


Оригинальная статья / Original article  
УДК 593.8:574.7:583 (262.5)  
DOI: 10.18470/1992-1098-2020-2-35-47

# Альтернативные условия массового появления сцифоидной медузы *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) и гребневика *Pleurobrachia pileus* (O.F. Muller, 1776) в планктоне Черного моря

Борис Е. Аннинский , Галина А. Финенко, Наталия А. Дацык  
Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия

## Контактное лицо

Борис Е. Аннинский, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, отдел физиологии животных и биохимии, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии Южных Морей им. А.О. Ковалевского РАН; 299011 Россия, г. Севастополь, пр. Нахимова, 2. Тел. +79788370828  
Email [anninsky\\_b@mail.ru](mailto:anninsky_b@mail.ru)  
ORCID <https://orcid.org/0000-0001-9614-9392>

## Формат цитирования

Аннинский Б.Е., Финенко Г.А., Дацык Н.А. Альтернативные условия массового появления сцифоидной медузы *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) и гребневика *Pleurobrachia pileus* (O.F.Muller, 1776) в планктоне Черного моря // Юг России: экология, развитие. 2020. Т.15, N 2. С. 35-47. DOI: 10.18470/1992-1098-2020-2-35-47

Получена 08 октября 2019 г.  
Прошла рецензирование 26 ноября 2019 г.  
Принята 15 января 2020 г.

## Резюме

**Цель.** Цель исследований – выяснить, какие внешние факторы могут быть движущей силой роста и популяционной динамики двух близких по экологии видов желетелого макропланктона (сцифомедуза *Aurelia aurita* и гребневик *Pleurobrachia pileus*), играющих важную роль в функционировании пелагической экосистемы Черного моря.

**Материалы и методы.** Состояние популяций желетелых оценивали по данным, полученным в 2000-2014 гг. в районе внешнего шельфа Севастопольской бухты, где на 3-х станциях в 2-х милях от берега (глубина 50-70 м) ежемесячно отбирали количественные пробы мезо- и макропланктона. Сопутствующие погодные и гидрологические процессы оценивали по открытым базам данных.

**Результаты.** Установлено, что удельная скорость линейного роста желетелых зависит от погодно-гидрологических условий в зимне-весенние месяцы и от года к году колеблется в пределах 0.85-1.02% сут<sup>-1</sup> – у *A. aurita*, и 0.27-0.47% сут<sup>-1</sup> – у *P. pileus*.

**Заключение.** Внешние факторы неодинаково контролируют рост этих видов. Субширотный перенос теплых воздушных масс, сопровождающийся повышением температуры морской воды, усилением речного стока и циркуляции водных масс в море, приводит к увеличению скорости роста гребневика, субмеридиональное поступление холодного и сухого воздуха – к увеличению скорости роста медузы. В обоих случаях на рост влияет система трофических отношений, по-разному формирующаяся в зависимости от характера погоды в феврале-мае. Рост гребневика обеспечивает синхронное повышение биомассы рачкового зоопланктона, рост медузы – развитие микропланктона и мезопланктонных микрофагов.

## Ключевые слова

Желетелый макропланктон, гребневик *Pleurobrachia*, медуза *Aurelia*, биомасса, скорость роста, межгодовые изменения, Черное море.

# Alternative conditions of mass appearance of the scyphozoan jellyfish, *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758), and the ctenophore, *Pleurobrachia pileus* (O.F. Muller, 1776), in plankton of the Black Sea

Boris E. Anninsky , Galina A. Finenko and Natalya A. Datsyk

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia

## Principal contact

Boris E. Anninsky, Cand. Sci. (Biol.),  
Leading Researcher, Department of  
Animal Physiology and Biochemistry,  
A.O. Kovalevsky Institute of Biology of  
the Southern Seas, Russian Academy of  
Sciences; 2 Nakhimov Ave, Sevastopol,  
Russia 299011.

Tel. +79788370828

Email [anninsky\\_b@mail.ru](mailto:anninsky_b@mail.ru)

ORCID <https://orcid.org/0000-0001-9614-9392>

## How to cite this article

Anninsky B.E., Finenko G.A., Datsyk N.A.  
Alternative conditions of mass  
appearance of the scyphozoan jellyfish,  
*Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758), and the  
ctenophore, *Pleurobrachia pileus* (O.F.  
Muller, 1776), in plankton of the Black  
Sea. *South of Russia: ecology,  
development*. 2020, vol. 15, no. 2, pp. 35-  
47. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-  
1098-2020-2-35-47

Received 08 October 2019

Revised 26 November 2019

Accepted 15 January 2020

## Abstract

**Aim.** The aim of the study is to find out what external factors may be the driving force behind the growth and population dynamics of two ecologically similar species of gelatinous macroplankton (scyphomedusa *Aurelia aurita* and ctenophore *Pleurobrachia pileus*), which play an important role in the functioning of the pelagic ecosystem of the Black Sea.

**Material and Methods.** The state of zooplankton populations was estimated by data obtained in 2000-2014 in the outer shelf of Sevastopol Bay, where monthly quantitative samples of meso- and macroplankton were taken 2 miles of the coast (depth 50-70 m). Weather and hydrology related changes were assessed using open databases.

**Results.** It was been established that size-specific growth rate of these species depends on weather and hydrological conditions in the winter-spring months and varies from 0.85 to 1.02% day<sup>-1</sup> and from 0.27 to 0.47% day<sup>-1</sup> for *A. aurita* and *P. pileus*, respectively.

**Conclusions.** External factors unequally affect the growth of these species. Sub-latitudinal transit of warm air masses, accompanied by increased river flow and seawater circulation, activates the growth of the ctenophore, while sub-meridional propagation of cold and dry air increases the growth rate of the jellyfish. In both cases, somatic growth is influenced by trophic relations, differing depending on the weather in February-May. The changes in growth of ctenophore occur in parallel with synchronous variations in biomass of crustacea, while that in jellyfish may relate to an abundance of microplankton and its mesoplanktonic consumers.

## Key Words

Gelatinous macroplankton, ctenophore *Pleurobrachia*, jellyfish *Aurelia*, biomass, growth rate, interannual changes, Black Sea.

## ВВЕДЕНИЕ

Сцифомедуза *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) и гребневик *Pleurobrachia pileus* (O.F. Muller, 1776) – массовые виды хищного желетелого макропланктона Черного моря. Они обитают в сходных условиях и, при всем морфологическом своеобразии, считаются близкими по удельному содержанию органического вещества в теле и некоторым эколого-физиологическим характеристикам, таким как – термо- и галотолерантность, уровень обмена и элективность потребления различных видов мезозоопланктона [1; 3]. Будучи холодолюбивыми по своей природе, эти виды при низкой температуре морской воды встречаются по всей толще кислородной зоны моря, а при прогревании ее верхних горизонтов до  $>20^{\circ}\text{C}$  – обычно не поднимаются выше термоклина. При этом их распределение выглядит зеркально противоположным по отношению друг к другу: гребневик в своей массе преимущественно концентрируется у нижней границы кислородной зоны, а медуза – в районе термоклина или чуть ниже его [1; 4].

Межпопуляционные трофические отношения между *A. aurita* и *P. pileus* в основном носят характер конкуренции, хотя случаи поедания медузой мелких особей гребневика также нередки. Кроме того, в Черном море *P. pileus* поедается другими гребневиками: чаще стенофагом *Beroe ovata* (Mayer, 1912), а в межсезонье, по нашим наблюдениям, иногда и крупными особями *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1860).

Изменения в системе пелагических трофических связей под влиянием климатических и других факторов [5; 8] приводят к тому, что ежегодно популяции *A. aurita* и *P. pileus* оказываются в более или менее благоприятных условиях для своего развития. Из-за межгодовых различий в темпах воспроизводства, роста и смертности, биомасса особей в этих популяциях в каждый новый сезон может отличаться от прежней, нередко меняясь непредсказуемо по направлению или амплитуде [4; 9; 10]. В этом исследовании мы попытались выяснить – какие внешние факторы могут регулировать активность роста и межгодовую популяционную динамику двух близких по образу жизни и экологии видов желетелого макропланктона, играющих важную роль в функционировании планктонного пелагического сообщества Черного моря.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Состояние популяций *A. aurita* и *P. pileus* в Черном море оценивали по данным, полученным в 2000-2014 гг. в зоне внешнего шельфа Крыма у Севастопольской бухты, где на 3-х станциях, находящихся на расстоянии ~2-х миль от берега (глубина 50-70 м) ежемесячно отбирали количественные пробы мезо- и макропланктона. Местоположение станций было определено с учетом того, что сообщество планктонных организмов в этом регионе формируются и под влиянием водных масс, переносимых Основным Черноморским течением (ОЧТ) из глубоководных районов моря, и под влиянием вод Северо-западного шельфа (Севастопольский антициклон) [11]. Для сбора желетелого макропланктона использовали сеть Богорова-Расса (входной диаметр 80 см, газ 500  $\mu\text{m}$ ), для мезопланктона – сеть Джели (входной диаметр 36 см, газ 112  $\mu\text{m}$ ) которыми производили вертикальные

ловы от дна до поверхности моря. Выловленных желетелых подсчитывали и измеряли с точностью до ~1 мм: у медузы находили диаметр зонтика между статоцистами в момент пульсационного расслабления, у гребневика – орально-аборальную длину. Массу тела рассчитывали по известным линейно-весовым соотношениям [10]. Пробы мезопланктона фиксировали 4% (V/V) раствором забуференного формалина и обрабатывали позже в лабораторных условиях, определяя организмы по возможности до вида и стадии развития.

Среднегодовую биомассу (а при необходимости, также численность, диаметр или длину тела, количество эфир или личинок) медузы и гребневика находили по 12-ти ежемесячным средним для 3-х станций. Удельную скорость линейного роста особей рассчитывали исходя из времени наиболее массового появления в планктоне личиночных стадий (середина марта – для медузы и середина апреля – для гребневика) и условно экспоненциальной зависимости их последующего роста [12].

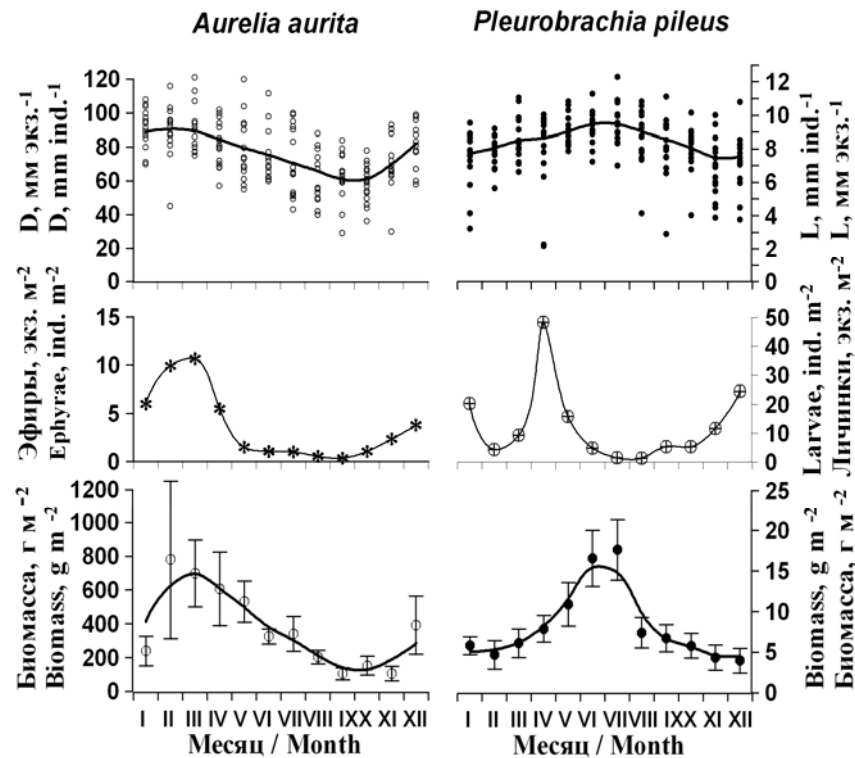
Значения климатических индексов и температуру воды у поверхности моря оценивали по базам данных (<http://www.ncdc.noaa.gov> и <http://disc.sci.gsfc.nasa.gov>, соответственно), имеющимся в свободном доступе. Данные по содержанию биогенов в морской воде в 1999-2006 гг. и объему речного стока Дуная в 1999-2008 гг. были взяты из литературных источников [13; 14].

Статистическая обработка данных осуществлялась с использованием стандартного программного обеспечения Grapher 3 для Windows.

## ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В исследовании межгодовой динамики планктонных популяций необходимо четко представлять их состояние в различные периоды годового цикла. Это тем более важно в связи с тем, что качественный и количественный составы популяций *A. aurita* и *P. pileus* претерпевают в течение года закономерные изменения, происходящие в строго определенной последовательности (рис. 1).

Эфиры аурелии появляются в планктоне круглый год, однако их массовое отделение от стробилирующих полипов (сцифистом) ежегодно наблюдается в феврале-марте. В это же время зонтик взрослых нерестящихся особей прежнего весеннего поколения достигает максимальных размеров. Отнерестившись, эти особи перестают питаться и на протяжении 3-х-6-ти месяцев деградируют морфофизиологически, разрушаясь, в конечном счете. Соответственно, в разные сезоны популяция медузы может быть представлена особями 2-х, а в сентябре-октябре – 3-х поколений. Период активной жизни аурелии близок к 1 году, а в течение ~1.5 лет популяция обновляется полностью. Биомасса медузы изменяется параллельно сезонной динамике размеров особей. Будучи максимальной в феврале-марте она снижается до минимума в сентябре-ноябре (доминирует отмирающее поколение прошлого года), после чего резко усиливается обратный процесс (доминирует весеннее поколение этого года). По амплитуде между этими величинами возможны в среднем ~5-кратные различия, а среднегодовая биомасса меньше максимальной весенней примерно вдвое.



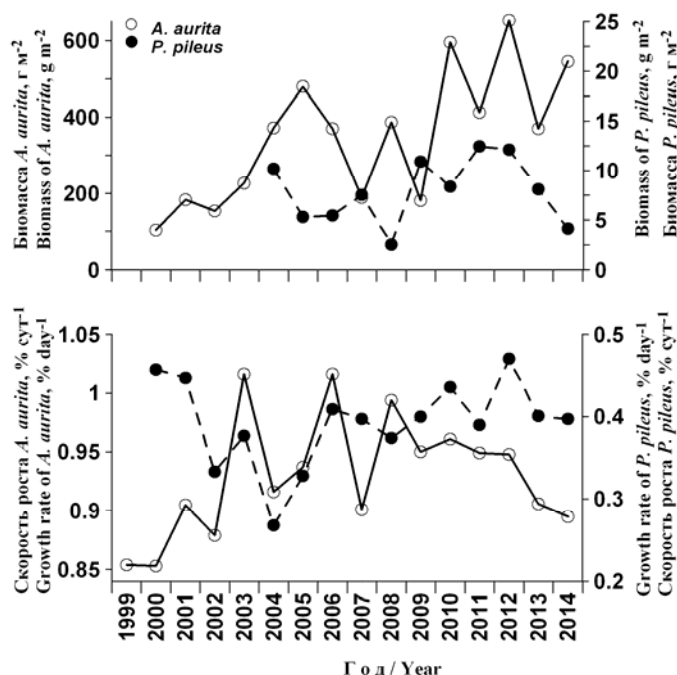
**Рисунок 1.** Среднегодовая сезонная динамика размеров тела (мм экз.<sup>-1</sup>), численности планктонных личинок (экз. м<sup>-2</sup>) и биомассы (г м<sup>-2</sup>) медузы *Aurelia aurita* и гребневика *Pleurobrachia pileus* в районе внешнего шельфа Севастопольской бухты за период 1999-2014 гг.

**Figure 1.** The average seasonal dynamics of body size (mm ind.<sup>-1</sup>), planktonic larval number (ind. m<sup>-2</sup>) and biomass (g m<sup>-2</sup>) of the jellyfish *Aurelia aurita* and ctenophore *Pleurobrachia pileus* in the outer shelf area of Sevastopol Bay for the period 1999-2014

Гребневик *P. pileus* размножается активнее медузы в течение всего года, и в отличие от нее, у него два периода интенсивного нереста: в декабре-январе и апреле-мае. Весенний пик размножения выражен сильнее. Его запаздывание по отношению ко времени появления наиболее крупных особей (июнь-июль) указывает, очевидно, на многопорционный вымет яиц, постепенно затухающий, как и соматический рост, к середине лета. К осени эти особи в большинстве своем гибнут и разрушаются, вследствие чего биомасса всей популяции снижается в 2-3 раза. В октябре-ноябре ее в основном формирует зимне-весеннее поколение этого года, крупные экземпляры (длиной – до 25 мм) более ранних поколений встречаются единично. Скорее всего, они представлены уже осенним поколением прошлого года, полностью исчезающим к зиме. Таким образом, срок активной жизни у *P. pileus*, как и медузы, достигает ~1 года, но, в отличие от нее, гребневика гибнут и разлагаются очень быстро, не образуя сколь-нибудь существенных скоплений из отмирающих особей.

Удельная скорость линейного роста, рассчитанная по времени массового появления личиночных и более поздних возрастных стадий (в позитивную фазу сезонной динамики размеров) могла в разные годы достигать 0.85-1.02% сут.<sup>-1</sup> – для *A. aurita*, и 0.27-0.47% сут.<sup>-1</sup> – для *P. pileus* (рис. 2).

У обоих видов она варьировала асинхронно по отношению друг к другу и независимо от среднегодовой биомассы ( $p > 0.05$ ). В большинстве случаев высокая скорость роста желетелых приводила к повышению их биомассы на следующий год. Но иногда (в 2007 и 2009 гг.) из-за резкой остановки роста медузы в январе-феврале ее прошлогодняя генерация не имела особого влияния на среднегодовую биомассу. По-видимому, среднегодовая биомасса (как и численность) желетелых не всегда может быть свидетельством лучших условий для популяции в том же году. Будучи интегральной характеристикой по своей сути, она зависит от активности многих физиологических процессов (воспроизводство, рост и элиминация особей), а также межпопуляционных отношений (выедание хищниками). У медузы ее во многом определяет весенняя амплитуда биомассы (нерестовые скопления), а также обычно медленная скорость отмирания этого, функционально неактивного, но все еще присутствующего в планктоне поколения в период с марта по сентябрь; у *P. pileus* – пресс хищничества других желетелых (особенно *B. ovata*) и, возможно, рыб. Немаловажно и то, что из-за агрегированного распределения особей обоих видов, оценки их биомассы при небольшом количестве проб не всегда могут быть достаточно репрезентативны.

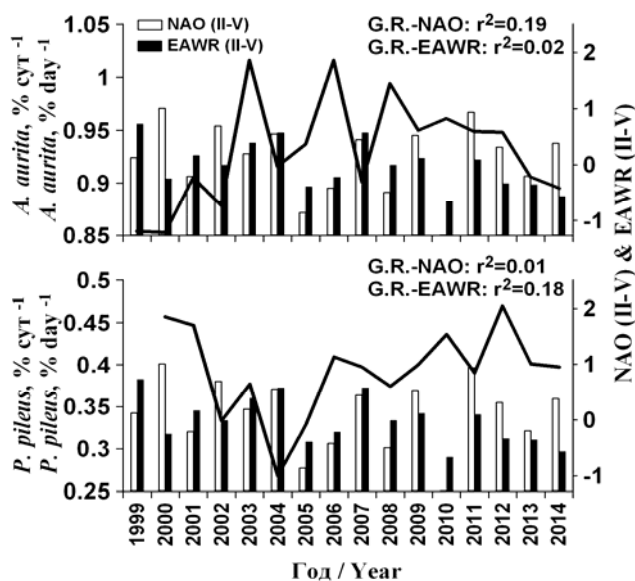


**Рисунок 2.** Межгодовая динамика биомассы ( $\text{г м}^{-2}$ ) и скорости линейного роста ( $\% \text{сут.}^{-1}$ ) у *Aurelia aurita* и *Pleurobrachia pileus* в районе внешнего шельфа Севастопольской бухты  
**Figure 2.** Interannual dynamics of biomass ( $\text{g m}^{-2}$ ) and size-specific growth rate ( $\% \text{day}^{-1}$ ) for *Aurelia aurita* and *Pleurobrachia pileus* in the outer shelf area of Sevastopol Bay

Скорость соматического роста наиболее массового весеннего поколения – несомненно, более объективный критерий того – насколько сформировавшиеся условия обитания в этом году оказались приемлемыми для развития популяций. Хотя эффективность генеративного обновления, непосредственно влияющая на численность нового поколения, часто не менее важна для популяций, она в конечном счете также существенно регулируется соматическим ростом особей. Так, несмотря на вдвое меньшую численность крупных особей и вдвое

меньшее количество эфир весеннего поколения, биомасса медузы в 2010 г. ( $596 \text{ г м}^{-2}$ ) из-за быстрого роста была выше, чем в 2014 г. ( $546 \text{ г м}^{-2}$ ). Мы не нашли связи между скоростью соматического роста и численностью эфир *A. aurita* в том же году ( $r^2=0.01$ ;  $p>0.05$ ).

Межгодовые изменения в скорости роста рассматриваемых видов неодинаково зависели от характера погодной активности, определяемой атмосферным давлением в Северной Атлантике (NAO) в первую половину года (рис. 3).



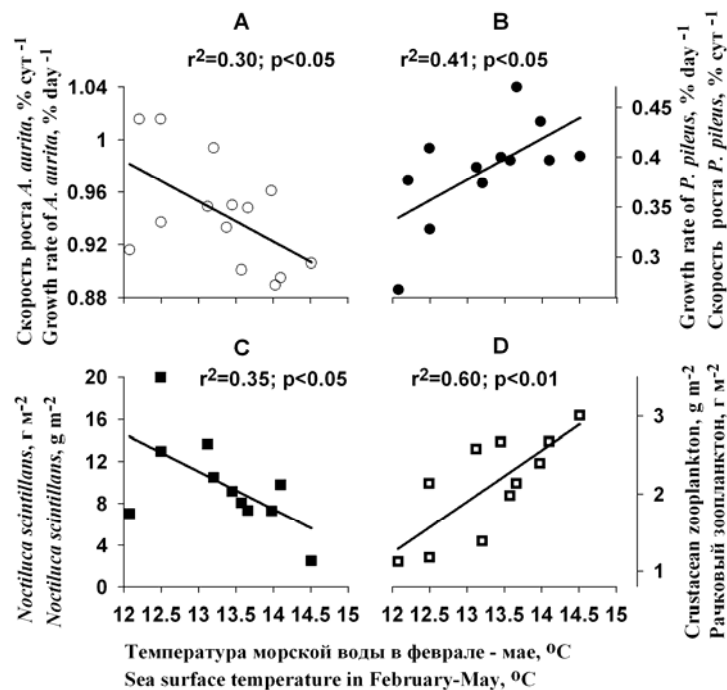
**Рисунок 3.** Влияние атмосферной активности NAO и EAWR (в феврале-мае) на скорость линейного роста (G.R.,  $\% \text{сут.}^{-1}$ ) у *Aurelia aurita* и *Pleurobrachia pileus* в районе внешнего шельфа Севастопольской бухты  
**Figure 3.** The effect of atmospheric activity of NAO and EAWR (in February-May) on size-specific growth rate (G.R.,  $\% \text{day}^{-1}$ ) of *Aurelia aurita* and *Pleurobrachia pileus* in the outer shelf area of Sevastopol Bay

Скорость роста медузы повышалась в отрицательную фазу NAO в феврале-мае и снижалась при обратном изменении атмосферного давления ( $r^2=0.25$ ;  $p<0.05$ ). Скорость роста гребневика от таких колебаний NAO в 2000-2014 гг. достоверно не зависела ( $p>0.05$ ) и находилась под влиянием этой климатической системы преимущественно в июле ( $r^2=0.20$ ). Одновременные колебания атмосферного давления в Восточно-Атлантическом – Западно-Российском секторе Евразии (EAWR) не оказывали существенного влияния на скорость роста гребневика ( $r^2=0.18$ ;  $p>0.05$ ) и, тем более, медузы ( $r^2=0.02$ ;  $p>0.05$ ).

В годы благоприятные для роста медузы температура морской воды в феврале-мае была ниже, а сток Дуная меньше, чем обычно (рис. 4, 5). И наоборот, замедление скорости роста *A. aurita* происходило в годы с более высокой температурой морской воды и сильным паводковым стоком Дуная в феврале-мае. Обратные зависимости получены для гребневика *P. pileus*, растущего быстрее при более высокой температуре морской воды в феврале-мае ( $p<0.05$ ), а также при усилении речного стока в эти месяцы ( $r^2=0.38$ ;  $p>0.05$ ). Особенно сильное влияние на рост медузы оказывал сток Дуная в феврале ( $r^2=0.72$ ;  $p<0.01$ ) и феврале-марте ( $r^2=0.72$ ;  $p<0.01$ ), а подобные зависимости относительно максимальной амплитуды весеннего паводка и среднегодового стока Дуная были строже ( $r^2=0.28$  и  $0.43$ , соответственно), чем от стока в феврале-мае ( $r^2=0.25$ ). И хотя по отношению к скорости роста обоих видов используемые показатели стока Дуная оказались малорепрезентативны, они во всех случаях указывают на то, что его усиление в период с 2003 по 2013 гг. отражалось негативно на популяции медузы, и позитивно – на популяции гребневика.

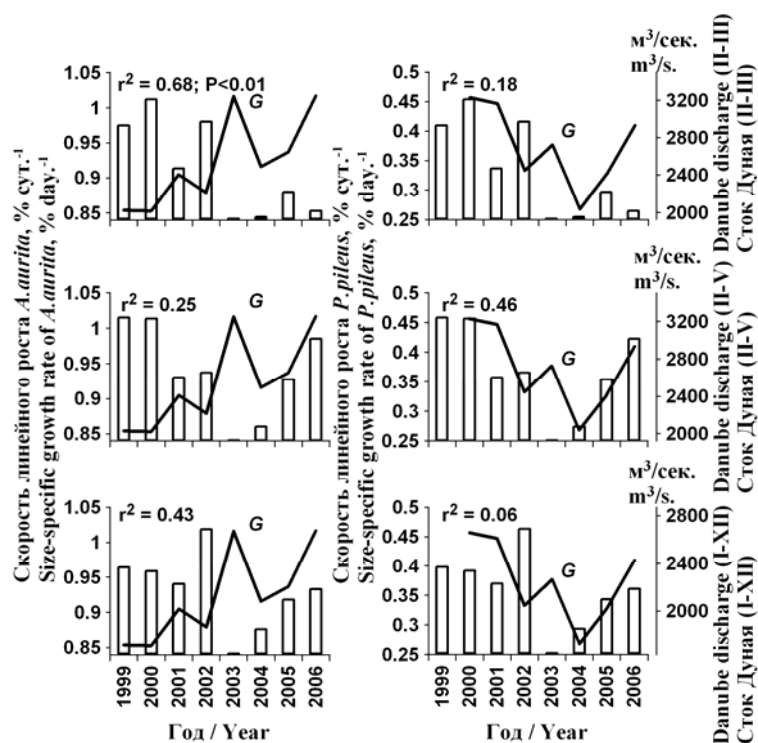
Тот же, что и для *P. pileus* характер зависимости от температуры морской воды в феврале-мае отмечен для биомассы Copepoda ( $r^2=0.36$ ;  $p<0.05$ ), а также планктонных рачков в целом ( $r^2=0.43$ ;  $p<0.05$ ). Однако биомасса крупной флагаеллы *Noctiluca scintillans* изменялась с температурой моря в этот период ( $r^2=0.35$ ;  $p<0.05$ ) параллельно скорости роста медузы. Для биомассы хетогнаты *Parasagitta setosa* и кладоцеры *Pleopis polyphemoides* связи с температурой морской воды в первую половину года обнаружено не было.

Аналогичный характер температурных зависимостей для скорости роста обоих хищников и биомассы некоторых видов мезопланктона указывает на вероятную сопряженность роста желетелых с обилием указанных мезопланктонных организмов. Действительно, скорость роста гребневика положительно коррелировала с биомассой копепод ( $r^2=0.38$ ;  $p<0.05$ ), планктонных рачков ( $r^2=0.43$ ;  $p<0.05$ ) и кормового мезозоопланктона в целом ( $r^2=0.52$ ;  $p<0.01$ ). Скорость роста медузы не зависела от биомассы этих компонентов мезопланктона и была связана лишь с биомассой ночесветки *N. scintillans* ( $r^2=0.43$ ;  $p<0.05$ ), в меньшей степени – хетогнат ( $r^2=0.17$ ;  $p>0.05$ ), кладоцеры *Pleopis polyphemoides* ( $r^2=0.12$ ;  $p>0.05$ ) и аппендикулярии *Oikopleura dioica* ( $r^2=0.06$ ;  $p>0.05$ ). Связь между скоростью роста медузы и суммарной биомассой микрофагов и микропланктонных хищников (*N. scintillans*, *P. setosa*, *O. dioica*, *P. polyphemoides*, *Paracalanus parvus*) оказалась наиболее сильной ( $r^2=0.47$ ;  $p<0.05$ ) при всех возможных комбинациях. Добавление в этот список мелких копепод *Oithona similis* и/или *O. davisae*, хотя и крайне незначительно, но ослабило силу связи.



**Рисунок 4.** Связь между приповерхностной температурой морской воды ( $^{\circ}\text{C}$ ) в феврале-мае и скоростью линейного роста ( $\% \text{сут.}^{-1}$ ) у *Aurelia aurita* (A) и *Pleurobrachia pileus* (B), а также биомассой ночесветки (C) и рачкового зоопланктона (D) ( $\text{г м}^{-2}$ ) в Черном море

**Figure 4.** Relationship between sea surface temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) in February-May and size-specific growth rate ( $\% \text{day}^{-1}$ ) of *Aurelia aurita* (A) and *Pleurobrachia pileus* (B), as well as biomass of the flagellate *Noctiluca scintillans* (C) and planktonic crustaceans (D) ( $\text{g m}^{-2}$ ) in the Black Sea



**Рисунок 5.** Зависимость скорости линейного роста (% сут.<sup>-1</sup>) у *Aurelia aurita* и *Pleurobrachia pileus* от стока Дуная (м<sup>3</sup> сек<sup>-1</sup>) в феврале-марте, феврале-мае и среднегодового стока

**Figure 5.** Dependence of size-specific growth rate (% day<sup>-1</sup>) of *Aurelia aurita* and *Pleurobrachia pileus* from Danube discharge (m<sup>3</sup> sec<sup>-1</sup>) in February-March, February-May and its average annual discharge

Бассейн Черного моря находится под влиянием двух климатических систем: Североатлантической осцилляции (NAO) и Восточно-Атлантической – Западно-Российской (EAWR) климатической системы, определяющих поступление в этот регион воздушных масс из районов Атлантики, Арктики, а также с юго-западного и юго-восточного направлений [15; 16]. Считается, что в негативную фазу NAO в бассейне Черного моря формируются более теплые и влажные погодные условия, приводящие к повышению температуры морской воды и большему опреснению поверхностной эпипелагиали за счет увеличения количества осадков и речного стока. Тот же характер погоды в зимний период обычно наблюдается при отрицательных значениях EAWR. Взаимодействие этих климатических систем может усиливать, либо ослаблять влияние друг друга [17]. По-видимому, отчасти этим обусловлено то, что вопреки общей закономерности, негативной фазе NAO в первую половину года соответствовали антициклональные погодные и гидрологические условия (сухие, холодные воздушные массы, пониженная температура поверхности моря), а позитивной фазе NAO – условия, характерные для циклонов (влажные, теплые воздушные массы, повышенная температура поверхности моря). Низкотемпературные погодные и сопутствующие гидрологические явления обычно наблюдаются при NAO<0 и EAWR>0, когда в бассейн Черного моря проникает сухой и холодный воздух Арктики и Северной Атлантики. Проникновение в этот регион теплых и сухих воздушных масс с юго-востока возможно при комбинации NAO>0 и EAWR<0.

Другой причиной возможной инверсии связи между колебаниями NAO и особенностями погоды может быть то, что эта связь в межсезонье может и не соответствовать тому, что обычно происходит в течение всего года или на протяжении межгодовых климатических периодов. Известно, например, что при отсутствии значимой корреляции между NAO и среднегодовой температурой поверхности Черного моря, подобная связь достоверно проявляется лишь в междесятилетнем масштабе [16].

Все это дает основание утверждать, что на самом деле нет алогичности в становлении холодной сухой погоды при негативных значениях NAO в феврале-мае и теплой влажной погоды – при позитивных значениях NAO в те же месяцы. Условия благоприятные для соматического роста *A. aurita* формируются в этот период при NAO<0, а у *P. pileus* – по-видимому, не зависят от фазы NAO.

Известно, что погодные явления в атмосфере могут влиять на сообщества морских организмов прямо (например, через температуру, «преобразующую климатический сигнал в экологические процессы») и/или опосредовано, изменяя освещенность, многие свойства приповерхностной эпипелагиали, компоненты речного стока и водный баланс в целом [15]. Хотя зависимость скорости роста медузы и гребневика от температуры поверхности моря в феврале-мае и объема паводкового стока Дуная не подлежит сомнению, она не означает, что именно эти физические факторы были непосредственной причиной изменения темпа роста данных видов. Действительно, по этим данным, скорость роста у *A. aurita* начала падать уже при повышении температуры морской воды до >14°C,

тогда как при прочих благоприятных условиях, это происходит только при  $>20^{\circ}\text{C}$  [2]. Сопряженные с температурой колебания речного стока Дуная – это лишь сопутствующие проявления определенного характера погоды, при которой лучше развивается популяция медузы (прохладные, маловодные погодные условия в первую половину года), либо – популяция гребневика (теплые, дождливые погодные условия в первую половину года). Если в последнем случае очевидной причиной активного роста популяции может быть синхронное увеличение количества рачкового зоопланктона – основного источника пищи гребневика, то замедление скорости роста медузы в тех же условиях, кажется, по меньшей мере, странным. Вместе с тем известно, что в Северном море более холодные и безветренные погодные условия в зимне-весенний период года влияют позитивно на популяцию *A. aurita* и обычно приводят к возрастанию численности и биомассы медузы в летние месяцы [18]. В юго-западной части этого региона (Вадденское море) биомасса медузы достоверно повышалась при более низкой температуре морской воды в прежнюю зиму [19].

Связь между скоростью роста медузы и биомассой ночесветки, хетогнат, а также микрофагов и микропланктонных хищников в целом, дает основание предположить, что развитие популяции *A. aurita* в Черном море в основном контролируется специфической системой трофических отношений, формирующихся в зависимости от характера погоды в зимне-весенние месяцы. Хотя среднегодовая биомасса ночесветки может иногда достигать  $>20 \text{ г м}^{-2}$ , этот вид потребляется медузой редко и с более низкой вероятностью ( $<0.1$ ), чем рачковый зоопланктон ( $\sim 0.5$ ) [2]. Хетогнаты (*P. setosa*) и аппендикулярии (*O. dioica*) потребляются с той же вероятностью, что и рачки, но биомасса каждого вида (а нередко и обоим) обычно не превышает  $1 \text{ г м}^{-2}$ . Еще меньшая часть рациона медузы может быть образована за счет копеподы *P. parvus* (биомасса, обычно  $<0.5 \text{ г м}^{-2}$ ) и кладоцеры *P. polyphemoides* ( $<0.05 \text{ г м}^{-2}$ ). Следовательно, сами эти виды (возможно, за исключением *O. dioica*, чья биомасса заметно ниже в годы с большим обилием медузы) не могут быть основным источником пищи *A. aurita*, а позитивная корреляция между их биомассой и скоростью роста этого хищника – скорее всего свидетельство общей стратегии питания, ориентированной на потребление микропланктона, либо мельчайших клеток и органических частиц (вплоть до растворенных соединений), которые вызывают его развитие.

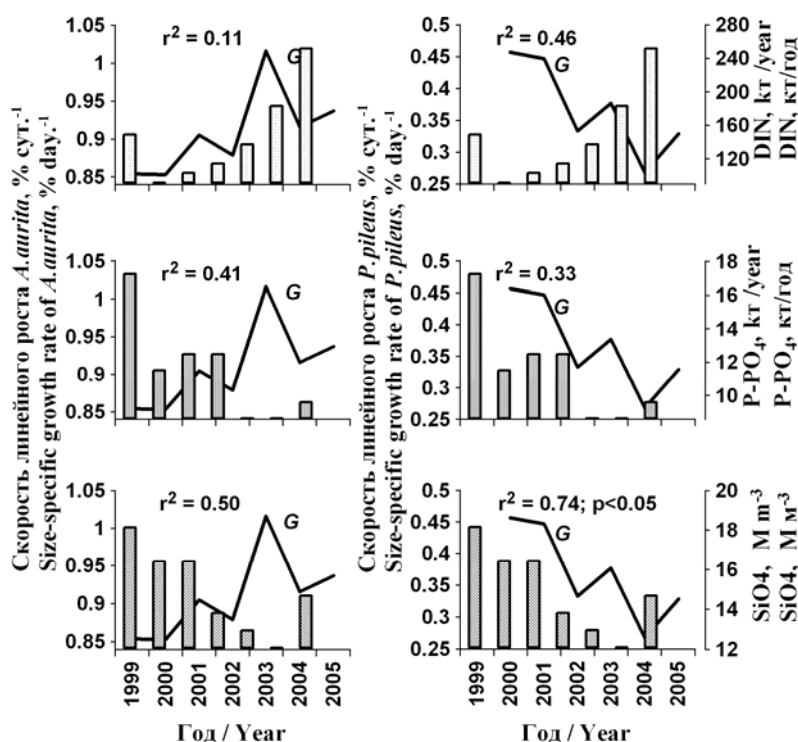
В этой связи заслуживает внимание то, что некоторые принципиальные вопросы трофологии *A. aurita* остаются по-прежнему неясными [20]. Пищевые потребности медузы обычно значительно превышают их возможную компенсацию за счет мезопланктонных жертв [21]. Не исключено, что трофический статус *A. aurita*, в отличие от такового гребневика-планктофагов, может быть немногим выше, чем у копепод [22]. Активное потребление ею наряду с мезопланктоном также и разнообразного микропланктона, наблюдалось во многих случаях и было подтверждено экспериментально [23-26]. Кроме

него возможна утилизация этим видом и некоторых фракций растворенного органического вещества (РОВ) – гомогенизированных рачков, пептидов и отдельных аминокислот [27]. Поскольку в верхней эпипелагиали Черного моря среднегодовая концентрация гетеротрофного микропланктона – бактерий, флагеллат, инфузорий, мелких коловраток и ювенильных стадий планктонных организмов в среднем достигает  $49 \pm 25 \text{ мкг C/l}$  ( $\sim 0.05 \text{ г/м}^3$ ) [28] их суточная продукция (П/Б = 0.2-1.0) сопоставима здесь с продукцией всего мезозоопланктона. Не менее чем на 2 порядка выше этого концентрация РОВ, в морской воде по Сорг. обычно составляющая  $200-300 \text{ мкм}$  ( $\sim 2-3 \text{ г/м}^3$ ) [29]. Следовательно, пищевой вклад микропланктона и РОВ в рацион медузы также должен быть значительным и, с учетом обычно сильной диспропорции между метаболическими тратами и количеством потребляемого мезопланктона [21], не меньшим, чем дает медузе потребление мезопланктонных жертв.

Отсутствие связи между скоростью роста медузы и биомассой рачкового зоопланктона и в то же время подобная связь с биомассой микрофагов и микропланктонных хищников, таких, в частности, как хетогнаты [30] – очевидное свидетельство того, что в годы благоприятные для популяции *A. aurita* активнее функционировала микробная трофическая цепь (microbial loop): бактерии – протисты – потребители микропланктона [25; 31]. В годы с большой биомассой крупного рачкового зоопланктона, обеспечивающего высокую скорость роста у *P. pileus*, трофические взаимоотношения в экосистеме были в основном пастбищного типа: одноклеточные водоросли – планктонные рачки – мелкие пелагические рыбы и прочие планктонные хищники. Это не означает, что крупный рачковый планктон вообще не оказывает влияния на рост особей в популяции *A. aurita*. Крайний оппортунизм в потреблении планктона (от микроорганизмов до крупных рачков и личинок рыб) способствует её выживанию во всех случаях, тогда как *P. pileus* по сравнению с медузой выглядит более консервативным видом [1; 3].

В пользу того, что разновекторные изменения в скорости роста желтелых вызваны межгодовыми колебаниями трофической структуры пелагических экосистем говорит сопряженность между этими физиологическими параметрами и содержанием основных биогенных элементов в морской воде (рис. 6). В 1999-2006 гг. скорость роста медузы снижалась при накоплении в морской воде концентрации силикатов и фосфатов, и повышалась – при большем поступлении в море соединений неорганического азота. Для биомассы, численности особей, а также численности эфир *A. aurita* связь с содержанием неорганического азота в морской воде имела аналогичный характер и была статистически значимой ( $r^2=0.97, 0.73$  и  $0.81$ , соответственно;  $p<0.05$ ). Скорость роста *P. pileus* по отношению к этим соединениям в морской воде изменялась противоположным образом: была выше при большей концентрации силикатов и фосфатов и – ниже при накоплении в море соединений неорганического азота.





**Рисунок 6.** Зависимость скорости линейного роста у *Aurelia aurita* и *Pleurobrachia pileus* (% сут.<sup>-1</sup>) от количества неорганического азота (DIN кг год<sup>-1</sup>) и фосфатов (P-PO<sub>4</sub>, кг год<sup>-1</sup>), поступающих в море со стоком Дуная, а также концентрации силикатов (SiO<sub>4</sub>, μM м<sup>-3</sup>) в морской воде

**Figure 6.** Dependence of linear growth rate of *Aurelia aurita* and *Pleurobrachia pileus* (% day<sup>-1</sup>) from amounts of inorganic nitrogen (DIN, kt year<sup>-1</sup>) and phosphates (P-PO<sub>4</sub>, kt year<sup>-1</sup>) amounts entering the sea with Danube discharge, as well as of surface silicate concentration (SiO<sub>4</sub>, μM m<sup>-3</sup>) in sea water

Так как поступление в море фосфатов и тем более силикатов во многом зависит от паводкового речного стока, их концентрация в поверхностной эпипелагиали обычно повышается с увеличением его объема [13]. Этому не может не способствовать и усиливающаяся циркуляция водных масс в море в данных погодных условиях [16]. Силикаты исключительно важны для роста диатомовых водорослей, а фосфаты (чьё поступление со стоком Дуная сократилось вдвое с 1983 г. [13] – также и для прочего фитопланктона. Следовательно, в годы с обильным речным стоком в море формируются более благоприятные биогенные условия для диатомового и другого фитопланктона, а значит и для функционирования пастбищной трофической цепи в целом. Закономерный результат таких отношений – увеличение биомассы рачкового зоопланктона и активный рост его потребителей, в том числе *P. pileus*. По не вполне понятным причинам (склонности к потреблению микропланктона, недоступности для медузы отдельных видов мезопланктона и других особенностей её трофологии [20; 23; 26]) *A. aurita* в этих условиях обычно растет медленнее, чем в климатических условиях, приводящих к низкому уровню паводкового стока и слабому обогащению эпипелагиали силикатами и фосфатами. Хотя в годы с относительно прохладной, сухой и безветренной погодой в зимне-весенние месяцы биомасса рачкового зоопланктона значительно ниже, некоторые другие, вероятно более доступные компоненты мезопланктона (хетогнаты, аппендикулярии, *N. scintillans*) вкуче с микропланктоном и

РОВ обеспечивают медузе в это время более высокую скорость роста.

Ранее высказывалось предположение, что межгодовые колебания биомассы зоопланктона и его потребителей в Черном море в значительной степени регулируются абиотическими факторами и, прежде всего, температурой, позитивно влияющей на продуктивность мезозoopланктонных видов [15]. В действительности эта связь не столь однозначна: в годы с ранней весной большей биомассы достигают популяции рачкового зоопланктона, аппендикулярии и облигатные зоопланктонные хищники (в том числе *P. pileus*), в годы с поздней весной увеличивается биомасса ночесветки и хетогнат, и повышается скорость роста у *A. aurita*. Это может означать, что для многих планктонных популяций важна не высокая или низкая температура на протяжении всего года, а тепловые (или сопряженные с ними гидрологические и биотические условия) в короткие критические периоды жизненного цикла, в частности, при формировании очередных генераций и последующем росте молодежи [32].

С практической точки зрения закономерен вопрос – каковы последствия таких изменений в экосистеме для популяций мезопелагических рыб-планктофагов? На первый взгляд они очевидны. Увеличение количества рачкового планктона в годы благоприятные для гребневика должно также приводить и к лучшей кормовой обеспеченности нагула рыб, повышению их жирности и плодовитости. И наоборот, в годы благоприятные для медузы более

вероятным может быть некоторое ослабление этих популяций, в частности проявляющееся в снижении жирности и плодовитости особей. Действительно, жирность такого массового пелагического вида рыб как шпрот *Sprattus sprattus phalericus* (Risso), была минимальной при наиболее высокой за 18 лет скорости соматического роста *A. aurita* в 2006 г. [33; 34]. Кроме того, в последние годы при явной тенденции к измельчанию медуз, в море возросло количество ихтиопланктона – больше стало не только икры и личинок, но и активно нерестующих видов [3]. Тем не менее, пока, по-видимому, преждевременно проводить параллель между различиями в скорости роста массовых видов желетелого макропланктона и развитием популяций рыб-планктофагов, уже потому, что последние формируются в течение нескольких (обычно – 3-х-4-х) лет жизни, иногда контрастных по своим условиям.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, несмотря на близкую термотолерантность и сопоставимый состав мезопланктонных жертв гребневика *P. pileus* и медузы *A. aurita*, эти виды желетелых в Черном море отличаются разновекторными колебаниями скорости соматического роста, зависимыми от характера погоды в зимне-весенние месяцы. Субширотный перенос теплых воздушных масс, сопровождающийся усилением речного стока и циркуляции вод в море, приводит в конечном счете к увеличению скорости соматического роста *P. pileus*, субмеридиональное поступление холодного и сухого воздуха – к увеличению скорости роста у *A. aurita*. В обоих случаях на рост, скорее всего, влияет система трофических отношений, по-разному формирующаяся в зависимости от погоды в феврале-мае. Увеличению скорости роста гребневика способствует повышение биомассы рачкового зоопланктона, увеличению скорости роста медузы, судя по синхронному повышению биомассы флагеллат и хетогнат, – активизация микробальной трофической цепи. Необходимы дополнительные данные для понимания механизмов этого влияния и оценки микрозоопланктона и растворенного органического вещества, как возможного источника пищи медузы.

#### БЛАГОДАРНОСТЬ

Работа подготовлена по теме № АААА-А18-118021490093-4 государственного задания ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН» а также гранту РФФИ №18-44-920022

#### ACKNOWLEDGMENT

The studies were conducted under the State Project of «А. О. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS» No. АААА-А18-118021490093-4 and the grant No. 18-44-920022 from the Russian Foundation for Basic Research.

#### БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Mutlu E., Bingel F. Distribution and abundance of ctenophores and their zooplankton food in the Black Sea. I.

- Pleurobrachia pileus* // Marine Biology. 1999. V. 135. Iss. 4. P. 589-601. DOI: 10.1007/s002270050660
2. 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.
3. Riisgård H.U., Goldstein J., Lundgreen K., Luskow F. Jellyfish and Ctenophores in the Environmentally Degraded Limfjorden (Denmark) During 2014 - Species Composition, Population Densities and Predation Impact // Fisheries and Aquaculture Journal. 2015. V. 6. Iss. 3. 137 p. DOI: 10.4172/2150-3508.1000137
4. Vinogradov M.E., Shushkina E.A., Mikaelyan A.S., Nezlin N.P. Temporal (seasonal and interannual) changes of ecosystem of the open waters of the Black Sea // Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies. Eds. Besiktepe S., Unluata U., Bologa A.S. Dordrecht et al.: Kluwer Acad. Publ. 1999. NATO ASI Series V. 56. P. 109-129.
5. Daufresne M., Lengfellner K., Sommer U. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2009. V. 106. Iss. 31. P. 12788-12793. DOI: 10.1073/pnas.0902080106
6. Condon R.H., Duarte C.M., Pitt K.A., Robinson K.L., Lucas C.H., Sutherland K.R., Mianzan H.W., Bogeberg M., Purcell J.E., Decker M.B., Uye S., Madin L.P., Brodeur R.D., Haddock S.H.D., Malej A., Parry G.D., Eriksen E., Quinones J., Acha M., Harvey M., Arthur J.M., Graham, W.M. Recurrent jelly fish blooms are a consequence of global oscillations // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2013. V. 110. Iss. 3. P. 1000-1005. DOI: 10.1073/pnas.1210920110
7. Kogovšek T., Vodopivec M., Raicich F., Uye S., Malej A. Comparative analysis of the ecosystems in the northern Adriatic Sea and the Inland Sea of Japan: Can anthropogenic pressures disclose jellyfish outbreaks? // Science of the Total Environment. 2018. V. 626. P 982-994. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2018.01.011
8. Stanev E.V., Peneva E., Chtirkova B. Climate change and regional ocean water mass disappearance: Case of the Black Sea // Journal of Geophysical Research: Oceans. 2019. V. 124. Iss. 7. P. 4803-4819. DOI: 10.1029/2019JC015076
9. Mutlu E. Recent distribution and size structure of gelatinous organisms in the southern Black Sea and their interactions with fish catches // Marine Biology. 2009. V. 156. P. 935-957. DOI: 10.1007/s00227-009-1139-8
10. 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. V. 53. Iss. 6. P. 676-685. DOI: 10.1134/S0001437013060015
11. 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. 2018. V. 9. Iss. 1. P. 86-93. DOI: 10.1134/S2075111718010071
12. Заика В.Е. Аллометрия скоростей роста, питания и метаболизма гребневиков и медуз // Экология моря. 2002. Т. 59. С. 42-47.

13. Oguz T., Velikova V., Cociasu A., Korchenko A. The state of eutrophication // State of the Environment of the Black Sea (2001-2006/7). Ed. by T. Oguz. Publ. of the Comm. on the Protection of the Black Sea against Pollution (BSC). Istanbul, 2008. P. 83-112.
14. Dolinaj D., Leščešen I., Pantelić M., Urošev M., Milijašević Joksimović D. Danube River Discharge at Bezdan Gauging Station (Serbia) and its correlation with Atmospheric Circulation Patterns // *Geographica Pannonica*. V. 23. Iss. 1. P. 14-22. DOI: 10.5937/gp23-18514
15. Oguz T., Dippner J.W., Kaymaz Z. Climatic regulation of the Black Sea hydro-meteorological and ecological properties at interannual-to-decadal time scales // *Journal of Marine Systems*. 2006. V. 60. Iss. 3-4. P. 235-254. DOI: 10.1016/j.jmarsys.2005.11.011
16. Иванов В.А., Белокопытов В.Н. Океанография Черного моря. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2013. 210 с.
17. Krichak S.O., Kishcha P., Alpert P. Decadal trends of main Eurasian oscillations and the Eastern Mediterranean precipitation // *Theoretical and Applied Climatology*. 2002. V. 72. P. 209-220. DOI: 10.1007/s007040200021
18. Lynam C.P., Hay S.J., Brierley A.S. Interannual variability in abundance of North Sea jellyfish and links to the North Atlantic Oscillation // *Limnology and Oceanography*. 2004. V. 49. P. 637-643. DOI: 10.4319/lo.2004.49.3.0637
19. Walraven L.V., Langenberg V.T., Dapper R., Witte J.Ij., Zuur A.F., van der Veer H.W. Long-term patterns in 50 years of scyphomedusae catches in the western Dutch Wadden Sea in relation to climate change and eutrophication // *Journal of Plankton Research*. 2015. V. 37. Iss. 1. P. 151-167. DOI: 10.1093/plankt/fbu088
20. Costello J.H., Colin S.P. Morphology, fluid motion and predation by the scyphomedusa *Aurelia aurita* // *Marine Biology*. 1994. V. 121. P. 327-334. DOI: 10.1007/BF00346741
21. 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. V. 61. Iss. 1. P. 33-46. DOI: 10.21411/CBM.A.96DD01AA
22. 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. V. 350. P. 153-174. DOI: 10.3354/meps07093
23. Stoecker D., Michaels A.E., Davis L.H. Grazing by the jellyfish, *Aurelia aurita*, on microzooplankton // *Journal of Plankton Research*. 1987. V. 9. Iss. 5. P. 901-915. DOI: 10.1093/plankt/9.5.901
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. V. 151. P. 827-841. DOI: 10.1007/s00227-006-0503-1
25. Turk V., Lučić D., Flander-Putrlle V., Malej A. Feeding of *Aurelia* sp. (Scyphozoa) and links to the microbial food web // *Marine Ecology*. 2008. V. 29. P. 1-11. DOI: 10.1111/j.1439-0485.2008.00250.x
26. Zoccarato L., Celussi M., Pallavicini A., Umani S.F. *Aurelia aurita* Ephyrae Reshape a Coastal Microbial Community // *Frontiers in Microbiology*. 2016. V. 7. Article 749. DOI: 10.3389/fmicb.2016.00749
27. Skikne S.A., Sherlock R.E., Robison B.H. Uptake of dissolved organic matter by ephyrae of two species of scyphomedusae // *Journal of Plankton Research*. 2009. V. 31. N 12. P. 1563-1570. DOI: 10.1093/plankt/fbp088
28. Aytan U., Feyzioglu A.M., Valente A., Agirbas E., Fileman E. S. Microbial plankton communities in the coastal southeastern Black Sea: biomass, composition and trophic interactions // *Oceanologia*. 2018. V. 60. Iss. 2. P. 139-152. DOI: 10.1016/j.oceano.2017.09.002
29. Ducklow H.W., Hansell D.A., Morgan J.A. Dissolved organic carbon and nitrogen in the Western Black Sea // *Marine Chemistry*. 2007. V. 105. P. 140-150. DOI: 10.1016/j.marchem.2007.01.015
30. Casanova J.-P., Barthélémy R.-M., Duvert M., Faure E. Chaetognaths feed primarily on dissolved and fine particulate organic matter, not on prey: implications for marine food webs // *Hypotheses in the Life Sciences*. 2012. V. 2. Iss. 1. P. 20-29.
31. Pomeroy L.R., Williams P.J. leB., Azam F., Hobbie J.E. The Microbial Loop // *Oceanography*. 2007. V. 20. N 2. P. 28-33. DOI: 10.5670/oceanog.2007.45
32. Höhn D.P., Lucas C.H., Thatje S. Respiratory response to temperature of three populations of *Aurelia aurita* polyps in northern Europe // *PLoS ONE*. 2017. V. 12. Iss. 5. e0177913. DOI: 10.1371/journal.pone.0177913
33. Shulman G.E., Nikolsky V.N., Yuneva T.V., Yunev O.A., Bat L., Kideys A.E. Influence of global climatic changes and regional anthropogenic factors on the Black Sea sprat and anchovy condition. 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. 273-298.
34. Аннинский Б.Е., Игнатьев С.М., Финенко Г.А., Дацук Н.А. Желетельный макропланктон открытой пелагиали и шельфа Черного моря: распределение осенью 2016 г. и межгодовые изменения биомассы и численности // *Морской биологический журнал*. 2019. Т. 4. N 3. С. 3-14. DOI: 10.21072/mbj.2019.04.3.01
35. Klimova T., Podrezova P. Seasonal distribution of the Black Sea ichthyoplankton near the Crimean Peninsula // *Regional Studies in Marine Science*. 2018. V. 24. P. 260-269. DOI: 10.1016/j.rsma.2018.08.013

## REFERENCES

- Mutlu E., Bingel F. Distribution and abundance of ctenophores and their zooplankton food in the Black Sea. I. *Pleurobrachia pileus*. *Marine Biology*, 1999, vol. 135, iss. 4, pp. 589-601. DOI: 10.1007/s002270050660
- 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, pp. 99-160.
- Riisgård H.U., Goldstein J., Lundgreen K., Luskow F. Jellyfish and Ctenophores in the Environmentally Degraded Limfjorden (Denmark) During 2014 - Species Composition, Population Densities and Predation Impact. *Fisheries and Aquaculture Journal*, 2015, vol. 6, iss. 3, 137 p. DOI: 10.4172/2150-3508.1000137
- Vinogradov M.E., Shushkina E.A., Mikaelyan A.S., Nezlin N.P. Temporal (seasonal and interannual) changes

- of ecosystem of the open waters of the Black Sea. Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies. Eds. Besiktepe S., Unluata U., Bologa A.S. Dordrecht et al.: Kluwer Acad. Publ., 1999, NATO ASI Series, vol. 56, pp. 109-129.
5. Daufresne M., Lengfellner K., Sommer U. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, vol. 106, iss. 31, pp. 12788-12793. DOI: 10.1073/pnas.0902080106
  6. Condon R.H., Duarte C.M., Pitt K.A., Robinson K.L., Lucas C.H., Sutherland K.R., Mianzan H.W., Bogeberg M., Purcell J.E., Decker M.B., Uye S., Madin L.P., Brodeur R.D., Haddock S.H.D., Malej A., Parry G.D., Eriksen E., Quinones J., Acha M., Harvey M., Arthur J.M., Graham, W.M. Recurrent jelly fish blooms are a consequence of global oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2013, vol. 110, iss. 3, pp. 1000-1005. DOI: 10.1073/pnas.1210920110
  7. Kogovšek T., Vodopivec M., Raicich F., Uye S., Malej A. Comparative analysis of the ecosystems in the northern Adriatic Sea and the Inland Sea of Japan: Can anthropogenic pressures disclose jellyfish outbreaks? *Science of the Total Environment*, 2018, vol. 626, pp. 982-994. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2018.01.011
  8. Stanev E.V., Peneva E., Chtirkova B. Climate change and regional ocean water mass disappearance: Case of the Black Sea. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2019, vol. 124, iss. 7, pp. 4803-4819. DOI: 10.1029/2019JC015076
  9. Mutlu E. Recent distribution and size structure of gelatinous organisms in the southern Black Sea and their interactions with fish catches. *Marine Biology*, 2009, vol. 156, pp. 935-957. DOI: 10.1007/s00227-009-1139-8
  10. 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. DOI: 10.1134/S0001437013060015
  11. 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*, 2018, vol. 9, iss. 1, pp. 86-93. DOI: 10.1134/S2075111718010071
  12. Zaika V.E. Allometry of growth, feeding and metabolic rates in ctenophores and medusae. *Ekologiya morya* [Ecology of the sea]. 2002, vol. 59, pp. 42-47. (In Russian)
  13. Oguz T., Velikova V., Cociasu A., Korchenko A. The state of eutrophication. State of the Environment of the Black Sea (2001-2006/7). Ed. by T.Oguz. Publ. of the Comm. on the Protection of the Black Sea against Pollution (BSC), Istanbul, 2008, pp. 83-112.
  14. Dolinaj D., Leščešen I., Pantelić M., Urošev M., Milijašević Joksimović D. Danube River Discharge at Bezdán Gauging Station (Serbia) and its correlation with Atmospheric Circulation Patterns. *Geographica Pannonica*, vol. 23, iss. 1, pp. 14-22. DOI: 10.5937/gp23-18514
  15. Oguz T., Dippner J.W., Kaymaz Z. Climatic regulation of the Black Sea hydro-meteorological and ecological properties at interannual-to-decadal time scales. *Journal of Marine Systems*, 2006, vol. 60, iss. 3-4, pp. 235-254. DOI: 10.1016/j.jmarsys.2005.11.011
  16. Ivanov V.A., Belokopytov V.N. *Okeanografiya Chernogo morya* [Oceanography of the Black Sea]. Sevastopol, ECOSY-Gidrofizika Publ., 2013, 210 p. (In Russian)
  17. Krichak S.O., Kishcha P., Alpert P. Decadal trends of main Eurasian oscillations and the Eastern Mediterranean precipitation. *Theoretical and Applied Climatology*, 2002, vol. 72, pp. 209-220. DOI: 10.1007/s007040200021
  18. Lynam C.P., Hay S.J., Brierley A.S. Interannual variability in abundance of North Sea jellyfish and links to the North Atlantic Oscillation. *Limnology and Oceanography*, 2004, vol. 49, pp. 637-643. DOI: 10.4319/lo.2004.49.3.0637
  19. Walraven L.V., Langenberg V.T., Dapper R., Witte J.I., Zuur A.F., van der Veer H.W. Long-term patterns in 50 years of scyphomedusae catches in the western Dutch Wadden Sea in relation to climate change and eutrophication. *Journal of Plankton Research*, 2015, vol. 37, iss. 1, pp. 151-167. DOI: 10.1093/plankt/fbu088
  20. Costello J.H., Colin S.P. Morphology, fluid motion and predation by the scyphomedusa *Aurelia aurita*. *Marine Biology*, 1994, vol. 121, pp. 327-334. DOI: 10.1007/BF00346741
  21. 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. DOI: 10.21411/CBM.A.96DD01AA
  22. 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. DOI: 10.3354/meps07093
  23. Stoecker D., Michaels A.E., Davis L.H. Grazing by the jellyfish, *Aurelia aurita*, on microzooplankton. *Journal of Plankton Research*, 1987, vol. 9, iss. 5, pp. 901-915. DOI: 10.1093/plankt/9.5.901
  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, pp. 827-841. DOI: 10.1007/s00227-006-0503-1
  25. Turk V., Lučić D., Flander-Putrlje V., Malej A. Feeding of *Aurelia* sp. (Scyphozoa) and links to the microbial food web. *Marine Ecology*, 2008, vol. 29, pp. 1-11. DOI: 10.1111/j.1439-0485.2008.00250.x
  26. Zoccarato L., Celussi M., Pallavicini A., Umani S.F. *Aurelia aurita* Ephyrae Reshape a Coastal Microbial Community. *Frontiers in Microbiology*, 2016, vol. 7, article 749. DOI: 10.3389/fmicb.2016.00749
  27. Skikne S.A., Sherlock R.E., Robison B.H. Uptake of dissolved organic matter by ephyrae of two species of scyphomedusae. *Journal of Plankton Research*, 2009, vol. 31, no. 12, pp. 1563-1570. DOI: 10.1093/plankt/fbp088
  28. Aytan U., Feyzioglu A.M., Valente A., Agirbas E., Fileman E. S. Microbial plankton communities in the coastal southeastern Black Sea: biomass, composition and trophic interactions. *Oceanologia*, 2018, vol. 60, iss. 2, pp. 139-152. DOI: 10.1016/j.oceano.2017.09.002
  29. Ducklow H.W., Hansell D.A., Morgan J.A. Dissolved organic carbon and nitrogen in the Western Black Sea. *Marine Chemistry*, 2007, vol. 105, pp. 140-150. DOI: 10.1016/j.marchem.2007.01.015
  30. Casanova J.-P., Barthélémy R.-M., Duvert M., Faure E. Chaetognaths feed primarily on dissolved and fine particulate organic matter, not on prey: implications for marine food webs. *Hypotheses in the Life Sciences*, 2012, vol. 2, iss. 1, pp. 20-29.

31. Pomeroy L.R., Williams P.J. leB., Azam F., Hobbie J.E. The Microbial Loop. *Oceanography*, 2007, vol. 20, no. 2, pp. 28-33. DOI: 10.5670/oceanog.2007.45

36. Höhn D.P., Lucas C.H., Thatje S. Respiratory response to temperature of three populations of *Aurelia aurita* polyps in northern Europe. *PLoS ONE*, 2017, vol.12, iss. 5, e0177913. DOI: 10.1371/journal.pone.0177913

32. Shulman G.E., Nikolsky V.N., Yuneva T.V., Yunev O.A., Bat L., Kideys A.E. Influence of global climatic changes and regional anthropogenic factors on the Black Sea sprat and anchovy condition. 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, pp. 273-298.

33. Anninsky B.E., Ignatyev S.M., Finenko G.A., Datsyk N.A. Gelatinous macroplankton of the open pelagial and shelf of the Black Sea: distribution in in autumn 2016 and interannual changes in biomass and abundance. *Marine Biological Journal*, 2019, vol. 4, no. 3, pp. 676-685. (In Russian)

34. 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. DOI: 10.1016/j.rsma.2018.08.013

#### КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Борис Е. Аннинский обработал и систематизировал данные, предложил идею статьи, подготовил рукопись к публикации. Галина А. Финенко спланировала и организовала планктонные работы, а также внесла существенный вклад в содержание рукописи. Наталия А. Дацык принимала активное участие в сборе и обработке проб зоопланктона. Все авторы в равной степени несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

#### AUTHOR CONTRIBUTIONS

Boris E. Anninsky processed and systematized the data, proposed the idea of the article and prepared the manuscript for publication. Galina A. Finenko planned and organized plankton research and made a significant contribution to the content of the manuscript. Natalya A. Datsyk took an active part in the collection and processing of zooplankton samples. All authors are equally responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

#### NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

#### ORCID

Борис Е. Аннинский / Boris E. Anninsky <https://orcid.org/0000-0001-9614-9392>  
Галина А. Финенко / Galina A. Finenko <https://orcid.org/0000-0002-3303-0906>  
Наталия А. Дацык / Natalya A. Datsyk <https://orcid.org/0000-0002-8113-8786>