

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ И СЕЗОННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СЦИФОИДНЫХ МЕДУЗ В РАЗЛИЧНЫХ РАЙОНАХ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ В 2005–2006 И 2016 ГОДАХ

Е.М. Карасева, И.В. Карпушевский, А.С. Зезера

ФГБНУ «АтлантНИРО», г. Калининград
karasiova@rambler.ru

Карасева Е.М., Карпушевский И.В., Зезера А.С. Пространственное и сезонное распределение сцифоидных медуз в различных районах Балтийского моря в 2005–2006 и 2016 годах // Труды АтлантНИРО. 2017. Новая серия. Том 1, № 3. Калининград: АтлантНИРО. С. 65–73.

Данные по численности и распределению сцифоидных медуз были получены при вертикальных обловах планктона сетью ИКС-80 (дно-поверхность) на разрезах через Балтийское море в октябре 2005 г., апреле, мае и июле 2006 г., а также на съемке в Гданьской впадине в октябре 2016 г. Половозрелые особи *Aurelia aurita* встречались как в мелководных, так и в глубоководных районах моря: Борнхольмской котловине, Средней банке, в Гданьской, Готландской и Северо-Балтийской впадинах, Финском заливе. Личиночные стадии – эфирь *A. aurita* были обнаружены в Борнхольмской (апрель) и Готландской (май, июль) впадинах. В Гданьской впадине численность, а также средний и максимальный размеры *A. aurita* в глубоководной части района (61–110 м) были выше, чем в мелководной зоне (20–60 м). *Cyanea capillata* в 2005–2006 гг. была обнаружена лишь над Борнхольмской впадиной. Сезонные пики численности этих видов не совпадали, приходясь на осень у *A. aurita* и весну у *C. capillata*. Численность *A. aurita* в среднем была на порядок больше, чем у *C. capillata*. Различия пространственного распределения этих видов определялись их приуроченностью к разным биотопам: поверхностному слою (*A. aurita*) и придонным соленым водам (*C. capillata*). Единичная поимка *C. capillata* в Гданьской впадине в октябре 2016 г. была связана с повышением придонной солености вследствие проникновения вод больших балтийских затоков (МВТ) в последние годы. Обсуждается возможное влияние холодных зим на низкую численность *A. aurita* весной.

Karasiova E.M., Karpushevskij I.V., Zezera A.C. Spatial and seasonal distribution of scyphozoan medusae in different parts of the Baltic Sea in 2005–2006 and 2016 // Trudy AtlantNIRO. 2017. New series. Vol. 1, № 3. Kaliningrad: AtlantNIRO. P. 65–73.

Data on abundance and distribution of scyphozoan medusae were obtained during vertical hauling of plankton by net IKS-80 (bottom-surface) on transects across the Baltic Sea in October 2005, April, May and July 2006, and during survey in the Gdańsk Deep in October 2016. Sexually mature specimens of *Aurelia aurita* were found in shallow and deep areas: the Bornholm Basin, Middle Bank, Gdansk Deep, Gotland and Northern Baltic Basins, and the Gulf of Finland. Larval stage (ephyrae) of *A. aurita* were found in the Bornholm (April) and Gotland (May, July) Basins. In the Gdansk Deep both abundance and average and maximal length of *A. aurita* were higher in the deep part (61–110 m) of the studied area than in the shallow one (20–60 m). In 2005–2006 *Cyanea capillata* was discovered only in the Bornholm Basin. Seasonal peaks in abundance of these species did not coincide: they fell for *A. aurita* in autumn, and for *C. capillata* – in spring. Abundance of *A. aurita* was, on average, an order of magnitude greater than that of *C. capillata*. The differences of spatial distribution of these species were determined by the distinctions in locations of their

habitats: the surface layer (*A. aurita*) and the bottom salty waters (*C. capillata*). A single capture of *C. capillata* in the Gdańsk Deep in October 2016 was associated with increased bottom salinity as a result of penetration of Major Baltic Inflows (MBIs) in recent years. There is a discussion on possible influence of cold winters on low abundance of *A. aurita* in spring.

Key words: scyphozoan medusae, spatial and seasonal distribution, habitat differences

Введение

Сцифоидные медузы (надтип Coelenterata, тип Cnidaria, класс Scyphozoa, отряд Semaostomeae) на определенном этапе онтогенетического развития являются весьма существенным компонентом экосистемы пелагиали многих морей, включая Балтийское море [Lucas, 2001]. В жизненном цикле этой группы кишечнорастных наблюдается чередование донного сидячего полипоидного поколения с бесполом размножением и медузоидного поколения, свободно плавающего в толще воды и размножающегося половым путем [Наумов, Пастернак, 1987; Буруковский, 2010]. Половозрелые медузы, являющиеся представителями мегалопланктона, могут далеко уноситься морскими течениями. Следствием является дисперсия их яиц и личиночных стадий (планул) на больших акваториях с заселением новых пространств. Популяции сцифоидных медуз через трофические связи могут оказывать заметное влияние на структуру и функционирование планктонных сообществ [Brotz et al., 2012]. Их крупные скопления нередко приурочены к районам интенсивного развития фитопланктона; основной пищей является рачковый планктон и в меньшей степени личинки рыб и моллюсков [Аннинский, 1988; Omori et al., 1995; Hansson et al., 2005]. В Балтийском море сцифоидные медузы представлены двумя широко распространенными видами – ушастой медузой-аурелией *Aurelia aurita* и цианеей *Cyanea capillata*. Цель исследования – изучение особенностей пространственного и сезонного распределения этих видов в центральных и восточных районах моря, различающихся гидрологическим режимом.

Материал и методика

Материалы по численности и распределению медуз были собраны: 1) в октябре 2005 г., апреле, мае и июле 2006 г. на разрезах через Балтийское море; 2) в октябре 2016 г. на съемке в Гданьской впадине Балтийского моря. Разрезы были проложены через акватории Борнхольмской котловины, Средней банки, Готландской и Северо-Балтийской впадин, Финского залива (рис. 1). Проводился вертикальный лов слоя дно-поверхность сетью ИКС-80 с входным отверстием площадью 0,50 м² и фильтрующим полотном 335 мкм. Крупные экземпляры медуз (диаметр колокола более 6–8 см) идентифицировались и просчитывались непосредственно в судовых условиях. Мелкие особи обрабатывались аналогичным образом после извлечения из ихтиопланктонных проб в лаборатории. В уловах сети ИКС-80 присутствовали также эфиры – личиночные стадии медуз длиной менее 10 мм [Möller, 1982; Gröndahl, 1988]. Всего было собрано 119 проб, включая 96 шт. в 2005–2006 гг. и 23 шт. в 2016 г. Для определения сцифомедуз использовались таксономические признаки, представленные в монографии Ф. Рассела [Russel, 1970].

Средняя численность рассчитывалась в экз./м², учитывая значительную разницу в глубинах обследованных районов (от 30 до 200 м). Для Борнхольмской котловины в целях сравнения с опубликованными данными [Barz, Hirche, 2005] также был использован показатель в экз./100 м³.

Сборы сопровождалась гидрографическими наблюдениями на каждой станции (температура, соленость, содержание кислорода), произведенными стандартным CTD-зондом.

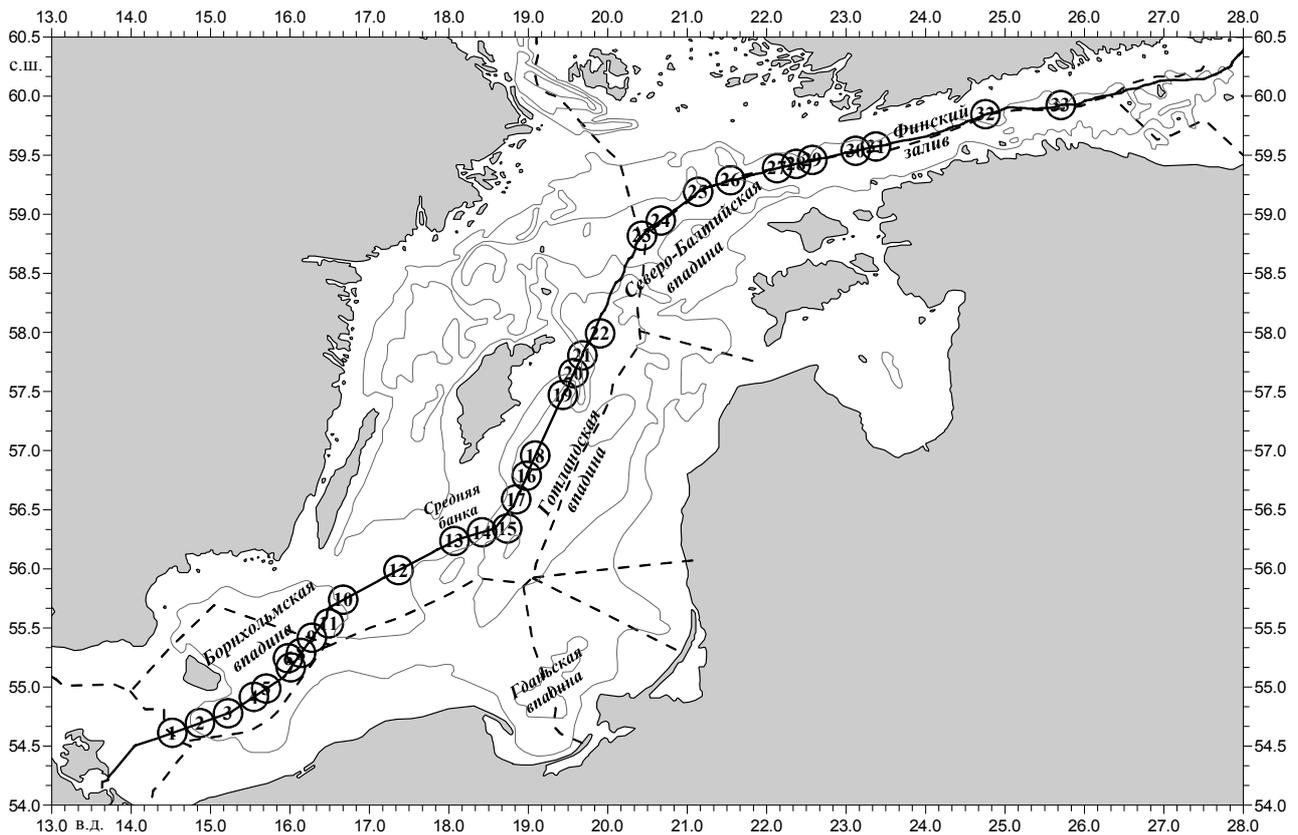


Рис 1. Карта Балтийского моря и положение станций
 Fig. 1. Map of the Baltic Sea and localization of stations

Результаты

Взрослые особи *A. aurita* имели наиболее широкое распространение вдоль трассы разреза осенью 2005 г., встречаясь во всех исследованных районах (табл. 1). Их численность в этот сезон была заметно выше уровня, наблюдавшегося весной и летом следующего года. В октябре среднее количество аурелии на разрезе от Борнхольмской до Готландской впадины находилось в диапазоне от 8,8 до 9,3 экз./м². В Северо-Балтийской впадине средняя численность медуз заметно уменьшилась, но затем резко возросла в Финском заливе (до 24,86 экз./м²) в связи с их необычно высокой концентрацией в западной части этого района. Максимальное скопление медуз этого вида включало 138 экз./м² на станции с координатами 59°35'03" с.ш. – 23°31'05" в.д. и глубиной 74 м. Эфиры аурелии в планктоне отсутствовали.

Таблица 1

Средняя численность (экз./м²) медуз на разрезах через Балтийское море в 2005–2006 гг.
 Average abundance (spec./m²) of medusae in transects across the Baltic Sea in 2005–2006

| Район | Октябрь 2005 г. | | Апрель–май 2006 г. | | Июль–август 2006 г. | |
|---------------------------|------------------|---------------------|--------------------|---------------------|---------------------|---------------------|
| | <i>A. aurita</i> | <i>C. capillata</i> | <i>A. aurita</i> | <i>C. capillata</i> | <i>A. aurita</i> | <i>C. capillata</i> |
| Борнхольмская впадина | 8,80 | 0,29 | 0,40 | 1,40 | 1,60 | 0,60 |
| Средняя банка | 9,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1,33 | 0,00 |
| Готландская впадина | 9,30 | 0,00 | 0,67 | 0,00 | 1,50 | 0,00 |
| Северо-Балтийская впадина | 2,50 | 0,00 | 0,50 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| Финский залив | 24,86 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |

Весной численность взрослых особей аурелии упала до самого низкого уровня в Борнхольмской котловине и Готландской впадине. Они не были обнаружены в районе Средней банки и Финском заливе. В апреле–мае в Борнхольмском и Готландском районах присутствовали также эфиры аурелии. Их средняя численность в этих впадинах составляла 1,20 и 1,33 экз./м² соответственно, превышая таковую у взрослых особей.

В летний сезон численность половозрелой аурелии возросла в Борнхольмской котловине, на Средней банке и в Готландской впадине по сравнению с весной (до 1,30–1,60 экз./м²), но далеко не достигла уровня, отмеченного осенью 2005 г. В Северо-Балтийской впадине и Финском заливе медузы отсутствовали. В июле–августе эфиры аурелии были обнаружены только в Готландской впадине. Их размер увеличился летом по сравнению с весной от 0,2–0,4 до 0,6–1,0 см.

Второй из обитающих в Балтийском море видов сцифомедуз, *Cyanea capillata*, встречался только в Борнхольмской котловине. В целом ее численность была на порядок ниже, чем у аурелии. Средняя численность этого вида после осеннего минимума (0,29 экз./м²) достигла максимума весной (1,40 экз./м²) и понизилась летом до 0,60 экз./м². Таким образом, в сезонном аспекте пики численности этих двух видов медуз не совпадали (рис. 2).

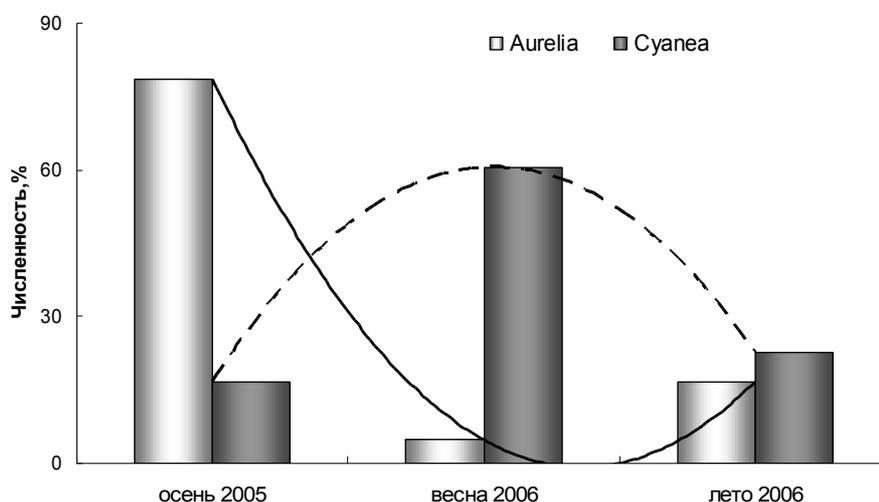


Рис.2. Сезонное изменение численности (%) *Aurelia aurita* и *Cyanea capillata* в Борнхольмской впадине
Fig. 2. Seasonal variability of abundance (%) of *A. aurita* and *C. capillata* in the Bornholm Basin

Таблица 2

Численность сцифомедуз (экз./100 м³) в Борнхольмской впадине в 2002 г. [Barz, Hirshe, 2005] и 2005–2006 гг. (наши данные)
Abundance of scyphozoan medusae (spec./m²) in the Bornholm Basin in 2002 [Barz, Hirshe, 2005] and 2005–2006 (our data)

| Год | Месяц | <i>A. aurita</i> | <i>C. capillata</i> |
|------|-------|------------------|---------------------|
| 2002 | VII | 0,25 | 0,05 |
| 2002 | VIII | 2,30 | 0,05 |
| 2002 | IX | 2,10 | 0,07 |
| 2005 | X | 14,31 | 0,35 |
| 2006 | IV–V | 0,26 | 0,64 |
| 2006 | VIII | 1,58 | 0,28 |

Сопоставление количественных оценок этих двух видов в Борнхольмской котловине с литературными данными за 2002 г. [Barz, Hirshe, 2005] показало как их сходство, так и отличия (табл. 2). В летний сезон (июль–август) численность аурелии была низкой как в

2002 г. (в среднем 1,28 экз./100 м³), так и в 2006 г. (1,58 экз./100 м³). В июле и августе 2002 г. учтенное количество *C. capillata* было на порядок ниже наблюдавшегося в августе 2006 г. В отличие от 2006 г. в пробах 2002 г. не были обнаружены эфиры аурелии. Кроме того, с марта по июнь 2002 г. включительно половозрелые медузы этих видов также не встречались в Борнхольмской котловине [Barz, Hirshe, 2005].

В октябре 2016 г. в Гданьской впадине половозрелые особи аурелии имели широкое распространение, встречаясь на 22 из 23 станций. Их численность колебалась от 2 до 34 экз./м² при среднем значении 10,26 экз./м². Наименьшее количество (в среднем 3,33 экз./м²) медуз этого вида облавливалось над глубинами 20–40 м, наибольшее (в среднем 14,22 экз./м²) – над глубинами 80–100 м (табл. 3).

Таблица 3

Распределение *Aurelia aurita* над различными глубинами в Гданьской впадине в октябре 2016 г.
Distribution of *Aurelia aurita* above different depths in the Gdansk Deep in October 2016

| Глубина, м | Экз./м ² | Относительная численность, % |
|------------|---------------------|------------------------------|
| 21–40 | 3,33 | 7,42 |
| 41–60 | 8,00 | 17,82 |
| 61–80 | 8,67 | 19,32 |
| 81–90 | 14,22 | 31,68 |
| > 100 | 10,67 | 23,77 |

В целом осенью 2016 г. прослеживалась тенденция к преимущественной локализации крупноразмерных медуз с максимальным диаметром колокола до 18 см и модальными размерами 9–11 см в глубоководной части района (рис. 3). В мелководной зоне (20–60 м) присутствовали медузы с диаметром от 5 до 12 см и модальным размером 7–8 см. Эфиры аурелии в этот период не были обнаружены.

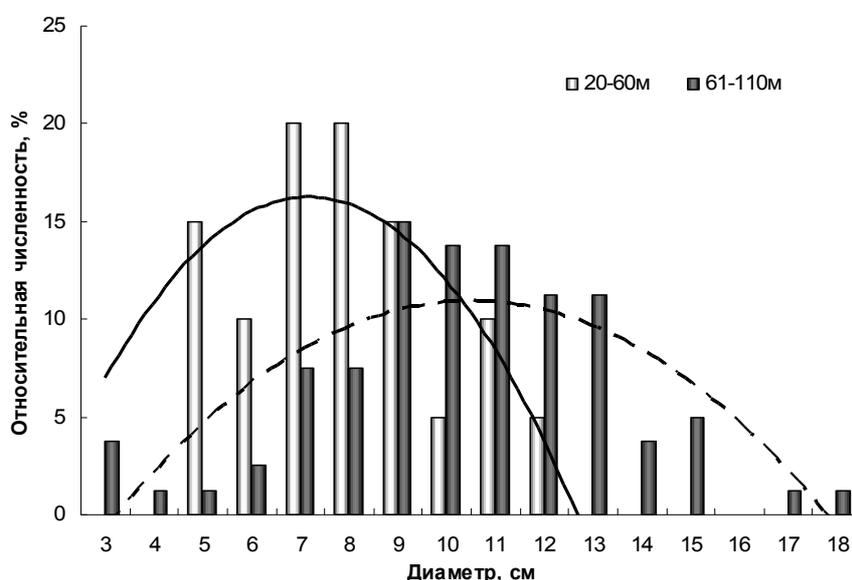


Рис. 3. Размерное распределение (%) *A. aurita* в мелководной и глубоководной зонах Гданьской впадины в октябре 2016г.
Fig. 3. Length composition (%) of *A. aurita* in the shallow-water and deep zones of the Gdansk Deep in October 2016

Единичный случай обнаружения взрослой особи *C. capillata* диаметром 6 см был отмечен 18 октября 2016 г. в улове донного трала на станции с координатами 55°00' с.ш. – 19°18' в.д. и глубиной 106 м. В предшествующие годы наблюдений на учетных донных съемках этот вид не встречался.

В начале октября 2016 г. соленость в придонных слоях Гданьской впадины была на уровне 13,5 ‰. В конце второй декады октября в этом районе было зафиксировано поступление вод североморского генезиса. Их соленость достигала 14,57 ‰, что было отмечено впервые за последние 60 лет. Содержание кислорода в придонных слоях повысилось от нулевых значений до 1,8–2,0 мл/л.

Обсуждение

В последние десятилетия многие представители кишечнорастных, к которым относятся и сцифоидные медузы, стали предметом научных исследований в связи с их важной ролью в функционировании морских биоценозов и способностью формировать вспышки численности [Condon et al., 2014]. Считается, что в 1980-е годы по сравнению с 1949–1967 гг. численность черноморской аурелии возросла в 2–3 раза [Шушкина, Арнаутов, 1985]. Увеличение численности желетелого планктона, в том числе сцифоидных медуз, было выявлено как в океанических (1980-е гг.), так и в прибрежных (в начале 1990-х гг.) районах вблизи северо-западного побережья Испании [Bode et al., 2013].

Как следует из литературных данных [Möller, 1980; Barz, Hirshe, 2005] и результатов нашего исследования, два вида сцифоидных медуз, обитающих в Балтийском море, значительно отличаются уровнем численности, пространственным распределением и сезонной динамикой их пелагических половозрелых стадий. Можно полагать, что первые два параметра определяются их адаптациями к биотопам с различным режимом солености (рис. 4). Широкое распространение *A. aurita* является следствием приуроченности биотопа этого вида к поверхностному слою, с соленостью 7–8 ‰ в открытой части Юго-Восточной Балтики и 5–6 ‰ в северо-восточных районах. Основным биотопом *C. capillata* в центральной части Балтийского моря служат придонные воды Борнхольмской котловины с соленостью более 14 ‰.

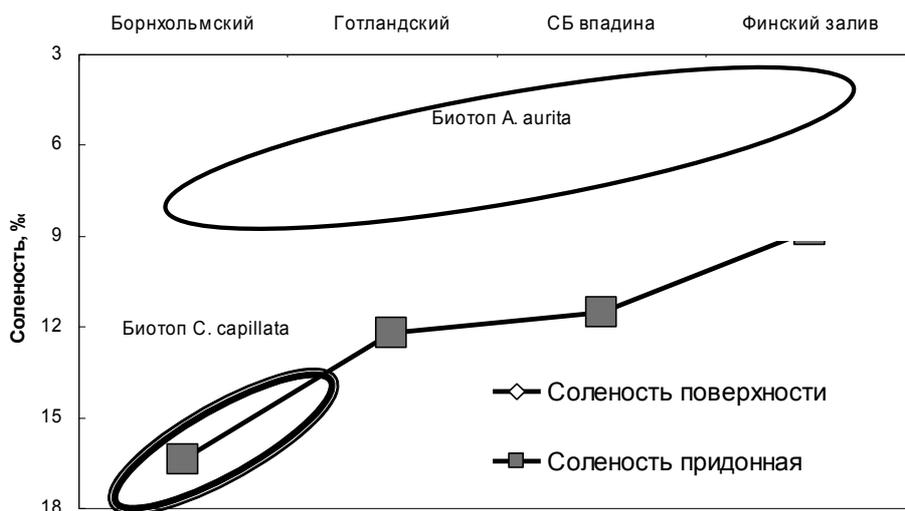


Рис. 4. Положение биотопов *A. aurita* и *C. capillata* относительно солености в различных районах Балтийского моря

Fig. 4. Habitats of *A. aurita* and *C. capillata* location respectively to salinity in the different parts of the Baltic Sea

Разница в численности цианеи в этом районе в 2002 г., по сравнению с 2006 г., объясняется, видимо, тем, что в 2002 г. условия среды (более низкие придонные соленость и

кислородное насыщение) были менее благоприятны. В начале 2006 г. в Борнхольмской впадине в результате проникновения небольшой адвекции североморских вод был отмечен рост придонной солености и величины репродуктивного объема [Зезера, 2008; Зезера, Иванович, 2011]. В отличие от 2006 г. в 2002 г. небольшой заток очень теплых североморских вод с пониженным кислородным содержанием поступил в Борнхольмскую котловину только в сентябре [Feistel et al., 2003].

В Гданьской впадине в последние два десятилетия соленость колебалась главным образом в диапазоне 11,5–13,5 ‰ [Карасева, Карпушевский, 2014]. Ее значительный рост в 2016 г. был связан с последовательным поступлением вод двух больших балтийских затоков (MBIs – Major Baltic Inflows) [Кречик и др., 2017; Delwig et al., 2017]. По-видимому, в 2016 г. *S. capillata* проникла в придонные слои Гданьской впадины вместе с последней по времени адвекцией. Этот вид принято рассматривать как индикатор проникновения в Центральную Балтику североморских водных масс [Möller, 1980].

Различия в сезонной динамике этих видов могут быть связаны с временной разницей в сроках появления питающейся личиночной стадии (эфир), из которой развиваются половозрелые медузы. Согласно Грёндалю [Gröndalh, 1988], у берегов Западной Швеции оседание планул (не питающихся личинок медуз), ведущее к появлению сцифистом (бентической полипоидной стадии), происходит у аурелии в августе–сентябре, а у цианеи – с сентября по декабрь. Эфир появляются в результате стробилиации сцифистом и уже являются маленькими неполовозрелыми, но способными питаться медузами [Наумов, Пастернак, 1987]. В указанном районе аурелия, по-видимому, имеет две генерации эфир, осенне-зимнюю и весеннюю [Hernroth, Gröndalh, 1983]. *S. capillata* производит одну генерацию эфир, пики численности которой в разные годы могут приходиться на февраль–март или на апрель–май [Gröndalh, 1988]. Принято считать, что численность этого вида в Каттегате и собственно Балтийском море зависит от иммиграции пелагических стадий из Северного моря [Gröndalh, 1988]. Численность аурелии в Балтийском море может определяться суммарным вкладом двух генераций, который, как можно предположить, будет колебаться в зависимости от суровости предшествующей зимы и других условий среды.

Характерными чертами термического режима верхнего слоя моря осенью 2005 г. и летом 2006 г. было его значительное выхолаживание после исключительно холодной зимы 2006 г., за которой последовали позднее начало весеннего прогрева, сменившееся затем весьма значительным ростом поверхностной температуры в летний сезон [Карасева и др., 2012]. Последствием холодной зимы стало более позднее начало вегетации фитопланктона и продуцирования зоопланктона, что могло привести к гибели значительной части осенне-зимней генерации медуз. Поэтому можно предполагать, что очень низкая численность аурелии весной и летом 2006 г., по сравнению с осенью 2005 г., была вызвана неблагоприятными термическими условиями.

По литературным данным [Barz et al., 2006], весной 2003 г. эфиры аурелии были обнаружены в Борнхольмской впадине, как предположили авторы, в результате их вноса из западных районов моря водами мощной адвекции 2003 г. Отсутствие эфир, а с марта по июнь и половозрелых медуз в этом районе в 2002 г., могло быть связано с неудачей стробилиации. Следует подчеркнуть, что сцифистомы в неблагоприятных условиях могут прекратить стробилировать и продуцировать эфиры, перейдя к почкованию, то есть образованию покоящихся стадий – подоцист [Цихон-Луканина и др., 1995]. При улучшении экологической ситуации они возобновляют стробилиацию. Считается, что популяции сцифистом исключительно живучи, в частности благодаря их способности к регенерации [Steinberg, 1962]. Отсюда можно сделать вывод, что отсутствие эфир в планктоне еще не доказывает отсутствия бентической стадии медуз на дне мелководных районов. Как следует из обнаружения эфир аурелии в центральной части Готландской впадины весной 2006 г., у побережья Восточной Балтики, вероятно, имеются поселения сцифистом этого вида. Однако для подтверждения их существования, а также сезонной периодичности стробилиации, необходимы новые исследования.

Широкий размерный диапазон (от 3 до 18 см) медузоидной стадии аурелии в Гданьской впадине в октябре 2016 г., видимо, был следствием выживания потомства от поколений эфир, различающихся по срокам появления в сезонном цикле. Установлено, что оседание планул, потомства от полового размножения медуз, происходит в мелководной зоне моря. Однако в октябре 2016 г. численность медуз и их размер были выше в глубоководной части района. Известно, что половозрелые медузы могут в массе погибать из-за осенних и зимних штормов в мелководных районах морей, как это было показано для Черного моря [Виноградов, Сушкина, 1984]. В летний сезон основное количество половозрелых особей находилось над термоклином в слое 5–15 м [Barz, Hirche, 2005]. Осенью вслед за опусканием термоклина до глубины 40–50 м сюда же смещались и скопления медуз.

Локализация медуз в глубоководной части моря на этих горизонтах может уменьшить негативное воздействие осенних штормов на их выживание и нерест. В то же время нагонные ветра западных направлений обеспечивают перенос потомства аурелии (не питающихся планул) в мелководную зону, где они после оседания на грунт трансформируются в полипы. Таким образом, локализация половозрелых медуз над глубоководными впадинами, возможно, в большей степени обеспечивает их успешную репродукцию, чем их вынос на мелководье вплоть до прибойной зоны.

Согласно литературным данным, как средний и максимальный размеры, так численность медуз в центральной и восточной частях Балтийского моря заметно меньше, чем в Западной Балтике [Barz, Hirche, 2005; Morgonski, Horbowa, 1995; Schneider, 1989; Schneider, Verends, 1994]. Однако наши данные по западной части Финского залива, полученные в октябре 2005 г., показали, что возможны случаи образования аурелией скоплений, содержащих большое количество особей. Отсутствие многолетних рядов по распределению и встречаемости медуз в различных районах Балтийского моря затрудняет анализ причин межгодовых и сезонных колебаний их численности.

Список литературы

- Аннинский Б.Е. Физиологические потребности и реальные возможности питания медузы *Aurelia aurita* в условиях Черного моря // Экол. моря. 1988. Вып. 29. С. 38–45.
- Буруковский Р.Н. Зоология беспозвоночных. СПб: ООО «Перспектив науки», 2010. 960 с.
- Виноградов М.Е., Сушкина Э.А. Оценка концентрации черноморских медуз, гребневиков, калянуса по наблюдениям из подводного аппарата «Аргус» // Океанология. 1982. Т. 22, № 3. С. 473–479.
- Зезера А.С. Многолетние изменения абиотических условий в Балтийском море (1975–2007 гг.) // Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 2006–2007 годах. Т. 1. Балтийское море и заливы. Калининград: АтлантНИРО, 2009. С. 6–16.
- Зезера А.С., Иванович В.М. Изменения климата, абиотических условий и величины запасов основных промысловых видов рыб в юго-восточной Балтике в последние десятилетия // Матер. XV конф. по пром. океанологии. Калининград: АтлантНИРО, 2011. С. 123–125.
- Карасева Е.М., Зезера А.С., Иванович В.М. Изменение видового состава и численности ихтиопланктона на разрезе через Балтийское море // Океанология. 2012. Т. 52, № 4. С. 509–519.
- Карасева Е.М., Карпушевский И.В. Многолетняя (1946–2010) динамика условий гидрографической среды в придонном слое Гданьской впадины Балтийского моря // Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 2010–2013 годах. Т. 1. Балтийское море и заливы. Калининград: АтлантНИРО, 2014. С. 122–129.
- Кречик В.А., Капустина М.В., Дубравин В.Ф. Современное состояние придонного слоя Гданьской впадины вследствие влияния больших затоков в 2015–2016 годах // V Балтийский

морской форум. Всерос. конф. «Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов». Калининград: ФГБОУ КГТУ, 2017. С. 188–192.

Лебедева Л.П., Шушкина Э.А. Оценка популяционных характеристик медуз *Aurelia aurita* Черного моря // Океанология. 1991. Т. 31, № 3. С. 434–441.

Наумов Д.В., Пастернак Ф.А. Тип Кишечнополостные (Coelenterata). Жизнь животных. Т. 1. Под ред. Ю.И. Полянского. 2-е изд., М.: Просвещение, 1987. С. 223–326.

Цихон-Луканина Е.А., Резниченко О.Г., Лукашева Т.А. Потребление пищи сцифистомами медузы *Aurelia aurita* в Черном море // Океанология. 1995. Т. 35, № 6. С. 895–899.

Шушкина Э.А., Арнаутков Г. Н. Количественное распределение медуз аурелий и их роль в экосистеме Черного моря // Океанология. 1985. Т. 25, № 1. С. 133–138.

Barz K., Hirche H.-J. Seasonal development of scyphozoan medusae and the predatory impact of *Aurelia aurita* on the zooplankton community in the Bornholm Basin (Central Baltic Sea) // Mar. Biol. 2005. Vol. 147. P. 465–476

Barz K., Hinrichsen H.-H., Hirche H.-J. Scyphozoa in the Bornholm Basin (Central Baltic Sea) – the role of advection // J. Mar. Syst., 2006. Vol. 60. P. 167–176.

Bode A. [et al.]. Shifts between gelatinous and crustacean plankton in a coastal upwelling region / Bode A., Alvarez-Ossorio M.T., Miranda A., Ruiz-Villarreal M. // ICES J Mar Sci. 2013. Vol. 70 (50). P. 934–942.

Brotz L. [et al.]. Increasing jellyfish populations: trends in large marine ecosystems / Brotz L., Cheung W.W.L., Kleisner K., Pakhomov E., Pauly D. // Hydrobiologia. 2012. Vol. 690. P. 3–20.

Condon R.H. [et al.]. Jellyfish blooms and ecological interactions / Condon R.H., Lucas C.H., Pitt K.A., Uye S.-I. // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2014. Vol. 510. P. 109–110.

Delwig O., Meyer D., Pollehne F., Schnetger B., Arz H.W. 2017. Impact of the Major Baltic Inflow (2014) on manganese and trace metal cycling in the Gotland Basin (Baltic Sea) / Abstracts. The 11th Baltic Sea Scientific Congress. June 12–16, 2017. Rostock. P. 44.

Feistel R. [et al.]. Warm waters of summer 2002 in deep Baltic Proper / Feistel R., Nausch G., Mohrholz V., Lysiak-Pastuszak L., Seifert T., Matthäus W., Krüger S., Hansen I.S. // Oceanologia. 2003. Vol. 45. P. 571–592.

Gröndahl F. A comparative ecological study on the scyphozoans *Aurelia aurita*, *Cyanea capillata* and *C. lamarckii* in the Gullmar Fjord, western Sweden, 1982–1986 // Mar. Biol. 1988. Vol. 97. P. 541–550.

Hansson L.J. [et al.]. Clearance rates of jellyfish and their potential predation impact on zooplankton and fish larvae in neritic ecosystem (Limfjorden, Denmark) / Hansson L.J., Moeslund O., Kiørboe T., Riisgård H.U. // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2005. Vol. 304. P. 117–131.

Hernroth L., Gröndahl F. On biology the of *Aurelia aurita* (L.) ephyrae in the Gullmar Fjord, western Sweden, 1982–1986 // Ophelia. 1983. Vol. 22. P.189–199.

Lucas C.H. Reproduction and life history strategies of common jellyfish, *Aurelia aurita*, in relation to its ambient environment // Hydrobiologia. 2001. Vol. 347. P. 51–55.

Margonski P., Horbova K. Vertical distribution of cod eggs and medusae in the Bornholm Basin // Medd. Havsfiskelab, Lysekil. 1995. Vol. 327. P. 7–17.

Möller H. A summer survey of large zooplankton, particularly scyphomedusae, in North Sea and Baltic // Meeresforschung, 1980 .Vol. 28. P. 61–68.

Möller H. Effect of jellyfish predation on larval herring in Kiel Bight. // Int. Counc. Explor. Sea Comm. Meet. J:11, 1982. P. 1–11.

Omori M., Ishii H., Fujinaga A. Life history strategy of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphomedusae) and its impact on the zooplankton community of Tokyo Bay // ICES J. Mar Sci. 1995. Vol. 52. P. 597–603.

Russel F.S. The medusae of the British Isles. II. Pelagic Scyphozoa with a supplement to the first volume on Hydromedusae. The University Press. Cambridge, 1970. 284 pp.

Schneider G. The common jellyfish *Aurelia aurita*: standing stock, excretion and nutrient regeneration in the Kiel Bight, western Baltic // Mar. Biol. 1989. Vol. 100. P. 507–514.

Schneider G., Berends G. Population dynamics and the trophic role of *Aurelia aurita* medusae in the Kiel Bight and western Baltic // ICES J. Mar. Sci. 1994. Vol. 51. P. 359–367.

Steinberg S.N. The regeneration of whole polyps from ectodermal fragments of scyphistoma larvae of *Aurelia aurita* // Biol. Bull. 1963. Vol. 124, № 3. P. 337–341.