

СООТНОШЕНИЕ БИОМАССЫ ЖЕЛТЕЛОГО И КОРМОВОГО ЗООПЛАНКТОНА В МИРОВОМ ОКЕАНЕ

Пионтковский С.А., Минский И.А., Мегер Я.В.

Севастопольский государственный университет

ул. Университетская 33, г. Севастополь, 299053, РФ; email: spiontkovski@mail.ru

Поступила в редакцию 20.06.2023. DOI: 10.29039/rusjbpс.2023.0595

Аннотация. Пространственно-временная изменчивость ряда фундаментальных биофизических характеристик океана (интенсивности биолюминесценции, звукорассеивающих слоев и др.) во многом зависит от величины и характера распределения биомассы зоопланктона в нем. В свою очередь, кормовая фракция зоопланктона (представленная в основном ракообразными входящими в рацион мелких пелагических рыб) и его желетелая фракция (представленная гребневиками, медузами и некоторыми другими организмами) играют важную, но разную роль в трансформации вещества и энергии в пелагиали Мирового океана. Кормовой зоопланктон выступает в роли передаточного звена, связывающего продуцентов (фитопланктон) с консументами более высоких трофических уровней. Желетелый зоопланктон направляет поток органического углерода в детритную цепь экосистемы. На основе анализа международных баз данных (JeDI и COPEPOD) и опубликованных исследований (1951-2004 гг.) рассчитано соотношение биомассы желетелого и кормового зоопланктона в 43-х регионах. Показано, что по величине соотношения (в единицах углерода) желетелые доминируют в верхнем 200-метровом слое на большей части акватории северного полушария Мирового океана. Такое соотношение может отрицательно сказываться на воспроизводстве рыбных промысловых запасов, т.к. желетелый зоопланктон изымает часть потока углерода из пищевой цепи и направляет ее в детритную.

Ключевые слова: биомасса зоопланктона, пелагические экосистемы, Мировой океан.

ВВЕДЕНИЕ

Пространственно-временная изменчивость ряда фундаментальных биофизических характеристик океана (интенсивности биолюминесценции, звукорассеивающих слоев и др.) во многом зависит от величины и характера распределения биомассы зоопланктона в нем. В трофической структуре морских экосистем зоопланктон является важным промежуточным звеном, регулирующим эффективность трансформации вещества и энергии от продуцентов (фитопланктона) к консументам высоких порядков [1]. Зоопланктон неоднороден по таксономическому составу, размерам организмов и занимаемым ими экологическим нишам. Наиболее заметно эти и другие различия проявляются при сопоставлении кормового и желетелого зоопланктона (последний представлен гребневиками, медузами и другими организмами с характерной желеобразной консистенцией). Термин «кормовой зоопланктон» (forage zooplankton) используют для характеристики той его фракции, которая входит в рацион мелких пелагических рыб [2,3].

По сравнению с кормовым зоопланктоном, трансформирующим потоки вещества и энергии по пастбищной пищевой цепи, желетелые потребляются в значительно меньшей степени или не потребляются вообще (что различается регионально). Это означает, что проходящие через них потоки направлены в детритную цепь, частью которой они сами становятся, после отмирания. Расчеты на основе моделей и имеющихся данных показывают ~40% вклад желетелых в глобальный поток взвешенного органического вещества в верхнем 100-метровом слое Мирового океана [4].

Накопление материала по оценкам биомассы и таксономического состава зоопланктона в разных регионах и совершенствование международных баз данных содержащих материалы этих исследований делает возможным анализ и сопоставление биомасс кормового и некормового (желетелого) зоопланктона в масштабах Мирового океана, что и являлось целью наших исследований. Она представляется актуальной в связи с тем, что обзоры литературы и новые данные подчеркивают возрастающую роль желетелых организмов в пелагиали Мирового океана в связи с глобальным потеплением и антропогенным воздействием [5-11]. Оценки соотношения биомасс этих двух фракций, рационов организмов их формирующих и скоростей потребления пищи способствуют более глубокому пониманию направленности потоков вещества и энергии в пелагических экосистемах.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Мы рассчитали соотношение биомассы желетелых организмов к биомассе организмов кормового зоопланктона (Бжз/Бкз), используя их среднегодовые величины. Международные базы данных по пространственному распределению желетелого и кормового зоопланктона (JeDI и COPEPOD) и опубликованные статьи (с осреднением данных за 1951-2004 гг.) дают возможность рассчитать это соотношение для различных регионов Мирового океана. В этих базах и публикациях на них основанных, оба параметра представлены в единицах углерода, для верхнего 200-метрового слоя [12-14]. Пример наполненности базы данных COPEPOD

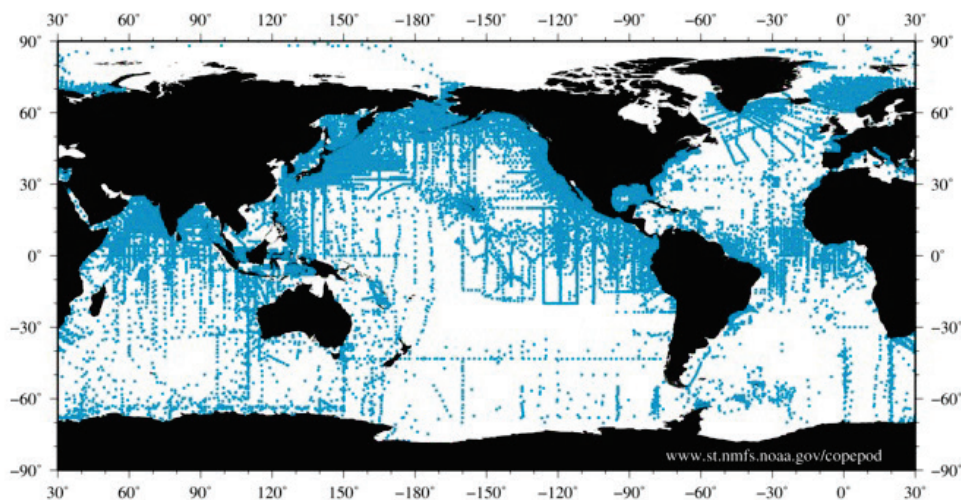


Рисунок 1. Карта станций с измерениями биомассы зоопланктона в базе данных COPEPOD [14]

измерениями биомассы зоопланктона, выполненных в более чем 150 экспедициях разных стран, показан на рисунке 1. Биомасса конвертирована в единицы углерода администратором базы данных [14] по соответствующим уравнениям [15].

В указанных массивах измерений нам не доставало современных материалов по Черному морю, в связи с чем соотношение биомасс Бжз/Бкз для этого региона было рассчитано по более обширным данным [16].

Основу кормового зоопланктона (как рациона мелких пелагических рыб) формируют организмы размерного диапазона 0,2-2,0 мм, среди которых наиболее многочисленными являются мелкие ракообразные- *Copepoda*. Что же касается желетелой фракции, то в базе данных JeDI желетелый зоопланктон представлен тремя основными таксономическими группами: *Cnidaria*, *Stenophora*, и *Thaliacea*, суммарная биомасса которых была использована в расчетах соотношения Бжз/Бкз.

В статистической обработке использованы программные пакеты “Statistica v.9” и “PAST v.3.25”, позволяющие применять методы линейной и нелинейной статистики в оценках пространственно-временного распределения.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Выборка рассчитанных нами соотношений Бжз/Бкз равна 43, при средней величине соотношения равной 13. Однако, распределение в выборке отличалось от нормального, поэтому, в качестве осредненной оценки, мы использовали медиану, которая, как известно, при нормальном распределении совпадает со средней. В данном случае, медиана равна 2, т.е. ее величина указывает на 2х-кратное доминирование биомассы желетелых над кормовым зоопланктоном. Величины соотношения Бжз/Бкз варьируют в широком диапазоне: 0,02–150. При этом, малые величины (0,02–10) наиболее часто встречаемы (рис. 2).

Добиться географически равномерного распределения расчетных точек соотношения Бжз/Бкз по акватории океана нам не удалось, в связи с недостатком данных, которые были бы комплементарны по обеим фракциям зоопланктона, по регионам. Распределение биомассы зоопланктона и величин соотношения Бжз/Бкз на картах отражают этот недостаток (рис. 3): данные отсутствуют для значительной части акватории, особенно в южном полушарии и для открытых районов, в целом. Тем не менее, построенная разведочная карта пространственного распределения соотношения биомассы желетелого и кормового зоопланктона выявляет два его характерных свойства: значительное варьирование величины соотношения и доминирование высоких величин в водах северного полушария.

Так, диапазон варьирования Бжз/Бкз составил почти 2 порядка. Наибольшие его величины отмечены в бореальных и полярных широтах северного полушария, в частности, в Баренцевом море, в восточной части Северного Ледовитого океана и в Восточно-Китайском море. Воды последнего примечательны обилием в нем среднеразмерных медуз *Aurelia aurita*, *Cyanea nozakii* и гигантских *Nemopilema nomurai*, с размером около 1 м и весом до 200 кг [17,18].

Как было отмечено, выборка по расчету соотношения Бжз/Бкз, нанесенного на карту, состоит из 43 значений, для которых медиана распределения указывает на 2х-кратное преобладание желетелых. При этом, в крупномасштабном пространственном распределении суммарной биомассы желетелых Мирового океана, 92% приходится на тип *Cnidaria*, к которому относят множество видов сцифоидных медуз [12].

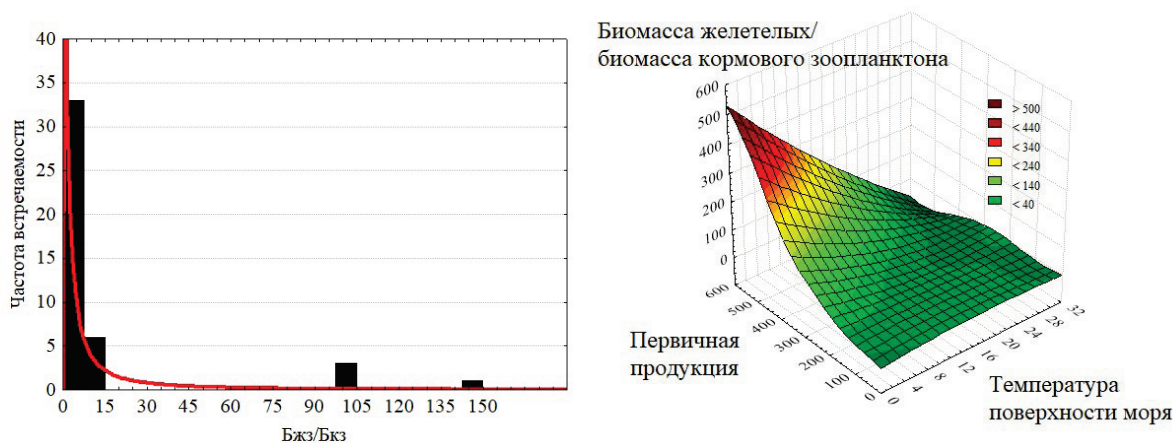


Рисунок 2. Структурно-функциональные соотношения в пелагиали. Слева: гистограмма распределения частот встречаемости величин Бжз/Бкз в выборке (n = 43; min = 0,02; max = 150, медиана = 2; коэффициент асимметрии = 3,10; коэффициент эксцесса = 8,79). Красная кривая характеризует логнормальное распределение частот встречаемости величин Бжз/Бкз. Справа: соотношение Бжз/Бкз, представленное как функция первичной продукции ($г\ C\ м^{-2}\ год^{-1}$) и температуры поверхности океана ($^{\circ}C$). Поверхность диаграммы сглажена кубическим сплайном

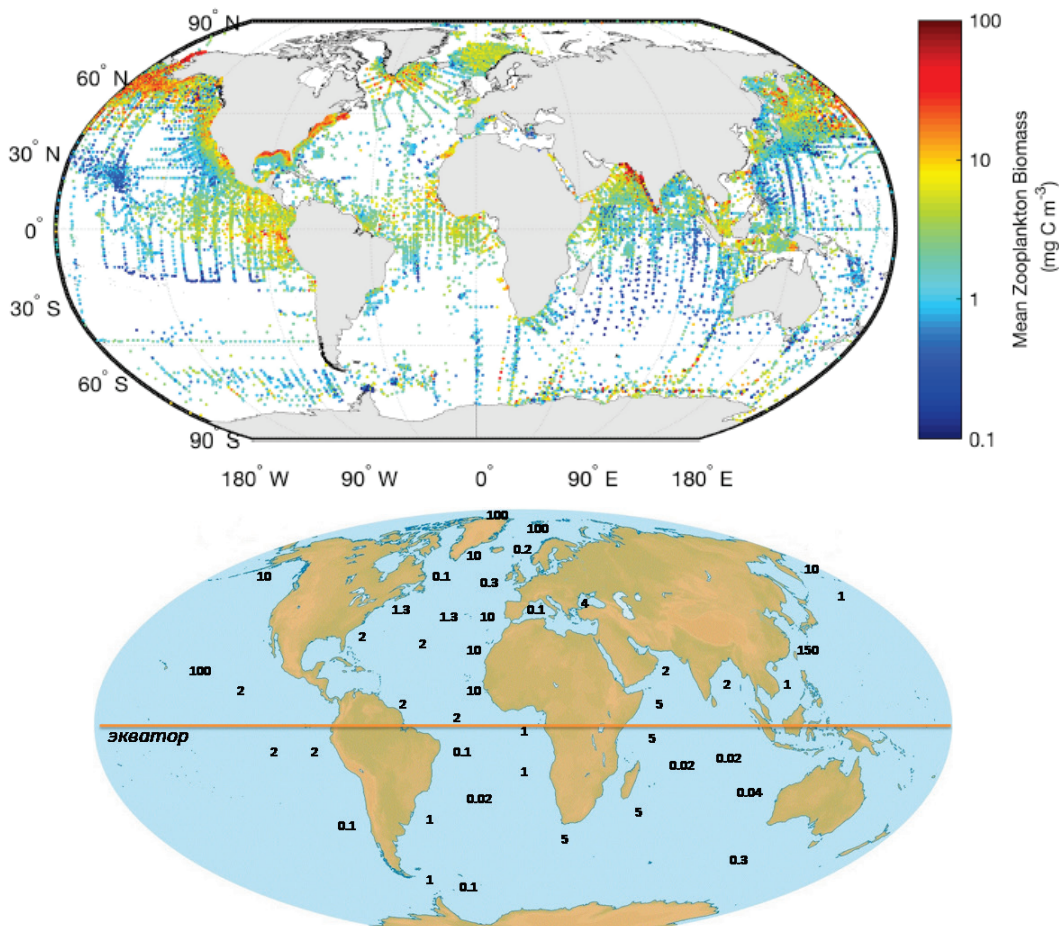


Рисунок 3. Распределение биомассы зоопланктона в слое 0–200 м (верхний рисунок, по [14]) и соотношения биомассы ($mg\ C\ м^{-3}$) желетелого и кормового зоопланктона в том же слое. Фоновая карта на нижнем рисунке (https://www.printablee.com/post_continents-and-oceans-map-printable_154623) дана с изменениями

Первичная продукция и температура являются экологически важными драйверами пространственно-временной изменчивости биомассы желетелого и кормового зоопланктона [12,20,21]. В связи с этим, мы провели анализ взаимосвязи этих четырех переменных (рис. 2). В частности, соотношение Бжз/Бкз было аппроксимировано как функция чистой первичной продукции эвфотического слоя (1996–2014 гг.) и температуры поверхности океана. Два последних параметра были взяты из соответствующих баз данных и публикаций, характеризующих глобальные тренды [30, <https://www.sciencelearn.org.nz/images/780-sea-surface-temperature>]. Очевидно, что трехмерная диаграмма (рис. 2) имеет «перелом» по ее диагонали. Она показывает достаточно

выраженную зависимость соотношения Бжз/Бкз от первичной продукции и температуры в левой части диаграммы и ее отсутствие в правой; т.е. максимальные величины Бжз/Бкз наблюдаются при высокой первичной продукции и низких температурах (что характерно для бореальных и полярных широт), в то время как в области низкой первичной продукции и высоких температур (т.е. в тропических широтах) зависимость соотношения Бжз/Бкз от первичной продукции и температуры поверхности отсутствует. Область трехмерной диаграммы, представленная в желто-красных тонах, является экстраполяцией данных за пределы полученных значений Бжз/Бкз, поскольку этот диапазон, предположительно, существует в неисследованных районах, или же он может появиться, в связи с воздействием факторов, обсуждаемых ниже.

Состояние базы данных по желетелым не позволило нам построить временные серии, характеризующие многолетнюю изменчивость их биомассы по всем тем регионам, для которых рассчитано соотношение Бжз/Бкз. В свою очередь, это не позволило оценить тенденцию его многолетней изменчивости, хотя, увеличение биомассы желетелых в связи с антропогенным воздействием, глобальным потеплением и ростом температуры в океане, в литературе обсуждается [5,10,19]. В целом же, величины соотношения Бжз/Бкз >1 , т.е. преобладание биомассы желетелых, косвенно указывает на прохождение основного потока органического углерода не через пастбищную пищевую цепь, а через детритную. Таким образом, желетелые изымают часть потока углерода из классической пастбищной трофической цепи, что может отрицательно сказываться на воспроизводстве рыбных промысловых запасов Мирового океана.

Существенный вклад биомассы желетелого зоопланктона в суммарный годовой поток взвешенного органического углерода, проходящего через эвфотическую зону, отражен статистически значимым коэффициентом корреляции между этими параметрами ($n = 77$, $r = 0,63$; при уровне значимости 95%). Мы вычислили его по биомассе желетелого зоопланктона [12] и величинам потока на нижней границе эвфотической зоны Мирового океана [31]. В целом, поток взвешенного органического углерода выше в умеренных (особенно северных) широтах, по сравнению с тропическими. На масштабах многолетней изменчивости, экологическая значимость детритной цепи, вероятно, увеличивается. На это указывают конечные продукты пастбищной цепи: многолетняя динамика биомассы зоопланктона и уловов пелагических рыб в Мировом океане демонстрирует отрицательные тренды [20,21], а биомасса желетелых – положительные [5,26].

Региональная оценка соотношения Бжз/Бкз представляется особенно важной при мониторинге состояния Больших морских экосистем океана [22,23]. Например, в прибрежных (крымских) водах Черного моря, биомасса желетелых в несколько раз превосходит таковую кормового зоопланктона (в углеродных единицах). При этом, в единицах сырой биомассы, желетелые превосходят кормовой зоопланктон, приблизительно, в 170 раз, а в прибрежье северо-западной части моря в 200-300 раз [16]. Такие соотношения целесообразно учитывать при планировании размещения объектов марикультуры и рекреационных комплексов вдоль черноморского побережья.

Аналогичный подход применим и к другим географическим районам, особенно к тем, в которых желетелые составляют значительную часть биомассы зоопланктона. В этом плане, экосистемы уже ранжируют по индексу обилия медуз, и в этом ранжировании, из 45 Больших морских экосистем мирового океана, Восточно-Китайское и Черное моря демонстрируют самые высокие индексы [5]. Примечательно, что в упомянутом ранжировании, в десятку первых попал ряд регионов, для которых на нашей карте (рис. 3) тоже приведены высокие величины Бжз/Бкз, хотя методы оценки обилия желетелых были разные.

В целом, выполненный нами анализ углубляет и расширяет дискуссию о глобальном увеличении биомассы желетелых и постепенном превращении Мирового океана в «желетелый океан» [5-7,10,11,25]. Следует отметить и несколько иное видение этой проблемы, акцентированное на возможном существовании долгопериодных (20-летних) глобальных колебаний биомассы желетелых, модулируемых климатическими аномалиями [26]. При этом, авторы констатируют и наличие ее слабого, но статистически значимого многолетнего увеличения.

Что же касается прогноза многолетней изменчивости соотношения Бжз/Бкз, то, если исходить из свойств трехмерной диаграммы, представленной на рисунке 2, то он должен учитывать три упомянутых тренда: 1) уменьшение биомассы кормового зоопланктона в океане, многолетний отрицательный тренд которой отмечен для многих районов северного полушария – как неритических, так и океанических [27-29,31]; 2) уменьшение первичной продукции в пелагиали открытого океана [24]; 3) увеличение температуры в поверхностном слое, в связи с глобальным потеплением (<https://marine.copernicus.eu/access-data/ocean-monitoring-indicators/global-ocean-trend-map-sea-surface-temperature>). Совокупный эффект этих трендов, в многолетнем аспекте, неясен. С одной стороны, согласно диаграмме, представленной на рисунке 2, уменьшение первичной продукции и увеличение температуры могут способствовать уменьшению величины соотношения биомассы желетелых к кормовому зоопланктону; с другой, уменьшение биомассы кормового зоопланктона в океане должно вызвать противоположный эффект. При этом, следует учитывать, что сила воздействия каждого из факторов на величину обсуждаемого соотношения недостаточно ясна. Это предполагает дальнейшие исследования их совокупного воздействия, в разных регионах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Расчет соотношения биомассы желетелого и кормового зоопланктона (в единицах углерода) показал, что желетелые доминируют в верхнем 200-м слое, на большей части акватории северного полушария Мирового океана. В нем же, как известно, расположены районы интенсивного мирового рыболовства. Доминирование

биомассы желетелых в пелагиали океана косвенно указывает на прохождение основного потока углерода в пелагической экосистеме не через пастбищную пищевую цепь, а через детритную. Это должно отрицательно сказываться на возобновлении промыслового запаса пелагиали, в связи с тем, что желетелые организмы изымают часть потока углерода из пастбищной трофической цепи.

Список литературы / References:

1. Buitenhuis E., Le Que' re' C., Aumont O., Beaugrand G., Bunker B., Hirst A., Ikeda T. et al. Biogeochemical fluxes through mesozooplankton. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 2006, no. 20, p. GB2003, doi: 10.1029/2005GB002511.
2. Finenko G.A., Abolmasova G.I., Romanova Z.A., Datsyk N.A., Anninski 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. *Oceanol.*, 2013, vol. 53, no. 1, pp. 80-88.
3. Nydenko 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. *Rus. J. Mar. Biol.*, 2014, no. 40, pp. 502-518.
4. Luo J.Y., Condon R.H., Stock C.A. et al. Gelatinous zooplankton-mediated carbon flows in the global oceans: a data-driven modeling study. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 2020, vol. 34, no. 9, e2020GB006704.
5. Brotz L., Cheung W.W.L., Kleisner K. et al. Increasing jellyfish populations: trends in Large Marine Ecosystems. *Hydrobiol.*, 2012, no. 690, pp. 3-20.
6. Duarte C.M., Pitt K.A., Lucas C.H. et al. Is global ocean sprawl a cause of jellyfish blooms? *Front. Ecol. Environm.*, 2012, vol. 11, no. 2, pp. 91-97.
7. Duarte A.K., Kinan P.G., Muxagata E. et al. Zooplankton biomass distribution in the Subtropical Southwestern Atlantic Ocean: relationships with environmental factors and chlorophyll *a*. *Pan-American J. Aquat. Sci.*, 2014, vol. 9, no. 4, pp. 239-261.
8. Heneghan R., Everett J., Blanchard J. et al. Climate driven zooplankton shifts could cause global declines in food quality for fish. *Res. Square*, 2021, doi: 10.2123/rs.3rs-953268/v1.
9. Pauly D., Graham W.M., Libralato S. et al. Jellyfish in ecosystems, online databases, and ecosystem models. *Hydrobiol.*, 2009, vol. 616, pp. 67-85.
10. Purcell J.E., Uye S., Lo W.T. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 2007, vol. 350, pp. 153-174.
11. Richardson A.J., Bakun A., Hays G.C. et al. The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends Ecol. Evolut.*, 2009, no. 24, pp. 312-322.
12. Lucas C.H., Jones D.O.B., Hollyhead C.J. et al. Gelatinous zooplankton biomass in the global oceans: geographic variation and environmental drivers. *Global Ecol. Biogeogr.*, 2014, doi: 10.1111/geb.12169.
13. Moriarty R., O'Brien T.D. Distribution of mesozooplankton biomass in the global ocean. *Earth Syst. Sci. Data*, 2013, no. 5, pp. 45-55.
14. O'Brien T.D. *COPEPOD: A global plankton database*. U.S. Dep. Commerce, NOAA Tech. Memo., 2005, NMFS-F/SPO-73, 136 p.
15. Wiebe P. H. Functional regression equations for zooplankton displacement volume, wet weight, dry weight, and carbon. A correction. *Fish. Bull.*, 1988, no. 86, pp. 833-835.
16. Zagorodnyaya Yu.A., Piontkovski S.A., Gubanov V. Pelagic ecosystem of the Black Sea goes gelatinous. *Mar. Biol. Res.*, 2023 (In Press).
17. Oh S., Kim K-Y, Oh H-J. et al. Spatio-temporal distribution of giant jellyfish *Nenopilema nomurai*. *Water*, 2022, vol. 14, no. 8, p. 2883, doi: 10.3390/w14182883.
18. Yoon E.A., Cha C.P., Hwang D.J. et al. Inter-annual occurrence variation of the large jellyfish *Nemopilema nomurai* due to the changing marine environment in the East China Sea. *Bull. Korean Soc. Fish. Technol.*, 2012, no. 48, pp. 242-255.
19. Mills C.E. Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions? *Hydrobiol.*, 2001, no. 451, pp. 55-62.
20. Chust G., Allen I., Bopp L. et al. Biomass changes and trophic amplification of plankton in a warmer ocean. *Glob. Change Biol.*, 2014, vol. 20, no. 7, pp. 2124-2139.
21. Lotze H.K., Tittenzor D.P., Bryndum-Buchholz A. et al. Global ensemble projections reveal trophic amplification of ocean biomass declines with climate change. *PNAS*, 2019, vol. 116, no. 26, pp. 12907-12912.
22. Sherman K. Toward Ecosystem-Based Management (EBM) of the World's Large Marine Ecosystems During Climate Change. *Envir. Developm.*, 2014, iss. 11, pp. 43-66.
23. Fanning L., Mahon R., Baldwin K. et al. Transboundary Waters Assessment Programme (TWAP) Assessment of Governance Arrangements for the Ocean, Transboundary Large Marine Ecosystems. IOC-UNESCO, Paris. *IOC Techn. Ser.*, 2015, vol. 1, no. 119, 80 p.
24. Behrenfeld M.J., O'Malley R.T., Boss E.S. et al. Reevaluating ocean warming impacts on global phytoplankton. *Nature Climate Change*, 2015, no. 6, pp. 323-330.
25. Boero F., Brotz L., Gibbons M.J. et al. Impacts and effects of ocean warming on jellyfish. In: Laffoley D, Baxter J.M. (Eds.). *Explaining Ocean Warming: Causes, Scale, Effects and Consequences*. Gland, IUCN, 2016, pp. 213-237.
26. Condon R.H., Duarte C.M., Pitt K.A. et al. Recurrent jellyfish blooms are a consequence of global oscillations. *PNAS*, 2013, vol. 110, no. 3, pp. 1000-1005.

27. Piontkovski S.A., Serikova I.M. Fading bioluminescence of the tropical Atlantic Ocean. *Luminescence*, 2022, no. 1, doi: 10.1002/bio.4188.
28. Roemmich D., McGowan J. Climatic warming and the decline of zooplankton in the California Current. *Sci. New Ser.*, 1955, vol. 267, no. 5202, pp. 1324-1326.
29. O'Brien T.D., Wiebe P.H., Falkenhaus T. Introduction. Time series data analysis and visualization. *ICES Coop. Rep.*, 2013, no. 318, pp. 1-208.
30. O'Rielly J. Status and trends in primary productivity and chlorophyll from 1996 to 2014 in Large Marine Ecosystems and the Western Pacific Warm Pool, based on data from satellite ocean color sensors. *IOC Techn. Ser.*, 2017, no. 120, pp. 1-122.
31. Capuzzo E., Lynam C.P., Barry J. et al. A decline in primary production in the North Sea over 25 years, associated with reductions in zooplankton abundance and fish stock recruitment. *Global Change Biol.*, 2018, no. 24, e352-364.
32. Xie F., Tao Z., Zhou X. et al. Spatial and temporal variations of particulate organic carbon sinking flux in Global Ocean from 2003 to 2018. *Remote Sensing*, 2019, vol.11, no. 24, 2941, doi: 10.3390/rs11242941.

THE GELATINOUS-TO-FORAGE ZOOPLANKTON BIOMASS RATIO OF THE WORLD OCEAN

Piontkovski S.A., Minsky I.A., Meger Y.V.

Sevastopol State University

33 Universitetskaya Str., Sevastopol, 299053, Russia; email: spiontkovski@mail.ru

Received 20.06.2023. DOI: 10.29039/rusjbpс.2023.0595

Abstract. The spatiotemporal variability of ocean profound biophysical characteristics (i.e. the intensity of bioluminescence, sound scattering layers and etc.) gradually depends on the zooplankton biomass distribution pattern. In turn, the forage zooplankton fraction (which is represented basically by crustaceans contributing to a small pelagic fish diet) and the gelatinous zooplankton fraction (which is characterized by jellyfish, ctenophores, and some other organisms), both play important but different roles in matter and energy transfer in the pelagic World Ocean. Forage zooplankton is the transformer that links producers to high trophic-level consumers. The gelatinous zooplankton channels the organic carbon towards a detrital pathway. The ratio of forage-to-gelatinous zooplankton biomass inferred out of international databases (JeDI and COPEPOD) and published papers (with data averaged for 1951-2014), was calculated. The dominance of gelatinous biomass (in carbon units) over the forage biomass in the upper 200 m layer across the World Ocean's northern hemisphere was shown. This dominance can negatively impact fish stock recruitment.

Key words: zooplankton biomass, pelagic ecosystems, World Ocean.