

УДК 593.8:574.7:583 (262.5)

Н. А. Дацык, Г. А. Финенко, Г. И. Аболмасова

ЖЕЛЕТЕЛЫЙ ЗООПЛАНКТОН В ПРИБРЕЖНЫХ И ОТКРЫТЫХ РАЙОНАХ ЧЕРНОГО МОРЯ В ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД 2013 г.¹

Приведены данные по численности, биомассе и популяционной структуре желетелых (медузы *Aurelia aurita* и гребневика *Pleurobrachia pileus*) в разных районах Черного моря в весенний период 2013 г. Биомасса *A. aurita*, доминирующего в это время вида желетелых, изменялась от 15 до 1850 г/м², с максимальными значениями в прибрежных районах Крыма. Основу популяций медуз во всех районах составляли взрослые особи размером более 50 мм. Основной пищей *A. aurita* были копеподы (*Acartia* sp). Суточный рацион медуз составлял 1,5—4,0 мг С/сут, или 1—2,5% С тела, и был значительно ниже пищевых потребностей животных в данных температурных условиях.

Ключевые слова: желетелый зоопланктон, *Aurelia aurita*, численность, биомасса, суточный рацион, выедание зоопланктона.

Желетелый зоопланктон привлекает все больше внимания в последние десятилетия, так как его численность и сезонные всплески увеличились по всему миру [7]. Полагают, что различные виды человеческой активности, включая перенос видов, перелов рыбы и эвтрофикация, действующие как сами по себе, так и совместно, приводят к изменениям в пищевой цепи, благоприятным для развития желетелых. Изменение климата, особенно температуры и солености, также рассматривается как один из возможных факторов, определяющих численность и распределение желетелого зоопланктона [9]. Массовое развитие желетелых может иметь тяжелые экономические последствия: огромные финансовые потери из-за уменьшения рекреационного использования морей, повреждение рыболовных сетей, загрязнение уловов и снижение численности коммерческих видов рыб через конкуренцию и хищничество. Несмотря на важность, систематические исследования для оценки популяционных трендов и влияния массового развития желетелых на планктонную пищевую цепь очень немногочисленны.

Медуза *Aurelia aurita* и три вида гребневиков (*Mnemiopsis leidyi*, *Beroe ovata*, *Pleurobrachia pileus*), два из которых (*M. leidyi* и *B. ovata*) являются все-

¹ Работа выполнена при частичной финансовой поддержке 7-й рамочной программы ЕС проект PERSEUS no: 287600 и регионального проекта РФФИ № 14-44-01546 p_юг_a.

© Н. А. Дацык, Г. А. Финенко, Г. И. Аболмасова, 2015

ленцами, — широко распространенные в Черном море виды желетелых. Будучи активными хищниками, они имеют (кроме *B. ovata*) сходный пищевой спектр, практически совпадающий с пищевым спектром личинок планктоноядных рыб, в течение большей части своего жизненного цикла потребляя мезозoopланктон. Массовое развитие этих видов последовательно во времени: пик численности *A. aurita* наблюдается в позднезимний — весенний период (март — май), *M. leidyi* — в середине лета (июль — август), а пик *B. ovata*, как правило, сдвинут к началу осени (сентябрь). Таким образом, влияние, как на видовой состав, так и на обилие мезозoopланктона за счет потребления, желетелых может осуществляться в течение длительного периода и зависит от интенсивности их хищничества и количественного развития видовых популяций. Антропогенные и климатические факторы определяют развитие популяций желетелых, претерпевающих значительную вариабельность во времени и пространстве. Поэтому проведение регулярных наблюдений за количественным развитием популяций желетелых хищников остается актуальным для оценки их пищевого пресса на планктонное сообщество и влияния на функционирование пелагической экосистемы в целом. Основной целью исследования являлась оценка состояния популяций желетелого макрозоопланктона как пищевого конкурента промысловых планктоноядных рыб в прибрежных и открытых районах Черного моря.

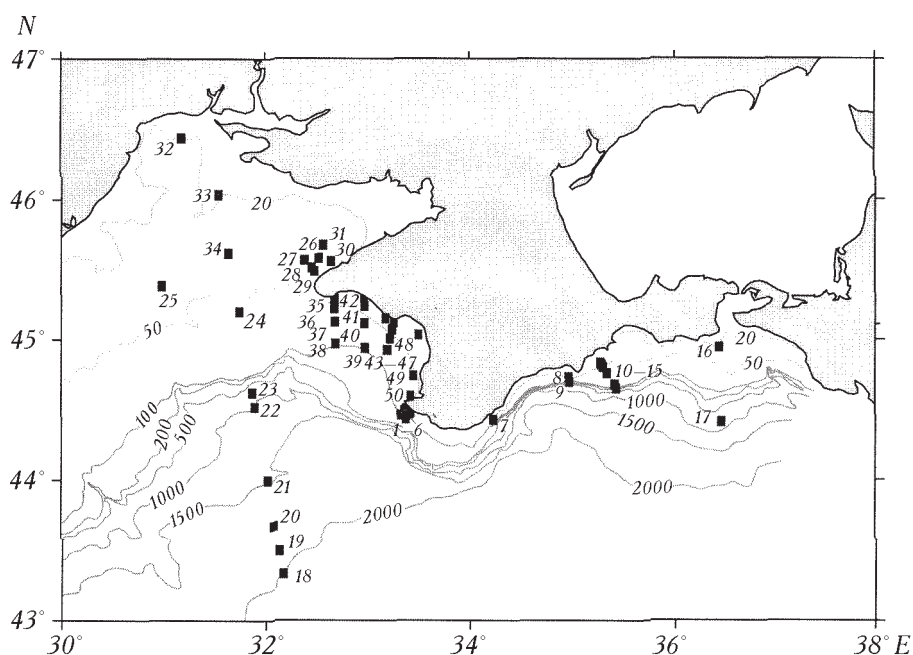
Материал и методика исследований. Работы проводили с 22 по 30 мая 2013 г. в 72-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий» на 25 станциях, охватывающих зону шельфа и материкового склона в прибрежной зоне Крыма (ст. 3, 4, 7, 9, 17), Западную халистатическую зону (замкнутый круговорот) (ст. 18) и северо-западную часть Черного моря (ст. 21, 26, 27, 29, 31—45) с координатами 43°20'—46°02' с. ш. и 31°32'—36°15' в. д. (рис. 1).

Сбор макропланктона на станциях 3—18 проводили сетью Богорова — Расса (диаметр входного отверстия 80 см, ячей 300 мкм) вертикальными ловами от дна до поверхности на мелководных станциях, либо от плотностного горизонта $\sigma_t = 16,2$ до поверхности — на глубоководных. По техническим причинам в дальнейшем (ст. 21—44) макрозоопланктон отбирали сетью Джели (диаметр входного отверстия 27 см, ячей 112 мкм).

Пробы обрабатывали немедленно после их отбора. Диаметр купола медуз (расстояние между статоцистами) и орально-аборальную длину гребневиков измеряли с точностью до 1 мм в момент максимального расслабления особей на градуированной стеклянной пластине. Массу тела находили, используя ранее установленные линейно-весовые соотношения (табл. 1). Наличие в пробах мелких желетелых организмов контролировали под микроскопом при увеличении 8×2.

Для изучения спектра питания и рациона желетелых хищников в море всех выловленных особей аурелии и мнемипсиса просматривали под микроскопом сразу после вылова. Состав пищи, находящейся в гастральной полости, определяли по возможности до вида и стадии развития. Суточный рацион особей (F , мг/ос·сут) рассчитывали по формуле

$$F = Vz \cdot DT^{-1} \cdot 24,$$



1. Карта станций 72-го рейса НИС «Профессор Водяницкий» в мае 2013 г.

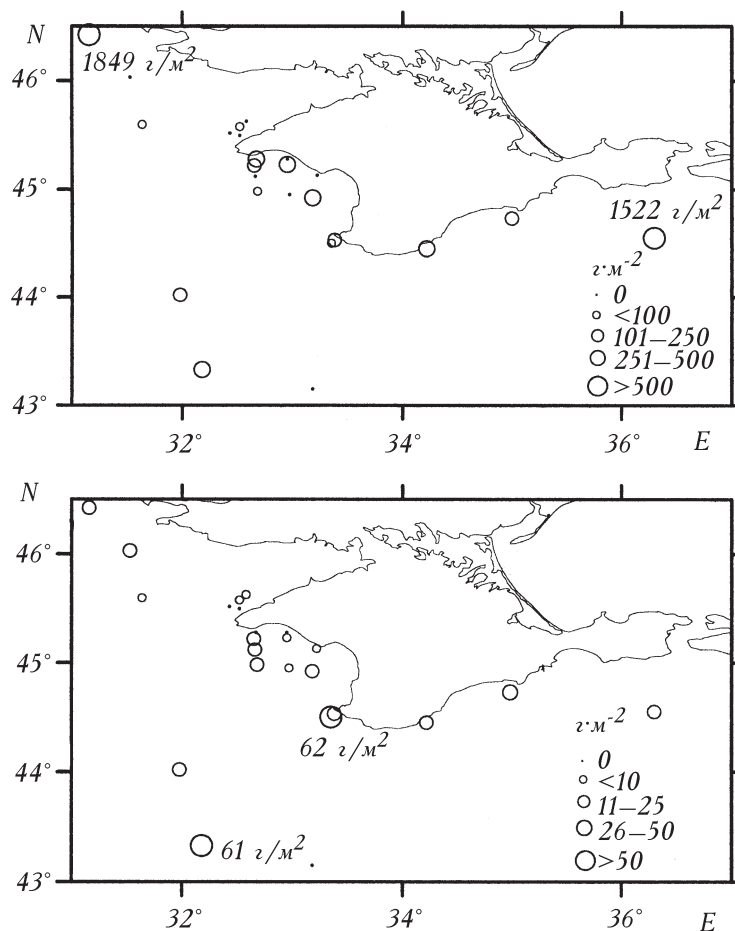
1. Связь между сырой массой (WW , мг) и размером тела (D — диаметр, L — орально-аборальная длина, мм) у трех видов желетелого макропланктона Черного моря

Виды	Уравнения	Размерный диапазон, мм	r	Литературные источники
<i>Aurelia aurita</i>	$WW = 0,053 \cdot D^{2,98}$	2—247	0,99	[5]
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	$WW = 1,31 \cdot L^{2,49}$	11—70	0,99	[6]
<i>Pleurobrachia pileus</i>	$WW = 0,682 \cdot L^{2,52}$	3—25	×	[7]

П р и м е ч а н и е. r — коэффициент детерминации, «×» — нет данных.

где Bz — биомасса зоопланктона в гастральной полости хищника (мг); DT — время переваривания зоопланктона (ч). В расчетах было учтено, что $Bz = f(WW)$, а $DT = f(WW, t, Bz)$, где WW — масса тела животного (г), t — температура воды. Эмпирические коэффициенты для данной функциональной зависимости у медуз были приведены Б. Е. Аннинским [2]. Определенное этим способом время переваривания медузой рачкового зоопланктона при температуре наблюдений 18—20°C составляло в среднем ~3,4 ч.

Для перехода от размерных характеристик мезозоопланктона к единицам биомассы использовали известные для черноморских видов размерно-весовые соотношения [4].

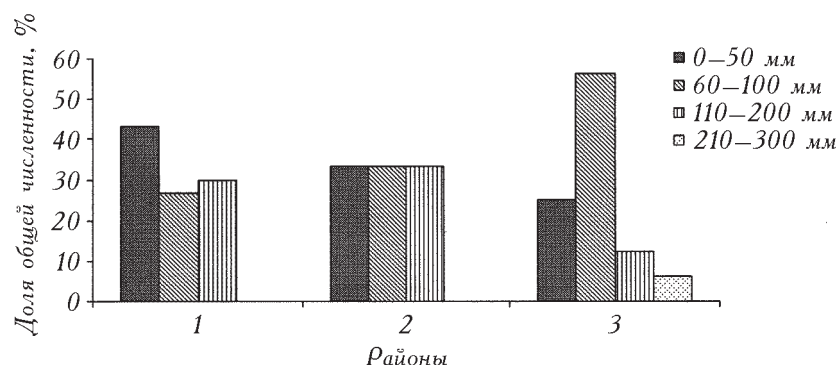


2. Распределение *A. aurita* (а) и *P. pileus* (б) в мае 2013 г. в разных районах Черного моря.

Результаты исследований

Численность, биомасса, структура популяции и распределение желтого макропланктона. В период исследования макрозоопланктон был представлен двумя видами: медуза *A. aurita* и гребневик *P. pileus*. Гребневик-вселенец *M. leidy* был обнаружен лишь на двух станциях (ст. 9 и 32), с численностью соответственно 2 и 25 экз/м² и биомассой 126,3 и 141 г/м². Медузы присутствовали на 16 станциях (64%), численность их изменялась от 5 до 30 экз/м² и биомасса — от 15 до 1850 г/м³. Распределение медуз характеризуется сильно выраженной неоднородностью, с более высокими величинами численности и биомассы в прибрежных районах Крыма (рис. 2).

Структура популяции медуз на Крымском шельфе и в халистатической зоне была практически одинаковой, везде в равной степени присутствовали



3. Структура популяции медузы *A. aurita* в прибрежных районах Крыма (1), в западной халистатической области (2) и на северо-западном шельфе Черного моря (3) в мае 2013 г.

медузы трех размерных групп — от < 50 до 200 мм, по-видимому, новой зимне-весенней генерации (рис. 3).

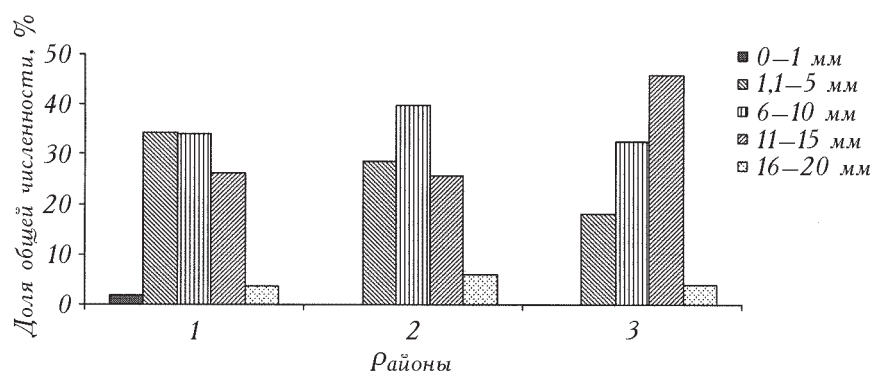
Более разнородной по размерам была популяция на северо-западном шельфе, основу которой (до 60%) составляли особи средней размерной группы 50—100 мм; кроме того, здесь отмечены и самые крупные медузы длиной более 200 мм. По-видимому, различия в обеспеченности пищей обусловили различия в скорости роста медуз в разных районах.

Холодноводный гребневик *P. pileus* присутствовал почти повсеместно (на 20 станциях из 25), с численностью от 5 до 230 экз/м² и биомассой от < 1 до 62,4 г/м². Самые высокие величины были обнаружены на станции западной халистатической области. Промежуточными, достаточно ровными значениями, характеризовались станции прибрежной зоны Крыма (12—60 г/м²). В отличие от них, в северо-западной части Черного моря *P. pileus* был распространен крайне неравномерно: численность его изменялась от 5 до 95 экз/м² и биомасса — от 0,9 до 22,8 г/м².

Размерная структура популяции *P. pileus* в прибрежных районах Крыма и западной халистатической области была сходной: преобладающей размерной группой были гребневики диаметром до 10 мм, в то время как в северо-западном районе в значительном количестве были представлены более крупные животные (11—15 мм) (рис. 4).

Пищевой спектр и интенсивность потребления пищи медузами. Для изучения качественного и количественного состава пищи был отобран 21 экз. медуз, из них у 76% пища содержалась в гастральной полости. Около 20% животных имели в гастральной полости от 20 до 50 жертв, у 30% — была одна жертва. Количество жертв у разноразмерных медуз (длиной от 13 до 200 мм) изменялось от 1 до 53 экз.

Среди организмов, обнаруженных в гастральной полости медуз, как в прибрежной зоне Крыма, так и в северо-западной части Черного моря пре-



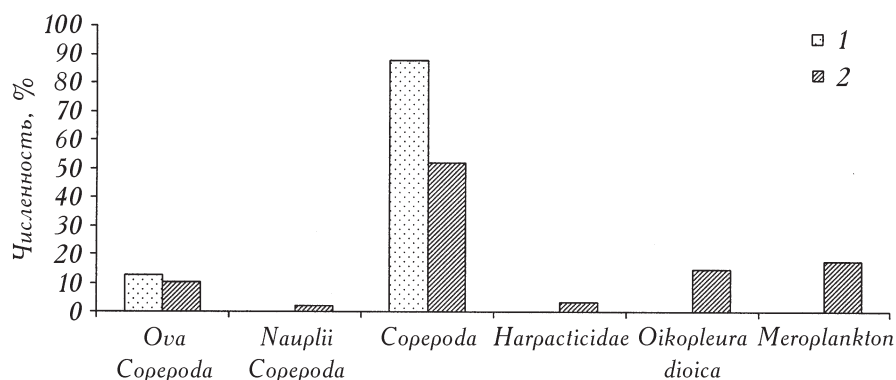
4. Размерная структура популяции гребневика *P. pileus* в прибрежных районах Крыма (1), в западной халистатической области (2) и на северо-западном шельфе Черного моря (3) в мае 2013 г.

обладали копеподы. Следует отметить, что у организмов из прибрежной зоны в гастральной полости наблюдались только копеподы, из них около 87% составляли копеподиты и взрослые животные, остальная часть приходилась на яйца и науплиусы. В северо-западной части Черного моря состав пищи аурелии был более разнообразным. Наряду с копеподами, составлявшими до 50% пищевого комка, немаловажное значение имели меропланктонные организмы (велигеры двустворчатых и брюхоногих моллюсков, личинки Polychaetae) и аппендикулярия *Oikopleura dioica*, доля каждого из которых составляла около 15% (рис. 5).

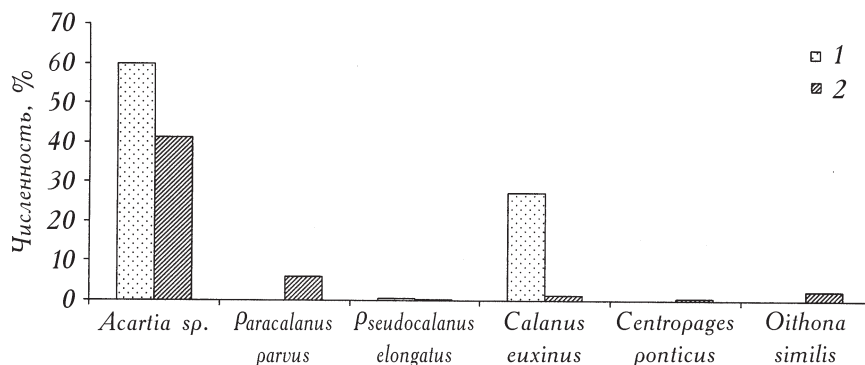
Преобладающим видом среди копепод, независимо от района исследования, были представители р. *Acartia* (*A. clausi* и *A. tonsa*) — до 60%. Следующими по обилию в гастральной полости медуз из прибрежных районов Крыма был *Calanus euxinus* (27%), а из северо-западной части Черного моря — *Paracalanus parvus* (6%) (рис. 6).

Анализ интенсивности питания (суточные рационы), проведенный по отдельным размерным группам медуз, показал очень высокую вариабельность даже в пределах одной размерной группы, независимо от района. Максимальное количество пищи медузы получали при потреблении крупных калянусов (суточный рацион был близок к 2000% содержания углерода в теле медуз размером 13 мм). Средние величины рационов трех размерных групп (< 20 мм, 35—50 и 75—120 мм) составляли соответственно $0,9 \pm 1,1$, $0,1 \pm 0,1$ и $0,1 \pm 0,1$ мг/экз·сут, или 1018 ± 1292 , $2,8 \pm 3,7$ и $0,4 \pm 0,6\%$ С тела (табл. 2).

Хотя столь высокие величины рациона у мелких медуз можно рассматривать как случайные (выборка была очень немногочисленной), тем не менее, прослеживается тенденция к снижению удельного рациона по мере роста животных. Следует отметить, что фактическое потребление аурелией зоопланктона было значительно ниже, чем этого следовало ожидать, исходя из метаболических потребностей этого вида. Только для компенсации обмена в данных температурных условиях медузам необходимо получать пищу, эквивалентную ~4% энергетических запасов, аккумулированных в теле [5]. В действительности популяция *A. aurita* потребляла зоопланктон в количест-



5. Соотношение отдельных групп пищевых организмов в гастральной полости *A. aurita*, %. Здесь и на рис. 6: 1 — прибрежные районы Крыма; 2 — северо-западная часть Черного моря.



6. Соотношение отдельных видов копепод в гастральной полости *A. aurita*, %.

ве, вдвое ниже минимальных энергетических потребностей. Возможно, другие — альтернативные — пищевые источники обеспечивали существование популяции медуз в это время. Кроме того, даже единичные захваченные медузой во время питания каланусы могли бы значительно повысить величину ее рациона, что привело бы к удовлетворению ее пищевых потребностей.

На основе оцененных рационов было рассчитано потенциальное выедание мезозoopланктона популяцией медуз в разных районах. В прибрежных районах Крыма скорость выедания составляла в среднем $47,0 \pm 62,3$ (2,17—150,4), в северо-западной части — $35,8 \pm 78,2$ (0,26—228,5) мг/м²·сут. Самая низкая скорость потребления была выявлена на станции в халистатической области (14 мг/м²·сут).

Обсуждение результатов исследований

Многолетний мониторинг (2003—2010 гг.) развития популяции *A. aurita*, проводящийся на шельфе у г. Севастополя, позволил выявить сезонную ди-

2. Суточные рационы медузы *A. aurita* в прибрежных и открытых районах Черного моря

D_{cp}	WW	C	R_{WW}	$\frac{R_{WW}}{WW}$	R_C	$\frac{R}{C}$	n
13,0	0,13 ± 0,02	0,10 ± 0,02	11,4 ± 14,1	10,2 ± 12,9	0,9 ± 1,1	1018,1 ± 1292,9	2
46,0 ± 11,4	5,5 ± 4,1	4,4 ± 3,3	1,5 ± 1,3	0,04 ± 0,05	0,1 ± 0,1	2,8 ± 3,7	7
56,1 ± 30,5	44,7 ± 24,4	39,1 ± 24,0	4,0 ± 6,4	0,01 ± 0,02	0,30 ± 0,5	0,4 ± 0,6	7

П р и м е ч а н и е. D — диаметр, мм; WW — сырая масса, г; C — содержание углерода в теле, мг/экз., R_{WW} — суточный рацион, мг сырой массы/экз.·сут, R_C — суточный рацион, мг С/экз.·сут.

намику и оценить хищнический пресс медуз на зоопланктонное сообщество [2]. Максимальной биомассы медузы достигают в первой половине года (май — июнь). В 2003—2008 гг. она составляла 200—300 г/м², в 2009—2010 гг. — достигла 1000 и 1800 г/м² [1]. Большая часть популяции в это время представлена медузами максимального размера (150—230 мм). Доля питающихся особей в популяции также максимальна в поздневесенний — раннелетний период.

Исходя из этого, величины численности и биомассы медуз в мае 2013 г. в исследованных районах можно рассматривать как близкие к максимальным для года. При всей мозаичности пространственного распределения, нужно отметить, что в прибрежных районах Крыма биомасса была несколько выше (457,7 ± 604,1 г/м²), чем в халистатической области (350 г/м²) и северо-западной части Черного моря (372,2 ± 539,0 г/м²). Во всех исследованных районах основу популяции составляли медузы до 100 мм, доля животных > 200 мм была около 30% в прибрежных районах Крыма и лишь около 15% — на северо-западном шельфе. Таким образом, величины биомассы популяции медуз в раннелетний период 2013 г. близки к таковым на шельфе у г. Севастополя в 2003—2008 гг. и значительно ниже величин 2009—2010 гг.

Практически отсутствие гребневика-вселенца *M. leidy* в это время легко объяснимо: как правило, его появление в значительных количествах на шельфе отмечается в конце июня, а массовое развитие наблюдается в июле — начале августа, при температуре воды выше 22°C. В период наблюдений средняя температура на поверхности моря во всех районах была ниже (18—20°C). Экологические различия желетельных, обитающих в Черном море, — гребневиков и медуз — обуславливают различия в распределении во времени и пространстве. Гребневики — теплолюбивые эвритермные животные, занимающие преимущественно эпипелагический слой 0—30 м с высокой температурой, медузы более холодолюбивы (оптимальная температура не выше 20°C) и приурочены к слоям ниже температурного скачка. Поэтому пищевой пресс на зоопланктонное сообщество этих двух хищных желетельных разнесен во времени: если основной пресс мнемнописиса наблюдается в летние месяцы, в период нереста теплолюбивой хамсы, то максимальный

пресс медуз можно ожидать в поздневесенний — раннелетний период. По нашим оценкам, в прибрежных районах Крыма популяция *A. aurita* потребляла $47,0 \pm 62,3$, а в северо-западной части — $35,8 \pm 78,2$ мг зоопланктона/м²·сут. Самая низкая скорость потребления была выявлена на станции в халистатической области (14 мг/м²·сут). Отсутствие данных по зоопланктону не позволяет рассчитать относительную долю выедаемой медузами продукции зоопланктона. Однако, используя среднюю многолетнюю величину продукции мезозоопланктона на шельфе у г. Севастополя, равную 260 мг/м²·сут [2], мы получаем, что популяция медуз потенциально может выесть от 5% в халистатической области до 18% суточной продукции зоопланктона в шельфовых районах Крыма. Понимая относительность таких расчетов, мы все-таки считаем, что эти величины достаточно реальны, и использование величин продукции и биомассы зоопланктона, полученных в период исследования, принципиально не изменит нашего вывода о том, что низкая скорость выедания зоопланктона популяцией медуз не лимитирует в настоящее время пищевую базу рыб, в частности шпрота, в разных районах Черного моря. К такому же выводу приходят и другие исследователи [2, 3], оценив выедание медузой мезозоопланктона на шельфе у г. Севастополя в мае — июне 2003—2008 гг. равным 20—90% продукции мезозоопланктона. По их же расчетам, в осенний период 2005 г. популяция медуз могла потреблять от 6 до 21% продукции зоопланктона в разных районах Черного моря, что намного ниже, чем в период до экспансии мнемипсиса: в сентябре — октябре 1978 г. в центральных районах моря — около 40%, а в мае 1984 г. — 50—70% продукции зоопланктона. Таким образом, пищевой пресс популяции медуз на мезозоопланктон значительно снизился в годы после вселения мнемипсиса.

Заключение

В период исследования макрозоопланктон в Черном море был представлен двумя видами желетелых — медузой *A. aurita* и гребневиком *P. pileus*. При всей мозаичности пространственного распределения нужно отметить, что в прибрежных районах Крыма биомасса *A. aurita* была несколько выше ($457,7 \pm 604,1$ г/м²), чем в халистатической области (350 г/м²) и северо-западной части Черного моря ($372,2 \pm 539,0$ г/м²). Во всех исследованных районах основу популяции составляли медузы до 100 мм, доля животных > 200 мм была около 30% в прибрежных районах Крыма и лишь около 15% — на северо-западном шельфе. Холодноводный гребневик *P. pileus* присутствовал почти повсеместно (на 20 станциях из 26), с численностью от 5 до 230 экз/м² и биомассой < 1 до $62,4$ г/м². Самые высокие значения были зарегистрированы на станции западной халистатической области.

Суточный рацион взрослых медуз на мезозоопланктоне был очень низким (1—3% С тела) и не мог удовлетворить их минимальные пищевые потребности. Следовательно, для роста и размножения животных требуются альтернативные источники пищи.

В результате проведенных исследований установлено, что пищевой пресс популяции медуз значительно снизился в годы после вселения мнемипсиса. Низкая

скорость потребления зоопланктона в весенний период 2013 г. не лимитировала пищевую базу рыб в разных районах Черного моря.

**

Наведено дані щодо чисельності, біомаси і структури популяції желетілих (медузи *Aurelia aurita* і гребневика *Pleurobrachia pileus*) в різних районах Чорного моря у весняний період 2013 р. Біомаса *A. aurita*, домінуючого на цей час виду желетілих, змінювалась від 15 до 1850 г/м³, з максимальними значеннями у прибережних районах Криму. Основу популяції медуз в усіх районах складали дорослі особини розміром більше 50 мм. Основною поживою *A. aurita* були копеподи (*Acartia* sp.). Добовий раціон медуз становив 1,5–4,0 мг С/добу, або 1–2,5% С тіла, і був значно нижчим за харчові потреби тварин за даних температурних умов.

**

Data on numbers, biomass and size structure of jellyfish (*Aurelia aurita*) and comb jelly (*Pleurobrachia pileus*) populations in different regions of the Black Sea in 2013 are given. Biomass of dominating *A. aurita* varied from 15 to 1859 g/m³, maximal values were noted in coastal waters along Crimea. The main part of its population consisted of adults of diameter above 50 mm. Copepoda (*Acartia* sp.) were the main food objects for *A. aurita*. Daily ration values amounted to 1,5–4,0 mg C/day, or 1,0–2,5% of C of a body. These values were lower than food requirements character for this species at temperature of investigation.

**

1. Аболмасова Г.И., Финенко Г.А., Романова З.А. и др. Состояние желетелого макрозоопланктона в шельфовой зоне крымского побережья Черного моря в 2009 — 2010 гг. // Мор. экол. журн. — 2012. — Т. 11, № 3. — С. 17—24.
2. Аннинский Б.Е., Аболмасова Г.И., Дацьк Н.А. Влияние желетелых хищников на кормовую базу мелких пелагических рыб. 9.2.2. Выедание мезозоопланктона медузой *Aurelia aurita* L. в Черном море // Промысловые ресурсы Черного и Азовского морей. — Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, — 2011. — С. 276—282.
3. Аннинский Б. Е., Дацьк Н. А. Биомасса и хищничество медузы *Aurelia aurita* L. в Черном море в октябре 2010 г. // Мор. экол. журн. — 2013. — Т. 12, № 1. — С. 27—33.
4. Петина Т.С. О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря // Тр. Севастоп. биол. ст. — 1957. — Т. 9. — С. 39—57.
5. Anninsky B.E. Organic composition and ecological energetics of the jellyfish *Aurelia aurita* L. (Cnidaria, Scyphozoa) under Black sea conditions // Trophic relationships and food supply of heterotrophic animals in the pelagic ecosystem of the Black Sea / Ed. by G.E. Shulman, B. Ozturk, A. Kideys, G. Finenko, L. Bat. Commission on the protection of the Black Sea against pollution. — Istanbul, Turkey. — 2009. — P. 99—161.
6. Finenko G.A., Romanova Z.A., Abolmasova G.I. et al. Population dynamics, ingestion, growth and reproduction rates of the invader *Beroe ovata* and its impact on plankton community in Sevastopol Bay, the Black Sea // J. Plankton Res. — 2003. — Vol. 25, Iss. 5. — P. 539—549.

7. *Mills C.E.* Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions? // *Hydrobiologia*. — 2001. — Vol. 451, Iss. 1. — P. 55—68.
8. *Mutlu E., Bingel F.* Distribution and abundance of ctenophores and their zooplankton food in the Black Sea. I. *Pleurobrachia pileus* // *Mar. Biol.* — 1999. — Vol. 135, Iss. 4. — P. 589—601.
9. *Purcell J.E., Uye S.-I., Lo W.-T.* Anthropogenic causes of jellyfish blooms and direct consequences for humans: a review // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* — 2007. — Vol. 350. — P. 153—174.

Институт биологии южных морей, Севастополь

Поступила 05.05.15