

ЖЕЛЕТЕЛЫЙ МАКРОПЛАНКТОН СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ КАСПИЙСКОГО МОРЯ И ЕГО ВЛИЯНИЕ НА ЭКОСИСТЕМУ (2020–2023 гг.)

© 2026 Ушивцев В.Б.^{1*}, Шиганова Т.А.^{2**}, Казьмин А.С.², Степаньян О.¹, Саяпин В.¹, Московец А.¹, Галактионова М.¹

¹Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону, 344006, Россия

²Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук, Москва, 117997, Россия
e-mail: *V_Ushivtsev@mail.ru, **shiganov@ocean.ru

Поступила в редакцию 17.12/2025. После доработки 14.05.2026. Принята к публикации 28.05.2026

Мониторинговые наблюдения были проведены в 2020–2023 гг. в российском секторе Каспийского моря. Основанием для работ послужило обнаружение в водах Каспия нового чужеродного вселенца – хищного гребневика *Beroe ovata* (Bruguière, 1789), способного существенно повлиять на состояние биоты, потому что основной пищей для него является гребневик *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz, 1865), под прессом которого с конца 1990-х годов находится экосистема моря. Наблюдения показали, что за четыре года обитания *B. ovata* сформировал полноценную каспийскую популяцию и занял свою экологическую нишу. Установлено, что единственным объектом питания для *B. ovata* является *M. leidyi*, численность которого за период наблюдений снизилась в 3 раза. На фоне падения численности *M. leidyi* отмечены положительные изменения в экосистеме моря, способствующие восстановлению запасов мелких пелагических рыб – основных объектов промысла. Наблюдения показали, что, в силу своей эврибионтности по отношению к *B. ovata*, *M. leidyi* обладает рядом преимуществ, которые позволяют ему иметь больший ареал как в широтном, так и в вертикальном распространении. Отмечено, что на фоне снижения численности *M. leidyi* произошла вспышка численности медузы *Blackfordia virginica* Mayer, 1910, проникшей в Каспийское море еще в 50-х годах прошлого столетия. Являясь зоопланктофагом, *B. virginica*, по сути, стал пищевым конкурентом мелких пелагических рыб. Кроме того, отмечено, что *B. virginica* не входит в спектр питания *B. ovata*.

Ключевые слова: инвазивные желетельные виды, *Mnemiopsis leidyi*, *Beroe ovata*, *Blackfordia virginica*, распространение, численность, условия среды, Каспийское море.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-2-189-206

Введение

В конце 1990-х годов в Каспийском море был обнаружен чужеродный вид – хищник-зоопланктофаг гребневик *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz, 1865) [Ivanov et al., 2000]. Анализ развития популяции *M. leidyi* в Каспии в последующие годы показал, что основа его ареала сформировалась в Южном Каспии, где он обитает круглогодично [Шиганова и др., 2003; Shiganova et al., 2023a]. В этом районе *M. leidyi* начинает размножаться и расти с началом весеннего потепления, а затем распространяется в Средний и Северный Каспий. Основные факторы, определяющие размер популяции *M. leidyi*, – это температура и концентрация зоопланктона. Поскольку начальная популяция формируется зимой в Южном Каспии, зимнее выхолаживание ока-

зывает основное влияние на размер популяции текущего года. *M. leidyi* начинает проникать в западную часть Среднего Каспия в мае, распространяется по всей акватории и достигает Северного Каспия в конце июля – начале августа. Дальность проникновения *M. leidyi* на север зависит от направления и скорости течений. Преобладание восточных и юго-восточных ветров способствует более раннему проникновению *M. leidyi* в северные районы моря. Проникновение более солёных вод Среднего Каспия на север определяет границы ареала *M. leidyi* в Северном Каспии. Как правило, экземпляры, проникшие далеко в северные районы в область вод с солёностью ниже 4‰, находятся в состоянии, близком к морфологической деструкции. В восточной части Северного Каспия *M. leidyi*

не встречался до 2010 г., возможно, из-за высокой концентрации взвеси и крайне низкой концентрации зоопланктона в этом районе [Шиганова и др., 2003].

Оказавшись в условиях новой среды, при обильной кормовой базе и отсутствии хищников *M. leidy* быстро размножился, достигая высоких значений биомассы, не наблюдающихся в Чёрном море [Камакин и др., 2002; Камакин и Егоров, 2005; Шиганова, 2000; Шиганова и др., 2001; 2003]. Интенсивное выедание гребневином зоопланктона, икры и личинок рыб привело к изменениям в экосистеме на всех трофических уровнях. Численность зоопланктона многократно сократилась [Камакин и др., 2010, 2014; Шиганова и др., 2001, 2003; Shiganova and Bulgakova, 2000; Shiganova et al., 2023a].

Поскольку зоопланктон это основа питания пелагических рыб планктофагов, прежде всего килек, их численность сократилась, вызвав последующее снижение запасов их потребителей – крупных пелагических и донных рыб, которые наравне с кильками являлись биоресурсами морского промысла [Шиганова, 2009; Камакин, Зайцев, 2012; Камакин и др., 2018]. Это привело в упадок уловы и промысел рыб в Каспии в целом [Камакин и др., 2015]. Пострадал также каспийский тюлень [Камакин, Зайцев, 2012; Камакин и др., 2017, 2018; Шиганова, 2009; Shiganova et al., 2023b].

Учитывая позитивные последствия вселения в Чёрное море гребневика *Beroe ovata* (Bruguère, 1789), питающегося *M. leidy*, Каспийской экологической программой (Caspian Environmental Program – CEP) были организованы эксперименты по оценке возможности и целесообразности вселения *B. ovata* в Каспийское море. Результаты экспериментов подтвердили возможность его вселения для контроля популяции *M. leidy* и его безвредность для экосистемы Каспия. Обоснование целесообразности такого вселения было представлено в «Оценке влияния вселения *B. ovata* в Каспийское море для восстановления его экосистемы» “Environmental Impact Assessment, including risk assessment” [Shiganova, 2004]. В течение трёх лет этот материал докладывался официальным предста-

вителям прикаспийских стран на заседаниях Каспийской экологической программы в Баку и в Министерстве окружающей среды в Москве, но единогласного одобрения представителей всех прикаспийских стран получить не удалось.

Однако в 2019 г. в Южном Каспии [Roohi et al., 2022] и в 2020 г. в Среднем Каспии [Саяпин и др., 2021] был обнаружен гребневик *B. ovata*, проникший, по-видимому, с балластными водами. Гребневик *B. ovata* питается преимущественно зоопланктофагами Ctenophora, в первую очередь *M. leidy* [Shiganova, 2004; Shiganova et al., 2023a]. С этого времени в экосистеме Каспия появился естественный регулятор численности *M. leidy*, способный содействовать её восстановлению. Последовавшие изменения в биоте подтвердили значительное улучшение состояния экосистемы. В наших исследованиях, прежде всего, было отмечено сокращение популяции *M. leidy*, а также увеличение численности и биоразнообразия популяций пелагических рыб-зоопланктофагов. Однако вместе с положительным эффектом была отмечена вспышка численности и расширение ареала вредоносной медузы *Blackfordia virginica* Mayer, 1910, завезённой в конце 50-х годов XX века из Чёрного моря и ранее отмечавшейся преимущественно в Южном Каспии [Логвиненко, 1959; Shiganova et al., 2023b].

Цель данного исследования в 2020–2023 гг. заключалась в изучении состояния популяций обоих видов гребневиков и их воздействия на экосистему Каспия, а также в изучении численности и распространения медузы *B. virginica*, входящей в состав желетелого макропланктона. Кроме того, в российском секторе моря исследован видовой состав и численность пелагических рыб-зоопланктофагов, в большей степени пострадавших от *M. leidy*, будучи его пищевыми конкурентами.

Район работ

Каспийское море принято географически разделять на Северный, Средний и Южный Каспий. Средние глубины в море изменяются: от 5–7 м в Северном Каспии, 500–700 м

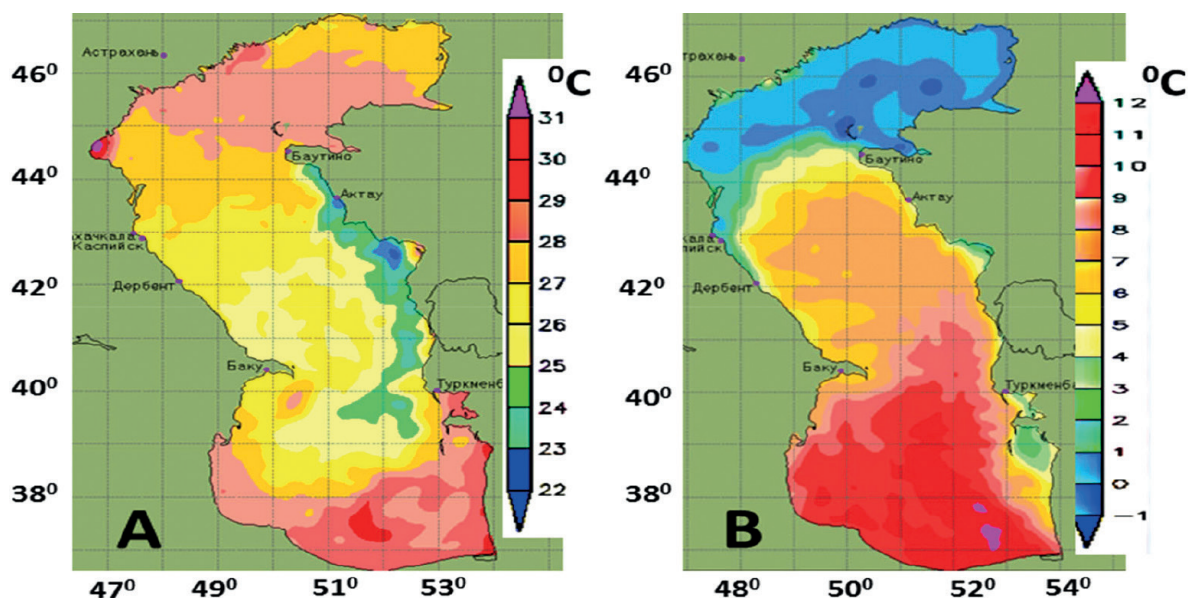


Рис. 1. Температура поверхности Каспийского моря (°C): А – в августе; В – в феврале 2023 г., по данным Росгидромет.

в Среднем и 700–800 м в Южном Каспии, с максимальной глубиной в Южном Каспии 1025 м. Средняя глубина моря составляет 208 м. Каспийское море вытянуто в меридиональном направлении и расположено в разных климатических зонах: северная часть в зоне континентального климата, средняя – умеренного, южная – субтропического. На бассейн воздействуют холодные арктические воздушные массы с севера, тёплый и сухой континентальный воздух – с востока и тёплый и влажный воздух – с запада. Температура воды наиболее изменчива зимой и колеблется от $-1-0,5$ °C у кромки ледяного покрова в Северном Каспии до $11-13$ °C в Южном Каспии (рис. 1, В). Летом средняя температура поверхности моря составляет около $25-27$ °C с максимумом в августе (рис. 1, А). С 2010 г. в связи глобальным потеплением температура воды в Южном Каспии начала увеличиваться, и *M. leidy* стал распространяться в Средний и Северный Каспий раньше, достигнув больших значений численности и биомассы [Kazmin, Shiganova, 2024; Roohi et al., 2022]. Сезонный термоклин образуется весной и полностью формируется к августу. Обычно он расположен на глубине 20–30 м в Среднем и 30–40 м в Южном Каспии. В конце ноября с сезонным похолоданием термоклин исчезает [Kosarev, 2006].

Наибольшие колебания солёности, как зимой, так и летом наблюдаются в Северном

Каспии: от 0,1‰ в дельтах рек Волга и Урал до $10-11$ ‰ на границе Северного и Среднего Каспия (рис. 2).

В Среднем и Южном Каспии солёность колеблется в пределах $12,6-13$ ‰. Изменчивость поступления пресных вод в море (речной сток и осадки) вызывает колебания уровня воды, которые в основном проявляются в Северном Каспии. В Среднем и Южном Каспии, где собственный объём морской воды значительно превышает речной сток, изменения уровня минимальны [Kosarev, 2006].

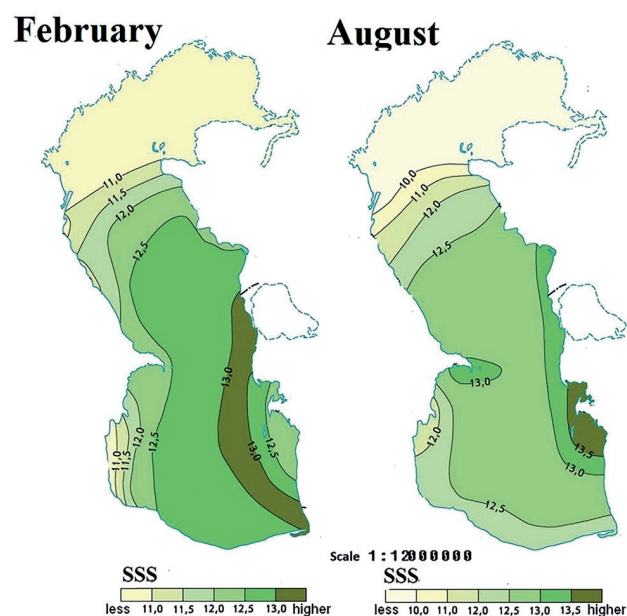


Рис. 2. Среднегодовое солёность воды в поверхностном слое Каспийского моря (СПМ, ‰): А – зимой; В – летом.

Материалы и методы

Экспедиционные работы проводились в северо-западной части Каспийского моря Южным научным центром РАН (ЮНЦ РАН) и Институтом океанологии им. П.П. Ширшова РАН (ИО РАН) с борта судна «Денеб» ЮНЦ РАН в ноябре 2020 г., августе 2021 г., августе-сентябре 2022 г. и сентябре-октябре 2023 г. Во всех рейсах стандартный отбор проб планктонными сетями сочетался с исследованиями подводной телеметрической системой, [Камакин и др., 2004; Ушивцев и др., 2022].

Телеметрия желетелых видов выполнялась на тех же станциях, где отбирались пробы макропланктона сетью. Основная цель телеметрии заключалась в изучении вертикального распространения макропланктона в столбе воды. Сочетание стандартных методов (сбор проб планктонными сетями) с инновационным методом (подводная телеметрия) позволило получить новые данные об изучаемых видах и состоянии экосистемы.

Отбор проб макропланктона проводили вертикальными ловами от дна до поверхности с помощью планктонной конусной сети ИКС-50 (газ № 15) с диаметром входного отверстия 80 см. На каждой станции проводили 2–3 лова, результаты которых усредняли. Уловистость сети принималась равной 100%. Биомассу пробы измеряли объёмным методом и пересчитывали на кубический метр. Размер особей измеряли линейкой с точностью до 1 мм. Параметры среды (температура, солёность, глубина, прозрачность) определяли с помощью гидрологических зондов STD 48 и AR-5000.

Одновременно с отбором проб макропланктона сетью проводили наблюдения за видовым, размерным составом, численностью и вертикальным распространением макропланктона в толще воды с помощью подводной телеметрии [Ушивцев и др., 2023].

Идентифицированные особи гребневиков (*M. leidyi*, *B. ovata*) как в пробах, взятых сетью, так и по телеметрии разделяли на 3 размерные группы: мелкие – 1–5 мм; средние – 6–8 мм; крупные – 9 мм и более. Наблюдения проводили в светлое и тёмное время суток. Кроме вертикального распределения желе-

тельных организмов, на видеозаписях в формате 4К (3840 пикселей по горизонтали и 2160 пикселей по вертикали, всего 8,3 млн пикселей) в толще воды удавалось различать скопления зоопланктона и визуально с помощью аппарата оценивать их численность, что давало важную дополнительную информацию.

Кроме того, с использованием телеметрии на фиксированных станциях (обозначены жёлтыми треугольниками на картах) проводили подводные наблюдения за состоянием ихтиофауны. Метод основан на наблюдении положительных фотореакций рыб [Никоноров, 1963]. Для этих наблюдений на платформе устанавливали 4-метровую штангу с закреплённой на конце лампой накаливания мощностью 500 Вт. Платформу погружали в придонный слой воды, включали источник света и в течение 2-часовой экспозиции вели наблюдения и видеозапись за динамикой формирования скоплений, за видовым составом, численностью и поведением рыб в световой зоне. Работу проводили в тёмное время суток.

Результаты исследований

Экспедиция 2020 г.

Первая экспедиция состоялась 09 ноября 2020 г. в период, близкий к окончанию вегетационного сезона. Исследования начались с северных станций района наблюдений. В ходе продвижения на юг, в районе Махачкалы, в сетных пробах впервые был обнаружен гребневик *B. ovata* [Саяпин и др., 2021]. Присутствие нового вида в пробах наблюдали и на других станциях в южном направлении (рис. 3). Средняя численность *M. leidyi* по району составила 13 экз/м³, биомасса 1,91 г/м³. Средняя численность *B. Ovata* – 9 экз/м³, биомасса 0,61 г/м³ (табл. 1). На станциях, где в пробах встречались оба вида гребневиков, численность *M. leidyi* существенно снижалась, что могло свидетельствовать о его поедании *B. ovata* (см. табл. 1).

Экспедиция 2021 г.

В 2021 г. экспедицию провели в начале августа. Гребневик *M. leidyi* был обнаружен на 15 станциях (рис. 4; табл. 2). Обнаружить *B. ovata* в период проведения работ не уда-

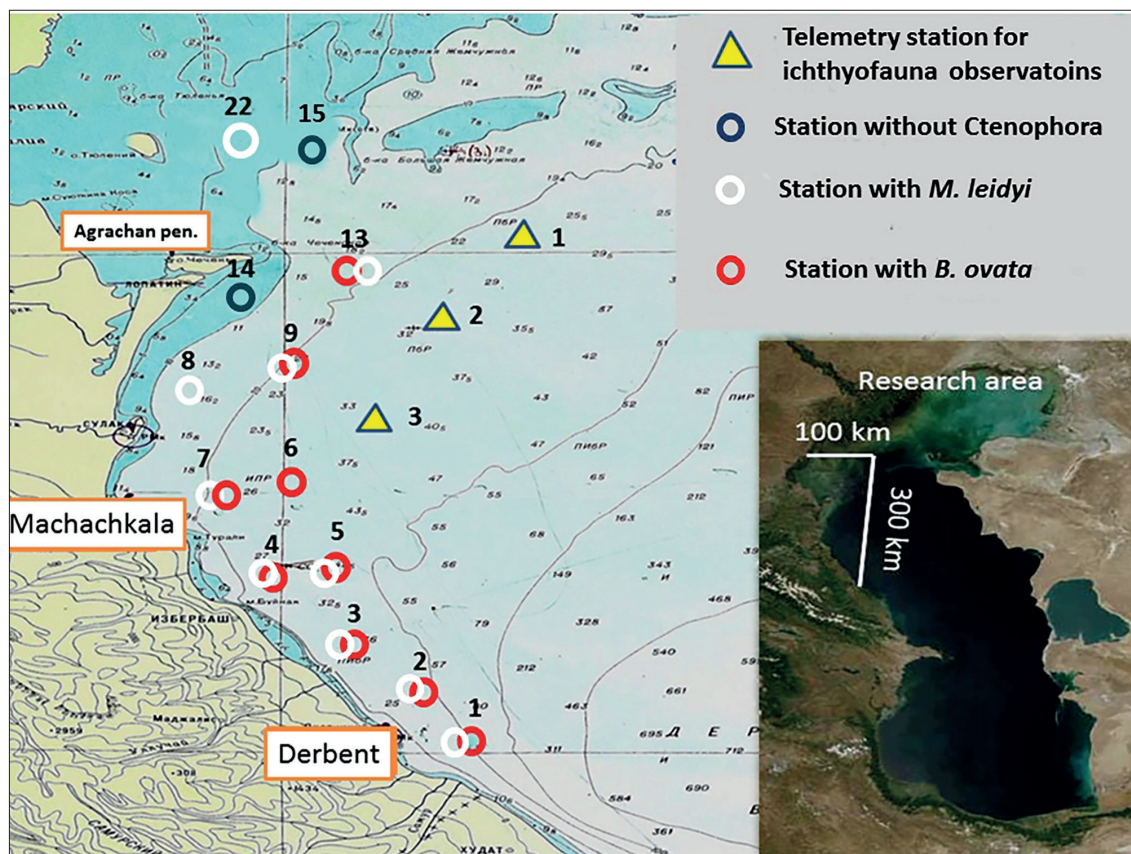


Рис. 3. Район работ и расположение станций в ноябре 2020 г.

лось. Предположительно отсутствие *B. ovata* было связано с более поздними сроками его сезонной миграции в северную часть моря [Roohi et al., 2022]. Средняя биомасса

M. leidy по району составила 6,01 г/м³, что в 3 раза превысило биомассу, наблюдающуюся в присутствии *B. ovata* в 2020 г. (см. рис. 4; табл. 2).

Таблица 1. Размерный состав и биомасса гребневиков в пробах, взятых планктонной сетью в районе исследований в ноябре 2020 г.

№ станции	<i>M. leidy</i>			<i>B. ovata</i>		
	Численность экз/м ³	Биомасса, г/м ³	Длина, мм	Численность экз/м ³	Биомасса, г/м ³	Длина, мм
1	2	>0,01	1–3	10	0,52	5–20
2	3	>0,01	1–3	9	0,31	2–20
3	9	0,26	1–5	11	0,39	3–20
4	18	2,0	1–10	6	0,28	7–20
5	2	>0,01	3–5	12	0,56	5–20
6	–	–	–	9	0,57	5–20
7	42	15,7	1–7	–	–	–
8	24	2,73	1–7	–	–	–
9	12	0,60	1–5	15	1,73	3–25
13	12	3,4	3–7	7	0,54	5–20
14	–	–	–	–	–	–
15	–	–	–	–	–	–
22	7	0,18	3–5	–	–	–
Средние значения	13	1,91	–	9	0,61	–

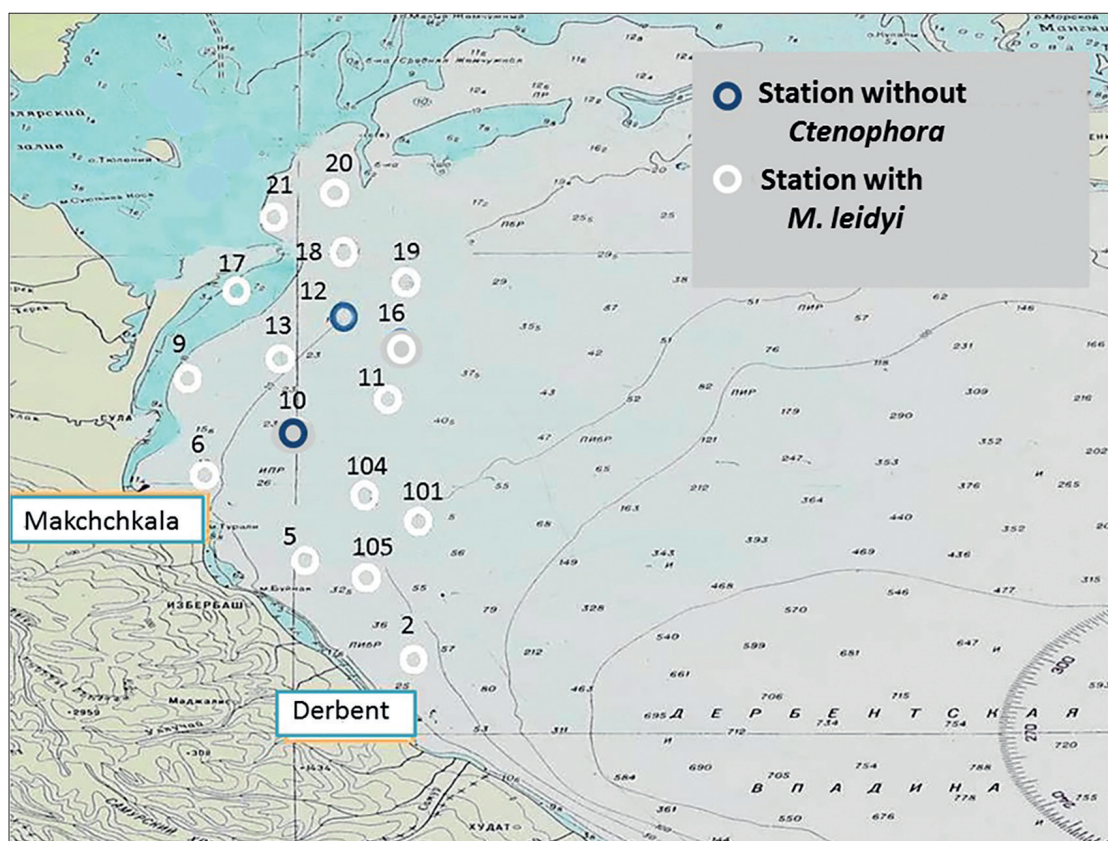


Рис. 4. Район работ и расположение станций в августе 2021 г.

Таблица 2. Биомасса и размерный состав особей гребневика *M. leidy* в пробах, взятых планктонной сетью в августе 2021 г.

№ станции	Численность экз/м ³	Биомасса г/м ³	Диапазон длины <i>M. leidy</i> , мм	Преобладающая длина <i>M. leidy</i> , мм
2	6	0,52	1–7	1–3
5	2	>0,01		
6	15	4,8	1–12	5–8
9	11	18,57	1–25	5–7
10	0	–	–	
11	7	0,52	1–5	1–3
13	14	10,4	1–15	3–5
16	17	5,0	1–15	5–7
17	8	14,55	1–25	7–9
18	9	1,33	1–8	3–5
20	13	5,0	1–15	3–5
21	53	6,73	1–7	2–5
101	2	>0,01		
104	5	0,5	1–8	3–5
105	4	0,24	1–7	3–5
Средние значения	12	6,01		

Экспедиция 2022 г.

В 2022 г. экспедиция была проведена в начале сентября. В результате удалось изучить динамику сезонного проникновения

V. ovata в северо-западную часть моря. Установлено, что граница его распространения находилась в южной части района исследований (рис. 5).

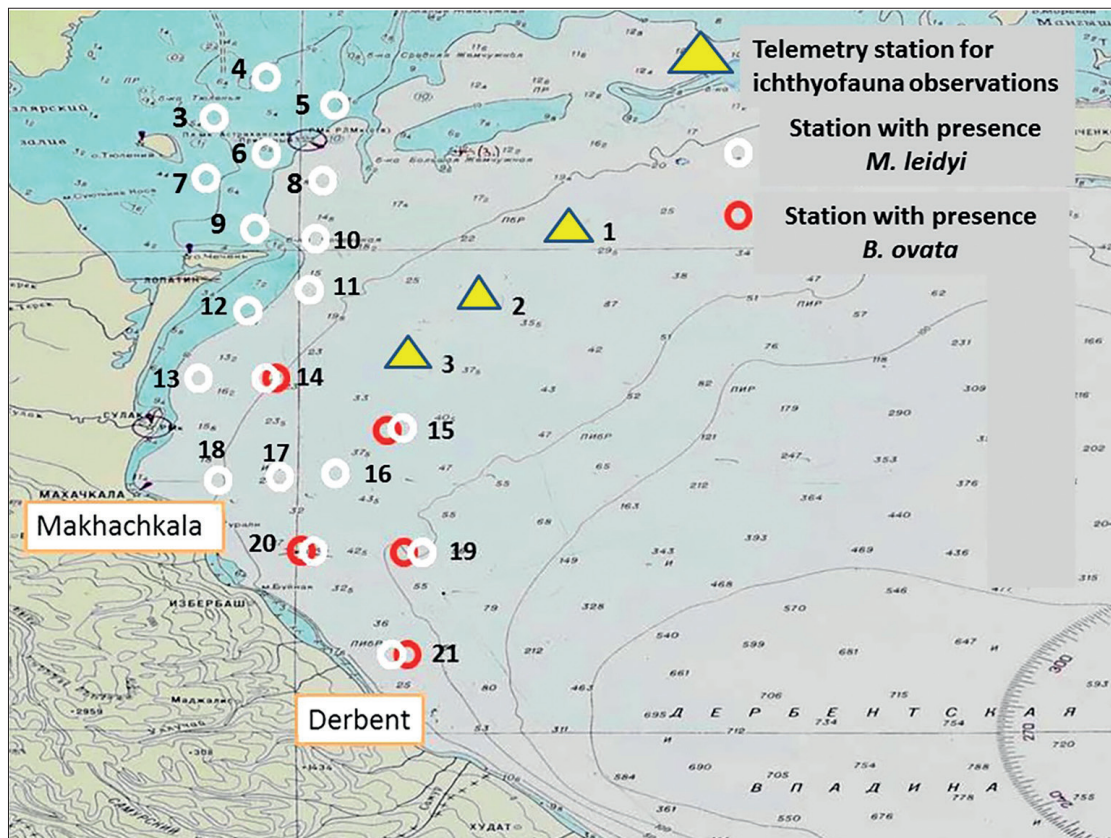


Рис. 5. Район работ и расположение станций в сентябре 2022 г.

Сбор материалов исследований начали с северных станций. В пробах присутствовал только *M. leidy*. Его популяция достигала высокой численности (до 50 экз/м³), что соответствует пику его размножения в августе-сентябре при температуре воды 25°C, о чём свидетельствовало преобладание личинок в пробах до 92% (табл. 3).

Первые единичные экземпляры *B. ovata*, представленные в основном молодью, были обнаружены при значительном продвижении на юг в воды Среднего Каспия (см. рис. 5, ст. 14). Юго-восточнее (ст. 15, 19) количество и размерный состав обнаруженных особей *B. ovata* свидетельствовали о присутствии полноценной разновозрастной популяции с наличием личинок, ювенильных и взрослых особей. Размерный состав варьировал в пределах 1–32 мм с преобладанием личинок размером 1–3 мм, что свидетельствовало о происходящем размножении. Численность *M. leidy* на станциях с присутствием *B. ovata* была существенно ниже, вероятно, из-за выедания его *B. ovata* (см. табл. 3 и 4; рис. 6). В целом за счёт большей площади распространения по району средняя

биомасса *M. leidy* была сравнительно высокой и составляла 7,8 г/м³.

О том, что *B. ovata* относительно быстро подавляет *M. leidy*, свидетельствуют наблюдения на станциях 15, 19, 21, расположенных по пути миграции *B. ovata* с юга на север. Данные сетных и телеметрических проб на этих станциях показывают устойчивый тренд снижения численности *M. leidy*. Простой расчёт показывает, что при средней скорости течения 1 км/ч и расстоянии между конечными станциями (15–21) 130 км *B. ovata* преодолевает за пять с половиной (5,5) суток. На стан-

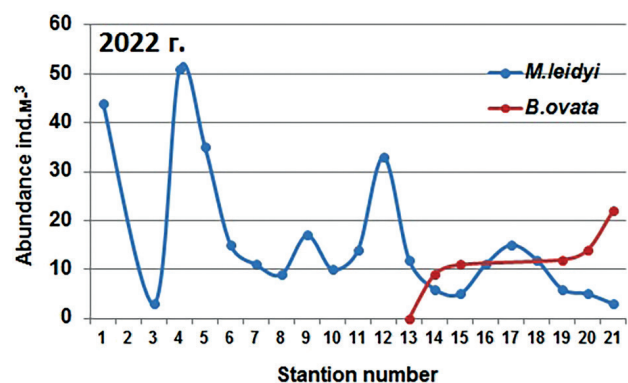


Рис. 6. Динамика численности гребневикулов *M. leidy* (синяя линия) и *B. ovata* (красная линия) в районе работ в 2022 г., по данным проб планктонной сети.

Таблица 3. Биомасса и размерный состав *M. leidyi* и *B. ovata* в пробах, взятых планктонной сетью в сентябре 2022 г.

№ стан- ции	<i>M. leidyi</i>			<i>B. ovata</i>		
	Биомасса, г/м ³	Длина, мм		Биомасса, г/м ³	Длина, мм	
		Диапазон, мм	Доминирующие особи, %		Диапазон, мм	Доминирующие особи, %
1	7,46	1–7	3–5 (80)			
2	20,73	1–10	3–5 (76)			
3	<0,001	1–4	1–2 (75)			
4	33,6	3–15	5–7 (78)			
5	32,57	2–30	2–5 (92)			
6	10,8	2–20	2–5 (85)			
7	8,25	2–20	2–5 (90)			
8	6,11	2–22	2–5 (83)			
9	6,00	1–22	1–3 (81)			
10	8,42	1–28	1–2 (92)			
11	11,5	2–40	2–5 (86)			
12	29,75	2–22	2–4 (77)			
13	7,80	2–50	2–5 (85)			
14	4,45	2–45	2–5 (70)	<0,001	1–5	1 (85)
15	3,87	6–36	8–12 (63)	<0,001	1–10	3–6 (83,3)
16	13,8	6–24	8–14 (82)			
17	6,64	1–30	1–3 (81)			
18	7,42	1–30	1–3 (72)			
19	0,014	2–20	2–6 (57)	0,014	1–18	1–8 (84)
20	0,003	1–2	1–2 (57)	0,073	1–20	1–3 (70)
21	0,005	12–22		0,25	1–22	1–3 (72)
Средние значения	10,1			0,068		

Таблица 4. Численность и размеры (длина тела) гребневику в столбе воды, по данным телеметрии в сентябре 2022 г.

№ станции	<i>Mnemiopsis leidyi</i> , мм				<i>Beroe ovata</i> , мм			
	Длина, мм				Длина, мм			
	1-3	4-5	6 и >	Всего особей	1-3	4-5	6 и >	Всего особей
	Число особей				Число особей			
8	22	35	19	76				
9	25	39	17	81				
10	39	47	26	112				
11	60	64	55	179				
12	134	110	79	323				
13	69	64	45	178				
14	103	105	52	260	8	12	9	29
15	5	15	21	41	57	90	45	192
19		3	10	13	10	13	6	29
21	5	6	21	32	6	7	4	17

ции 15 в начальной точке миграции биомасса *M. leidyi* составляла 3,87 г/м³, на станции 19 в 50 км южнее – 0,014 г/м³ и на южной станции

21 – 0,005 г/м³ (см. рис. 6; табл. 3). Таким образом, за 130 часов биомасса *M. leidyi* в этом районе снизилась в 774 раза.

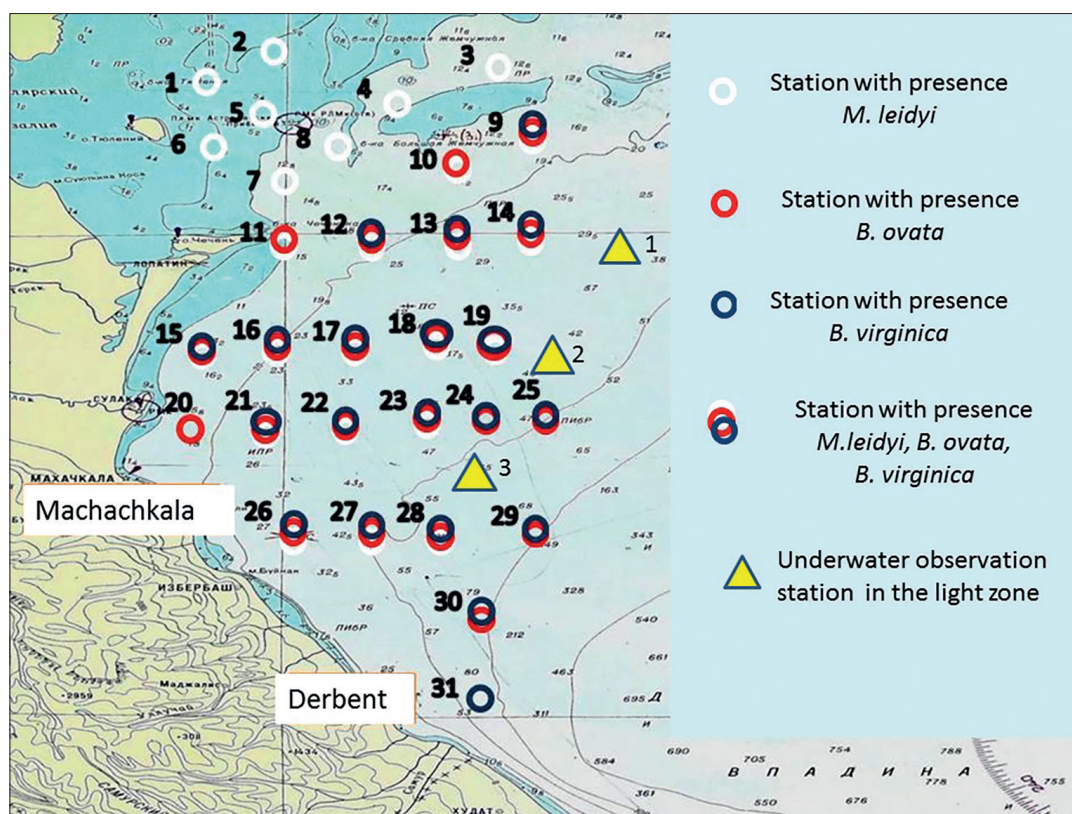


Рис. 7. Район работ и расположение станций в сентябре-октябре 2023 г.

Экспедиция 2023 г.

В 2023 г. исследования провели в конце сентября – начале октября (рис. 7).

Начало экспедиции состоялось 25 сентября с северных станций. В распресненной зоне с солёностью 3‰ на станциях 1–3 был обнаружен только *M. leidy* с численностью 8–15 экз/м³ и биомассой 3–9 мг/м³, что свидетельствует о том, что это были личинки (см. рис. 7, 8; табл. 5). Южнее, в водах с солёностью 4–6‰, обнаружены наиболее многочисленные скопления *M. leidy*, достигавшие численности 30 экз/м³ (ст. 4–8, см. табл. 5; рис. 8).

Далее на юг солёность воды увеличилась до 8–10‰, и в пробах вместе с появлением *B. ovata* стали отмечать существенное увеличение численности медузы *B. virginica*, в связи с чем медузу тоже включили в состав изучаемых объектов. В составе проб последующих станций уже присутствовали все виды желетелых. С появлением в пробах *B. ovata* численность и биомасса *M. leidy*, представленного в основном личинками, значительно упала (см. рис. 8; табл. 5). С продвижением на юг, на фоне резких колебаний, численность *M. leidy* продолжала уменьшаться, и на последних станциях (27–31), на фоне роста чис-

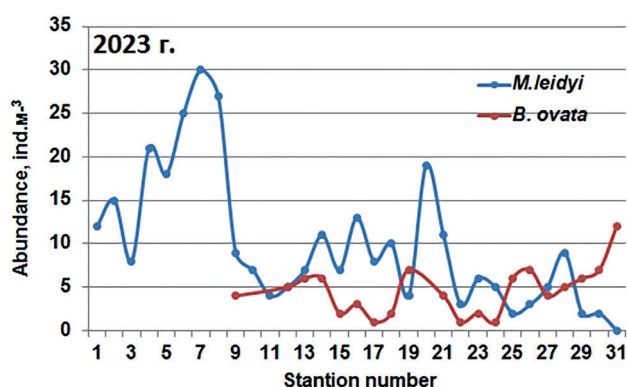


Рис. 8. Динамика численности гребневиков *M. leidy* (синяя линия) и *B. ovata* (красная линия) в районе работ в 2023 г., по данным проб планктонной сети.

ла *B. ovata*, *M. leidy* не был обнаружен (см. рис. 8, табл. 5).

Особенностью состояния популяций в 2023 г. был факт отсутствия в пробах на всех станциях взрослых особей как *M. leidy*, так и *B. ovata*. В пробах были личинки и ювенильные особи обоих видов размером 1–5 мм.

Медуза *B. virginica* встречалась повсеместно в водах с солёностью более 8–9‰. Наиболее плотные её скопления обнаружены в районе Махачкалы и южнее, вплоть до Дербента. Южнее Дербента в пробах присутствовала только медуза (см. рис. 7; табл. 5).

Таблица 5. Размерный состав и биомасса желтелых в пробах, взятых планктонной сетью в сентябре 2023 г.

№ станции	<i>Mnemiopsis leidy</i>			<i>Beroe ovata</i>			<i>Blackfordia virginica</i>		
	Биомасса, г/м ³	Длина, мм		Биомасса, г/м ³	Длина, мм		Биомасса, г/м ³	Длина, мм	
		Диапазон, мм	Доминирующие, %		Диапазон, мм	Доминирующие, %		Диапазон, мм	Доминирующие, %
1	1,3	3–5	3 (80)						
2	3,2	2–3	2 (60)						
3	2,4	2–9	2–3 (90)						
4	9,7	3–5	3 (70)						
5	6,4	2–6	3 (70)						
6	9,1	2–3	2 (70)						
7	12,4	2–10	2–3 (90)						
8	16,9	2–15	3–4 (60)						
9	0,02	2–3	2 (90)	0,006	1–3	2 (90)	0,4	2–3	2 (90)
10	0,01	1–3	2 (90)	0,004	1–3	2 (90)			
11	0,009	1		0,007	1–4	2 (80)			
12	0,003	1–3	3 (60)	0,01	1–5	2 (60)	0,9	2–6	2 (90)
13	0,001	1–4	2 (70)	0,03	1–8	3 (60)	1,1	4–5	4 (90)
14	0,03	2–4	2 (70)	0,001	1		1,7	4–6	6 (90)
15	0,12	2–9	4 (60)	0,001	1		0,03	2	2 (90)
16	0,09	2–11	4 (60)	0,004	1–4	1 (90)	0,07	2–5	2 (90)
17	2,7	3–15	5 (60)	0,002	1		0,01	1	
18	1,8	3–12	5 (70)	0,05	1–7	3 (60)	0,14	3	
19	0,001	1		0,08	1–9	3 (70)	2,5	5–6	5 (80)
20	9,5	5–15	5 (60)	0,004	1–8	1 (90)			
21	1,6	3–5	3 (90)	0,06	1–5	3 (70)	0,05	3–4	3 (90)
22	0,003	3		0,02	1–3	3 (60)	0,005	1	
23	0,007	2–3	2 (60)	0,008	2–3	3 (70)	0,01	1	
24	0,005	2–3	2 (70)	0,04	2–7	3 (60)	0,14	5	
25	0,001	2		0,001	2		1,2	5–9	5 (70)
26	0,003	2		0,001	2		1,7	5–9	5 (60)
27	0,005	2		0,03	3–5	3 (70)	0,3	3–5	5 (80)
28	0,04	3–9	5 (60)	0,009	2–4	2 (80)	0,8	5–7	5 (70)
29	0,001	2		0,01	3–5	5 (60)	1,1	5–7	5 (70)
30	0,001	2		0,001	1		1,6	5–9	5 (60)
31							2,3	5–9	5 (70)
Средние значения	2,58			0,018			0,71		

Обсуждение материалов исследований

Влияние температуры воды

В Чёрном море *B. ovata* обитает уже почти 25 лет [Шиганова, 2009]. Сравнение зимней температуры воды в Чёрном и Каспийском море показывает, что в последнем термические условия для обитания *B. ovata* зимой благоприятны только в Южном Каспии (рис. 9).

С другой стороны, наблюдения с 2008 г. свидетельствуют о том, что численность *M. leidy* в Южном Каспии снижается из-за повышения температуры воды до 30°C, это превышает температурный предел для его размножения. В то же время в Среднем и Северном Каспии численность *M. leidy* увеличивается из-за более раннего прогрева воды до температуры, благоприятной для размножения. В результа-

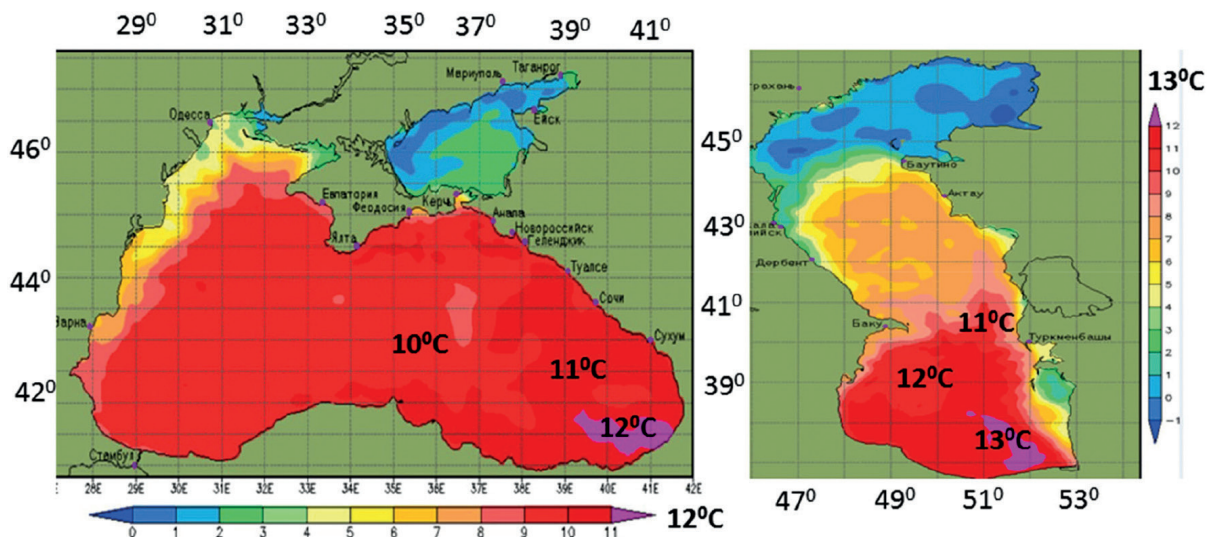


Рис. 9. Температура воды в Чёрном и Каспийском морях 3 февраля 2023 г., по данным Росгидромет.

те *M. leidyi* достигает Среднего и Северного Каспия в июле, а *B. ovata* – в конце августа – начале сентября [Шиганова, 2009; Shiganova et al., 2023a].

В Каспийском море в тёплое время года при наличии сезонного термоклина *B. ovata* обитает в однородном слое с температурой 25°C и выше, в зону термоклина и ниже не опускается. В Южном Каспии во время осеннего похолодания его кормовой объект (*M. leidyi*) опускается в зону зимовки («ре-фуги») с температурой ниже 10 °С, куда теплолюбивый *B. ovata* проникнуть не может. По данным КаспНИРХ, в зимний период *M. leidyi* был обнаружен в Южном Каспии на глубине порядка 100 м в слое воды с температурой 7,4 °С и в Среднем Каспии при температуре 5,3 °С [Камакин и др., 2014, 2018]. Таким образом, эвритермный *M. leidyi* обладает существенным экологическим преимуществом над stenотермным *B. ovata*.

Подобное поведение гребневиков наблюдали в ходе телеметрических исследований в сентябре 2022 г. (рис. 10). В районе исследований вертикальная структура характеризовалась выраженным термоклином на глубине 19–20 м. В отсутствие *B. ovata* вертикальное распространение *M. leidyi* ограничивалось горизонтом термоклина. На станциях 14, 15 и 19 в составе макропланктона стал появляться *B. ovata* (см. рис. 5), при этом *M. leidyi* начал образовывать скопления под термоклином в слое воды с температурой 10–12 °С, куда

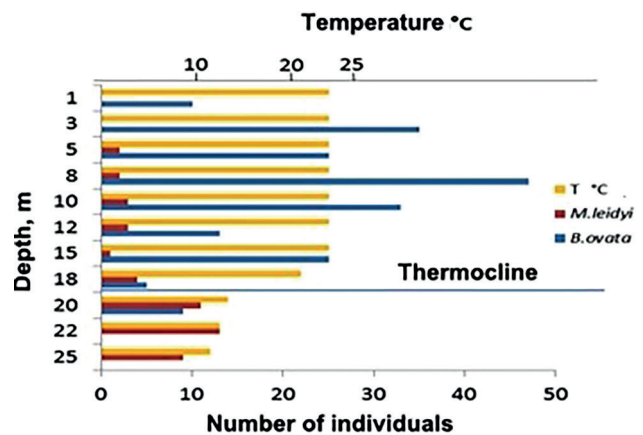


Рис. 10. Вертикальное распределение численности *M. leidyi* и *B. ovata* на станции 15, по данным телеметрии. Представлено число особей гребневиков на 11 горизонтах от поверхности до глубины 25 м в температурном диапазоне 24–11 °С в сентябре 2022 г. Причем *B. ovata* был встречен в значительных количествах от поверхности до термоклина, тогда как *M. leidyi* был в основном обнаружен под термоклином.

B. ovata не заходил. На рис. 10 в качестве примера показан вертикальный профиль распределения численности *M. leidyi* и *B. ovata*, полученный по телеметрическим измерениям на станции 15 в ходе экспедиции 2022 г.

Влияние солёности воды

Исследования меридионального распространения *B. ovata* в связи с изменением солёности воды показали следующие результаты. Наблюдения в ноябре 2020 г. проводили на последних стадиях вегетационного периода. К этому времени сезонное распространение желетелых видов достигает своих северных

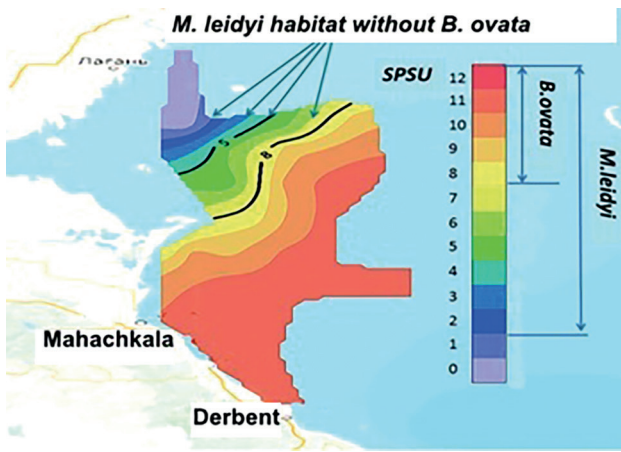


Рис. 11. Распределение солёности воды и зоны обитания гребневиков в районе исследований в сентябре 2022 г.

границ. Распространение *B. ovata* ограничивалось районом с солёностью 6,83‰ [Саяпин и др., 2021]. Состояние особей в пробах с такой солёностью показало низкую активность гребневиков. В октябре 2023 г. распространение *B. ovata* ограничивалось водами с солёностью 8‰ (рис. 11). Состояние особей в пробах показало нормальную активность. По результатам исследований можно предположить, что физиологический предел солёно-

сти для жизнедеятельности *B. ovata* в Каспии находится в пределах 7–8‰.

В октябре 2023 г. наблюдения показали, что *M. leidy* все еще встречается при солёности 3–4‰ в Северном Каспии. Визуальные наблюдения за поведением гребневиков в пробах показали, что все особи были активны и находились в хорошем физиологическом состоянии. Этот факт может свидетельствовать о том, что *M. leidy* является эврибионтным видом по отношению не только к температуре, но и к солёности воды [Ушивцев и др., 2022, 2023]. Северная граница распространения *M. leidy* ограничивалась водами с солёностью 2–3‰, тогда как *B. ovata* начинает встречаться при солёности 7–8‰ и выше (см. рис. 11).

Изменения в составе планктонных сообществ

В составе желетелого макропланктона в 2023 г. среди гребневиков существенно увеличилась доля медузы *Blackfordia virginica* Mayer, 1910 – давнего вселенца, впервые обнаруженного в южном Каспии в 1959 г. [Лог-

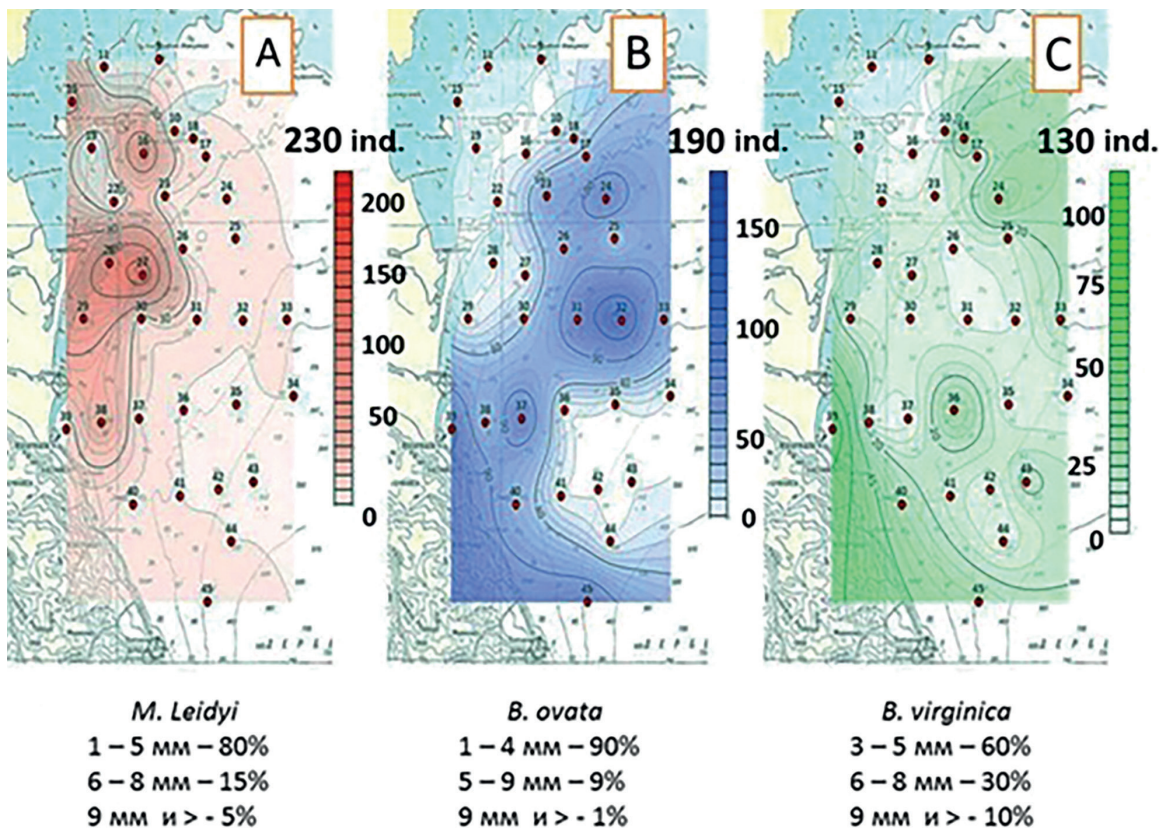


Рис. 12. Распределение численности (экз.), размерного состава (мм) и доли размерных групп (%) желетелых видов в сентябре-октябре 2023 г., по данным измерений телеметрическим комплексом.

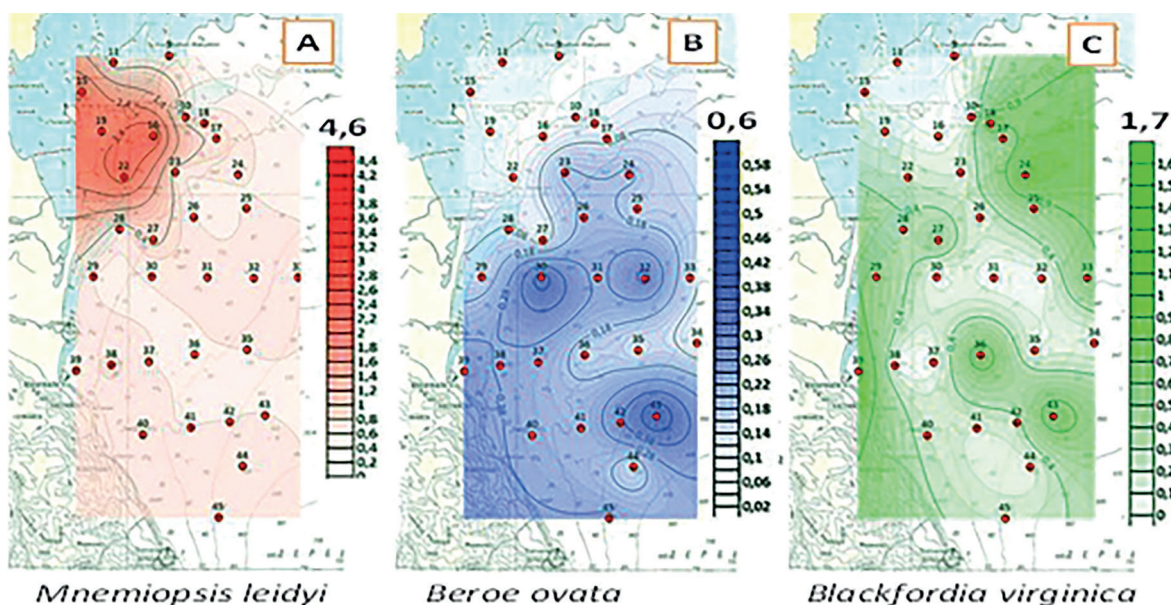


Рис. 13. Распределение биомассы желтелых видов (г/м^3) в сентябре-октябре 2023 г., по данным сборов планктонной сетью.

виненко, 1959]. Распространение в районе исследований численности всех трёх видов желтелых, по данным телеметрии, представлены на рис. 12, и распределение биомассы, и по данным ловов сетью на рис. 13.

Очевидно, что наиболее чувствительными организмами-индикаторами снижения экологического пресса *M. leidyi* могут быть виды, занимающие общую экологическую нишу. Одним из таких видов оказалась зоопланктонная медуза *B. virginica*. Ретроспективный анализ видеоматериалов телеметрии показал, что с ноября 2020 г. по октябрь 2023 г. численность *B. virginica* возросла в 26 раз (рис. 14).

Рисунки 12, А, В и 13, А, В указывают на взаимосвязь между гребневиками *M. leidyi* и

B. ovata. В районах, где отсутствует *B. ovata*, наблюдается более высокая концентрация *M. leidyi*, и наоборот. Однако между *B. ovata* и *B. virginica* подобной взаимосвязи не наблюдается (см. рис. 12, В, С и 13, В, С). На основании этого факта можно предполагать, что *B. virginica* не входит в спектр питания *B. ovata* в Каспийском море.

Численность и видовой состав ихтиофауны

От вселения *M. leidyi* в первую очередь пострадали пищевые конкуренты рыбы-зоопланктофаги. С 2000–2001 гг. в связи распространением *M. leidyi* по всему Каспию произошло катастрофическое сокращение уловов анчоу-

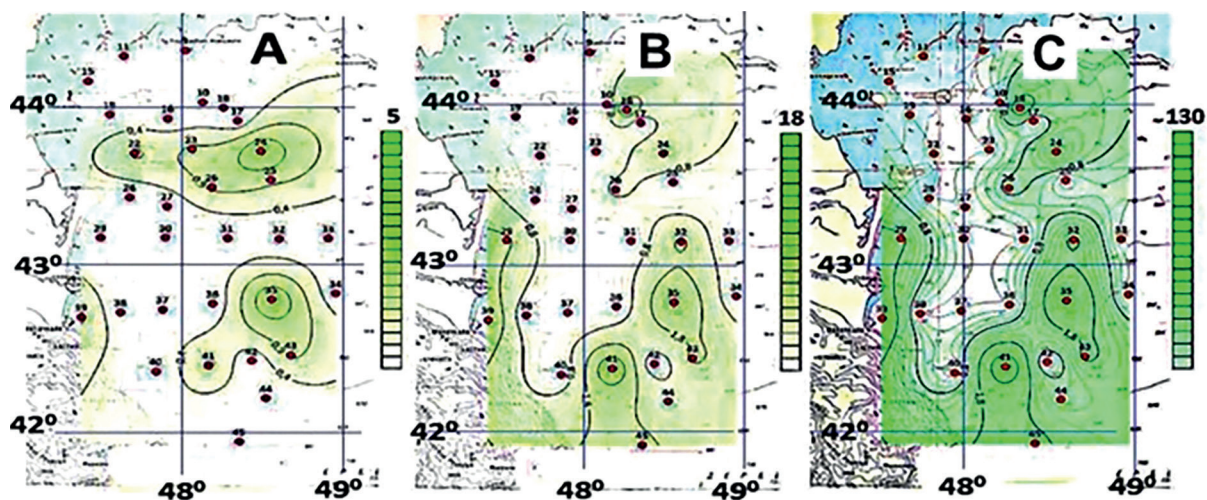


Рис. 14. Численность *B. virginica* (экз/м^3): А – 2020 г.; В – в 2022 г.; С – в 2023 г., по данным телеметрии.

Таблица 6. Видовой состав, численность и динамика образования скоплений рыб в зоне подводного источника света

Видовой состав рыб	Экспозиция, мин	Количество особей								
		Ноябрь 2020 г.			Октябрь 2022 г.			Октябрь 2023 г.		
		Ст.1	Ст.2	Ст.3	Ст.1	Ст.2	Ст.3	Ст.1	Ст. 2	Ст.3
<i>Clupeonella caspia</i> (Svetovidov, 1941)	10	0	3	1	6	14	3	60	55	75
	30	17	24	9	26	49	150	150	500	650
	60	40	32	70	70	105	230	850	1000 и >	1000 и >
	90	70	40	85	560	350	300	2500	3000 и >	5000 и >
	120	190	120	97	700	400	320	6000	10000 и >	10000 и >
<i>Clupeonella engrauliformis</i> (Borodin, 1904)	10	–	–	–	–	–	–	7	0	15
	30	–	–	–	–	–	–	12	6	40 и >
	60	–	–	–	–	–	–	30	50	150 и >
	90	–	–	–	–	–	–	50	70	300 и >
	120	–	–	–	–	–	–	50	90	600 и >
<i>Alosa caspia</i> (Eichwald, 1838)	10	0	0	0	0	0	0	2	3	0
	30	2	1	3	1	0	2	17	12	23
	60	1	3	2	0	0	1	11	15	11
	90	0	4	6	3	1	1	2	7	9
	120	2	2	1	2	1	2	3	4	5
<i>Atherina boyeri</i> Risso, 1810	10	0	0	0	0	3	4	5	2	16
	30	4	0	0	4	9	3	35	8	45
	60	12	3	1	5	3	5	50	60	34
	90	15	8	4	8	11	6	60	60	30
	120	21	8	12	23	8	9	60	60	65
<i>Gobiidae</i> Cuvier, 1816	10	0	0	0	0	3	0	3	1	2
	30	4	3	1	3	5	2	1	4	6
	60	5	9	7	5	6	2	4	9	11
	90	5	11	4	9	11	6	9	7	13
	120	8	14	10	11	9	8	13	9	18

совидной кильки *Clupea engrauliformis*. Одна из причин состоит в том, что это тепловодный вид и период ее нереста и развития совпадает с размножением и развитием *M. leidy*, это способствует высокому уровню конкуренции за пищу между *M. leidy* и взрослыми особями и личинками анчоусовидной кильки. Кроме того, поскольку эмбриональное и постэмбриональное развитие анчоусовидной кильки происходит в поверхностном слое, её яйца и мелкие личинки непосредственно потребляются *M. leidy* [Paritsky and Razinkov, 2014].

Запасы большеглазой кильки *Clupea grimmii* также пострадали от *M. leidy* на всех стадиях, включая яйца, личинок, молодь и взрослых особей. Его личинки и молодь живут в верхнем слое и питаются зоопланктоном, численность которых значительно со-

кратилась из-за конкуренции и хищничества *M. leidy* на их яйца и личинок [Paritsky and Razinkov, 2014].

Обыкновенная килька *Clupea caspia* пострадала меньше остальных, поскольку она способна мигрировать в солоноватые и даже пресноводные воды Северного Каспия и питаться солоноватоводным и пресноводным планктоном [Roohi et al., 2010; Забралиева и др., 2006]. В результате килька обыкновенная стала составлять основную часть уловов в Каспии. В целом ее доля в российских уловах составила 67%, анчоусовидной кильки – 32,7%, большеглазой – всего 0,8% [Paritsky and Razinkov, 2014]. Обыкновенная килька стала самым распространённым видом в Каспии, о чём свидетельствуют объёмы вылова в России и Иране.

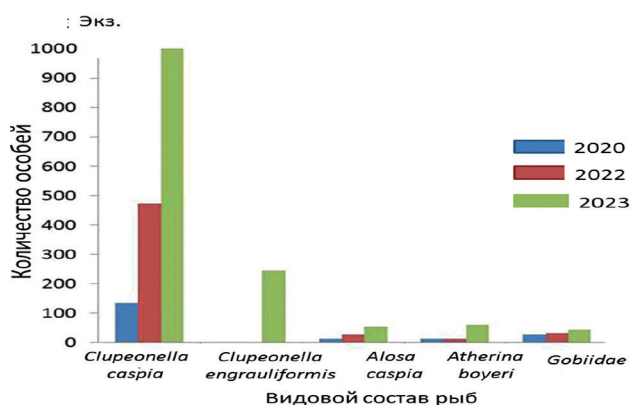


Рис. 15. Численность и видовой состав ихтиофауны в районе исследований на стационарных точках телеметрических наблюдений в 2020, 2022 и 2023 гг.

Результаты мониторинга ихтиофауны на постоянных точках наблюдений, проводившегося с помощью телеметрического комплекса в 2020, 2022 и 2023 гг., представлены в табл. 6 и на рис. 15.

Из пяти видов рыб, обнаруженных в районе наблюдений, наиболее многочисленной была килька обыкновенная *Clupeonella caspia* (Svetovidov, 1941). В наблюдениях 2023 г. в составе скопления появилась килька анчоусовидная *Clupeonella engrauliformis* (Borodin, 1904) (см. рис. 15). Эти виды характеризуются устойчивыми положительными фотореакциями [Никонов, 1963], что позволяет в течение экспозиции в режиме онлайн наблюдать за динамикой образования их скоплений, увеличением численности, за размерным составом и поведением. Различать эти виды в составе скопления позволяют их морфологические признаки и поведенческие реакции. Так, *C. caspia* в зоне света занимала световое поле определённой освещённости, граница которого начинается на удалении 1–1,5 м от источника света. Кроме того, она чутко реагировала на внешние раздражители (шумы, появление хищников в зоне света) и уходила из светового поля. *C. engrauliformis* демонстрировала устойчивый фототаксис, выражающийся в поведении: круговые движения вокруг лампы, замирание, вращение вокруг оси тела. Этот вид килек концентрировался в непосредственной близости от источника света и не реагировал на внешние раздражители. Поэтому при появлении в зоне света хищника (сельдь, тюлень, осётр, белуга) ско-

пление *C. caspia* рассыпалось, и у источника света оставалась только *C. engrauliformis*, что позволяло получать о ней репрезентативную информацию.

Результаты наблюдений на трёх станциях показали, что в ноябре 2020 г. при температуре воды 15–16 °С в зоне света к концу экспозиции (120 мин) образовывалось скопление килек *C. caspia* со средней численностью до 130 экз. При этом активность рыб была крайне низкой. В составе скопления в небольшом количестве присутствовали также атерина *Atherina boyeri* и вблизи дна – бычки *Gobiidae*.

В октябре 2022 г. температура воды на станциях составляла 18–19 °С. В световой зоне в конце экспозиции образовалось скопление *C. caspia* средней численностью около 400 экз. Активность рыб была слабой. В процессе формирования скопления рост численности был более интенсивным по сравнению с данными наблюдений 2020 г., что указывает на возможное увеличение численности рыб в районе.

В октябре 2023 г. температура воды от поверхности до глубины 20 м была аномально высокой и составляла 21–22 °С. В световой зоне образовалось скопление *C. caspia* средней численностью около 9000 экз. и *C. engrauliformis* средней численностью около 250 экз. Рыбы вели себя очень активно. Скорость формирования скопления была на порядок выше, чем в 2022 г. В составе скопления появилась анчоусовидная килька *C. engrauliformis*, не наблюдавшаяся ранее в этом районе [Разинков и др., 2023]. Этот вид килек в наибольшей степени пострадал от *M. leidy* [Камакин и др., 2017, 2018; Карпюк и др., 2004, Шиганова и др., 2003]. Также в составе скопления существенно увеличилась доля сопутствующих рыб (см. табл. 6; рис. 15).

Увеличение численности пелагических рыб в районе наблюдений в период 2020–2023 гг. свидетельствует об улучшении кормовой базы и условий их обитания в целом. Телеметрические наблюдения в 2023 г. визуально показали обилие зоопланктона на большинстве станций, особенно многочисленными скоплениями мелких ракообразных были отмечены в ходе наблюдения за ихтиофауной.

Заключение и выводы

В течение четырёх лет (2020–2023 гг.) ЮНЦ РАН совместно с ИО РАН проводили мониторинговые исследования макропланктона в северо-западной части Каспийского моря. В последние годы такие подробные исследования в этом районе не проводились.

Наблюдения показали, что *M. leidy* может проникать на север в районы с солёностью до 3–4‰, давать вспышку развития при повышении температуры до 5–8° и выше и воздействовать на местную экосистему. Его популяция в условиях отсутствия *B. ovata* может достигать высокой численности (до 50 экз/м³), как отмечено в сентябре 2022 г., *B. ovata* может влиять на популяцию *M. leidy* только в районах с солёностью не ниже 7–8‰. В целом в районе исследований в пределах ареала *B. ovata* численность и биомасса *M. leidy* в течение четырёх лет снизилась приблизительно в 3 раза. Однако сравнительный анализ толерантности гребневиков к условиям среды (температура, солёность) показал, что *M. leidy* является более эврибионтным видом по сравнению с *B. ovata*, что позволяет ему занимать больший ареал как по площади, так и по глубине, а также воздействовать на экосистему в районах и на горизонтах, не доступных для *B. ovata*.

Мониторинг состояния популяций пелагических рыб-зоопланктофагов в районе исследований показал, что их численность, как и численность остальных видов рыб, увеличивается, что может рассматриваться как начало восстановления экосистемы в условиях снижения пресса *M. leidy* и увеличения биомассы и численности в популяции *B. ovata*

Финансирование работы

Публикация подготовлена в рамках реализации Государственных заданий Министерства образования и науки Российской Федерации на 2025 г. для ЮНЦ РАН (№ 125012100503-4 и № 125011200145-8 (FMRE-2025-0053) и для ИОРАН (FMWE-2024-0023 («Биоресурсы, биоразнообразие и структура пелагических сообществ Мирового океана, их пространственная и временная динамика»)).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

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

Литература

- Забралиева Т.С., Гаджиев Р.В., Ахундов М.М., Гасанов Н.Г., Мурадова И.Т., 2006.
- Характеристика питания тюльки в западных прибрежных районах Среднего и Южного Каспия в новых экологических условиях // Карпюк М.И., Мажник А.Ю., Катунин Д.Н. и др. (Ред.), Рыбохозяйственные исследования на Каспии. КаспНИРХ, Астрахань, стр. 140–156. 435 с.
- Камакин А.М., Студеникина Ю.Б., Степенова Л.В., Рубцова Е.Г. Сезонное распределение *Mnemiopsis leidy* в Каспийском море в 2001 году // Науч. бюл. Каспийского плавучего ун-та. Вып. 3. Астрахань: КПУ, 2002. С. 42–46.
- Камакин А.М., Ушивцев В.Б., Коренек В.Г. Вертикальное распределение популяции гребневика *Mnemiopsis leidy* в Каспийском море // Тр. КаспНИРХ. Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2003 г. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2004. С. 191–198.
- Камакин А.М., Егоров С.Н. Влияние популяции *Mnemiopsis leidy* на различные трофические уровни экосистемы Каспийского моря // Актуальные проблемы современной науки: тр. 1-го Междунар. форума (6-й Междунар. конф.). Естественные науки. Самара: Изд-во СамГТУ, 2005. Ч. 13: Экология. С. 65–72.
- Камакин А.М., Чиженкова О.А., Зайцев В.Ф. Влияние *Mnemiopsis leidy* на некоторые трофические звенья Каспийского моря // Юг России: экология, развитие. 2010. № 2. С. 33–42.
- Камакин А.М., Зайцев В.Ф. Закономерности многолетней и межсезонной динамики популяции гребневика *Mnemiopsis leidy* в Каспийском море // Юг России: экология, развитие. 2012. № 1. С. 96–103.
- Камакин А.М., Парицкий Ю.А., Никулина Л.В., Стольникова Н.В. Влияние *Mnemiopsis leidy* на различные элементы морских экосистем Каспия // Сохранение биологических ресурсов Каспия: мат. и докл. Междунар. науч.-практ. конф. (Астрахань, 18–19 сент. 2014 г.). Астрахань: Изд-во АГТУ, 2014. С. 197–203.
- Камакин А.М., Зайцев В.Ф., Катунин Д.Н. Популяция гребневика *Mnemiopsis leidy* в Каспийском море // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. 2015. № 1. С. 47–61.
- Камакин А.М., Парицкий Ю.А., Асейнова А.А., Разенков В.П., Никулина Л.В. Негативное влияние вселенца гребневика *Mnemiopsis leidy* (A. Agassiz,

- 1865) на гидробионтов пелагиали Каспийского моря // *Материалы 1-й Всерос. междисц. науч.-практ. конф. (с междунар. участием) «Крымская инициатива» – Экологическая безопасность регионов: концептуально-теоретические, практические, природоохранные и мировоззренческие аспекты»* (Симферополь, 5–7 октября 2017 г.). Симферополь, 2017. 5 с.
- Камакин А.М., Ходоревская Р.П., Парицкий Ю.А. Влияние нового вселенца гребневика *Mnemiopsis leidyi* на основные звенья экосистемы Каспийского моря // *Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хоз-во*. 2018. № 1.
- Карпюк М.И., Катунин Д.Н. и др. Результаты исследований по оценке влияния *Mnemiopsis leidyi* на экосистему Каспийского моря и разработка биотехнических основ возможного вселения *Beroe ovata* для биоконтроля популяции мнемиипсиса // *Тр. КаспНИРХа. Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2003 г.* Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2004. С. 165–183.
- Логвиненко Б.М. О нахождении в Каспийском море медузы *Blackfordia virginica* // *Зоологический журнал*. 1959. Т. 38, вып. 8. С. 1257–1258.
- Никоноров И.В. Лов рыбы на свет. М.: Рыбное хозяйство, 1963. 164 с.
- Разинков В.П., Зубкова Т.С., Гаврилова Д.А., Кузнецов В.В., Калмыков В.А., Таилов П.С. Динамика промыслового запаса морских рыб в условиях разработки и освоения нефтегазовых месторождений Каспийского моря // *Материалы 9-й Научно-практической конф. «Проблемы сохранения экосистемы Каспия в условиях освоения нефтегазовых месторождений»*. Астрахань, 2023. С. 195.
- Саяпин В.В., Ушивцев В.Б., Олейников Е.П., Досаев Ф.Г. Гребневик *Beroe ovata* (Bruguiere 1789) – новый вселенец в экосистеме Каспийского моря // *Океанология*, 2021. Т. 61, № 5. С. 753–758.
- Ушивцев В.Б., Саяпин В.В., Олейников Е.П., Галактионова М.Л. Оценка состояния популяций гребневиков *Mnemiopsis leidyi* А. Agassiz, 1865 и *Beroe ovata* Bruguiere, 1789 в российском секторе Каспийского моря в августе 2021 г. // *Наука юга России*. 2022. Т. 18, № 3. С. 105–110.
- Ушивцев В.Б., Саяпин В.В., Олейников Е.П., Галактионова М.Л., Котеньков С.А. Состояние популяций гребневиков *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata* в водах западного шельфа Северного и Среднего Каспия в августе-сентябре 2022 г. // *Океанология*. 2023. Т. 63, № 6. С. 927–935.
- Шиганова Т.А., Камакин А.М., Жукова О.П., Ушивцев В.Б., Дулимов В.Б., Мусаева Э.И. Вселенец в Каспийском море – гребневик *Mnemiopsis leidyi* и первые результаты его воздействия на пелагическую экосистему // *Океанология*. 2001. Т. 41, вып. 4. С. 542–549.
- Шиганова Т.А., Сапожников В.В., Мусаева Э.И., Доманов М.М., Булгакова Ю.В., Белов А.А., Зазуля Н.И., Зернова В.В., Кулешов А.Ф., Сокольский А.Ф., Имирбаева Р.И., Микуиза А.С. Условия, определяющие распределение гребневика *Mnemiopsis leidyi* и его влияние на экосистему Северного Каспия // *Океанология*. 2003. Т. 43, № 5. С. 716–733.
- Шиганова Т.А. Чужеродные виды в Южных морях Евразии: дис. ... д-ра биол. наук; Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. М., 2009. 642 с. (на русском языке).
- Ivanov V.P., Kamakin A.M., Ushivtsev V.B., Shiganova T.A., Zukova O.A., Aladin N.V., Susan I., Wilson S.I., Harbison G.R. & Dumont H.J. Simultaneous invasion of the Caspian Sea by two jellies *Mnemiopsis* and *Aurelia* // *J. of Invasion In: “Biological Invasions”*. 2000.
- Kazmin A.S., Shiganova T.A. 2024. Ctenophore invasions in the Ponto-Caspian Seas: role of abiotic factors variability. *Biol Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-024-03252-2>
- Kosarev A.N. 2006. Physico-geographical conditions of the Caspian Sea. The Caspian Sea environment. In: Kostianoy A.G., Kosarev A.N. (Eds.), *Hdb Env. Chem. Part Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg*, pp. 5–32.
- Paritsky Y.A., Razinkov V.P. 2014. Biology and State of the Stocks Big Eye Kilka in 2013. FSUE “Caspian Research Institute of Fisheries”. Astrakhan (in Russian).
- Roohi, A., Kideys, A., Sajjadi, A., Hashemian, A., Pourgholam, R., Fazli, H., Khanari, A.G., Eker-Develi, A., 2010. Changes in biodiversity of phytoplankton, zooplankton, fishes and macrobenthos in the South Caspian Sea after the invasion of ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Biol. Invasions* 2, 2343–2361. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9648-4>.
- Roohi H., Kideys A., Farabi S.M., Rowshan Tabari, Finenko G., Arashkevitch E., Bagheri S., Negarestan H., Rostamian M., Rostami H., Pourgholam R., Shiganova T. 2022. First record of the non-native species *Beroe ovata* Mayer 1912 (Ctenophora: Nuda) in the Caspian Sea Iranian Journal of Fisheries Sciences 21(5) 1335-1342. 2022. DOI:10.22092/ijfs.2022.128162
- Shiganova T.A. and Bulgakova Y.V. 2000. Effect of gelatinous plankton on the Black and Azov Sea fish and their fish resources. *ICES Journal of Marine Science* 57. p. 641–648.
- Shiganova T.A. 2004. Environmental Impact Assessment including Risk Assessment regarding a proposed introduction of *Beroe ovata* to the Caspian Sea. Ed. Henri Dumont.
- Shiganova T.A. Adaptive strategies of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in different environments of the Eurasian Seas. *Marine Pollution Bulletin* 161.111737 <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.111737>
- Shiganova T.A., Kamakin A.M., Pautova L.A., Kazmin A.S., Roohi A. and Dumont H.J. An impact of non-native species invasions on the Caspian Sea biota // *Advances in Marine Biology*. Vol. 94. Copyright # 2023a. Elsevier Ltd. ISSN 0065-2881. All rights reserved. <https://doi.org/10.1016/bs.amb.2023.01.002>
- Shiganova T.A., Mamedov E.V., Akhundov M.M., Jafarova E.E., Bagirova M.A., Kazmin A.S. 2023b. Invasion of ctenophore *Beroe ovata* Bruguiere, 1789 in the Caspian Sea: is it a chance for ecosystem recovery? // *Biol Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-023-03171>

GELATINOUS MACROPLANKTON OF THE NORTHWESTERN PART OF THE CASPIAN SEA AND ITS IMPACT ON THE ECOSYSTEM (2020–2023)

© 2026 Ushivtsev V.^{1*}, Shiganova T.^{2**}, Kazmin A.², Steponyan O.¹, Sayapin V.¹, Moskovets A.¹, Galaktionova M.¹

¹Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don, 344006 Russia

²Shirshov Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 117997 Russia

e-mail: *V_Ushivtsev@mail.ru, **shiganov@ocean.ru

The ecosystem of the Caspian Sea has been under the influence of non-native species since the late 1990s, primarily the harmful zooplanktophagous *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz, 1865). Due to the absence of predators, feeding on *M. leidyi*, its number increased rapidly. The active depletion of zooplankton by *M. leidyi* was regulated only by abiotic factors (primarily temperature and salinity) and affected all the trophic levels of the ecosystem. However, in November 2019, a new non-native species was discovered in the southern part of the Caspian Sea for the first time – the ctenophore *Beroe ovata* (Bruguiere, 1789), a predator that feeds on zooplanktophagous ctenophores. Observations in the northwestern part of the Caspian Sea in 2020–2023 showed that during the development of the Caspian population of *B. ovata*, the number of *M. leidyi* decreased and ecosystem restoration began. At the same time, the habitat of the harmful hydromedusa (also zooplanktophagous) *Blackfordia virginica* Mayer, 1910, had expanded and spread to the Northern Caspian Sea. The paper presents field data on monitoring the state of populations of all three species of gelatinous macroplankton using standard catches with plankton net and an innovative underwater telemetry system. The influence of *B. ovata* on the population of *M. leidyi* was studied; information on the distribution of *B. virginica* and on the beginning of the restoration of the species composition and abundance of pelagic zooplanktophagous fishes in the northwestern part of the sea after the introduction of *B. ovata* was obtained.

Keywords: invasive gelatinous species, *Mnemiopsis leidyi*, *Beroe ovata*, *Blackfordia virginica* ecosystem disturbances, Caspian Sea.