

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ISSN 0203-4646

ЭКОЛОГИЯ МОРЕЯ

1871



29
—
1988

1. Заика В. Н. Рост гребневиков и медуз // Зоол. журн. — 1972. — 51, вып. 2. — С. 179—188.
2. Ивлева И. В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. — Киев: Наук. думка, 1981. — 232 с.
3. Миронов Г. Н. Питание планктонных хищников: Пищевая потребность и суточные рационы *Aurelia aurita* L. // Биология и распределение планктона южных морей. — М.: Наука, 1967. — С. 124—137.
4. Петипа Т. С. О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря // Тр. Севастоп. биол. станции, 1957. — 9. — С. 40—57.
5. Сорокин Ю. И. Черное море. — М.: Наука, 1982. — 216 с.
6. Холодов В. И. Трансформация органического вещества морскими ежами (*Regularia*). — Киев: Наук. думка, 1981. — 156 с.
7. Bishop J. W. Feeding rates of the ctenophore, *Mnemiopsis leydyi* // Chesapeake Sci. — 1967. — 8, N 4. — P. 259—264.
8. Clifford H. C., Cargo D. G. Feeding rates of the sea Nettle *Chrysaora quinquecirrha*, under laboratory conditions // Estuaries. — 1978. 1, N 1. — P. 58—61.
9. Deason E. E. Grazing of *Acartia hudsonica* (A. clausi) on *Skeletonema costatum* in Narragansett Bay (USA): Influence of Food Concentration and Temperature // Mar. Biol. — 1980. — 60, N 2/3. — P. 101—113.
10. Fraser I. H. Experimental feeding of some medusae and Chaetognatha // J. Fisch. Res. Board. Can. — 1969. — N 6. — P. 1743—1762.
11. Frost B. W. A threshold feeding behavior in *Calanus pacificus* // Limnol. and Oceanogr. — 1975. — 20, N 2. — P. 263—266.
12. Mullin M. M., Stewart E. F., Fuglister F. J. Ingestion by planctonic grazers as a function of concentration of food // Ibid. 1975. — 20, N 2. — P. 259—262.

Ин-т биологии юж. морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР, Севастополь

Получено 30.01.87

B. E. ANNINSKY

THE EFFECT OF FOOD CONCENTRATION ON THE DIET OF *AURELIA AURITA* (L.) AT DIFFERENT TEMPERATURES

Summary

Food concentration, ambient temperature as well as body weights of medusae *A. aurita* (L.) have been experimentally studied for their effect on the quantity of their diet. The rate of zooplankton consumption varies according to the equation $C = pw^{0.889}$. Values of the intensity coefficient p are functionally related to food concentration and temperature. Dependence of the nutrition intensity of medusae on the concentration of copepods can be presented by the Mono sigmoid curves, though regression equations formulated in the logarithmic scale can be acceptable for practical purposes. The temperature effect on *A. aurita* (L.) diet may be estimated by the equation $Q_{10} = -0.322t + 7.3383$, where Q_{10} — a temperature nutrition index, t — average temperature of the interval taken for calculations of Q_{10} .

УДК 593.73:591.13(262.5)

Б. Е. АННИНСКИЙ

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОТРЕБНОСТИ И РЕАЛЬНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ПИТАНИЯ МЕДУЗЫ *AURELIA AURITA* (L.) В УСЛОВИЯХ ЧЕРНОГО МОРЯ

С увеличением биомассы медуз (прежде всего *A. aurita*) в Черном море до 400—450 млн т [7] эколого-физиологические вопросы питания этого вида приобрели особую актуальность. В настоящее время накоплено уже много данных [3, 9] о видовом составе пищи и пищевом спектре *A. aurita*, причем обнаружено, что в отличие от большинства других видов *Scyphozoa* этот вид в меньшей степени склонен к хищничеству и значительную часть его рациона могут образовывать частицы растительного происхождения (клетки водорослей и бактерий), а также детрит.

По-видимому, разнообразие пищевого спектра — одна из причин особенно высокой экологической пластичности *A. aurita*. Ведь не слу-

чайню, например, для Северного моря наряду с общей тенденцией увеличения численности медуз отмечают частную — все более доминирующее положение именно этого вида среди планктонных хищников [11].

Количественные закономерности питания *A. aurita* могут иметь немаловажное значение для анализа причин и оценки возможных последствий воздействия медуз на планктонные сообщества. Вместе с тем можно назвать только одну работу [9], в которой этот вопрос исследовался экспериментально. По этим ориентировочным сведениям, в аквариальных условиях медуза средних размеров (20—50 мм в диаметре купола) потребила за месяц примерно 4,5 г пищи (мясо *Mytilus*, ракообразные, икра и личинки рыб).

Данных по питанию других видов планктонных кишечноротовых также известно немного [8, 10], а разнообразие методических подходов свидетельствует, что теоретическая основа исследования пищевых потребностей этой своеобразной группы животных разработана еще недостаточно.

Ранее нами [1] в непродолжительных (обычно не более 0,5-часовых) экспериментах было отмечено, что скорость питания *A. aurita* зависит от массы тела, а также связана с концентрацией пищевых частиц и температурными условиями среды. В настоящей работе ускоряющий эффект концентрации пищи исследовали в зависимости от длительности питания, изменяемой в экспериментах от 5 ч до 7 сут. Цель работы — определение оптимального рациона, т. е. такой средней скорости питания *A. aurita*, которая полностью обеспечивает потребности метаболизма и максимальный выход продукции. В последующих расчетах на основании полученных данных, а также известных сведений по концентрации и распределению планктона, дается эколого-физиологическая оценка естественных трофических связей медуз и анализируются возможные причины увеличения их численности в Черном море.

Материалы и методы. Медуз отлавливали в бухтах у Севастополя (10 миль) выборочно зачерпывая кристаллизатором небольших (30—120 мм) внешне более активных и не имеющих видимых повреждений животных. Их осторожно переносили в 20-литровые транспортные емкости со свежей морской водой, которые в течение 1—2 ч доставляли на стационар. Температура последующего содержания медуз примерно соответствовала естественной в районе вылова (7—9 °C), плотность содержания обычно не превышала 1 экз. сырой массой 10—15 г на 3—4 л воды. По-видимому, эти условия *A. aurita* были вполне приемлемы: пульсация зонтика сохранялась ритмичной и полноценной, щупальцы естественно расправленными, как это наблюдается в природе.

Перед началом экспериментов зоопланктон, отловленный конической сетью там же, где и медузы, отстаивался в течение 5—6 ч. Затем его живую фракцию, обычно скопившуюся у освещенной стенки транспортной емкости, сливали сифоном в аквариум объемом 7—40 л и разбавляли свежей морской водой до концентрации 2—6 мг·л⁻¹. В этот же аквариум помещали 1 медузу, начинавшую сразу же активно питаться. В опытах использовали либо смесь зоопланктона (в 6 случаях), представленную естественным комплексом видов мезопланктона, среди которых доминировала *Acartia clausi* Giesbr, либо практически свободную от примесей культуру *Calanus helgolandicus* Claus. (в 3-х случаях). Рацион рассчитывали по изменению концентрации пищи за время эксперимента, т. е. по формуле $C = V(K_0 - K_d)/D$, где C (мг·экз⁻¹·ч) — рацион, V (л) — экспериментальный объем, K_0 и K_d (мг·л⁻¹) — начальная и конечная концентрация пищи, D (ч) — длительность питания. Всего для 9 разноразмерных медуз рассчитано 62 значения скорости питания.

Концентрацию пищи (K) находили как среднегеометрическую по соотношению $\lg K = (\lg K_0 + \lg K_d)/2$.

При оценке количества съеденного зоопланктона учитывали его потери за счет предшествующего анализа. Пробы для определения кон-

Таблица 1. Данные к оценке рациона *A. aurita*

Диаметр, купола, мм	W, г	Темпера- тура, °C	Концентрация, планктона, мг·л ⁻¹	Рацион (±σ),	
				4—6 ч	
117,2	74,0	7,5	3,42—6,25	13,253 (1)*	
96,9	43,0	8,8	1,27—2,01	5,859 (1)	
86,2	30,2	9,6	0,44—2,64	4,392 (1)	
80,4	24,6	8,0	1,99—6,57	—	
70,0	16,4	7,8	0,45—2,18	3,244 (1)	
62,9	12,0	7,4	4,84—6,69	2,221 (1)	
56,7	9,0	8,8	1,22—1,96	1,552 (1)	
52,3	7,0	7,4	4,71—6,86	1,816 (1)	
43,2	4,0	7,8	0,80—2,09	0,657 (1)	

* Здесь и далее в скобках — количество измерений.

центрации зоопланктона обычно отбирали в 4—7 повторностях по 100—350 мл каждая. Видовой состав определяли под микроскопом (4×8). Переход от численности к биомассе осуществляется графически по известным линейно-весовым соотношениям, установленным для массовых представителей черноморского планктона [5].

Результаты и обсуждение. Наиболее очевидным следствием увеличения длительности питания медуз было уменьшение их рациона, особенно заметное за первые сутки (табл. 1). Хотя об уменьшении рациона можно говорить во всех случаях, для каждой из исследуемых особей причины снижения среднесуточной скорости питания в полной мере неясны. Это связано с тем, что концентрация пищи за время опытов не оставалась постоянной, а также снижалась с увеличением длительности питания. Таким образом, сложно решить определенно, в какой мере у *A. aurita* уменьшение среднесуточной скорости питания обусловлено изменениями в количестве доступной пищи и в какой — возможным насыщением, вызванным поступлением пищи более быстрым, чем скорость пищеварения и выделения непереваренных остатков.

В непродолжительных, обычно ограниченных 0,5-часовым интервалом экспериментах [1] было установлено, что воздействие концентрации пищи на скорость питания *A. aurita* может быть сопоставимо по силе влияния с изменением индивидуальной массы тела медуз. Поэтому для устранения вариабильности, вызванной различиями в размерах животных, полученные данные (табл. 1) целесообразно привести к какой-либо одной размерной группе. Это несложно сделать, если принять, что зависимость рациона *A. aurita* от массы тела при длительном питании (4—186 ч) соответствует уже установленной аналогичной зависимости в непродолжительных экспериментах [1], т. е. можно записать:

$$C = pW^{0,89}, \quad (1)$$

где C — рацион; W — масса тела и p — показатель интенсивности питания. Так как значение углового коэффициента, равное 0,89, приблизительно соответствует тождественным показателям, найденным в исследованиях обмена и роста *A. aurita* ($k=0,84$), то такой подход тем более оправдан. Таким образом, если для удобства расчетов взять условный размерный класс медуз массой 1 г (27 мм в диаметре купола), то к этому классу все данные, полученные в условиях длительного питания *A. aurita*, могут быть приведены по формуле

$$p = C/W^{0,89}, \quad (2)$$

где C (мг·экз⁻¹·ч⁻¹) экспериментально полученные величины рациона животных, массой W (г). Расчетные значения « p » получены при равном

мг·экз⁻¹·ч при длительности питания

9—10 ч	19—34 ч	41—58 ч	67—186 ч
8,054 (1)	4,664±0,696 (3)	3,757±0,051 (2)	3,587±0,007 (2)
5,767 (1)	2,956±0,327 (2)	—	—
—	1,469±0,078 (2)	1,443 (1)	1,172±0,018 (2)
—	3,028±0,900 (2)	2,721±0,837 (2)	1,716±0,509 (8)
—	1,403±0,426 (2)	1,012±0,089 (3)	0,810±0,255 (3)
1,838 (1)	0,755±0,097 (3)	0,657±0,115 (2)	—
0,962 (1)	0,552±0,025 (2)	—	—
1,015 (1)	0,744±0,114 (3)	0,635±0,020 (2)	—
0,504 (1)	0,197±0,037 (2)	—	—

наклоне ($k=0,89$) и поэтому сравнимы между собой. Это можно использовать для оценки зависимости рациона (или удельного рациона « p », численно равного скорости питания медузы массой 1 г) от концентрации пищевых частиц. В узком диапазоне концентрации пищи (K) ее связь с удельным рационом может быть передана параболическим уравнением вида

$$p = aK^b, \quad (3)$$

где a и b — коэффициенты.

Значения коэффициента корреляции (r), равные 0,512—0,955, свидетельствуют, что связь между интенсивностью питания (p) *A. aurita* и концентрацией пищевых частиц сохраняется независимо от длительности питания (табл. 2). Пределы изменения коэффициента a составили 0,056—0,126 (л·г⁻¹·ч⁻¹) и коэффициента b — 0,241—1,075.

Показатель b , рассчитанный ранее [1] по данным краткосрочных экспериментов ($b=1,126\pm0,033$), достоверно отличается ($p<0,001$) от аналогичных показателей ($b=0,241\pm0,085$ — $0,456\pm0,165$), найденных в условиях длительного (4—186-часового) питания *A. aurita*. Вместе с тем не обнаружено различий ($p>0,05$) между значениями b , полученными при длительности питания медуз, превышающей 4 ч. Это означает, что ответная реакция медуз на количество пищи в среде при длительном питании качественно отличается от первоначальной реакции.

Если особенностью первоначальной реакции *A. aurita* является ускорение скорости питания ($b>1$) в ответ на увеличение концентрации пищи, то последующее увеличение скорости питания носит замедленный характер ($b<1$).

Очевидно, что в естественных условиях обитания медуз, где агрегированное распределение пищевых частиц является обычным явлением [6], значение могут иметь оба этих гомеостатических механизма. В первом случае — при контакте с агрегацией взвеси, во втором — при длительном питании в области пищевого изобилия. Причем само существование двух различных реакций на концентрацию пищи означает, что напряженность в удовлетворении физиологических потребностей *A. aurita* является нормой естественного существования этого вида.

Средневзвешенное значение углового коэффициента b по результатам длительного питания равно $0,35\pm0,06$. Следовательно, для сопоставления полученных регрессий их трансформация относительно средней концентрации пищи ($2,22$ — $3,46$ мг·л⁻¹) в каждой из экспериментальных серий по длительности и $b=0,35$ статистически наиболее оправдана. Преобразованные значения показателя интенсивности (α^x) приведены в табл. 2.

Можно заключить, что в зависимости от длительности питания его интенсивность (при $p^x=\alpha^x$) у *A. aurita* изменяется сложным образом

Таблица 2. Параметры параболических уравнений ($p=aK^b$), связывающих удельный рацион (p , мг·г⁻¹·ч⁻¹) и концентрацию пищи (K , мг·л⁻¹) *A. aurita* в условиях различной длительности питания (D , ч)

$D, \text{ ч}$	n	$p=aK^b$		r	$K, \text{ мг·л}^{-1}$	$a^x \pm m \text{ мг·г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$
		$a \pm m \text{ мг·г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	$b \pm m$		min—max	
0,5	61	$0,088 \pm 0,004$	$1,126 \pm 0,033$	0,976	0,214—13,647	$0,122 \pm 0,006$
4—6	8	$0,126 \pm 0,031$	$0,456 \pm 0,165$	0,749	1,959—6,875	$0,143 \pm 0,033$
9—10	6	$0,128 \pm 0,016$	$0,241 \pm 0,085$	0,816	1,563—6,752	$0,113 \pm 0,022$
19—34	21	$0,062 \pm 0,009$	$0,364 \pm 0,105$	0,623	0,803—6,571	$0,063 \pm 0,009$
41—58	12	$0,060 \pm 0,017$	$0,354 \pm 0,271$	0,512	1,546—5,877	$0,060 \pm 0,017$
67—186	15	$0,056 \pm 0,006$	$0,384 \pm 0,081$	0,796	0,438—4,984	$0,057 \pm 0,007$

x — при $b=0,35$, $m=\sigma_f \sqrt{V_n}$.

(рис. 1). Первоначально, в течение примерно 10 ч, интенсивность питания поддерживается на постоянном уровне (при $a^x=0,143—0,113 \text{ л} \times \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, т. е. различия a^x недостоверны ($p>0,05$). Затем в первые сутки интенсивность питания резко снижается при уменьшении a^x от $0,113 \pm 0,022 \text{ л} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ до $a^x=0,063 \pm 0,009 \text{ л} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ (различия достоверны, $p<0,05$), и стабилизируется на более низком уровне (при $a^x=0,063—0,057 \text{ л} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, различия недостоверны, $p>0,05$), несмотря на увеличение длительности питания до 67—186 ч.

Объединив данные, найденные при длительности питания, превышающей 24 ч, получим, что его интенсивность у *A. aurita* связана с концентрацией пищи следующей зависимостью:

$$p^x = (0,0598 \pm 0,0050) K^{0,35 \pm 0,06} \quad (r=0,631). \quad (4)$$

Уравнение 4, на наш взгляд, имеет очевидное ограничение, поскольку нереально, что при сколь угодно длительном питании в условиях избытка пищи между ее концентрацией и размерами рациона сохранится положительная связь ($b=0,35 \pm 0,06$). (Это означало бы, что при избытке пищи существуют различные режимы оптимального питания). Дальнейшая задача заключается в определении такой концентрации пищи, при которой интенсивность питания *A. aurita* в длительных экспериментах соответствует максимально возможному уровню интенсивности питания в данных условиях, т. е. $P^x = p^x_{\max}$.

Об изменении максимальной интенсивности питания *A. aurita* в зависимости от концентрации пищи можно судить по данным краткосрочных экспериментов. Эта связь при температуре 7,8°C описывается уравнением Моно:

$$p^x_{\max} = 40 / \left(1 + \frac{458}{K^{1,138}} \right) \quad (r=0,975), \quad (5)$$

где $p^x_{\max}$ (мг·г⁻¹·ч⁻¹) — интенсивность питания медузы массой 1 г.

При сопоставлении зависимостей 4; 5 получим, что $p^x = p^x_{\max} = 0,0503 \pm 0,0030 \text{ мг·г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ при концентрации пищи $0,610 \text{ мг·л}^{-1}$ (рис. 2). На наш взгляд, эта интенсивность питания характеризует оптимальный рацион ($C=0,0503 \pm 0,0030 \text{ мг·экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) медузы массой 1 г, так как очевидно следующее. Во-первых, при концентрации пищи менее $0,610 \text{ мг·л}^{-1}$ скорость питания может быть уже недостаточной для удовлетворения всех потребностей метаболизма или по крайней мере — в той же степени высокого выхода продукции. Во-вторых, при концентрации пищи более $0,610 \text{ мг·л}^{-1}$ фактически скорость питания всегда меньше потенциально возможной (т. е. $p^x < p^x_{\max}$), а значит, энергетические потребности *A. aurita* ниже, чем доступная энергия. И только концентрация пищи, равная $0,610 \text{ мг·л}^{-1}$ соответствует предельному случаю,

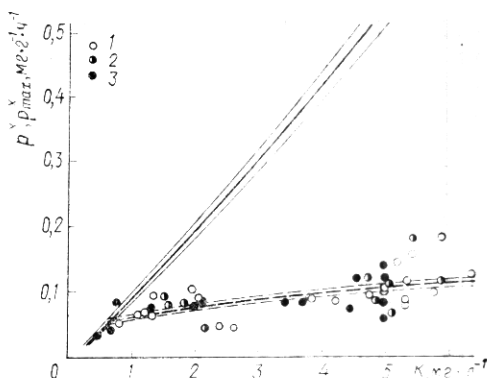
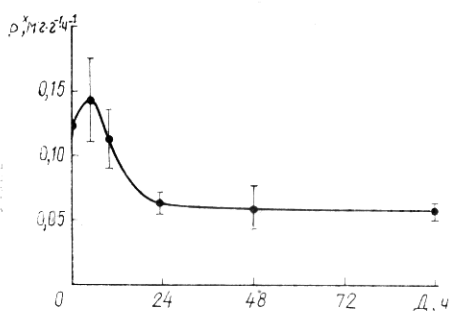


Рис. 1. Интенсивность потребления зоопланктона (p^x , $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) медузами *A. aurita* в зависимости от длительности питания (D , ч) при концентрации пищи, равной $1 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ и температуре $7,8^\circ\text{C}$. Вертикальные линии соответствуют ошибке средних значений.

Рис. 2. Зависимость интенсивности (p^x , $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) — пунктир, ($\pm m$) и максимальной интенсивности (p^x_{max} , $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) — сплошная линия, ($\pm m$) питания *A. aurita* от концентрации пищи (K , $\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$). Точка пересечения имеет координаты:

$K=0,610 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$; $p^x=p^x_{\text{max}}=0,0503 \pm 0,0030 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. Обозначения соответствуют различной длительности питания (r): 1 — в среднем 24, 2 — 48, 3 — 96

когда питание с максимальной скоростью уравнивается полным использованием энергии, о чем можно судить по равенству p^x и p^x_{max} .

Возможное питание медуз со скоростью, превышающей оптимальную (при $K > 0,610 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$), по-видимому, означает, что гомеостатические механизмы, регулирующие потребление пищи, развиты у *A. aurita* недостаточно. Последующая регуляция поступления энергии в организм, вероятно, происходит при пищеварении. Это подтверждается имеющимися данными по ассимиляции пищи некоторыми гребневиками [12], животными, физиологически очень близкими к медузам. У двух видов гребневиков (*Pleurobrachia bachei* (A. Agassiz) и *Mnemiopsis mecradyi* (A. Agassiz) питание в условиях концентраций пищи, значительно превышающих естественные, сопровождалось снижением усвояемости пищи вплоть до нулевых и даже в отдельных случаях до отрицательных значений.

Таким образом, для оптимального физиологического рациона *A. aurita* при температуре $7,8^\circ\text{C}$ можно записать

$$C = (0,0503 \pm 0,0030) W^{0,889}, \quad (6)$$

или в единицах энергии, принимая калорийность сырого вещества копепод, равную $0,7 \text{ кал} \cdot \text{мг}^{-1}$:

$$C = (0,0352 \pm 0,0021) W^{0,889}. \quad (7)$$

Так как оптимальная скорость питания *A. aurita* равна максимальной при концентрации пищи, равной $0,610 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$, то для оценки возможного влияния температуры на рацион медуз этого вида правомерно использовать ранее полученную в краткосрочных экспериментах [1] температурную зависимость, по которой

$$Q_{10} = -0,3217 t + 7,3383, \quad (8)$$

что также можно записать в виде

$$C_2 = C_1 (7,3383 - 0,3217 t)^{0,1(t_2 - t_1)}, \quad (9)$$

где Q_{10} — температурный коэффициент Вант Гоффа; C_2 — скорость питания при более высокой t_2 и C_1 — при более низкой t_1 температурах; $t = (t_2 + t_1)/2$.

По уравнениям (7), (8), (9) нетрудно убедиться, что наиболее вы-

сокий рацион (C , кал·экз.⁻¹·ч⁻¹) (при $Q_{10}=1$) у *A. aurita* наблюдается при температуре 19,7°C и определяется по уравнению

$$C = (0,1130 \pm 0,0125) W^{0,889}. \quad (10)$$

В Черном море биомасса зоопланктона обычно изменяется в течение года от 0,1 мг·л⁻¹ — зимой, до 0,4 мг·л⁻¹ — летом [6]. При таких концентрациях пищи суточный рацион медузы со средней массой тела 25 г (приблизительно 80 мм в диаметре купола), согласно уравнениям (5), (9), составит 2,67 мг·экз.⁻¹·сут⁻¹ зимой при температуре 7,8°C и 46,12 мг·экз.⁻¹·сут⁻¹ — летом при температуре 19,7°C. Вместе с тем оптимальные физиологические потребности *A. aurita*, согласно уравнениям (7), (10) будут равны 21,11 мг·экз.⁻¹·сут⁻¹ и 67,75 мг·экз.⁻¹·сут⁻¹ соответственно. Таким образом, если исходить в расчетах из средних концентраций зоопланктона в Черном море, то пищевые потребности *A. aurita* более высоки, чем реальные возможности их удовлетворения. Причем разница между оптимальным рационом ($C_{\text{опт}}$) и реально возможным (C_p) больше зимой ($C_p/C_{\text{опт}}/100\% = 13\%$), чем летом ($C_p/C_{\text{опт}}/100\% = 68\%$).

Возможно, однако, что медузы способны выгодным для себя образом ориентироваться относительно более плотных скоплений планктона и, вполне вероятно, что именно этим объясняются хорошо известные миграции, а также отдельные случаи агрегированного распределения *A. aurita* [4, 7]. Так, слои аккумуляции мезозоопланктона могут быть встречены в области термоклина, где биомасса копепода иногда достигает 2,5 г·м⁻³ [6]. Возможны и другие, еще более обширные скопления, связанные, например, с сезонной цикличностью. В частности, у берегов Румынии зарегистрированы случаи, когда в период массовых «цветений» перидиней биомасса зоопланктона достигала 9 г·м⁻³ [6].

Хотя в этих условиях *A. aurita*, очевидно, не испытывает недостатка в пище, такие скопления обычно носят локальный характер и в большинстве случаев оптимальные потребности медуз в пище удовлетворяются, по-видимому, на грани физиологических возможностей питания этого вида. Таким образом, удовлетворение пищевых потребностей медуз происходит не свободно, т. е. в условиях пищевого изобилия, а в значительной степени напряженно, когда пищи лишь едва достаточно.

При существующей напряженности в удовлетворении пищевых потребностей медуз закономерности, определяющие динамику количества зоопланктона, лежат также в основе динамики запасов *A. aurita* в Черном море. В этой связи следует отметить, что первоначальная оценка запасов *A. aurita* в Черном море (670 тыс. т) [4], по-видимому, значительно занижена. Если исключить из расчетов Г. Н. Миронова все глазомерные оценки и найти просто средневзвешенную биомассу медуз по имеющимся количественным данным, то получим запасы, равные 40 млн т. Далее, если принять, что траловые ловы медуз эффективны в той же мере, как и сетные (недооценивающие биомассу *A. aurita* примерно в 3 раза [7]), то запасы этого вида в Черном море в период 1949—1967 гг. следует считать равными примерно 120 млн т. Настоящие оценки запасов медуз равны 400—450 млн т [7]. Таким образом, можно говорить об увеличении количества медуз не на 2—3 порядка, как отмечалось ранее [2], а только в 2—3 раза. А значит, биомасса медуз за последние годы увеличилась примерно так же, как и биомасса их основной пищи — мезозоопланктона [6].

Следует также учесть, что еще одним импульсом, способствующим увеличению запасов медуз, могло быть уменьшение запасов планктоноядных рыб вследствие активного промышленного вылова. Это освободило дополнительные пищевые ресурсы для медуз, стимулирующие их рост, а также, по-видимому, большой выход генеративной продукции.

Выводы. 1. Оптимальный физиологический рацион *A. aurita* при температуре 7,8°C составляет $0,0352 \pm 0,0021$ кал·экз.⁻¹·ч⁻¹ для медузы

массой 1 г, а для других размерных групп изменяется пропорционально сырой массе тела в степени 0,89.

2. Воздействие температуры на скорость питания медуз может быть оценено по соотношению $Q_{10} = -0,3217t + 7,3383$, причем максимальные величины оптимального рациона наблюдаются у *A. aurita* при температуре 19,7°C.

3. Спецификой питания медуз в естественных условиях Черного моря является напряженность в полном удовлетворении их пищевых потребностей, более значительная зимой, чем летом.

4. Возрастные запасы планктона — одна из вероятных причин увеличения количества медуз в Черном море.

1. Аннинский Б. Е. Влияние концентрации пищи на рацион медузы *Aurelia aurita* L. в условиях различных температур. — Экология моря (в печати).
2. Бородкин С. О., Налбандов Ю. Р., Стунжас П. А. Элементарный химический состав морских медуз *Aurelia aurita* L. и их роль в круговороте химических элементов в Черном море // Сезонные изменения черноморского планктона. — М.: Наука, 1983. — С. 132—139.
3. Миронов Г. Н. Питание планктонных хищников: Пищевая потребность и суточные рационы *Aurelia aurita* // Биология и распределение планктона южных морей. — М.: Наука, 1967. — С. 124—137.
4. Миронов Г. Н. Биомасса и распределение медуз *Aurelia aurita* L. по данным тра-ловых ловов в 1949—1962 гг. в Черном море // Биология моря. — 1971. — Вып. 24. — С. 49—68.
5. Петипа Т. С. О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря // Тр. Севастоп. биол. станции. — 1957, 9. — С. 40—57.
6. Сорокин Ю. И. Черное море. — М.: Наука, 1982. — 216 с.
7. Шушкина Э. А., Арнаутов Г. Н. Количественное распределение медуз аурелий и их роль в экосистеме Черного моря // Океанология. 1985. — 25, № 1. — С. 133—138.
8. Clifford H. C., Cargo D. G. Feeding rates of the sea Nettle *Chrysaora quiescens* under laboratory conditions // Estuaries. — 1978. — 1, N 1. — P. 68—61.
9. Fraser I. H. Experimental feeding of some medusae and Chaetognatha // J. Fisch. Res. Bd. Canada. — 1969. — N 7. — P. 1743—1762.
10. Fulton R. S., Wear R. J. Predatory feeding of the hydromedusae *Obelia geniculata* and *Phialella quadrata* // Mar. Biol. — 1985. — 87, N 1. — P. 47—54.
11. Hernroth L., Grondahl F. On the biology of *Aurelia aurita* (L.) ephyrae in the Gullmar Fiord, Western Sweden, 1982—1983 // Ophellia. 1983. — 22, N 2. — P. 189—199.
12. Reeve M. R., Walter M. A., Ikeda T. Laboratory studies of ingestion and food utilization in lobate and tentaculate ctenophores // Limnol. Oceanogr. — 1978. — 23, N 4. — P. 740—751.

Ин-т биологии юж. морей

им. А. О. Ковалевского АН УССР, Севастополь

Получено 30.01.87

B. E. ANNINSKY

PHYSIOLOGICAL REQUIREMENTS AND REAL POSSIBILITIES OF AURELIA AURITA (L.) NUTRITION UNDER CONDITIONS OF THE BLACK SEA

Summary

A dependence between the diet and duration of nutrition for sciphoid *A. aurita* has been studied. It is obtained that if the nutrition duration exceeds a day, its intensity is maintained at the constant level. The optimal diet (C , cal/specimen⁻¹.h⁻¹) of *A. aurita* at the temperature of 7.8°C can be calculated by the equation $C = 0.0352 \pm 0.0021 W^{0.889}$, while at the temperature of 19.7°C which is extremal for the Black Sea population of this species — by the equation $C = 0.1130 \pm 0.0125 W^{0.830}$, where W , g — wet weight of the animal body. Tension in satisfaction of nutritional requirements of medusas more pronounced in winter than in summer is a specific character of their nutrition under conditions of the Black Sea. Thus, slackening of this tension induced by the plankton quantity increase is the most evident cause of the growth of *A. aurita* reserves in the Black Sea.