

## СОСТОЯНИЕ И ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ ГРЕБНЕВИКОВ *MNEMIOPSIS LEIDYI* И *BEROE OVATA* НА КРЫМСКОМ ШЕЛЬФЕ ЧЁРНОГО МОРЯ В 2013–2021 ГГ.

© 2024 Финенко Г.А. \*, Дацык Н.А., Аннинский Б.Е., Никольский В.Н.

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН», Севастополь, Россия

\*e-mail: [gfinenko@ibss.su](mailto:gfinenko@ibss.su)

Поступила в редакцию 22.03.2024; после доработки 15.09.2024; принята к публикации 19.10.2024

В исследованиях сезонной и межгодовой динамики популяций гребневи́ков-вселенцев *Mnemiopsis leidy* A. Agassiz, 1865 и *Beroe ovata* Bruguière, 1789 на шельфе Севастопольской бухты в 2013–2021 гг. было обнаружено, что постепенное потепление, сопровождающееся изменением гидрологического режима Чёрного моря, привело в последние годы к существенной трансформации фенологии, структуры и интенсивности развития этих видов. Раннее сезонное появление в пелагиали тепловодного гребневика *B. ovata* расширило временные рамки его присутствия в планктоне с 2–3 месяцев в первые годы интродукции (1999–2000) до 8 месяцев в 2019–2020 гг. При этом максимальные размеры особей сократились с 50–60 (2000–2001 гг.) до 35 мм (2019–2020 гг.). Следствием возросшей продолжительности активного хищничества *B. ovata* стало значительное сокращение обилия *M. leidy* и ослабление его пресса на кормовой зоопланктон в прибрежных районах моря. Усилившееся прогревание верхнего перемешиваемого слоя моря в летние месяцы повлекло за собой снижение размеров *M. leidy*, интенсивности его размножения и доли размножающихся особей в популяции.

**Ключевые слова:** Гребневики-вселенцы, численность, биомасса, сезонная и межгодовая динамика, Чёрное море.

DOI: 10.35885/1996-1499-17-4-159-171

### Введение

Экосистемы региональных морей наиболее зависимы от многих внешних факторов, прежде всего климатических, прямое и опосредованное влияние которых существенно возросло в последние десятилетия в связи с глобальным потеплением. Несмотря на имеющийся дефицит в длинных временных рядах наблюдений за состоянием морских экосистем, большинство исследователей приходят к выводу, что первичная продукция морей, вероятно, будет снижаться при дальнейшем потеплении в основном из-за усиления стратификации и сокращения поступления биогенов в зону активного фотосинтеза [Kwiatkowski et al., 2017; Moore, 2018].

Такие изменения неизбежно коснутся всех звеньев пищевой цепи, становясь все более заметными при переходе от низших к высшим трофическим уровням [Kwiatkowski et al., 2018]. Модельные исследования показывают, если прогнозируемая средняя глобальная биомасса фитопланктона снизится в

XXI веке на  $6.1 \pm 2.5\%$ , то биомасса зоопланктона – уже на  $13.6 \pm 3.0\%$  [Chust et al., 2014].

Важнейшим из прогнозируемых эффектов глобального потепления, помимо смещения ареала обитания в сторону высоких широт, а также сезонных сдвигов в жизненном цикле, может быть изменение таксономической и размерной структуры сообществ: увеличение доли мелких видов и молодых возрастных классов, а также уменьшение средних размеров особей в возрастных группах [Atkinson, 1994; Daufresne et al., 2009; Peter & Sommer, 2013; Alias et al., 2023]. Возникающие при этом фенологические сдвиги способны приводить к аномалиям в динамике хищников и жертв, разрушающим типичные трофические связи в экосистемах [Durant, 2007].

Под влиянием меняющегося гидрологического режима, антропогенных факторов и инвазивных видов пелагическая экосистема Чёрного моря в течение последнего полувека существенно преобразилась. Проникновение в Чёрное море гребневика *Mnemiopsis leidy*

А. Agassiz, 1875 в начале 1980-х гг., достигшего пика своего развития в конце 1990-х, значительно деформировало видовую структуру мезозoopланктонных сообществ [Виноградов и др., 1992; Shiganova et al., 1998]. В результате интенсивного выедания гребневиком преимущественно тепловодных видов (особенно копепод *Paracartia latisetosa*, Kriczagin, 1873, *Acartia (Acartiura) margalefi*, Alcaraz, 1976 и *Oithona nana* Giesbrecht, 1892) их доля в общей биомассе мезозoopланктонных организмов сократилась до минимума [Gubanova et al., 2001]. При этом биомасса всего мезозoopланктона в начале 90-х гг. прошлого столетия снизилась в 2–3 раза [Vinogradov et al., 1999].

Появление в Чёрном море в конце 1990-х гг. гребневика *Beroe ovata*, питающегося исключительно другими видами гребневиков, изменило типичный ход количественной сезонной динамики *M. leidy*: его биомасса снизилась, а сроки выраженной сезонной экспансии в планктоне сократились с 7–8 до 1–2 месяцев. Хищнический пресс *M. leidy* на мезо- и микрозоопланктон значительно ослаб, что привело к увеличению биомассы и частичному восстановлению структуры зоопланктонного сообщества [Виноградов и др., 2002; Finenko et al., 2001; 2003; Shiganova et al., 2001; 2004]. Состояние всей пелагической экосистемы Чёрного моря заметно улучшилось [Kideys, 2002; Shiganova et al., 2004].

Обусловленное потеплением климата, изменение гидрологического режима моря, улучшившаяся адаптивность к этим условиям гребневика *B. ovata*, появление новых мезозoopланктонных видов – вселенцев (*Oithona davisae* Ferrari F. D & Orsi, 1984 и др.) и прочие биотические и абиотические факторы, несомненно, вносят определенные коррективы в характер популяционной динамики желетелого макропланктона в Чёрном море в последние десятилетия [Shiganova et al., 2019; 2024; Vereshchaka et al., 2022]. Повышение температуры поверхности моря (ТПМ) в зимние месяцы и сопутствующие этому явления, такие как ослабление конвекции вод, потепление холодного промежуточного слоя (ХПС), снижение концентрации кислорода в зоне оксиклина, а также ухудшение биогенного режима эпипелагиали [Vidnichuk

& Kononov, 2021], не могли не отразиться на характеристиках популяций гребневиков, которые по-разному развиваются в более теплые и холодные годы.

Своевременное выявление изменений в планктонном сообществе важно для понимания возможных экологических последствий глобального потепления. Ранее опубликованные нами результаты долговременного (1999–2014 гг.) мониторинга состояния и роли желетелых в функционировании пелагической системы прибрежных и открытых районов Чёрного моря показали, что при снижении обилия и уменьшении хищнического пресса на зоопланктон гребневика *M. leidy* в эти годы значительно усиливалось воздействие на экосистему со стороны медузы *Aurelia aurita* Linnaeus, 1758 [Anninsky et al., 2022]. Продолжением этих работ служат приведенные ниже исследования, основная цель которых – оценка состояния популяций гребневиков-вселенцев в прибрежных районах Чёрного моря в 2013–2021 гг. В этой связи имеющиеся многолетние данные были проанализированы в плане: 1) сезонной и межгодовой динамики количественного состава и размерной структуры популяций гребневиков в шельфовых районах Чёрного моря в 2013–2021 гг. и 2) интенсивности воспроизводства популяции *M. leidy* в период 2004–2021 гг.

### Материалы и методы исследования

Исследования численности, биомассы и размерной структуры двух видов гребневиков-вселенцев *Mnemiopsis leidy* A. Agassiz, 1875, *Beroe ovata* Bruguière, 1789 проводили на шельфе Севастополя в период с 2013 по 2021 г., продолжив их мониторинг, начатый нами в 1999 г. [Finenko et al., 2006; Finenko et al., 2018].

Наиболее полно были охвачены летние и раннеосенние месяцы (май – октябрь), основной период развития популяций гребневиков. Ежегодно отбирали от 6 до 45 количественных проб (табл. 1).

Тотальные вертикальные ловы желетелых организмов проводили в утренние часы с 10 до 12 часов сетью Богорова – Расса (диаметр – 80 см, ячея – 500 мкм) от дна до поверхности моря на трех станциях шельфа с глу-

**Таблица 1.** Объем собранного материала на внешнем шельфе Севастопольской бухты в 2013–2021 гг.

Годы	Количество проб	Период исследований
2013	45	Февраль – декабрь
2014	42	Март – октябрь
2015	6	Октябрь
2016	18	Январь – июль
2017	15	Март – сентябрь
2018	24	Март – ноябрь
2019	15	Апрель – август
2020	21	Июнь – октябрь
2021	21	Май – август

бинами около 60 м (рис. 1). Одновременно с отбором проб на каждой станции измеряли температуру поверхности моря (ТПМ).

Всех выловленных животных с орально-аборальной длиной больше 10 мм подсчитывали и измеряли непосредственно после вылова; наличие в пробах яиц и ранних личиночных стадий контролировали при небольшом увеличении под стереомикроскопом МБС-10.

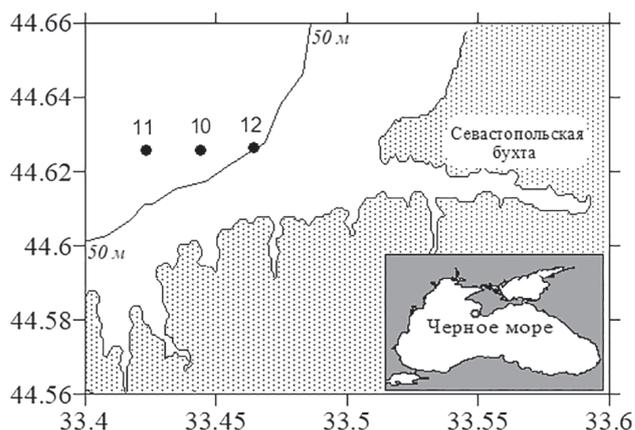
Для перехода от орально-аборальной длины *M. leidyi* и *B. ovata* (L, мм) к сырой массе тела организмов (WW, мг) использовали ранее установленные зависимости [Finenko et al., 2006] (табл. 2).

При анализе структуры популяций особи гребневика *M. leidyi* были разделены на четыре размерные группы: 1) тентакулятная (0.5–5.0 мм), 2) переходная (6.0–15.0 мм), 3) ювенильные лопастные (16–30 мм) и 4) половозрелые (>30 мм); *B. ovata* – на три группы: 1) <10 мм; 2) 10–30 мм и 3) >30 мм.

Для определения плодовитости *M. leidyi* выловленных особей помещали индивидуально в 5-литровые емкости с отфильтрованной через 140 мкм сито морской водой. Через сутки опытных животных, находившихся при температуре, близкой к естественной, изымали и измеряли орально-аборальную длину для последующего определения массы тела.

**Таблица 2.** Уравнения связи между длиной (L, мм) и сырой массой тела (WW, мг) гребневиков *M. leidyi* и *B. ovata* [Finenko et al., 2006]

Вид	Уравнение	Длина тела, мм
<i>Mnemiopsis leidy</i>	$WW = 1.074 L^{2.76}$	1–10
<i>Mnemiopsis leidy</i>	$WW = 1.31 L^{2.49}$	11–70
<i>Beroe ovata</i>	$WW = 0.85 L^{2.47}$	10–120



**Рис. 1.** Карта станций отбора проб на внешнем шельфе Севастопольской бухты Чёрного моря.

Содержимое емкостей отфильтровывали методом обратной фильтрации и просчитывали количество яиц и личинок в каждой из них.

Обработку результатов исследований проводили с использованием статистических пакетов Microsoft Excel 98, Grafer 3 и PAST 4.06 (доступной на ресурсе <https://folk.uio.no/hammer/past/>) для Windows. Во всех случаях приведены средние и соответствующие значения стандартной ошибки (SE). Межгодовые вариации ТПМ в районе исследований оценивали на основе электронной базы данных (<http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/giovanni>). Совместное влияние температуры и массы тела на плодовитость *M. leidyi* было оценено методом двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA), соблюдая условие приблизительно одинакового численного распределения особей по группам, имеющийся материал (127 результативных определений) был разбит по следующим градациям факторов:

Уровни градации температуры (Т °С):

- 1: низкая – до 20°С (количество экспериментов – n = 30);
- 2: средняя – 21–25°С (n = 60);
- 3: высокая – выше 25°С (n = 37).

Уровни градации размеров (L, мм):

- 1: мелкие – до 30 мм (n = 30);
- 2: средние – 31–49 мм (n = 48);
- 3: крупные – более 50 мм (n = 49).

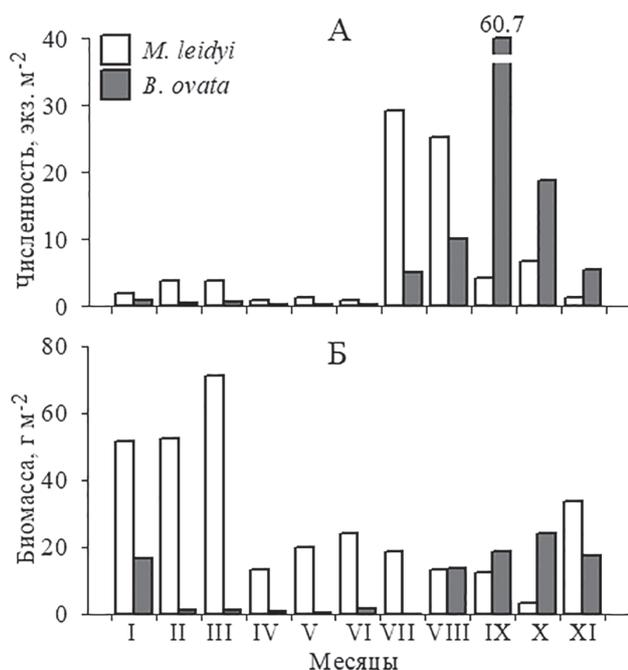
## Результаты

**Сезонная и межгодовая динамика *M. leidy*.** Годовая динамика средней численности гребневика на внешнем шельфе Севастополь-

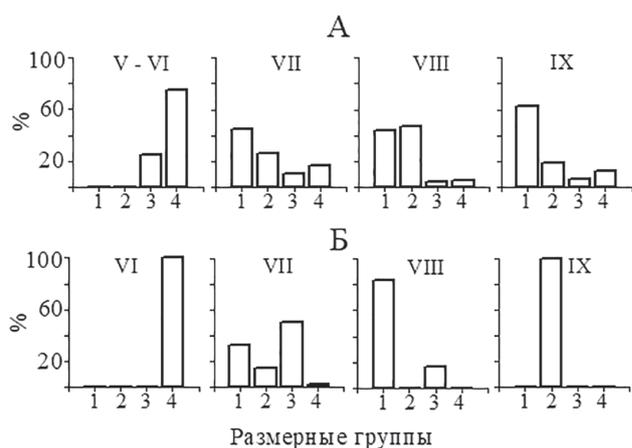
ской бухты в 2013–2021 гг. имела четко выраженный пик в июле (29.3 экз. м<sup>-2</sup> или 0.60 экз. м<sup>-3</sup>) в период массового размножения и в дальнейшем снижалась вплоть до октября, сократившись до 1.25 экз. м<sup>-2</sup> (0.02 экз. м<sup>-3</sup>) (рис. 2, А).

В то же время динамика биомассы носила иной характер: максимальной она была в весенний период (март – май), когда популяция состояла из немногочисленных крупных особей прошлогоднего поколения (рис. 2, Б). Снижение биомассы в июне было обусловлено их естественной смертностью и пока еще слабым поступлением личинок нового поколения. Однако и в период более интенсивного размножения гребневика в июле, даже при относительно высокой численности, биомасса не достигала весенних величин: средняя масса тела особей в популяции в это время составляла 2.4 г против 35 г в мае. Последующее сокращение популяции *M. leidyi*, наряду с естественной гибелью, было связано с появлением в планктоне гребневика *B. ovata*, активно питающегося этим видом.

Максимальная численность особей, наблюдавшаяся во все годы в июле, сократилась с 400 экз. м<sup>-2</sup> в 2013 г. до 50–70 экз. м<sup>-2</sup> в 2015–2021 гг. Соответственно за летний период их средняя численность в те же годы снизилась с 230 до ~10–30 экз. м<sup>-2</sup>. Доля крупных поло-



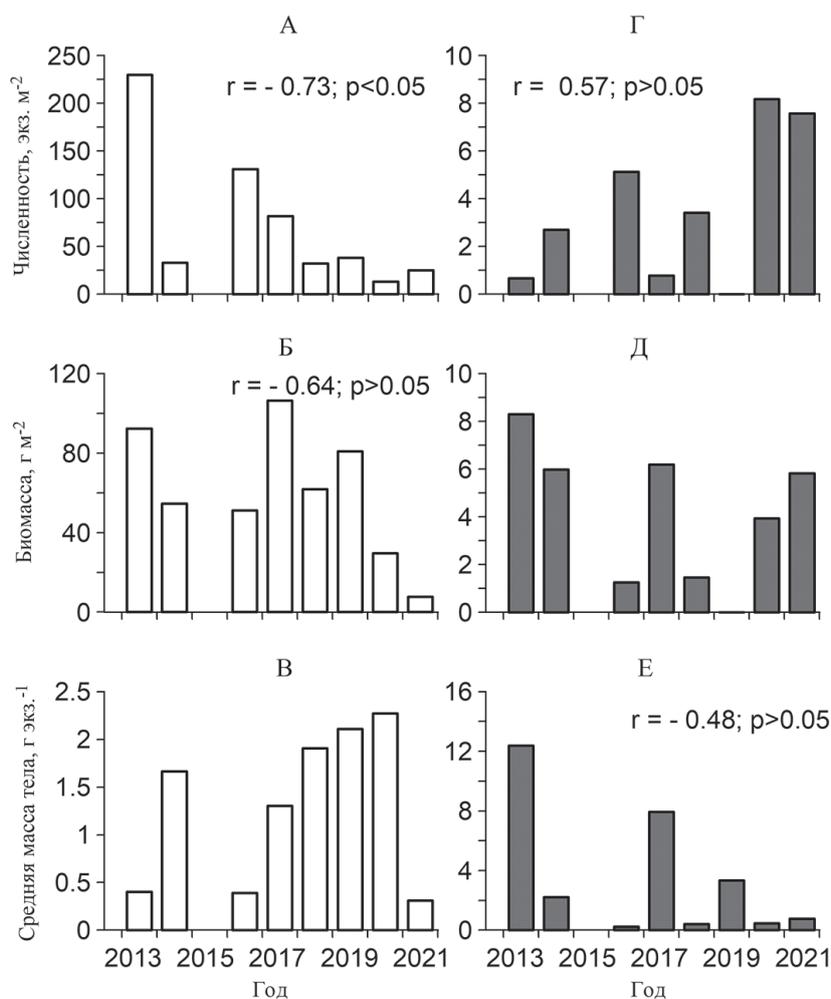
**Рис. 2.** Сезонная динамика численности (А) и биомассы (Б) гребневиков *M. leidyi* и *B. ovata* на внешнем шельфе Севастопольской бухты Чёрного моря в 2013–2021 гг.



**Рис. 3.** Сезонная динамика структуры популяции *M. leidyi* в шельфовой зоне Чёрного моря в 2014 (А) и 2020 (Б) гг.: 1 – 0.5–5.0 мм; 2 – 6.0–15.0 мм; 3 – 16–30 мм; 4 – ≥30 мм.

возрелых особей была максимальной в зимне-весенний сезон (до 80–100%), а в период интенсивного размножения в июле – сентябре тентакулятные стадии формировали от 35 до 100% общей численности.

Увеличение доли переходных и ювенильных лопастных стадий животных (6–30 мм) за счет соматического роста наблюдалось в течение летних месяцев. Структура популяции *M. leidyi* рассмотрена нами на примере наиболее характерных лет (2014 и 2020 гг.). В первой половине июля 2014 г. она характеризовалась наличием разных по размеру и возрасту особей, находящихся как на личиночной стадии развития, так и уже достигших половой зрелости (рис. 3, А). В тот же период 2020 г. активная фаза размножения *M. leidyi* еще не наступила, и популяция состояла полностью из ювенильных лопастных особей (рис. 3, Б). Если в 2014 г. размножение гребневика продолжалось в течение всех летне-осенних месяцев, то в 2020 г. оно началось позже, во второй половине июля, и закончилось раньше, во второй половине сентября. Сужение размерного диапазона особей, сокращение сроков и низкую интенсивность размножения, по-видимому, можно считать наиболее характерными особенностями популяционной динамики гребневика в 2020 г. Очевидным следствием этих обстоятельств является снижение биомассы *M. leidyi* в летние месяцы 2020 г., в результате чего в этом году она была почти вдвое ниже, чем в 2014 г. (54.7 и 29.7 г м<sup>-2</sup> соответственно) ( $p \leq 0.05$ ).

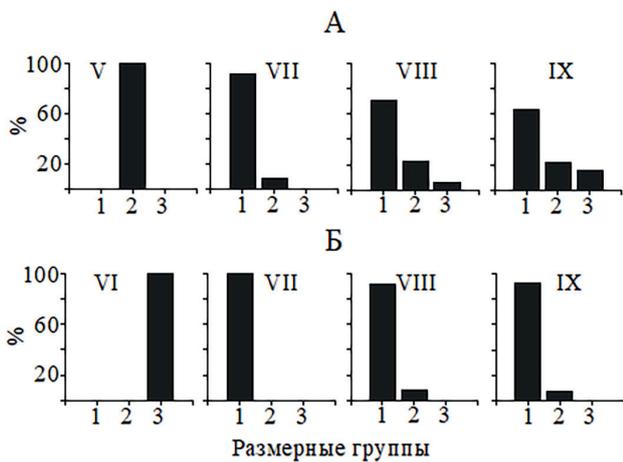


**Рис. 4.** Межгодовая динамика среднелетней численности, биомассы и средней массы тела особей гребневиков *M. leidyi* (А – В) и *B. ovata* (Г – Е) на внешнем шельфе Севастопольской бухты Чёрного моря в 2013–2021 гг.

Вместе с тем уже в 2014 г. наблюдалось снижение численности, биомассы популяции *M. leidyi* и интенсивности ее размножения. Этот, со временем более очевидный процесс, по-видимому, из-за межгодовых колебаний гидрологического режима в дальнейшем не был строго последовательным. Так, биомасса гребневика в июне – августе 2017 г. (151 г м<sup>-2</sup>) была даже выше, чем в те же месяцы 2013 г. (92 г м<sup>-2</sup>), но численность особей при этом сократилась втрое, а масса их тела возросла, указывая на более низкую, чем в 2013 г., интенсивность размножения. В 2019–2020 гг. интенсивность размножения гребневика была крайне слабой, а в 2021 г. наблюдалось аномальное сокращение (численность ~25 экз. м<sup>-2</sup>; биомасса <10 г м<sup>-2</sup>) и измельчание его популяции (рис. 4, А – В).

**Сезонная и межгодовая динамика *B. ovata*.** По осредненным данным за 9-летний период гребневик присутствовал в планктоне

шельфа в течение всего года, однако к весне, при доминировании в популяции среднеразмерных особей (30–50 мм), биомасса обычно не превышала 1 г м<sup>-2</sup> (0.02 г м<sup>-3</sup>). В период с февраля по май *B. ovata* встречался в планктоне, как правило, спорадически (2013, 2014, 2016, 2018 гг.), а начиная с июня, или чаще – с июля, его присутствие на шельфе становилось постоянным (см. рис. 2, А, Б). В начале лета популяция была представлена немногочисленными личинками в количестве 1–7 экз. м<sup>-2</sup> с биомассой 1–17 мг м<sup>-2</sup>. Пик размножения и роста особей обычно приходился на сентябрь – октябрь. Среднемноголетняя численность особей в сентябре достигала 60 экз. м<sup>-2</sup>, биомасса – 25 г м<sup>-2</sup>. В октябре – ноябре, а иногда даже январе (2014 г.) его биомасса на шельфе могла оставаться еще достаточно высокой при наличии в планктоне *M. leidyi*, а также, возможно, за счет возрастающей доступности для *B. ovata* гребневика *P. pileus*.



**Рис. 5.** Сезонная динамика структуры популяции *B. ovata* в шельфовой зоне Чёрного моря в 2014 (А) и 2020 гг. (Б): 1 – <10 мм; 2 – 10–30 мм; 3 – >30 мм.

Как и в случае *M. leidy*, в 2014 г. размерная структура популяции *B. ovata* была более разнообразной с тремя размерными группами в августе – сентябре, в то время как в 2020 г. в ней в эти месяцы не было обнаружено крупных половозрелых особей (рис. 5).

Летом 2016 и 2019 гг. на шельфе встречались почти исключительно личинки *B. ovata*, при этом их биомасса была крайне низкой. Отсутствие в пробах взрослых половозрелых животных при наличии личинок, по-видимому, было обусловлено их очень небольшой численностью и низкой вероятностью улавливания используемым методом отбора проб. В редких случаях экземпляры *B. ovata* среднего размера визуально отмечались в поверхностном слое воды. Кроме того, способность гребневика к размножению на личиночной стадии могла вносить вклад в пополнение популяции личинками и обеспечивала их постоянное присутствие в планктоне [Романова и др., 2005; Финенко, Дацык, 2016; Edgara et al., 2022].

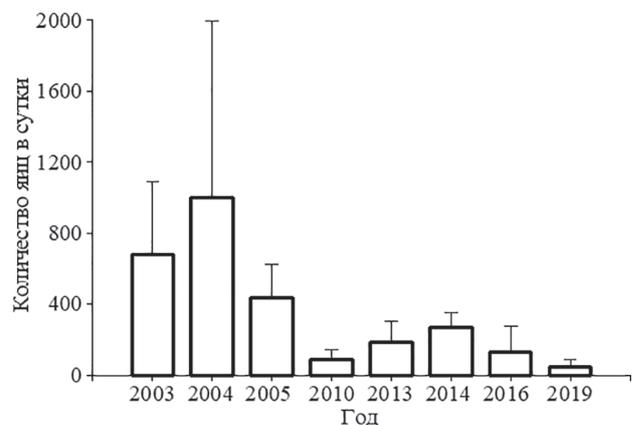
В летние месяцы 2013–2021 гг. средняя численность *B. ovata* при значительней межгодовой вариабельности постепенно возрастала от ~1 в 2013 г. до 10 экз. м<sup>-2</sup> в 2020 г., в то время как в динамике их биомассы более вероятной была обратная тенденция (т.е. снижение), хотя статистически незначимая ( $p > 0.05$ ) (см. рис. 4, А – Д). Эти данные указывают на прогрессирующее измельчение популяции, возможно, вызванное в основном трофическими условиями ее развития.

**Плодовитость *M. leidy* в шельфовых районах Чёрного моря.** Плодовитость *M. leidy* в 2013–2021 гг. была значительно ниже, чем в предыдущие годы. В 2013 г. она составляла в среднем за сезон  $69 \pm 29$  яиц сут.<sup>-1</sup>, в 2016 г. –  $128 \pm 46$  яиц сут.<sup>-1</sup> и в 2019 г. – лишь  $49 \pm 12$  яиц сут.<sup>-1</sup>, достоверно уступая данным обоих лет ( $p \leq 0.05$ ) (рис. 6).

Поскольку температурные условия в разные месяцы года, как и диапазон размеров особей в экспериментах, несколько варьировали, возможное влияние этих факторов на плодовитость гребневика было оценено статистически. Двухфакторный дисперсионный анализ полученных данных показал, что плодовитость *M. leidy* последовательно возрастала с увеличением орально-аборальной длины тела особей: если в первой группе (16–30 мм) средняя плодовитость составляла 19 яиц сут.<sup>-1</sup>, то крупные животные третьей группы – более 50 мм – уже откладывали в среднем 312 яиц сут.<sup>-1</sup>. Зависимость количества яиц от температуры имела «куполообразный» характер с максимумом в интервале 21–25°C ( $p < 0.05$ ) во всех размерных группах (табл. 3). Последующее повышение температуры приводило к снижению плодовитости гребневика.

**Таблица 3.** Средние значения плодовитости *M. leidy* при разных уровнях факторов

Уровни	L			Итог
	1	2	3	
T	19	190	312	211
1	48	311	836	481
2	30	282	830	335
Итог	33	283	674	375



**Рис. 6.** Динамика плодовитости *M. leidy* в шельфовых районах Чёрного моря в 2003–2019 гг.

**Таблица 4.** Распределение относительной доли экспериментов, в которых зафиксирована «нулевая» плодовитость по разным градациям факторов (в % от количества опытов)

Уровни	L				
	T	1	2	3	Итог
1	57.1	12.5	6.7	20.0	
2	44.4	18.5	8.3	18.3	
3	71.4	61.5	30	56.8	
Итог	60.0	29.2	12.3	29.9	

Кроме того, при температуре воды  $>25^{\circ}\text{C}$  резко возросло количество не размножающихся особей ( $p < 0.05$ ), что в целом снижало общую популяционную плодовитость *M. leidyi*, наряду с другими факторами приводя к снижению численности популяции (табл. 4).

### Обсуждение результатов

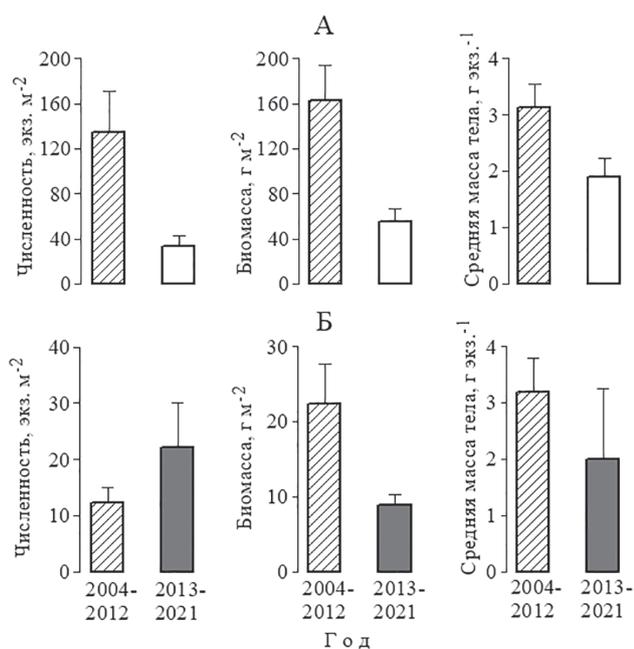
Климатические условия в настоящее время являются основным фактором, определяющим развитие морских экосистем и их отдельных компонентов. Постепенное повышение температуры поверхности Чёрного моря в период 1980–2020 гг. в среднем  $0.052^{\circ}\text{C}$  в год [Ginzburg et al., 2021] привело к увеличению количества мягких зим, росту среднемесячной зимней ТПМ, ослаблению вертикального перемешивания вод и ухудшению биогенного режима фотического слоя моря [Vidnichuk & Konovalov, 2021]. В результате тепловых и сопряженных с ними аномалий морской среды (вызванных, в том числе, сократившимся речным стоком [Орехова, 2021; Chasovnikov et al., 2022]) фитопланктонный комплекс Чёрного моря существенно трансформировался: изменился его видовой состав, в структуре сообществ выросла доля динофитовых водорослей, сместились сроки и районы пиков цветения [Stelmakh et al., 2023].

Очевидно, что подобные изменения могли произойти и в сообществе мезозoopланктона. И хотя, вследствие дефицита длинных временных рядов однородных данных и больших межгодовых вариаций, пока сложно определить характер межгодовой динамики всего мезозoopланктонного комплекса, некоторые сопоставления [Finenko et al., 2022; Дацык и др., 2020] и косвенные признаки [Шляхов & Шляхова, 2011] указывают на то, что эти изменения в большей мере являются

негативными. Так, при сравнении результатов осенних исследований зоопланктона в 2005 и 2019 гг. было обнаружено [Дацык и др., 2020], что, не смотря на увеличение численности организмов, их общая биомасса в 2019 г. значительно уменьшилась. Это было обусловлено снижением численности крупных, в основном, холодноводных копепод, чей вклад (и особенно такого вида, как *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991) в суммарную биомассу пелагического мезозoopланктона является определяющим [Arashkevich et al., 2014]. Из-за преимущественно «пульсирующего» обогащения биогенными элементами верхнего квазиоднородного слоя моря (т.е. более сильного в годы с холодными зимами) [Орехова, 2021] биомасса рачкового зоопланктона в 2016–2017 гг., вероятно, была даже выше, чем ранее [Finenko et al., 2022; Hubareva & Anninsky, 2024]. В то же время сохраняющаяся тенденция к уменьшению массы тела одновозрастных рыб в уловах черноморского шпрота *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758) [Шляхов & Шляхова, 2011], основу рациона которого образуют холодноводные копеподы, указывает на то, что на протяжении последних лет популяции этих рачков, по-видимому, развиваются слабее обычного.

Одной из основных причин межгодовых флуктуаций численности и биомассы мезозoopланктона является хищничество видов планктофагов, а также видов, контролирующих этих хищников. Исследования гребневиков *M. leidyi* и *B. ovata* на внешнем шельфе Чёрного моря в 2013–2021 гг. показали, что в численности, биомассе, размерной структуре и фенологии этих популяций, а также в репродуктивном состоянии особей произошли определенные изменения относительно периода 2004–2012 гг. (рис. 7).

В большей мере изменения затронули *M. leidyi*, численность и биомасса которого значительно сократились ( $p < 0.05$ ) в 4 и 2.9 раза соответственно относительно предшествующего периода. Средняя масса тела гребневика в 2013–2021 гг. также уменьшилась (в 1.6 раза), хотя это проявилось лишь на уровне тенденции ( $p > 0.05$ ). В популяции *B. ovata* в тот же период произошло повышение численности с  $12.4 \pm 2.7$  до  $22.1 \pm 8.0$  экз.  $\text{м}^{-2}$  и снижение



**Рис. 7.** Среднелетние оценки ( $\pm$ SE) численности, биомассы и средней массы тела особей гребневиков *M. leidy* (А) и *B. ovata* (Б) на внешнем шельфе Севастопольской бухты Чёрного моря за периоды 2004–2012 и 2013–2021 гг.

биомассы с  $22.4 \pm 5.2$  до  $8.8 \pm 1.5$  г м<sup>-2</sup> при снижении средней массы тела особей с  $3.2 \pm 0.6$  до  $2.0$  г экз.<sup>-1</sup>. Такие изменения в численности, биомассе и структуре популяций обоих видов были преимущественно вызваны усилившимся контролем за гребневиком *M. leidy* со стороны *B. ovata* (вследствие его более раннего появления и длительного присутствия в планктоне), а также несколько изменившимся в 2013–2021 гг. гидрологическим режимом Чёрного моря [Vidnichuk & Konovalov, 2021; Ginzburg et al., 2021], воздействующим как непосредственно на развитие популяций обоих видов, так и на их трофические отношения.

На протяжении годового цикла можно выделить ряд периодов, условия которых оказывали особенно сильное влияние на популяции обоих видов (рис. 8).

Более высокая ТПМ в апреле – мае 2013–2021 гг. приводила к вероятному увеличению ( $p > 0.05$ ) численности и биомассы *M. leidy*, а также – к синхронному снижению ( $p < 0.05$ ) численности *B. ovata* в летний период. Есть основание полагать, что эти эффекты обусловлены преимущественно циклоническим характером погоды и лучшим биогенным обогащением эпипелагиали за счет паводко-

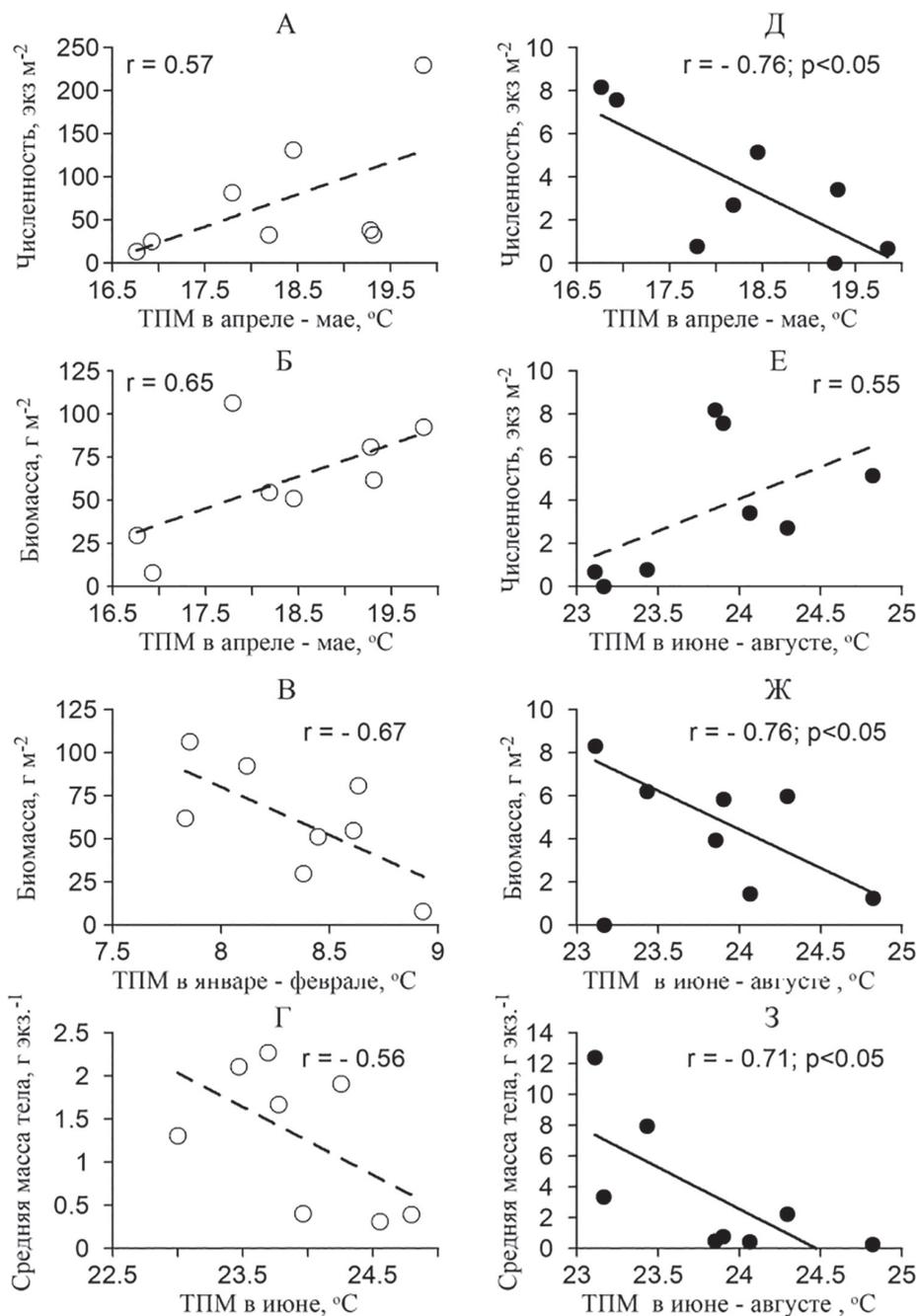
вого стока рек (в основном Дуная), также более интенсивного при высокой температуре и именно в апреле – мае [Nezlin, 2008]. Негативный характер зависимости численности *B. ovata*, возможно, связан с какими-то особенностями гидродинамики моря в эти месяцы, а также с тем, что размножение гребневика при таких условиях в дальнейшем сдерживалось отсутствием достаточного количества пищи.

Сокращение общей биомассы и средней массы тела особей ( $p < 0.05$ ) в популяции *B. ovata*, а также вероятный рост ее численности ( $p > 0.05$ ) при повышении ТПМ в июне – августе, по-видимому, указывает на то, что быстрое потепление и раннее появление гребневика в планктоне, хотя и интенсифицирует его размножение, но приводит в конечном счете к более низкой летней биомассе, чем в случае медленного прогревания моря, когда популяция *B. ovata* развивается «на волне» большей биомассы *M. leidy*.

Довольно высокая вероятность ( $r = -0.67$ ) негативной зависимости биомассы *M. leidy* от ТПМ в январе – феврале свидетельствует не о физиологическом или более обеспеченном трофически предпочтении гребневиком этих условий, а о том, что именно в относительно неблагоприятные для него годы с холодной зимой этот вид способен достигать большей биомассы вследствие позднего появления и менее интенсивного хищничества в такие годы тепловодного гребневика *B. ovata*.

Двух-трехкратное снижение средней массы тела *M. leidy* при повышении ТПМ в июне свидетельствует о росте интенсивности размножения гребневика в температурном диапазоне 23–25 °С. Как это следует из данных экспериментов, дальнейшее повышение температуры, скорее всего, приводит не только к снижению интенсивности питания [Finenko et al., 2014], но и популяционной плодовитости у этого вида и соответственно – к более низкой численности. Резкое снижение плодовитости *M. leidy* наблюдалось в 2010 г., когда в период «тепловой волны» при ТПМ около 30 °С (август 2010 г.) плодовитость составляла лишь 5 яиц экз.<sup>-1</sup> сут.<sup>-1</sup>.

Аналогичные данные ранее были получены экспериментально при изучении физиологической активности личинок *M. leidy*:



**Рис. 8.** Зависимость среднелетней численности, биомассы и средней массы тела особей гребневиков *M. leidy* (А – Г) и *V. ovata* (Д – З) от сезонных изменений ТПМ на внешнем шельфе Севастопольской бухты Чёрного моря.

скорость их роста в температурных условиях, приближенных к естественным (6–30 °C), была наиболее высокой при 25–27 °C, а скорость потребления пищи – при 25 °C [Gambill et al., 2015]. В экспериментах с преимущественно ювенильными особями размерами до 17 мм скорость питания *M. leidy* возрастала значительно сильнее в диапазоне 12–20 °C ( $Q_{10} = 3.81$ ), чем при температуре 20–27 °C ( $Q_{10} = 1.9$ ), прогрессивно замедляющей потребление жертв [Rowshantabari et al., 2012]. Приблизительно в том же темпера-

турном интервале (22–27 °C) облавливаемый гребневиком объем морской воды в условиях Чёрного моря оставался практически постоянным, достигнув максимального уровня [Finenko et al., 2014]. Скорость потребления кислорода *M. leidy* с большей вероятностью приближалась к максимуму при температуре, близкой к 26 °C, и начинала снижаться при ее дальнейшем повышении [Аннинский, Аболмасова, 2000]. Биолуминесцентная реакция у этого вида при ее искусственном стимулировании также была наиболее длительной

при 26 °C и имела максимальную амплитуду почти при той же температуре 24–26 °C [Mashukova, Tokarev, 2012]. Эти данные, безусловно, свидетельствуют о том, что физиологическая активность *M. leidy* прогрессивно ослабевает при температуре более 26 °C, которая снижает интенсивность размножения особей и в конечном счете приводит к более низкой популяционной плодовитости гребневика в таких термических условиях. В сравнении с *M. leidy* гребневик *B. ovata*, по-видимому, имеет более высокий порог тепловой толерантности: скорость дыхания у этого вида в Чёрном море возрастает в диапазоне 10–28 °C со средней величиной  $Q_{10} 2.17 \pm 0.5$  [Svetlichny et al., 2004].

Приведенные экспериментальные и полевые материалы показывают, что температура является важнейшим фактором, определяющим функционирование и развитие желетелых на организменном и популяционном уровне. Тем не менее, непосредственное влияние температуры на воспроизводство и состояние популяций гребневиков может быть менее значимым для них, чем опосредованное, такое, например, как зимнее повышение на 1°С температуры ХПС, кардинально ухудшающее биогенный режим эпипелагиали в теплый период года [Vidnichuk & Konovalov, 2021].

Вызванные потеплением изменения в биогенном и гидрологическом режиме моря, а также в характере межпопуляционных отношений гребневиков *M. leidy* и *B. ovata* привели в последние годы к заметному ослаблению популяций обоих видов, проявляющемуся, в частности, в снижении их биомассы, а также, возможно, максимальной массы тела и размеров взрослых особей. В частности, если в 2000–2001 гг. аборальная длина тела *B. ovata* нередко достигала 50 мм и более, то в 2019–2020 гг. она не превышала 35 мм. Следствием более успешного контроля за *M. leidy* со стороны *B. ovata*, очевидно, является снижение его хищнического пресса на кормовой зоопланктон. Это означает, что в последние годы пелагическая экосистема моря стала менее зависима от желетелых хищников и в большей мере регулируется климатом.

## Заключение

Исследования гребневиков *M. leidy* и *B. ovata* на внешнем шельфе Чёрного моря в 2013–2021 гг. показали изменения в интенсивности развития, фенологии и репродуктивном состоянии особей относительно периода 2004–2012 гг. При близком характере динамики средне летней численности *M. leidy* в первую декаду 2000-х гг. и в более поздний период сроки интенсивной репродукции гребневиков сдвинулось на вторую половину июля, тогда как ранее это происходило в августе. При этом максимальная численность особей в 2015–2021 гг. сократилась не менее чем в 4 раза, а средне летняя биомасса – втрое при 2-кратном снижении массы тела особей. Усилившееся прогревание верхнего перемешиваемого слоя моря в летние месяцы повлекло за собой снижение интенсивности размножения и доли размножающихся особей в популяции.

Раннее сезонное появление в пелагиали тепловодного гребневика *B. ovata* расширило временные рамки его присутствия в планктоне с 2–3 месяцев в первые годы интродукции (1999–2000) до 8 месяцев в 2019–2020 гг. В отличие от *M. leidy*, в исследуемый период численность популяции *B. ovata* увеличилась при значительном сокращении биомассы и средней массы тела. Температурные условия отдельных периодов года (зимне-весенний для *M. leidy* и летний для *B. ovata*) оказывали особенно сильное влияние на развитие популяции обоих видов. Наши результаты дают более глубокое понимание адаптивных стратегий гребневиков и позволяют прогнозировать периоды их вспышек.

## Финансирование работы

Работа подготовлена по теме государственного задания ФИЦ Институт биологии южных морей «Функциональные, метаболические и молекулярно-генетические механизмы адаптации морских организмов к условиям экстремальных экотопов Чёрного и Азовского морей и других акваторий Мирового океана – 1023032700557-9-1.6.16;1.6.19.

## Соблюдение этических стандартов

Все экспериментальные протоколы были выполнены в соответствии с руководящими

принципами ЕС по использованию лабораторных животных и уходу за ними (86/609 / СЕЕ) и при соблюдении правил, утвержденных распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 г. № 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 № 22. Все усилия были предприняты, чтобы использовать только минимальное количество животных, необходимое для получения надежных научных данных по плодовитости гребневиков.

## Литература

- Аннинский Б.Е., Аболмасова Г.И. Температура как фактор интенсивности метаболизма и массового развития гребневиков *Mnemiopsis leidyi* в Чёрном море // Океанология. – 2000. Т. 40. № 5. С. 729–735.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Динамика возрастной структуры популяций гребневиков *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata* у Кавказского побережья Чёрного моря в 2000 г. // Комплексные исследования северо-восточной части Чёрного моря / ред. А.Г. Зацепин, М.В. Флинт. М.: Наука, 2002. С. 272–288.
- Виноградов М.Е., Сапожников В.В., Шушкина Э.А. // Экосистема Чёрного моря. М.: Наука, 1992. 112 с.
- Дацьк Н.А., Аннинский Б.Е., Финенко Г.А. Зоопланктон глубоководных районов Чёрного моря в осенний период 2019 г. // Экол. проблемы. Взгляд в будущее: Сб. тр. IX Междунар. науч.-практ. конф., БП и СОТ «Витязь» – БП и СОТ «Лиманчик», 22–23 октября 2020 г. / под ред. Ю.А. Федорова. Таганрог: Изд-во Южного федерального университета, 2020. С. 201–205.
- Орехова Н.А. Режим биогенных элементов Чёрного моря // Морской гидрофизический журнал. 2021. Т. 37. № 6. С. 710–726. <https://doi.org/10.22449/0233-7584-2021-6-710-726>
- Романова З.А., Финенко Г.А., Аболмасова Г.И. Стратегия размножения *Mnemiopsis leidyi* в прибрежных водах Чёрного моря // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету. Серія: біологія. 2005. № 4 (27). С. 256–257.
- Финенко Г.А., Дацьк Н.А. Репродуктивные особенности гребневика *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 в шельфовой зоне Чёрного моря // Морские биологические исследования: достижения и перспективы. 2016. Всероссийская научно-практическая конференции с международным участием. Сб. мат. 19–24 сентября 2016. Севастополь, 2016. Т. 1. С. 317–319.
- Шляхов В.А., Шляхова О.В. Динамика структуры траловых уловов шпрота на украинском шельфе Чёрного моря и воздействие на нее природных факторов и рыболовства // Тр. Южного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. 2011. Т. 49. С. 12–33.
- Alias A.F., Molinero J.C., Quispe-Becerra J.I., Bonnet D., Concepción Marcos C., Ruzafa A.P. Phenology of scyphozoan jellyfish species in a eutrophication and climate change context // Marine Pollution Bulletin. 2023. V. 194. 115286.
- Anninsky B.E., Finenko G.A., Datsyk N.A., Hubareva E.S. Expansion of gelatinous macrozooplankton in the open Black Sea off Crimea under the weather events of recent years // Med. Mar. Science. 2022. Vol. 23. No. 3. P. 460–472. <https://doi.org/10.12681/mms.27021>
- Arashkevich E.G., Stefanova K., Bandelj V., Siokou I., Terbiyik Kurt T., Ak-Orek Y., Timofte F., Timonin A., Solidoro C. Mesozooplankton in the open Black Sea: Regional and seasonal characteristics // J. Mar. Syst. 2014. Vol. 135. P. 81–96. <https://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.07.011>
- Atkinson D. Temperature and organism size: A biological law for ectotherms? // Adv. Ecol. Res. 1994. Vol. 25. P. 1–58. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(8\)60212-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(8)60212-3)
- Chasovnikov V.K., Borodulina P.A. Trends in the interannual variability of nutrients in the northeastern part of the Black Sea according to ship observations for 2017–2021 // Hydrosph. Ecol. 2022. Vol. 2. No. 8. P. 37–46. [https://doi.org/10.33624/2587-9367-2022-2\(8\)-37-46](https://doi.org/10.33624/2587-9367-2022-2(8)-37-46) EDN – EZUZBI.
- Chust G., Allen J.I., Bopp L., Schrum C., Holt J., Tsiaras K., Zavatarelli M., & Irigoien, X. Biomass changes and trophic amplification of plankton in a warmer ocean // Global Change Biology. 2014. Vol. 20. No. 7. P. 2124–2139. <https://doi.org/10.1111/gcb.12562>
- Daufresne M., Lengfellner K., Sommer U. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2009. Vol. 106. No. 31. P. 12788–12793. <https://doi.org/10.1073/pnas.0902080106>
- Durant J.M., Hjermmann D.Ø., Ottersen G., Stenseth N.C. Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability // Climate research. 2007. Vol. 33. No. 3. P. 271–283. <https://doi.org/10.3354/cr033271>
- Edgara A., Poncianob J. M., Martindalea M. Q. Ctenophores are direct developers that reproduce continuously beginning very early after hatching // PNAS. 2022. Vol. 119. No. 18. e2122052119 <https://doi.org/10.1073/pnas.2122052119>
- Finenko G.A., Abolmasova G.I., Datsyk N.A., Romanova Z.A., Anninsky B.E. Effect of Food Composition and Temperature on In Situ Feeding Rates of Ctenophore Invader *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz // Russian Journal of Biological Invasions. 2014. Vol. 5. No. 1. P. 49–55. DOI: 10.1134/S2075111714010032
- Finenko G.A., Anninsky B.E., Romanova Z.A. et al. Chemical composition, respiration and feeding rates of the new alien ctenophore, *Beroe ovata*, in the Black Sea // Hydrobiologia. 2001. V. 451. P. 177–186.
- Finenko G. A., Anninsky B. E., Datsyk N. A. *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (Ctenophora: Lobata) in the inshore areas of the Black Sea: 25 years after its outbreak // Russian Journal Biological Invasions. 2018. Vol. 5. No. 1. P. 86–93. DOI: 10.1134/S2075111718010071
- Finenko G.A., Dacik N.A., Zagorodnyay Y.A., Anninsky B. E. Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 Population and Its Impact on Zooplankton in Open Areas

- of the Black Sea in July–August 2017 // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. Vol. 13. No. 3. P. 361–374. <https://doi.org/10.1134/S2075111722030055>
- Finenko G.A., Romanova Z.A., Abolmasova G.I. et al. Population dynamics, ingestion, growth and reproduction rates of the invader *Beroe ovata* and its impact on plankton community in Sevastopol Bay, the Black Sea // Journal Plankton Research. 2003. 25. № 5. P. 539–549.
- Finenko G.A., Romanova Z.A., Abolmasova G.I., Anninsky B.E., Pavlovskaya T.V., Bat L., Kideys A. Ctenophores-invaders and their role in the trophic dynamics of the planktonic community in the coastal regions of the Crimean coasts of the Black Sea (Sevastopol Bay) // Oceanology. 2006. Vol. 6. P. 472–482.
- Gambill L., Møller L.F. and Peck M. Effects of temperature on the feeding and growth of the larvae of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* // Journal Plankton Research. 2015. Vol. 37. No. 5. P. 1001–1005. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbv039>
- Ginzburg A.I., Kostianoy A.G., Serykh I.V., Lebedev S.A. Climate change in the hydrometeorological parameters of the Black and Azov seas (1980–2020) // Oceanology. 2021. Vol. 61. No. 6. P. 745–756. <http://doi:10.1134/s0001437021060060s>
- Gubanova A.D., Prusova I.Yu., Niermann U., Shadrin N.V., Polikarpov I.G. Dramatic change in the Copepod Community in Sevastopol Bay (Black Sea) during two decades (1976–1996) *Senckenbergiana maritima*. 2001. Vol. 31. P. 7–27.
- Hubareva, E.S., Anninsky, B.E. Quantitative distribution and lipid reserves of the *Calanus euxinus* (Copepoda) population in the Black Sea in late autumn 2017 // Oceanology. 2024. Vol. 64. No. 3. P. 402–410. <https://doi.org/10.1134/S0001437024700073>
- Kideys A.E. Fall and rise of the Black Sea ecosystem // Science. 2002. Vol. 297. Iss. 5586. P. 1482–1484. <https://doi.org/10.1126/science.1073002>
- Kwiatkowski L., Bopp L., Aumont O., Ciais P., Cox P.M., Laufkötter C., Li Y., Séférian R. Emergent constraints on projections of declining primary production in the tropical oceans // Nature Climate Change. 2017. Vol. 7. No. 5. P. 355–358. <https://doi.org/10.1038/nclimate3265>
- Kwiatkowski L., Aumont O., Bopp L. Consistent trophic amplification of marine biomass declines under climate change // Global Change Biology. 2018. <https://doi.org/10.1111/gcb.14468>
- Mashukova O., Tokarev Yu. Influence of the temperature at the Black Sea ctenophores-aliens bioluminescence characteristics // Advances in Bioscience and Biotechnology. 2012. T. 3. No. 3. C. 269–273. <http://dx.doi.org/10.4236/abb.2012.33037>
- Moore J.K., Fu W., Primeau F., Britten G.L., Lindsay K., Long M., Long M., Doney S.C., Mahowald N., Hoffman F., Randerson J.T. Sustained climate warming drives declining marine biological productivity // Science. 2018. Vol. 359. No. 6380. P. 1139–1143. <https://doi.org/10.1126/science.aao6379>
- Nezlin N.P. Seasonal and interannual variability of remotely sensed chlorophyll // In: The Black Sea Environment / Eds A.G. Kosianoy, A.N. Kosarev: Springer, Berlin, Heidelberg. 2008. Vol. 5Q. P. 333–349. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-74292-0>
- Peter K.H., Sommer U. Phytoplankton Cell Size Reduction in Response to Warming Mediated by Nutrient Limitation // PLOS ONE. 2013. V. 8. Issue 9. e71528
- Rowshantabari M., Finenko G.A., Kideys A. E. and Kiabi B. Effect of temperature on clearance rate, daily ration and digestion time of *Mnemiopsis leidyi* from the southern Caspian Sea // Caspian Journal of Environment Science. 2012. V. 10 (2). P. 158–167.
- Shiganova, T.A. Invasion of the Black Sea by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and recent changes in pelagic community structure // Fishery Oceanography. 1998. Vol. 7. P. 305–310.
- Shiganova T.A., Alekseenko E.V., Mirzoyan Z.A., Kazmin A.S. Prediction of ctenophore *Beroe ovata* Bruguere, 1789 habitat expansion and control of invading *Mnemiopsis leidyi* Agassiz, 1865 in the Ponto-Caspian basin associated with climate change // Marine Environmental Research. 2024. 194. 106315.
- Shiganova T.A., Alekseenko E., Kazmin A.S. Predicting range expansion of invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 under current environmental conditions and future climate change scenarios // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2019. Vol. 227. 106347. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.106347>
- Shiganova T.A., Bulgakova Yu.V., Volovik S.P. et al. The new invader *Beroe ovata* Mayer 1912 and its effect on the ecosystem in the north-eastern Black Sea // Hydrobiologia. 2001. 451. P. 187–197.
- Shiganova T.A., Dumont H.J., Mikaelyan A. et al. Interactions 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 // Aquatic Invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean Seas / Eds. Dumont H. et al. NATO Science Series. IV. Earth and Environmental Sciences. V. 35. Klüwer Academic Publishers. 2004. P. 33–70.
- Stelmakh L., Kovrigina N., Gorbunova T. Phytoplankton seasonal dynamics under conditions of climate change and anthropogenic pollution in the western coastal waters of the Black Sea (Sevastopol region) // Journal of Marine Science and Engineering. 2023. Vol. 11. No. 3. 569. <https://doi.org/10.3390/jmse11030569>
- Svetlichny L.S., Abolmasova G.I., Hubareva E.S., Finenko G.A., Bat L., Kideys A.E. Respiration rates of *Beroe ovata* in the Black Sea // Marine Biology 2004. V. 145. P. 585–593. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1336-4>
- Vereshchaka, A.L., Shatravin A.V., Lunina A.A. Shifting seasonal timing of peak abundance of two invading ctenophore populations in the Black Sea during the period 1991–2017 // ICES Journal of Marine Science. 2022. V. 79. Issue 3. P. 954–962. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac018>
- Vidnichuk A.V., Konovalov S.K. Changes in the Oxygen Regime in the Deep Part of the Black Sea in 1980–2019 // Physical Oceanography. 2021. Vol. 28. No. 2. P. 180–190. <https://doi.org/10.22449/1573-160X-2021-2-180-190>

## STATE AND DYNAMICS OF CTENOPHORES *MNEMIOPSIS LEIDYI* AND *BEROE OVATA* POPULATIONS ON THE CRIMEA SHELF OF THE BLACK SEA IN 2013–2021

© **Finenko G.A.** \*, **Datsyk N.A.**, **Anninsky B.E.**, **Nikolsky V.N.**

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS, Sevastopol, Russia

\*e-mail: [gfinenko@ibss.su](mailto:gfinenko@ibss.su)

The features of the seasonal and interannual dynamics of the development of populations of ctenophores – invaders *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1875 and *Beroe ovata* Bruguière, 1789 on the shelf of Sevastopol Bay in 2013–2021 were studied. It has been established that gradual warming, accompanied by a change in the hydrological regime of the Black Sea, has led to a significant transformation of the phenology, structure and intensity of development of their populations in recent years. The early seasonal appearance of the warm-water ctenophore *B. ovata* in the pelagic zone expanded the time frame of its presence in plankton from 2–3 months in the first years of introduction (1999–2000) to 8 months in 2019–2020. At the same time, the maximum size of individuals decreased from 50 (2000–2001) to 35 mm (2019–2020). Significant decrease in the abundance of *M. leidyi* and weakening of its trophic pressure on the forage zooplankton in the coastal areas of the Black Sea were the consequence of the longer and active predation, as well as structural changes in the population of *B. ovata* expressed in the reduction of body mass. The increased warming of the upper mixed layer of the sea in the summer months resulted in a decrease in the size of *M. leidyi*, the intensity of its reproduction, and the proportion of reproductive individuals in the population.

**Key words:** Ctenophore invaders, abundance, biomass, seasonal and interannual dynamics, Black Sea.