



УДК 593.8:574.7:583 (262.5)

Б. Е. Аннинский<sup>1</sup>, канд. биол. наук, с.н.с., Ф. Тимофте<sup>2</sup>, н.с.

<sup>1</sup>Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

<sup>2</sup>Национальный институт морских исследований и развития (NIMRD), Констанца, Румыния

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА В ЗАПАДНОМ СЕКТОРЕ ЧЁРНОГО МОРЯ В ОКТЯБРЕ 2005 г.

Проанализировано распределение и обилие массовых видов макро- и мезопланктона в западной части Чёрного моря в октябре 2005 г. Среди желетелого макропланктона *Aurelia aurita* и *Beroe ovata* преобладали по биомассе в шельфовых районах моря ( $528$  и  $15$  г м<sup>-2</sup>, соответственно), а *Mnemiopsis leidyi* и *Pleurobrachia pileus* – на глубинных станциях ( $76$  и  $22$  г м<sup>-2</sup>, соответственно). Суммарная биомасса мезопланктона в зоне шельфа составляла в среднем  $5.75 \pm 1.35$  г м<sup>-2</sup>, в районе континентального склона –  $10.47 \pm 4.19$  г м<sup>-2</sup>, в глубинной части моря –  $10.01 \pm 4.70$  г м<sup>-2</sup>. При исключении из расчётов сагитты и ночесветки биомасса мезопланктона возрастала в направлении от шельфа ( $3.99 \pm 0.91$  г м<sup>-2</sup>) к открытому морю ( $8.72 \pm 1.25$  г м<sup>-2</sup>). Показано, что основной причиной вариабельности состава и обилия зоопланктона в Чёрном море является хищнический пресс гребневиков. Согласно многолетним данным, между биомассой *M. leidyi* и биомассой многих объектов его хищничества существует обратная зависимость, которая может быть подтверждена статистически.

**Ключевые слова:** желетельный макропланктон, мезопланктон, гребневики-вселенцы, видовой состав, горизонтальное распределение, многолетняя динамика биомассы, Чёрное море

В последние десятилетия сообщества зоопланктона Чёрного моря претерпели катастрофические изменения, затронувшие таксономический состав и количественные характеристики многих натурализовавшихся в этом море видов. Считается, что эти изменения были обусловлены рядом климатических, гидрологических и антропогенных (загрязнение, эвтрофирование, рыболовство, судоходство) факторов, оказавших на экосистему моря особенно сильное влияние. Проникновение в Чёрное море гребневика *Mnemiopsis leidyi*, произошедшее с балластными водами судов в конце 80-х годов прошлого столетия, привело к практически полному или локальному исчезновению некоторых обычных видов (*Oithona nana*, *Paracalanus parvus*, *Oicopleura dioica*) и общему оскудению кормового (без желетелых форм) зоопланктона [4, 9, 17]. Не выдержав

конкуренции с *M. leidyi*, ранее доминирующая среди желетелых хищников сцифомедуза *Aurelia aurita* утратила лидирующие позиции: её биомасса сократилась, максимальные размеры купола особей заметно уменьшились. Одновременно сократились запасы пелагических рыб-планктофагов [23, 29]. В итоге вся система трофических связей в экосистеме эпипелагиали преобразилась с учётом нового вектора трансформации энергии, определяемого пищевыми потребностями популяции *M. leidyi* [5].

Второй гребневик-вселенец – *Beroe ovata* впервые был замечен в Чёрном море в 1997 г., а уже через два года наблюдалось его массовое появление в различных районах моря [22, 25, 30]. Рост популяции *B. ovata*, питающегося исключительно другими видами гребневиков, в какой-то мере ограничил экспансию *M. leidyi*, и как следствие, активизировал

процессы реанимации угнетённых планктонных сообществ. Для численности и биомассы, а также видового состава зоопланктона в последующие годы стали заметны очевидные тенденции к увеличению. Однако такое заключение было сделано преимущественно по результатам мониторинговых исследований зоопланктона в отдельных бухтах и прилегающих к ним небольших участках прибрежного шельфа [14, 15, 18]. Сообщества открытой части моря, представленные в основном холодолюбивыми видами с доминированием копеподы *Calanus euxinus*, в эти годы оставались практически неизученными. Последние данные о состоянии зоопланктона в центральных районах моря были получены еще в «до-беройный» период [5, 10].

Этот вакуум в какой-то мере устраняют исследования зоопланктона западной части Чёрного моря, проведённые в рейсе НИС «Владимир Паршин» осенью 2005 г. Основная цель проводимых в рейсе работ – оценка текущего состояния популяций желетелых хищников и массовых мезопланктонных организмов, а также особенностей функционирования пелагической экосистемы, определяющих это состояние в настоящий момент. Ниже обсуждаются некоторые результаты этих исследований.

**Материал и методы.** Исследования зоопланктона проводили 6 – 14 октября 2005 г. на 32 станциях в западном секторе Чёрного моря (41°14-46°06 N и 28°38-32°30 E). Сбор проб осуществляли безотносительно ко времени суток с использованием стандартных планктонных сетей (ДЖОМ и Джели), которыми делали вертикальные ловы от дна или верхней границы сероводородной зоны (соответствующей плотностному горизонту  $\sigma_t = 16.2$ ) до поверхности. Положение плотностного градиента определяли предварительно после глубинного зондирования эпипелагических горизонтов (до 300 м) STD зондом (Seabird). В зависимости от района исследований пробы планктона отбирали в широком диапазоне тем-

пературы (14.4 – 21.1°C) и солёности (15.6 – 19.5‰) морской воды до глубины 25 – 170 м. Желетелый макропланктон отлавливали преимущественно сетью ДЖОМ (входной диаметр 80 см, ячей 300 мкм) (25 проб), для сбора проб мезопланктона использовали сеть Джели (входной диаметр 36 см, ячей 112 мкм) (18 проб). Вместе с тем, поскольку работы обеими сетями проводились лишь на 11 станциях, данные альтернативных ловов на всех других станциях также были включены в итоговые оценки численности и биомассы организмов с учётом эмпирически полученных поправок на сравнительную уловистость сетями всех массовых видов зоопланктона.

В отличие от ранее проведённых исследований [9, 10, 17] мы не получили достоверных различий в уловистости медуз и гребневиков обоими орудиями лова ( $p > 0.05$ ). Соответственно данные сети Джели по численности и биомассе желетелых видов были включены в итоговые расчёты без какой-либо коррекции по отношению к сети ДЖОМ. Во втором случае при пересчёте численности и биомассы мезопланктона от сети ДЖОМ к сети Джели получены следующие коэффициенты сравнительной уловистости (табл. 1).

Пробы крупного желетелого макропланктона ( $> 5$  мм) обрабатывали в рейсе немедленно после их отбора. Диаметр купола медуз (расстояние между статоцистами) и орально-аборальное расстояние гребневиков измеряли с точностью до 1 мм в момент максимального расслабления особей на градуированной стеклянной пластине. Массу их тела находили, используя ранее установленные линейно-весовые соотношения (табл. 2). Оставшуюся после удаления крупных особей часть пробы фиксировали забуференным боратами 4% раствором формалина и позже анализировали под микроскопом на наличие и видовой состав мелких желетелых организмов, а также мезопланктона.

Табл. 1 Коэффициенты сравнительной уловистости (k, k\*) сетей ДЖОМ и Джеди (ДЖОМ/Джеди) для некоторых массовых представителей макро- и мезопланктона Чёрного моря (октябрь, 2005 г.)

Table 1 Comparative catchability coefficients (k, k\*) of JOM and Jedy plankton nets (JOM/Jedy) for some mass species of macro- and mesoplankton in the Black Sea (October, 2005)

Вид	k (по биомассе)	k* (по численности)	n
<i>Aurelia aurita</i>	1.28	0.60	6
<i>Beroe ovata</i>	0.93	0.35	6
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	0.79	0.53	6
<i>Pleurobrachia pileus</i>	0.81	1.46	6
<i>Acartia clausi</i> и <i>A. tonsa</i>	0.44	0.26	11
<i>Calanus euxinus</i>	1.15	0.50	8
<i>Centropages ponticus</i>	0.23	0.15	8
<i>Paracalanus parvus</i>	0.06	0.04	11
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	0.57	0.33	7
<i>Penilia avirostris</i>	0.39	0.39	10
<i>Oikopleura dioica</i>	0.05	0.05	7
<i>Sagitta setosa</i>	0.65	0.33	11

Табл. 2 Зависимость сырого веса (WW, мг) от размеров тела (D, L, мм) у четырех видов желетелого макропланктона Чёрного моря

Table 2 Wet weight-length relationships (WW, mg; D, L, mm) for four species of gelatinous macroplankton from the Black Sea

Вид	Уравнение	Размерный диапазон, мм	r	Ссылка
<i>Aurelia aurita</i>	$WW=0.053 D^{2.98}$	2-247	0.99	[21]
<i>Beroe ovata</i>	$WW=0.85 L^{2.47}$	10-120	0.96	[19]
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	$WW=1.31 L^{2.49}$	5-70	0.99	[19]
<i>Pleurobrachia pileus</i>	$WW=0.682 L^{2.52}$	3-25	-	[28]

Пробы мезопланктона, собранные сетью Джеди, фиксировали таким же 4% раствором формалина. Позже их просматривали под микроскопом в лабораторных условиях, исследуя, по возможности, видовой и размерно-возрастной (для Copepoda) состав организмов. Для перехода от размерных характеристик особей к единицам их биомассы использовали известные для черноморских видов размерно-весовые соотношения [12].

При сопоставлении данных рейса с материалами других исследований мы не вносили каких-либо поправочных коэффициентов, корректирующих результаты сетных ловов относительно данных подводных наблюдений [16, 31] или оценок реальной фильтрации гидрологическими вертушками [9, 10]. Более того, для унификации расчётов различных исследований при изучении многолетних трендов биомассы,

все данные по биомассе желетелого планктона были реставрированы до исходных величин, определяемых уловистостью сети ДЖОМ, а по биомассе мезопланктона – сети Джеди. В этой связи заметим, что все обсуждаемые величины численности и биомассы зоопланктона в действительности могут быть в 2 – 3 раза выше тех, которые принимаются в настоящей работе.

**Результаты.** Желетелый макропланктон. В период исследований в западной части Чёрного моря обнаружено 4 вида представителей желетелого макропланктона: 3 вида гребневиков (*Beroe ovata*, *Mnemiopsis leidyi* и *Pleurobrachia pileus*) и один – сцифомедуза *Aurelia aurita* (табл. 3). Единичные экземпляры другой сцифомедузы (*Rhizostoma pulmo*), хотя и наблюдались в редких случаях с борта судна, в пробах ни разу не отмечены. 3 вида гидромедуз (*Campanularia johnstoni*, *Coryne tubulosa*,

*Rathkea octopunctata*), также иногда причисляемых к макропланктону [9] и выловленных в

районе северо-западного шельфа, мы исключаем из обсуждения, считая их второстепенными.

Табл. 3. Численность и биомасса желетелого макропланктона в западной части Чёрного моря в октябре 2005 г. ( $\pm$  ошибка определения)

Table 3 The number and biomass of gelatinous macroplankton in the western Black Sea in October 2005 ( $\pm$  SE)

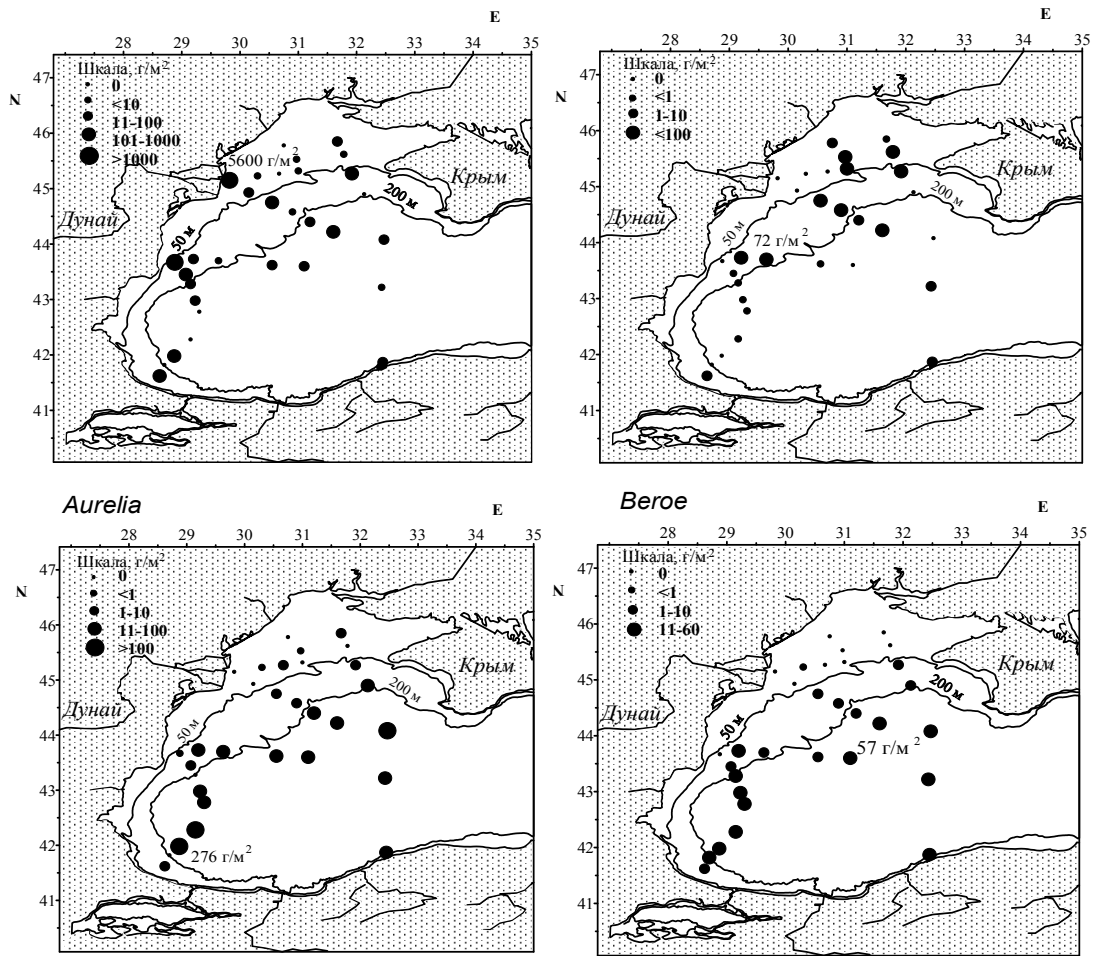
Вид	Шельф (глубины <50 м), n = 11		Континентальный склон (глубины 50<200 м), n = 9		Глубинные районы (глубины >200 м), n = 12	
	экз. м <sup>-2</sup>	г м <sup>-2</sup>	экз. м <sup>-2</sup>	г м <sup>-2</sup>	экз. м <sup>-2</sup>	г м <sup>-2</sup>
<i>Aurelia aurita</i>	12 $\pm$ 5	528 $\pm$ 507	20 $\pm$ 6	291 $\pm$ 180	8 $\pm$ 2	44 $\pm$ 15
<i>Beroe ovata</i>	5 $\pm$ 3	15 $\pm$ 7	2 $\pm$ 1	15 $\pm$ 8	3 $\pm$ 1	4 $\pm$ 3
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	4 $\pm$ 2	2 $\pm$ 1	16 $\pm$ 3	16 $\pm$ 7	26 $\pm$ 5	76 $\pm$ 22
<i>Pleurobrachia pileus</i>	3 $\pm$ 2	0.2 $\pm$ 0.2	66 $\pm$ 15	8 $\pm$ 2	131 $\pm$ 22	22 $\pm$ 4

Вследствие обычно мозаичного распределения, наблюдаемого у желетелых видов, их общая численность варьировала в море от единичных экземпляров до ~400 экз. м<sup>-2</sup>, биомасса – от <1 до 5600 г м<sup>-2</sup>. Общая численность желетелого макропланктона возрастала в направлении от шельфовой зоны моря к его глубинной части; для биомассы прослеживалась обратная тенденция. И по численности, и по биомассе в шельфовых районах моря преобладали *A. aurita* и *B. ovata*, тогда как на глубинных станциях более массовыми были *M. leidyi* и *P. pileus*. Наряду с этим, в пространственном распределении каждого из видов можно выделить свои особенности, обусловленные, по-видимому, трофическими взаимосвязями и многими факторами видовой экологии (рис. 1).

Распределение медузы *A. aurita* по акватории моря было крайне неоднородным. Максимальные величины биомассы этого вида (5600 г м<sup>-2</sup>) отмечены на распреснённой, с высоким уровнем эвтрофирования станции, находящейся на траверзе дельты Дуная, а также (~1700 г м<sup>-2</sup>) – в гидрологически неустойчивом районе континентального склона вблизи м. Калиакра. Вместе с тем, на отдельных станциях биомасса медузы в уловах не превышала 1 г м<sup>-2</sup>. При такой вариабельности данных наиболее вероятные значения биомассы *A. aurita* (опре-

делённые как геометрические средние) возрастали в направлении от шельфа (8.4 г м<sup>-2</sup>) к зоне континентального склона (30.0 г м<sup>-2</sup>) и глубинной части моря (34.3 г м<sup>-2</sup>). Эти величины близки к оценкам биомассы медузы (20.0 г м<sup>-2</sup>) по результатам исследований, проведённых приблизительно в то же время (20 сентября 2005 г.) на 3 станциях, находящихся в районе 50 м изобаты у юго-западного побережья Крыма [19]. Кроме того, несмотря на значительную вариабельность размеров купола особей, его диаметр у *A. aurita* на этих станциях ( $\pm\sigma$ ) (47.1  $\pm$  3.9 мм) в среднем был таким же ( $p > 0.05$ ; t-тест), как и по данным рейса во всём западном секторе моря (47.4  $\pm$  4.2 мм).

Гребневик *M. leidyi* встречался преимущественно в открытой глубинной части моря. Максимальная биомасса вида (276 г м<sup>-2</sup>) наблюдалась на станции западнее пролива Босфор. Причём только на двух станциях биомасса *M. leidyi* превышала 100 г м<sup>-2</sup>, а в большинстве случаев она не достигала 50 г м<sup>-2</sup>. Наиболее вероятные значения биомассы этого гребневика в мелководных, промежуточных и глубинных районах моря составляли: <1, 6.5 и 38.4 г м<sup>-2</sup>, соответственно. Средняя биомасса *M. leidyi* у побережья Крыма, составляющая в сентябре 2005 г. около 14.7 г м<sup>-2</sup>, была близка к этим данным.



*Mnemiopsis*

*Pleurobrachia*

Рис. 1 Биомасса и распределение желетелого макропланктона в западной части Чёрного моря в октябре 2005 г.  
 Fig. 1 The biomass and distribution of gelatinous macroplankton in the western Black Sea in October 2005

По существу таким же, как у *M. leidyi*, было горизонтальное распределение гребневика *P. pileus*. На станциях с глубинами >50 м между биомассой обоих видов обнаружена строгая зависимость ( $r^2 = 0.64$ ;  $p < 0.001$ ) (рис. 2). Однако на шельфе этот вид встречался ещё более редко, а в районах материкового склона и глубинной части моря его биомасса не превышала  $60 \text{ г м}^{-2}$  (максимальная величина в районе западной халистазы –  $57 \text{ г м}^{-2}$ ). В районах с глубинами >200 м распределение *P. pileus* было довольно однородным, соответственно средние величины его биомассы ( $22 \pm 4 \text{ г м}^{-2}$ ) оказались близки к наиболее вероятным её значениям ( $18.6 \text{ г м}^{-2}$ ).

Гребневик *B. ovata* массово встречался в октябре 2005 г., главным образом, в двух регионах: в мелководной северо-западной части моря, где биомасса этого вида иногда достигала  $66 \text{ г м}^{-2}$ , и в районе западного континентального склона, где для биомассы гребневика получены максимальные величины ( $72 \text{ г м}^{-2}$ ). Тем не менее, единичные особи *B. ovata* отмечались в пробах повсеместно. Мы не обнаружили какой-либо корреляции ( $p > 0.05$ ) между биомассой *B. ovata* и биомассой двух других гребневиков Чёрного моря.

Мезопланктон. Состав мезопланктона в период исследований можно считать довольно типичным для середины осени. При общем

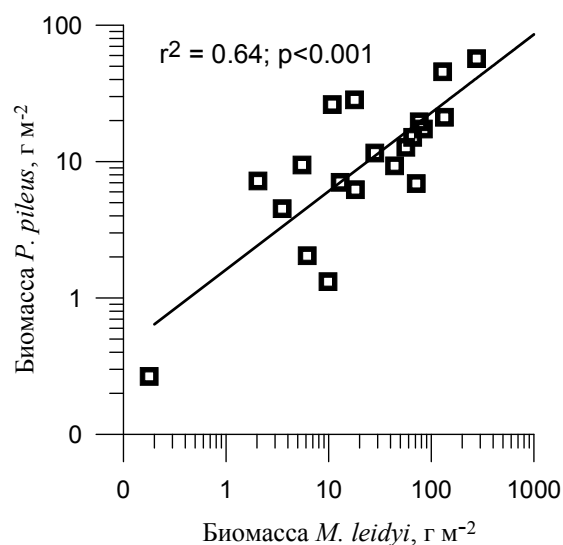


Рис. 2 Связь между биомассой гребневиков *M. leidy* и *P. pileus* в западной части Чёрного моря в октябре 2005 г.

Fig. 2 Relationship between biomass of *M. leidy* and *P. pileus* in the western Black Sea in October 2005

преобладании копепоид *Calanus euxinus*, *Pseudocalanus elongatus* и *Acartia clausi* ещё хорошо заметно присутствие ряда теплолюбивых видов (*Centropages ponticus*, *Pantella mediterranea*, *Penilia avirostris*, *Pseudoevadne tergestina*, *Pleopis polyphemoides*), иногда также образующих значительную численность и биомассу (табл. 4). Об этом же, по-видимому, говорит достаточно большое разнообразие отмеченных в пробах организмов, в числе которых только среди планктонных ракообразных обнаружены представители почти всех основных отрядов – Cladocera, Calanoida, Cyclopoida, Harpacticoida, Monstrilloida, Mysidacea, Cumacea и Amphipoda.

Копепоиды *A. clausi* (~93 %) и *A. tonsa* (~7 %) преобладали по численности среди всех прочих видов, независимо от района исследований. Однако по биомассе их доминирование сохранялось лишь в границах шельфа (рис. 3), в зоне континентального склона по этому показателю лидировали сагитты, а в глубоководной части моря – *C. euxinus*, биомасса которого составляла здесь в среднем около 62% биомассы всего мезопланктона. В то же время на шельфе

и в зоне континентального склона биомасса калянуса была незначительной. Другой холодолюбивый вид – *P. elongatus* также встречался преимущественно в глубоководных районах моря, где по численности уступал лишь акартии, а по биомассе (иногда, до  $2.51 \text{ г м}^{-2}$ ) – сагитте и калянусу. В отличие от калянуса этот вид глубже проникал в шельфовую часть моря. Тепловодный *C. ponticus*, наоборот, встречался, главным образом, на шельфе, где в отдельных случаях достигал весьма значительной биомассы  $\sim 0.48 \text{ г м}^{-2}$ . Крупная нейстонная копепоид *Pantella mediterranea* в единичных экземплярах была выловлена на 8 станциях из 30-ти, преимущественно в центральных районах моря и вблизи побережья Крыма.

В отношении мелких копепоид, на наш взгляд, примечательно то, что почти исчезнувший с появлением мнемииописа *P. parvus* в больших или меньших количествах встречался на каждой из планктонных станций, иногда достигая при этом биомассы до  $0.98 \text{ г м}^{-2}$ . Вместе с тем, из Cyclopoida только *Oithona similis* при общей биомассе, не превышающей  $0.07 \text{ г м}^{-2}$ , была отмечена в пробах, собранных преимущественно в глубоководной части моря. Второй, ранее обычной оитоны (*O. nana*), исчезнувшей с массовым развитием в море *M. leidy*, не было обнаружено ни в одной из проб.

Из 4 представителей Cladocera (*Evadne spinifera*, *P. avirostris*, *P. polyphemoides*, *P. tergestina*), встреченных, в основном, в северо-западной части моря, *P. avirostris* и по численности, и по биомассе составляла около 90% всех особей. В период исследований биомасса этого вида в отдельных случаях была близка к  $2 - 5 \text{ г м}^{-2}$  и на шельфе в среднем превышала  $1 \text{ г м}^{-2}$ . Однако в глубоководных районах моря кладоцеры встречались единично и не на всех станциях.

Ещё одной характерной особенностью полученного материала, по-видимому, следует

Табл. 4 Численность и биомасса некоторых видов и групп мезопланктона в западной части Чёрного моря в октябре 2005 г. ( $\pm$  ошибка определения).

Table 3 The numbers and biomass of some species and groups of mesoplankton in the western Black Sea in October 2005 ( $\pm$  SE)

Виды и группы мезопланктона	Шельф (глубины <50 м), n = 11		Континентальный склон (глубины 50<200 м), n = 9		Глубинные районы (глубины >200 м), n = 12	
	экз. м <sup>-2</sup>	г м <sup>-2</sup>	экз. м <sup>-2</sup>	г м <sup>-2</sup>	экз. м <sup>-2</sup>	г м <sup>-2</sup>
<i>Acartia clausi</i> и <i>A. tonsa</i>	119300 $\pm$ 27500	1.96 $\pm$ 0.45	112020 $\pm$ 38490	1.88 $\pm$ 0.64	62300 $\pm$ 11810	0.97 $\pm$ 0.20
<i>Calanus euxinus</i>	220 $\pm$ 120	0.01 $\pm$ 0.01	2460 $\pm$ 490	0.32 $\pm$ 0.08	20170 $\pm$ 3670	6.19 $\pm$ 1.11
<i>Centropages ponticus</i>	3680 $\pm$ 1500	0.11 $\pm$ 0.05	1490 $\pm$ 790	0.04 $\pm$ 0.02	890 $\pm$ 400	0.02 $\pm$ 0.01
<i>Oithona similis</i>	230 $\pm$ 230	<0.01	325 $\pm$ 140	<0.01	5300 $\pm$ 1320	0.02 $\pm$ 0.01
<i>Paracalanus parvus</i>	28430 $\pm$ 10100	0.30 $\pm$ 0.11	13640 $\pm$ 2440	0.14 $\pm$ 0.02	17740 $\pm$ 4830	0.17 $\pm$ 0.05
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	650 $\pm$ 560	0.01 $\pm$ 0.01	13070 $\pm$ 3800	0.35 $\pm$ 0.10	36000 $\pm$ 8050	1.05 $\pm$ 0.20
<i>Penilia avirostris</i>	32140 $\pm$ 13100	1.13 $\pm$ 0.46	6570 $\pm$ 2570	0.23 $\pm$ 0.09	420 $\pm$ 180	0.01 $\pm$ 0.01
<i>Noctiluca scintillans</i>	<10	<0.01	30240 $\pm$ 17540	1.97 $\pm$ 1.14	2350 $\pm$ 690	0.15 $\pm$ 0.04
<i>Oikopleura dioica</i>	8720 $\pm$ 2650	0.29 $\pm$ 0.09	28860 $\pm$ 15500	0.95 $\pm$ 0.51	7520 $\pm$ 2200	0.25 $\pm$ 0.07
<i>Sagitta setosa</i>	15050 $\pm$ 3400	1.65 $\pm$ 0.50	10210 $\pm$ 3690	4.26 $\pm$ 2.87	4750 $\pm$ 990	1.12 $\pm$ 0.27
Суммарный мезопланктон	219110 $\pm$ 48170	5.75 $\pm$ 1.41	241100 $\pm$ 78640	10.47 $\pm$ 4.45	161020 $\pm$ 20640	10.01 $\pm$ 1.36
Нежелетельный мезопланктон*	204060 $\pm$ 45250	3.99 $\pm$ 0.95	200650 $\pm$ 64130	4.11 $\pm$ 1.28	153920 $\pm$ 20280	8.72 $\pm$ 1.25

\* без ноктилюки и сагитты

считать обилие в пробах хетогнат и аппендикулярий (*O. dioica*). Независимо от района исследований, биомасса *S. setosa* (или, по некоторым сведениям, двух близких видов) составляла существенную часть (в среднем ~19%) биомассы всего мезопланктона. Особенно крупные скопления этого вида встречены в области континентального склона, где на отдельных станциях (в частности, у м. Калиакра) биомасса *S. setosa* (~25 г м<sup>-2</sup>) была вполне сопоставимой с биомассой гребневиков или медузы *A. aurita*. Вместе с тем, значительные скопления *S. setosa* также иногда отмечались на шельфе (до ~5 г м<sup>-2</sup>) и в глубинных районах моря (до ~3 г м<sup>-2</sup>). В целом не выявлено какого-

либо определённого тренда в горизонтальном распределении этого вида. То же самое, по видимому, справедливо в отношении *O. dioica*, распределение которой было довольно однородным при средних значениях биомассы >1 г м<sup>-2</sup>.

В отличие от сагитты и ойкоплеуры, ночесветка *N. scintillans* встречалась осенью, главным образом, в западной части моря и в меньших количествах – в центральных районах. Максимальные биомассы *N. scintillans* получены вблизи м. Калиакра (4.3 г м<sup>-2</sup>) и у Босфора (9.1 г м<sup>-2</sup>). На северо-западном шельфе этот вид в планктоне почти отсутствовал.

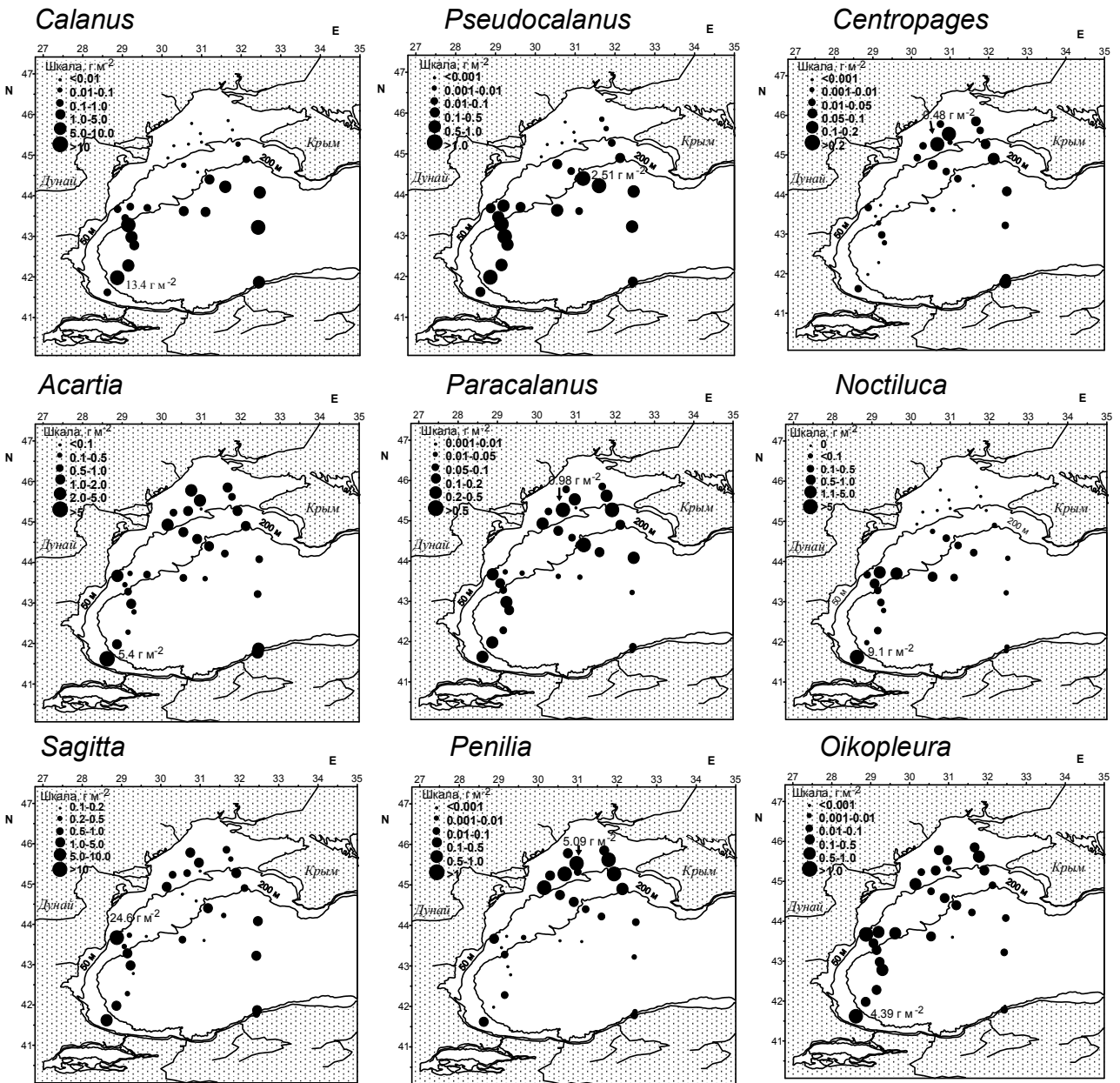


Рис 3. Биомасса и распределение доминирующих видов мезопланктона в западной части Чёрного моря в октябре 2005 г

Fig. 3 The biomass and distribution of dominated species of mesoplankton in the western Black Sea in October 2005

Суммарная биомасса мезопланктона в октябре 2005 г. составляла в среднем  $5.75 \pm 1.35 \text{ г м}^{-2}$  – в районе шельфа,  $10.47 \pm 4.19 \text{ г м}^{-2}$  – в области континентального склона и  $10.01 \pm 4.70 \text{ г м}^{-2}$  – в глубинной части моря. Однако без желательных форм (сагитты и ночесветки) прослеживается тенденция ( $p < 0.01$ ; t-test) к увеличению количества зоопланктона в направле-

нии от шельфа ( $3.99 \pm 0.91 \text{ г м}^{-2}$ ) к открытому морю ( $8.72 \pm 1.25 \text{ г м}^{-2}$ ).

**Обсуждение.** Имеется большое количество данных, указывающих на зависимость распределения зоопланктона Чёрного моря от многих климатических, гидрологических и антропогенных факторов [9, 11, 31]. Об этом же говорят некоторые особенности распределения



массовых планктонных видов, характерные для осени 2005 г. В частности, обнаружено, что скопления *A. aurita* чаще наблюдаются в районах интенсивного эвтрофирования вод (вблизи Босфора и дельты Дуная), а также ( $p < 0.05$ ) в районах антициклональных круговоротов и дивергенции течений. Похожие данные были получены для этой медузы в 1980 г. [8] и в летние месяцы 1991 – 1993 гг. [28]. С эвтрофированием, сопровождающимся ростом продукции бактерио- и микрозоопланктона в юго-западной части моря – от устья Дуная до Босфора [31], может быть связано и обилие в этих районах некоторых макро- и мезопланктонных хищников (*M. leidy*, *S. setosa*), а также организмов нижнего трофического уровня (*A. clausi*, *C. euxinus*, *N. scintillans*, *O. dioica*).

Поскольку этого никогда не отмечалось ранее, то в осеннем распределении гребневиков, прежде всего, привлекает внимание наличие положительной корреляции между биомассой тепловодного *M. leidy* и холодноводного *P. pileus*. Так как при наличии термоклина биотопы обитания и спектры питания указанных видов пересекаются незначительно [1], то маловероятно, что такой характер распределения был обусловлен общим источником пищи. Более правдоподобной причиной этого явления может быть пропорциональное выедание обоих видов гребневиком *B. ovata*. В то же время другие особенности распределения макро- и мезопланктона в октябре 2005 г. могли в какой-то мере быть следствием межвидовой конкуренции и хищничества *M. leidy*, *P. pileus* и медузы *A. aurita*. Результатом по-прежнему сильного влияния *M. leidy* на зоопланктон (преимущественно в летний период года), по-видимому, следует считать подавленное состояние популяций некоторых мелких копепод, таких как *O. similis* и *O. nana* (последняя была замечена в планктоне в 2000 – 2001 гг. [23]).

Известно, что, натурализовавшись в

Чёрном море, гребневик *M. leidy* занял практически вакантную экологическую нишу главного мезопланктонного хищника в биотопе с приповерхностными температурами в теплый период года  $> 20^\circ\text{C}$  [1]. При температуре  $\sim 26^\circ\text{C}$  функциональная активность этого вида близка к максимальной, что при наличии пищи стимулирует размножение и быстрый рост его популяции. Вследствие этого, весной из-за раннего прогревания моря в прибрежных районах, популяция *M. leidy* первоначально начинает развиваться в зоне шельфа. Последующее повышение температуры, течения и перемешивание водных масс обеспечивают постепенную экспансию гребневика в открытое море [27, 28]. При высокой продукции тепловодного мезо- и микрозоопланктона на шельфе, в неритической части моря биомасса *M. leidy* может быть особенно большой. Её рост до некоторых критических значений при тотальном характере распределения особей приводит к тому, что сообщество тепловодных организмов в этой части моря оказывается наиболее уязвимым. Вместе с тем и сам *M. leidy* в мелководных районах выедается быстрее и полнее в случае проникновения в зону шельфа такого тепловодного хищника как *B. ovata*.

Хищнический прессинг *B. ovata* хорошо иллюстрируют данные осеннего рейса НИС «Владимир Паршин». Также как это постоянно случается осенью у Севастополя [14, 15], в мелководном северо-западном районе моря в октябре 2005 г *B. ovata* почти полностью уничтожил популяцию *M. leidy*. Судя по остаточной биомассе *M. leidy* в зоне континентального склона и глубинной части моря, здесь выедание этого вида гребневиком *B. ovata* не было таким тотальным, как на шельфе, что, по-видимому, обусловлено температурной стратификацией водных масс. Мы не нашли какой-либо корреляции между биомассой или численностью *B. ovata* и соответствующими пока-

зателями обилия поедаемых им гребневиков (*M. leidy* и *P. pileus*). Это говорит о том, что популяция *B. ovata* в период роста развивалась и перераспределялась мозаично: в одних районах *B. ovata* мог только появиться, тогда как в других районах (северо-западной части моря – в период рейса) этот вид, почти полностью уничтожив *M. leidy*, уже испытывал недостаток пищи. Не только на шельфе, но и в открытом море популяции *M. leidy* и *P. pileus* пребывали осенью в несколько угнетённом состоянии. Хотя *P. pileus* обычно встречается ниже термоклина, температурный градиент, по-видимому, лишь снизил вероятность его выедания гребневиком *B. ovata*. Вместе с тем, нет доказательств того, что низкая биомасса *P. pileus* – результат исключительно хищнической активности *B. ovata*: до проникновения в Чёрное море гребневиков-вселенцев биомасса *P. pileus* также была сравнительно небольшой (<10 г м<sup>-2</sup>), в редких случаях достигая 50 – 60 г м<sup>-2</sup> [2, 6, 11, 17].

Начиная с 1988 г., биомасса *M. leidy* и *P. pileus*, настолько низкая, как в 2005 г., ни разу не наблюдалась осенью в глубинных районах моря (рис. 4). Снижение хищнического пресса гребневиков немедленно отразилось на состоянии всего мезопланктонного сообщества. Общая биомасса мезопланктона в октябре 2005 г. была близка к величинам, полученным для осенних месяцев в период до экспансии *M. leidy* (~10–20 г м<sup>-2</sup> – без *N. scintillans*) [7, 9, 17]. Существенно, что прирост биомассы отмечен почти у всех основных представителей мезопланктона (за исключением *N. scintillans* и *O. similis*) (рис. 5). Причём среди видов, особенно пострадавших от экспансии гребневика (*P. parvus*, *C. ponticus*, *O. dioica*, *S. setosa*), это произошло в большей степени. То же самое заметно для второстепенных видов. Копепода *P. mediterranea*, почти исчезнувшая из планктона с появлением *M. leidy*, в открытой части моря встречалась уже довольно регулярно.

Все эти события указывают на некоторую реанимацию планктонной экосистемы моря. Характер изменений в сообществах мезопланктона остаётся во многом зависимым (наряду со многими климатическими, гидрологическими и антропогенными факторами) от состояния популяций желетелых хищников. В случае ежесуточного выедания *M. leidy* около 10% биомассы мезопланктона, хищничество мнемнопсиса для многих видов становится угрожающим и их популяции могут подавляться. В районе крымского шельфа такое обычно наблюдается в июле – августе, но возможно и в другие месяцы [14].

Согласно многолетним данным, между биомассой *M. leidy* и биомассой многих объектов его хищничества существует обратная зависимость, которая может быть подтверждена статистически (рис. 6). В том, что характер связи обусловлен именно хищничеством гребневика, убеждают балансовые расчёты [1, 13, 18, 20, 26]. Детальные эколого-физиологические исследования показывают, что, например, для обеспечения пищевых потребностей *M. leidy* при его далеко нерекордной биомассе 100 г м<sup>-2</sup> (при метаболических тратах к энергетическому эквиваленту тела – 5 – 6 % сут<sup>-1</sup>, рацион ~100 кал сут<sup>-1</sup>) уже необходима биомасса мезопланктона >1 г м<sup>-2</sup> (продукция при биомассе 1 г м<sup>-2</sup> ~70 кал сут<sup>-1</sup>). Пресс хищничества *M. leidy* может быть сильнее вследствие выедания в эпипелагиали меропланктонных стадий организмов. Кроме того, на глубинных станциях выедание зоопланктона усиливается за счёт того, что одновременно с *M. leidy* в открытой части моря наблюдается рост биомассы *P. pileus*. Обратные процессы восстановления планктонной экосистемы активизируются с летне-осенним распространением *B. ovata*, который в этот период года способен ежесуточно выедать 25 – 80% биомассы мнемнопсиса [14, 15, 18].

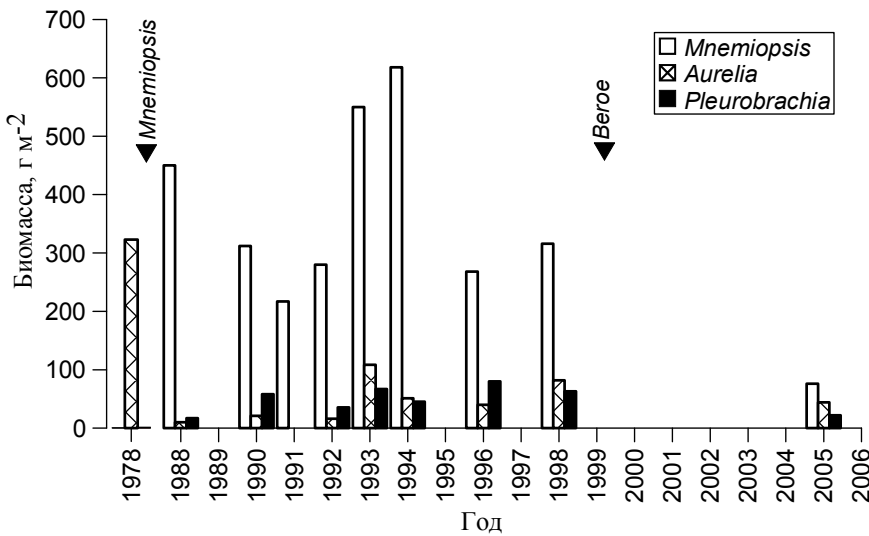


Рис. 4 Многолетняя динамика биомассы трёх видов желетелого макропланктона в центральных районах Чёрного моря в осенние месяцы 1978-2005 гг.: 1978, 1988 – [17]; 1990 – [9]; 1991, 1992 – [4]; 1993 – [5]; 1994 – [10]; 1996 – [20]; 1998 – [25]; 2005 – настоящая работа.

Fig. 4 Inter-annual dynamics of biomass of three species gelatinous macroplankton in offshore areas of the Black Sea in autumn 1978-2005: 1978, 1988 – [17]; 1990 – [9]; 1991, 1992 – [4]; 1993 – [5]; 1994 – [10]; 1996 – [20]; 1998 – [25]; 2005 – present study.

По данным рейса хорошо заметно, что в районах северо-западного шельфа, практически освобождённых от *M. leidy*, осенью наблюдается интенсивный рост тепловодного мезопланктона (*P. parvus*, *P. avirostris* и др.). То же обычно происходит в сентябре – октябре у побережья Крыма, хотя, по-видимому, не обязательно синхронно с аналогичными процессами в глубоководных районах. Другим явлением, ожидаемым с уменьшением биомассы *M. leidy*, вероятно, может быть повышение валентности некоторых конкурирующих с ним хищников, таких как *A. aurita* и *S. setosa*. Однако для медузы имеющих данных пока недостаточно, чтобы считать это доказанным. Кроме того, влияние указанных видов на экосистему моря никогда не было настолько катастрофичным. В частности, при анализе многолетних данных обнаруживается, что связь между биомассой *A. aurita* и биомассой многих компонентов мезопланктона, как правило, имеет вид позитивной тенденции или даже статистически значимой зависимости [19]. Это, очевидно, говорит о том, что степень влияния медузы на мезопланктон в большинстве случаев ниже его продуктивных возможностей.

При некоторых сезонных вариациях популяционной динамики желетелых видов в последнее десятилетие зоопланктон Чёрного

моря стал существенно богаче. В октябре 2005 г. мезопланктон западной части моря по численности и биомассе доминирующих видов (исключая копепод *O. similis* и *O. nana*) приблизился к тому, который был характерен для открытого моря в период до экспансии *M. leidy*.

**Заключение.** С проникновением в Чёрное море гребневика *B. ovata* в сообществах мезопланктонных организмов произошли позитивные изменения, приведшие к восстановлению большей части популяций (не только тепловодных, но и холодноводных видов) почти до уровня их биомассы предшествовавшего экспансии *M. leidy*. По сравнению с концом 1980 – началом 1990-х гг., в осенние месяцы обилие доминирующих представителей мезопланктона (*A. clausi*, *C. euxinus*, *P. elongatus* и др.) существенно возросло, а организмов, находящихся на грани уничтожения (*P. mediterranea*, *P. parvus*), увеличилось до величин, не внушающих опасений за их выживание. Однако приходится признать, что изменения в планктонных экосистемах моря оказались во многом необратимыми, и существование популяций мезопланктона остаётся по-прежнему в какой то мере зависящим от сезонной и многолетней динамики популяций гребневиков-вселенцев. Доминирование *M. leidy* в эпипелагиали в летние месяцы, а также отсутствие здесь ранее массовой копеподы *O. nana*, по-

вышает вероятность изменений в обилии и составе мезопланктона на прогреваемых, поверхностных горизонтах моря.

**Благодарности.** Работа выполнена при

поддержке гранта GEF, полученного д. н. Ш. Бешиктепе (Dr. S. Besiktepe) для Центрального Восточного Технического Университета (METU, Erdemli, Turkey) в 2005 г.

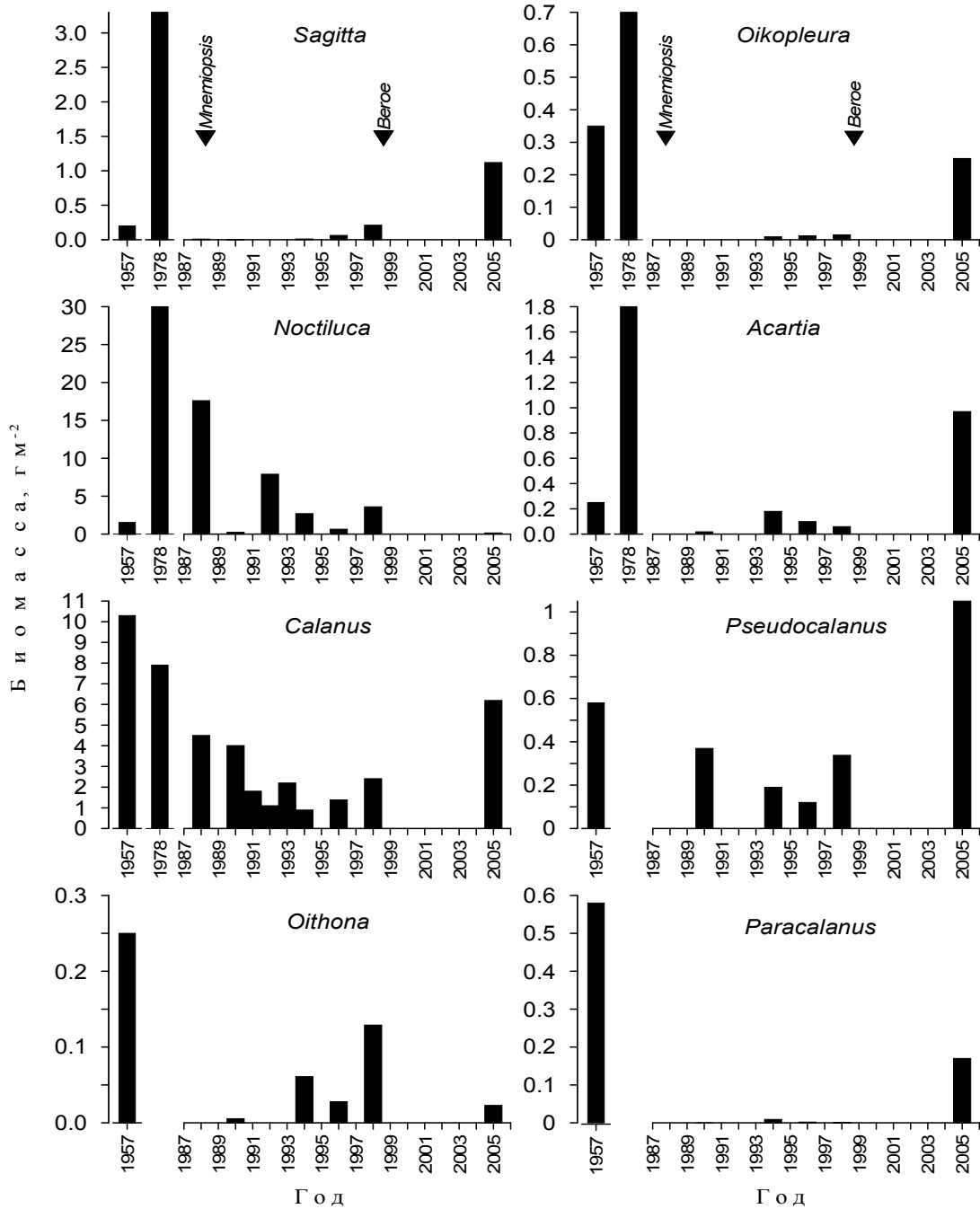


Рис. 5 Многолетняя динамика биомассы доминирующих видов мезопланктона в центральных районах Черного моря в осенние месяцы 1978-2005 гг. Данные: 1957 – [7]; 1978, 1988 – [17]; 1990 – [9]; 1991, 1992 – [4]; 1993 – [5]; 1994 – [10]; 1996 – [20]; 1998 – [25]; 2005 – настоящая работа.

Fig. 5 Interannual dynamics of biomass of dominated species mesoplankton in offshore areas of the Black Sea in autumn months 1957-2005. Data sources: 1957 – [7]; 1978, 1988 – [17]; 1990 – [9]; 1991, 1992 – [4]; 1993 – [5]; 1994 – [10]; 1996 – [20]; 1998 – [25]; 2005 – present study

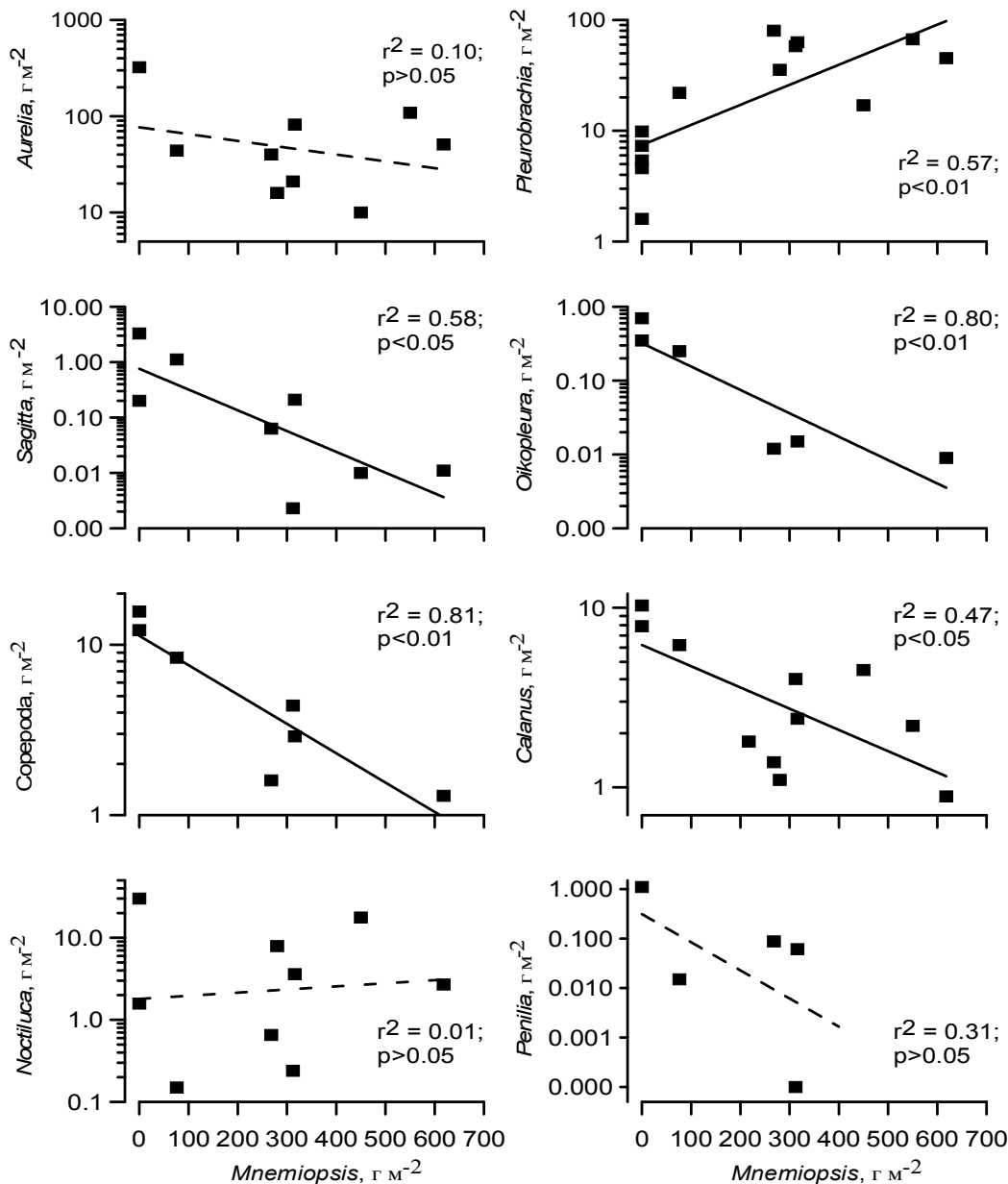


Рис. 6 Связь между биомассой гребневика *M. leidyi* и биомассой некоторых видов и групп макро- и мезопланктона в глубинной части Чёрного моря (по данным для осени 1948-2005 гг.).

Fig. 6 Relationship between biomass of *M. leidyi* and biomass some macro- and mesoplankton species and groups in offshore areas of the Black Sea (according to data for autumn of 1948-2005).

1. Аннинский Б. Е., Аболмасова Г. И. Температура как фактор интенсивности метаболизма и массового развития гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Чёрном море // Океанология. – 2000. – 40, № 5. – С. 63 – 69.
2. Брайко В. Д. Сезонная динамика зоопланктона северо-восточной части Чёрного моря. Океанографические исследования Чёрного моря // Тр. АзчерНИРО. – 1964. – Вып. 23. – С. 81-94.
3. Виноградов М. Е., Шушкина Е. А., Анохина Л. Л. и др. Массовое развитие гребневика *Beroe ovata*

Escholtz у северо-восточного побережья Чёрного моря // Океанология. – 2000. – 40, № 1. – С. 52-55.

4. Виноградов М. Е., Шушкина Э. А., Николаева Г. Г. Состояние зооцено открытых районов Чёрного моря в конце лета 1992 г. // Океанология. – 1993. – 33, № 3. – С. 382 – 387.
5. Виноградов М. Е., Шиганова Т. А., Хорошилов В. С. Состояние основных элементов планктонного сообщества Чёрного моря // Океанология. – 1995. – 35, №3. – С. 418 - 422.

6. Горомосова С. А. Сезонное развитие и распределение зоопланктона в северо-западной части Чёрного моря. Океанографические исследования Чёрного моря // Тр. АзчерНИРО. – 1964. – Вып. 23. – С. 69 – 80.
7. Делало Е. П., Балдина Э. П., Билева О. К. Сезонные изменения распределения зоопланктона в западной половине Чёрного моря в 1957г. / Ред. Водяницкий В.А. Исследования планктона Чёрного и Азовского морей. – Киев: Наук. думка, 1965. – С. 92 – 101.
8. Зайцев Ю. П., Полищук Л. Н. Вспышка численности медузы *Aurelia aurita* в Чёрном море // Экология моря. – 1984. – Вып. 17. – С. 35 – 46.
9. Ковалев А. В., Мельников В. В., Островская Н. А. и др. Макропланктон / Ред. Ковалев А.В., Финенко З.З. Планктон Чёрного моря. – Киев: Наук. думка, 1993. – С. 183 – 193.
10. Ковалев А. В., Загородняя Ю. А., Гаврилова Н. А. Исследования зоопланктона Чёрного моря / Геологические исследования НИС «Профессор Водяницкий» в Чёрном море (47 рейс). – Киев: ОМГОР ЦНПМ НАН Украины, 1995. – С. 155 – 165.
11. Кузморская А. П. О зоопланктоне Чёрного моря // Тр. ВГБО АН СССР. – 1955. – 6. – С. 158 – 192.
12. Петина Т. С. О среднем весе основных форм зоопланктона Чёрного моря // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1957. – 9. – С. 39 – 57.
13. Финенко Г. А., Аболмасова Г. И., Романова З. А. Питание, потребление кислорода и рост гребневика *Mnemiopsis mcsadyi* в зависимости от концентрации пищи // Биология моря. – 1995. – 21, №5. – С. 315 – 320.
14. Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И. и др. Гребневика-вселенцы и их роль в трофодинамике планктонного сообщества в прибрежных районах крымского побережья Чёрного моря (Севастопольская бухта) // Океанология. – 2006. – 46, №4. – С. 507 – 517.
15. Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И. и др. Трофические взаимоотношения в планктонном сообществе Чёрного моря на современном этапе // Экология моря. – 2006. – Вып. 71. – С. 50 – 54.
16. Шушкина Э. А., Арнаутков Г. Н. Медузы аурелии в планктоне Чёрного моря в мае 1984 г. / Ред. Виноградов М. Е., Флинт М. В. Современное состояние экосистемы Чёрного моря. – М.: Наука, 1987. – С. 186 – 196.
17. Шушкина Э. А., Виноградов М. Е. Изменения планктонного сообщества открытых районов Чёрного моря и воздействие на него гребневика мнемипсиса (1978-1989 гг.) / Ред. Виноградов М. Е. Изменчивость экосистемы Чёрного моря (естественные и антропогенные факторы). – М.: Наука, 1991. – С. 248 – 262.
18. Шушкина Э. А., Мусаева Э. И., Анохина Л. Л. и др. Роль желетелого макропланктона: медуз аурелий, гребневиков мнемипсиса и берое в планктонных сообществах Чёрного моря // Океанология. – 2000. – 40, №6. – С. 859 – 866.
19. Anninsky B. E. Organic composition and ecological energetics of jellyfish, *Aurelia aurita* L. (Cnidaria, Scyphozoa), under the Black Sea conditions. / Istanbul: Publ. Turk. Mar. Res. Found., 2008. (In press).
20. Anninsky B. E., Finenko G. A., Abolmasova G. I. et al. Effect of starvation on the biochemical compositions and respiration rates of ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* in the Black Sea // J. Mar. Biol. Ass. U.K. – 2005. – 85, №3 – P. 549 – 561.
21. Anninsky B. E., Romanova Z. A., Abolmasova G. I. et al. The ecological and physiological state of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* / Ed. Ivanov L. I., Oguz T. Ecosystem modeling as a Management Tool for the Black Sea. – Netherlands: Kluwer Acad. Publ., 1998. – Vol. I. – P. 249 – 261.
22. Finenko G. A., Anninsky B. E., Romanova Z. A. et al. Chemical composition, respiration and feeding rates of the new alien ctenophore, *Beroe ovata*, in the Black Sea // Hydrobiologia. – 2001. – 451. – P. 177 – 186.
23. Gordina A. D., Zagorodnyaya Yu. A., Kideys A. E. et al. 2005. Summer ichthyoplankton, food supply of fish larvae and impact of invasive ctenophores on the nutrition of fish larvae in the Black Sea during 2000 and 2001. // J. Mar. Biol. Ass. U.K. – 2005. – 85, №3 – P. 537 – 548.
24. Kideys A. E., Romanova Z. A. Distribution of gelatinous macrozooplankton in the southern Black Sea during 1996–1999 // Mar. Biol. – 2001. – 139. – P. 535 – 547.
25. Konsulov A., Kamburska L. Ecological determination of the new Ctenophora - *Beroe ovata* invasion in the Black Sea // Trudi Instituta Oceanology BAN. – 1998. – 2. – P. 195 – 197.
26. Kremer P., Reeve M. R. Growth dynamics of a ctenophore (*Mnemiopsis*) in relation to variable food supply. Carbon budgets and growth model // J. Plankton Res. – 1989. – 11, №3. – P. 553 – 574.
27. Mutlu E. Distribution and abundance of ctenophores, and their zooplankton food in the Black Sea. II. *Mnemiopsis leidyi* // Mar Biol. – 1999. – 135. – P. 603 – 613.
28. Mutlu E., Bingel F., Gücü A. C. et al. Distribution of the new invader *Mnemiopsis* sp. and the resident *Aurelia aurita* and *Pleurobrachia pileus* popula-

- tions in the Black Sea in the years 1991-1993 // ICES J. Mar. Sci. 1994. — 51. — P. 407 — 421.
29. Shiganova T.L. Some results of studying the intruder *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) in the Black Sea. / Ed. Volovik P. Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) in the Azov and Black Seas: its biology and consequences of its intrusion. — Istanbul: Publ. Turk. Mar. Res. Found., 2004. — N 17. — P. 28 — 68.
30. Shiganova T. A., Bulgakova Yu. V., Volovik S. P. et al. The new invader *Beroe ovata* Mayer 1912 and its effect on the ecosystem in the northeastern Black Sea // Hydrobiologia. — 2001. — 451. — P. 187 — 197.
31. Sorokin Yu. I. The Black Sea. Ecology and oceanography. — Leiden: Backhuys Publ., 2002. — 875 p.

Поступила 07 августа 2008 г.

**Розподіл зоопланктону у західному секторі Чорного моря у жовтні 2005 р. Б. Є. Анінський, Ф. Тімофте.** Прозглядаються дані, що характеризують розподіл та велику кількість макро- та мезопланктону в західній частині Чорного моря у жовтні 2005 р. Серед желатинного макропланктону *Aurelia aurita* та *Beroe ovata* переважали за біомасою в шельфових районах моря (528 та 15 г м<sup>-2</sup>, відповідно) а *Mnemiopsis leidyi* та *Pleurobrachia pileus* – на глибинних станціях (76 и 22 г м<sup>-2</sup>, відповідно). Сумарна біомаса мезопланктону складала в середньому 5.75 ± 1.35 г м<sup>-2</sup> - у зоні шельфу, 10.47 ± 4.19 г м<sup>-2</sup> - в районі континентального схилу, та 10.01 ± 4.70 г м<sup>-2</sup> - в глибинній частині моря. Однак без желатинних форм (сагітти та ноктилюки) прослідковується тенденція росту біомаси зоопланктону у напрямі від шельфу (3.99 ± 0.91 г м<sup>-2</sup>) до відкритого моря (8.72 ± 1.25 г м<sup>-2</sup>). Показано, що хижацький прес реброплавів – основна причина варіабельності складу та багатства зоопланктону у Чорному морі. Згідно багаторічних даних між біомасою *M. leidyi* та біомасою багатьох об'єктів його хижацтва існує зворотна залежність, яка може бути підтверджена статистично.

**Ключові слова:** Желатиний макропланктон, мезопланктон, реброплав-хижаки, кількість макро- та мезопланктону, Чорне море.

**The distribution of zooplankton in the western Black Sea in October 2005. B.E. Anninsky, F. Timofte.** The data describing distribution and abundance of macro- and mesoplankton in the western Black Sea in October 2005 are discussed. Among gelatinous species *Aurelia aurita* and *Beroe ovata* were prevailed by biomass (528 and 15 g m<sup>-2</sup>, respectively) in shelf areas while *Mnemiopsis leidyi* and *Pleurobrachia pileus* were more common (76 and 22 g m<sup>-2</sup>, respectively) in the open sea. The total mesoplankton biomass averaged to 5.75±1.35, 10.47±4.19, and 10.01±4.70 g m<sup>-2</sup> in shelf, continental slope, and deep sea areas, correspondingly. But, without chaetognats and *Noctiluca* the trend to increase of mesoplankton biomass in direction from shelf (3.99±0.91 g m<sup>-2</sup>) to the open sea (8.72±1.25 g m<sup>-2</sup>) is really displays. It has been shown that predatory activity of ctenophores seems present time to be the main factor determining zooplankton abundance and composition in the Black Sea. According to many years' data there is supported statistically inverse dependence between *M. leidyi* biomass and biomass of this species prey components.

**Key words:** Gelatinous macroplankton, mesoplankton, alien ctenophore, species composition, spatial distribution, interannual dynamics of biomass, Black Sea,