

Оригинальная статья / Original article

УДК 551.465

DOI: 10.18470/1992-1098-2021-4-18-26

Новые данные о гребневике *Beroe ovata* вселенце в Каспийское море

Сергей В. Востоков¹, Анастасия С. Востокова¹, Евгений Н. Лобачев^{2,3}, Реза Рахнама Харатбар⁴, Бехруз Абтахи⁵, Оксана М. Тумалаева⁶, Нухкади И. Рабазанов^{2,7}

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

²Прикаспийский институт биологических ресурсов ДФИЦ РАН, Махачкала, Россия

³Лаборатория комплексных исследований природных ресурсов Западно-Каспийского региона ДФИЦ РАН, Махачкала, Россия

⁴Иранский национальный институт океанографии и атмосферных наук, Тегеран, Иран

⁵Университет имени Шахида Бехешти, Тегеран, Иран

⁶Пятигорский медико-фармацевтический институт – филиал Волгоградского государственного медицинского университета, Пятигорск, Россия

⁷Дагестанский государственный университет, 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., Востокова А.С., Лобачев Е.Н., Реза Рахнама Харатбар, Бехруз Абтахи, Тумалаева О.М., Рабазанов Н.И. Новые данные о гребневике *Beroe ovata* вселенце в Каспийское море // Юг России: экология, развитие. 2021. Т.16, N 4. С. 18-26. DOI: 10.18470/1992-1098-2021-4-18-26

Получена 26 июля 2021 г.

Прошла рецензирование 13 сентября 2021 г.

Принята 10 ноября 2021 г.

Резюме

Цель. Анализ новых данных о популяциях гребневиков *Beroe ovata* и *Mnemiopsis leidyi* в водах Каспийского моря и оценка параметров адаптации *B. ovata* к новым условиям обитания.

Материал и методы. Материал получен в Дагестанском секторе Среднего Каспия в сентябре-ноябре 2021 года. Для количественного учета гребневиков и зоопланктона использовали большую конусную сеть (КБ) с площадью входного отверстия 0,5 м² и сеть Джеди, с площадью захвата 0,1 м². Количество мелких гребневиков, личинок и яиц определяли в пробах, фиксированных формалином.

Результаты. В сентябре-октябре 2021 г. в водах южного сектора Дагестанского шельфа был обнаружен гребневик *Beroe ovata*. Общая численность берое достигала 32 экз/м², биомасса – 10 г/м². Популяция имела более широкий размерный спектр, чем в октябре 2020. В 2021 г. были отмечены особи размером до 35 мм. Численность *M. leidyi* в районах, где был обнаружен *B. ovata*, была в 3-10 раз меньше, чем в районах, где берое отсутствовал. Зона обитания *Beroe ovata* ограничивалась водами южной части Дагестанского шельфа с диапазоном солености 7,1-5,5 psu.

Заключение. В 2021 году получены новые данные о гребневике *Beroe ovata* – вселенце в Каспийское море. Повторное обнаружение *B. ovata* в Каспийском море свидетельствует о преодолении гребневиком суровых зимних условий Каспия. Этот факт во многом определяет дальнейшую эволюцию экосистемы Каспийского моря. Зафиксированы параметры воздействия нового вселенца на популяцию *M. leidyi*. Проведен анализ распространения *B. ovata* в водах Дагестанского шельфа в зависимости от параметров среды.

Ключевые слова

Каспийское море, экосистема, биологические инвазии, гребневик-вселенцы, *Mnemiopsis leidyi*, *Beroe ovata*.

New data on the ctenophore *Beroe ovata*, an invader to the Caspian Sea

Sergey V. Vostokov¹, Anastasia S. Vostokova¹, Evgeny N. Lobachev^{2,3}, Rahnama Haratbar Reza⁴, Abtahi Behrooz⁵, Oksana M. Tumalaeva⁶ and Nuhkadi I. Rabazanov^{2,7}

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

²Precaspian Institute of Biological Research, Dagestan Federal Research Centre, Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russia

³Laboratory for Comprehensive Research of Natural Resources of the West Caspian Region Dagestan Federal Research Centre, Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russia

⁴Iranian National Institute for Oceanography and Atmospheric Science (INIOAS), Tehran, IR Iran

⁵Shahid Beheshti University, Faculty of Life Sciences and Biotechnology, Tehran, IR Iran

⁶Pyatigorsk Medical and Pharmaceutical Institute, Branch of Volgograd State Medical University, Pyatigorsk, Russia

⁷Dagestan State University, Makhachkala, Russia

Principal contact

Sergey V. Vostokov, Senior Scientist, Department of Biology, P.P. Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Department of Biology; 36 Nakhimovsky 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., Vostokova A.S., Lobachev E.N., Rahnama Haratbar Reza, Abtahi Behrooz, Tumalaeva O.M., Rabazanov N.I. New data on the ctenophore *Beroe ovata*, an invader to the Caspian Sea. *South of Russia: ecology, development*. 2021, vol. 16, no. 4, pp. 18-26. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2021-4-18-26

Received 26 July 2021

Revised 13 September 2021

Accepted 10 November 2021

Abstract

Aim. Analysis of new data on populations of invasive ctenophores *Beroe ovata* and *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea and assessment of adaptation of *B. ovata* to new habitat conditions.

Material and methods. The data was obtained in the Dagestan sector of the Middle Caspian Sea in September-November 2021. Ctenophores and zooplankton were collected by a big cone plankton net (BC) with a 0.5 m² opening and a Juday plankton net (0.1 m² opening). Small ctenophores, eggs and zooplankton content were determined in samples fixed with formaldehyde to a final concentration of 4%.

Results. In September-October 2021, the *Beroe ovata* were detected in the shelf waters of Dagestan. The total number of ctenophores reached 32 ind/m², biomass – 10 g/m². Individuals up to 35 mm in size were recorded. The abundance of *M. leidyi* in areas where *B. ovata* was found 3-10 times less often than in areas where it was absent. The habitat of *Beroe ovata* was limited to the southern part of the Dagestan shelf and a salinity range of 7.1-5.5 psu.

Conclusion. In 2021, new data was obtained on the *Beroe ovata* in the Caspian Sea. The detection of *B. ovata* in the Caspian Sea in 2021 indicates that the ctenophore overcame winter conditions of the Caspian Sea. The fact determines the further evolution of the Caspian Sea ecosystem. The parameters of the impact of the new alien on the population of *M. leidyi* were recorded. An analysis of *B. ovata* distribution in the waters of the Dagestan shelf depending on environmental conditions was carried out.

Key Words

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

ВВЕДЕНИЕ

Случайная интродукция гребневика *Mnemiopsis leidyi*, завезенного с балластными водами нефтеналивных судов, привела к катастрофическим изменениям в экосистеме Каспийского моря [1-4]. Гребневик *M. leidyi* достаточно быстро адаптировался к условиям низкой солености и температурному режиму Каспийского моря. Не имея в Каспии естественных врагов, обладая широким спектром питания и высокой интенсивностью размножения, гребневик мнемипсис получил существенные экологические преимущества перед пищевыми конкурентами – рыбами планктофагами. Его массовое развитие уже в первые годы инвазии (1998-2002) достигло уровня экологической катастрофы. Существенно подорвав кормовую базу планктоноядных

рыб, гребневик привел в упадок морское рыболовство [5].

Появление в Каспийском море хищного гребневика *Beroe ovata* (рис. 1) является важным событием для дальнейшей эволюции каспийской экосистемы [6]. Интродукция в Каспийское море хищных гребневиков рода *Beroe* обсуждалась в начале 2000 годов, как наиболее эффективный метод биологического контроля над инвазией *M. leidyi*. В ряде прикаспийских стран проводились эксперименты по акклиматизации *Beroe ovata* в Каспийском море [7; 8]. Результаты экспериментов указывали на потенциальную способность берое к адаптации и размножению в условиях Каспийского моря. При этом мероприятия по искусственной интродукции *B. Ovata* не проводились.



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

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводились в рамках экологического мониторинга вод Дагестанского шельфа Каспийского моря в сентябре – ноябре 2021 года на пяти опорных станциях, расположенных вдоль изобаты 10 м (рис. 2). Для учета гребневиков использовали большую конусную сеть (КБ) с площадью входного отверстия 0,5 м² и размером ячеи 500 мкм [9; 10]. Пробы зоопланктона отбирали сетью Джели с площадью захвата фильтрующего конуса 0,1 м² (размер ячеи 180 мкм). Сетные ловы были выполнены на пяти станциях totally в слое от дна до поверхности. Гребневики размером более 5 мм учитывались и измерялись на борту судна. Количество и размеры мелких гребневиков, личинок и яиц определяли во всех сетных пробах, фиксированных формалином до конечной концентрации 4%, с применением бинокулярных микроскопов МБС-10 и Olympus SZ51. Биомассу гребневиков определяли исходя из численности и размеров тела. Кроме того, в период исследований были проведены измерения температуры и солености воды, отобраны пробы фитопланктона, проведено зондирование гидрофизических параметров и флуоресценции, выполнены определения концентраций хлорофилла, первичной продукции, физиологического состояния планктонных водорослей.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

С середины сентября по ноябрь 2021 года на акватории западного шельфа Среднего Каспия зафиксировано присутствие нового вселенца гребневика *Beroe ovata*. Район обнаружения – прибрежные воды на юге дагестанского шельфа. Численность берое достигала 30 экз/м², биомасса 10 г/м² (сырой вес). Популяция *B. ovata* осенью 2021 г. имела более широкий размерный спектр, чем в октябре 2020 г., когда в планктоне преобладали личинки и мелкие особи в размерном диапазоне от 5 до 20 мм. В сентябре-октябре 2021 г. были впервые зафиксированы особи размером до 35 мм.

Осенью 2021 г. в южной части дагестанского сектора, в присутствии *Beroe ovata*, численность мнемипсиса была в 3-10 раз ниже, чем в соседних районах, где берое отсутствовал (рис. 2). В сентябре-октябре 2021 г. основной пищевой объект берое – гребневик мнемипсис был распространен вдоль всего дагестанского шельфа в водах с диапазоном солености от 7,2 до 3,8 psu. При этом граница проникновения берое вдоль дагестанского побережья на север была зафиксирована на широте г. Дербент при солености морской воды 5,5-6,0 psu и температуре воды 16,0°C. Структура мезозоопланктона осенью 2021 г., как и в 2020 г. характеризовалась доминированием по численности и биомассе мелкой копеподы *Acartia tonsa*.



Рисунок 2. Распределение численности гребневиков *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata* в дагестанском секторе Каспийского моря. Цифры – солёность psu

Figure 2. Distribution of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* in the Dagestan sector of the Caspian Sea. Numbers – salinity psu

Для понимания текущего состояния экосистемы Каспийского моря в связи с интродукцией нового вселенца необходимы круглогодичные исследования в Южном, Среднем и Северном Каспии. Главный вопрос – анализ параметров поступательной адаптации берое к новым условиям среды и его взаимодействия с популяцией *M. leidyi*.

В 2021 году был получен принципиально важный результат, свидетельствующий о том, что новый вселенец гребневик *Beroe ovata* смог адаптироваться к суровым зимним условиям Каспийского моря, и сохранил способность к воспроизводству.

В текущий период единственным источником регулярной информации о состоянии популяций гребневиков и других компонентов экосистемы является экологический мониторинг прибрежных вод дагестанского сектора Каспийского моря, организованный силами ИОРАН, Дагестанского университета, ДФИЦ РАН при участии сотрудников Дагестанского заповедника. Известно, что прибрежные воды, обладающие большей продуктивностью, чем районы открытого моря, являются зоной предпочтения для развития популяций гребневиков [10-12]. Поэтому

исследования гребневиков в прибрежных районах имело приоритетный характер.

Дагестанский сектор Каспийского моря имеет большую протяженность с севера на юг и характеризуется широким диапазоном условий морской среды, определяющих развитие планктонных сообществ, в том числе, гребневиков. Шельфовые воды западного Каспия подвержены значительному влиянию речного стока, которое усиливается с юга на север. Влияние речного стока может также иметь выраженный сезонный и локальный характер, создавая для морских организмов временные и постоянные барьерные зоны и ограничивая их распространение. Так, диапазон изменения солёности вдоль Дагестанского побережья может включать критические значения, которые могут ограничивать проникновение гребневиков в воды Северного Каспия. Этот факт позволяет исследовать адаптацию *B. ovata* к условиям низкой солёности, характерной для большей части акватории Каспийского моря. Исследования в сентябре-октябре 2021 года показали наличие жизнеспособной популяции берое на юге дагестанского сектора. Солёность в районе обнаружения берое составляла 5,5-7,1 psu. Граница проникновения берое на север в прибрежных водах

зафиксирована на широте г. Дербент при солёности 5,5-6,0 psu (см. рис. 2). Исследования, проведенные вдоль всего Дагестанского побережья в августе 2021 года, не зафиксировали присутствия гребневика берое (Ушивцев В. Б., устное сообщение), что уточняет начало сезонного развития популяции берое в водах Среднего Каспия. Отметим, что исследования на акватории дагестанского шельфа в августе 2021 г. проходили в благоприятных для гребневиков температурных условиях. Гребневик *M. leidy* в период наших исследований в сентябре-октябре был распространён вдоль всего побережья Дагестана, где его численность при отсутствии берое, по предварительным данным, превышала 700 экз/м². Причем вдоль всего побережья наблюдалось активное размножение мнемипсиса. Многочисленные предшествующие наблюдения в центральной части Северного Каспия, в районе влияния стока Волги, показали, что популяция *M. leidy* может развиваться при солёности до 4 psu и даже менее. Подобная ситуация наблюдалась в прибрежных водах Дагестана в 2021 г. где популяция мнемипсиса существовала в водах с диапазоном солёности от 7,2 до 3,8 psu.

Первые данные о распространении берое в дагестанском секторе Каспия свидетельствуют о различной степени адаптации гребневиков к условиям среды, в первую очередь, к низкой солёности. В результате на обширных акваториях Среднего и Северного Каспия, занятых популяцией *M. leidy*, гребневик *B. ovata* отсутствовал. На основе исследований 2021 года можно заключить, что на данном этапе инвазии берое барьерной зоной являются воды с солёностью 5,5-6 psu. Отметим, что в октябре 2020 г. *B. ovata* был обнаружен в глубоководной части шельфа на широте г. Махачкала, т.е. значительно севернее, чем на мелководье в 2021 году [6]. При этом солёность в районе первичного обнаружения составляла 11,1 psu, что гораздо выше, чем в прибрежных водах. По всей вероятности, в водах глубоководной части шельфа, не подверженных сильному опреснению, граница проникновения берое может находиться значительно севернее, чем в прибрежье.

Взаимодействие популяций мнемипсиса и берое имеют много аспектов, связанных с различной способностью гребневиков адаптироваться к новым условиям среды, а также с их взаимной адаптацией. Характерно, что на начальном этапе инвазии, наблюдаемой нами в Среднем Каспии, гребневик берое не демонстрирует бурного развития и быстрого тотального подавления популяции мнемипсиса, как это происходило в Черном море [13]. В прибрежной зоне осенью 2021 г. наблюдалось длительное (около месяца) сосуществование берое с развитой популяцией *M. leidy*. Возможно, это связано с разной интенсивностью размножения гребневиков, которая зависит от адаптации к неблагоприятным условиям среды. При этом в районах первичного обнаружения берое в глубоководной части шельфа в октябре-ноябре 2020 г. мнемипсис в планктоне отсутствовал.

Черное море, экосистема которого прошла стадии деградации и восстановления в результате случайной интродукции гребневика *M. leidy*, а затем и *B. ovata*, может служить модельным водоемом с точки зрения прогноза развития экосистем, находящихся под воздействием инвазивных видов гребневиков. 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 более холодные глубинные слои. При этом берое, обычно следовавший за популяцией мнемипсиса, оставался в более теплых поверхностных слоях, что сокращало зону контакта популяций и снижало воздействие берое на популяцию мнемипсиса. Аналогичная ситуация может быть реализована в географическом масштабе, что в условиях Каспийского моря имеет особое значение в силу его меридионального расположения и большого диапазона температурных условий. Результаты исследований в Черном море также свидетельствовали о способности берое к поступательной температурной адаптации, что привело к расширению периода его присутствия в планктоне до декабря и, соответственно, к увеличению продолжительности его воздействия на популяцию мнемипсиса [6; 13]. Аналогичную адаптацию берое к условиям среды можно ожидать и в Каспийском море.

Не меньшую роль во взаимодействии вселенцев будет играть различие в адаптации гребневиков к условиям низкой солёности и нехарактерного для морских вод соотношения основных ионов. Очевидно, что солёность будет иметь большее значение как фактор, ограничивающий распространение берое по акватории Северного и Среднего Каспия в летний период, чем температура. Температура морской среды имеет определяющее значение в зимний период, будучи фактором, ограничивающим ареал гребневиков, а также основной характеристикой определяющей условия зимовки в водах Южного Каспия. В последние годы, судя по спутниковым данным, температура поверхностного слоя в Южном Каспии не опускалась ниже 10°C и имела общую тенденцию к повышению (рис. 3). Это создавало благоприятные условия для сохранения и воспроизводства популяций гребневиков *M. leidy* и *B. ovata* в холодный период.

Отмеченная нами ранее адаптация Черноморской популяции *B. ovata* к температурам 9-10°C, по-видимому, и обеспечивает возможность выживания гребневика в зимних условиях Южного Каспия.

Результаты предшествующих исследований [5] показали, что за последнее десятилетие в Каспийском море происходило снижение средней биомассы мнемипсиса, которое сопровождалось увеличением исследовательских уловов анчоусовидной кильки (рис. 4). Причины естественных колебаний численности и биомассы гребневиков до конца не изучены.

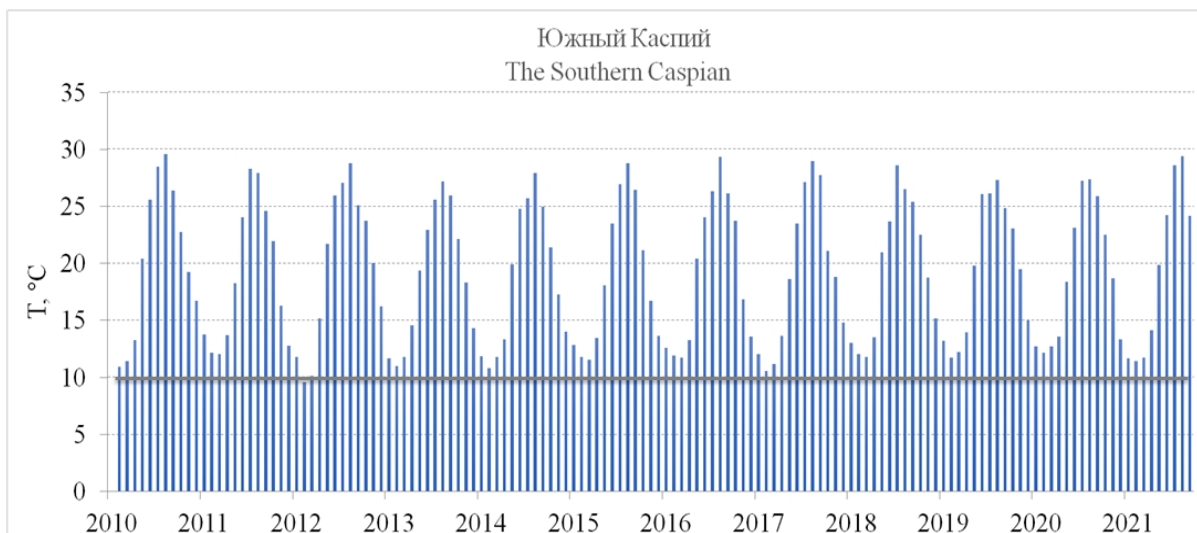


Рисунок 3. Динамика среднемесячных температур в поверхностном слое Южного Каспия по данным MODIS-Aqua [14]

Figure 3. Dynamics of average monthly temperatures in the surface layer of the Southern Caspian Sea MODIS-Aqua [14]

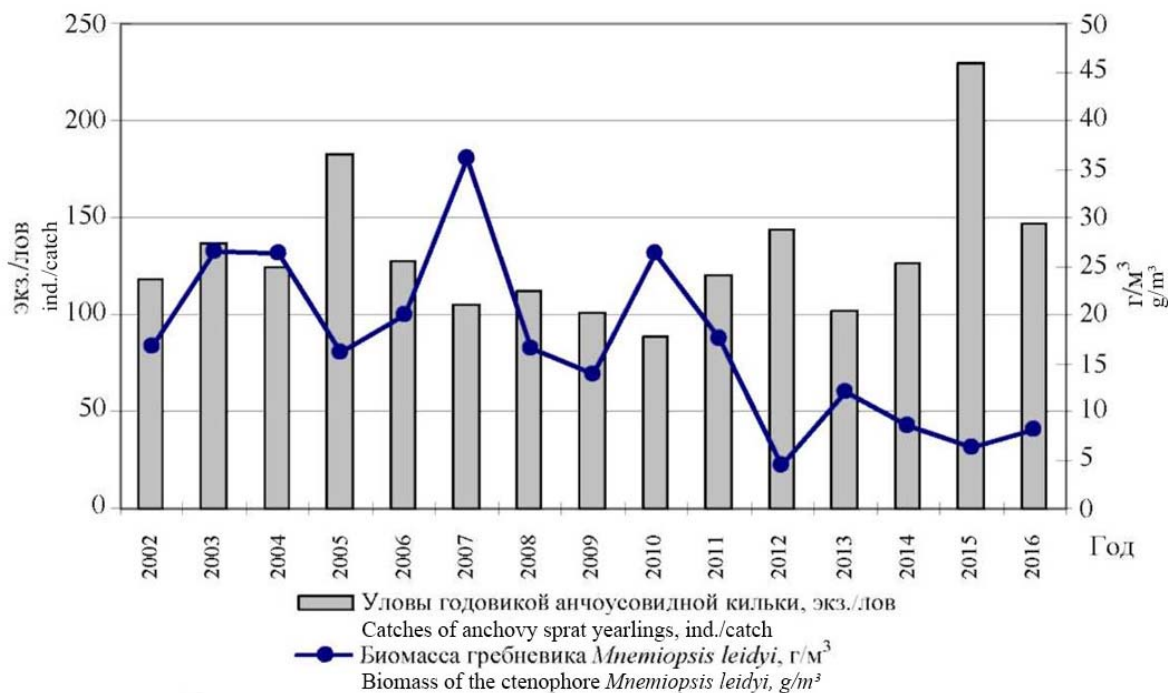


Рисунок 4. Многолетние колебания исследовательских уловов годовиков анчоусовидной кильки и средней биомассы гребневика мнемииопсиса в Каспии [5]

Figure 4. Long-term fluctuations in the research catches of yearlings of anchovy sprat and the average biomass of *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea [5]

Поэтому для оценки воздействия берое на Каспийскую популяцию *M. leidyi* необходимо зафиксировать уровень ее развития в различных районах Каспия в годы, предшествующие интродукции *B. ovata*. Несмотря на небольшой объем доступных данных, собранных за последние годы, можно констатировать, что численность мнемииопсиса в Северном Каспии, в период наибольшего развития в августе – сентябре (данные 2019-2020 гг.), примерно вдвое выше соответствующих значений для Южной части моря (рис. 5). При этом

средние значения численности *M. leidyi* в шельфовых водах Дагестанского сектора и прибрежных районах Южного Каспия можно отнести к величинам одного порядка.

Контроль за развитием популяций гребневиков в южной части Каспия имеет особое значение, так как в этой части моря будет происходить круглогодичное взаимодействие *M. leidyi* и *B. Ovata*, определяющее их ежегодное расселение по всей акватории моря.

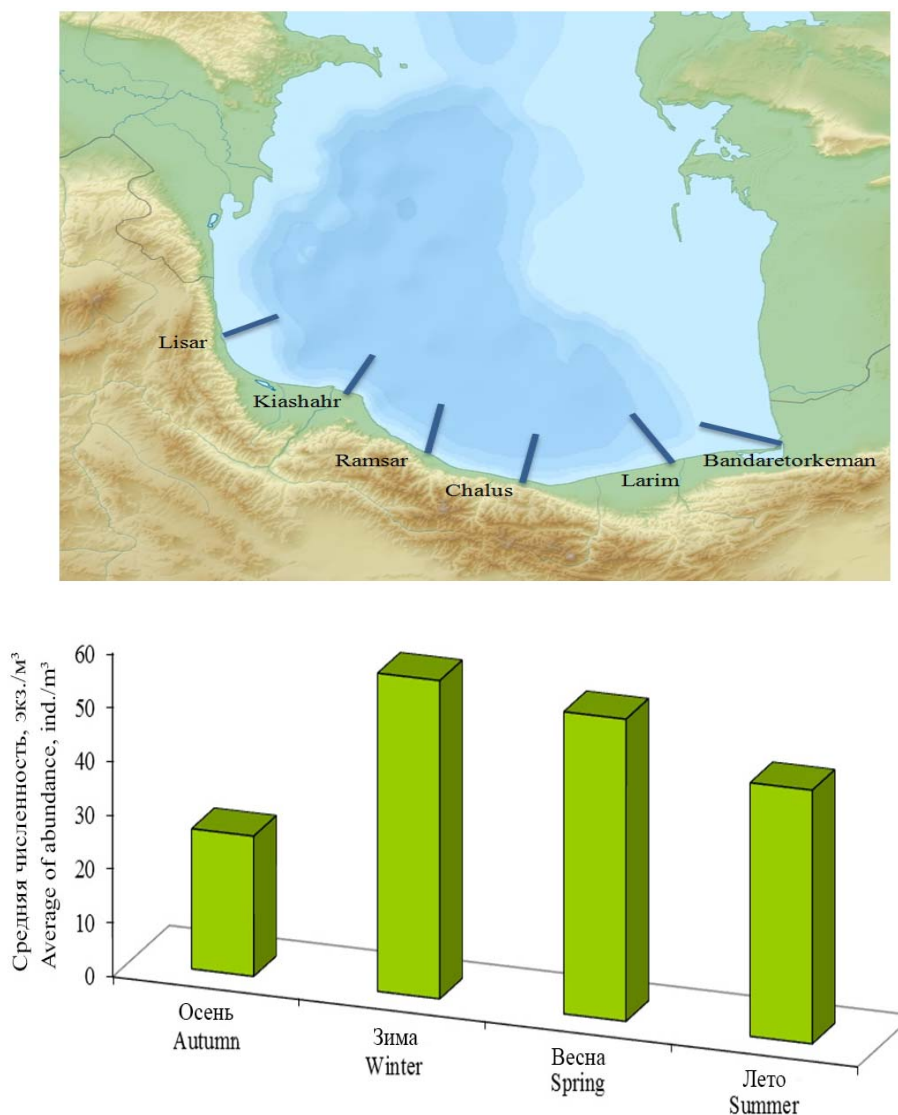


Рисунок 5. Район исследований и средняя численность гребневика *Mnemiopsis leidyi* в прибрежных водах Южного Каспия

Figure 5. The research area and the average number of *Mnemiopsis leidyi* in the coastal waters of the Southern Caspian

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований 2021 г. в прибрежных водах Дагестана получены новые данные о гребневике *Beroe ovata* – новом вселенце в Каспийское море. Повторное обнаружение *B. ovata* свидетельствует о преодолении гребневиком суровых зимних условий Каспия, что является чрезвычайно важным фактором дальнейшей эволюции экосистемы Каспийского моря и восстановления его биоресурсов, пострадавших от нашествия гребневика *Mnemiopsis leidyi*. Увеличение размерного спектра популяции *B. ovata* по сравнению с октябрём 2020 г. и его активное размножение в прибрежных водах свидетельствует о поступательной адаптации гребневика к условиям Каспийского моря. Зафиксированы параметры воздействия нового вселенца на популяцию *M. leidyi*. Отмечено, что популяция берое на начальном этапе акклиматизации не достигала возможного уровня развития в Среднем Каспии. Проведен анализ распределения *B. ovata* в водах Дагестанского шельфа в зависимости от параметров среды, ограничивающих его распространение в Каспийском море. На основе

многолетних спутниковых наблюдений отмечены благоприятные температурные условия для летнего развития популяции гребневиков на акватории Каспийского моря и их зимовки в Южном Каспии.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы благодарят к.б.н. Ушивцева В.Б. за предоставленную информацию, д.б.н. Мокиевского В.О. и с.н.с. Максимову О.В. за критику и полезное обсуждение результатов, а также руководство Дагестанского заповедника за материально-техническую помощь в организации исследований. Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 20-54-56053, гранта ННФИ № 99003103 и Госзадания №0128-2021-0004.

ACKNOWLEDGMENT

The authors express their gratitude to V.B. Ushitsev for the information provided, Professor V.O. Mokievsky and senior scientist O.V. Maximova for their criticism and useful discussion of the results, as well as the leadership of the

Dagestan Reserve for material and technical assistance in organizing research.

This work was funded by RFBR according to the research project № 20-54-56053, INSF, project number №99003103 and State Assignment, project № 0128-2021-0004.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. 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.
2. 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.
3. Камакин А.М., Чиженкова О.А., Зайцев В.Ф. Влияние *Mnemiopsis leidyi* на некоторые трофические звенья Каспийского моря // Юг России: экология, развитие. 2010. N 2. С. 33-42.
4. Камакин А.М., Зайцев В.Ф. Закономерности многолетней и межсезонной динамики популяции гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Каспийском море // Юг России: экология, развитие. 2012. N1. С. 96-103.
5. Камакин А.М., Ходоревская Р.П. Влияние популяции вселенца *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 на рыбное население каспийского моря // Биология внутренних вод. 2018. N2 С. 51-56. DOI: 10.7868/S0320965218020067
6. 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. N4. С. 21-35. DOI: 10.18470/1992-1098-2020-4-21-35
7. 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.
8. 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.
9. 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.
10. 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.
11. 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. N1. С. 109-115.
12. 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. N2. С. 116-120.

13. 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. Т. 42. N5. С. 661-669.
14. NASA's OceanColor Web. URL: <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov> (дата обращения: 09.06.2021)

REFERENCES

1. 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.
2. Vostokov S.V., Ushvtsev 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)
3. Kamakin A.M., Chizenkova O.A., Zaizev V.F. *Mnemiopsis leidyi* impact on some trophical chains of the Caspian Sea. Yug Rossii: ekologiya, razvitie [South of Russia: ecology, development]. 2010, vol. 5, no. 2, pp. 67-74. (In Russian)
4. Kamakin A.M., Zaitsev V.F. Regularities of long-term and interseasonal dynamics of the ctenophore *Mnemiopsisleidyi* population in the Caspian Sea. Yug Rossii: ekologiya, razvitie [South of Russia: ecology, development]. 2012, vol. 7, no. 1, pp. 96-102. (In Russian)
5. 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
6. Vostokov S.V., Gadgiev 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: 10.18470/1992-1098-2020-421-35
7. 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)
8. 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.
9. 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)
10. Vinogradov M.E., Shushkina E.A., Anokhina L.L., Vostokov S.V., Kucheruk N.V., Lukasheva T.A. Mass development of the *Beroe ovata* eschscholtz near the North-Eastern coast of the Black Sea. Okeanologiya [Oceanology]. 2000, vol. 40, no. 1, pp. 52-55. (In Russian)
11. Vostokov S.V., Arashkevich E.G., Drits A.V., LukashevYu.F. Ecological and physiological characteristics

of the ctenophore *Beroe ovata* 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)

12. Arashkevich E.G., Anokhina L.L., Vostokov S.V., Luppova N.E. Reproductive strategy of the ctenophore *Beroe ovata* (Ctenophora. Tentaculata. Beroida) – a new invader in the Black Sea. *Okeanologiya* [Oceanology]. 2001, vol. 41, no. 2, pp. 116-120. (In Russian)

13. 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. *Okeanologiya* [Oceanology]. 2002, vol. 42, no. 5, pp. 661-669.

14. NASA's OceanColor Web. Available at: <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov> (accessed 09.06.2021)

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Сергей В. Востоков собрал и обработал полевые данные, проанализировал результаты, написал рукопись. Нухкади И. Рабазанов проанализировал результаты и исторические данные, участвовал в написании рукописи. Анастасия С. Востокова обработала полевые данные, собрала и проанализировала климатические данные, подготовила иллюстрации, участвовала в написании рукописи. Евгений Н. Лобачев и Оксана М. Тумалаева собрали, обработали и проанализировали полевые данные. Реза Рахнама Харатбар и Бехруз Абтахи обработали и проанализировали полевые данные по Южному Каспию, участвовали в написании рукописи. Все авторы в равной степени несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата и других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Sergey V. Vostokov undertook collection and processing of field data, analysis of the results, and wrote writing the article. Nuhkadi I. Rabazanov analysed results and historical data and participated in writing the article. Anastasia S. Vostokova undertook field data processing, collected and analysed climate data, prepared illustrations and participated in writing the manuscript. Evgeny N. Lobachev and Oksana M. Tumalaeva collected, processed and analysed field data. Reza Rahnama Haratbar and Behrooz Abtahi processed and analysed field data from the Southern Caspian Sea and participated in the writing of the article. All authors are equally responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

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>
 Анастасия С. Востокова / Anastasia S. Vostokova <https://orcid.org/0000-0002-8547-3776>
 Евгений Н. Лобачев / Evgeny N. Lobachev <https://orcid.org/0000-0001-7688-8454>
 Реза Рахнама Харатбар / Reza Rahnama Haratbar <https://orcid.org/0000-0003-3005-2760>
 Бехруз Абтахи / Behrooz Abtahi <https://orcid.org/0000-0002-4049-0505>
 Оксана М. Тумалаева / Oksana M. Tumalaeva <https://orcid.org/0000-0002-0033-7960>
 Нухкади И. Рабазанов / Nuhkadi I. Rabazanov <https://orcid.org/0000-0001-7664-6308>