УДК 593.8:591.594.12:591.13(262.5)

РОЛЬ ЖЕЛЕТЕЛЫХ ХИЩНИКОВ В ТРОФОДИНАМИКЕ ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ПРИБРЕЖНЫХ РАЙОНОВ ЧЁРНОГО МОРЯ

Б. Е. Аннинский, Г. А. Финенко, Н. А. Дацык

Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН, Севастополь, РФ, anninsky_b@mail.ru

Исследовали межгодовые колебания биомассы, потребления и выедания зоопланктона гребневиком *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 и сцифомедузой *Aurelia aurita* L., а также обилие и состав зоопланктона на внешнем шельфе Крыма Чёрного моря за период 2004–2014 гг. Данные показали, что, несмотря на некритичное выедание зоопланктона (<5%) желетелыми хищниками, оно может сопровождаться существенным снижением обилия жертв и структурными изменениями в планктонных сообществах.

Ключевые слова: желетелый макропланктон, гребневик, медуза, выедание мезопланктона, Чёрное море

Хищный желетелый макропланктон – важный компонент морских пелагических экосистем. Его массовое развитие влияет на состав и обилие потребляемого зоопланктона, обедняя всю систему трофических связей в пелагиали. Эта система упрощается и становится более зависимой от популяций желетелых хищников, являющихся конечным звеном консументов. Ранее доминирующие пелагические рыбы не выдерживают конкуренции с ними и вытесняются на периферию трофической паутины [1, 2]. Многообразие условий и факторов, влияющих на трофические связи в пелагиали, делает оценку практического вклада желетелых хищников в функционирование экосистемы весьма сложной задачей. Ее решение опирается на многие данные и в зависимости от используемых методов может приводить к неоднозначным результатам [3]. Цель настоящей работы – оценка современного состояния популяций массовых желетелых хищников и их влияния на сообщества зоопланктона прибрежных районов Чёрного моря.

Материал и методы. Исследования проводили в 2004–2014 гг. в зоне внешнего шельфа Крыма у б. Севастопольская. На 3-х станциях, удаленных от берега на расстоянии ~2-х миль и сориентированных по 50–60 м изобате, ежемесячно отбирали количественные пробы мезо- и макропланктона, а также живой материал для сопутствующих стационарных экспериментов [4]. Рацион медузы в море рассчитывали тремя способами: 1) по биомассе и составу пищи в море и времени её переваривания; 2) по скорости питания медузы при природной концентрации зоопланктона; 3) по минимальным пищевым потребностям особей, необходимым для компенсации метаболических трат. Суточный рацион гребневика мнемиопсиса определяли по времени переваривания жертв, скорости «осветления» воды и концентрации зоопланктона *in situ.*

Результаты и обсуждение. Исследования показали, что сцифомедуза *Aurelia aurita* L. и гребневик *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 являются наиболее массовыми представителями хищного желетелого макропланктона на шельфе Крыма в настоящий период (рис. 1). Биомасса медузы после некоторой депрессии в 90-е годы, вызванной конкуренцией с гребневиком, увеличилась в последние годы до 181–653 г м$^{-2}$ (в среднем ~414 г м$^{-2}$) и, по-видимому, сохранила тенденцию к росту, достигнув наибольших показателей (546–653 г м$^{-2}$) в 2010, 2012 и 2014 гг. Межгодовые колебания численности аурелии находились в пределах 7–21 экз. м$^{-2}$, средние размеры особей составляли 64–92

мм (78.1±9.4 мм – за весь период наблюдений). Максимальный диаметр зонтика нередко достигал 340 мм.

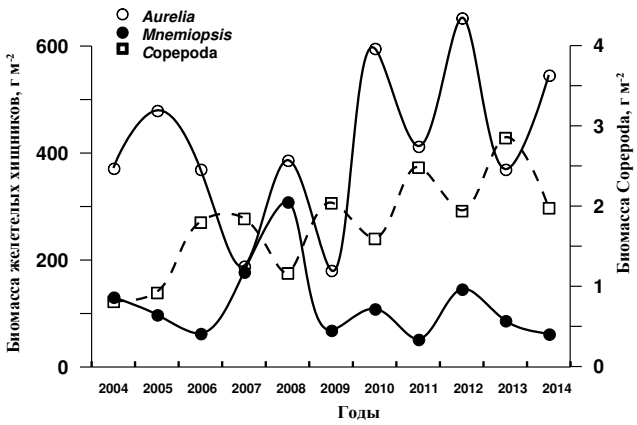

Рис. 1 Межгодовая динамика средней биомассы медузы аурелии, гребневика мнемиопсиса и копепод в районе внешнего шельфа Крыма у б. Севастопольская

Биомасса гребневика мнемиопсиса за эти годы находилась в пределах 52–309 г м$^{-2}$ при более высоких значениях в 2008 (309 г м$^{-2}$), 2007 (178 г м$^{-2}$) и 2014 гг. (146 г м$^{-2}$). Среднегодовая численность особей достигала 30–300 экз. м$^{-2}$, однако имелись сезонные колебания в пределах 3-х порядков от ~1–3 экз. м$^{-2}$ – зимой до ~1000 экз. м$^{-2}$ – летом. Исключением был 2008 г., когда численность мнемиопсиса достигала 46 экз. м$^{-2}$ уже в зимние месяцы. Отметим, что в отличие от аналогичных данных для медузы, среднегодовые оценки биомассы и численности мнемиопсиса создают несколько искаженное представление о благоприятных годах для развития популяции. Это вызвано различными сроками массового появления в планктоне гребневика *Beroe ovata* (sensu) Mayer 1912, активно питающегося первым видом и способного понизить его биомассу до минимальных значений в течение 1–2-х недель. Обычно сезонная экспансия берое наблюдалась в конце августа – начале сентября, однако в 2009, 2010, 2011 и 2014 гг. этот вид присутствовал в планктоне уже в начале июля. Неудивительно, что для этих лет характерны довольно низкие величины биомассы мнемиопсиса.

Если из расчетов биомассы гребневика исключить данные последних четырех месяцев, когда популяция находилась под влиянием берое, то обнаруживается, что динамики биомассы мнемиопсиса и медузы в 2004–2014 гг. имели подобный характер. По вышеуказанным причинам это не столь заметно для среднегодовых показателей. Тем не менее, и в этом случае пиковые биомассы мнемиопсиса и аурелии обычно наблюдались в те же годы и, более того, совпадали с минимумами биомассы копепод. Негативная связь между биомассой желетелых хищников и биомассой зоопланктона указывает на то, что его выедание этими видами могло быть весьма существенным.

Анализ сезонной динамики состава жертв аурелии в 2009–2010 гг. выявил очевидную склонность к оппортунизму в ее питании, проявляющемуся в переключении на альтернативные источники пищи. Обычно среди жертв медузы преобладали велигеры моллюсков, копеподы и аппендикулярия *Oikopleura dioica*, однако в июне – сентябре, когда копеподы встречались в планктоне реже, аурелия питалась преимущественно кладоцерами и хетогнатами. Пищевой вклад различных таксономических групп зоопланктона был близок к ожидаемому составу жертв при условии равновероятного их улавливания. В большей мере это касается ойкоплевры, хетогнат и большинства видов копепод (*Acartia clausi, A. tonsa*, *Calanus euxinus, Paracalanus parvus*, *Pseudocalanus*

elongatus), вероятность улавливания (*E*) которых достигала 0.49–0.54. Вместе с тем, некоторые представители мезопланктона (коловратки, личинки Decapoda, велигеры моллюсков, *Pleopis polyphemoides, Centropages ponticus*, науплиусы Copepoda) были обнаружены в пище медузы в завышенных (*E* = 0.68–0.96), либо, наоборот, заниженных (*E* = 0.14–0.36) количествах (*Noctiluca scintillans*, *Penilia avirostris*, *Oithona* spp.).

Все эти виды также встречались и в пище гребневика, причем в разном соотношении в различные годы. В 2008 г. основным компонентом пищи мнемиопсиса были велигеры моллюсков – до 40% общего количества жертв; в 2009 г. доминировали копеподы, а в 2010 г. – кладоцеры, доля которых за три года возросла с 20 до 60%. Среди Copepoda в гастральной полости гребневика преобладали копеподиты и взрослые стадии рачков *A. clausi* и *A. tonsa* (до 60%), обычными были также *P. parvus*, *C. euxinus* и *C. ponticus.* Из Cladocera чаще встречались *Penilia avirostris* и *Pleopis polyphemoides*. Судя по составу жертв, мнемиопсис с большей вероятностью улавливал меропланктон, особенно личинок моллюсков (*E* = 0.69–0.89); элективность избирания копепод (*E* = 0.30–0.55) и кладоцер (*E* = 0.10–0.54) в среднем оказалась заметно ниже. Любопытно, что из биотопически близких копепод, *A. clausi* и *A. tonsa* улавливались гребневиком успешнее (*E* = 0.60), чем *P. parvus* (*E* ≈ 0.30).

Популяция *A. aurita* в 2004–2014 гг. в среднем за год ежесуточно потребляла 9.7–36.5 мг зоопл. м$^{-2}$, что составляет 0.34–1.09% его биомассы. Причем расчеты показали, что в 2009–2010 гг. фактическое потребление зоопланктона медузой (для особи диаметром 76.4 мм – 1.37 мг экз.$^{-1}$ сут.$^{-1}$ или 1.02 кал экз.$^{-1}$ сут.$^{-1}$) было приблизительно таким же, как и следовало ожидать по скорости её питания при природной концентрации жертв (1.80 мг экз.$^{-1}$ сут.$^{-1}$ или 1.26 кал экз.$^{-1}$ сут.$^{-1}$). Однако в обоих случаях эти величины рациона на порядок уступали минимальной потребности в пище (17.79 мг экз.$^{-1}$ сут.$^{-1}$ или 12.45 кал экз.$^{-1}$ сут.$^{-1}$), оцениваемой по потреблению O_2 с поправкой на эффективность ассимиляции (80%). Несовпадение величин свидетельствует о некоторой неопределенности трофического статуса аурелии. Очевидно, что при оценке её пищевых связей, ряд важных источников пищи (РОВ, микрозоопланктон и др.) необоснованно игнорируются [5]. Оценка рациона *A. aurita* по потреблению O_2 преувеличивает реальную убыль мезопланктона вследствие выедания, а оценка рациона медузы по составу пищи и времени её переваривания преуменьшает подлинную трофическую роль этого хищника в морских экосистемах.

Суточный рацион конкурента медузы – мнемиопсиса при условии равновероятного выедания им всех размерных групп мезозоопланктона в июле–сентябре 2004–2014 гг. мог варьировать в пределах 62.3–160.8 мг зоопл. м$^{-2}$. Однако из-за большей подверженности выеданию медленно плавающего ювенильного зоопланктона в действительности рацион гребневика на пике биомассы популяции, скорее всего, был ниже, и указанные величины следует расценивать как предельно возможные. Кроме того, из-за малочисленности популяции мнемиопсиса в другие сезоны года, его рацион в это время снижался еще сильнее и был на порядок ниже вышеуказанных величин.

Но даже в летние месяцы, несмотря на усилившееся хищничество мнемиопсиса, выедание зоопланктона обоими видами обычно не превышало 5% сут$^{-1}$ численности и биомассы потребляемых организмов (рис. 2).

Такой хищнический пресс, хотя и не достигает критического порога для существования популяций жертв (10% сут$^{-1}$) все же мог представлять опасность для многих из них и, по нашим данным, сопровождался реальной убылью общей биомассы зоопланктона (см. рис. 1). Этому могло способствовать: 1) хищничество других видов (планкто-

ноядные рыбы, гребневик *Pleurobrachia pileus*, хетогнаты и пр.); 2) выедание ювенильных стадий планктона в критические периоды возобновления популяций; 3) селективное выедание отдельных таксонов и возрастных стадий; 4) сезонное и пространственное усиление хищничества, обусловленное жизненным циклом.

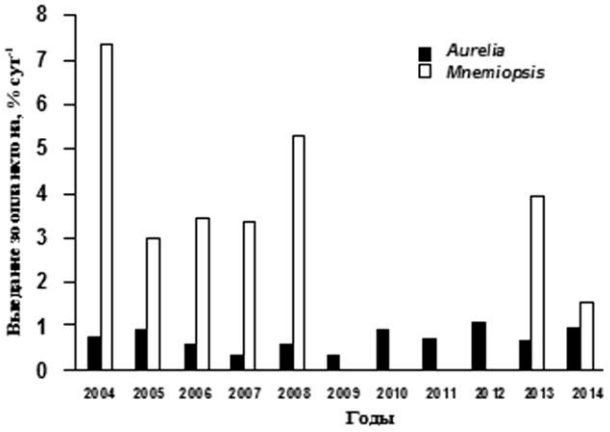

Рис. 2 Суточное выедание зоопланктона популяциями мнемиопсиса (% численности) и аурелии (% биомассы) в районе внешнего шельфа Крыма у Севастопольской бухты

1. Purcell J. E. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review // *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 2005. Vol. 85. P. 461–476.
2. 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. P 312–322
3. FitzGeorge-Balfour T., Hirst A. G, Lucas C. H., Craggs J., Whelan E. J., Mombrikotb S. Estimating digestion time in gelatinous predators: a methodological comparison with the scyphomedusae *Aurelia aurita* // *Mar. Biol*. 2013. Vol. 160. P. 793−804.
4. Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И. и др. Динамика популяции гребневиков *Mnemiopsis leidyi* и ее воздействие на зоопланктон в прибрежных районах Чёрного моря у берегов Крыма в 2004–2008 гг. // *Океанология.* 2013. Т. 53, № 1. С. 88–97.
5. Anninsky B. E. Organic composition and ecological energetics of jellyfish *Aurelia aurita* L. (Cnidaria, Scyphozoa) under the Black Sea conditions // *Trophic relationships and Food Supply of Heterotrophic Animals in the Pelagic Ecosystem of the Black Sea* / Eds. Shulman G.E. et al. Istanbul. Turkey : Black Sea Commission Publications, 2009. P. 99–160.

THE TROPHODYNAMIC ROLE OF GELATINOUS PREDATORS IN PLANCTONIC COMMUNITIES OF THE COASTAL REGIONS OF THE BLACK SEA

B. E. Anninsky, G. A. Finenko, N. A. Datsyk

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, RAS, Sevastopol, RF, anninsky_b@mail.ru

Interannual variations in biomass, consumption rate and predatory impact on zooplankton of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 and scyphozoan jellyfish, *Aurelia aurita* L., as well as abundance and species structure of zooplankton in outer shelf of the Crimea (the North Black Sea) were studied for the period 2004–2014. The data have shown that despite non-crucial predatory impact on zooplankton (<5%) its consumption by gelatinous predators can be followed by severe decrease in abundance of prey organisms with structural changes in planctonic communities.

Keywords: gelatinous macroplankton, ctenophore, jellyfish, predatory impact on mesoplankton, Black Sea