

# РОЛЬ ИЗМЕНЧИВОСТИ АБИОТИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ СРЕДЫ В ЧЁРНОМ МОРЕ В ДИНАМИКЕ ГРЕБНЕВИКОВ-ВСЕЛЕНЦЕВ

© 2023 Казьмин А.С.\*, Шиганова Т.А.

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, 117997, Россия;  
e-mail: \*akazmin@ocean.ru

Поступила в редакцию 23.07.2023. После доработки 26.09.2023. Принята к публикации 25.10.2023

Представлен анализ мультидекадной, сезонной и межгодовой изменчивости гидрометеорологических параметров в Чёрном море применительно к динамике популяций гребневи́ков-вселенцев. Полиномиальные аппроксимации среднегодовых временных рядов указывают на нелинейный характер долгопериодной изменчивости рассматриваемых параметров. В Чёрном море обнаружены два интервала в 20 и 40 лет с разнонаправленными тенденциями изменений параметров. Исследовано влияние изменчивости абиотических факторов на два основных драйвера экосистемы, то есть на инвазивных гребневи́ков *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 и его хищника *Beroe ovata* Bruguière, 1789. Гребневик *M. leidyi* вселился в Чёрное море в 1980-х гг., за ним последовал *B. ovata* в 1990-х. *M. leidyi* вызвал деградацию экосистемы на всех трофических уровнях, включая рыбные ресурсы. Последующее вселение его хищника *B. ovata* в Чёрное море способствовало значительному восстановлению экосистемы и рыбных запасов Чёрного моря, и этот процесс продолжается в Азовском море. Межгодовая динамика обоих гребневи́ков следует за изменчивостью температуры воды, но только тогда, когда она колеблется в благоприятных для них пределах. В случае превышения лимитов происходит резкое сокращение численности популяции.

**Ключевые слова:** мультидекадная, межгодовая и сезонная изменчивость, температура воздуха, температура воды, ветровой режим, гребневи́ки-вселенцы, Чёрное море.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-4-64-73

## Введение

Чёрное море – часть Понто-Каспийского бассейна, включающего также Азовское и Каспийское моря. В прошлом они несколько раз соединялись в единый бассейн, последний раз в период плиоцена, когда они были включены в почти пресное Понтийское озеро-море. В современную геологическую эпоху Чёрное море оставалось соединённым с Азовским морем через Керченский пролив, а после строительства Волго-Донского канала в 1952 г. все три моря были снова искусственно соединены. При этом Чёрное море стало донором аборигенных и инвазивных видов для Азовского и Каспийского морей.

Интенсивное судоходство способствовало вселению в Чёрное море чужеродных видов, распространяющихся далее в Азовское, Каспийское, Мраморное моря и в некоторых случаях в восточную часть Средиземного моря. Таким образом, Чёрное море стало основным реципиентом для инвазивных видов

и донором для морей Евразии. В результате местное биоразнообразие сократилось, и теперь вселенцы доминируют по числу видов в Понто-Каспийских морях. Среди них – агрессивный вредоносный гребневик *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 и его хищник, другой гребневик *Beroe ovata* Bruguière, 1789 стали основными движущими силами функционирования экосистем [Shiganova, 2009; 2010]. Понимание факторов, влияющих на натурализацию, распространение, выживание и воздействие инвазивных желетелых видов на экосистему имеет решающее значение для её восстановления.

Поскольку абиотические факторы среды (температура воздуха и воды, ветер, влажность атмосферы) существенно влияют на экосистемы морей Понто-Каспийского бассейна, изучение их изменчивости представляет важную задачу.

Долгопериодная изменчивость приземной температуры приповерхностного возду-

ха (ТПВ) и температуры поверхности моря (ТПМ) в Чёрном море в 1950–2005 гг., связанная с локальным ветровым режимом (который, в свою очередь, регулируется крупномасштабными атмосферными колебаниями), была изучена в ряде исследований (например, [Kazmin, Zatsepin, 2007; Kazmin, Zatsepin, Kontoyiannis, 2010; Kontoyiannis et al., 2012]).

Недавно Гинзбург с соавторами рассчитали линейные тренды гидрометеорологических параметров в Чёрном море за 1980–2020 гг. и показали, что по сравнению с увеличением ТПВ в регионе Чёрного и Азовского морей ( $+0.053\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{год}$  в 1980–2020 гг.) и ТПМ в Чёрном море ( $+0.052\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{год}$  в 1982–2020 гг.), значения этих параметров в 2000-е гг. заметно отличались от таковых в 1980–1990-е гг.: повысились максимальные среднемесячные летние и минимальные среднемесячные зимние температуры, увеличилось количество мягких зим [Ginzburg et al., 2021]. Среднегодовая температура Чёрного моря, которая не превышала  $15\text{ }^{\circ}\text{C}$  в 1980-х – начале 1990-х гг., с 2010 г. превысила  $16\text{ }^{\circ}\text{C}$  (с максимумом  $16.71\text{ }^{\circ}\text{C}$  в 2018 г.).

Анализ мультидекадной изменчивости гидрометеорологических параметров в Каспийском море недавно был проведён в [Kazmin, 2021].

В нашем исследовании представлены: (i) анализ нелинейной мультидекадной изменчивости абиотических параметров в Чёрном море в период 1948–2020 гг. и (ii) обобщённая изменчивость популяций инвазивных гребневиков в Чёрном море, связанная с мультидекадной, сезонной и межгодовой изменчивостью абиотических факторов.

### Материалы и методы

Гидрометеорологические параметры среды, рассмотренные в данной работе, делятся на термические (температура приповерхностного воздуха – SAT (surface air temperature); температура поверхности моря – SST (sea surface temperature)), динамические (зональная компонента ветра –  $U$ ; меридиональная компонента ветра –  $V$ ; модуль скорости ветра  $W=(U^2+V^2)^{0.5}$ ) и параметры, связанные с содержанием влаги в атмосфере (относительная влажность – RH (relative humidity), удель-

ная влажность – SH (specific humidity), скорость выпадения осадков – PR (precipitation rate) и общее влагосодержание атмосферы – PW (precipitable water). Среднемесячные значения параметров за период 1948–2020 гг., по данным реанализа NCEP/NCAR, были получены из NOAA/Physical Sciences Laboratory [2023]. Все атмосферные параметры были пространственно осреднены в пределах области, показанной на рис. 1. Далее среднемесячные значения были осреднены за год и построены временные ряды среднегодовых значений рассматриваемых параметров за период 1948–2020 гг.

В качестве примера на рис. 2 представлен оригинальный (не сглаженный) временной ряд SAT и временные ряды SAT для лета и зимы. Для каждого временного ряда были рассчитаны полиномиальные аппроксимации 2–4-й степени. Степени полиномиальных аппроксимаций были выбраны для наилучшего приближения временных рядов.

Несмотря на сезонную изменчивость в регионе, исследование выполнено на годовом временном масштабе, поскольку анализ сезонных различий показал, что мультидекадная изменчивость, как правило, согласована в течение года (рис. 2Б, а также [Kazmin, 2021]). При этом существуют определённые сезонные различия (как, по-видимому, и ло-



Рис. 1. Район исследования. Красный прямоугольник – область пространственного осреднения атмосферных параметров.

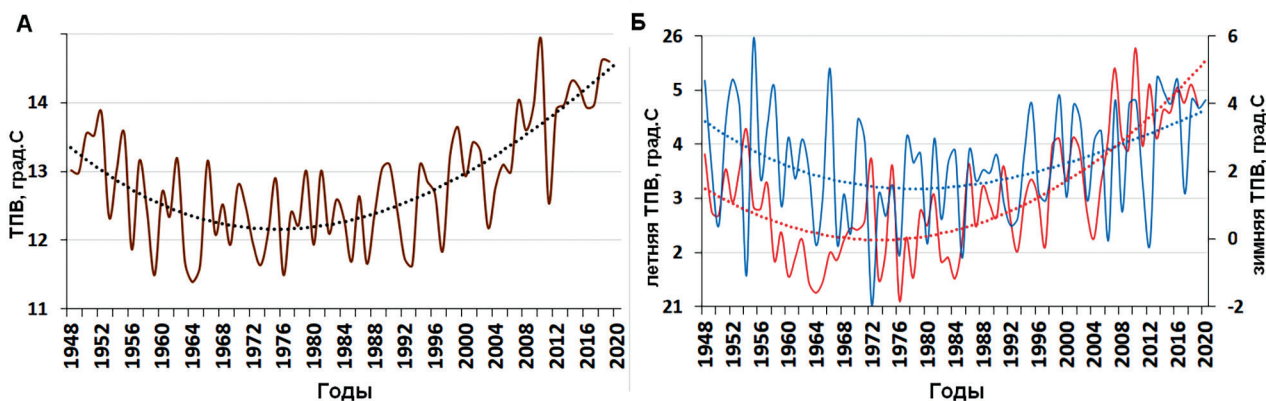


Рис. 2. Оригинальные ряды среднегодовых (А) и сезонных (Б, красные линии – лето, синие линии – зима) значений температуры приповерхностного воздуха (ТПВ). Точечные линии – полиномиальные аппроксимации.

кальные) которые следует детально проанализировать в будущем. Однако на начальном этапе нашей целью было выделить основные черты мультидекадной изменчивости на годовом временном масштабе и на пространственном масштабе бассейна.

Для сопоставимости результатов временные ряды были нормализованы следующим образом:  $P_{norm} = (P - \mu) / \sigma$ , где  $P_{norm}$  – нормированный параметр,  $P$  – исходный параметр,  $\mu$  – среднее арифметическое распределения,  $\sigma$  – стандартное отклонение распределения. Далее были рассчитаны полиномиальные аппроксимации для нормализованных временных рядов.

Для оценки статистической значимости полученных корреляций нулевая гипотеза была проверена с помощью t-критерия Стьюдента. Все коэффициенты корреляции ( $R$ ), представленные в данном исследовании, являются статистически значимыми с вероятностью  $>0.05$ .

### Результаты исследований

**Полиномиальные аппроксимации временных рядов гидрометеорологических параметров.** Полиномиальные аппроксимации нормализованных временных рядов (рис. 3) подтверждают нелинейный характер мультидекадной изменчивости рассматриваемых параметров.

В Чёрном море выделены два временных интервала средней продолжительностью 20 и 40 лет с разнонаправленными тенденциями изменения гидрометеорологических параме-

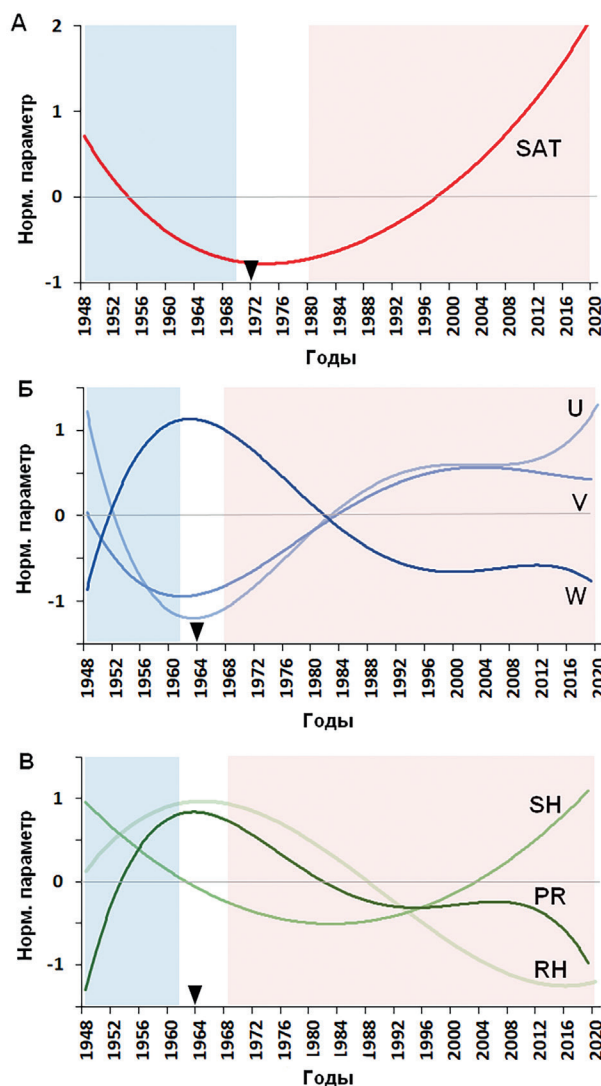


Рис. 3. Полиномиальные аппроксимации нормированных временных рядов гидрометеорологических параметров в Чёрном море: (А) – термические (SAT); (Б) – динамические (U, V, W); (В) – связанные с содержанием влаги в атмосфере (RH, SH, PR). Заливкой отмечены периоды увеличения/уменьшения соответствующих параметров. Чёрные треугольники на осях абсцисс обозначают периоды максимумов/минимумов соответствующих параметров.

тров (рис. 3). SAT уменьшалась в 1948–1968 гг. и увеличивалась в 1980–2020 гг. Минимальные значения, отмеченные чёрным треугольником на оси абсцисс (рис. 3А), наблюдались примерно в 1972 г.

Что касается динамических параметров, то  $U$  и  $V$  уменьшались в 1948–1964 гг. (рис. 3Б). Противоположные тенденции наблюдались после 1968 г. После этого, до конца периода наблюдений, динамические параметры изменялись незначительно, практически оставаясь постоянными (рис. 3Б).

Значения параметров, связанных с содержанием влаги в атмосфере ( $RH$  и  $PR$ ), увеличивались в 1948–1962 гг. и уменьшались после 1968 г. до конца периода наблюдений. Однако структура  $SH$  была иной (снижение в 1948–1978 гг. и увеличение в 1984–2020 гг.) (рис. 3В).

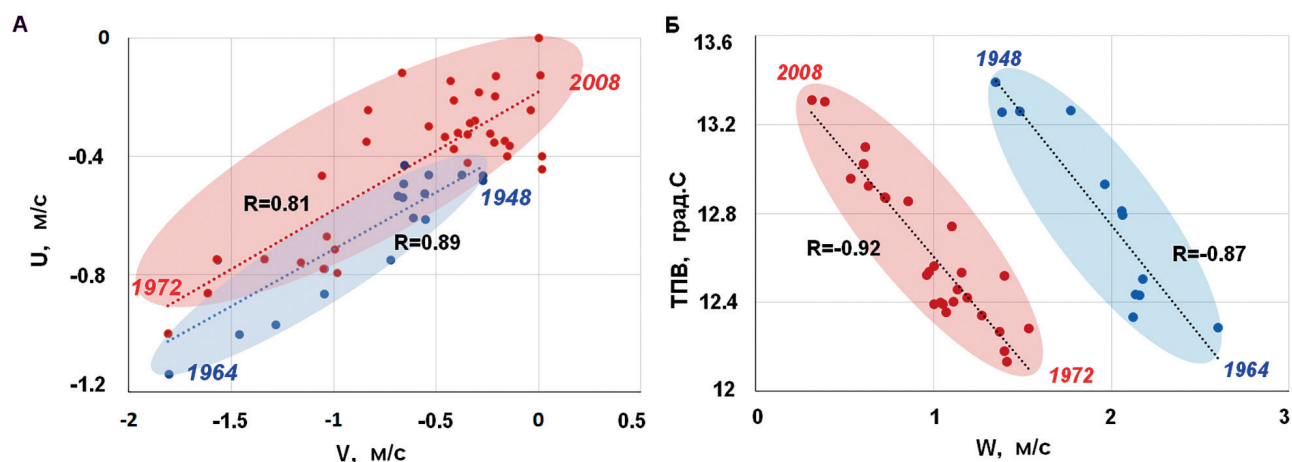
Одним из примечательных результатов анализа наблюдений является то, что сдвиг динамического режима произошёл раньше, чем сдвиг термического и влажностного режимов (рис. 3, чёрные треугольники на осях абсцисс). В среднем временной лаг между зональной составляющей ветра и параметрами температуры и влажности воздуха составляет 6–8 лет. Это может свидетельствовать о ведущей роли климатических вариаций крупномасштабного атмосферного воздействия в региональной изменчивости термического и влажностного режимов.

#### Мультидекадная изменчивость ветрового режима и связанные с ней изменения

**температуры воздуха.** Над акваторией Чёрного моря при годовом осреднении преобладает режим северо-восточного атмосферного переноса. Зональная составляющая ветра превышает меридиональную примерно в два раза. Более подробно взаимосвязь между зональной и меридиональной составляющими ветра во время фаз повышения/понижения температуры воздуха в Чёрном море показана на рис. 4А. Эта иллюстрация показывает, что повышение температуры воздуха совпадает с ослаблением как зональной (восточной), так и меридиональной (северной) составляющих ветра. Противоположная ситуация наблюдается в фазе охлаждения воздуха (увеличение зонального и меридионального переноса).

Поскольку компоненты ветра действуют однонаправленно (повышение/охлаждение температуры воздуха совпадает с ослаблением/усилением обеих составляющих), разумно использовать скорость ветра ( $W$ ) для корреляции с температурой воздуха. Взаимосвязь между  $W$  и температурой воздуха над Чёрным морем показана на рис. 4Б, который ясно демонстрирует, что в периоды похолодания снижение температуры связано с увеличением скорости ветра. Во время фазы потепления, наоборот, температура воздуха повышается из-за ослабления скорости ветра.

**Мультидекадная изменчивость температуры воздуха и влагосодержания атмосферы.** Далее кратко рассмотрены взаимосвязи между долгопериодной изменчивостью



**Рис. 4.** А – корреляции между зональной ( $U$ ) и меридиональной ( $V$ ) компонентами ветра. 1948–1964/1972–2008 – периоды уменьшения/повышения ТПВ. Б – корреляции между модулем скорости ветра ( $W$ ) и ТПВ. 1948–1964/1972–2008 – периоды уменьшения/повышения ТПВ.  $R$  – коэффициенты корреляции.

параметров влагосодержания в атмосфере и температурой воздуха. Удельная влажность, которая представляет абсолютную массу водяного пара на единицу массы воздуха независимо от его температуры, является одной из наиболее важных характеристик влажности. Удельная влажность положительно коррелирует ( $R=0.8$ ) с температурой воздуха и уменьшается/увеличивается в периоды похолодания/потепления (рис. 3В). Поскольку сама по себе удельная влажность не зависит от температуры воздуха, её изменение может происходить за счёт испарения с поверхности воды или адвективного переноса. Учитывая, что в периоды повышения/понижения удельной влажности (потепления/охлаждения, соответственно) зональный перенос ослабевал/усиливался, основным фактором изменчивости удельной влажности должно быть испарение с поверхности моря. Таким образом, можно предположить, что повышение температуры воздуха вызывает усиленное испарение и наблюдаемое повышение удельной влажности, и наоборот.

Относительная влажность – это отношение парциального давления водяного пара в воздухе к равновесному давлению насыщенного пара при данной температуре. Относительная влажность зависит от температуры воздуха – при заданной удельной влажности относительная влажность будет ниже для тёплого воздуха и выше для холодного. Это объясняет наблюдаемую отрицательную корреляцию ( $R = -0.75$ ) между температурой воздуха и относительной влажностью (рис. 3 А, В). В периоды похолодания/потепления происходит повышение/понижение относительной влажности.

Количество осадков также отрицательно коррелировало с температурой воздуха ( $R = -0.81$ ). Оно увеличивалось в периоды похолодания и уменьшалось в периоды потепления (рис. 3 А, В). Количество осадков является результатом сложного взаимодействия ряда факторов и не может быть подробно проанализировано в данной работе.

Общее влагосодержание атмосферы, представляющее массу водяного пара в столбе воздуха на единицу площади от поверхности до верхней границы атмосферы, ведёт

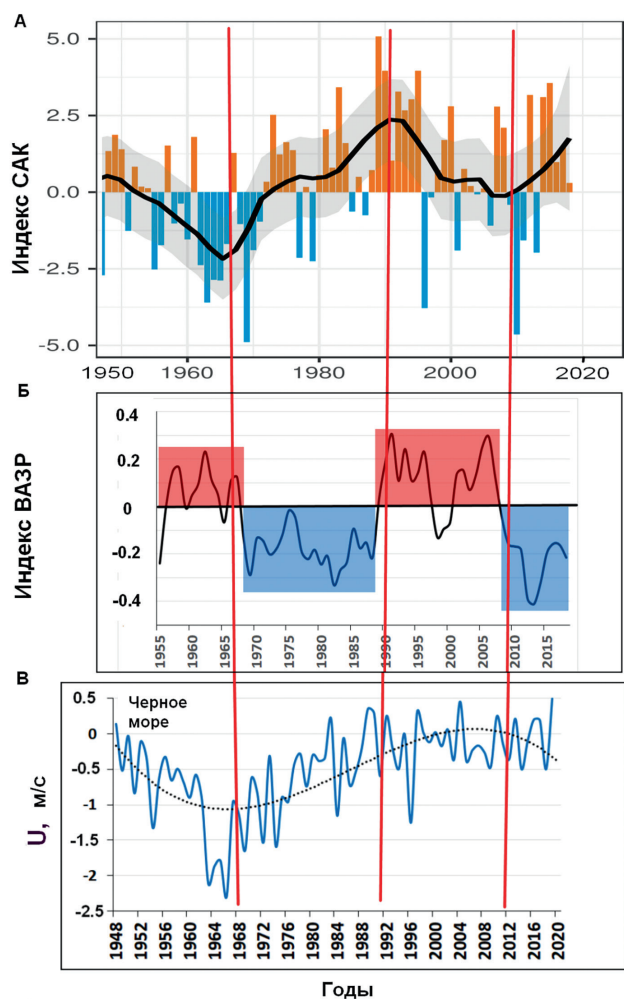
себя аналогично относительной влажности: оно увеличивается в периоды охлаждения и уменьшается во время потепления. Однако статистически значимой корреляции между колебаниями общего влагосодержания атмосферы и температурой воздуха обнаружено не было.

**Возможное влияние крупномасштабного атмосферного воздействия на ветровой режим в Понто-Каспийском бассейне.** В контексте данного исследования представляет интерес взаимосвязь наблюдаемой мультитендекадной изменчивости гидрометеорологических параметров с крупномасштабными атмосферными процессами. Однако этот вопрос сложен и может послужить предметом для другого полномасштабного исследования. В связи с этим мы представили здесь лишь некоторые спорные предположения, основанные на качественном феноменологическом анализе.

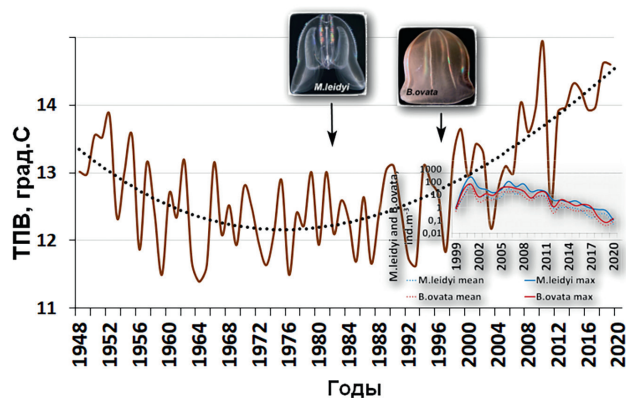
Крупномасштабными атмосферными процессами, потенциально влияющими на долгосрочную изменчивость регионального ветрового режима над Понто-Каспийским бассейном, могут быть Северо-Атлантическое колебание (САК) (North Atlantic oscillation – NAO) и Восточно-Атлантическое – Западно-Русское колебание (ВАЗР) (East Atlantic – West Russian – EAWR). NAO связано с колебаниями разницы атмосферного давления между исландским минимумом и азорским максимумом в Северной Атлантике и может влиять на интенсивность западного атмосферного переноса над Европой вплоть до Восточного Средиземноморья и Каспийского региона. Колебательная система EAWR состоит из двух центров аномально-го атмосферного давления над Каспийским морем и Западной Европой и управляет режимом северо-восточного переноса в рассматриваемом регионе [Barnston, Livezey, 1987]. Существует ряд исследований поведения атмосферных процессов при различных комбинациях интенсивности NAO и EAWR. В частности, ослабление NAO (индекс NAO  $<0$ ) в сочетании с усилением EAWR (индекс EAWR  $>0$ ) создает условия для интенсификации северо-восточного переноса [Krichak, Kishcha, Albert, 2002].

В Чёрном море ситуация противоречива: общая картина изменчивости в 1948–1992 гг. согласуется с описанными комбинациями NAO и EAWR. Однако после 1992 г. не наблюдалось никакой выраженной тенденции в изменчивости северо-восточного переноса (рис. 5).

**Мультидекадный абиотический фон вселения чужеродных гребневиков в Чёрное море.** Вселение вредоносного гребневика *M. leidy* в моря Понто-Каспийского бассейна первоначально произошло в Чёрном море с балластными водами в начале 1980-х гг. [Vinogradov et al., 1989; Shiganova et al., 2004; Oguz et al., 2008; Ghabooli et al., 2011] с Северо-Восточного побережья Америки. Примерно десять лет спустя, в 1990-х гг., за вселением *M. leidy* последовало вторжение его хищника *B. ovata* в Чёрное море. Вселе-



**Рис. 5.** Долгопериодная изменчивость индекса САК (А), индекса ВАЗР (Б) и зональной компоненты ветра *U* (В). Красные вертикальные линии отмечают годы минимальных и максимальных значений индекса САК.



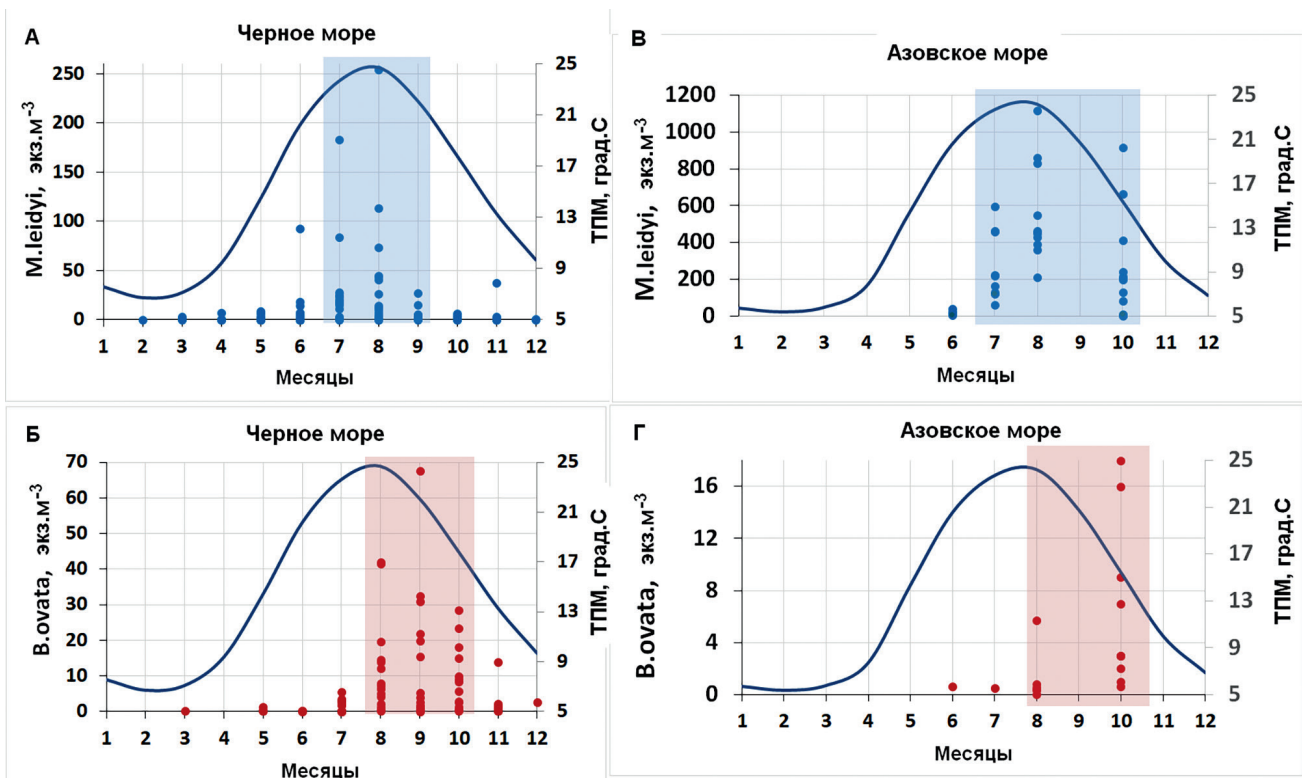
**Рис. 6.** Мультидекадная изменчивость ТПВ в районе Чёрного моря. На вставках изображения и время инвазии (стрелки) *M. leidy* и *B. ovata*, а также графики численности *M. leidy* (синий) и *B. ovata* (красный) ( $\text{ind. m}^{-3}$ ) за соответствующий период.

ние обоих видов произошло во время фазы общего мультидекадного повышения температуры (рис. 6). Регулярные наблюдения за численностью гребневиков, доступные для Чёрного моря с 1999 г., указывают на постепенное сокращение популяций как *M. leidy*, так и *B. ovata* в 1999–2020 гг., совпадающее с резким увеличением SAT (рис. 6). Причиной этого может быть ухудшение условий размножения, в первую очередь для *M. leidy*, связанное с резким повышением температуры [Shiganova et al., 2014].

**Сезонная динамика популяций гребневиков.** Основным абиотическим фактором, влияющим на популяции инвазивных гребневиков, является температура воды [Shiganova et al., 2014, 2018]. Соответственно, сезонная динамика как *M. leidy*, так и *B. ovata* следует сезонному циклу температуры поверхности моря (ТПМ) (рис. 7).

В Чёрном море первое выметывание яиц *M. leidy* происходит при температуре 21 °С, но интенсивное размножение начинается при температуре 23 °С, и интенсивность размножения возрастает с повышением температуры до 25–26 °С в июле-августе. При температуре 26 °С уже наблюдается снижение скорости размножения, а при температуре выше 27 °С размножение *M. leidy* не наблюдалось [Shiganova et al., 2014].

До вселения *B. ovata*, *M. leidy* появлялся весной, начинал размножаться в июле, достигал пика размножения в августе, совпадающего с максимумом температуры воды



**Рис. 7.** Сезонная изменчивость численности взрослых особей *M. leidy* (синие точки) и *B. ovata* (красные точки) в Чёрном (А, Б) и Азовском (В, Г) морях с наложенной сезонной изменчивостью ТПМ (тёмно-синие линии). Цветная прямоугольная заливка выделяет периоды максимального развития популяций.

(рис. 7), и продолжал размножаться ранней осенью, а иногда и позже, в зависимости от температуры [Shiganova et al., 2018].

Сезонная динамика *B. ovata* в Чёрном море зависит от цикла сезонного развития его жертвы – *M. leidy*. Он появляется в толще воды, когда *M. leidy* достигает пика развития, и начинает размножаться, когда *M. leidy* достигает пика размножения [Shiganova et al., 2018]. Это связано с тем, что личинки *B. ovata* питаются личинками *M. leidy*. *B. ovata* обитает в толще воды до тех пор, пока его жертва *M. leidy* доступна, и исчезает, когда добыча полностью съедена. При повышении весенней и осенней температуры, наблюдавшемся в последние годы, оба гребневика можно встретить в небольших количествах даже в декабре.

Из Чёрного моря *M. leidy* вселился в Азовское море в августе 1988 г. [Studenikina et al., 1991]. С тех пор он ежегодно появляется в Азовском море, образуя самовоспроизводящуюся популяцию, которая полностью вымирает после понижения температуры до +4 °C [Mirzoyan et al., 2000]. Таким образом,

Азовское море является местом сезонного выселения для обоих гребневиков. В Азовском море *M. leidy* достигает более высокой численности по сравнению с Чёрным морем, особенно в случае его раннего появления. Тем не менее, биомасса здесь ниже, чем в Чёрном море из-за меньшего размера *M. leidy* и, соответственно, более низкого веса особей [Mirzoyan et al., 2000]. Сезонная динамика *M. leidy* в Азовском море аналогична динамике в Чёрном море, с пиком размножения, совпадающим с максимумом температуры воды. *B. ovata* появляется, когда *M. leidy* достигает пика развития, и начинает размножаться, когда *M. leidy* достигает пика размножения (рис. 7).

**Межгодовая изменчивость популяций гребневиков.** Анализ временных рядов межгодовой изменчивости *M. leidy* и *B. ovata*, сопоставленный с изменениями SST, показал, что максимумы численности обоих гребневиков совпали с увеличением SST в 2001–2002 и 2004–2008 гг. (рис. 8). Эти повышения температуры находились в пределах диапазона, благоприятного для развития гребневиков, и способствовали увеличению их популяций.

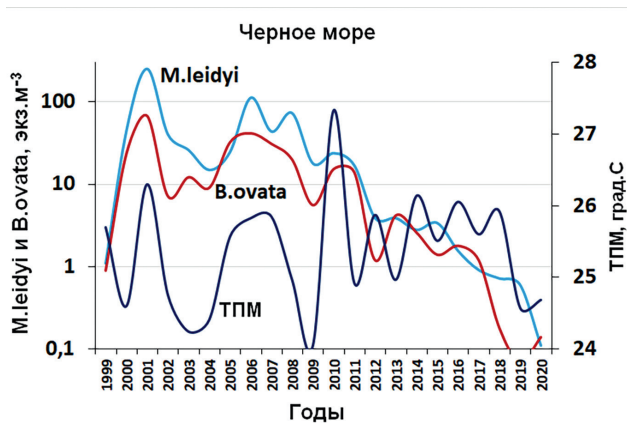


Рис. 8. Межгодовая изменчивость ТПМ и численности *M. leidyi* и *B. ovata* в Чёрном море.

Однако после резкого повышения SST до 27.5 °C в 2010 г. (что является критическим верхним пределом температурных условий для выживания видов) мы наблюдаем резкое сокращение популяций обоих гребневиков.

### Заключение

В этом исследовании рассмотрена изменчивость основных абиотических факторов среды, которые могут влиять на экосистему Чёрного моря. Проведён анализ мультидекадной изменчивости гидрометеорологических параметров (термических, динамических и связанных с содержанием влаги в атмосфере) за период 1948–2020 гг. с использованием полиномиальных аппроксимаций временных рядов.

Полиномиальные аппроксимации позволили выделить в Чёрном море два временных интервала средней продолжительностью около 20 и 40 лет с разнонаправленными тенденциями изменения гидрометеорологических параметров. SAT уменьшалась в 1948–1968 гг. и увеличивалась в 1980–2020 гг. Что касается динамических параметров, то *U* и *V* уменьшались в 1948–1964 гг. Противоположные тенденции наблюдались после 1968 г. После этого, до конца периода наблюдений, динамические параметры изменялись незначительно, практически оставаясь постоянными. Значения параметров, связанных с содержанием влаги в атмосфере (*RH* и *PR*), увеличивались в 1948–1962 гг. и уменьшались после 1968 г. до конца периода наблюдений. Однако структура *SH* была иной (снижение в 1948–1978 гг. и увеличение в 1984–2020 гг.).

При годовом осреднении над черноморским бассейном преобладает режим северо-восточного ветра, при этом компоненты ветра действуют однонаправленно (повышение/охлаждение температуры воздуха совпадает с ослаблением/усилением обеих составляющих). В Чёрном море потепление/похолодание приповерхностного воздуха коррелирует с ослаблением/усилением модуля скорости ветра, поскольку обе ветровых компоненты обеспечивают одинаковый эффект.

Примечательным результатом анализа наблюдений является то, что сдвиг динамического режима произошёл на 6–8 лет раньше, чем сдвиг термического и влажностного режимов. Это может свидетельствовать о ведущей роли климатических вариаций крупномасштабного динамического атмосферного форсинга в изменчивости термических и влажностных параметров в Чёрном море.

Что касается параметров, связанных с влагосодержанием атмосферы, было обнаружено, что над Чёрным морем удельная влажность положительно коррелирует с температурой воздуха и её снижение/повышение совпадает с фазами охлаждения/потепления. Напротив, колебания относительной влажности и количества осадков отрицательно коррелируют с тенденциями изменений температуры воздуха.

Результаты качественного анализа влияния крупномасштабных атмосферных процессов на региональный ветровой режим указывают на то, что усиление восточного переноса (и, следовательно, похолодание) совпадает с ситуацией, когда индекс NAO снижается до отрицательных или нулевых значений, а индекс EAWR существенно положительный. Напротив, ослабление восточного переноса (и потепление) происходит в период резкого усиления NAO, совпадающего с сильно отрицательными значениями индекса EAWR. Однако в Чёрном море ситуация противоречива: общая картина изменчивости в 1948–1992 гг. соответствовала описанным комбинациям NAO и EAWR. Однако после 1992 г. не наблюдалось выраженной тенденции в изменчивости северо-восточного ветрового переноса.



Вселение вредоносного гребневика *M. leidy* в Понто-Каспийский бассейн первоначально произошло в Чёрное море с балластными водами в начале 1980-х гг., за которым последовало вселение его хищника, *B. ovata*, в 1990-х гг. Инвазия обоих видов в Чёрное море произошла во время фазы общего мультидекадного повышения температуры. Популяции как *M. leidy*, так и *B. ovata* в 1999–2020 гг. постепенно сокращались одновременно с резким повышением температуры.

В Чёрном море, до вселения *B. ovata*, *M. leidy* появлялся весной, начинал размножаться в июле, с пиком размножения в августе, совпадающим с максимумом температуры воды, и продолжал размножение ранней осенью, а иногда и позже, в зависимости от температуры.

Сезонная динамика *B. ovata* в Чёрном море зависит от сезонного развития его жертвы – *M. leidy*. *B. ovata* появляется, когда *M. leidy* достигает пика своего развития, и начинает размножаться, когда *M. leidy* достигает пика размножения благодаря тому, что личинки *B. ovata* питаются личинками *M. leidy*. *B. ovata* существует до тех пор, пока доступна его жертва *M. leidy* и исчезает, когда добыча полностью съедена. С повышением температуры в последние годы оба гребневика можно встретить в небольшом количестве даже в декабре. Сезонная динамика обоих видов в Азовском море следует динамике в Чёрном море.

Межгодовая изменчивость *M. leidy* и *B. ovata* в Чёрном море в 1999–2020 гг. показывает, что максимумы численности обоих видов совпадали с увеличением SST в 2001–2002 и 2004–2008 гг. Эти повышения температуры находились в пределах диапазона, благоприятного для развития гребневиков, и способствовали увеличению их популяции. Однако после резкого повышения SST до 27.5 °C в 2010 г. (критический верхний предел температуры для выживания) наблюдается резкое сокращение популяций обоих гребневиков. Мы не обнаружили влияния скорости ветра и влажности на динамику популяций гребневиков.

В целом, в работе документирована выраженная мультидекадная изменчивость аб-

иотических факторов среды в Чёрном море, которая может существенно влиять на экосистему. Кроме того, рассмотрена связь изменчивости популяций инвазивных гребневиков в Чёрном море с мультидекадными, сезонными и межгодовыми вариациями абиотических (главным образом, термических) факторов. Эти знания важны для понимания роли абиотического компонента в состоянии экосистемы и оценки стрессов, связанных с ожидаемыми изменениями климата.

### Финансирование работы

Данное исследование выполнено при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации в соответствии с Соглашением № 075-15-2021-946 от 28.09.2021.

### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

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

### Литература

- Barnston A., Livezey R.E., Classification, seasonality and persistence of low-frequency circulation patterns // Mon. Weather Rev. 1987. Vol. 115. P. 1083–1126.
- Ghabooli S., Shiganova T.A., Zhan A., Cristescu M., Eghtesadi-Araghi P., MacIsaac H., Kamakin. Multiple introductions and invasion pathways for the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidy* in Eurasia // Biol Invasions. 2011. Vol. 13. P. 679–690.
- Ginzburg A.I., Kostianoy A.G., Serykh I.V., Lebedev S.A. Climate Changes in Hydrometeorological Parameters of the Black and Azov Seas (1980–2020) // Oceanology. 2021. Vol. 61. P. 900–912.
- Kazmin A.S. Multidecadal variability of the hydrometeorological parameters in the Caspian Sea // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2021. Vol. 250. P. 107150. <https://doi.org/10.1016/j.eccs.2020.107150>.
- Kazmin A.S., Zatsepin A.G. Long-term variability of surface temperature in the Black Sea, and its connection with the large-scale atmospheric forcing // J. Mar. Syst. 2007. Vol. 68. P. 293–301.
- Kazmin A.S., Zatsepin A.G., Kontoyiannis H. Comparative analysis of the long-term variability of winter surface temperature in the Black and Aegean Seas during 1982–2004 associated with large scale atmospheric forcing // Int. Journal of Climatology. 2010. Vol. 30. P. 1349–1359.

- Kontoyiannis H., Papadopoulos V., Kazmin A., Zatsepin A., Georgopoulos D. Climatic variability of the sub-surface sea temperatures in the Aegean-Black Sea system and relation to meteorological forcing // *Clim. Dyn.* 2012. Vol. 39 (6). P. 1507–1525.
- Krichak S.O., Kishcha P., Albert P. Decadal trends of main Eurasian oscillations and the Eastern Mediterranean precipitation // *Theor. Appl. Climatol.* 2002. Vol. 72. P. 209–220.
- Mirzoyan Z.A., Volovik S.P., Kornienko G.G., Dudkin S.I., Lozhichevskaya T.V. Biology of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Sea of Azov // *Comb Mnemiopsis leidyi (A. Agassiz) in the Azov and Black Seas: Biology and consequences of settlement* / Ed. S.P. Volovik. Rostov-on-Don: AzNIIRKH, 2000. P. 101–144.
- NOAA/Physical Sciences Laboratory // (<https://psl.noaa.gov/cgi-bin/data/timeseries/timeseries1.pl>). Accessed 25.09.2023.
- Oguz T., Salihoglu B., Fach B. A coupled plankton-anchovy population dynamics model assessing nonlinear controls of anchovy and gelatinous biomass in the Black Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2008. Vol. 369. P. 229–256. <https://doi.org/10.3354/meps07540>. 2008.
- Shiganova T.A. Non-native species in the Southern seas of Eurasia // Thesis of D. Sci. A.N. Severtzhev Institute of ecology and evolution RAS. Moscow. 2009. 642 p. (in Russian).
- Shiganova T. Biotic homogenization of inland seas of the Ponto-Caspian // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2010. Vol. 41. P. 103–126.
- Shiganova T.A., Alekseenko E., Moskolenko L., Nival P. Modelling assessment of interactions in the Black Sea of the invasive ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* // *Ecol. Modell.* 2018. Vol. 376. P. 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.02.008>.
- Shiganova T.A., Dumont H.J., Mikaelyan A.S., Glazov D.M., Bulgakova Y.V., Musaeva E.I., et al. Interaction between the invading ctenophores *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz and *Beroe ovata* Mayer 1912, and their Influence on the pelagic ecosystem of the northeastern Black Sea // In: Dumont H., Shiganova T.A., Niermann U. (Eds.). *The Ctenophore Mnemiopsis leidyi in the Black, Caspian and Mediterranean Seas and Other Aquatic Invasions*. NATO Science Series: IV. Earth and Environmental Sciences. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2004. Vol. 35. P. 33–70.
- Shiganova T.A., Sommer U., Javidpour J., Molinero J.C., et al. Adaptive strategy of the invader *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe* spp // In: Pitois S., Shiganova T. (Eds.). *The Eurasian Seas*. ICES/CIESM Workshop A, Coruna. 2014. P. 4–11.
- Studenikina E.I., Volovik S.P., Miryozan I.A., Luts G.I. The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the sea of Azov // *Oceanology*. 1991. Vol. 31. P. 722–725.
- Vinogradov M.E., Shushkina E.A., Musaeva I.A., Sorokin P.Y. Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) (ctenophora: lobata) – new settlers in the Black Sea // *Oceanology*. 1989. Vol. 29. P. 293–298.

## THE ROLE OF ABIOTIC ENVIRONMENTAL PARAMETERS VARIABILITY IN THE BLACK SEA IN DYNAMICS OF THE INVASIVE CTENOPHORES

© 2023 Kazmin A.S.\*, Shiganova T.A.

Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117997, Russia;  
e-mail: \*[akazmin@ocean.ru](mailto:akazmin@ocean.ru)

Analysis of the multidecadal, seasonal and interannual variability of hydrometeorological parameters in the Black Sea with application to invasions of ctenophores is presented. Polynomial approximations of annual time series indicate the nonlinear nature of the long-term variability of the parameters under consideration. In the Black Sea two intervals of 20 and 40 years with multidirectional trends are detected. Effect of abiotic factors variability on two main ecosystems drivers i.e., invasive ctenophores *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 and its predator *Beroe ovata* Bruguère, 1789 have been analyzed. Ctenophore *M. leidyi* invaded the Black Sea in the 1980s followed by *B. ovata* in 1990s. *M. leidyi* caused ecosystem degradation at all trophic levels, including fish resources. Subsequent introduction of its predator *B. ovata* in the Black Sea contributed to a significant restoration of the ecosystem and fish stocks of the Black Sea and this process continues in the Sea of Azov. Interannual dynamics of both ctenophores follows water temperature, but only when it varies within favorable limits. In the case of exceeding the limits, a sharp decline of population occurs.

**Key words:** multidecadal, seasonal and interannual variability, air temperature, water temperature, wind regime, invasive ctenophores, Black Sea.