



Биология и экология гидробионтов

УДК 595.34

https://doi.org/10.47921/2619-1024_2024_7_3_50

EDN: JRYYRN



ПРОСТРАНСТВЕННЫЙ ТРЕНД И СООТНОШЕНИЕ БИОМАССЫ ЖЕЛЕТЕЛОГО И КОРМОВОГО ЗООПЛАНКТОНА В МИРОВОМ ОКЕАНЕ

Я. В. Мегер*, С. А. Пионтковский

Севастопольский государственный университет (ФГАОУ ВО «СевГУ»), Севастополь 299051, Россия

*E-mail: meger_yakov@mail.ru

Аннотация

Введение. Зоопланктон является важным структурным компонентом трофической сети водных экосистем, обеспечивающим передачу вещества и энергии от продуцентов (фитопланктона) к консументам (мелким пелагическим рыбам). **Актуальность.** Увеличение соотношения биомассы желетелого зоопланктона к кормовому и трансформации желетелыми части углеродного потока в детритную цепь может отрицательно сказываться на воспроизводстве рыбных запасов Мирового океана и на доходах от мирового рыбного промысла, большая часть которых приходится на северное полушарие. **Целью** исследования была проверка гипотезы о наличии отрицательного тренда в крупномасштабной пространственной изменчивости биомассы желетелого зоопланктона в направлении от континентального шельфа к океаническим водам. **Методы.** Был проведен анализ 223 5-градусных квадратов измерений, извлеченных из международных баз данных и литературных источников. В дополнение к этому, для 393 5-градусных квадратов рассчитано соотношение биомассы желетелого и кормового зоопланктона. **Результаты.** Было показано, что, несмотря на 7-кратную вариабельность крупномасштабного пространственного распределения, уменьшение биомассы желетелых организмов от континентального шельфа к открытым океаническим водам статистически достоверно. Медиана многолетней биомассы желетелого зоопланктона в водах северного полушария десятикратно превышает таковую в южном. Медиана соотношения биомассы желетелого и кормового зоопланктона в северном полушарии также выше. **Выводы.** Корреляционный анализ биомассы желетелого зоопланктона и величины потока взвешенного органического углерода на нижней границе эвфотического слоя Мирового океана показал достоверность их связи. Преобладание биомассы желетелых над кормовым зоопланктоном косвенно указывает на прохождение части потока органического углерода не через пастбищную пищевую цепь, а через детритную.

Ключевые слова: биомасса зоопланктона, пелагические экосистемы, Мировой океан

SPATIAL TREND AND RATIO OF THE GELATINOUS TO FORAGE ZOOPLANKTON BIOMASS IN THE WORLD OCEAN

Ya. V. Meger*, S. A. Piontkovski

Sevastopol State University (FSAEI HE "SevSU"), Sevastopol 299053, Russia

*E-mail: meger_yakov@mail.ru

Abstract

Background. Zooplankton is an important structural component in the trophic web of aquatic ecosystems, ensuring the transfer of matter and energy from producers (phytoplankton) to consumers (small pelagic fish). **Relevance.** The increase in the gelatinous-to-forage zooplankton biomass ratio and the partial redirection of carbon flux to detrital chain induced by gelatinous organisms can have an adverse effect on the reproduction of fish stocks in the World Ocean and on the income from global fisheries, most of which originates in the Northern Hemisphere. The **aim** of this study was to test the hypothesis suggesting the existence of a negative trend in the large-scale spatial variability of the gelatinous zooplankton biomass in the direction from the continental shelf to oceanic waters. **Methods.** The analysis of 223 5-degree squares, which measurements were extracted from international databases and literature sources, has been performed. Additionally, the ratio of the gelatinous to forage zooplankton biomass has been calculated for 393 5-degree squares. **Results.** It has been shown that the decrease in the gelatinous biomass observable in the direction from the continental shelf to open ocean waters is statistically significant despite the 7-fold variability in large-scale spatial distribution. The median of the long-term biomass of gelatinous zooplankton in the Northern Hemisphere waters is ten times higher than in the Southern Hemisphere. The median of the gelatinous-to-forage zooplankton biomass ratio is also higher in the Northern Hemisphere. **Conclusion.** A correlation analysis of the gelatinous zooplankton biomass and the flux of suspended organic carbon at the bottom of the euphotic layer of the World Ocean showed the statistical significance of their relationship. The prevalence of the gelatinous zooplankton biomass over the forage zooplankton biomass indirectly indicates the partial passage of the organic carbon flux not through the grazing food chain but through the detrital one.

Keywords: zooplankton biomass, pelagic ecosystems, World Ocean

ВВЕДЕНИЕ

Функционирование пелагических экосистем Мирового океана основано на потоках вещества и энергии в них. В свою очередь, характеристики потоков предопределены структурой экосистем. При анализе трофической структуры в аспекте задач промысловой биоокеанографии консументов первого порядка часто подразделяют на кормовой зоопланктон и некормовой [1, 2]. В кормовом зоопланктоне, входящем в рацион мелких пелагических рыб, ключевую роль играют ракообразные (Copepoda) размерного диапазона 0,2–2,0 мм. В некормовом зоопланктоне эта роль, по биомассе, принадлежит желетелым организмам (медузам, гребневикам, сальпам и пр.).

Оценка биомассы различных структурных групп пелагических сообществ важна как для фундаментального понимания их пространственно-временной изменчивости, так и для оптимизации моделей рыбного промысла, в особенности на шельфе [3]. Оживленная дискуссия последних десятилетий о вкладе биомассы желетелых в

потоки углерода отражает углубление знаний об этой группе организмов [4, 5]. Оно базируется на широкомасштабном исследовании пространственно-временной изменчивости биомассы желетелых в различных регионах, формировании мировой базы данных [6, 7] и оценке роли желетелых в потоках углерода на основе моделирования [8]. Тем не менее, имитационные и прогностические модели пока остаются низкоточным инструментом в руках исследователей, т. к. механизмы взаимодействия природных и антропогенных факторов, приводящие к непредсказуемым вспышкам биомассы желетелых (особенно медуз) в различных регионах Мирового океана, еще не раскрыты [9].

Прикладной аспект исследований пространственно-временной изменчивости биомассы желетелых связан со значительными убытками, которые несет экономика прибрежных стран. Высокая скорость размножения желетелых, в три и более раз превышающая таковую кормового зоопланктона [7], приводит к возникновению их мощных

скоплений и как следствие — к периодическому коллапсу прибрежной аквакультуры, снижению рыбных уловов на шельфе и перебоям в работе заводов по опреснению морской воды по причине забивки фильтров [10–13].

К. Лукас с соавт. [14] представили карту пространственного распределения биомассы желетелых в масштабах Мирового океана. В частности, авторы отметили высокую биомассу в северном полушарии по сравнению с южным. Обсуждая возможные причины этого различия, в качестве одной из них они указали на меньшую длину береговой линии в южном полушарии по сравнению с северным. Жизненный цикл желетелых (среди которых, по биомассе, в Мировом океане доминируют медузы) включает онтогенетические стадии, на которых необходимо прикрепление к субстрату (т. е. бентосные стадии развития). Поскольку основная масса континентов (и наибольшая длина береговой линии) приходится на северное полушарие, этим, по мнению авторов, частично и объясняется отмеченный дисбаланс биомассы желетелых.

Указанная специфика жизненного цикла позволяет также предполагать, что биомасса желетелых должна уменьшаться в направлении от континентального шельфа к открытому океану. Мы попытались проверить наличие такого тренда. Наряду с этим, целью исследования была оценка соотношения биомассы желетелого и кормового зоопланктона в масштабах Мирового океана. Последнее важно для понимания направленности потоков углерода по трофической цепи (пастбищной или детритной).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для расчетов были использованы материалы по биомассе кормового и желетелого зоопланктона из международных баз данных (COPEPOD и JeDI) и опубликованных статей. База данных COPEPOD [15] содержит материалы по численности различных таксономических групп, а также ~153000 измерений биомассы мезозоопланктона, собранного планктонными сетями, преимущественно с ячейей 300 мкм. В расчетах характеристик пространственного тренда с осреднением биомассы за период 1951–2004 гг. использованы величины, конвертированные в единицы углерода, для верхнего 200-метрового слоя [16].

База данных JeDI [17] содержит ~470000 качественных и количественных характеристик

желетелых в виде записей об их таксономической принадлежности, наличии или отсутствии в соответствующем регионе, результатах измерений численности и биомассы. Так, желетелый зоопланктон в ней представлен тремя основными таксономическими группами: Cnidaria, Stenophora и Thaliacea, — суммарная биомасса которых была использована в расчетах характеристик пространственного тренда для верхнего 200-метрового слоя, с осреднением данных за 1934–2011 гг., и расчетах соотношения биомассы желетелого и кормового зоопланктона. При этом также были использованы величины биомассы, конвертированные в единицы углерода [18].

Для распределения данных по биомассе желетелого и кормового зоопланктона по акватории Мирового океана применяли 5-градусную сетку координат, в которую заносили среднегодовые величины (рис. 1).

При расчетах пространственного тренда (от берега к мористой части) сопоставляли биомассу в квадрате, покрывающем континентальный шельф, с соседним «мористым» квадратом и следующим за ним. Статистическую достоверность различий биомасс соседних квадратов оценивали по t-критерию Стьюдента.

Помимо пространственного тренда в районах континентального шельфа, рассчитывали соотношение биомассы желетелого и кормового зоопланктона для открытых районов Мирового океана. Обстоятельством, существенно ограничившим расчеты пространственного тренда и соотношения биомассы, оказалось частое отсутствие пространственного совпадения измерений биомассы желетелого и кормового зоопланктона в 5-градусных квадратах. В итоге, для расчета тренда (в парах «шельф – ближайший мористый квадрат» и «шельф – следующий за ближайшим мористый квадрат») было использовано 77 и 146 пар, соответственно. Расчет соотношения биомассы желетелого и кормового зоопланктона открытых районов океана базировался на 393 парах измерений. В статистической обработке были задействованы программы Statistica 9.0 и PAST 3.25.

При анализе потенциального вклада биомассы желетелых в годовой поток органического углерода (POC flux) на границе эвфотической зоны в масштабе Мирового океана были использованы величины, полученные с использованием модели [19]. Она ассимилирует результаты спутниковых

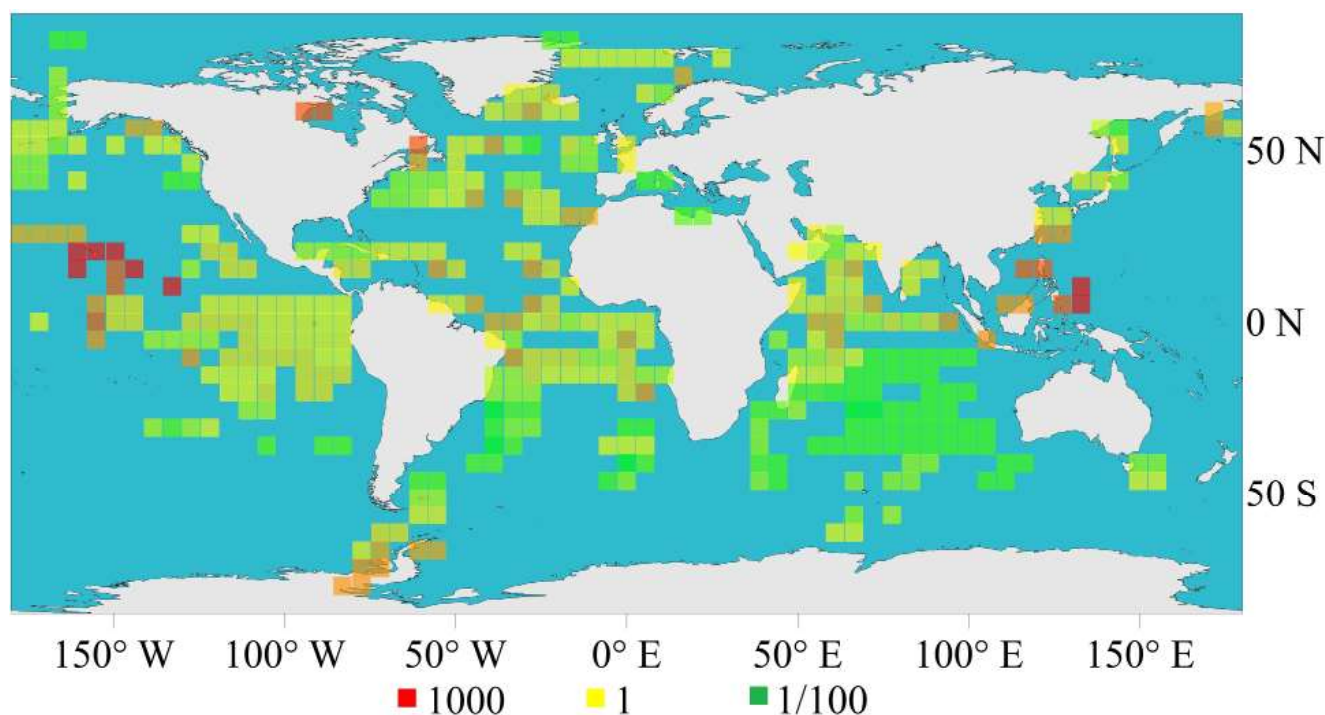


Рис. 1. Распределение данных по 5-градусным квадратам. Цветом показаны три величины соотношения биомассы желетелого и кормового зоопланктона: 1000, 1 и 1/100

Fig. 1. Data distribution across 5-degree squares. Colors indicate three types of the forage-to-gelatinous zooplankton biomass ratios: 1000, 1, and 1/100

измерений (сканерами MODIS Aqua/Terra) параметров, позволяющих рассчитать чистую первичную продукцию для 15-летнего периода (2003–2018 гг.). В этой модели, $\text{POC flux} = e\text{-ratio} \times \text{NPP}$, где NPP — это чистая первичная продукция, а e-ratio оценивает соотношение чистой продукции сообщества к чистой первичной продукции, характеризуя, таким образом, эффективность экспорта углерода.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Пространственный тренд биомассы зоопланктона. При расчете пространственного тренда биомассы желетелых в паре «шельф – ближайший мористый квадрат» были выявлены случаи отрицательного тренда (т. е. уменьшения биомассы от шельфа к мористой части) и положительного (т. е. ее увеличения от берега к мористой части). При этом, количество случаев с отрицательным трендом втрое превышало другие (при $p < 0,05$). При расчете пространственного тренда биомассы желетелых в паре «шельф – следующий за ближайшим мористый квадрат» количество случаев с отрицательным трендом в 6 раз и

более превышало другие ($p < 0,05$). В сравнительном плане можно отметить и наличие отрицательного тренда в распределении биомассы кормового зоопланктона (от шельфа к открытым водам) во многих регионах Мирового океана. Этот тренд очевиден на картах крупномасштабного распределения суммарной биомассы [15, 20]; он проявляется и на мезомасштабных трансектах в направлении от берега [21] и базируется на трофических взаимодействиях фито- и зоопланктона и распределении биомассы фитопланктона и первичной продукции [22, 23].

В дополнение к оценке характеристик пространственного тренда в районах континентального шельфа были сопоставлены биомассы желетелого зоопланктона в открытых океанических водах северного и южного полушарий. Распределение величин в них значительно отличалось от нормального, поэтому для сравнения различий двух выборок были использованы медианы (таблица). Они показали статистически значимое 10-кратное превышение биомассы в северном полушарии по сравнению с южным (Mann-Whitney test).

Статистические характеристики зоопланктона северного и южного полушарий Мирового океана
 Statistical characteristics of the zooplankton in the Northern and Southern Hemispheres of the World Ocean

Параметр Parameter	Биомасса желетелого зоопланктона, северное полушарие Biomass of gelatinous zooplankton, Northern Hemisphere	Биомасса желетелого зоопланктона, южное полушарие Biomass of gelatinous zooplankton, Southern Hemisphere	Соотношение биомассы желетелого и кормового зоопланктона, северное полушарие Gelatinous-to-forage zooplankton biomass ratio, Northern Hemisphere	Соотношение биомассы желетелого и кормового зоопланктона, южное полушарие Gelatinous-to-forage zooplankton biomass ratio, Southern Hemisphere
Количество измерений или пар измерений Number of measurements or pairs of measurements	214	222	177	217
Среднее Mean	139,1	10,7	53,0	2,6
Стандартное отклонение Standard deviation	719,7	27,3	15,6	0,6
Медиана Median	10,0	1,0	1,3	0,2
Асимметрия Asymmetry	12,3	2,9	4,33	8,5
Экссесс Excess kurtosis	167,3	6,9	17,2	95,3

Соотношение биомассы желетелого и кормового зоопланктона в открытых водах.

Количество пар пространственно совпадающих величин биомассы оказалось приблизительно одинаковым, что благоприятно в аспекте корректности сравнений для двух полушарий. В то же время следует отметить слабое покрытие акваторий южного полушария парами измерений — особенно в южных крупномасштабных круговоротах Тихого и Атлантического океанов. Оценки пространственного варьирования величин соотношения биомасс желетелого и кормового зоопланктона в северном и южном полушариях обнаруживают как сходство статистических оценок, так и их различие. Сходство проявляется в общем характере частотного распределения величин соотношения (рис. 2). Очевидно доминирование встречаемости минимальных величин в обоих полушариях.

Различие проявляется в крупномасштабном географическом разнообразии соотношения биомасс желетелого и кормового зоопланктона в направлении от шельфа к мористой части. Карта показывает, что при максимальных величинах

соотношения наблюдается его последующее максимальное снижение в ближайших мористых квадратах. Такое явление подчеркивает приуроченность биомассы желетелых к шельфу. При равном соотношении биомасс желетелого и кормового зоопланктона или преобладании кормового зоопланктона данный тренд не наблюдается. Вероятно, такое распределение объясняется узким спектром условий, благоприятных для массового размножения желетелых, причем оно не имеет большого масштаба. В отдельных случаях (например, на шельфе Гавайских островов) сильное преобладание биомассы желетелых может быть обусловлено географической изолированностью, препятствующей их расселению.

Из данных рис. 2 и таблицы очевидно отличие характеристик частотного распределения от нормального, а следовательно, и целесообразность использования медианы при сравнении двух выборок. Она показала, что величина соотношения биомассы желетелого и кормового зоопланктона в северном полушарии в несколько раз превышает таковую в южном. Это различие статистически достоверно, при $p < 0,05$.

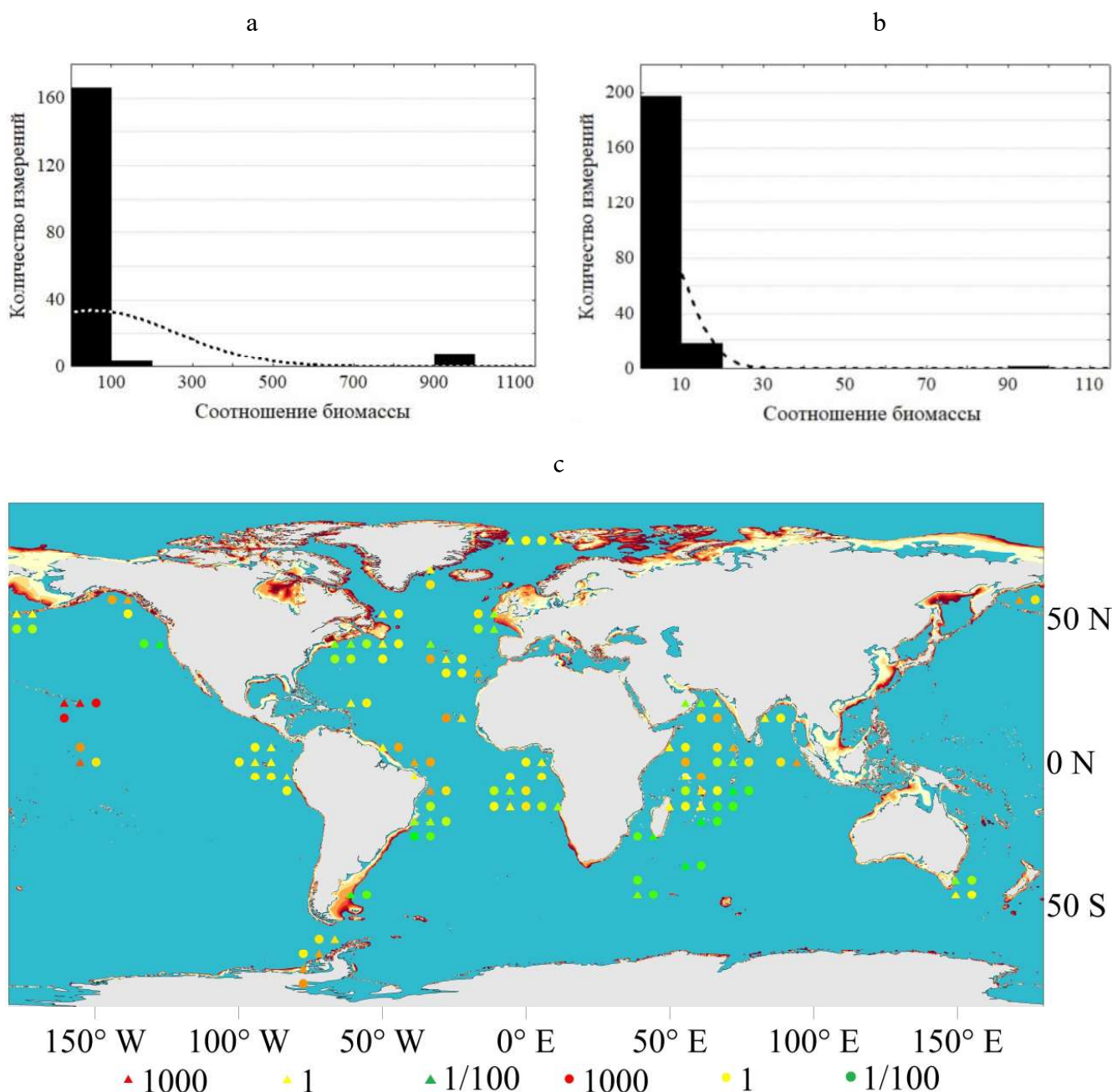


Рис. 2. Частотное и пространственное распределение величин соотношения биомассы желетелого и кормового зоопланктона в северном (а) и южном (б) полушариях Мирового океана. По оси абсцисс приведено соотношение биомассы. Пунктирные кривые характеризуют теоретическое (нормальное) распределение, а гистограммы — эмпирическое. Нижний рисунок (с) показывает пространственное распределение величин соотношения биомассы желетелого и кормового зоопланктона. Цвет вдоль береговой линии (от оранжевого к темно-красному) характеризует глубины. Кружками показаны ближайшие к шельфу (или произведенные на шельфе) измерения. Треугольниками обозначены измерения, отнесенные к шельфовой области. Три цвета даны величины соотношения биомассы желетелого и кормового зоопланктона: 1000, 1 и 1/100

Fig. 2. Frequency and spatial distribution of the gelatinous-to-forage zooplankton biomass ratio in the Northern (a) and Southern (b) Hemispheres of the World Ocean. The x-axis shows the biomass ratio. Dashed curves characterize the theoretical (normal) distribution, and histograms characterize the empirical one. The lower figure (c) shows the spatial distribution of the gelatinous-to-forage zooplankton biomass ratio. The color along the coastline (from orange to dark red) characterizes the depths. The circles show the measurements closest to the shelf (or conducted on the shelf). The triangles show measurements related to the shelf area. Three colors indicate the gelatinous-to-forage zooplankton biomass ratios: 1000, 1, and 1/100

Вариабельность биомассы в масштабах Мирового океана (в единицах углерода, в слое 0–200 м) значительна и составляет 7 порядков для желетелого и 3 порядка для кормового зоопланктона, на что указывают карты их пространственного распределения [7, 15]. Следовательно, вариабельность биомассы желетелых приблизительно вдвое превосходит таковую кормового зоопланктона. Эта разница окажется еще больше, если учесть, что площадь акватории Мирового океана с имеющимися измерениями биомассы желетелых значительно меньше таковой для кормового зоопланктона.

Существенные различия вариабельности также предопределены удельной продукцией, которая в несколько раз больше у желетелых организмов [7]. В связи с этим, их популяции быстро отвечают мощными вспышками численности и биомассы на возникновение благоприятных экологических ситуаций [24] по сравнению с популяциями организмов кормового зоопланктона, у которых этот процесс занимает несколько недель [25].

В приводимых оценках соотношения биомассы желетелого и кормового зоопланктона для северного и южного полушарий использованы выборки, состоящие из 177 и 217 значений (N). Это почти на порядок больше полученных нами ранее величин. Увеличение количества квадратов, для которых выполнены расчеты, уточнило наши предыдущие оценки, но не изменило их качественно. Такой результат показывает, что выявленная в соотношении биомасс тенденция достаточно сильна и проявляется уже на сравнительно малых объемах выборки. Как было показано ранее, частотное распределение величин соотношения отличается от нормального (рис. 1, таблица), а медиана соотношений указывает на доминирование желетелых в северном полушарии.

Наличие пространственного тренда биомассы желетелых (в направлении от шельфа к океаническим водам) и их доминирование в северном полушарии подтверждают гипотезу К. Лукаса с соавт. [7] о том, что длина береговой линии является одним из факторов, регулирующих различие биомассы желетелых в водах северного и южного полушарий.

Вероятно, на это различие косвенно влияет и соотношение величин чистой первичной продукции в каждом из полушарий — в северном оно выше. На это указывают карты среднегодового распределения первичной продукции в масштабе Мирового океана, рассчитанные по спутниковым данным

с использованием разных алгоритмов [26, 27]. Это распределение следует принимать во внимание, т. к. фитопланктон входит в рацион как кормового, так и желетелого зоопланктона [1, 28, 29].

Преобладание биомассы желетелых над кормовым зоопланктоном (в 3 раза и более, при $p < 0,05$) косвенно указывает на прохождение части потока органического углерода не через пастбищную пищевую цепь, а через детритную. Для проверки этой гипотезы был выполнен статистический анализ взаимосвязи между биомассой желетелых и потоком взвешенного органического углерода на нижней границе эвфотического слоя Мирового океана, характеристики пространственного распределения которого приведены в работе Ф. Се с соавт. [19]. При этом величины потока взвешенного органического углерода и биомассы желетелого зоопланктона (в единицах углерода) были разнесены по квадратам координатной карты Мирового океана.

Связь между величинами оказалась статистически достоверной (рис. 3, $N=77$, $r=0,63$, при $p < 0,05$). Она позволяет предполагать, что не только фитопланктон, но и желетелые вносят вклад в вертикальную составляющую потока углерода в пелагиали, поскольку их биомасса в отдельных районах высока. Вертикальная составляющая транспорта органического углерода обеспечивается как процессом пассивного оседания взвеси, так и вертикальными миграциями организмов зоопланктона [30]. В целом, согласно модельным расчетам, вклад желетелого зоопланктона в поток взвешенного органического вещества в верхнем 100-метровом слое значителен и может составлять ~40 % от суммарного [8]. Очевидно, что суммарный вклад всего зоопланктона еще больше [31].

При обсуждении статистических характеристик многолетней изменчивости в аспекте ниспадающих трендов чистой первичной продукции и взвешенного органического углерода, установленных моделью [19], важно отметить, что отрицательный наклон у кривой регрессии чистой первичной продукции больше, чем у кривой потока взвешенного органического углерода. Вполне вероятно, что причиной различий (т. е. причиной меньшего убывания потока углерода) как раз и является поддерживающий эффект вклада биомассы желетелых. Косвенным подтверждением служит статистический анализ временных серий нормированной численности медуз в масштабе Мирового океана ($p=0,37$, $N=1090$), в диапазоне 1874–2011 гг.

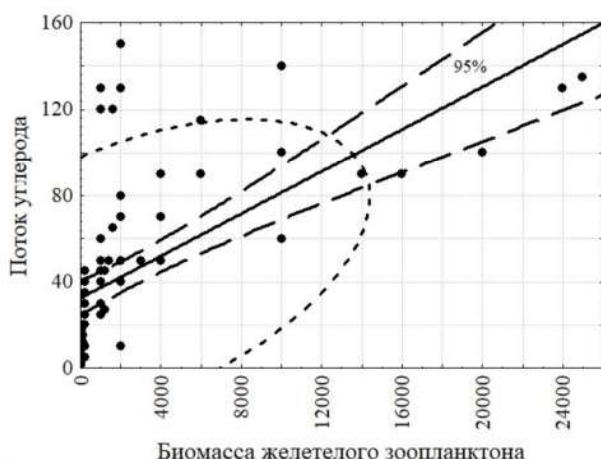


Рис. 3. Поток углерода на нижней границе эвфотического слоя Мирового океана ($\text{г С м}^{-2} \text{ год}^{-1}$), представленный как функция биомассы желетелого зоопланктона (мг С м^{-2}). Пунктирные кривые очерчивают области корреляционного эллипса и 95%-ного доверительного интервала

Fig. 3. Carbon flux at the bottom of the euphotic layer of the World Ocean ($\text{g C m}^{-2} \text{ year}^{-1}$), presented as a function of the biomass of gelatinous zooplankton (mg C m^{-2}). The dashed curves outline the regions of correlation ellipse and 95 % confidence interval

не обнаруживший многолетнего тренда [6]. Для сокращенного диапазона лет (1970–2011 гг.) регрессионная модель показала слабый положительный тренд (при $p=0,04$, $N=849$), но только для 30 % исследованных регионов.

Вероятно, трансформация желетелыми части углеродного потока в детритную цепь отрицательно сказывается на воспроизводстве рыбных запасов Мирового океана и на доходах от мирового рыбного промысла, большая часть которых приходится на северное полушарие [32]. Это предположение примечательно в свете многолетних трендов зоопланктона Мирового океана: положительного — у желетелых [18] и отрицательного — у кормового зоопланктона [33, 34]. С их учетом можно предположить дальнейшее увеличение соотношения биомассы желетелого зоопланктона к кормовому к концу XXI века. Преобладание биомассы желетелых будет наиболее выражено в экосистемах континентального шельфа Мирового океана. На них приходится большая часть уловов мелких пелагических рыб, потребляющих кормовую фракцию зоопланктона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши расчеты показали, что, несмотря на большую вариабельность пространственного распределения биомассы желетелого зоопланктона, уменьшение его биомассы в направлении от шельфа к открытым водам статистически достоверно для всего океана. Медиана биомассы в водах северного полушария Мирового океана десятикратно превышает таковую в южном. Медиана соотношения биомассы желетелого и кормового зоопланктона в северном полушарии также выше. Величины биомассы желетелого зоопланктона и их статистически значимая связь с величиной потока углерода на нижней границе эвфотической зоны указывают на важную роль этой фракции в формировании вертикальной составляющей потока углерода в пелагиали Мирового океана.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 23-24-00007).

ACKNOWLEDGEMENTS

This study has been conducted with the financial support of the Russian Science Foundation (Project No. 23-24-00007).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Finenko G.A., Abolmasova G.I., Romanova Z.A., Datsyk N.A., Anninskii B.E. Population dynamics of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its impact on the zooplankton in the coastal regions of the Black Sea of the Crimean coast in 2004–2008. *Oceanology*. 2013. Vol. 53, no. 1: 80–88. <https://doi.org/10.1134/S0001437012050074>.
2. Naydenko S.V., Khoruzhiy A.A. The food supply for nekton in the epipelagic layer of Pacific waters at the Kuril Islands in the summer seasons of the 2000s. *Russian Journal of Marine Biology*. 2014. Vol. 40, no. 7: 502–518. <https://doi.org/10.1134/S1063074014070050>.
3. Models of the World's large marine ecosystems. GEF/LME global project promoting ecosystem-based approaches to fisheries conservation and large marine ecosystems. *IOC Technical Series*. 2008. No. 80. 53 p.
4. Boero F., Brotz L., Gibbons M.J., Piraino S., Zampardi S. Impacts and effects of ocean warming on jellyfish. *Explaining ocean warming: causes, scale, effects and consequences*. D. Laffoley, J.M. Baxter (eds.). Gland: International Union for Conservation of Nature Publ., 2016: 213–237. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2016.08.en>.

5. Lebrato M., Pahlow M., Frost J.R., Küter M., de Jesus Mendes P., Molinero J.-C., Oschlies A. Sinking of gelatinous zooplankton biomass increases deep carbon transfer efficiency globally. *Global Biogeochemical Cycles*. 2019. Vol. 33, issue 12: 1764–1783. <https://doi.org/10.1029/2019GB006265>.
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.-I., Madin L.P., Brodeur R.D., Haddock S.H.D., Malej A., Parry G.D., Eriksen E., Quiñones J., Acha M., Harvey M., Arthur J.M., Graham W.M. Recurrent jellyfish blooms are a consequence of global oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2013. Vol. 110, no. 3: 1000–1005. <https://doi.org/10.1073/pnas.1210920110>.
7. Lucas C.H., Dawson M.N. What are jellyfishes and thaliaceans and why do they bloom? *Jellyfish blooms*. K.A. Pitt, C.H. Lucas (eds.). Dordrecht: Springer Science+Business Media, 2014: 9–44. https://doi.org/10.1007/978-94-007-7015-7_2.
8. Luo J.Y., Condon R.H., Stock C.A., Duarte C.M., Lucas C.H., Pitt K.A., Cowen R.K. Gelatinous zooplankton-mediated carbon flows in the global oceans: A data-driven modeling study. *Global Biogeochemical Cycles*. 2020. Vol. 34, no. 9: e2020GB006704. <https://doi.org/10.1029/2020GB006704>.
9. Goldstein J., Steiner U.K. Ecological drivers of jellyfish blooms — The complex life history of a ‘well-known’ medusa (*Aurelia aurita*). *Journal of Animal Ecology*. 2020. Vol. 89, issue 3: 910–920. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13147>.
10. Bosch-Belmar M., Milisenda G., Basso L., Doyle T.K., Leone A., Piraino S. Jellyfish impacts on marine aquaculture and fisheries. *Reviews in Fisheries Science and Aquaculture*. 2021. Vol. 29, no. 2: 242–259. <https://doi.org/10.1080/23308249.2020.1806201>.
11. Pauly D., Graham W.M., Libralato S., Morissette L., Palomares M.L.D. Jellyfish in ecosystems, online databases, and ecosystem models. *Hydrobiologia*. 2009. Vol. 616: 67–85. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9583-x>.
12. Purcell J.E., Uye S.-I., Lo W.-T. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. *Marine Ecology Progress Series*. 2007. Vol. 350: 153–174. <https://doi.org/10.3354/meps07093>.
13. Purcell J.E., Baxter E.J., Fuentes V.L. Jellyfish as products and problems of aquaculture. *Advances in aquaculture hatchery technology*. 1st ed. G. Allan, G. Burnell (eds.). Oxford: Woodhead Publishing, 2013: 404–430. <https://doi.org/10.1533/9780857097460.2.404>.
14. Lucas C.H., Jones D.O.B., Hollyhead C.J., Condon R.H., Duarte C.M., Graham W.M., Robinson K.L., Pitt K.A., Schildhauer M., Regetz J. Gelatinous zooplankton biomass in the global oceans: geographic variation and environmental drivers. *Global Ecology and Biogeography*. 2014. Vol. 23, issue 7: 701–714. <https://doi.org/10.1111/geb.12169>.
15. COPEPOD: The Coastal and Oceanic Plankton Ecology, Production, and Observation Database. URL: <https://www.st.nmfs.noaa.gov/copepod/products/> (дата обращения 23.03.2024).
16. Moriarty R., O’Brien T.D. Distribution of mesozooplankton biomass in the global ocean. *Earth System Science Data*. 2013. Vol. 5, issue 1: 45–55. <https://doi.org/10.5194/essd-5-45-2013>.
17. JeDI: The Jellyfish Database Initiative. URL: <https://people.uncw.edu/condonr/jedi/jedi.html> (дата обращения 23.03.2024).
18. Condon R.H., Graham W.M., Duarte C.M., Pitt K.A., Lucas C.H., Haddock S.H.D., Sutherland K.R., Robinson K.L., Dawson M.N., Decker M.B., Mills C.E., Purcell J.E., Malej A., Mianzan H., Uye S.-I., Gelcich S., Madin L.P. Questioning the rise of gelatinous zooplankton in the World’s Oceans. *BioScience*. 2012. Vol. 62, issue 2: 160–169. <https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.2.9>.
19. Xie F., Zui T., Xiang Z., Tingting L., Jin W. Spatial and temporal variations of particulate organic carbon sinking flux in global ocean from 2003 to 2018. *Remote Sensing*. 2019. Vol. 11, no. 24: e2941. <https://doi.org/10.3390/rs11242941>.
20. Богоров В.Г., Виноградов М.Е., Воронина Н.М., Канаева И.П., Суетова И.А. Распределение биомассы зоопланктона в поверхностном слое Мирового океана. *Доклады Академии наук СССР*. 1968. Т. 182, № 5: 1205–1207.
21. Schilling H.T., Everett J.D., Schaeffer A., Hinchliffe C., Yates P., Baird M.E., Suthers I.M. Vertically resolved pelagic particle biomass and size structure across a continental shelf under the influence of a western boundary current. *Journal of Geophysical Research. Oceans*. 2023. Vol. 128, issue 2: e2022JC018689. <https://doi.org/10.1029/2022JC018689>.
22. Finenko Z.Z., Piontkovski S.A., Williams R., Mishonov A.V. Variability of phytoplankton and mesozooplankton biomass in the subtropical and tropical Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*. 2003. Vol. 250: 125–144. <https://doi.org/10.3354/meps250125>.
23. Irigoien X., Huisman J., Harris R.P. Global biodiversity patterns of marine phytoplankton and zooplankton. *Nature*. 2004. Vol. 429, no. 6994: 863–867. <https://doi.org/10.1038/nature02593>.
24. Lilley M.K.S., Houghton J.D.R., Hays G.C. Distribution, extent of inter-annual variability and diet of the bloom-forming jellyfish *Rhizostoma* in European waters. *Journal of the Marine Biological*

Association of the United Kingdom. 2009. Vol. 89, issue 1: 39–48. <https://doi.org/10.1017/S0025315408002439>.

25. Tommasi D., Hunt B.P.V., Pakhomov E.A. Differential response of distinct copepod life history types to spring environmental forcing in Rivers Inlet, British Columbia, Canada. *PeerJ*. 2021. Vol. 9: e12238. <https://doi.org/10.7717/peerj.12238>.
26. Behrenfeld M.J., Falkowski P.G. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnology and Oceanography*. 1997. Vol. 42, issue 1: 1–20. <https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.1.0001>.
27. Behrenfeld M.J., O'Malley R.T., Siegel D.A., McClain C.R., Sarmiento J.L., Feldman G.C., Milligan A.J., Falkowski P.G., Letelier R.M., Boss E.S. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature*. 2006. Vol. 444, no. 7120: 752–755. <https://doi.org/10.1038/nature05317>.
28. Armengol L., Calbet A., Franchy G., Rodríguez-Santos A., Hernández-León S. Planktonic food web structure and trophic transfer efficiency along a productivity gradient in the tropical and subtropical Atlantic Ocean. *Scientific Reports*. 2019. Vol. 9, no. 1: e2044. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-38507-9>.
29. Chiaverano L.M., Holland B.S., Crow G.L., Blair L., Yanagihara A.A. Long-term fluctuations in circalunar beach aggregations of the box jellyfish *Alatina moseri* in Hawaii, with links to environmental variability. *PLOS One*. 2013. Vol. 8, no. 10: e77039. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077039>.
30. Boyd P.W., Claustre H., Levy M., Siegel D.A., Weber T. Multi-faceted particle pumps drive carbon sequestration in the ocean. *Nature*. 2019. Vol. 568, no. 7752: 327–335. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1098-2>.
31. Ratnarajah L., Abu-Alhaja R., Atkinson A., Batten S., Bax N.J., Bernard K.S., Canonico G., Cornils A., Everett J.D., Grigoratou M., Ishak N.H.A., Johns D., Lombard F., Muxagata E., Ostle C., Pitois S., Richardson A.J., Schmidt K., Stemmann L., Swadling K.M., Yang G., Yebra L. Monitoring and modelling marine zooplankton in a changing climate. *Nature Communications*. 2023. Vol. 14: e564. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-36241-5>.
32. Palacios-Abrantes J., Reygondeau G., Wabnitz C.C.C., Cheung W.W.L. The transboundary nature of the world's exploited marine species. *Scientific Reports*. 2020. Vol. 10: e17668. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-74644-2>.
33. Пюнтковский С.А., Минский И.А., Мегер Я.В. Многолетняя изменчивость биомассы океанического зоопланктона. *Водные биоресурсы и среда обитания*. 2023. Т. 6, № 3: 52–65. https://doi.org/10.47921/2619-1024_2023_6_3_52.
34. Пюнтковский С.А., Минский И.А., Мегер Я.В. Соотношение биомассы желетелого и кормового зоопланктона в Мировом океане. *Актуальные вопросы биологической физики и химии*. 2023. Т. 8, № 1: 94–98. <https://doi.org/10.29039/rusjbpс.2023.0595>.

REFERENCES

1. Finenko G.A., Abolmasova G.I., Romanova Z.A., Datsyk N.A., Anninskii B.E. Population dynamics of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its impact on the zooplankton in the coastal regions of the Black Sea of the Crimean coast in 2004–2008. *Oceanology*. 2013. Vol. 53, no. 1: 80–88. <https://doi.org/10.1134/S0001437012050074>.
2. Naydenko S.V., Khoruzhiy A.A. The food supply for nekton in the epipelagic layer of Pacific waters at the Kuril Islands in the summer seasons of the 2000s. *Russian Journal of Marine Biology*. 2014. Vol. 40, no. 7: 502–518. <https://doi.org/10.1134/S1063074014070050>.
3. Models of the World's large marine ecosystems. GEF/LME global project promoting ecosystem-based approaches to fisheries conservation and large marine ecosystems. *IOC Technical Series*. 2008. No. 80. 53 p.
4. Boero F., Brotz L., Gibbons M.J., Piraino S., Zampardi S. Impacts and effects of ocean warming on jellyfish. In: *Explaining ocean warming: causes, scale, effects and consequences*. D. Laffoley, J.M. Baxter (eds.). Gland: International Union for Conservation of Nature Publ., 2016: 213–237. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2016.08.en>.
5. Lebrato M., Pahlow M., Frost J.R., Küter M., de Jesus Mendes P., Molinero J.-C., Oschlies A. Sinking of gelatinous zooplankton biomass increases deep carbon transfer efficiency globally. *Global Biogeochemical Cycles*. 2019. Vol. 33, issue 12: 1764–1783. <https://doi.org/10.1029/2019GB006265>.
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.-I., Madin L.P., Brodeur R.D., Haddock S.H.D., Malej A., Parry G.D., Eriksen E., Quiñones J., Acha M., Harvey M., Arthur J.M., Graham W.M. Recurrent jellyfish blooms are a consequence of global oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2013. Vol. 110, no. 3: 1000–1005. <https://doi.org/10.1073/pnas.1210920110>.
7. Lucas C.H., Dawson M.N. What are jellyfishes and thaliaceans and why do they bloom? In: *Jellyfish blooms*. K.A. Pitt, C.H. Lucas (eds.). Dordrecht: Springer Science+Business Media, 2014: 9–44. https://doi.org/10.1007/978-94-007-7015-7_2.
8. Luo J.Y., Condon R.H., Stock C.A., Duarte C.M., Lucas C.H., Pitt K.A., Cowen R.K. Gelatinous zooplankton-mediated carbon flows in the global oceans: A data-driven modeling study. *Global Biogeochemical Cycles*. 2020. Vol. 34, no. 9: e2020GB006704. <https://doi.org/10.1029/2020GB006704>.
9. Goldstein J., Steiner U.K. Ecological drivers of jellyfish blooms — The complex life history of a 'well-known' medusa (*Aurelia aurita*). *Journal of Animal Ecology*. 2020. Vol. 89, issue 3: 910–920. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13147>.

10. Bosch-Belmar M., Milisenda G., Basso L., Doyle T.K., Leone A., Piraino S. Jellyfish impacts on marine aquaculture and fisheries. *Reviews in Fisheries Science and Aquaculture*. 2021. Vol. 29, no. 2: 242–259. <https://doi.org/10.1080/23308249.2020.1806201>.
11. Pauly D., Graham W.M., Libralato S., Morissette L., Palomares M.L.D. Jellyfish in ecosystems, online databases, and ecosystem models. *Hydrobiologia*. 2009. Vol. 616: 67–85. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9583-x>.
12. Purcell J.E., Uye S.-I., Lo W.-T. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. *Marine Ecology Progress Series*. 2007. Vol. 350: 153–174. <https://doi.org/10.3354/meps07093>.
13. Purcell J.E., Baxter E.J., Fuentes V.L. Jellyfish as products and problems of aquaculture. In: *Advances in aquaculture hatchery technology*. 1st ed. G. Allan, G. Burnell (eds.). Oxford: Woodhead Publishing, 2013: 404–430. <https://doi.org/10.1533/9780857097460.2.404>.
14. Lucas C.H., Jones D.O.B., Hollyhead C.J., Condon R.H., Duarte C.M., Graham W.M., Robinson K.L., Pitt K.A., Schildhauer M., Regetz J. Gelatinous zooplankton biomass in the global oceans: geographic variation and environmental drivers. *Global Ecology and Biogeography*. 2014. Vol. 23, issue 7: 701–714. <https://doi.org/10.1111/geb.12169>.
15. COPEPOD: The Coastal and Oceanic Plankton Ecology, Production, and Observation Database. Available at: <https://www.st.nmfs.noaa.gov/copepod/products/> (accessed 23.03.2024).
16. Moriarty R., O'Brien T.D. Distribution of mesozooplankton biomass in the global ocean. *Earth System Science Data*. 2013. Vol. 5, issue 1: 45–55. <https://doi.org/10.5194/essd-5-45-2013>.
17. JeDI: The Jellyfish Database Initiative. Available at: <https://people.uncw.edu/condonr/jedi/jedi.html> (accessed 23.03.2024).
18. Condon R.H., Graham W.M., Duarte C.M., Pitt K.A., Lucas C.H., Haddock S.H.D., Sutherland K.R., Robinson K.L., Dawson M.N., Decker M.B., Mills C.E., Purcell J.E., Malej A., Mianzan H., Uye S.-I., Gelcich S., Madin L.P. Questioning the rise of gelatinous zooplankton in the World's Oceans. *BioScience*. 2012. Vol. 62, issue 2: 160–169. <https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.2.9>.
19. Xie F., Zui T., Xiang Z., Tingting L., Jin W. Spatial and temporal variations of particulate organic carbon sinking flux in global ocean from 2003 to 2018. *Remote Sensing*. 2019. Vol. 11, no. 24: e2941. <https://doi.org/10.3390/rs11242941>.
20. Bogorov V.G., Vinogradov M.E., Voronina N.M., Kanaeva I.P., Suetova I.A. Raspredelenie biomassy zooplanktona v poverkhnostnom sloe Mirovogo okeana [Distribution of the biomass of zooplankton in the surface layer of the World Ocean]. *Doklady Akademii nauk SSSR* [Reports of the USSR Academy of Sciences]. 1968. Vol. 182, no. 5: 1205–1207. (In Russian).
21. Schilling H.T., Everett J.D., Schaeffer A., Hinchliffe C., Yates P., Baird M.E., Suthers I.M. Vertically resolved pelagic particle biomass and size structure across a continental shelf under the influence of a western boundary current. *Journal of Geophysical Research. Oceans*. 2023. Vol. 128, issue 2: e2022JC018689. <https://doi.org/10.1029/2022JC018689>.
22. Finenko Z.Z., Piontkovski S.A., Williams R., Mishonov A.V. Variability of phytoplankton and mesozooplankton biomass in the subtropical and tropical Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*. 2003. Vol. 250: 125–144. <https://doi.org/10.3354/meps250125>.
23. Irigoien X., Huisman J., Harris R.P. Global biodiversity patterns of marine phytoplankton and zooplankton. *Nature*. 2004. Vol. 429, no. 6994: 863–867. <https://doi.org/10.1038/nature02593>.
24. Lilley M.K.S., Houghton J.D.R., Hays G.C. Distribution, extent of inter-annual variability and diet of the bloom-forming jellyfish *Rhizostoma* in European waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2009. Vol. 89, issue 1: 39–48. <https://doi.org/10.1017/S0025315408002439>.
25. Tommasi D., Hunt B.P.V., Pakhomov E.A. Differential response of distinct copepod life history types to spring environmental forcing in Rivers Inlet, British Columbia, Canada. *PeerJ*. 2021. Vol. 9: e12238. <https://doi.org/10.7717/peerj.12238>.
26. Behrenfeld M.J., Falkowski P.G. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnology and Oceanography*. 1997. Vol. 42, issue 1: 1–20. <https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.1.0001>.
27. Behrenfeld M.J., O'Malley R.T., Siegel D.A., McClain C.R., Sarmiento J.L., Feldman G.C., Milligan A.J., Falkowski P.G., Letelier R.M., Boss E.S. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature*. 2006. Vol. 444, no. 7120: 752–755. <https://doi.org/10.1038/nature05317>.
28. Armengol L., Calbet A., Franchy G., Rodríguez-Santos A., Hernández-León S. Planktonic food web structure and trophic transfer efficiency along a productivity gradient in the tropical and subtropical Atlantic Ocean. *Scientific Reports*. 2019. Vol. 9, no. 1: e2044. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-38507-9>.
29. Chiaverano L.M., Holland B.S., Crow G.L., Blair L., Yanagihara A.A. Long-term fluctuations in circalunar beach aggregations of the box jellyfish *Alatina moseri* in Hawaii, with links to environmental variability. *PLOS One*. 2013. Vol. 8, no. 10: e77039. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077039>.
30. Boyd P.W., Claustre H., Levy M., Siegel D.A., Weber T. Multi-faceted particle pumps drive carbon sequestra-

- tion in the ocean. *Nature*. 2019. Vol. 568, no. 7752: 327–335. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1098-2>.
31. Ratnarajah L., Abu-Alhaija R., Atkinson A., Batten S., Bax N.J., Bernard K.S., Canonico G., Cornils A., Everett J.D., Grigoratou M., Ishak N.H.A., Johns D., Lombard F., Muxagata E., Ostle C., Pitois S., Richardson A.J., Schmidt K., Stemmann L., Swadling K.M., Yang G., Yebra L. Monitoring and modelling marine zooplankton in a changing climate. *Nature Communications*. 2023. Vol. 14: e564. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-36241-5>.
32. Palacios-Abrantes J., Reygondeau G., Wabnitz C.C.C., Cheung W.W.L. The transboundary nature of the world's exploited marine species. *Scientific Reports*. 2020. Vol. 10: e17668. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-74644-2>.
33. Piontkovskiy S.A., Minskiy I.A., Meger Ya.V. Mnogoletnyaya izmenchivost' biomassy okeanicheskogo zooplanktona [Long-term variability of oceanic zooplankton biomass]. *Vodnye bioresursy i sreda obitaniya [Aquatic Bioresources & Environment]*. 2023. Vol. 6, no. 3: 52–65. https://doi.org/10.47921/2619-1024_2023_6_3_52. (In Russian).
34. Piontkovskiy S.A., Minskiy I.A., Meger Ya.V. Sootnoshenie biomassy zheletelogo i kormovogo zooplanktona v Mirovom okeane [The gelatinous-to-forage zooplankton biomass ratio of the World Ocean]. *Aktual'nye voprosy biologicheskoy fiziki i khimii [Russian Journal of Biological Physics and Chemistry]*. 2023. Vol. 8, no. 1: 94–98. <https://doi.org/10.29039/rusjbpc.2023.0595>. (In Russian).

Для цитирования: Мегер Я.В., Пионтковский С.А. Пространственный тренд и соотношение биомассы желетелого и кормового зоопланктона в Мировом океане. *Водные биоресурсы и среда обитания*. 2024. Т. 7, № 3: 50–61.

For citation: Meger Ya.V., Piontkovski S.A. Spatial trend and ratio of the gelatinous to forage zooplankton biomass in the World Ocean. *Aquatic Bioresources & Environment*. 2024. Vol. 7, no. 3: 50–61.

Об авторах:

Мегер Яков Васильевич, младший научный сотрудник ФГАОУ ВО «Севастопольский государственный университет» (299051, г. Севастополь, ул. Университетская, 33, ИПИ), ORCID 0000-0002-3413-8476, meger_yakov@mail.ru

Пионтковский Сергей Александрович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник ФГАОУ ВО «Севастопольский государственный университет» (299051, г. Севастополь, ул. Университетская, 33, ИПИ), ORCID 0000-0002-6472-9701, spiontkovski@mail.ru

Поступила в редакцию 25.03.2024

Поступила после рецензии 08.07.2024

Принята к публикации 22.07.2024

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликтов интересов.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант.

Received 25.03.2024

Revised 08.07.2024

Accepted 22.07.2024

Conflict of interest statement

The authors do not have any conflict of interest.

All authors have read and approved the final manuscript.