суточном рационе, рассчитанном по углероду, была незначительной (< 1 %).

У гребневика дисбаланс между пищевыми потребностями и количеством потреблённого взрослыми особями мезопланктона зимой и осенью не столь велик, как у медуз. По-видимому, на протяжении большей части жизненного цикла животные не только компенсируют дыхательные потребности, но и имеют достаточно пищи для роста и размножения за счёт мезопланктона. В течение нескольких первых дней, на личиночной стадии, основной пищевой источник для *M. leidy* — микрозоопланктон (Финенко и др., 2008 ; Sullivan & Gifford, 2004), однако уже на переходной стадии над ним превалирует мезопланктон (Финенко и др., 2008).

Основной вклад в выедание зоопланктона желелельями в исследованный период вносили медузы. Тем не менее пищевой пресс двух наиболее массовых видов (*A. aurita* и *M. leidy*) на мезопланктон зимой, весной и летом был низким (0,7–2,0 % биомассы зоопланктона в сутки). Он увеличивался осенью в районе внешнего шельфа до 7 %, однако не мог вызвать кардинальное сокращение численности зоопланктонного сообщества. К такому же выводу приводят данные (Shushkina & Arnautov, 1985): даже в годы максимального развития *A. aurita* (в 1980-е гг.) популяция могла потреблять лишь 5–7 % биомассы зоопланктона в сутки, или 50–70 % его суточной продукции.

Низкие величины выедания зоопланктона медузами, близкие к полученным нами, отмечены в шельфовых районах у г. Севастополя и в открытых районах Чёрного моря ранее (Дацк и др., 2015). Отсутствие корреляции между биомассой желелельих хищников и биомассой мезопланктона и его отдельных таксономических групп (Arashkevich et al., 2015) подтверждает наше заключение, что на данном этапе желелелье не контролируют количественное развитие зоопланктонного сообщества. Величины численности и биомассы зоопланктона в настоящее время определяются не хищничеством желелельих, а, по-видимому, изменчивостью соотношения продуктивности и смертности за счёт действия других факторов. При этом произошла трансформация пелагической экосистемы Чёрного моря: она вернулась к классическому типу функционирования зоопланктон — рыбы — планктофаги вместо зоопланктон — мнемнопсис в период «взрывного» роста численности гребневика-вселенца, когда трофическая цепь, ведущая к рыбам, оказалась сильно редуцированной.

Снижение в последние годы пищевого пресса желелельих на кормовой зоопланктон в прибрежных районах Чёрного моря (Finenko et al., 2013, 2018a) в сочетании с климатическими изменениями в регионе привело к улучшению обеспеченности пищей личинок термофильных видов рыб и, как следствие, к увеличению их выживаемости, росту видового разнообразия и продолжительности нерестового периода, созданию благоприятных условий для эмбрионального и постэмбрионального развития (Klimova & Podrezova, 2018).

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по темам «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» (№ гос. регистрации 121041400077-1) и «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации 121030100028-0), а также при частичной поддержке проекта РФФИ и г. Севастополя «Отклик черноморской пелагической экосистемы на изменение климата в регионе (на примере медуз, гребневиков и мелких пелагических рыб)» (№ p\_a 18-44-920022).*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Аболмасова Г. И. Скорость энергетического обмена у *Mnemiopsis leidy* (A. Agassiz) в зависимости от температурных и пищевых условий // *Гидробиологический журнал*. 2001. Т. 37, № 2. С. 90–95. [Abolmasova G. I. Energy exchange rate in *Mnemiopsis leidy* (A. Agassiz) depending on the temperature and dietary conditions. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 2001, vol. 37, no. 2, pp. 90–95. (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., Аболмасова Г. И., Дацык Н. А. Выедание мезозоопланктона медузой *Aurelia aurita* L. в Чёрном море // *Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей* / В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская, Г. Е. Шульман, Ю. А. Загородняя (ред.). Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. С. 276–283. [Anninsky B. E., Abolmasova G. I., Datsyk N. A. 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. Eremeev, A. V. Gaevskaya, G. E. Shulman, Yu. A. Zagorodnyaya (Eds). Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2011, pp. 276–283. (in Russ.)]
4. Аннинский Б. Е., Дацык Н. А. Биомасса и хищничество медузы *Aurelia aurita* L. в Чёрном море в октябре 2010 г. // *Морской экологический журнал*. 2013. Т. 12, № 1. С. 27–33. [Anninsky B. E., Datsyk N. A. *Aurelia aurita* L. biomass and predation in the Black Sea in October 2010. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2013, vol. 12, no. 1, pp. 27–33. (in Russ.)]
5. Винберг Г. Г. *Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб*. Минск : Изд-во Белорусского университета, 1956. 253 с. (Научные труды Белорусского государственного университета им. В. И. Ленина). [Vinberg G. G. *Intensivnost' obmena i pishchevye potrebnosti ryb*. Minsk : Izd-vo Belorusskogo universiteta, 1956, 251 p. (Nauchnye trudy Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta imeni V. I. Lenina). (in Russ.)]
6. Дацык Н. А., Финенко Г. А., Аболмасова Г. И. Желетельный зоопланктон в прибрежных и открытых районах Чёрного моря в весенний период 2013 г. // *Гидробиологический журнал*. 2015. Т. 51, № 5. С. 29–39. [Datsyk N. A., Finenko G. A., Abolmasova G. I. Jellyfish zooplankton in the coastal and open regions of the Black Sea in spring 2013. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 2015, vol. 51, no. 5, pp. 29–39. (in Russ.)]. <http://dx.doi.org/10.1615/HydrobJ.v52.i1.30>
7. Петипа Т. С. О среднем весе основных форм зоопланктона Чёрного моря // *Труды Севастопольской биологической станции*. 1957. Т. 9. С. 39–57. [Petipa T. S. O srednem vese osnovnykh form zooplanktona Chernogo morya. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1957, vol. 9, pp. 39–57. (in Russ.)]
8. Финенко Г. А., Павловская Т. В., Романова З. А., Аболмасова Г. И., Дацык Н. А. Время переваривания пищи и интенсивность питания личинок гребневика *Mnemiopsis leidy* A. Agassiz (Ctenophora, Lobata). // *Морской экологический журнал*. 2008. Т. 7, № 3. С. 61–74. [Finenko G. A., Pavlovskaya T. V., Romanova Z. A., Abolmasova G. I., Datsyk N. A. Digestion time and feeding intensity of the larval ctenophore *Mnemiopsis leidy* A. Agassiz (Ctenophora, Lobata). *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2008, vol. 7, no. 3, pp. 61–74. (in Russ.)]
9. Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И., Дацык Н. А., Аннинский Б. Е. *Mnemiopsis leidy*: 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 leidy*: Ingestion rate of the ctenophores in the sea and predatory impact of the population on forage zooplankton. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2010, vol. 9, no. 1, pp. 73–83. (in Russ.)]
10. Anninsky B. E. Organic composition and ecological energetics of the jellyfish *Aurelia aurita* L. (Cnidaria, Scyphozoa) under 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 : Black Sea Commission Publications, 2009, pp. 107–160.
11. 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. 676–685. <https://doi.org/10.1134/S0001437013060015>
  12. Anninsky B. E., Finenko G. A., Datsyk N. A., Kideys A. E. Trophic ecology and assessment of the predatory impact of the Moon jellyfish *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) on zooplankton in the Black Sea. *Cahiers de Biologie Marine*, 2020, vol. 61, iss. 1, pp. 33–46. <https://doi.org/10.21411/cbm.a.96dd01aa>
  13. Arashkevich E. G., Stefanova K., Bandelj V., Siokou I., Kurt T. T., Orek Y. A., Timofte F., Timonin A., Solidoro C. Mesozooplankton in the open Black Sea: Regional and seasonal characteristics. *Journal of Marine System*, 2014, vol. 135, pp. 81–96. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.07.011>
  14. 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>
  15. Condon R. H., Duarte C. M., Pitt K. A., Robinson K. Recurrent jellyfish blooms are a consequence of global oscillation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2013, vol. 110, iss. 3, pp. 1000–1005. <https://doi.org/10.1073/pnas.1210920110>
  16. Finenko G. A., Romanova Z. A., Abolmasova G. I., Anninsky B. E., Svetlichny L. S., Hubareva E. S., Bat L., Kideys A. Population dynamics, ingestion, growth and reproduction rates of the invader *Beroe ovata* and its impact on plankton community in Sevastopol Bay, the Black Sea. *Journal of Plankton Research*, 2003, vol. 25, iss. 5, pp. 539–549. <https://doi.org/10.1093/plankt/25.5.539>
  17. 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 coast of the Black Sea (Sevastopol Bay). *Oceanology*, 2006, vol. 46, iss. 4, pp. 472–482. <http://dx.doi.org/10.1134/S0001437006040047>
  18. Finenko G. A., Abolmasova G. I., Romanova Z. A., Datsyk N. A., Anninsky B. E. Population dynamics of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its impact on the zooplankton in the coastal regions of the Black Sea off 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. Trophic characteristics of *Mnemiopsis leidyi* and its impact on the plankton community in Black Sea coastal waters. *Oceanology*, 2018a, vol. 58, iss. 6, pp. 817–824. <https://doi.org/10.1134/S0001437018060048>
  20. 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*, 2018b, vol. 9, iss. 1, pp. 86–93. <https://doi.org/10.1134/S2075111718010071>
  21. Gucu A. C. Can overfishing be responsible for the successful establishment of *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2002, vol. 54, iss. 3, pp. 439–451. <https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0657>
  22. Hansson L. J., Moeslund O., Kiorboe 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>
  23. Klimova T., Podrezova P. Seasonal distribution of the Black Sea ichthyoplankton near the Crimean Peninsula. *Regional Studies in Marine Science*, 2018, vol. 24, pp. 260–269. <http://dx.doi.org/10.1016/j.rsma.2018.08.013>
  24. 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, iss. 3, pp. 827–841. <http://dx.doi.org/10.1007/s00227-006-0503-1>
  25. Oguz T., Fach B., Salihoglu B. Invasion dynamics of the alien ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its impact on anchovy collapse in the Black Sea. *Journal of Plankton*

- Research*, 2008, vol. 30, iss. 12, pp. 1385–1397. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbn094>
26. Olesen N. J., Frandsen K. T., Riisgård H. U. Population dynamics, growth and energetics of jellyfish *Aurelia aurita* in a shallow fjord. *Marine Ecology Progress Series*, 1994, vol. 105, pp. 9–18. <http://dx.doi.org/10.3354/meps105009>
27. 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>
28. 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 and Evolution*, 2009, vol. 24, iss. 6, pp. 312–322. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2009.01.010>
29. Shick J. M. Uptake and utilization of dissolved glycine by *Aurelia aurita* scyphistomae: Temperature effects on the uptake process; nutritional role of dissolved amino acids. *Biological Bulletin*, 1975, vol. 148, no. 1, pp. 117–140. <https://doi.org/10.2307/1540654>
30. Shushkina E. A., Arnautov G. N. Quantitative distribution of the medusae *Aurelia aurita* and its role in the Black Sea ecosystem. *Oceanology*, 1985, vol. 25, pp. 102–105.
31. Stoecker D., Michaels A. E., Davies L. H. Grazing by the jellyfish, *Aurelia aurita*, on microzooplankton. *Journal of Plankton Research*, 1987, vol. 9, iss. 5, pp. 901–915. <https://doi.org/10.1093/plankt/9.5.901>
32. Sullivan L. J., Gifford D. J. Diet of the larval ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz (Ctenophora, Lobata). *Journal of Plankton Research*, 2004, vol. 2, iss. 4, pp. 417–431. <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/fbh033>

## TROPHIC RELATIONSHIPS

### IN THE ZOOPLANKTON – GELATINOUS ZOOPLANKTON FOOD CHAIN IN THE SHELF AREAS OF THE CRIMEAN COAST OF THE BLACK SEA

G. A. Finenko, N. A. Datsyk, B. E. Anninsky, and Yu. A. Zagorodnyaya

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation  
E-mail: [gfinenko@gmail.com](mailto:gfinenko@gmail.com)

The seasonal and spatial dynamics of the key trophic characteristics were studied (food spectrum, feeding rate, and predatory impact on mesozooplankton) for populations of the jellyfish *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) and ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865. The investigation was carried out during four cruises of the RV “Professor Vodyanitsky” in the shelf areas of Crimean Peninsula in January to October 2016. The area was divided into inner (depth of < 50 m) and outer (51–150 m) shelves. To study the food spectrum and feeding rate of gelatinous predators, the composition of food items in the gastric cavity was analyzed under a binocular microscope. Daily ration ( $R$ , mg C·ind.<sup>-1</sup>·day<sup>-1</sup>) was calculated by the formula:  $R = B_z \times DT^{-1} \times 24$ , where  $B_z$  is zooplankton biomass in the predator gastric cavity (mg), and  $DT$  is zooplankton digestion time (h). Predatory impact of gelatinous zooplankton was estimated by the values of daily ration and mesozooplankton biomass. Zooplankton was sampled with a Juday plankton net with mouth diameter of 38 cm and mesh size of 140  $\mu$ m. Vertical net hauls were performed: at the inner shelf stations, from the sea surface down to the bottom; at the outer shelf stations, down to the boundary of the hydrogen sulfide zone ( $\delta_t = 16.2$  conventional units according to a Sea-Bird probe). In the samples fixed with 4 % formalin solution, zooplankton abundance, its taxonomic composition, and size–age structure were quantified by standard method. In the food spectrum of the jellyfish, seasonal differences were revealed: predominance of *Bivalvia veligers* in winter and spring and wide species composition of Crustacea and other groups of prey in summer. The feeding rates of the studied species were similar: specific daily rations in winter, spring, and autumn did not exceed tenth of a percent of the carbon content in the body. Both species fed at a maximum rate in summer on the outer shelf: the specific rations reached 12.9 and 5.1 % C of the body for the jellyfish and ctenophore, respectively. *A. aurita* and *M. leidyi* populations consumed 0.2 to 5 % of the fodder zooplankton biomass *per day*; it did not result in a drastic reduction in zooplankton abundance and provided favorable feeding conditions for small planktivorous pelagic fish.

**Keywords:** gelatinous zooplankton, *Aurelia aurita*, *Mnemiopsis leidyi*, daily ration, ingestion