

МЕЖГОДОВАЯ ПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИНАМИКА ГРЕБНЕВИКА *BEROE OVATA* BRUGUIÈRE, 1789 НА ВНЕШНЕМ ШЕЛЬФЕ СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЫ ЧЁРНОГО МОРЯ

© 2023 Аннинский Б.Е*, Финенко Г.А.**, Дацык Н.А.***

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН», Севастополь, 299011, Россия

e-mail: *anninsky_b@mail.ru, **gfinenko@gmail.com, ***dacikn@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.07.2022. После доработки 23.01.2023. Принята к публикации 10.02.2023

По результатам рейсов и многолетнего мониторинга на внешнем шельфе Севастопольской бухты была проанализирована межгодовая динамика состояния популяции чужеродного гребневика *Beroe ovata* в Чёрном море за 2000–2021 гг. Установлено, что в последние годы гребневик обнаруживался в планктоне раньше обычного, срок его активной пелагической жизни возрос до 7–8 месяцев, а длина тела у ювенильных особей уменьшилась с 40 до 20–25 мм. Выделяются три сезонных периода, которые по своим температурным условиям были особенно значимы для развития популяции: январь – февраль, апрель – май и июль – август. Высокая температура морской воды в июле – августе приводила к увеличению численности и биомассы *B. ovata*, а также уменьшению средних размеров особей. Срок активной жизни *B. ovata* зависел от прогревания моря в мае, а также биомассы *Pleurobrachia pileus*. Раннее сезонное появление *B. ovata* в эпипелагиали позволяло ему быстрее подавлять популяцию *Mnemiopsis leidyi*, не давая ей достичь высокой численности и биомассы летом.

Ключевые слова: Чёрное море, виды-вселенцы, *Beroe ovata*, сезонные изменения, пространственное распределение, межгодовая динамика биомассы, влияние температуры.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-1-16-30

Введение

Гребневик *Beroe ovata*, первоначально идентифицированный, как *B. ovata* Mayer, 1912 [Серавин и др., 2002] и в настоящее время – *B. ovata* Bruguière, 1789 [Shiganova, Abyzova, 2021], впервые был обнаружен в Чёрном море в 1997 г. [Konsulov, Kamburska, 1998]. Считается, что этот вид, как и прежний черноморский вселенец – *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz, 1865), мог быть случайно интродуцирован сюда из районов Западной Атлантики или Карибского региона с балластными водами судов [Bayha et al., 2004; Shiganova, Abysova, 2021]. Поскольку *B. ovata* является узкоспециализированным хищником, питающимся исключительно другими видами гребневику, в водах Атлантики его популяция обычно развивается по принципу обратной связи с популяциями жертв, особенно – *M. leidyi* [Kremer, 1994]. В Чёрном море натурализация *B. ovata* также сопровождалась значительным сокращением численности и биомассы *M. leidyi*, остановившим бескон-

трольную экспансию этого вида и способствовавшим восстановлению пелагической экосистемы до состояния близкого прежнему [Kideys, 2002; Finenko et al., 2003; 2006b].

В сезонной популяционной динамике *B. ovata* отчётливо выделяются два этапа: 1) летне-осеннее интенсивное развитие вслед за пиком биомассы *M. leidyi* в этот период года; 2) зимне-весеннее «угасание», когда голодающие особи в основной массе гибнут и гребневик практически исчезает из планктона [Shiganova et al., 2014; Finenko et al., 2018]. Несмотря на незначительные фенологические сдвиги во времени очередного появления яиц и взрослых особей, в 2000–2017 гг. популяция *B. ovata* находилась в достаточно стабильном состоянии, при котором пик размножения и роста гребневика обычно приходился на сентябрь – октябрь. При этом, с каждым годом биомасса *B. ovata* понемногу повышалась, в частности, в открытых районах моря – с 4 до 9 г м⁻² – в октябре 2005–2006 гг. [Аннинский, Тимофте, 2009; Mutlu, 2009] до 28 ± 4 г м⁻² – в

ноябре 2017 г. [Anninsky et al., 2022]. Однако, в октябре 2019 г. она значительно отклонилась от линии межгодового тренда, сократившись до $<1 \text{ г м}^{-2}$, что оказалось почти на два порядка ниже, чем в среднем за период 2005–2017 гг. (см. результаты этой статьи).

Такое её снижение, казалось бы, не имеющее видимых оснований, заставляет внимательнее оценить возможные причины и обстоятельства межгодовой количественной динамики *B. ovata* в Чёрном море. Это тем более важно в связи с огромной экологической значимостью данного вида для всей черноморской экосистемы. Ранее в подобных исследованиях было установлено, что в 2000–2011 гг. развитие *B. ovata* в северо-восточной части моря в основном контролировалось весенне-летней температурой морской воды (ТПМ), ветровой активностью и обилием зоопланктона, обеспечивающим сезонную экспансию планктофага *M. leidyi* [Shiganova et al., 2014]. В экспериментах при наличии пищи и увеличении температуры до $26 \text{ }^\circ\text{C}$ интенсивность нереста гребневика значительно возрастала [Луппова и др., 2011]. В то же время колебания солёности морской воды в пределах 13.5–18 PSU не имели существенного влияния на поведенческие реакции и распространение этого вида [Shiganova et al., 2001].

Цель настоящей работы: 1) исследовать тренды межгодовой изменчивости времени появления и срока активной жизни *B. ovata* в черноморском планктоне, а также интенсивности размножения, численности, биомассы и размерного состава популяции гребневика (ювенильных и взрослых особей) в период активной планктонной жизни; 2) определить вероятные драйверы популяционной динамики гребневика в этих условиях; 3) оценить сопряжённые экосистемные эффекты межгодовых флуктуаций количественного развития *B. ovata* и массовых представителей тепловодного мезозоопланктона Чёрного моря.

Материал и методика

Исследования были проведены на основе двух массивов данных: 1) многолетнего (2000–2021 гг.) мониторинга за состоянием популяций желетелого макропланктона на внешнем шельфе Крыма, где пробы отбира-

ли ежемесячно (в зимне-весенний период) либо дважды в месяц (летом и осенью) на 3 станциях у Севастопольской бухты (глубины 50–70 м); 2) восьми научных рейсов НИС «Профессор Водяницкий» в северо-западных, центральных и северо-восточных районах Чёрного моря (№ 72, май 2013 г.; № 83, январь – февраль 2016 г.; № 84, апрель 2016 г.; № 86, июнь 2016 г.; № 89–90, октябрь 2016 г.; № 96, июль – август 2017 г.; № 98, ноябрь 2017 г.; № 110, октябрь 2019 г.).

Как правило, для количественного сбора желетелого макропланктона использовали сеть Богорова – Расса (входной диаметр 80 см, ячей сита 500 мкм), для мезопланктона – сеть Джеди (входной диаметр 36 см, ячей сита 112 мкм), которыми производили вертикальные ловы от дна либо нижней границы кислородной зоны ($\sigma_t = 16.2$ – по данным гидрографического зонда CTD Sea Bird plus) до поверхности – в районах шельфа и глубоководной части моря, соответственно. Особей *B. ovata* длиной >5 мм подсчитывали и измеряли с точностью до 1 мм непосредственно после вылова. Оставшуюся часть пробы, как и весь мезопланктон из сети Джеди, фиксировали 4%-м (V/V) раствором нейтрализованного формалина и обрабатывали позже в лабораторных условиях для оценки таксономического состава планктонных организмов, а также учёта яиц и ранних личиночных стадий *B. ovata*.

Массу тела этого, а также двух других видов гребневиков (*M. leidyi* и *Pleurobrachia pileus* (O.F. Muller, 1776)) рассчитывали по линейно-весовым соотношениям, установленным для данных видов (табл.).

Таксономический состав, количество, а также возрастные стадии мезопланктонных организмов определяли в камере Богорова под микроскопом. Для перехода от длины к массе тела особей использовали размерно-весовые соотношения, рекомендованные для черноморского планктона [Alexandrov et al., 2014]. Содержание органического углерода ($C_{\text{орг}}$) в сыром веществе тела гребневиков (1.33; 0.60 и 1.20 мг г^{-1} – для *B. ovata*, *M. leidyi* и *P. pileus*, соответственно) оценивали по общему органическому составу тканей этих видов [Аннинский, 1994; Anninsky et al., 2005].

Таблица. Зависимость массы тела особей (WW, мг) от их орально-аборальной длины (L, мм) у трёх видов гребневиков Чёрного моря

Вид	Уравнение	L, мм	r ²	Ссылка
<i>Beroe ovata</i>	$WW = 0.85 L^{2.47}$	10–120	0.92	[Finenko et al., 2006b]
<i>Mnemiopsis leidy</i>	$WW = 1.31 L^{2.49}$	5–70	0.98	[Finenko et al., 2006b]
<i>Pleurobrachia pileus</i>	$WW = 0.682 L^{2.52}$	3–25	–	[Mutlu, Bingel, 1999]

В наших исследованиях мы придерживались ранее использованной классификации размерно-возрастного состава особей в популяции *B. ovata* [Shiganova et al., 2014]: к личинкам были отнесены экземпляры длиной 0.4–7.9 мм, ювенильным стадиям – 8.0–40.0 мм, и взрослым – >40 мм. Все полученные данные, имеющие отношение к межгодовой популяционной динамике этого гребневика, были проанализированы по следующим позициям: 1) времени появления яиц, личинок либо старших возрастных стадий *B. ovata* в планктоне; 2) сроку активной жизни особей в верхней эпипелагиали моря (по наличию в планктонных пробах); 3) средней суммарной численности яиц и личинок за период с июня по декабрь; 4) средней численности ювенильных и взрослых особей (>7.9 мм); 5) общей средней биомассе всех возрастных стадий; 6) средней длине особей при размерах тела >7.9 мм; 7) относительной численности крупных (размерами >40 мм) взрослых особей в период августа – декабря (%). Среднюю численность, биомассу и длину тела ювенильных и взрослых особей рассчитывали по данным двенадцати месяцев.

Сведения по межгодовой и сезонной динамике температуры морской воды поверхности моря были получены из открытых источников [Giovanni..., 2022].

Статистическая обработка данных (карт пространственного распределения, средних, линий трендов и регрессий) осуществлялась с использованием стандартного программного обеспечения Grapher 3 и Surfer 8 для Windows.

Результаты

Сезонная динамика. Так как биомасса *B. ovata* в Чёрном море ежегодно формируется исключительно за счёт ассимилированной части популяций двух видов жертв

(*M. leidy* и *P. pileus*), её сезонная динамика тесно связана с циклами сезонного развития этих популяций. В большей мере это относится к *M. leidy*, который близок к *B. ovata* по своей термотолерантности и способен к существенной активизации соматического и генеративного роста в период сезонного потепления. Однако, поскольку пик биомассы *B. ovata* следует не только за соответствующим пиком *M. leidy*, но и таковым – *P. pileus*, и, последний вид нередко регистрируется среди жертв (в том числе и по другим, известным данным [Mutlu, 2009; Shiganova et al., 2014]), его также необходимо учитывать в оценках трофического баланса *B. ovata*. Согласно обобщённым данным, полученным на внешнем шельфе Севастопольской бухты в 2000–2014 гг. (рис. 1), в единицах $C_{орг.}$ доля биомассы *B. ovata* достигала 26%, если её оценивать относительно популяции *M. leidy*, или – немногим более 23% – если соотносить с изменениями биомассы двух видов гребневиков-планктофагов. Практически к таким же оценкам эффективности потребления пищи (K_1) для *B. ovata* (24%) можно прийти, исходя из вероятной усвояемости жертв этим видом (80%) и 30% эффективности использования

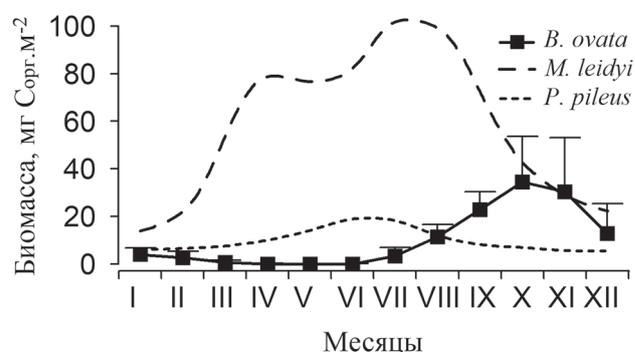


Рис. 1. Среднегодовой ход сезонной динамики биомассы (мг $C_{орг.}$ м⁻²) гребневиков *Beroe ovata*, *Mnemiopsis leidy* и *Pleurobrachia pileus* на внешнем шельфе Севастопольской бухты в 2000–2014 гг. Вертикальные линии – стандартные ошибки средних.

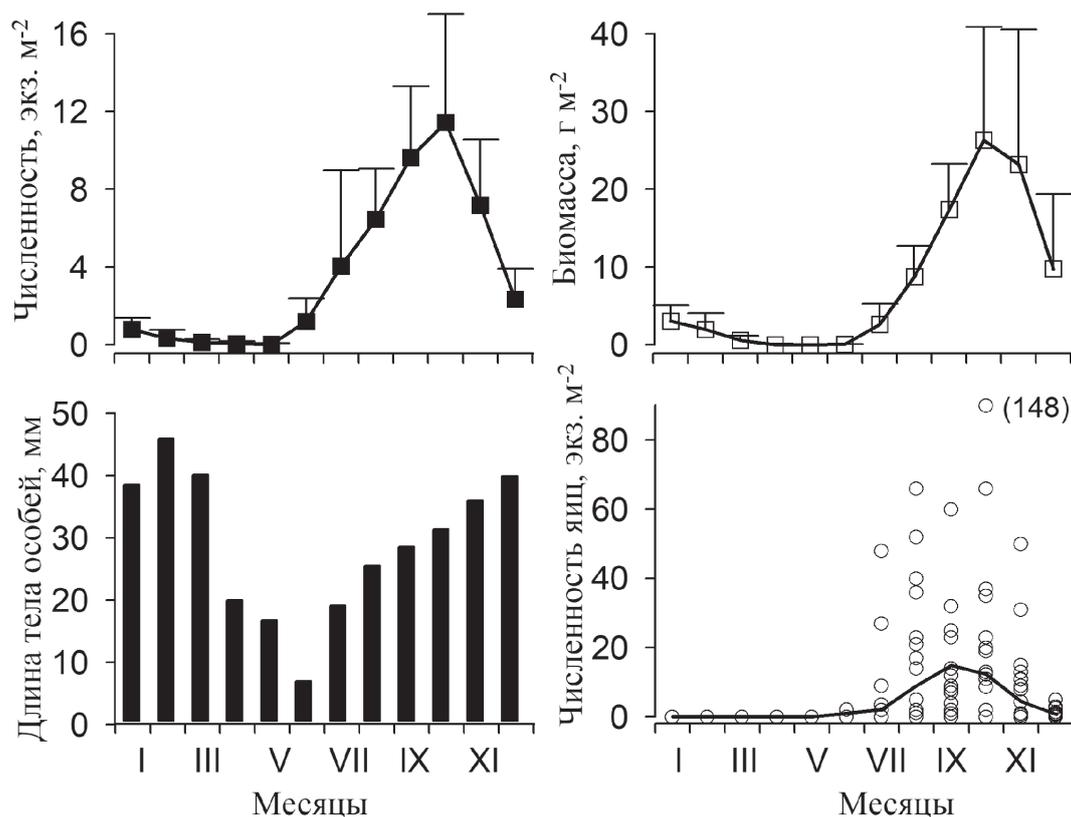


Рис. 2. Сезонные изменения средней численности (экз. m^{-2}), биомассы ($г\ m^{-2}$), длины тела особей (мм) и численности яиц (экз. m^{-2}) гребневика *Beroe ovata* на внешнем шельфе Севастопольской бухты в 2000–2014 гг. Вертикальные линии – стандартные ошибки средних.

их органической массы на рост (K_2), – как это часто принимается в экологических расчётах [Винберг, 1986].

Переломным периодом в сезонном развитии популяции *B. ovata* следует считать май и июнь, когда численность, биомасса и размеры особей минимальны, а в планктоне иногда наблюдаются редкие яйца либо личинки гребневика (рис. 2).

Однако, если в мае (2014 г.) единично встречались небольшие ювенильные особи (~ 13 мм), то в июне – лишь яйца и ранние личинки. Это даёт основание предположить, что каждый следующий год новое поколение начинало формироваться из яиц, выметанных мелкими особями, пережившими зиму. Наличие в море самих перезимовавших особей в начале лета не подтверждается фактологически и выглядело бы противоестественно в силу их возраста (6–8 месяцев). В пользу каким-то образом перезимовавших или появившихся яиц *B. ovata* на шельфе говорит то, что развитие его популяции ежегодно проходило в направлении от прибрежных районов моря

(где этого вида, а также гребневиков-планктофагов в холодный период года практически нет) к его открытой части. В то же время, *B. ovata* способен к половому размножению и на личиночной стадии развития (диссогонии), причём в экспериментах 6–8-миллиметровые личинки вымётывали до 6 яиц в сутки [Финенко, Дацык, 2016].

Пик вымета яиц у *B. ovata* чаще приходился на сентябрь – октябрь (см. рис. 2). В этот же период численность ювенильных и взрослых особей, как правило, достигала максимума. Однако пик биомассы гребневика, обычно смещался на октябрь – ноябрь, после чего она постепенно снижалась вплоть до минимальных значений – в июне следующего года.

Распределение. Характер пространственного распределения популяции *B. ovata*, находящейся на пике сезонного развития, претерпевал значительные межгодовые изменения, связанные с температурным режимом поверхностных вод, а также районом и временем появления гребневика в планктоне. Так,

в сентябре – октябре 2016 г. в шельфовых и глубоководных районах к северу от Крыма в популяции гребневика преобладали мелкомерные особи, находящиеся на личиночной (67%) либо постличиночной (30%) стадиях развития. Доля особей размерами более 40 мм не превышала 3%. Из-за большого количества личинок, численность *B. ovata* была выше в районах шельфа (до 112 экз. м⁻² – у Керченского полуострова), тогда как биомасса (в среднем – 22 г м⁻²) – сравнительно выше с удалением в глубоководные районы, вплоть до периферии восточного циклонического круговорота (рис. 3). Ближе к его центральной части этот вид встречался реже, а его биомасса снижалась.

В ноябре 2017 г. распределение гребневика было более однородным, при этом, по сравнению с 2016 г., численность особей по-

всеместно сократилась ($p < 0.05$). Доля личинок уменьшилась вдвое (до 33%), а ювенильных стадий и взрослых увеличилась в 2–5 раз (до 57 и 10%, соответственно). Вследствие того, что в своём большинстве особи в 2017 г. были в 1.5 раза крупнее (25–40 мм), чем годом ранее (12–28 мм), их общая биомасса выросла до 27–28 г м⁻². Причём, при относительно более плотных скоплениях гребневика в районах Севастопольского и Крымского антициклонических вихрей, основная часть популяции *B. ovata* сместилась осенью этого года дальше в глубоководную часть моря, где биомасса гребневику-планктофагов была в среднем более высокой (23 ± 5 и 43 ± 3 г м⁻² – *M. leidy* и *P. pileus*, соответственно), чем на шельфе (17 ± 5 и 22 ± 8 г м⁻², соответственно) [Anninsky et al., 2022].

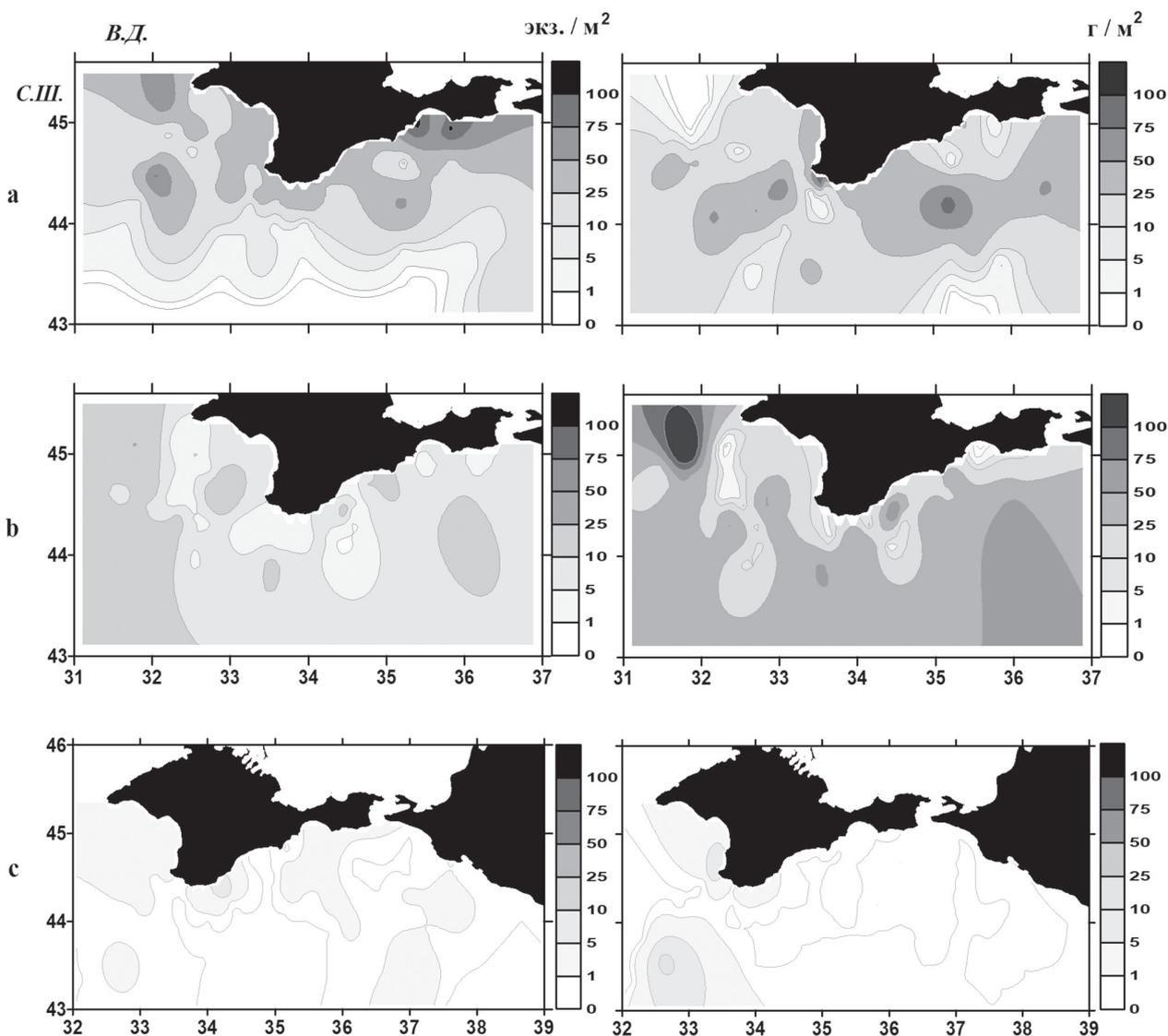


Рис. 3. Распределение численности (экз. м⁻²) и биомассы (г м⁻²) гребневика *Beroe ovata* в центральных районах Чёрного моря в сентябре – октябре 2016 г. (а), ноябре 2017 г. (б) и октябре 2019 г. (с).

В октябре 2019 г. популяция *B. ovata* была представлена лишь единично встречающимися яйцами, личинками и редкими ювенильными экземплярами (длиной до 37 мм), распределёнными мозаично. Их общая численность в среднем не превышала 1 экз. м^{-2} , а биомасса составляла $1.1 \pm 0.8 \text{ г м}^{-2}$ – на внешнем шельфе и $0.3 \pm 0.2 \text{ г м}^{-2}$ – в глубоководных районах моря.

Межгодовая динамика. В сравнении с аналогичными данными 2017 г. [Anninsky et al., 2022], биомасса *B. ovata* в глубоководной части моря в 2019 г. сократилась почти на два порядка (рис. 4.). Более того, она оказалась ниже не только уровня осени 2017 г., но и 2016 [Аннинский и др., 2019а], 2010 [Anninsky et al., 2013], 2006 [Mutlu, 2009] и 2005 гг. [Аннинский, Тимофте, 2009]. Таким образом, популяция приблизилась к состоянию более характерному для начального периода инвазии этого вида в Чёрное море (в конце 1990-х гг.). Это имело обратный эффект на такого планктофага, как *M. leidy*, биомасса которого возросла в октябре 2019 г. до 144 г м^{-2} , однако в целом, строгой сопряжённости в межгодовых изменениях биомассы *B. ovata* и биомассы его жертв в глубоководной части моря нами не выявлено ($p > 0.05$).

Тенденция к повышению биомассы *B. ovata* в районах глубоководной эпипелагиали в период с 2005 по 2017 г. (рис. 5 е.) не нашла подтверждения в исследованиях на шельфе. Здесь размах межгодовых колебаний биомассы значительно превышал её возможное системное изменение (позитивное, либо не-

гативное). Наиболее значительные по амплитуде пики биомассы *B. ovata* наблюдались на шельфе в 2010 и 2014 гг.

В межгодовой динамике численности яиц и личинок, и взятых отдельно последующих возрастных стадий *B. ovata* на шельфе (рис. 5 с, d.), мы также не нашли ($p > 0.05$) закономерных изменений. Причём, пики численности яиц и личинок, как правило, не совпадали с пиками численности более крупных особей (исключение – 2018 г.), а вместе они не соответствовали пиковым значениям биомассы. Это может указывать на некоторую разобщённость процессов соматического и генеративного роста гребневика, в основном связанную с обычно поздним созреванием особей и быстрым изменением их обеспеченности пищей из-за резкого сокращения численности жертв под влиянием хищничества. Кроме того, есть вероятность выедания в море яиц и личинок *B. ovata* хетогнатой *Parasagitta setosa* (J. Müller, 1847), и, хотя данное явление пока не было подтверждено экспериментально, довольно сильная негативная тенденция ($r = -0.49$; $p > 0.05$) между её биомассой и их численностью была отмечена по данным 2004–2014 гг.

Вместе с тем, следующие явления межгодовой популяционной динамики *B. ovata* были подтверждены статистически: 1) время появления гребневика в планктоне сместилось с августа – сентября в начале 2000 гг. на июнь – июль в 2014–2021 гг. ($r = -0.68$; $p < 0.001$) (рис. 5 а); 2) срок активной жизни этого вида в планктоне возрос за 20-летний период в среднем с четырёх до 7–8 месяцев

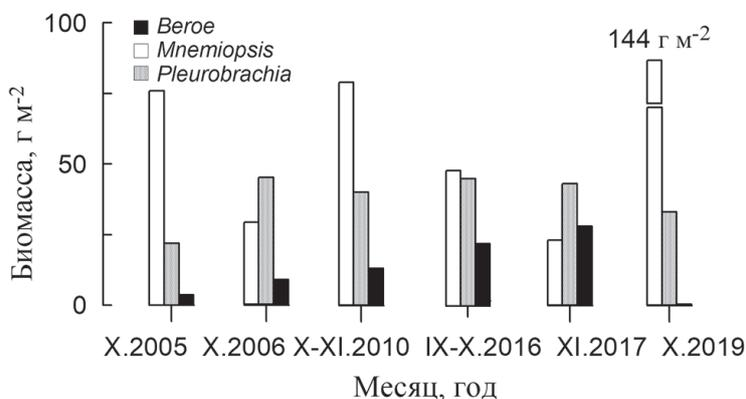


Рис. 4. Межгодовая динамика биомассы (г м^{-2}) гребневиков *Beroe ovata*, *Mnemiopsis leidy* и *Pleurobrachia pileus* в районах глубоководной части Чёрного моря в осенние месяцы 2005–2019 гг.

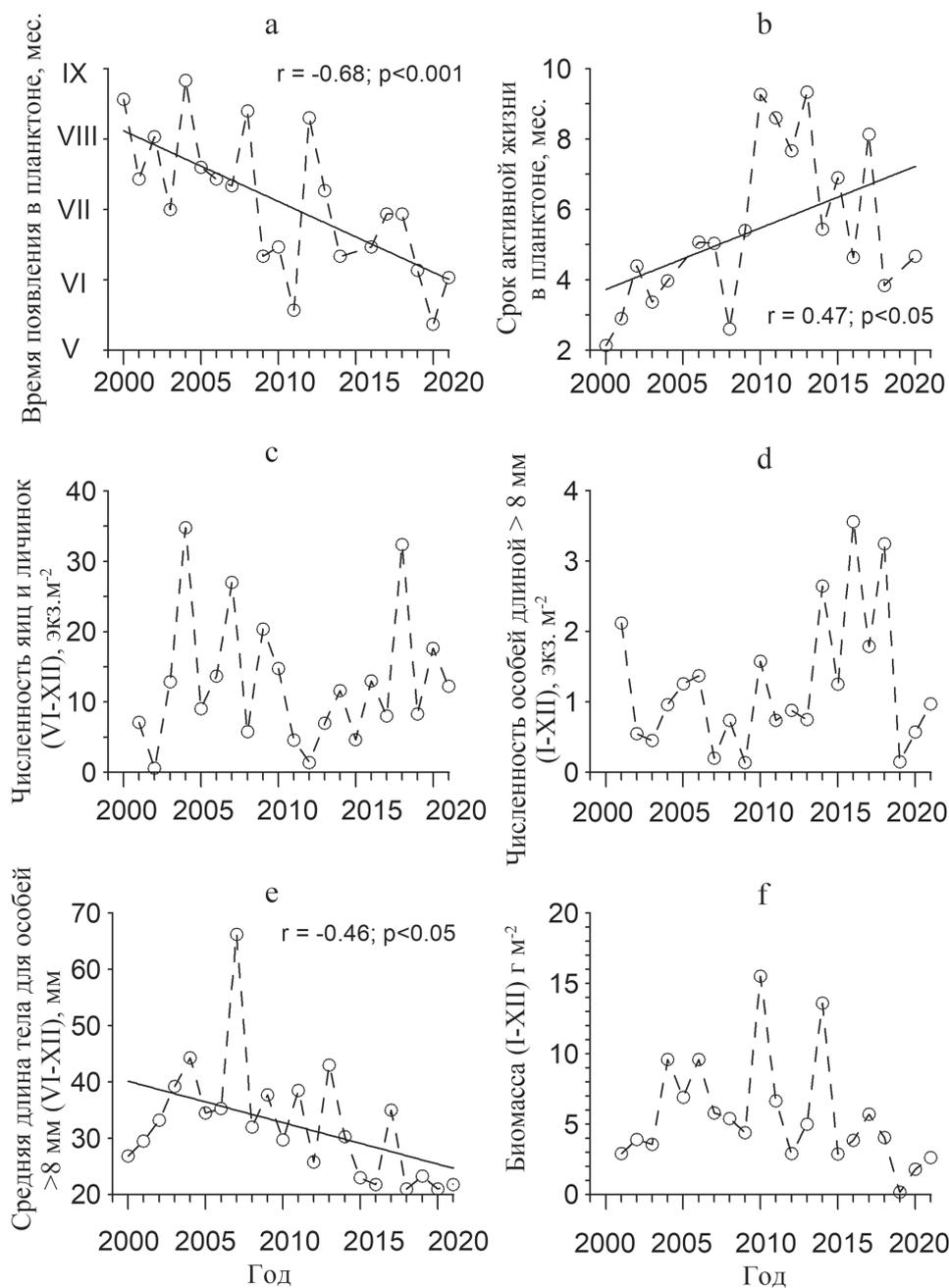


Рис. 5. Межгодовая динамика времени появления (а) и срока активной жизни (б) *Beroe ovata* в планктоне (мес.), а также численности различных размерно-возрастных стадий (экз. м⁻²) (с, d), средней длины тела ювенильных и взрослых особей (мм) (е) и биомассы (ф) гребневика (г м⁻²) в районах внешнего шельфа Чёрного моря в 1999–2021 гг.

($r = 0.47$; $p < 0.05$) (рис. 5 б); 3) средняя длина тела у особей размерами >7.9 мм в июне – январе сократилась за этот период с 40 до 20–25 мм ($r = -0.46$; $p < 0.05$) (рис. 5 е).

Эти и некоторые другие эффекты популяционной динамики *B. ovata* оказались во многом связаны с температурным режимом моря, влияющим на гребневика прямо, либо опосредовано (рис. 6).

Выделяются три сезонных периода, которые по своим температурным условиям были

наиболее значимыми для развития популяции.

Первый период – начало года (январь – февраль), когда активизируется (холодные зимы), либо ослабевает (тёплые зимы) конвективное перемешивание водных масс в верхней эпипелагиали. Поступление биогенных элементов в фотическую зону моря при интенсивном водообмене приводит к увеличению в ней концентрации хлорофилла и в конечном счёте, вероятно, росту общей про-

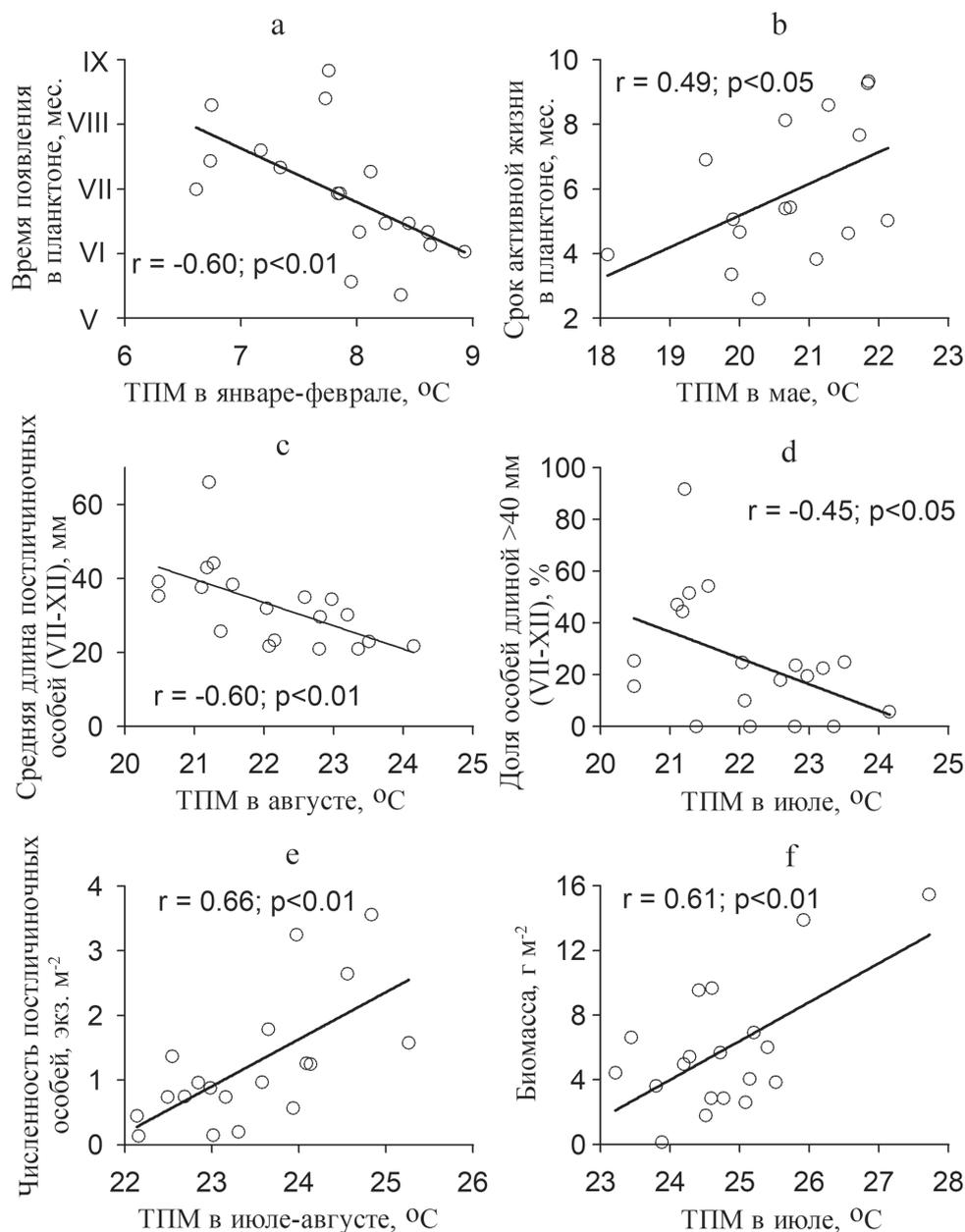


Рис. 6. Влияние температуры поверхности моря (ТПМ, °С) на время появления (мес.) (а) и срок активной жизни (мес.) (б) *Beroe ovata* в планктоне, а также длину тела (мм) ювенильных и взрослых особей (с), долю (%) взрослых особей в популяции (д), общую численность (экз. м⁻²) (е) и биомассу (г м⁻²) (ф) гребневика на внешнем шельфе Севастопольской бухты в 2000–2021 гг.

дуктивности зоопланктона, либо продуктивности отдельных видов. Однако, в годы с более высокой температурой поверхности моря (ТПМ) гребневик обычно появлялся в планктоне раньше (в июне – июле), чем в годы с низкой ТПМ ($r = -0.60$; $p < 0.01$) (рис. 6 а). В тоже время, не обнаружено сколь-нибудь заметного влияния ТПМ в зимние месяцы на прочие характеристики популяционной динамики *B. ovata*.

Второй важный для *B. ovata* период – весенний, с большей вероятностью приходя-

щий на май ($r = 0.49$; $p < 0.05$), либо апрель – май ($r = 0.45$; $p < 0.1$). Быстрому росту ТПМ в мае (с последующим, более ранним и сильным развитием зоопланктона и гребневиков-планктофагов) обычно сопутствовало удлинение срока активной планктонной жизни *B. ovata* в поверхностном слое моря (рис. 6 б). Очевидно, что этот период года не менее важен и для *M. leidyi*, популяция которого при температуре близкой к 16 °С начинает интенсивно размножаться и расти, со временем достигая пика сезонной экспансии. Вместе

с тем первые личинки у *M. leidy* и *B. ovata*, по-видимому, появляются асинхронно: у последнего вида всегда с некоторым отставанием, иногда значительным.

Третий период – летний, связанный с прогреванием моря в июле – августе (рис. 6 с – f). Повышение ТПМ в июле способствовало измельчению особей в популяции, снижению в ней доли взрослых экземпляров ($r = -0.45$; $p < 0.05$), но в то же время – росту общей биомассы гребневика ($r = 0.61$; $p < 0.01$). На численность поздних возрастных стадий в большей мере влияла ТПМ в июле – августе ($r = 0.66$; $p < 0.01$), а на размеры этих особей – ТПМ в августе ($r = -0.60$; $p < 0.01$).

Хотя нельзя исключить, что отчасти такой характер зависимости *B. ovata* от температуры мог быть обусловлен её влиянием на популяции жертв, на статистически значимом уровне сопряжённость популяционной динамики этого вида и гребневиков-планктофагов была подтверждена лишь в двух случаях. Установлено ($r = 0.57$; $p < 0.05$), что срок активной жизни *B. ovata* в планктоне не был связан с состоянием популяции *M. leidy* в летние месяцы, а зависел в основном от биомассы холодноводного гребневика *P. pileus* (рис. 7 а).

При увеличении среднегодовой биомассы последнего от 3 до 13 г м² срок активной планктонной жизни *B. ovata* возрастал с 4 до 8 месяцев. При этом, чем раньше *B. ovata*

появлялся в планктоне, тем ниже была биомасса *M. leidy* в летние месяцы ($r = 0.82$; $p < 0.001$) (рис. 7 б). Очевидно, что обратное утверждение (то есть допущение того, что низкая биомасса, а значит и позднее развитие *M. leidy* – причина ранней сезонной экспансии *B. ovata*) лишено смысла. Следовательно, время появления *B. ovata* в планктоне зависело не столько от популяционной динамики *M. leidy*, сколько от теплового, либо гидрологического режима шельфовых вод в весенне-летний период года. Возможно, районы шельфа, обеспечивающие зимне-весеннюю выживаемость *B. ovata* и высокую интенсивность раннелетнего воспроизводства *M. leidy* не всегда совпадали по своим локациям, что и создало временные лаги в этих процессах. В дальнейшем межпопуляционные отношения обоих видов отличались по своему характеру от монотонной динамики, так как развивались на основе диспропорциональных отношений «хищник – жертва»: вслед за нарастанием биомассы *M. leidy* происходил её рост у *B. ovata*, хищничество которого приводило к быстрому сокращению популяции первого вида до минимального уровня.

Из-за многократного снижения биомассы и ослабления трофического пресса *M. leidy* на зоопланктон в первую половину осени, когда температура морской воды ещё оставалась вполне благоприятной для развития тепловодных видов, биомасса некоторых из них

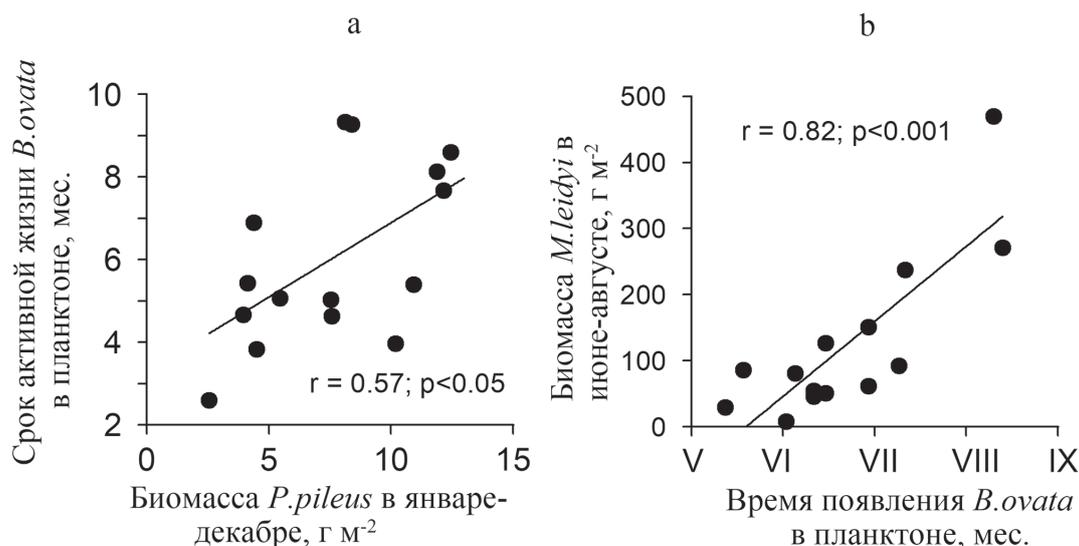


Рис. 7. Связь между среднегодовой биомассой *Pleurobrachia pileus* и сроком активной жизни (мес.) *Beroe ovata* в планктоне (а), а также временем появления *B. ovata* (мес.) и биомассой *Mnemiopsis leidy* в летние месяцы на внешнем шельфе Севастопольской бухты в 2000–2021 гг. (б).

в этот период могла повышаться. Причём, чем сильнее развивалась популяция *B. ovata* к осени, тем успешнее удавалось контролировать этому хищнику гребневику-планктофагов, вызывая опосредованные эффекты количественного роста (bottom-up) в сообществе мезопланктона. Очевидным следствием этих процессов можно считать межгодовую зависимость биомассы кладоцеры *Penilia avirostris* (Dana, 1849) от численности ($r = 0.85$; $p < 0.001$) и биомассы ($r = 0.72$; $p < 0.01$) *B. ovata* на шельфе, а также, возможно, несколько более слабую аналогичную зависимость ($r = 0.53$ и 0.69 , соответственно) для циклопидной копеподы *Oithona davisae* (Ferrari and Orsi, 1984) (рис. 8). Оба этих вида – тепловодные, обычно достигающие пика обилия в июле-августе (*P. avirostris*) и августе – ноябре (*O. davisae*) [Серёгин, Попова, 2016]. Однако, на то, что межгодовые колебания биомассы у *P. avirostris* связаны в основном с влиянием *B.*

ovata, указывает более тесная связь биомассы рачка именно с гребневиком, а не с ТПМ в июле ($r = 0.36$; $p > 0.05$), либо июле – августе ($r = 0.57$; $p > 0.05$). Аналогичные выводы были сделаны и по результатам ранних исследований [Shiganova et al., 2001]. Среди возможных причин этого явления может быть и то, что *Penilia avirostris* питается в основном нанофлагеллятами [Atienza et al., 2006], интенсивно развивающимися в среде, обогащённой нестойкими органическими соединениями, и выделение слизи желетелым макропланктоном, в том числе и *B. ovata*, несомненно способствует улучшению трофических условий существования этого рачка [Shiganova et al., 2019]. В то же время для *O. davisae* подобное явление пока не нашло подтверждения, поскольку межгодовая динамика биомассы этого вида сильнее зависела от ТПМ в июле ($r = 0.66$; $p < 0.05$) или июле – августе ($r = 0.70$; $p < 0.05$).

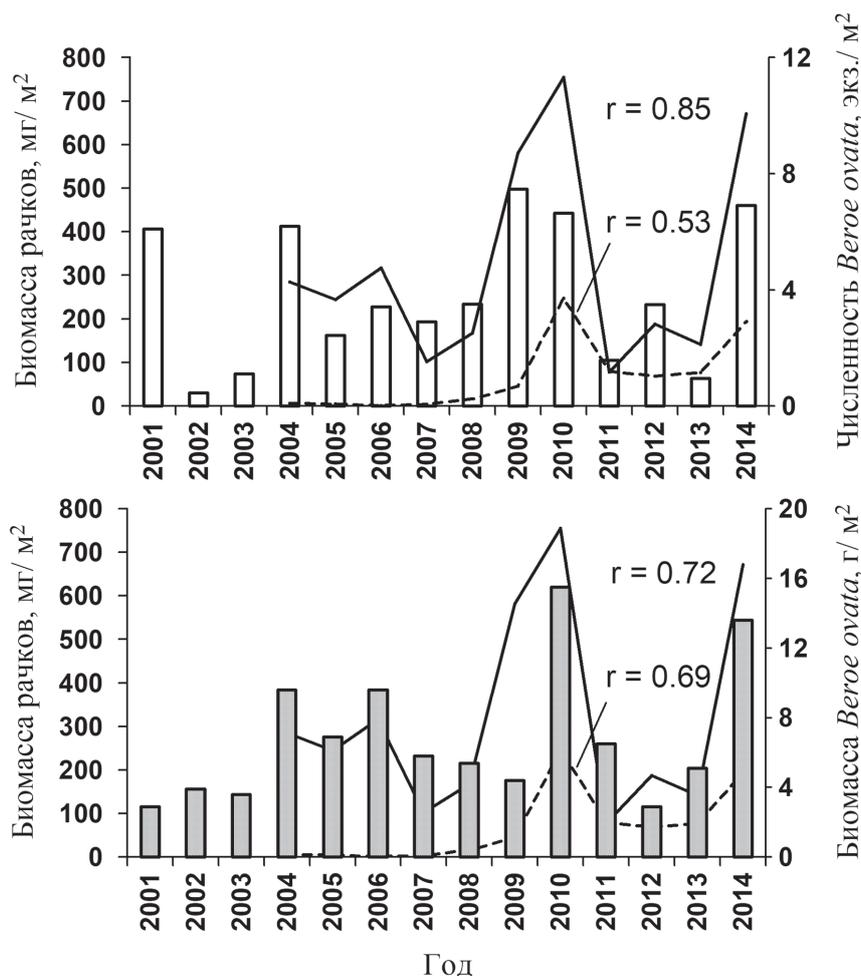


Рис. 8. Зависимость межгодовой динамики биомассы рачков *Oithona davisae* (пунктир) и *Penilia avirostris* (сплошная линия) от численности (светлые столбцы) и биомассы (тёмные столбцы) гребневика *Beroe ovata* на внешнем шельфе Севастопольской бухты в 2000–2014 гг.

Обсуждение результатов

Изменения в сезонной цикличности *M. leidy*, а также температурные условия *a priori* принимались за основные внешние факторы, контролирующие популяционную динамику *B. ovata* в Чёрном море [Finenko et al., 2003; Shiganova et al., 2003; Anninsky et al., 2005]. В специальных исследованиях было установлено, что особенно сильное влияние на *B. ovata* оказывает температура морской воды в весенние месяцы, когда её повышение во многом определяет масштабы и интенсивность развития зоопланктона и, соответственно, – *M. leidy*, в новый вегетационный период. При этом из-за продолжающегося потепления время появления *B. ovata* в планктоне в последние годы смещалось ближе к маю, в результате чего этот вид мог быстрее подавлять популяцию *M. leidy*, не давая ей достичь высокой численности и биомассы летом [Shiganova et al., 2014]. Позже в перечень наиболее значимых для *B. ovata* внешних факторов была включена также ТПМ в июле – августе, характеризующая условия возможного развития тепловодного комплекса организмов, в том числе *M. leidy*, в каждом году [Shiganova et al., 2018].

Наши исследования, проведённые в другой части черноморского шельфа и за более длительный период времени, в целом согласуются с этими данными, и, кроме того, дополняют и детализируют их. Установлено, что относительно начала 2000 г. *B. ovata* не только стал раньше появляться в планктоне, но и дольше в нём находиться. Средние размеры и масса тела особей за последние 20 лет значительно сократились. Межгодовые флуктуации численности яиц, личинок и поздних возрастных стадий развития, а также биомассы *B. ovata* не имеют временного тренда изменчивости и большей частью объяснимы влиянием внешних факторов на сезонную динамику популяции самого гребневика и популяций его потенциальных жертв. С учётом специфического хищничества щетинко-челюстных [Casanova et al., 2012; Аннинский и др., 2019б] и негативной связи между их биомассой и численностью яиц и личинок *B. ovata*, нельзя исключить выедания этих возрастных стадий хетогнатой *P. setosa*. На ход

популяционной динамики *B. ovata* влиял не только режим прогревания моря в апреле – мае и июле – августе [Shiganova et al., 2018], но и выхолаживание вод в январе – феврале. В годы, отличающиеся мягкой зимой (2011, 2019–2021 гг.), гребневик появлялся в планктоне раньше. Срок активной планктонной жизни *B. ovata* оказался зависим в основном от ТПМ в мае, а также биомассы *P. pileus*. Связь между длительностью нахождения *B. ovata* в планктоне и биомассой *P. pileus* подтверждает возрастающую вероятность его потребления первым видом при низкой численности *M. leidy* [Mutlu, 2009].

Анализ многочисленных данных, касающихся реакции популяций пойкилотермных организмов на глобальное потепление последних лет показал, что наряду со смещением ареалов видов в сторону высоких широт, а также сезонных сдвигов жизненного цикла, уменьшение размеров тела может быть третьей универсальной реакцией [Daufresne et al., 2009]. Соответственно, отмеченный нами факт постепенного сокращения размеров и массы тела особей в популяции *B. ovata* за последние годы, по-видимому, также следует рассматривать в ряду экологических эффектов регионального потепления [Новикова, Полонский, 2018; Видничук, Коновалов, 2021; Гинзбург и др., 2021]. Подтверждением этого можно считать и мелкоразмерный состав особей в популяции *B. ovata* из тёплых Азовского и Каспийского морей, где крупные экземпляры гребневика редко достигали длины более 20 мм [Vostokov et al., 2021]. Аналогичным образом изменилась и структура популяции *M. leidy* в этих морях [Ivanov et al., 2000; Kideys et al., 2005; Finenko et al., 2006a]. Вместе с тем, есть также аргументы в пользу того, что основным фактором, влияющим на размеры *M. leidy* в евразийских морях является солёность этих водоёмов: в морях с низкой солёностью (Азовское, Балтийское, Каспийское) особи обычно мельче, чем в морях с более высокой солёностью (Чёрное, Мраморное, Средиземное и др.), хотя известны и исключения [Shiganova, 2020]. Вероятно, что размеры *B. ovata* в популяциях Азовского и Каспийского морей также снизились в основном из-за низкой солёности морской воды,

однако это не объясняет, почему при сохраняющемся постоянстве солёности в Чёрном море особи этого вида стали значительно мельче в последние годы. Не объясняют этого и межгодовые вариации в биомассе потенциальных жертв, во всяком случае, статистически значимой связи между размерами *B. ovata* и биомассой *M. leidy* в тех же районах внешнего шельфа (по данным 2003–2021 гг.) нами не было выявлено ($p > 0.05$).

Степень прогревания поверхностной эпипелагиали Чёрного моря в июле – августе была наиболее значимым абиотическим фактором, прямо либо опосредовано влиявшим на развитие популяции *B. ovata* в каждом году. Зависимость от летней температуры подтверждена для численности, биомассы, средней длины и доли особей в популяции гребневика, достигших половозрелости. Из-за относительно слабого прогревания моря в июле 2019 г. (до 23.9 °C), вполне вероятным ($r = 0.61$) было и некоторое снижение биомассы *B. ovata* в осенние месяцы (см. рис. 6 f). Вместе с тем, его популяция пострадала сильнее, чем следовало ожидать (3.68 г м⁻²) согласно этой зависимости ($Y = 2.40 X - 53.68$, где Y – биомасса *B. ovata*, г м⁻²; X – ТПМ в июле, °C), и на сезонный цикл гребневика повлияли также какие-то другие внешние факторы.

Для *B. ovata*, чьё развитие в море в небольшой степени контролируется условиями выживания в зимний период (часто малоактивные особи опускаются до нижней границы оксиклина или ложатся на дно на меньших глубинах [Shiganova et al., 2003; Mutlu, 2009]), могло иметь значение продолжающееся повышение температуры в холодном промежуточном слое (до >8 °C), а также снижение в нём концентрации кислорода (до 65–75% насыщения) [Видничук, Коновалов, 2021]. Другим немаловажным обстоятельством могли быть жёсткие трофические условия, сформировавшиеся для *B. ovata* из-за крайне слабой активности размножения и, соответственно, низкой численности молоди *M. leidy* (в среднем, менее 10 экз. м⁻²). Если *B. ovata* в большей мере склонен к потреблению соразмерных жертв [Луппова и др., 2011], чем принято считать [Востоков и др., 2001, Vostokov et al., 2021], то малочисленная молодь *M. leidy* не

обеспечивала должного развития новых генераций *B. ovata* в 2019 г. Очевидно, требуются дополнительные специальные эксперименты, чтобы достичь полной ясности по этому вопросу.

Заключение

Беспрецедентное сокращение численности и биомассы гребневика *Beroe ovata* в Чёрном море в 2019 г., казалось бы, не имеющее под собой особых экологических оснований, выявило определённые пробелы в нашем понимании сезонных и межгодовых флуктуаций популяционной динамики у этого вида. Анализ ряда параметров популяции вселенца на внешнем шельфе Севастопольской бухты за 20-летний период показал, что в последние годы яйца и личинки гребневика стали появляться в планктоне уже в июне – июле (а не августе – сентябре, как обычно ранее), срок его активной пелагической жизни возрос с четырёх до 7–8 месяцев, а средняя длина тела у ювенильных и взрослых особей в июне – январе уменьшилась с 40 до 20–25 мм. В то же время, в межгодовых колебаниях численности яиц, личинок и постличиночных возрастных стадий развития, а также биомассы *B. ovata* не обнаружено однозначного временного тренда. Выделяются три сезонных периода, которые по своим температурным условиям были наиболее значимыми для развития популяции: январь – февраль, апрель – май и июль – август. Высокая температура морской воды в июле – августе приводила, в конечном счёте, к увеличению численности и биомассы *B. ovata*, а также уменьшению средних размеров особей в популяции. В годы с мягкой зимой (2011, 2019–2021 гг.) гребневик появлялся в планктоне раньше. Срок активной планктонной жизни *B. ovata* зависел в основном от прогревания моря в мае, а также биомассы такого холодноводного вида, как *P. pileus*. Есть определённая асинхронность в ежегодном развитии популяций *B. ovata* и *M. leidy*. Однако, раннее появление *B. ovata* в планктоне позволяло этому виду быстрее подавлять популяцию *M. leidy*, не давая ей достичь высокой численности и биомассы летом. Позитивным следствием хищничества *B. ovata* на гребневиках-планктофагах мож-

но считать увеличение биомассы кладоцеры *P. avirostris* на шельфе моря в позднелетний период.

Финансирование работы

Работа подготовлена по теме государственного задания ФИЦ Институт биологии южных морей «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» *НИОКТР* номер гос. регистрации 121041400077-1.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература.

- Аннинский Б.Е. Состав органического вещества медузы *Aurelia aurita* и двух видов гребневиков Чёрного моря // Биология моря. 1994. Т. 20. № 4. С. 291–295.
- Аннинский Б.Е., Игнатъев С.М., Финенко Г.А., Дацык Н.А. Желетельный макропланктон открытой пелагиали и шельфа Чёрного моря: распределение осенью 2016 г. и межгодовые изменения биомассы и численности // Морской биологический журнал. 2019а. Т. 4. № 3. С. 3–14.
- Аннинский Б.Е., Тимофте Ф. Распределение зоопланктона в западном секторе Чёрного моря в октябре 2005 г. // Морской экологический журнал. 2009. Т. 8. № 1. С. 17–31.
- Аннинский Б.Е., Финенко Г.А., Дацык Н.А. Сцифомедуза *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) в Чёрном море: влияние внешних факторов на элиминацию биомассы. Современное состояние водных биоресурсов: Материалы 5-й международной конференции / Под ред. Е.В. Пищенко, И.В. Морози. Новосибирск: НГАУ, 2019б. С. 56–58.
- Видничук А.В., Коновалов С.К. Изменение кислородного режима глубоководной части Чёрного моря за период 1980–2019 годы // Морской гидрофизический журнал. 2021. Т. 37. № 2. С. 195–206.
- Винберг Г.Г. Эффективность роста и продукции водных животных // Эффективность роста гидробионтов. Гомель. 1986. С. 20–62.
- Востоков С.В., Арашкевич Е.Г., Дриц А.В., Лукашев Ю.Ф. Эколого-физиологические характеристики гребневика *Beroe ovata* в прибрежной зоне Чёрного моря: численность, биомасса, размерная характеристика популяции, поведение, питание, метаболизм // Океанология. 2001. Т. 41. № 1. С. 109–115.
- Гинзбург А.И., Костяной А.Г., Серых И.В., Лебедев С.А. Климатические изменения гидрометеорологических параметров Чёрного и Азовского морей (1980–2020 гг.) // Океанология. 2021. Т. 61. № 6. С. 900–912.
- Луппова Н.Е., Арашкевич Е.Г., Косьян А.Р. Размножение гребневика *Beroe ovata* (Ctenophora, Atentaculata, Beroidea) в Чёрном море: плодовитость, развитие яиц, питание и рост его личинок в зависимости от условий обитания // Комплексные исследования Чёрного моря. / Под ред. Н.В. Есина, Б.С. Ломазова. М.: Научный мир, 2011. С. 53–54.
- Новикова А.М., Полонский А.Б. Междесятилетняя изменчивость температуры поверхности и холодного промежуточного слоя в Чёрном море // Системы контроля окружающей среды. 2018. № 14. С. 110–115.
- Серавин Л.Н., Шиганова Т.А., Луппова Н.Е. История изучения гребневика *Beroe ovata* (Ctenophora, Atentaculata, Beroidea) и некоторые особенности строения его черноморского представителя // Зоологический журнал. 2002. Т. 81. № 10. С. 1193–1200.
- Серёгин С.А., Попова Е.В. Многолетняя динамика численности копеподы-вселенца *Oithona davisae* в прибрежных водах Чёрного моря // Российский журнал биологических инвазий. 2016. Т. 9. № 3. С. 90–100.
- Финенко Г.А., Дацык Н.А. Репродуктивные особенности гребневика *Mnemiopsis leidyi* в шельфовой зоне Чёрного моря // Морские биологические исследования: достижения и перспективы: В 3-х т. Сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроч. к 145-летию Севастопольской биологической станции (Севастополь, 19–24 сент. 2016 г.) / Под общ. ред. А.В. Гаевской. Севастополь, 2016. Т. 1. С. 317–319.
- Alexandrov B., Arashkevch E., Gubanova A., Korshenko A. Black Sea Monitoring Guidelines – Mesozooplankton // EU/UNDP Project: Improving Environmental Monitoring in the Black Sea (EMBLAS). Final draft. October 2014. P. 1–31.
- Anninsky B.E., Finenko G.A., Abolmasova G.I., Hubareva E.S., Svetlichny L.S., Bat L., Kideys A.E. Effect of starvation on the biochemical compositions and respiration rates of ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* in the Black Sea // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2005. Vol. 85. No. 3. P. 549–561.
- Anninsky B.E., Finenko G.A., Dazyk N.A., Hubareva E.S. Expansion of gelatinous macrozooplankton in the open Black Sea off Crimea under the weather events of recent years // Mediterranean Marine Science. 2022. Vol. 23. No. 3. P. 460–472.
- Anninsky B.E., Finenko G.A., Datsyk N.A., Ignatyev S.M. Gelatinous macroplankton in the Black Sea in the autumn of 2010 // Oceanology. 2013. Vol. 53. No. 6. P. 676–685.
- Atienza D., Saiz E., Calbet A. Feeding ecology of the marine cladoceran *Penilia avirostris*: Natural diet, prey selectivity and daily ration. // Marine Ecology Progress Series. 2006. Vol. 315. P. 211–220.

- Bayha K.M., Harbison G.R., McDonald J.H., Gaffney P.M. Preliminary investigation on the molecular systematics of the invasive ctenophore *Beroe ovata* // In: Dumont H., Shiganova T.A., Niermann U., eds. Aquatic invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean Seas. Dordrecht: Springer, 2004. P. 167–175.
- Casanova J.P., Barthélémy R.M., Duvert M., Faure E. Chaetognaths feed primarily on dissolved and fine particulate organic matter, not on prey: implications for marine food webs // *Hypotheses in the Life Sciences*. 2012. Vol. 2. Iss. 1. P. 20–29.
- Daufresne M., Lengfellner K., Sommer U. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2009. Vol. 106. Iss. 31. P. 12788–12793.
- Finenko G.A., Anninsky B.E., Datsyk N.A. *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (Ctenophora: Lobata) in the in-shore areas of the Black Sea: 25 years after its outbreak // *Russian Journal Biological Invasions*. 2018. Vol. 5. No. 1. P. 86–93.
- Finenko G.A., Kideys A., Anninsky B.E., Shiganova T.A., Roohi A., Tabari M., Rostamian M., Rostami H. Invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea: Feeding, respiration, reproduction and impact on zooplankton community // *Marine Ecology Progress Series*. 2006a. Vol. 314. P. 171–185.
- Finenko G.A., Romanova Z.A., Abolmasova G.I. Anninsky B.E., Pavlovskaya T.V., Bat L., Kideys A. Ctenophores-Invasers and Their Role in the Trophic Dynamics of the Planktonic Community in the Coastal Regions off the Crimean Coasts of the Black Sea (Sevastopol Bay) // *Okeanologiya*. 2006b. Vol. 46. No. 4. P. 507–517.
- Finenko G.A., Romanova Z.A., Abolmasova G.I. Anninsky B.E., Svetlichny L.S., Hubareva E.S., Bat L., Kideys A.E. Population dynamics, ingestion, growth and reproduction rates of the invader *Beroe ovata* and its impact on planktonic community in Sevastopol Bay of the Black Sea // *Journal of Plankton Research*. 2003. Vol. 25. No. 5. P. 539–549.
- Giovanni. The Bridge Between Data and Science // (<http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/giovanni>). Проверено 15.07.2022 г.
- Ivanov P.I., Kamakim A.M., Ushivtzev V.B., Shiganova T., Zhukova O., Aladin N., Wilson S.I., Harbison G.R., Dumont H.J. Invasion of Caspian Sea by the comb jellyfish *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) // *Biological Invasions*. 2000. Vol. 2. P. 255–258.
- Kideys A. Fall and rise of the Black Sea ecosystem // *Science*. 2002. Vol. 297. P. 1482–1484.
- Kideys A., Roohi A., Bagheri S. Impact of invasive ctenophores on the fisheries of the Black Sea and Caspian Sea // *Oceanography*. 2005. Vol. 18. No. 2. P. 32–42.
- Konsulov A.S., Kamburska L.T. Ecological determination of the new Ctenophora *Beroe ovata* invasion in the Black Sea // *Oceanology* (Bulgaria). 1998. Vol. 2. P. 195–198.
- Kremer P. Patterns of abundance for *Mnemiopsis* in US coastal waters: a comparative overview. ICES // *Journal of Marine Science*. 1994. Vol. 51. P. 347–354.
- Mutlu E. Recent distribution and size structure of gelatinous organisms in the southern Black Sea and their interactions with fish catches // *Marine Biology*. 2009. Vol. 156. P. 935–957.
- Mutlu E., Bingel F. Distribution and abundance of ctenophores and their zooplankton food in the Black Sea. I. *Pleurobrachia pileus* // *Marine biology*. 1999. Vol. 135. P. 589–601.
- Shiganova T.A. Adaptive strategies of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in different environments of the Eurasian seas // *Marine Pollution Bulletin*. 2020. Vol. 161: 111737.
- Shiganova T.A., Abyzova G.A. Revision of Beroidae (Ctenophora) in the southern seas of Europe: systematics and distribution based on genetics and morphology // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2021. Vol. 194. No. 1. P. 297–322.
- Shiganova T.A., Alekseenko E., Moskalenko L., Nival P. Modelling assessment of interactions in the Black Sea of the invasive ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* // *Ecological Modelling*. 2018. Vol. 376. P. 1–14.
- Shiganova T.A., Bulgakova Y.V., Volovik S.P., Mirzoyan Z.A., Dudkin S.I. The new invader *Beroe ovata* Mayer 1912 and its effect on the ecosystem in the northeastern Black Sea. In *Jellyfish blooms: ecological and societal importance*. Springer, Dordrecht. 2001. P. 187–197.
- 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. P. 111–123.
- Shiganova T.A., Mikaelyan A.S., Moncheva S., Stefanova K., Chasovnikov V.K., Mosharov S.A., Mosharova I.N., Slabakova N., Mavrodieva R., Stefanova E., Zasko D.N., Dzhurova B. Effect of invasive ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* on low trophic webs of the Black Sea ecosystem // *Marine Pollution Bulletin*. 2019. Vol. 141. P. 434–447.
- Shiganova T.A., Musaeva E.I., Bulgakova Y.V., Mirzoyan Z.A., Martynyuk M.L. Invaders ctenophores *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) and *Beroe ovata* Mayer 1912, and their influence on the pelagic ecosystem of Northeastern Black Sea // *Biology Bulletin of the Russian Academy of Sciences*. 2003. Vol. 30. No. 2. P. 180–190.
- 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*. 2021. Vol. 15. No. 4. P. 21–35.

INTERANNUAL POPULATION DYNAMICS OF THE CTENOPHORE *BEROE OVATA* BRUGUIÈRE, 1789 AT THE OUTER SHELF OF SEVASTOPOL BAY OF THE BLACK SEA

©2023 Anninsky B.E.*, Finenko G.A.***, Datsyk N.A.***

Federal Research Centre Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS,
Sevastopol, 299011, Russian Federation

e-mail: *anninsky_b@mail.ru, **gfinenko@gmail.com, ***dacikn@yandex.ru

Based on the results of cruises and long-term monitoring at the outer shelf of Sevastopol Bay, the interannual dynamics of the state of the population of the alien ctenophore *Beroe ovata* in the Black Sea for 2000–2021 was analyzed. It was established that in recent years the ctenophore was found in plankton earlier than usual, the period of its active pelagic life increased to 7–8 months, and the body length in juveniles decreased from 40 to 20–25 mm. Three seasonal periods are distinguished, which, due to their temperature conditions, were especially significant for the species: January – February, April – May and July – August. The high temperature of sea water in July – August usually contributes to an increase in abundance and biomass of the ctenophore, as well as a decrease in the average size. The period of active life of *B. ovata* depends on the warming of the sea in May, as well as on the biomass of *Pleurobrachia pileus*. *B. ovata* early appearance leads to faster suppression of *Mnemiopsis leidyi*, preventing it from reaching a high abundance and biomass in summer.

Keywords: Black Sea, invasive species, *Beroe ovata*, seasonal changes, spatial distribution, interannual biomass dynamics, temperature effect.