

Оригинальная статья / Original article
УДК 551.465
DOI: 10.18470/1992-1098-2022-4-8-15

Развитие и взаимодействие популяций гребневиков *Beroe ovata* Bruguière, 1789 и *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 в прибрежной зоне Среднего Каспия

Сергей В. Востоков¹, Алимурат А. Гаджиев², Евгений Н. Лобачев³,
Анастасия С. Востокова¹, Нухади И. Рабазанов³, Руслан М. Бархалов^{3,4},
Филипп В. Сапожников¹, Бехруз Абтахи⁵, Мехди Г. Шозаи⁶

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

²Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия

³Прикаспийский институт биологических ресурсов ДФИЦ РАН, Махачкала, Россия

⁴Государственный природный заповедник «Дагестанский», Махачкала, Россия

⁵Факультет наук о жизни и биотехнологии, Университет имени Шахида Бехешти, Тегеран, Иран

⁶Факультет природных ресурсов и морских наук, Университет Тарбиат Модарес, Нур, Иран

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., Лобачев Е.Н., Востокова А.С., Рабазанов Н.И., Бархалов Р.М., Сапожников Ф.В., Абтахи Б., Шозаи М.Г. Развитие и взаимодействие популяций гребневиков *Beroe ovata* Bruguière, 1789 и *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 в прибрежной зоне Среднего Каспия // Юг России: экология, развитие. 2022. Т.17, N 4. С. 8-15. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-4-8-15

Получена 17 октября 2022 г.

Прошла рецензирование 9 ноября 2022 г.

Принята 11 ноября 2022 г.

Резюме

Цель. Анализ распространения и состояния популяций *Beroe ovata* и *Mnemiopsis leidyi* и оценка параметров их взаимодействия в западной части Среднего Каспия.

Материал и методы. Материал получен в западной и восточной частях Среднего Каспия в сентябре–октябре 2022 года. Для учета гребневиков использовали большую конусную сеть (КБ) с площадью входного отверстия 0.5 м² и ячейей 500 мкм. Пробы зоопланктона отбирали сетью Джеди, с площадью захвата фильтрующего конуса 0.1 м². Количество и размеры крупных гребневиков определяли непосредственно после отбора, учет личинок и яиц проводили в пробах, фиксированных формалином до конечной концентрации 4%.

Результаты. В сентябре–октябре 2022 г. на акватории Среднего Каспия была зафиксирована развитая популяция *Beroe ovata* с признаками активного размножения. Зона обитания *B. ovata* значительно расширилась на север по сравнению с 2021 г. Отмечено полное подавление популяции мнемииописа гребневином берое на большей части западного шельфа. Общая численность берое достигала 48 экз/м², биомасса – 12 г/м². Единичные крупные особи берое обнаружены на севере Среднего Каспия при солености 5.7 psu. В структуре мезозоопланктона по-прежнему доминировала мелкая копепода *Acartia tonsa*.

Заключение. Новые данные свидетельствуют об активном освоении гребневином *Beroe ovata* акватории Каспийского моря, что имеет принципиальное значение для восстановления Каспийской экосистемы. Поступательная адаптация берое к условиям Каспийского моря привела к расширению зоны его распространения на север Среднего Каспия в районы с низкой соленостью. Полное подавление новым вселенцем популяции *M. leidyi* на большей части шельфа Среднего Каспия, свидетельствует об усилении пресса гребневика берое на популяцию мнемииописа по сравнению с соответствующим периодом 2021 г.

Ключевые слова

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

Development and interaction of ctenophores *Beroe ovata* Bruguière, 1789 and *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 in the coastal zone of the Middle Caspian Sea

Sergey V. Vostokov¹, Alimurad A. Gadzhiev², Evgeny N. Lobachev³,
Anastasia S. Vostokova¹, Nukhkadi I. Rabazanov³, Ruslan M. Barkhalov^{3,4},
Philipp V. Sapojnikov¹, Behrooz Abtahi⁵ and Mehdi G. Shojaei⁶

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

²Dagestan State University, Makhachkala, Russia

³Caspian Institute of Biological Resources, Dagestan Federal Research Centre, Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russia

⁴Dagestansky State Natural Reserve, Makhachkala, Russia

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

⁶Faculty of Natural Resources and Marine Sciences, Tarbiat Modares University, Noor, Iran

Principal contact

Sergey V. Vostokov, Senior Scientist, Department of Biology, P.P. Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences (IO RAS); 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., Gadzhiev A.A., Lobachev E.N., Vostokova A.S., Rabazanov N.I., Barkhalov R.M., Sapojnikov Ph.V., Abtahi B., Shojaei M.G. Development and interaction of ctenophores *Beroe ovata* Bruguière, 1789 and *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 in the coastal zone of the Middle Caspian Sea. *South of Russia: ecology, development*. 2022, vol. 17, no. 4, pp. 8-15. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-4-8-15

Received 17 October 2022

Revised 9 November 2022

Accepted 11 November 2022

Abstract

Aim. Analysis of the distribution and status of ctenophores *Beroe ovata* and *Mnemiopsis leidyi*, and assessment of the parameters of their interaction in the Middle Caspian Sea.

Material and Methods. The material was obtained in the western and eastern parts of the Middle Caspian Sea in September–October 2022. Large ctenophores were collected using a big cone plankton net with a 0.5 m² opening and a 500 µm, mesh size. The number and size of large ctenophores were determined immediately after collection, larvae and eggs were counted in samples fixed with formalin to a final concentration of 4%. Zooplankton samples were collected by the Juday plankton net (0.1 m² opening, 180 µm mesh size).

Results. In September–October 2022, a developed population of *Beroe ovata* with active reproduction was recorded in the waters of the Middle Caspian Sea. The habitat area of *B. ovata* has significantly expanded to the north compared to 2021. Complete suppression of the *Mnemiopsis* population by the *Beroe* was observed on most of the western and eastern shelf, as well. The total number of *Beroe* reached 48 ind/m², biomass – 12 g/m². Single large individuals were found in the north of the Middle Caspian Sea at salinity 5.7 psu. The structure of mesozooplankton was still dominated by the small copepod *Acartia tonsa*.

Conclusion. New data indicate the active development of the *Beroe ovata* in the Caspian Sea, which presents a fundamental challenge for the restoration of the Caspian ecosystem. The progressive adaptation of *Beroe* to the conditions of the Caspian Sea has led to its expansion to the north of the Middle Caspian Sea in areas with low salinity. A complete suppression of the *M. leidyi* population by the new alien noted on most of the shelf indicates an increase in its pressure on the *Mnemiopsis* population compared to the corresponding period of 2021.

Key Words

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

ВВЕДЕНИЕ

Случайная интродукция гребневика *Mnemiopsis leidyi* [1; 2], привела к негативным изменениям в экосистеме Каспийского моря [3; 4]. 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 [4–6]. Существенно подорвав кормовую базу планктоноядных рыб, гребневик привел в упадок морское рыболовство [7].

Появление в Каспийском море хищного гребневика *Beroe ovata* (рис. 1) является важным событием для дальнейшей эволюции каспийской экосистемы [5; 6]. Развитие популяции *B. ovata* в

Каспийском море по Черноморскому сценарию [8–12], может способствовать восстановлению Каспийской экосистемы и ее рыбных ресурсов.

Гидрологические и гидрохимические условия Каспийского моря неблагоприятны для средиземноморского гребневика *B. ovata*. Поэтому адаптация берое к новым условиям среды будет играть принципиальную роль в освоении гребневином акватории Каспийского моря. Первые годы наблюдений выявили факторы среды, ограничивающие расширение ареала берое в Каспии. Так в 2021 г. распространение гребневика на север в Среднем Каспии ограничивалось соленостью 5.5–6.0 psu [6]. Пределы температурной адаптации берое, которые определяют продолжительность воздействия берое на популяцию мнемипсиса в течение годового цикла развития на данном этапе исследованы недостаточно.



Рисунок 1. Гребневик *Beroe ovata* – в Каспийском море
Figure 1. The ctenophore *Beroe ovata* – in the Caspian Sea

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводились в водах западного шельфа Среднего Каспия в сентябре–октябре 2022 года на семи опорных станциях, расположенных вдоль изобаты 10 м (рис. 2).

Количественный учет гребневиков проводили с использованием большой конусной сети (КБ) с площадью входного отверстия 0.5 м² и размером ячеи 500 мкм. Пробы зоопланктона отбирали сетью Джеди с площадью захвата фильтрующего конуса 0.1 м² с размером ячеи 180 мкм. Сетные ловы проводили тотально от дна до поверхности [6; 13]. Для изучения размерной характеристики популяции выполняли 2–3 лова большой конусной сетью. Для уточнения факта наличия или отсутствия гребневиков в планктоне количество ловов увеличивали до 10. Гребневиков размером более 2 мм учитывались и измерялись непосредственно после отбора проб. Количество и размеры мелких гребневиков, личинок и яиц определяли в 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, а также путем взвешивания [6]. Параллельно с отбором проб планктона были проведены измерения температуры и солености воды. Данные о динамике температуры поверхностного слоя в среднем и Южном Каспии получены на основе измерений сканера MODIS Aqua <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>. [14].

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

С середины сентября по ноябрь 2022 года на акватории западного шельфа Среднего Каспия были изучено распределение и размерная структура популяций, проведена оценка взаимодействия гребневиков *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata*.

В октябре 2022 г. на большей части западного шельфа Среднего Каспия, а также на восточном шельфе субрегиона было зафиксировано присутствие гребневика *B. ovata*. Максимальная численность берое достигала 48 экз/м², биомасса – 12 г/м² (сырой вес). Популяция *B. ovata* осенью 2022 г. имела примерно такой же размерный спектр, что и в октябре 2021 г.,

когда в планктоне преобладали личинки и мелкие особи в размерном диапазоне от 2 до 20 мм. Максимальный размер берое в 2022 г. в районе исследований не превышал 30 мм. В восточной части Среднего Каспия численность берое в районе 15-м изобаты составила 10–30 экз/м². Преобладали особи в размерном диапазоне 2–10 мм. В мелководных лагунах

восточного побережья Среднего Каспия обнаружены более крупные особи размером до 26 мм. Концентрация крупных гребневи́ков на мелководье достигала 0.5 экз/м³. Размерная характеристика популяций гребневи́ков в западной части Среднего Каспия представлена в таблице 1.

Таблица 1. Численность гребневи́ков *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata* в прибрежных водах западной части Среднего Каспия

Table 1. Enumeration of samples of ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* in western part of the Middle Caspian

Место сбора проб Sample collection location	Мнемиопсис, экз/м ² <i>Mnemiopsis</i> , ind/m ²				Берое, экз/м ² <i>Beroe</i> , ind/m ²			
	2–5 мм (mm)	5–10 мм (mm)	10<30 мм (mm)	Общая Total	2–5 мм (mm)	5–10 мм (mm)	10<30 мм (mm)	Общая Total
Самур Samur	1	2	0	3	44	2	2	48
Дербент Derbent	1	1	0	2	32	3	8	43
Новокаякент Novokaikent	0	1	0	1	21	15	4	40
Махачкала Makhachkala	182	8	0	190	3	2	1	6
Сулак Sulak	516	68	12	596	0	0	1	1
Терек Terek	840	23	17	880	0	0	0	0

Приведенные данные показывают, что по численности преобладают гребневи́ки размером 2–5 мм. Биомассу в основном формировали крупные особи.

Таким образом, для популяций обоих вселенцев характерно преобладание мелких особей, что, возможно, является признаком адаптации к неблагоприятным условиям среды. Показательно, что присутствие даже небольшого количества особей гребневи́ка берое (5–6 экз/м²) в планктоне приводит к значительному снижению численности мнемиопсиса (см. табл. 1).

Граница проникновения берое вдоль Дагестанского побережья на север в осенний сезон 2021 года была зафиксирована на широте г. Дербент. Соленость морской воды на северной границе ареала в 2021 г. составляла 5.5 psu, а температура – 16.0°C. При этом основной пищевой объект берое – гребневи́к мнемиопсис был распространен в этот период вдоль всего западного шельфа Среднего и Северного Каспия (рис. 2). Полного выедания мнемиопсиса гребневи́ком берое осенью 2021 г. в прибрежных районах Среднего Каспия не наблюдалось.

Осенью 2022 года отдельные особи берое были обнаружены в районе п. Сулак, т.е. на 200 км севернее, чем в 2021 г.

Соленость на северной границе проникновения берое осенью 2022 г. составила 5.7 psu, а температура 14.2°C. Здесь в условиях развитой популяции *M. leidyi* при низких значениях солености были обнаружены единичные относительно крупные особи *B. ovata* без признаков размножения. При этом в южной и центральной областях западного шельфа Среднего

Каспия до Махачкалы, а также на востоке субрегиона отмечалось активное размножение берое. На большей части исследованной акватории в 2022 г. было зафиксировано полное подавление популяции мнемиопсиса новым вселенцем гребневи́ком берое (см. рис. 2). Аналогичная ситуация в октябре 2022 г. наблюдалась и у восточного побережья Среднего Каспия.

Ежегодное развитие популяции берое в Каспийском море зависит от многих факторов. Среди них особое значение имеют условия зимовки берое в Южном Каспии и адаптация к низкой солености и температуре, которая определяет пространственные и временные масштабы ежегодного распространения гребневи́ков на акватории Среднего и Северного Каспия. Незначительное снижение зимних температур в южном и Среднем Каспии 2021–2022 (рис. 3) не повлияло на летнее развитие популяций гребневи́ков.

При этом в 2022 наблюдалось расширение ареала берое в прибрежных водах Среднего Каспия в осенний период по сравнению с 2021 годом. Обнаружение единичных особей берое в северных районах Среднего Каспия свидетельствует о существовании механизмов проникновения гребневи́ков в воды Северного Каспия, отличающиеся низкой соленостью. Ежегодное расселение гребневи́ков во многом определяется общей циркуляцией вод, обеспечивающей водообмен между Южным, Средним и Северным Каспием [15; 16]. В Северном Каспии большую роль также играет сгонно-нагонная циркуляция, определяемая локальным ветровым воздействием. Ветровые нагонные явления

способствуют проникновению морских организмов далеко на север в зону речного влияния. Благодаря данным процессам гребневники, переносимые течениями из Южного и Среднего Каспия, могут попадать в неблагоприятные условия среды, препятствующие развитию популяции. Подобная ситуация, по-видимому, наблюдалась нами в 2022 году на границе Среднего и Южного Каспия, где в условиях низкой солёности параллельно с развитой популяцией

M. leidy были обнаружены единичные особи берег при отсутствии признаков размножения. Необходимо отметить, что северная граница распространения берег в 2021 и 2022 гг., значительно различаясь по широте, соответствовала одним и тем же значениям солёности. Не исключено, что распределение солёности в прибрежных водах Среднего Каспия в 2022 г., отличное от такового в 2021 г., во многом способствовало проникновению гребневиков на север субрегиона.

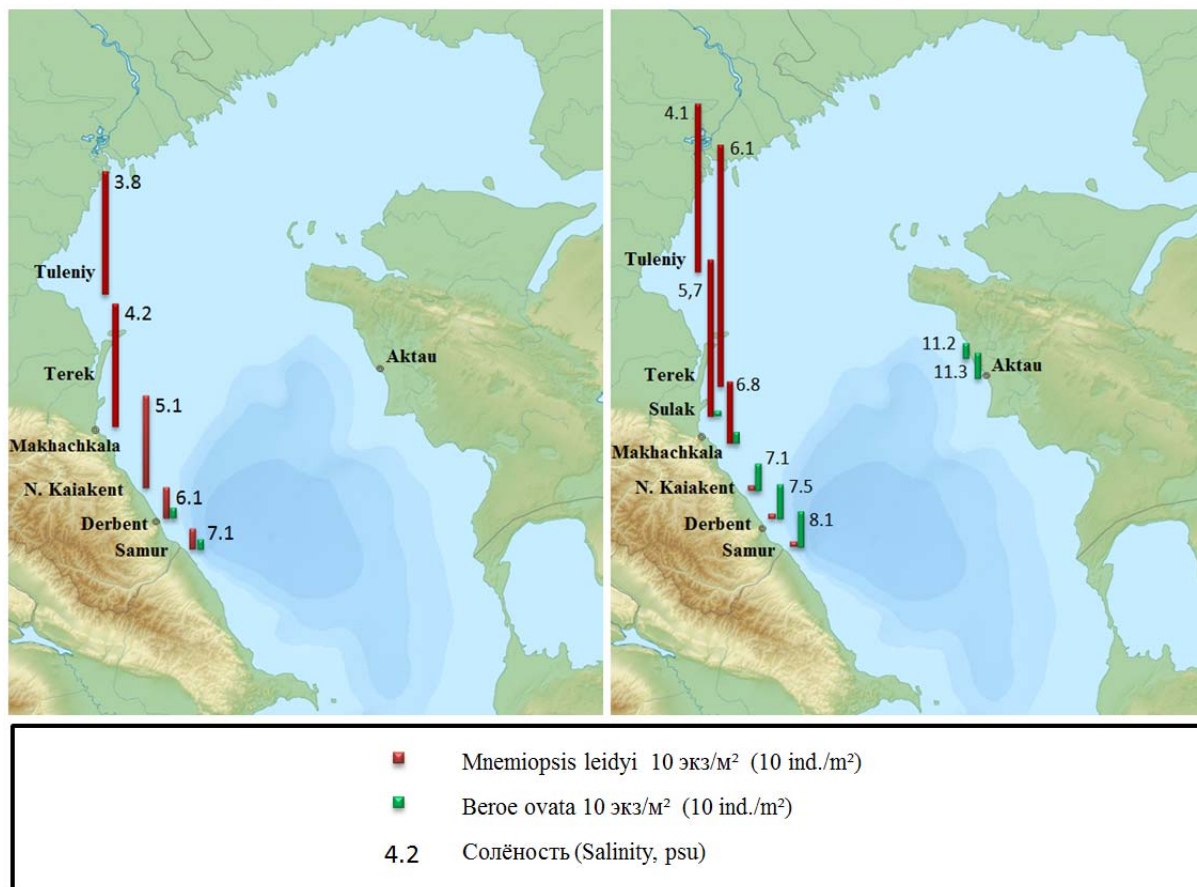


Рисунок 2. Распределение численности гребневиков *Mnemiopsis leidy* и *Beroe ovata* в акваториях западного и восточного шельфов Среднего Каспия в 2021 (слева) и 2022 (справа) гг.

Цифры – солёность (psu)

Figure 2. Distribution of ctenophores *Mnemiopsis leidy* and *Beroe ovata* in the waters of the western and eastern shelves of the Middle Caspian Sea in 2021 (left) and 2022 (right)

Numbers – salinity (psu)

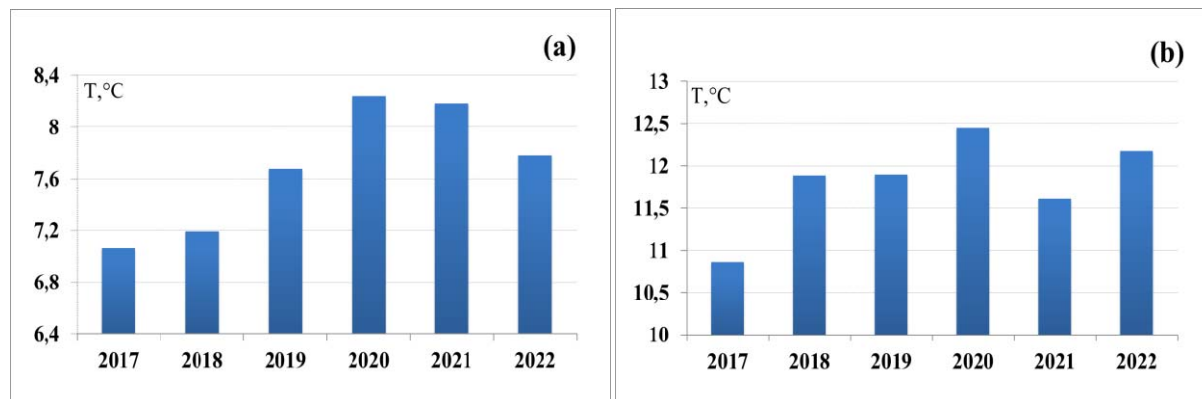


Рисунок 3. Динамика средней зимней температуры (январь–март) поверхностного слоя в Среднем (а) и Южном Каспии (б) за последние пять лет по данным сканера MODIS Aqua

Figure 3. The dynamics of average winter surface layer temperatures in the middle (a) and southern (b) Caspian Sea (MODIS Aqua)

Выживание и размножение берое в районах выселения определяется набором природных условий, среди которых ведущую роль играют соленость, температура, наличие пищи. Интегральное воздействие берое на популяцию мнемипсиса в Каспийском море определяется как масштабами его пространственного распределения в цикле сезонного развития, так и продолжительностью воздействия. Оценка пространственно-временных параметров взаимодействия гребневиков, а также дальнейшей адаптации берое к химическому составу вод Каспийского моря имеет принципиальное значение и составит предмет будущих исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований 2022 г. были получены важные результаты, свидетельствующие о поступательной адаптации гребневика *Beroe ovata* к условиям Каспийского моря. По сравнению с 2021 г. граница распространения берое в водах западного шельфа значительно продвинулась на север. Также расширилась зона активного размножения берое, которая ограничивалась ранее южными районами Дагестанского шельфа. Отмечено усиление пресса берое на популяцию мнемипсиса в прибрежных водах Среднего Каспия до полного ее подавления на большей части исследованной акватории. Аналогичная ситуация наблюдалась и на восточном шельфе субрегиона. Зафиксировано проникновение отдельных крупных особей *B. ovata* в районы с низкой соленостью на границе Среднего и Северного Каспия. Полученные новые данные свидетельствуют об активном освоении гребневиком берое акватории Каспийского моря и поступательной адаптации к неблагоприятным условиям среды. В целом отмечается расширение экспансии нового вселенца в Каспийском море и увеличение пресса на популяцию мнемипсиса. Существенных изменений количественных и структурных характеристик зоопланктона, связанных с ослаблением влияния мнемипсиса, пока не наблюдается.

БЛАГОДАРНОСТЬ

1. Авторы благодарят д.б.н. Мокиевского В. О. и с.н.с. Максимову О. В. за критику и полезное обсуждение результатов, д.г.н. Завьялова П.О. и д.ф.-м.н. Костяного А.Г. за содействие в сборе научного материала, а также руководство Государственного природного заповедника «Дагестанский» за организационную и материально-техническую помощь в проведении исследований.

2. Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 20–54–56053, гранта ННФИ № 99003103 и Госзадания № 0128-2021-0004.

ACKNOWLEDGMENT

1. The authors express their gratitude to Professor V.O. Mokievsky and senior scientist O. V. Maximova for their criticism and useful discussion of the results, Prof. P.O. Zavialov and Prof. A.G. Kostianoy for the assistance in data collecting, as well as the management of the State Nature Reserve "Dagestansky" for logistical assistance in organizing and providing of the research.

2. 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., Ushitzhev 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. Восток 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. N 1. С. 96–103.
5. Восток 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
6. Восток 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
7. 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.
8. Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Анохина Л.Л., Восток 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.
9. Восток 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.
10. Арашкевич Е.Г., Анохина Л.Л., Восток С.В., Луппова Н.Е. Репродукционная стратегия гребневика *Beroe ovata* (Ctenophora. Atentaculata. Beroida) – нового вселенца в Черное море // Океанология. 2001. Т. 41. N 2. С. 116–120.
11. 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. N 5. С. 661–669.
12. 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.
13. Шушкина Э.А., Виноградов М.Е., Лукашева Т.А., Лебедева Л.П. Восток С.В. Сравнительное использование различных орудий лова планктона при мониторинге многолетних изменений черноморских сообществ // Океанология. 2003. Т. 43. N 5. С. 744–750.
14. NASA's OceanColor Web. URL: <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov> (дата обращения: 06.11.2022)
15. Lebedev S.A., Kostianoy A.G. Interannual variability of water exchange anomalies between the Northern, Middle and

Southern Caspian based on satellite altimetry data - *Ecologica Montenegrina*, 2019. V. 25. P. 106–115.

16. Lebedev S.A., Kostianoy A.G., Ginzburg A.I. Dynamics of the Caspian Sea basing on the instrumental measurements, numerical modeling, and remote sensing data. In: "Applied aspects in geology, geophysics, and geoecology with the use of modern information technologies", Materials of III International Conference, Maikop, 2015. P. 146–179.

REFERENCES

1. Ivanov V.P., Kamakin A.M., Ushvitzev 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., Ushvitzev 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. 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
4. Vostokov S.V., Vostokova A.S., Lobachev E.N., Tumalaeva O.M., Rabazanov N.I. 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
5. 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)
6. 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)
7. 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
8. 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)
9. 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)
10. Arashkevich E.G., Anokhina L.L., Vostokov S.V., Luppova N.E. Reproductive strategy of the ctenophore *Beroe ovata* (Ctenophora. Tentaculata. Beroidea) – a new invader in the Black Sea. *Okeanologiya [Oceanology]*. 2001, vol. 41, no. 2, pp. 116–120. (In Russian)
11. 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. 661–669.
12. Luppova N.E., Arashkevich E.G. [Current state of the Black Sea macrozooplankton in the shelf zone of the sea]. In: *Nazemnye i morskije ekosistemy Prichernomor'ya i ikh okhrana [Terrestrial and marine ecosystems of the black sea region and their protection]*. 2018, pp. 90–91. (In Russian)
13. 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)
14. NASA's OceanColor Web. Available at: <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov> (accesses 06.11.2022)
15. Lebedev S.A., Kostianoy A.G. Interannual variability of water exchange anomalies between the Northern, Middle and Southern Caspian based on satellite altimetry data. *Ecologica Montenegrina*, 2019, vol. 25, pp. 106–115.
16. Lebedev S.A., Kostianoy A.G., Ginzburg A.I. Dynamics of the Caspian Sea basing on the instrumental measurements, numerical modeling, and remote sensing data. In: "Applied aspects in geology, geophysics, and geoecology with the use of modern information technologies", Materials of III International Conference, Maikop, 2015, pp. 146–179. (In Russian)

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Сергей В. Востоков собрал и обработал полевые данные, проанализировал результаты, написал рукопись статьи. Алимурад А. Гаджиев проанализировал полевые данные, участвовал в написании рукописи. Евгений Н. Лобачев собрал, обработал и проанализировал полевые данные. Анастасия С. Востокова обработала полевые данные, собрала и проанализировала климатические данные, подготовила иллюстрации, участвовала в написании рукописи. Нухкади И. Рабазанов и Руслан Бархалов проанализировали результаты исторических данных, участвовали в написании рукописи. Филипп В. Сапожников собрал, обработал и проанализировал полевые данные. Бехруз Абтахи, Мехди Г. Шозаи проанализировал полевые данные, участвовал 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 collected and processed field data, analysed results and participated in writing the manuscript. Alimurad A. Gadzhiev analysed results and participated in writing the manuscript. Evgeny N. Lobachev collected, processing and analysed field data. Anastasia S. Vostokova processed field data, collected and analysed climate data, prepared illustrations and participated in writing the manuscript. Nukhkadi I. Rabazanov and Ruslan M. Barkhalov analysed results and historical data and participated in writing the manuscript. Philipp V. Sapojnikov collected and processed field data. Behrooz Abtahi and Mehdi G. Shojaei analysed field data and participated in the writing of the manuscript. All authors are equally responsible for plagiarism, self-plagiarism or 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>
Алимурад А. Гаджиев / Alimurad A. Gadzhiev <https://orcid.org/0000-0002-7359-1951>
Евгений Н. Лобачев / Evgeny N. Lobachev <https://orcid.org/0000-0001-7688-8454>
Анастасия С. Востокова / Anastasia S. Vostokova <https://orcid.org/0000-0002-8547-3776>
Нухкади И. Рабазанов / Nukhkadi I. Rabazanov <https://orcid.org/0000-0001-7664-6308>
Руслан М. Бархалов / Ruslan M. Barkhalov <https://orcid.org/0000-0003-0210-4236>
Филипп В. Сапожников / Philipp V. Sapojnikov <https://orcid.org/0000-0002-3239-6543>
Бехруз Абтахи / Behrooz Abtahi <https://orcid.org/0000-0002-4049-0505>
Мехди Годрати Шозаи / Mehdi G. Shojaei <https://orcid.org/0000-0002-5594-3730>