

Оригинальная статья / Original article

УДК 551.465

DOI: 10.18470/1992-1098-2020-4-21-35

Гребневик *Beroe* cf. *ovata* в Каспийском море. Начало нового этапа эволюции Каспийской экосистемы?

Сергей В. Востоков,¹ Алимурад А. Гаджиев², Анастасия С. Востокова¹,
Нухкади И. Рабазанов^{2,3}

¹Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия

²Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия

³Дагестанский федеральный исследовательский центр РАН, Махачкала, Россия

Контактное лицо

Сергей В. Востоков, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН; 117997 Россия, г. Москва, Нахимовский проспект, 36. Тел. +79096236875

Email vostokov_s@mail.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0002-0754-9325>

Формат цитирования

Востоков С.В., Гаджиев А.А., Востокова А.С., Рабазанов Н.И. Гребневик *Beroe* cf. *ovata* в Каспийском море. Начало нового этапа эволюции Каспийской экосистемы? // Юг России: экология, развитие. 2020. Т.15, N 4. С. 21-35. DOI: 10.18470/1992-1098-2020-4-21-35

Получена 7 ноября 2020 г.

Прошла рецензирование 21 ноября 2020 г.

Принята 26 ноября 2020 г.

Резюме

Цель. Анализ первых данных о появлении гребневику *Beroe* cf. *ovata* в водах Каспийского моря и оценка возможных последствий вселения берое для каспийской экосистемы.

Материал и методы. Материал получен в глубоководной части западного шельфа Среднего Каспия в первой декаде октября 2020 года. Пробы зоопланктона отбирали сетью Джеди, с площадью захвата фильтрующего конуса 0,1 м². Для учета макропланктона и крупных гребневику использовали большую конусную сеть (КБ) с площадью входного отверстия 0,5 м². Пробы отобраны на пяти станциях в слое 0-40 м. Гребневику размером более 5 мм учитывались и измерялись на борту судна. Количество и размеры мелких гребневику, личинок и яиц определяли в пробах зоопланктона фиксированных формалином до конечной концентрации 4%.

Результаты. В начале октября 2020 г. в водах Дагестанского шельфа было зафиксировано присутствие в планктоне нового вселенца, по предварительному определению *Beroe ovata*. Средняя для пяти станций численность берое составила 22 экз/м², биомасса – 6,15 г/м². Преобладали личинки и мелкие особи размером от 5 до 20 мм. Гребневик *Mnemiopsis leidy* в районе исследований отсутствовал. В структуре мезозоопланктона доминировала мелкая копепода *Acartia tonsa* составлявшая 92% численности и 78% биомассы сообщества.

Заключение. Размерная структура популяции берое с преобладанием личинок и мелких особей свидетельствует о недавно завершившемся цикле размножения и адаптации гребневику к условиям Каспийского моря. Отмечены признаки воздействия нового вселенца на популяцию *M. leidy*. Это событие может стать началом нового этапа в эволюции экосистемы Каспийского моря и восстановления его биоресурсов, пострадавших от нашествия гребневику *Mnemiopsis leidy*. Структура мезозоопланктона с тотальным доминированием по численности и биомассе мелкой копеподы *Acartia tonsa* не отличалась от таковой в предшествующий период, что говорит об отсутствии реакции зооценоза на кратковременное ослабление пресса *M. leidy*. Проведен краткий анализ истории интродукций гребневику в Черное и Каспийское моря, их воздействия на экосистемы и биологические ресурсы. На основе анализа результатов инвазий и многолетних наблюдений за развитием гребневику в Черном море обсуждаются возможные последствия вселения *Beroe* cf. *ovata* в Каспийское море.

Ключевые слова

Каспийское море, экосистема, биологические инвазии, гребневику, *Mnemiopsis leidy*, *Beroe* cf. *ovata*.

© 2020 Авторы. Юг России: экология, развитие. Это статья открытого доступа в соответствии с условиями Creative Commons Attribution License, которая разрешает использование, распространение и воспроизведение на любом носителе при условии правильного цитирования оригинальной работы.

The ctenophore *Beroe cf. ovata* in the Caspian Sea. The beginning of a new stage in the evolution of the Caspian ecosystem?

Sergey V. Vostokov¹, Alimurad A. Gadzhiev², Anastasia S. Vostokova¹ and Nuhkadi I. Rabazanov^{2,3}

¹P.P. Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences (IO RAS), Moscow, Russia

²Dagestan State University, Makhachkala, Russia

³Dagestan Federal Research Centre, Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russia

Principal contact

Sergey V. Vostokov, Candidate of Biological Sciences, Senior Scientist, Department of Biology, P.P. Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences (IO RAS); 36 Nakhimovskiy Prospekt, Moscow, Russia 117997.

Tel. +79096236875

Email vostokov_s@mail.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0002-0754-9325>

How to cite this article

Vostokov S.V., Gadzhiev A.A., Vostokova A.S., Rabazanov N.I. The ctenophore *Beroe cf. ovata* in the Caspian Sea. The beginning of a new stage in the evolution of the Caspian ecosystem? *South of Russia: ecology, development*. 2020, vol. 15, no. 4, pp. 21-35. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2020-4-21-35

Received 7 November 2020

Revised 21 November 2020

Accepted 26 November 2020

Abstract

Aim. Analysis of the first data regarding the arrival of the predatory ctenophore *Beroe cf. ovata* in the Caspian Sea and assessment of possible effects of its introduction for the Caspian ecosystem.

Material and Methods. The material was obtained in the deep-water region of the western shelf of the middle Caspian Sea in the first ten days of October 2020. Zooplankton samples were collected using a Juday plankton net (0.1 m² opening, 180 µm mesh size). Large ctenophores were collected using a big cone plankton net (CB) with a 0.5 m² opening, 500 µm mesh size. Samples were taken at five stations in the 0-40 m layer. Combs larger than 5 mm were counted and measured on board the ship. The number and size of small ctenophores, larvae and eggs were determined in zooplankton samples fixed with formalin to a final concentration of 4%.

Results. The presence of a new alien *Beroe cf. ovata* was recorded in the Dagestan shelf waters of the Caspian Sea in the beginning of October 2020. The average number of *Beroe cf. ovata* for five stations was 22 ind/m² and the biomass was 6.15 g/m². Larvae and small individuals from 5 to 20 mm in size predominated. *Mnemiopsis leidyi* was absent in the area investigated. The structure of mesozooplankton was dominated by the small copepod *Acartia tonsa*, which accounted for 92% of the zooplankton community and 78% of its biomass.

Conclusion. The size structure of the *B. ovata* population with a predominance of larvae and small individuals indicates a recently completed breeding cycle and adaptation of the ctenophore to the conditions of the Caspian Sea. The first impacts of the new invasive ctenophore on the population of *M. leidyi* were demonstrated. This event may be the beginning of a new stage in the evolution of the Caspian Sea ecosystem and the restoration of its bioresources affected by the invasion of *Mnemiopsis leidyi*. The structure of mesozooplankton with total dominance, in abundance and biomass, of the small copepod *Acartia tonsa* did not differ from that in the previous period, indicating that the Caspian zoocenosis did not respond to the short-term reduction of the impact of *M. leidyi*. A brief analysis of the history of the introduction of ctenophores to the Black and Caspian Seas is presented and their impact on ecosystems and biological resources of these seas is studied. Based on long-term observations of the invasive ctenophores' interactions in the Black Sea, the possible outcomes of the penetration of *Beroe cf. ovata* in the Caspian Sea are discussed.

Key Words

Caspian Sea, ecosystem, ctenophores, *Mnemiopsis leidyi*, *Beroe cf. ovata*.

ВВЕДЕНИЕ

На современном этапе экосистема Каспийского моря испытывает значительную антропогенную нагрузку, связанную с различными формами загрязнения, разработкой и эксплуатацией углеводородных месторождений, широкомасштабным изъятием биоресурсов. Среди негативных факторов особое место занимает биологическое загрязнение моря чужеродными организмами, которое прослеживается на всех трофических уровнях Каспийской экосистемы. Наибольшее воздействие на экосистему Каспия оказала случайная интродукция гребневика *Mnemiopsis leidyi*, завезенного в Каспийское море с балластными водами нефтеналивных судов. Гребневик *M. leidyi*, обладая широким спектром питания, быстро адаптировался к условиям низкой солености и температурному режиму Каспийского моря. Не имея в Каспии естественных врагов, гребневик получил существенные экологические преимущества перед пищевыми конкурентами – рыбами планктофагами. Его массовое развитие уже в первые годы (1998–2002) достигло уровня экологической катастрофы. Существенно подорвав кормовую базу планктоноядных рыб, гребневик привел в упадок морское рыболовство.

С целью биологического контроля над инвазией *M. leidyi* была предложена интродукция в Каспийское море хищных гребневиков рода *Beroe*. В ряде прикаспийских стран проводились эксперименты по акклиматизации *Beroe ovata* в Каспийском море. Однако в дальнейшем никаких практических шагов в реализации этой программы предпринято не было.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводились в рамках экологического мониторинга глубоководной части западного шельфа Каспийского моря в начале октября 2020 года в экспедиции Института океанологии им. П.П. Ширшова. Район исследований располагался на расстоянии около 100 км от дагестанского побережья напротив г. Махачкала над глубинами 40–45 м. Пробы зоопланктона отбирали сетью Джеди, с площадью захвата фильтрующего конуса 0,1 м² (размер ячеи 180 мкм). Для учета макропланктона, в том

числе, крупных гребневиков использовали большую конусную сеть (КБ) с площадью входного отверстия 0,5 м² (размер ячеи 500 мкм). Сетные ловы были выполнены на пяти станциях тотально в слое 0–40 м. Гребневиками размером более 5 мм учитывались и измерялись на борту судна. Количество и размеры мелких гребневиков, личинок и яиц определяли в пробах зоопланктона фиксированных формалином до конечной концентрации 4% с применением бинокулярных микроскопов МБС-10 и Olympus SZ51. Биомассу гребневиков определяли исходя из численности и размеров тела по формулам [1]. Кроме того, в период исследований были отобраны пробы фитопланктона, проведено зондирование гидрофизических параметров и флуоресценции, выполнены определения концентраций хлорофилла, первичной продукции, физиологического состояния планктонных водорослей, оптических и химических характеристик среды.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В первой декаде октября 2020 года во время экспедиционных исследований на акватории западного шельфа Каспийского моря был обнаружен новый вселенец гребневик рода *Beroe* (рис. 1), предварительно определен как *Beroe ovata*. Средняя для пяти станций численность берое составила 22 экз/м², биомасса 6,15 г/м² (сырой вес). В большинстве случаев преобладали личинки и мелкие особи в размерном диапазоне от 5 до 20 мм. Было обнаружено всего несколько особей размером более 20 мм. В районе, где был найден берое, мнемииopsis в планктоне отсутствовал. При этом структура мезозоопланктона характеризовалась абсолютным доминированием по численности (92%) и биомассе (78%) мелкой копеподы *Acartia tonsa*.

Для понимания процессов, происходящих в экосистеме Каспийского моря, и прогноза ее развития в условиях последовательных инвазий гребневиков *M. leidyi* и *B. ovata* – мы рассмотрим краткую историю вселения и массового развития гребневиков в южных морях России, выделим основные результаты их воздействия на морские экосистемы и биоресурсы.



Photo by S.V. Vostokov

Рисунок 1. Гребневик *Beroe ovata* – новый вселенец в Каспийское море**Figure 1.** The ctenophore *Beroe ovata* – a new invasive species in the Caspian Sea

Краткая история интродукции гребневиков Mnemiopsis leidyi и Veroe ovata в южные моря России
Черное море, экосистема которого прошла стадии деградации и восстановления в результате случайной интродукции гребневика *M. leidyi*, а затем *V. ovata* может служить модельным бассейном с точки зрения прогноза развития экосистем, находящихся под воздействием инвазивных видов. Последствия интродукции гребневика *M. leidyi* в Черное море и его воздействие на экосистему, не были достаточно учтены в первые годы после вселения мнемипсиса в Каспийское море, что привело к значительным экономическим потерям в сфере рыболовства.

Вселение гребневика Mnemiopsis leidyi в Черное море и его последствия

Гребневик *M. leidyi* (рис. 2), обитатель шельфовых вод и лагун атлантического побережья северной Америки, попал в Черное море с балластными водами судов, совершавших трансатлантические перевозки. В Черном море *M. leidyi* появился в первой

половине 80-х годов. В 1987 г. он был обнаружен в ряде бухт западного и северного побережья моря. Весной 1988 г. его молодь встречалась вдоль западного, северного и северо-восточного побережий, а единичные крупные особи в центральных районах моря. Летом того же года *M. leidyi* распространился в прибрежных водах Крыма, северо-западной части моря и водах Болгарии [2]. Осенью в открытых районах моря его биомасса уже достигала $1,5-2 \text{ кг/м}^2$ на порядок превосходя биомассу остального зоопланктона, количество которого катастрофически снизилось [3-5]. Летом 1989 г. он достиг пика своего развития. В августе-сентябре его количество в Черном море приблизилось к 800 млн. тонн, а биомасса на отдельных станциях достигала 12 кг/м^2 . Столь же высокой биомасса мнемипсиса была и в начале лета 1990 г., но затем она стала снижаться [4; 6; 7-9]. В весенне-летние месяцы (апрель-июнь) мнемипсис проникал и в Азовское море, где быстро размножался и практически нацело выедал кормовой зоопланктон [10; 11].



Photo by S.V. Vostokov

Рисунок 2. Гребневик *Mnemiopsis leidyi*
Figure 2. The ctenophore *Mnemiopsis leidyi*

Сезонные наблюдения за популяцией *M. leidyi*, в северо-восточной части Черного моря в районе Геленджика показали, что его молодь встречалась в планктоне практически в течение всего года с минимальным количеством в марте-апреле, а резко выраженный пик численности приходился на июль-август [1]. В это время численность молоди превышала 9000 экз./м^2 . По мере подрастания молоди биомасса популяции увеличивалась и достигла максимума в октябре-ноябре. Численность популяции при этом снижалась за счет выноса животных в открытые районы моря или их гибели. В результате молодь гребневиков преобладала на мелководьях, средние-размерные и крупные особи концентрировались главным образом в районе континентального склона в зоне конвергенции Основного Черноморского течения [1]. В водах центральных круговоротов преобладали крупные особи размером более 4,5 см, иногда достигавшие длины 10-15 см [7; 8].

Специалистами причерноморских стран проводились многочисленные исследования биологии

популяции мнемипсиса. Детально исследовались его трофические характеристики и воздействие на кормовой планктон, репродуктивные возможности и поведение [1; 3; 5; 11-17], интенсивность обмена [18; 19]. Была проведена ревизия методов отбора проб мезозoopланктона, а также гребневиков и медуз [20].

Результаты исследований показали, что после вселения мнемипсиса биомасса кормового зоопланктона в Черном море снизилась по сравнению с предыдущим периодом в 20-30 раз, а некоторые группы, например, Chaetognatha практически полностью исчезли из планктона. При этом резко уменьшилось и количество медуз-аурелий, по отношению к которым гребневик выступал как пищевой конкурент [9; 21]. Наибольшее воздействие гребневик оказал на популяции планктоноядных рыб – хамсы, тюльки и ставриды, по отношению к которым он выступал не только как конкурент за пищу – рачковый зоопланктон, но и как хищник, выедающий их икру и молодь [14]. Одновременно

со вспышкой мнемииопсиса резко упали уловы рыб планктофагов в Черноморско-Азовском бассейне.

Катастрофическое падение уловов планктоноядных рыб черноморских стран [22; 23] привлекло внимание международных организаций. В 1994 и 1995 гг. этот вопрос рассматривался специальной группой GESAMP, деятельность которой поддерживалась МОК ФАО, ЮНЕСКО и другими международными организациями [24]. Были изучены различные аспекты этой проблемы. Наиболее эффективным методом борьбы с инвазией мнемииопсиса группой GESAMP была предложена интродукция в Черное море хищных гребневиков *Beroe* питающихся главным образом гребневиками из отряда Lobata, к которым относится *M. leidy*. Однако в дальнейшем никаких практических шагов в реализации этой рекомендации предпринято не было.

После вспышки развития в первые годы инвазии численность популяции мнемииопсиса в Черном море несколько снизилась. Тем не менее, гребневик продолжал оказывать существенное влияние на запасы кормового планктона и планктоноядных рыб. Значительный ущерб был нанесен донным сообществам, так как мнемииопсис практически полностью выедал личинок двустворчатых моллюсков и донных ракообразных, имеющих планктонную стадию развития. Снижение прозрачности воды за счет выделения мнемииопсисом больших объемов слизи повлияло на световые условия существования макрофитов, в результате чего граница развития донной растительности сместилась на меньшие глубины [25; 26].

Гребневик *Mnemiopsis leidy* в Каспийском море

Изучение гребневика *M. leidy* в Каспийское море началось практически с момента его обнаружения в 1999 г. Активные исследования гребневика в экосистеме Каспия проводились с 2000 года [27-33]. Была сделана попытка оценить годовой цикл развития популяции *M. leidy* в Каспийском море. Предложенная гипотеза о ежегодном распространении популяции мнемииопсиса по акватории моря из очага зимовки в Южном Каспии [28] была подтверждена результатами дальнейших исследований [33; 34]. Отмечено, что в Каспии, как и в Черном море, гребневик *M. leidy* является прямым пищевым конкурентом рыб планктофагов. При этом он также непосредственно воздействует на ихтиофауну, поедая икру и личинок морских рыб. В течение двадцатилетнего периода исследований изучалось влияние мнемииопсиса на структуру и обилие зоопланктона – кормовую базу ихтиофауны и млекопитающих. Был проведен анализ негативного воздействия гребневика на численность морских, проходных, полупроходных рыб и каспийского тюленя [33; 34]. Многолетние исследования показали, что массовое развитие мнемииопсиса повлияло практически на все трофические уровни экосистемы Каспийского моря – от фитопланктона до каспийского тюленя (*Pusa caspica*) [29; 34]. Негативное воздействие мнемииопсиса в первую очередь отразилось на рыбах планктофагах, особенно на анчоусовидной кильке (*Clupeonella engrauliformis*). На рисунке 3 приведены данные об исследовательских уловах кильки до и после вселения мнемииопсиса.

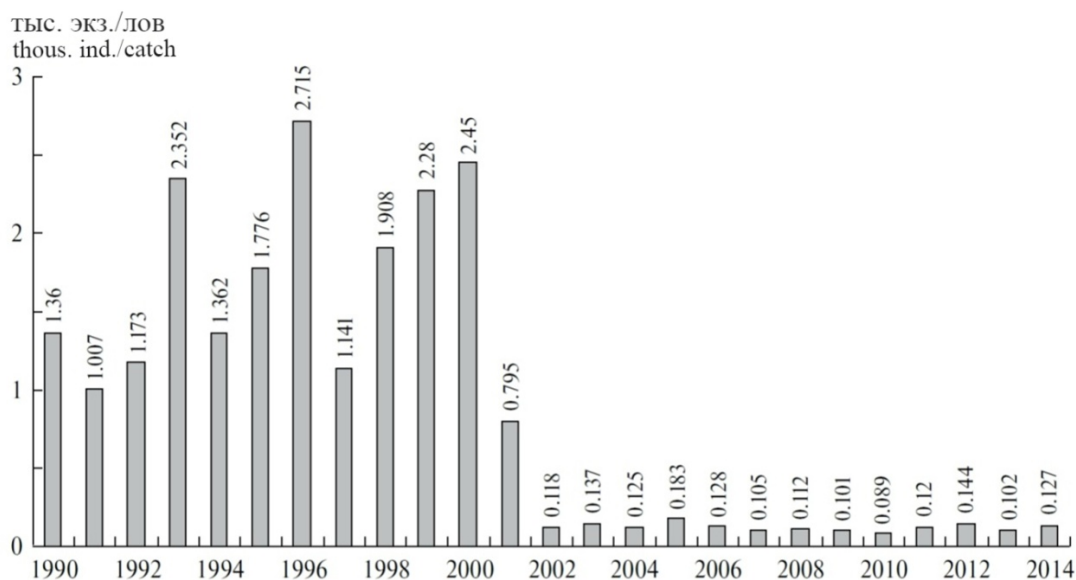


Рисунок 3. Многолетняя динамика исследовательских уловов годовиков анчоусовидной кильки (*Clupeonella engrauliformis*) [33]

Figure 3. Long-term dynamics of research catches of anchovy sprat yearlings (*Clupeonella engrauliformis*) [33]

Было показано, что катастрофическое снижение численности каспийской кильки привело к изменению спектра питания осетровых (русского осетра,

севрюги, белуги, уменьшению их численности и промысловых запасов [33; 34].

Наиболее ярко воздействие гребневика на экосистему Каспийского моря было выражено в первые годы после его вселения. Впоследствии уровень его негативного воздействия несколько снизился, что определялось суровыми зимними условиями в южной части Каспия, где популяция гребневика сохраняется в холодный период года. В настоящий период в связи с общей тенденцией потепления и благоприятными условиями зимовки, отмеченными в последние годы в южном Каспии, период сезонного развития мнемииопсиса может расширяться, а продолжительность и уровень его воздействия на экосистему могут возрастать.

Процессы, происходящие в Каспийском море после интродукции *Mnemiopsis leidyi* во многом схожи с изменениями, происходившими в Черном море с 1989 по 2000 год. Это имеет большое значение для оценки возможных сценариев дальнейшего развития Каспийской экосистемы.

Вселение *Beroe ovata* в Черное море

В результате вселения и массового развития гребневика *B. ovata* в 1999 году ситуация в черноморской экосистеме кардинально изменилась. Берое – специализированный хищник, поедающий гребневиков, главным образом из отряда Lobata, к которому относится *Mnemiopsis leidyi* [24; 35-37]. В Средиземном море обитает несколько видов гребневиков рода *Beroe*. При этом по причине низкой солёности и суровых зимних условий берое если и проникло в Черное море, то не давало вспышки массового развития. Единичные особи берое были встречены

у берегов Болгарии осенью 1997 г. [38] и у северо-восточного побережья в районе Геленджика.

Массовое развитие *Beroe ovata* в северо-восточной части Черного моря зафиксировано в конце лета – начале осени (август-сентябрь) 1999 г. [39]. В районе Геленджика эти гребневиковые были отмечены во второй половине августа. В начале сентября 1999 г. он был обнаружен также в открытых водах северо-восточной акватории Черного моря. В ноябре количество *B. ovata* резко сократилось.

В первый же год интродукции берое, концентрация мнемииопсиса в мелководной зоне шельфа в районе Геленджика, уменьшилась по сравнению с тем же сезоном 1997 и 1998 годов почти в 10 раз [1]. В связи с этим пресс мнемииопсиса на зоопланктон снизился, что создавало предпосылки для его восстановления.

По сравнению с предыдущими годами в августе-сентябре 1999 г. также увеличилась численность мелкой ставриды и молоди других рыб. Исследования эколого-физиологических характеристик и репродукционной стратегии *B. ovata* [40; 41] показали, что гребневик берое – активный хищник, в поведении которого присутствуют элементы групповой охоты. Берое может поглотить мнемииопсиса равного себе размера (рис. 4). Мелкие берое способны разрывать крупных мнемииопсисов, поглощая их по частям [40]. Интенсивность размножения и выживание молоди берое определяется обилием пищи и во многом зависят от температуры воды [41; 42].

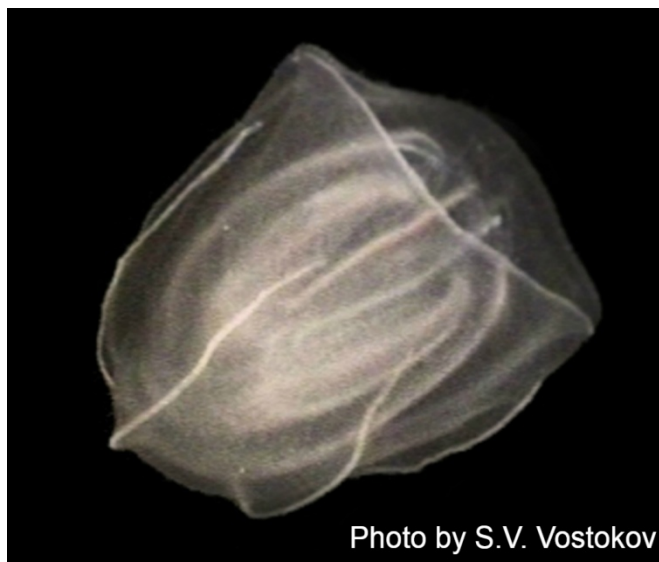


Photo by S.V. Vostokov

Рисунок 4. Гребневик *Beroe ovata*, поедающий *Mnemiopsis leidyi*
Figure 4. The ctenophore *Beroe ovata* feeding on *Mnemiopsis leidyi*

Расчеты, проведенные для прибрежных вод Черного моря, показали, что при характерной для октября численности гребневиков берое могли ежедневно выедать популяцию *M. leidyi*. Отметим, что по данным, полученным в Севастопольской бухте в октябре 1999 г. потенциальное выедание мнемииопсиса гребневиком берое могло превышать 150% его биомассы [43].

Взаимодействие популяций *M. leidyi* и *B. ovata* в течение годового цикла развития гребневиков в прибрежных водах Черного моря отражено на рисунке 5. Результаты показывают, что после интро-

дукции берое характерный пик размножения мнемипсиса в июле-августе сохраняется. При этом массовое развитие берое в последней декаде августа редуцирует популяцию мнемипсиса до мини-

мальных значений биомассы, после чего пиков размножения мнемипсиса практически не наблюдается.

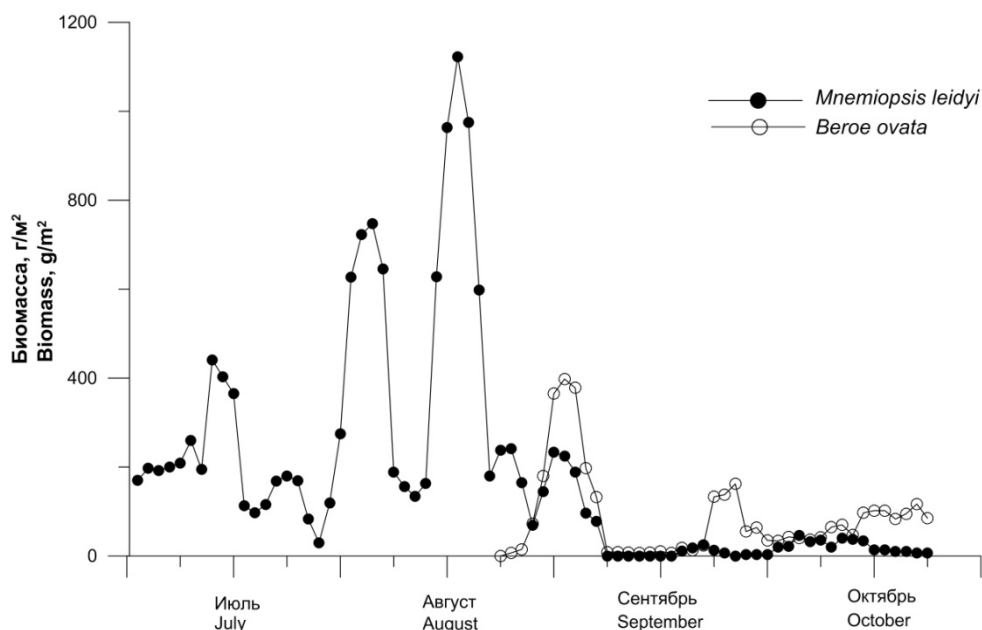


Рисунок 5. Изменение биомассы гребневиков *M. leidyi* и *B. ovata* (g/m^2 сырой вес) в прибрежных водах северо-восточной части Черного моря

Figure 5. Changes in ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* biomass (g/m^2 , wet weight) in coastal waters of the north-eastern Black Sea

Таким образом, результаты исследований в Черном море свидетельствуют, что вселение берое не привело к исчезновению мнемипсиса, а сократило пространственные и временные масштабы его воздействия на экосистему [44]. Аналогичные выводы были сделаны по результатам дальнейших исследований [45].

Есть основания полагать, что массовое развитие берое в Черном море в августе-сентябре 1999 г. было связано с аномально теплыми зимами 1997/98 и 1998/99 годов и жарким летом 1999 г. Зимой предшествующей массовому развитию берое температура на поверхности моря была около $9,3^{\circ}\text{C}$, а температура в холодном промежуточном слое составляла $7,8^{\circ}\text{C}$, вместо обычной $-6,5^{\circ}\text{C}$. В результате, летом 1999 г. в северо-восточной части моря, помимо берое, впервые появились средиземноморские копеподы: *Rhincalanus nasutus*, *Scolecithrix danae*, *Pleuromamma gracilis* и *Euchaeta marina*. Вовлеченные в циклоническую циркуляцию вод Основного Черноморского течения чужеродные организмы, попавшие в море через Босфор, распространялись по акватории моря. При этом гребневик *B. ovata* благодаря своему интенсивному размножению и высокой скорости роста давал мощные вспышки в районах скопления мнемипсиса.

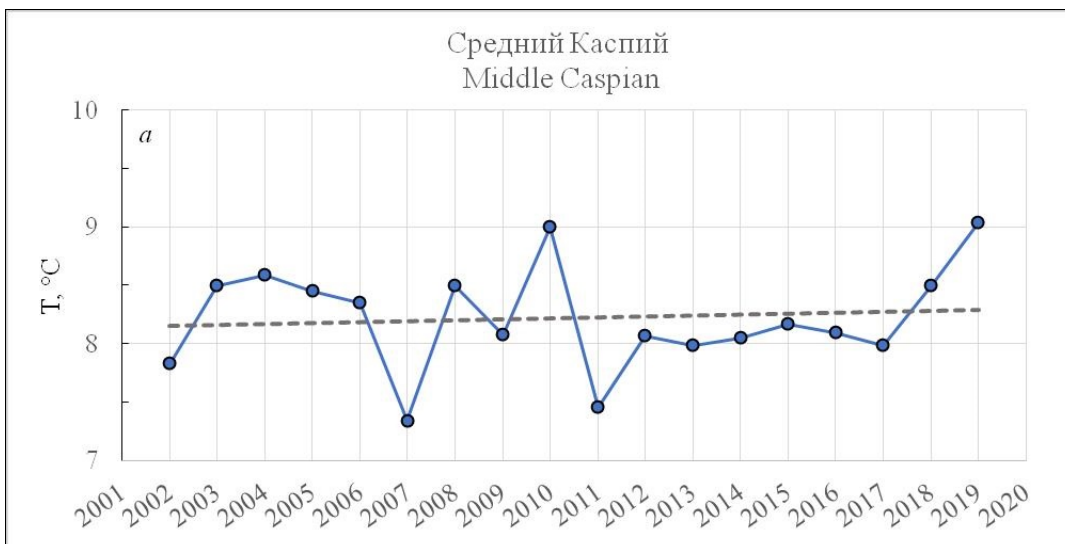
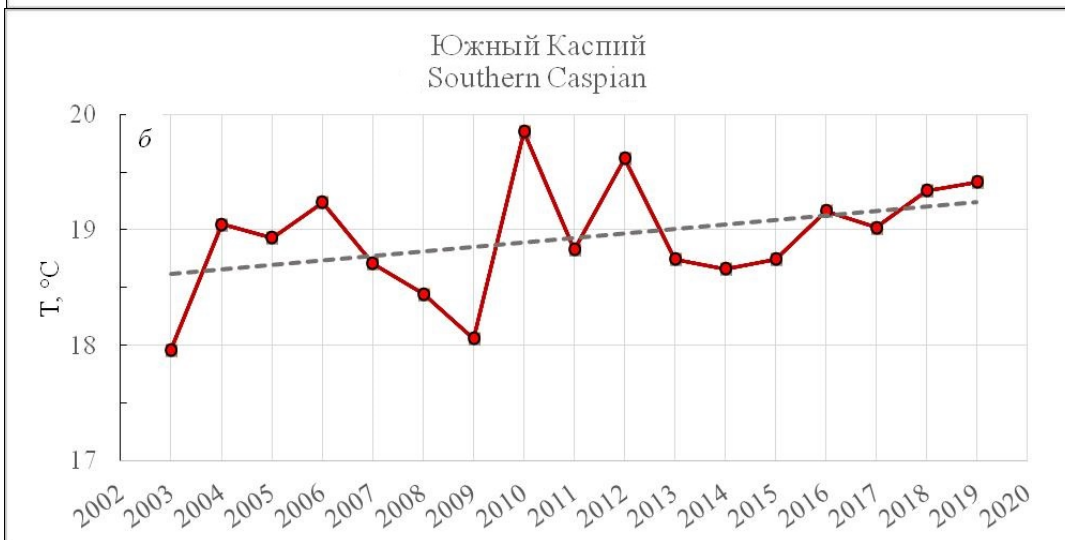
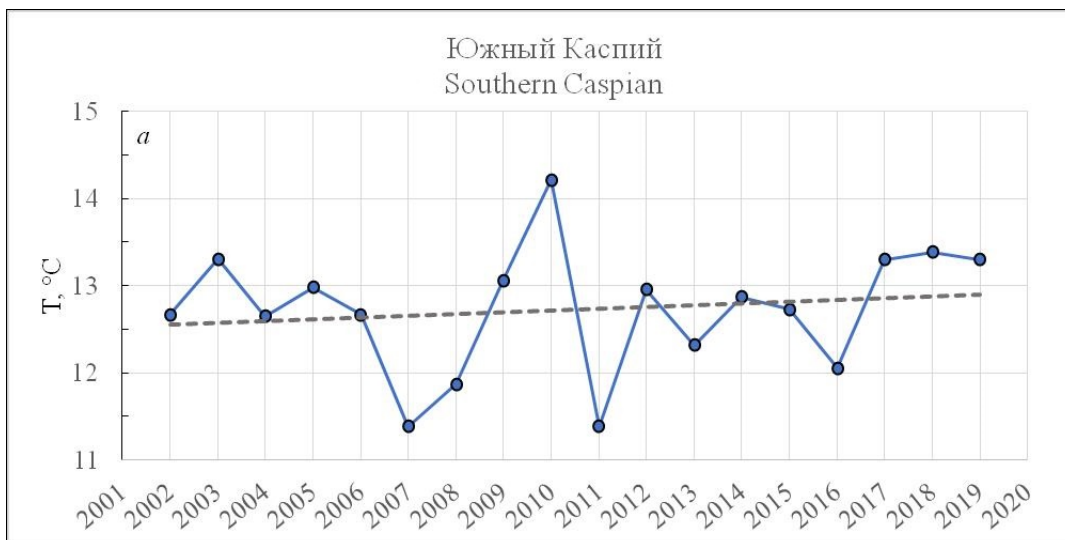
Гребневик *Beroe* cf. *ovata* в Каспийском море

Как было отмечено выше, в октябре 2020 в водах глубоководной части дагестанского шельфа был

обнаружен новый вселенец гребневик *Beroe* cf. *ovata*. В районе, где был найден берое, мнемипсис полностью отсутствовал. При этом структура зоопланктона в октябре 2020 года характеризовалась преобладанием *Acartia tonsa* и не отличалась от таковой в предыдущие годы в период доминирования *M. leidyi*. Размерная структура популяции берое, преобладание мелких особей и наличие небольшого количества яиц, свидетельствует о недавнем завершении цикла размножения. Все эти факты свидетельствуют о непродолжительном воздействии берое на планктонное сообщество, а также отсутствии реакции зооценоза на кратковременное ослабление пресса *M. leidyi*.

Информация об обнаружении единичных экземпляров *Beroe* cf. *ovata* в восточной части Среднего Каспия в сентябре 2020 г. была опубликована на официальном сайте Волжско-Каспийского филиала ФГБНУ "ВНИРО" ("КаспНИРХ"). Плотность популяции берое у восточного побережья среднего Каспия по данным ученых КаспНИРХа не превышала $0,1 \text{ экз./м}^3$. Этот факт также имеет большое значение для оценки пространственных масштабов инвазии берое в Каспийском море, произошедшей в 2020 году.

Анализ климатических данных показывает, что появление и развитие *Beroe* cf. *ovata* в Каспийском море, так же как и в Черном море, произошло на волне общего потепления, после ряда теплых зим (рис. 6).



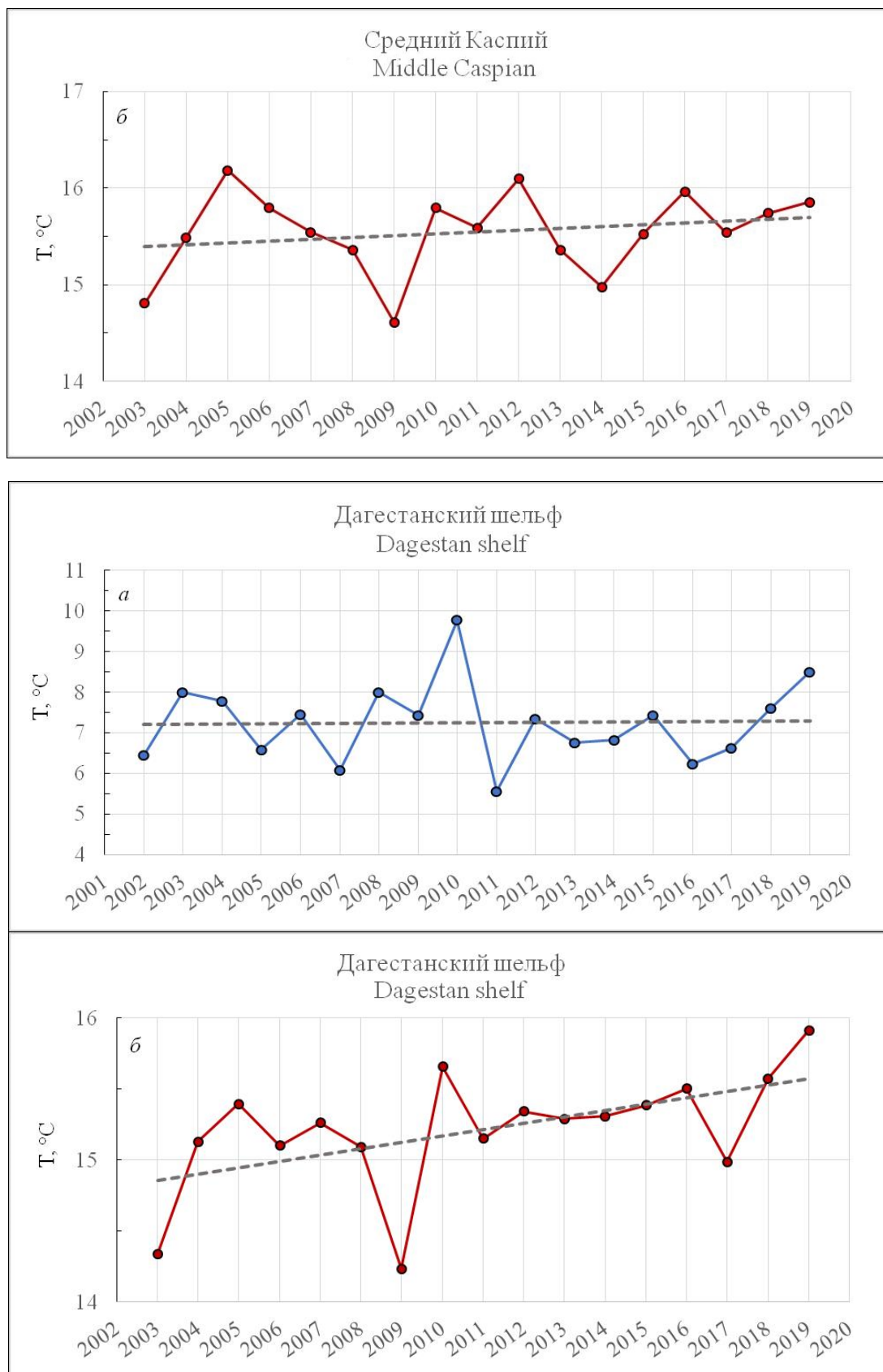


Рисунок 6. Многолетняя динамика зимних (а) и среднегодовых (б) температур поверхностного слоя в Среднем и Южном Каспии (данные сканера MODIS Aqua)

Figure 6. Long-term dynamics of winter (a) and average annual (б) surface layer temperatures in the middle and southern Caspian Sea (MODIS Aqua)

В Среднем Каспии зима, предшествующая появлению гребневика берое в Каспийском море, была самой теплой (рис. 6) за двадцатилетний период наблюдений. В наибольшей степени положительная аномалия среднегодовой температуры была выражена в водах западного шельфа Среднего Каспия, т.е. в акватории, где был обнаружен *Beroe* в октябре 2020 г. Кроме того, как показали результаты предшествующих исследований [31] в сентябре-октябре на акватории дагестанского шельфа происходит концентрация основной части популяции мнемипсиса Среднего Каспия, что также создает благоприятные условия для размножения берое в данном районе.

Не исключено, что берое мог быть неоднократно интродуцирован в Каспийское море и ранее. Не встретив благоприятных условий для размножения в новой среде обитания, особи погибали. Благоприятным периодом для массового развития *B. ovata*, является конец лета и начало осени, когда его основной пищевой объект мнемипсис достигает своего сезонного максимума численности и биомассы. Исследования популяции *M. leidy* в северном Каспии в августе 2019 года не выявили признаков присутствия берое, а напротив, зафиксировали активное и беспрепятственное размножение мнемипсиса (неопубликованные данные). На основании этого факта можно предположить, что интродукция берое в Каспийское море произошла в теплый период 2020 года, а его последующее развитие в октябре основывалось на летне-осеннем пике размножения мнемипсиса. Появление берое в Северном и Среднем Каспии в другие сезоны, вероятно, не привело бы к его размножению.

Анализ процессов, происходивших в результате интродукции гребневиков в Черном море, задают ориентиры для организации мониторинга популяций *M. leidy* и *B. ovata* и изучения параметров их взаимодействия в Каспийском море. Первые годы после вселения *B. ovata* в Черное море оставался открытым вопрос о его будущей роли в экосистеме. Были основания полагать, что если температурные условия Черного моря окажутся слишком суровыми, то берое будет существовать в виде рассеянной и малочисленной популяции, не играющей значительной роли в экосистеме. Аналогичные вопросы относятся к адаптации и дальнейшему развитию берое в Каспийском море, где помимо температурных условий действует фактор солености и необычного для морских водоемов соотношения основных ионов.

Взаимодействие популяций мнемипсиса и берое имеют много аспектов, связанных с различной способностью гребневиков адаптироваться к новым условиям среды, а также с взаимной адаптацией. Так наблюдения в Черном море показали, что мнемипсис имеет более широкий диапазон температурной адаптации, чем берое. Это позволяло мнемипсису избегать контакта с популяцией берое в водной толще, перемещаясь в термоклин и еще более холодные глубинные слои. При этом берое, обычно следовавший за популяцией мнемипсиса,

оставался в более теплых поверхностных слоях, что значительно сокращало зону контакта популяций и снижало воздействие берое на популяцию мнемипсиса. С другой стороны, результаты исследований в Черном море указывали на поступательную адаптацию берое к низким температурам, что привело к расширению периода его сезонного развития до декабря и соответственно, увеличению продолжительности его воздействия на популяцию мнемипсиса. Не меньшую роль во взаимодействии вселенцев будет играть и различие в адаптации гребневиков к условиям низкой солености и нехарактерного для морских вод солевого состава.

Освоение новых мест обитания вселенцами может продолжаться несколько лет и не всегда заканчивается массовым развитием на всей акватории. Если появление и развитие *B. ovata* в Каспийском море в октябре 2020 года является началом его широкой экспансии, как это было в случае с *M. leidy*, то в дальнейшем популяции этих инвазивных видов будут существовать в постоянном взаимодействии друг с другом, образуя сбалансированную пару хищник-жертва. Это в значительной степени ограничит бесконтрольное развитие мнемипсиса и снизит его пресс на зоопланктон, ихтиофауну и мезопланктон, как это произошло в Черном море. Подобные взаимодействия наблюдаются между гребневиками *M. leidy* и *B. mitrata* в водах атлантического побережья Америки и *Bolinopsis infundilulum* и *Beroe cucumis* в Баренцевом море. В Черном море после многих лет взаимной адаптации популяции гребневиков *M. leidy* и *B. ovata* находятся в динамическом равновесии, а состояние пелагической экосистемы характеризуется как стабильное [46].

Полученные нами данные о популяции *B. ovata* на западном шельфе среднего Каспия немногочисленны и имеют предварительный характер. Чрезвычайно важен сам факт обнаружения жизнеспособной популяции берое в Каспийском море. *Это может стать началом нового этапа в эволюции экосистемы Каспийского моря и восстановления его биоресурсов, пострадавших от нашествия гребневика Mnemiopsis leidy.* Принципиальное значение для дальнейшего развития популяции берое имеет способность к размножению в новой среде обитания, зафиксированная нами в процессе исследований, а также выраженные признаки воздействия на популяцию мнемипсиса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании проведенных исследований в октябре 2020 года можно констатировать естественную адаптацию гребневика берое к условиям Каспийского моря. Именно на такой результат были нацелены работы по искусственной акклиматизации *Beroe* в Каспийском море, которые проводились научными организациями в России (КаспНИРХ, АзНИРХ) [47], с целью биологического контроля над развитием популяции *Mnemiopsis leidy*, а также эксперименты с международным участием в Иране [48]. Тем не менее, суровые зимние условия остаются непре-

одолимым препятствием для круглогодичного присутствия гребневиков в Северном и Среднем Каспии [31]. Поэтому существование популяции *Beroe ovata* в Каспийском море будет зависеть от климатических условий в ближайшие годы.

Таким образом, дальнейшая адаптация нового вселенца к условиям обитания в Каспийском море, формирование эффективной жизненной стратегии и взаимодействие с гребневиком *M. leidy* будут во многом определять эволюцию Каспийской экосистемы в ближайшие годы и восстановление ее биоресурсов.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы выражают благодарность д.б.н. Мокиевскому В. О. и с.н.с. Максимовой О. В. за критику и полезное обсуждение результатов.

ACKNOWLEDGMENT

The authors express their gratitude to Professor V. O. Mokievsky and Senior Scientist O. V. Maksimova for their critique and useful discussion of the results.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Виноградов М.Е., Востоков С.В., Арашкевич Е.Г., Дриц А.В., Мусаева Э.И., Анохина Л.Л., Шушкина Э.А. Особенности биологии гребневиков-вселенцев и их роль в экосистеме Черного моря // Виды-вселенцы в европейских морях России (ред. Матишов Г.Г.). Апатиты. Кольск. Научн. Центр. 2000. С. 91-112.
2. Консулов А. Еще один пришелец // Морски Свят. 1989. N 2. 25 с.
3. Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Мусаева Э.И., Сорокин П.Ю. Новый вселенец в Черное море – гребневик *Mnemiopsis leidy* (A.Agassiz) (Ctenophora: Lobata) // Океанология. 1989. Т. 29. N 2. С. 293-299.
4. Шушкина Э.А., Мусаева Э.И. Структура планктонного сообщества эпипелагиали Черного моря и ее изменения в связи с вселением нового вида гребневика // Океанология. 1990. Т. 30. N 2. С. 324-328.
5. Заика В.Е., Сергеева Н.Г. Морфология и развитие гребневика-вселенца *Mnemiopsis mccradyi* (Ctenophora: Lobata) в условиях Черного моря // Зоологический журнал. 1990. Т. 69. N 2. С. 5-10.
6. Шушкина Э.А., Николаева Г.Г., Лукашева Т.А. Изменение структуры планктонного сообщества Черного моря при массовом развитии гребневика *Mnemiopsis leidy* (A.Agassiz) // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51. N 1. С. 54-60.
7. Шушкина Э.А., Виноградов М.Е. Многолетняя изменчивость планктона в открытых районах Черного моря // Океанология. 1991. Т. 31. N 6. С. 973-980.
8. Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Николаева Г.Г. Массовое развитие гребневика мнемипсиса, как проявление антропогенного воздействия на экосистему моря // Практическая экология морских регионов. Черное море. Ред. В.П. Кеонджян и др. Киев: Наукова думка. 1990. С. 94-102.
9. Виноградов М.Е., Сапожников В.В., Шушкина Э.А. Экосистема Черного моря. М.: Наука, 1992. 112 с.
10. Воловик С.П., Луц Г.Н., Мирзоян Э.А., Прякин Ю.В., Рогов С.Ф., Студеникина Е.И., Ревин Н.И. Вселение гребневика мнемипсиса в Азовское море: предварительная оценка последствий // Рыбное хозяйство. 1991. N 1. С. 47-49.
11. Volovik S.P., Myrzoian Z.A., Volovik G.S. *Mnemiopsis leidy* in the Azov Sea: biology, population dynamics, impact to the ecosystem and fisheries // ICES Statutory Meeting. Sept., 1993, С.М. 1993 (L:69). ICES: Copenhagen. p. 30.
12. Цихон-Луканина Е.А., Резниченко О.Г. Особенности питания разноразмерных особей гребневика мнемипсиса в Черном море // Океанология. 1991. Т. 31. N 3. С. 442-446.
13. Цихон-Луканина Е.А., Резниченко О.Г., Лукашева Т.А. Количественные закономерности питания черноморского гребневика *Mnemiopsis leidy* // Океанология. 1991. Т. 31. N 2. С. 272-276.
14. Цихон-Луканина Е.А., Резниченко О.Г., Лукашева Т.А. Выедание личинок рыб гребневиком *Mnemiopsis leidy* в прибрежных водах Черного моря // Океанология. 1993. Т. 33. N 6. С. 895-899.
15. Цихон-Луканина Е.А., Резниченко О.Г., Лукашева Т.А. Экологическая изменчивость популяции гребневика *Mnemiopsis leidy* (Ctenophora) в Черном море // Журнал общей биологии. 1993. Т. 54. N 6. С. 713-721.
16. Цихон-Луканина Е.А., Резниченко О.Г., Лукашева Т.А. Разнообразие пищи у гребневика *Mnemiopsis leidy* (Ctenophora Lobata) в прибрежье Черного моря // Зоологический журнал. 1999. Т. 78. N 8. С. 916-921.
17. Сергеева Н.Г., Заика В.Е., Михайлова Т.В. Питание гребневика *Mnemiopsis mccradyi* в условиях Черного моря // Экология моря. 1990. Вып. 35. С. 18-22.
18. Павлова Е.В., Минкина Н.И. Дыхание черноморского гребневика-вселенца (Ctenophora, Lobata, Mnemiopsis) // Доклады Академии Наук. 1993. Т. 333. N 5. С. 682-683.
19. Финенко Г.А., Абалмасова Г.И., Романова З.А. Питание, потребление кислорода и рост гребневика *Mnemiopsis mccradyi* в зависимости от концентрации пищи // Биология моря. 1995. Т. 21. N 5. С. 315-320.
20. Шушкина Э.А., Виноградов М.Е., Лукашева Т.А., Лебедева Л.П. Востоков С.В. Сравнительное использование различных орудий лова планктона при мониторинге многолетних изменений черноморских сообществ // Океанология. 2003. Т. 43. N 5. С. 744-750.
21. Vinogradov M.E., Shushkina E.A., Mikaelyan A.S., Nezlin N.P. Temporal (seasonal and interannual) changes of ecosystem of the open water of the Black Sea // Environmental degradation of the Black Sea: challenges and remedies. (ed. S. Besiktepe et al). Netherlands. Kluwer Academic Publishers. 1999. V. 56. P. 109-129. DOI: 10.1007/978-94-011-4568-8_8
22. Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Булгакова Ю.В., Сербобаба И.И. Выедание зоопланктона гребневиком

- мнемиопсисом и пелагическими рыбами в Черном море // *Океанология*. 1995. Т. 35. N 4. С. 569-573.
23. Kideys A.E. Recent dramatic changes in the Black Sea ecosystem: the reason for the sharp decline in Turkish anchovy fisheries // *Journal of Marine Systems*. 1994. V 5. Iss. 2. P. 171-181. DOI: 10.1016/0924-7963(94)90030-2
24. Opportunistic settlers and the problem of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* invasion in the Black Sea // *GESAMP Reports and Studies* N 58. IMO. UNEP. London. 1997. 84 p.
25. Chikina M.V., Kucheruk N.V. Long-term changes in the structure of coastal benthic communities in the Northeastern part of the Black Sea: influence of alien species // *Oceanology*. 2005. V. 45. Suppl. 1. P. S176-S182.
26. Кучерук Н.В., Флинт М.В., Максимова О.В., Чикина М.В., Симакова У.В. Современная динамика бентосных сообществ северо-восточного шельфа Чёрного моря // *Изменение природной среды России в XX веке*. Отв. ред. М.В. Котляков. Д.И. Люри. М.: Молнет. 2012. С. 247-288.
27. Ivanov V.P., Kamakin A.M., Ushvtzev V.B., Shiganova T.A., Zhukova O., Aladin N., Susan I., Wilson S.I., Harbison G.R., Dumont H.J. Simultaneous invasion of the Caspian Sea by two jellies *Mnemiopsis* and *Aurelia* // *Journal Biological Invasions*. 2000. N 2. P. 255-258.
28. Востоков С.В., Ушивцев В.Б., Лисицын Б.Е., Соловьев Д.М. Летнее состояние популяции гребневика *Mnemiopsis leidyi* – вселенца в Каспийском море и его связь с условиями среды обитания // *Океанология*. 2004. Т. 44. N1. С. 90-98.
29. Камакин А.М., Егоров С.Н. Влияние популяции *Mnemiopsis leidyi* на различные трофические уровни экосистемы Каспийского моря // *Труды I Международного форума (6-й Международной конференции) «Актуальные проблемы современной науки. Естественные науки»*. Самара: Изд-во СамГТУ, 2005. Ч. 13: Экология. С. 65-72.
30. Камакин А.М., Чиженкова О.А., Зайцев В.Ф. Влияние *Mnemiopsis leidyi* на некоторые трофические звенья Каспийского моря // *Юг России: экология, развитие*. 2010. Т. 5. N 2. С. 67-74.
31. Камакин А.М., Зайцев В.Ф. Закономерности многолетней и межсезонной динамики популяции гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Каспийском море // *Юг России: экология, развитие*. 2012. Т. 7. N 1. С. 96-102.
32. Зайцев В.Ф., Камакин А.М., Волкова И.В., Юрченко В.В., Матвеева Н.И., Бирюкова М.Г. Питание гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Каспийском море // *Сб. статей: Экологические аспекты природопользования Северного Прикаспия*. 2017. С. 299-348.
33. Камакин А.М., Ходоревская Р.П. Влияние популяции вселенца *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz. 1865 на рыбное население каспийского моря // *Биология внутренних вод*. 2018. N 2. С. 51-56. DOI: 10.7868/S0320965218020067
34. Камакин А.М., Ходоревская Р.П., Парицкий Ю.А. Влияние нового вселенца гребневика *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1865) на основные звенья экосистемы Каспийского моря // *Вестник АГТУ. Серия Рыбное хозяйство*. 2018. N 1. С. 35-48. DOI: 10.24143/2073-5529-2018-1-35-48
35. Камшилов М.М. Питание гребневика *Beroe cucumis* Fab. // *Доклады АН СССР*. 1960. Т. 130. N 5. С. 1138-1140.
36. Swanberg N.R. The feeding behavior of *Beroe ovata* // *Marine Biology*. 1974. V. 24. P. 69-76. DOI: 10.1007/BF00402849
37. Tamm S.L., Tamm S. Reversible epithelial adhesion closes the mouth of *Beroe*, a carnivorous marine jelly // *Biol Bull*. 1991. V. 181. Iss. 3. P. 463-473. DOI: 10.2307/1542367
38. Konsulov A., Kamburska L., Moncheva S., Krastev A., Prodonov K. The invasion of *Beroe ovata* in the Black Sea. Why a warning for ecosystem concern // *Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea*. Athens. Abstracts. 1999. P. 79-80.
39. Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Анохина Л.Л., Востоков С.В., Кучерук Н.В., Лукашева Т.А. Массовое развитие гребневика *Beroe ovata* Eschscholtz у северо-восточного побережья Черного моря // *Океанология*. 2000. Т. 40. N 1. С. 52-55.
40. Востоков С.В., Арашкевич Е.Г., Дриц А.В., Лукашев Ю.Ф. Эколого-физиологические характеристики гребневика *Beroe ovata* в прибрежной зоне Черного моря: численность, биомасса, размерная характеристика популяции, поведение, питание, метаболизм // *Океанология*. 2001. Т. 41. N 1. С. 109-115.
41. Арашкевич Е.Г., Анохина Л.Л., Востоков С.В., Луппова Н.Е. Репродукционная стратегия гребневика *Beroe ovata* (Ctenophora. Atentaculata. Beroidea) – нового вселенца в Черное море // *Океанология*. 2001. Т. 41. N 2. С. 116-120.
42. Луппова Н.Е. Черноморский гребневик-вселенец *Beroe ovata* (ctenophora. atentaculata. beroidea): репродукционный успех в зависимости от условий обитания // *Бюллетень науки и практики*. 2018. Т. 4. N 10. С. 31-46.
43. Финенко Г.А., Романова З.А., Абалмасова Г.И. Новый вселенец в Черное море гребневик *Beroe ovata* Brunguieri // *Экология моря*. 2000. Вып. 50. С. 21-25.
44. Vinogradov M.E., Shushkina E.A., Vostokov S.V., Vereshchaka A.L., Lukasheva T.A. Interaction between the populations of the ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* off the Caucasian Coast of the Black Sea // *Oceanology*. 2002. V. 42. N 5. P. 693-701.
45. Shiganova T.A., Legendre L., Kazmin A.S., Nival P. Interactions between invasive ctenophores in the Black Sea: assessment of control mechanisms based on long-term observations // *Marine ecology progress series*. 2014. V. 507. P. 111-123. DOI: 10.3354/meps10806
46. Луппова Н.Е., Арашкевич Е.Г. Современное состояние черноморского макрозоопланктона в шельфовой зоне моря. В кн.: Наземные и морские экосистемы Причерноморья и их охрана. Сборник тезисов научно-практической школы-конференции. 2018. С. 90-91.
47. Воловик С.П., Корпакова И.Г. Материалы к биологическому обоснованию вселения в Каспий *Beroe ovata* как фактора биоконтроля над развитием популяции *Mnemiopsis leidyi* // *Научный бюллетень*

Каспийского плавучего университета. 2002. N 3. С. 112-122.

48. Comprehensive study on probability of controlling Caspian Sea invasive Ctenophora Activity 4: The laboratory study on probability of controlling *Mnemiopsis leidyi* by use of *Beroe ovata* (reproduction study of *B. ovata* in the Caspian Sea water) Iranian Fisheries Science Research Institute. Report. Tehran. Iran 2007.

REFERENCES

- Vinogradov M.E., Vostokov S.V., Arashkevich E.G., Drits A.V., Musaeva E.I., Anokhina L.L., Shushkina E.A. [The Peculiarities of the Comb-Bearers Introducers Biology and their Role in the Black Sea Ecosystem]. In: *Vidvselentsy v evropeiskikh moryakh Rossii* [Species Introducers in the European seas in Russia]. Apatity, 2000, pp. 91-113. (In Russian)
- Consulov A. It's another single prisylat. *Morski Svyat*. 1989. N 2. 25 p.
- Vinogradov M.E., Shushkina E.A., Musaeva E.I., Sorokin P.Yu. New invader in the Black Sea-the Ctenophora *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) (Ctenophora: Lobata). *Okeanologiya* [Oceanology]. 1989. vol. 29, no. 2, pp. 293-299. (In Russian)
- Shushkina E. A., Musaeva E. I. Structure of the plankton community of the Black Sea epipelagial and its changes in connection with the introduction of a new species of ctenophore. *Okeanologiya* [Oceanology]. 1990, vol. 30, no. 2, pp. 324-328. (In Russian)
- Zaika V.E., Sergeeva N.G. Morphology and development of the universal Ctenophora *Mnemiopsis mccradyi* (Ctenophora: Lobata) in the Black Sea. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 1990, vol. 69, no. 2, pp. 5-10. (In Russian)
- Shushkina E.A., Nikolaeva G.G., Lukasheva T.A. Changes in the structure of the plankton community of the Black Sea during the mass development of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz). *Zhurnal obshchei biologii* [Journal of General biology]. 1990, vol. 51, no. 1, pp. 54-60. (In Russian)
- Shushkina E.A., Vinogradov M.E. Long-Term variability of plankton in open areas of the Black Sea. *Okeanologiya* [Oceanology]. 1991, vol. 31, no. 6, pp. 973-980. (In Russian)
- Vinogradov M.E., Shushkina E.A., Nikolaeva G.G. [Mass development of *Mnemiopsis* comb as a manifestation of anthropogenic impact on the marine ecosystem. Black Sea]. In: *Prakticheskaya ekologiya morskikh regionov. Chernoe more* [Practical ecology of marine regions]. Kiev, Naukova Dumka Publ., 1990, pp. 94-102. (In Russian)
- Vinogradov M.E., Sapozhnikov V.V., Shushkina E.A. *Ekosistema Chernogo morya* [Ecosystem of the Black Sea]. Moscow, Nauka Publ., 1992, 112 p. (In Russian)
- Volovik S.P., Luts G.N., Mirzoyan E.A., Pryakhin Yu.V., Rogov S.F., Studenikina E.I., Revin N.I. Introduction of *Mnemiopsis* combs into the sea of Azov: preliminary assessment of consequences. *Rybnoe khozyaistvo* [Fisheries]. 1991, no. 1, pp. 47-49. (In Russian)
- Volovik S.P., Myrzoyan Z.A., Volovik G.S. *Mnemiopsis leidyi* in the Azov Sea: biology, population dynamics, impact to the ecosystem and fisheries. ICES Statutory Meeting. Sept., 1993, C.M. 1993 (L:69). ICES: Copenhagen. p. 30.
- Tsikhon-Lukanina E.A., Reznichenko O.G. Nutrition Features of different-sized individuals of the *Mnemiopsis* comb in the Black Sea. *Okeanologiya* [Oceanology]. 1991, vol. 31, no. 3, pp. 442-446. (In Russian)
- Tsikhon-Lukanina E. A., Reznichenko O. G., Lukasheva T. A. Quantitative patterns of nutrition of the Black Sea ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Okeanologiya* [Oceanology]. 1991, vol. 31, no. 2, pp. 272-276. (In Russian)
- Tsikhon-Lukanina E.A., Reznichenko O.G., Lukasheva T.A. Eating of fish larvae by the combworm *Mnemiopsis leidyi* in the coastal waters of the Black Sea. *Okeanologiya* [Oceanology]. 1993, vol. 33, no. 6, pp. 895-899. (In Russian)
- Tsikhon-Lukanina E.A., Reznichenko O.G., Lukasheva T.A. Ecological variability of the population of the Ctenophora *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) in the Black Sea. *Zhurnal obshchei biologii* [Journal of General biology]. 1993, vol. 54, no. 6, pp. 713-721. (In Russian)
- Tsikhon-Lukanina E.A., Reznichenko O.G., Lukasheva T.A. Food Diversity in the Ctenophora *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora Lobata) in the Black Sea coast. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 1999, vol. 78, no. 8, pp. 916-921. (In Russian)
- Sergeeva N.G., Stutterer V.E., Mikhailova T.V. Nutrition of *Mnemiopsis mccradyi* in the Black Sea. *Ekologiya morya* [Marine ecology]. 1990, iss. 35, pp. 18-22. (In Russian)
- Pavlova E.V., Minkina N.I. Breath of the Black Sea Ctenophora (Ctenophora, Lobata, Mnemiopsis). *Doklady Akademii Nauk* [Reports of the Academy of Sciences]. 1993, vol. 333, no. 5, pp. 682-683. (In Russian)
- Finenko G.A., Abalmasova G.I., Romanova Z.A. Nutrition, oxygen consumption, and growth of *Mnemiopsis mccradyi* depending on food concentration. *Biologiya morya* [Marine Biology]. 1995, vol. 21, no. 5, pp. 315-320. (In Russian)
- Shushkina E.A., Vinogradov M.E., Lukasheva T.A., Lebedeva L.P., Vostokov S.V. Comparative use of various plankton fishing tools for monitoring long-term changes in the black sea communities. *Okeanologiya* [Oceanology]. 2003, vol. 43, no. 5, pp. 744-750. (In Russian)
- Vinogradov M.E., Shushkina E.A., Mikaelyan A.S., Nezhlin N.P. Temporal (seasonal and interannual) changes of ecosystem of the open water of the Black Sea. In: *Environmental degradation of the Black Sea: challenges and remedies*. (ed. S. Besiktepe et al). Netherlands. Kluwer Academic Publishers, 1999, vol. 56, pp. 109-129. DOI: 10.1007/978-94-011-4568-8_8
- Vinogradov M.E., Shushkina E.A., Bulgakova Yu.V., Serobaba I.I. Zooplankton Eating by comb *Mnemiopsis* and pelagic fish in the Black sea. *Okeanologiya* [Oceanology]. 1995, vol. 35, no. 4, pp. 569-573. (In Russian)
- Kideys A.E. Recent dramatic changes in the Black Sea ecosystem: the reason for the sharp decline in Turkish anchovy fisheries. *Journal of Marine Systems*, 1994, vol. 5, iss. 2, pp. 171-181. DOI: 10.1016/0924-7963(94)90030-2

24. Opportunistic settlers and the problem of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* invasion in the Black Sea. GESAMP Reports and Studies, no. 58. IMO, UNEP, London, 1997, 84 p.
25. Chikina M.V., Kucheruk N.V. Long-term changes in the structure of coastal benthic communities in the Northeastern part of the Black Sea: influence of alien species. *Oceanology*. 2005, vol. 45, suppl. 1, pp. S176-S182.
26. Kucheruk N.V., Flint M.V., Maksimova O.V., Chikina M.V., Simakova U.V. [Modern dynamics of benthic communities of the North-Eastern shelf of the Black sea]. In: *Izmenenie prirodnoi sredy Rossii v XX veke* [Changes in the natural environment of Russia in the twentieth century]. Moscow, Molnet Publ., 2012, pp. 247-288. (In Russian)
27. Ivanov V.P., Kamakin A.M., Ushvtzev V.B., Shiganova T.A., Zhukova O., Aladin N., Susan I., Wilson S.I., Harbison G.R., Dumont H.J. Simultaneous invasion of the Caspian Sea by two jellies *Mnemiopsis* and *Aurelia*. *Journal Biological Invasions*. 2000, no. 2, pp. 255-258.
28. Vostokov S.V., Ushvtzev V.B., Lisitsyn B.E., Solovyov D.M. Summer state of the population of *Mnemiopsis leidyi* – an invader in the Caspian Sea and its relation to habitat conditions. *Okeanologiya* [Oceanology]. 2004, vol. 44, no. 1, pp. 90-98. (In Russian)
29. Kamakin A.M., Egorov S.N. Vliyaniye populyatsii *Mnemiopsis leidyi* na razlichnye troficheskie urovni ekosistemy Kaspiiskogo morya [Influence of *Mnemiopsis leidyi* population on various trophic levels of the Caspian Sea ecosystem]. *Trudy I Mezhdunarodnogo foruma (6-i Mezhdunarodnoi konferentsii) «Aktual'nye problemy sovremennoi nauki. Estestvennyye nauki», Samara, 2005* [Proceedings of the I International Forum (6th International Conference) "Actual problems of modern science. Natural science", Samara, 2005]. Samara, 2005, part 13, Ecology, pp. 65-72. (In Russian)
30. Kamakin A.M., Chizenkova O.A., Zaizev V.F. *Mnemiopsis leidyi* impact on some trophic chains of the Caspian Sea. *Yug Rossii: ekologiya, razvitie* [South of Russia: ecology, development]. 2010, vol. 5, no. 2, pp. 67-74. (In Russian)
31. Kamakin A.M., Zaitsev V.F. Regularities of long-term and interseasonal dynamics of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* population in the Caspian Sea. *Yug Rossii: ekologiya, razvitie* [South of Russia: ecology, development]. 2012, vol. 7, no. 1, pp. 96-102. (In Russian)
32. Zaitsev V.F., Kamakin A.M., Volkova I.V., Yurchenko V.V., Matveeva N.I., Biryukova M.G. [Nutrition of the ctenophora *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian sea]. In: *Ekologicheskie aspekty prirodopol'zovaniya Severnogo Prikaspiya* [Ecological aspects of nature management in the Northern Caspian region]. 2017, pp. 299-348. (In Russian)
33. Kamakin A.M., Khodorevskaya R.P. Impact of the alien species *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 on fish of the Caspian Sea. *Inland Water Biology*, 2018, no. 2, pp. 51-56. (In Russian) DOI: 10.7868/S0320965218020067
34. Kamakin A.M., Khodorevskaya R.P., Paritckij Yu.A. Influence of invader ctenophoran *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1865) on the general parts of the Caspian Sea ecosystem. *Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing industry*, 2018, no. 1, pp. 1-14 (In Russian) DOI: 10.24143/2073-5529-2018-1-35-48
35. Kamshilov M.M. The feeding of ctenophore *Beroe cucumis* Fab. *Doklady AN SSSR* [Reports of the USSR Academy of Sciences]. 1960, vol. 130, no. 5, pp. 1138-1140. (In Russian)
36. Swanberg N.R. The feeding behavior of *Beroe ovata*. *Marine Biology*, 1974, vol. 24, pp. 69-76. DOI: 10.1007/BF00402849
37. Tamm S.L., Tamm S. Reversible epithelial adhesion closes the mouth of *Beroe*, a carnivorous marine jelly. *Biol Bull.*, 1991, vol. 181, iss. 3, pp. 463-473. DOI: 10.2307/1542367
38. Konsulov A., Kamburska L., Moncheva S., Krastev A., Prodonov K. The invasion of *Beroe ovata* in the Black Sea. Why a warning for ecosystem concern? *Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea*. Athens. Abstracts. 1999, pp. 79-80.
39. Vinogradov M.E., Shushkina E.A., Anokhina L.L., Vostokov S.V., Kucheruk N.V., Lukasheva T.A. Mass development of the *Beroe ovata* eschocholtz comb-leaf near the North-Eastern coast of the Black Sea. *Okeanologiya* [Oceanology]. 2000, vol. 40, no. 1, pp. 52-55. (In Russian)
40. Vostokov S.V., Arashkevich E.G., Drits A.V., Lukashev Yu.F. Ecological and physiological characteristics of the *Beroe ovata* comb in the coastal zone of the Black Sea: population, biomass, size characteristics of the population, behavior, nutrition, metabolism. *Okeanologiya* [Oceanology]. 2001, vol. 41, no. 1, pp. 109-115. (In Russian)
41. Arashkevich E.G., Anokhina L.L., Vostokov S.V., Luppova N.E. Reproductive strategy of the ctenophore *Beroe ovata* (Ctenophora. Tentaculata. Beroid) – a new invader in the Black Sea. *Okeanologiya* [Oceanology]. 2001, vol. 41, no. 2, pp. 116-120. (In Russian)
42. Luppova N.E. Black Sea invasive comb jelly *Beroe ovata* (ctenophore, atentaculata, beroida): reproductive success depending on habitat conditions. *Byulleten' nauki i praktiki* [Bulletin of Science and Practice]. 2018, vol. 4, no. 10, pp. 31-46. (In Russian)
43. Finenko G.A., Romanova Z.A., Abolmasova G. I. New invader in the Black sea ctenophore *Beroe Ovata* Brunguiere. *Ekologiya morya* [Marine ecology]. 2000, iss. 50, pp. 21-25. (In Russian)
44. Vinogradov M.E., Shushkina E.A., Vostokov S.V., Vereshchaka A.L., Lukasheva T.A. Interaction between the populations of the ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* off the Caucasian Coast of the Black Sea. *Oceanology*. 2002, vol. 42, no. 5, pp. 693-701.
45. Shiganova T.A., Legendre L., Kazmin A.S., Nival P. Interactions between invasive ctenophores in the Black Sea: assessment of control mechanisms based on long-term observations. *Marine ecology progress series*, 2014, vol. 507, pp. 111-123. DOI: 10.3354/meps10806
46. Luppova N.E., Arashkevich E.G. [Current state of the Black Sea macrozooplankton in the shelf zone of the sea]. In: *Nazemnye i ikh okhrana* [Terrestrial and marine ecosystems of the black sea region and their protection]. 2018, pp. 90-91. (In Russian)

47. Volovik S.P., Korpakova I.G. Materials for the biological justification of the introduction of *Beroe Ovata* into the Caspian Sea as a factor of biocontrol over the development of the *Mnemiopsis* population. Nauchnyi byulleten' Kaspiiskogo plavuchego universiteta [Scientific Bulletin of the Caspian Floating University]. 2002, no. 3, pp. 112-122. (In Russian)

48. Comprehensive study on probability of controlling Caspian Sea invasive Ctenophora Activity 4: The laboratory study on probability of controlling *Mnemiopsis leidyi* by use of *Beroe ovata* (reproduction study of *B. ovata* in the Caspian Sea water) Iranian Fisheries Science Research Institute. Report. Tehran. Iran 2007.

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Сергей В. Востоков, сбор и обработка полевых данных, анализ результатов, написание рукописи. Алимурад А. Гаджиев и Нухкади И. Рабазанов, анализ результатов и исторических данных, участие в написании рукописи. Анастасия С. Востокова, обработка полевых данных, сбор и анализ климатических данных, подготовка иллюстраций, участие в написании рукописи. Все авторы в равной степени несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата и других неэтических проблем.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Sergey V. Vostokov collected and processed field data, analysed results and wrote the manuscript. Alimurad A. Gadzhiev and Nuhkadi I. Rabazanov analysed results and historical data and participated in writing the manuscript. Anastasia S. Vostokova processed field data, collected and analysed climate data, prepared illustrations and participated in writing the manuscript. All authors are equally responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Сергей В. Востоков / Sergey V. Vostokov <https://orcid.org/0000-0002-0754-9325>
Алимурад А. Гаджиев / Alimurad A. Gadzhiev <https://orcid.org/0000-0002-7359-1951>
Анастасия С. Востокова / Anastasia S. Vostokova <https://orcid.org/0000-0002-8547-3776>
Нухкади И. Рабазанов / Nuhkadi I. Rabazanov <https://orcid.org/0000-0001-7664-6308>