

*На правах рукописи*

**Шиганова Тамара Александровна**

**ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ В ЭКОСИСТЕМАХ ЮЖНЫХ ВНУТРЕННИХ  
МОРЕЙ ЕВРАЗИИ**

03.00.18 –гидробиология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Москва – 2009

Работа выполнена в лаборатории функционирования экосистем пелагиали  
Учреждения Российской Академии Наук Института океанологии  
им П.П. Ширшова РАН

**Официальные оппоненты:**

доктор биологических наук, профессор Т.А. Бритаев  
доктор биологических наук, профессор А.А. Нейман  
доктор биологических наук, Е.А. Курашов

**Ведущая организация:** Московский государственный университет им. М. В.  
Ломоносова, биологический факультет

Защита диссертации состоится **11 ноября 2009 г. в 14 часов** на заседании  
Совета Д 002.213.02 по защите докторских и кандидатских диссертаций при  
Учреждении Российской академии наук Институте проблем экологии и  
эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071 Москва, Ленинский  
проспект, 33. Тел.: 954-75-53, Факс: 952-35-84

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических  
наук РАН по адресу 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33.

Автореферат разослан \_\_\_\_\_ 2009 года.

Ученый секретарь Совета по защите  
докторских и кандидатских диссертаций  
кандидат биологических наук



Т. П. Крапивко

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** Во второй половине XX столетия отмечен резкий рост числа чужеродных видов растений и животных, появившихся в экосистемах морей и прибрежных районов океанов. Это связано с намеренным вселением промысловых видов и кормовых объектов, развитием марикультуры, случайным заносом видов при преднамеренной интродукции и аквариумистами, саморасселением организмов через проливы, вновь построенные каналы, соединившие ранее разобщенные бассейны. Но основным вектором (способом) проникновения морских организмов стал занос с судами. Интенсификация судоходства, а также введение с 1980-х гг. на судах танков для балластных вод привели к тому, что процесс заноса организмов из одних регионов в другие приобрел глобальный характер. В результате в настоящее время из водоема в водоем ежедневно перемещаются десятки тысяч видов флоры и фауны различных таксономических групп от простейших до рыб. Многие из них успешно натурализуются в новых для них биотопах, особенно в пострадавших от разного рода антропогенных воздействий. Все это нередко приводит к серьезным экологическим и экономическим последствиям.

Наибольший урон естественным морским экосистемам в конце XX века нанес занос и широкое расселение в морях Европы представителей желетелого планктона, в первую очередь гребневика *Mnemiopsis leidyi*. В последние два десятилетия изменения климата и усиление антропогенных воздействий на моря, таких как рост объемов рыболовства, увеличение сброса промышленных, сельскохозяйственных и бытовых отходов привели к эвтрофизированию и трансформации потоков энергии в экосистемах. В подобных районах-реципиентах представители желетелого планктона, такие как *M. leidyi* быстро осваивают новый водоем, численность и биомасса их популяций достигает гигантских масштабов, не наблюдаемых в их исходных ареалах. После вселения подобных желетелых видов-эдификаторов энергия, которая ранее шла, главным образом, на создание продукции рыб и кормового зоопланктона, все чаще уходит на создание продукции видов таких вселенцев, являющихся тупиком трофической сети.

Изолированные и полуизолированные моря юга России и других стран Евразии оказались особенно уязвимыми для вселения и натурализации чужеродных видов. Эти моря имеют относительно низкую соленость, существенно отличающуюся от океанической. Структура видовых сообществ в них достаточно консервативна, ввиду полного отсутствия (Каспийское, Аральское моря) или слабого обмена с другими морями или океаном (Черное и Азовское моря). Для них характерно относительно низкое видовое разнообразие. Значительные нарушения, произошедшие под воздействием антропогенных факторов во второй половине XX века, сделали их восприимчивыми для натурализации чужеродных видов. В результате вселение даже одного агрессивного вида достаточно чтобы привести к полной структурно-функциональной перестройке экосистемы водоема, а порой и ее деградации. В настоящее время известно более 1000 видов, за исключением лессепских иммигрантов (видов, проникших через Суэцкий канал в Средиземное море), внесенных в морские водоемы юга Европы. В последнее десятилетие повышение

температуры поверхностного слоя морей привело к увеличению числа тропических видов, проникших в Средиземное море, и средиземноморских – в Черное.

В связи с этим, изучение чужеродных видов, путей и векторов их проникновения, степени их воздействия на экосистемы и факторов, лимитирующих их численность, – одна из важнейших задач в современной экологии. Причем, необходимо акцентировать внимание не только на описании фактов вселения отдельных видов и составлении списков чужеродных видов для отдельных водоемов, но и на анализе причин и следствий этих процессов, рассматривая его в глобальном масштабе.

#### **Цель и задачи исследования**

**Цель исследования:** Установить основные закономерности процесса вселения чужеродных видов во внутренние южные моря Евразии на протяжении последнего столетия и выявить их роль в экосистемах Эгейского, Мраморного, Черного, Азовского, Каспийского, Аральского морей.

#### **Для этого решались следующие задачи:**

1. Провести инвентаризацию и привести к последней таксономической терминологии всех зарегистрированных чужеродных видов в Аральском, Каспийском, Азовском, Черном, Мраморном и Эгейском морях.
2. Установить районы-доноры, время обнаружения и натурализации, векторы заноса, хронологию и последовательность расселения чужеродных видов в рассматриваемых водоемах.
4. Провести сравнительную оценку адаптивных возможностей чужеродных видов к натурализации и изучить стратегию их расселения в рассматриваемых экосистемах. Оценить степень инвазийности этих видов в зависимости от их эколого-физиологических и популяционных характеристик, а также, уязвимости экосистем морей-реципиентов.
5. Оценить воздействие вселения чужеродных видов на структуру и функционирование морских экосистем.
6. Дать сравнительный анализ изменчивости морфологических и эколого-физиологических характеристик разных популяций гребневика *Mnemiopsis leidyi*, особенностей его межгодовой и сезонной динамики численности, характера распространения и степени воздействия на экосистемы внутренних южных морей Евразии.

**Научная новизна и теоретическая значимость.** Впервые проведена инвентаризация чужеродных видов одновременно в Черном, Азовском, Каспийском, Аральском, Мраморном и Эгейском морях, определены хронология, пути и векторы их проникновения в экосистемы. Отмечены первые находки гребневика *M.leidyi* в Мраморном, Эгейском, Адриатическом, Каспийском морях, гребневика *Beroe ovata* в Азовском, Эгейском, Адриатическом морях. Впервые обнаружены 4 чужеродных вида зоопланктона и 3 вида фитопланктона, занесенных из Черного моря в Каспийское (Шиганова и др., 2005). Описаны первые находки в Черном море медузы *Chrysaora hysoscella* и гребневика *Bolinopsis vitrea* (Shiganova, Ozturk, 2009).

Впервые проникновение, натурализация и распространение чужеродных видов в морях Евразии рассматриваются в целом как единый процесс с учетом основной роли Черного моря вначале как водоема реципиента, а затем донора для морей Понто-Каспийского бассейна и для других регионов. Установлены основные причины и факторы, определяющие интенсификацию этого процесса и его последствия для экосистем внутренних морей южной Евразии.

Впервые проведен сравнительный анализ соотношения общего числа экологических и таксономических групп и их доли во флоре и фауне чужеродных и аборигенных видов в каждом из рассмотренных водоемов. Проведен сравнительный анализ экологических характеристик одних и тех же чужеродных видов в морях южной Евразии, имеющих разные климатические условия, температурно-соленостные характеристики, уровень продуктивности и биоразнообразия, степень уязвимости к натурализации чужеродных видов. Проведен детальный анализ морфологических и эколого-физиологических характеристик гребневика *M. leidy* в морях-реципиентах. Определена степень его воздействия на экосистемы в зависимости от продуктивности водоема, локальных и крупномасштабных межгодовых флюктуаций метеорологических условий.

Впервые для некоторых видов, прежде всего, *M. leidy* установлено, что в процессе адаптации к температурно-соленостным характеристикам новых водоемов, виды меняют ряд фенотипических признаков. Установлено, что ранее именно на основании этих признаков в пределах рода *Mnemiopsis* ошибочно выделяли 3 разных вида

Впервые показано, что при колонизации морей со сходными условиями обитания одними и теми же чужеродными видами происходит существенная гомогенизация их биоты.

#### **Основные защищаемые положения.**

1. Проникновение, натурализация и распространение чужеродных видов в моря Понто-Каспийского бассейна представляют собой в настоящее время единый инвазионный процесс. Основную роль как водоем-реципиент и водоем-донор играет Черное море. Временная динамика этого процесса показывает значительный положительный тренд в последние 50 лет.
2. Воздействие одних и тех же чужеродных видов – один из основных факторов, определяющих состояние и функционирование экосистем всех морей Понто-Каспийского региона в настоящее время, способствующий их биотической гомогенизации.
3. Число чужеродных видов, которое способен принять водоем, пропорционально числу его аборигенных видов.
4. Виды, которые натурализовались практически во всех южных внутренних морях Евразии, принадлежат к широко распространенным эврибионтным организмам, обладающим высокой экологической пластичностью и фенотипической изменчивостью. Наиболее опасные из них для экосистем – представители желетелого планктона. В первую очередь это относится к гребневику *Mnemiopsis leidy*.
5. *Mnemiopsis leidy* вызвал каскадный эффект на экосистемы Черного, Азовского и Каспийского морей; его непосредственное или косвенное влияние прослеживается на физико-химических свойствах водоемов-реципиентов (изменение гидрохимических и биохимических параметров,

уменьшение прозрачности), на низших, средних и высших трофических уровнях (микро-, фито- и зоопланктоне, бентосе, планктоноядных и хищных рыбах, дельфинах и тюленях).

**Практическое значение.** Появление чужеродных видов в различных районах Мирового океана стало одной из главных причин изменения биоразнообразия водоемов и обеднения их промысловых ресурсов. Колонизация чужеродными видами морей Понто-Каспийского региона привела к огромным экологическим проблемам и социально-экономическим потерям. Настоящая работа представляет собой теоретическую основу для прогноза вероятности вселения новых видов из определенных районов и разработки практических мероприятий по предотвращению заноса чужеродных видов и контролю численности уже занесенных опасных вселенцев. В работе обоснована целесообразность вселения гребневика *Beroe ovata* в Каспийское море в качестве биоконтроля популяции *M. leidyi*. Показано, что основным источником чужеродных видов в настоящее время представляют балластные воды и обрастания судов, строгий контроль которых с использованием новейших технологий необходим для предотвращения новых инвазий.

**Апробация результатов исследования.** Материалы диссертации в качестве апробации были заслушаны на объединенных коллоквиумах в ИПЭЭ РАН, МГУ, ВНИРО, систематически обсуждались на коллоквиумах лаборатории функционирования экосистем пелагиали ИО РАН, национальных и международных совещаниях в ИПЭЭ РАН (2004, 2005), АзНИИРХ (2002), КаспНИРХ (2000- 2003), МГУ (2007), заседаниях межведомственной ихтиологической комиссии (2004, 2005), на семинарах в американских университетах Мэриленд (2000), университетах Лос-Анджелеса, Сан-Франциско (2000, 2002, 2004), Гонолулу (2000, 2002), Скриппса (2000), в Греческом институте океанографии, (Афины, 2000, 2002, 2006), Национальном институте биологии (Словения, 2004 - 2008), университете Брюсселя (1997), Институте экологических исследований, отделе рыбных запасов и отделе экологии (Иран, провинция Мазандаран, Тегеран (2001- 2003), на заседаниях Каспийской экологической программы (2000-2006 гг. в качестве международного консультанта и члена консультативного совета по изучению *Mnemiopsis leidy* и изменения биоразнообразия Каспийского моря), на межрегиональных заседаниях программы изучения глобального расселения чужеродных видов (GISP) в качестве лектора - 2005 г.

Материалы представлялись также на международных конференциях: «Виды-вселенцы в европейских морях России» (Мурманск, 2000); NATO TU Black Sea (Кацевели, 1997); EROS (Брюссель, 1997; Испра, 1998); GLOBEC (Париж, 1998; Циндао, 2002); ICES/SCOR (Монпелье, 1999); «Вспышки развития желетелых» (Алабама, 2000); «Сохранение биоразнообразия» (Сан-Франциско, 2001); NATO ARW «Вспышки развития аппендикулярий» (Вильфранф, 2001); CIESM «Проблемы вспышек развития желетелых» (Неаполь, 2001); NATO ARW (Баку, 2002). «Вселение мнемииопсиса в южные моря» (Со-директор, организатор); GLOBALLAST (Бразилия, 2003); «Продукция зоопланктона» (Хихон, 2003); «Устойчивое развитие Черного и Средиземного морей» (Варна, 2003); «Экспериментальная экология» (Эдинбург, 2004); «Чужеродные виды в Голарктике» (Борок-2, 2005), «Виды-вселенцы» (Ирландия, 2005; Голландия, 2007); «Исследования Черного моря» (Стамбул, 2006); «Биоразнообразие Черного и Средиземного моря»

(Салонники, 2006); PICES (Иокогама, 2006; Хиросима, 2007); «Морская биология» (Киль, 2007), BS-NOT (София, 2008) ASLO (Ницца, 2009), CIESM (Неаполь, 2001; Трабзон, 2009).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 93 работы, в том числе 25 статей в журналах, рекомендуемых ВАК, 15 глав в международных монографиях, в одной монографии автор является ответственным редактором, 2 брошюры, 2 главы в монографии и 8 статей в изданиях, не упомянутых в списке ВАК, 45 тезисов докладов. Кроме этого, 12 статей размещены на сайтах международных программ.

**Объем и структура работы.** Диссертация состоит из введения, 10 глав и списка литературы. Объем тома 592 страниц, включая 68 таблиц и 196 рисунков. Список литературы насчитывает 560 наименований, в том числе 297 на иностранных языках.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

В основу работы положены следующие оригинальные данные автора:

#### 1. Материалы многолетних полевых исследований (Табл. 1).

Во всех рейсах использовалась единая методика сбора материала и идентичные орудия лова: сеть Богорова-Расса (газ 500 мкм) для взятия проб желетелого планктона и ихтиопланктона, сеть Джели (газ 180 мкм) для сбора зоопланктона. Для сбора проб по остальным параметрам использовались батометры STD.

Таблица 1. Объем собранного материала (исследуемые параметры, число рейсов, взятых проб во время экспедиций).

Водоем	Кол-во рейсов и разрезов	Наблюдения за дельфинами	Желетельный планктон	Зоопланктон	Ихтиопланктон	Фито-Планктон	Микро-планктон	Рыбы (число тралов)	Гидро-и биохимия
Черное море (1992-2007)	25 (6)*	7 съемок	1823	1420	1823	75	162	12	127 (178)
Азовское море (2006)	1		24	24					
Мраморное море (1992)	1		76	76	76				
Каспийское море (2000-2008)	16 (40)		460	338	68	488	40	113	57 (121)
Эгейское море (2001)	1		54	14	14				
Адриатическое море (2002-2006)	8		8	8					
<b>ИТОГО</b>	<b>52 (46)</b>	<b>7</b>	<b>2445</b>	<b>1880</b>	<b>1981</b>	<b>563</b>	<b>202</b>	<b>125</b>	<b>184 (299)</b>

\*В скобках дано число разрезов

2. Данные экспериментов по оценке влияния гребневиков *M.leidy* и *B.ovata* на зоо-, фито-, микропланктон, гидро-биохимические параметры, проводимых автором на судне и/или в лаборатории.

3. Данные эколого-физиологических экспериментов (исследования дыхания, выделения, питания, размножения, развития, скорости роста) с *M.leidy* и *B.ovata* в лабораторных условиях в воде Черного, Азовского, Каспийского и Эгейского морей.

Анализ полевых данных был проведен с использованием программы «Матлаб». Для получения сравнимых данных с полученными ранее материалами использованы коэффициенты на недолов (Виноградов и др., 1989). Собственные данные приведены и без коэффициентов.

Кроме того, в работе сделано обобщение многолетних собственных и опубликованных данных по времени и району обнаружения чужеродных видов и их натурализации, путях и векторах заноса, влиянию чужеродной фауны на экосистемы морей крупного региона за длительный период времени. Из литературных источников использованы сведения о происхождении чужеродных видов, о состоянии экосистем до массового развития в них чужеродных видов.

В выполнении отдельных разделов работы принимали участие к.б. н. Ю.В. Булгакова (обработка проб на питание рыб, участие в экспериментах), к.б.н. Э.И. Мусаева, к.б.н. Мирзоян И.А.(обработка проб зоопланктона), П.Ю.Сорокин (обработка проб микропланктона), к.б.н. Л.А.Паутова, к.б.н. А.С. Микаэлян (обработка и интерпретация проб фитопланктона), к.б.н. Г.А. Корнеева (обработка и интерпретация биохимических проб), к.х.н. В.К.Часовников, А.Ю. Скирта (обработка гидрохимических и гидрофизических данных). Результаты опубликованы в совместных статьях. Автор выражает всем коллегам сердечную благодарность.

## **Глава 2. ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ЮЖНЫХ МОРЕЙ ЕВРАЗИИ, ИХ ФЛОРЫ И ФАУНЫ**

Геологическая история южных внутренних морей Евразии имеет общие черты. В то же время в современную эпоху эти моря представляют собой водоемы с разными температурно-соленостными характеристиками, климатическими условиями, уровнем продуктивности и биоразнообразия. Наиболее близки как по происхождению, так и по характеристикам Черное, Азовское и Каспийское моря, представляющие в прошлом Понто-Каспийский бассейн. В настоящее время это солоноватоводные водоемы с низким биоразнообразием, но высокой продуктивностью.

Основу современной биоты морей Понто-Каспийского бассейна представляет реликтовая фауна, сформировавшаяся в результате сложной смены фаз опреснения и осолонения. К ней добавились пресноводные виды и иммигранты из Арктического бассейна. В последний период с запада проникла средиземноморско-атлантическая флора и фауна, причем отдельные виды дошли до Аральского моря. Биота всех упомянутых бассейнов различается в соотношении перечисленных групп. Каспийское море сохранило в наиболее полном виде автохтонную реликтовую фауну. Азовское и Черное моря населены смешанной флорой и фауной: понто-каспийской, пресноводной и средиземноморско-атлантической. В Средиземном море биота состоит из южнобореальных и субтропических видов Атлантического океана.



### Глава 3. ЧЕРНОЕ МОРЕ

В главе рассматривается история формирования бесприливного меромиктического водоема с тонким (60-200 м) деятельным слоем, его флоры и фауны. Общее число описанных видов в Черном море, не включая микропланктон и грибы, – 3637.

Классическая схема функционирования благополучной сбалансированной экосистемы внутреннего водоема предполагает наличие контроля «сверху - вниз» (“top-down control”). Крупные хищные рыбы и млекопитающие в такой экосистеме контролируют численность мелких рыб, которые в свою очередь контролируют зоопланктон и зообентос. При этом в планктоне доминируют крупный кормовой зоопланктон и диатомовые водоросли. Во второй половине 1970-х гг. увеличение поступления фосфатов и нитратов из крупных рек и уменьшение силикатов привело к изменению важного для функционирования фитопланктона соотношения Si:P и Si:N. Последовало увеличение биомассы фитопланктона, многочисленные необычные вспышки «цветений» водорослей и изменение структуры сообществ: смены доминирования диатомовых водорослей на пиропитовые. В результате к концу 1980-х гг. экосистема Черного моря представляла собой мезотрофный, а на северо-западе эвтрофный водоем. В планктоне значительно увеличили численность черноморские желетелые организмы (пиропитовая водоросль *Noctiluca scintillans* и сцифомедуза *Aurelia aurita*). Уменьшились запасы хищников – крупных пелагических и донных рыб и дельфинов, что привело к нарушению контроля «сверху - вниз». Эти условия благоприятствовали натурализации чужеродных видов.

#### **Вселение чужеродных видов и их роль в экосистеме.**

Из морей Понто-Каспийского бассейна Черное море имеет наиболее тесную связь с океаном через проливы и развитое судоходство со многими районами Мирового океана. Вследствие этого оно во второй половине XX века стало водоемом-реципиентом большого числа морских и солоноватоводных видов, ежедневно поступающих с судами в районы его портов. Нарушение функционирования экосистемы Черного моря благоприятствовало натурализации большинства занесенных видов. Повышение температуры верхнего перемешанного и холодного промежуточного слоев Черного моря в последние десятилетия способствовало натурализации термофильных видов, как проникших с судами, так и через Босфор из Средиземного моря.

Проведенная инвентаризация чужеродных видов показала, что в настоящее время в бассейне Черного моря натурализовались 156 вида (включая пресноводные виды) или 161 вид, включая сомнительные. Кроме того, еще 222 средиземноморских вида были отмечены только в прибосфорском районе. О 37 видах, обнаруженных в последние годы, пока нет данных об их натурализации. Можно выделить несколько основных путей, по которым происходило преднамеренное или случайное вселение видов в Черное море (Рис.1). Наибольшее число видов было занесено из Средиземного моря. Они составляют довольно большой процент (36%), который возрос в последние годы в связи с повышением температуры поверхностного слоя Черного моря. Но только некоторые виды из них стали массовыми, ни один вид не распространился по всему

море и не проник дальше в другие моря. Это представители фито - и зоопланктона, демерсального планктона, макрофитов, бентоса и рыб.



Рис.1. Схема путей вселения видов в Черное море: районы-доноры (кружочки) и схематичный путь вселения (стрелки) чужеродных видов в Черное море.

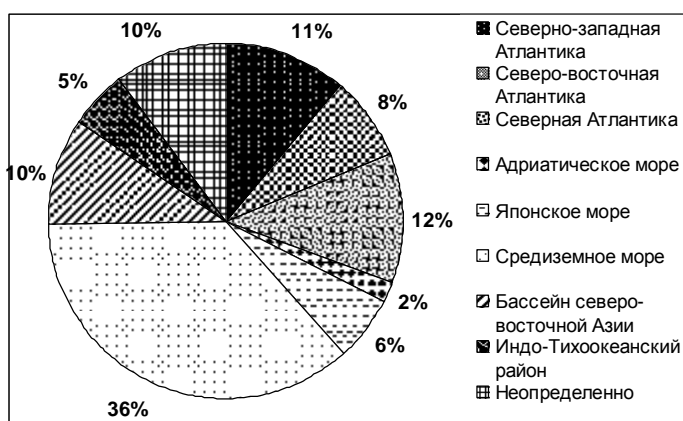


Рис.2. Районы-доноры и процент натурализовавшихся видов из них в чужеродной фауне Черного моря (без паразитов).

В то же время небольшое количество видов, завезенные из Адриатического моря (2%), не только натурализовались в Черном море, но и стали массовыми и распространились в другие моря. Среди них – двустворчатый моллюск *Anadara inaequalvis*. Успешную натурализацию видов, ввезенных из Адриатического моря, можно объяснить его более низкой соленостью и температурой по сравнению со Средиземным морем. Значительное число случайных вселенцев (11%) было занесено с судами из прибрежных атлантических вод Северной Америки. Именно виды из этого региона оказали наибольшее влияние на экосистему. Большая их часть принадлежит к морским эврибионтным организмам, имеющим широкое распространение в прибрежных водах океана. Среди них: гребневики *Mnemiopsis leidyi*, *Beroe ovata*, ракообразные *Balanus eburneus*, *B.improvisus*, *Acartia tonsa*. Также из прибрежных вод Северной Америки были завезены и обитатели солоноватоводных эстуариев. Самыми успешными вселенцами из них оказались гидромедузы *Blackfordia virginica*, *Bougainvillia megas*. Они расселились в опресненном северо-западном районе Черного моря. Еще ряд видов (8%) проникли из прибрежных вод Европы (Рис.1, 2), большинство из них были занесены с судами (наиболее широко распространился из них краб *Rhithropanopeus harrisi*). Некоторые из них проникли по рекам и каналам в опресненные и пресные водоемы бассейна Черного моря и дельты рек: мохнорукий краб *Eriocheir sinensis*, солнечная рыба *Lepomis gibbosus*. 12% видов

занесены из северной части Атлантического океана, но неизвестно из восточной или западной части. Из них успешными вселенцами оказались: диатомовая водоросль *Pseudosolenia calcar-avis* и двустворчатый моллюск *Mya arenaria*. Еще одним источником чужеродных видов для Черного моря является Японское море и его бассейн, откуда случайно или целенаправленно было занесено несколько видов (6%). Среди них проникшая с судном рапана *Rapana venosa*; интродуцированный пиленгас *Liza haematochilos*; выпущенная аквариумистами рыба медака *Oryzias latipes*. Из этих же районов были занесены два вида папоротников р. *Azolla* и штаммы *Vibrio cholerae*. Происхождение еще 16 чужеродных видов достоверно не установлено (Рис.2).

Некоторые виды являются чужеродными и для тех районов, из которых они проникли в Черное море. Натурализация ряда таких видов в Черном море стала возможной, вероятно, только как вторичное вселение, благодаря адаптивным изменениям, которые чужеродные виды претерпели в районах первичной колонизации. Так, краб *R. harrisi* изначально был завезен в воды Европы из северной Америки; мохнорукий краб *Eriocheir sinensis* – из эстуариев восточной Азии в бассейн Северного моря; моллюск *A. inaequalvis*, первоначально был завезен в Адриатическое море из прибрежных вод Филиппинских островов; многощетинковый червь *Ficopomatus enigmaticus* (*Mercierella enigmatica*) из прибрежных вод Индии – в прибрежные воды Европы, брюхоногий моллюск *Potamopyrgus jenkinsi* от берегов Новой Зеландии был занесен в Европу, а затем в Черное море. Темп заноса чужеродных видов особенно интенсифицировался после 1980 г. с введением балластных танков на судах и повышением температуры поверхностного слоя Черного моря (Shiganova, 2006). В последние десятилетия все больше натурализуется средиземноморских видов, особенно опасны среди них желетельные виды зоопланктофаги медуза *Chrysaora hysoscella* и гребневик *Bolinopsis vitrea*, появившиеся в прибосфорском районе (Shiganova, Ozturk, 2009). Кроме того, стали проникать виды из Индо-Тихоокеанского региона.

Соотношение пресноводных, солоноватоводных и эвригалинных видов в чужеродной биоте близко к таковому для черноморских видов (Рис.3). Больше всего натурализовались морских эвригалинных видов, способных жить во всем водоеме. Если учесть и прибосфорские виды, то их доля составляет 89%. Солоноватоводные виды натурализовались в опресненной северо-западной части моря, пресноводные – в устьях рек, заливах, лиманах. Большинство этих видов и эвритермны. Планктонные эвритермные виды натурализовались и живут в течение всего года в поверхностном слое, лишь отдельные экземпляры проникают в подтермоклинные слои. Меньшая часть – это тепловодные виды, развивающиеся только в теплые сезоны и населяющие поверхностный надтермоклинный слой. Бентосные чужеродные виды также представлены в основном эврибионтными организмами. Подобное сходство в соотношении экологических групп видов можно объяснить тем, что при наличии факторов, лимитирующих натурализацию (низкая соленость, резко континентальный климат, наличие во всей глубоководной части моря сероводородного слоя и др.), в сообщество смогли вселиться виды экологически сходные с черноморскими, но более конкурентоспособные.

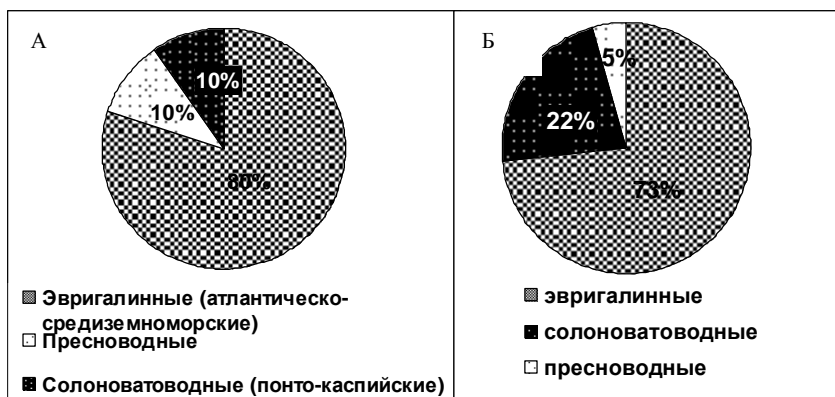


Рис.3. Относительная роль эвригалинных, пресноводных и солоноватоводных видов в аборигенной (А) и чужеродной биотах Черного моря: (Б) без прибосфорских средиземноморских видов.

В течение геологической истории в Черном море сложились специфические условия, а чем больше среда отклоняется от нормы, тем беднее ее биоразнообразие, складывающееся из видов, которые смогли приспособиться к подобным условиям. Однако, начиная с 1970-х гг. из-за антропогенных изменений (увеличение концентрации фосфатов и нитратов в северо-западной части моря) в Черном море создались благоприятные условия для натурализации автотрофных видов фитопланктона. Увеличение содержания органики способствовало натурализации гетеротрофных видов фито- и микрозоопланктона. Кроме того, сложились благоприятные условия, способствующие натурализации бентофагов и планктофагов, вследствие увеличения биомассы кормового зоопланктона и бентоса из-за уменьшения запасов пелагических и демерсальных рыб. Эти условия были также благоприятны и для желетелых видов, в частности гребневика *M. leidy*. Важным фактором для создания огромных популяций чужеродными видами стало также отсутствие хищников, способных их потреблять.

#### **Вселение гребневика *Mnemiopsis leidy* (A.Agassiz 1865) в Черное море**

Гребневик *M. leidy* впервые отмечен в Черном море в 1982 г., однако по всему морю он распространился только в 1988 г. с началом теплого периода, Первая вспышка его численности произошла в 1989 г., вторая – в 1995 г. (Виноградов и др., 1992; Shiganova, 1997, 1998). Было выявлено, что основными факторами, контролирующими численность *M. leidy*, являются концентрация пищевых объектов – зоопланктона, температура верхнего перемешанного слоя (Рис. 4, 5). Температура во всем регионе формируется под воздействием крупномасштабных атмосферных колебательных систем, прежде всего, Северного Атлантического Колебания (САК). Наибольшее значение для *M. leidy* имеют низкие зимние температуры, при которых часть популяции может элиминировать. Так, холодные зимы (1992-1993 гг.) резко снижали численность *M. leidy* весной. После холодной зимы, как правило, следовали относительно низкие летние температуры, и, вероятно, поэтому низкой весенней численности *M. leidy* соответствовала невысокая численность его летней популяции. После теплой зимы весной численность *M. leidy* обычно бывает высокой. Следовавшие, как правило, высокие летние температуры воды способствовали интенсивному размножению *M. leidy* и быстрому росту его популяции (Рис. 4). Весной после теплой зимы он присутствует в прибрежных и в глубоководных районах, где он

более многочисленен. Средние размеры гребневика весной также зависят от температур предшествующей зимы; после холодной зимы размер особей значительно меньше (Shiganova, 1998; Shiganova et al., 2001). С февраля по июль наблюдается главным образом соматический рост перезимовавших особей мнемипсиса.

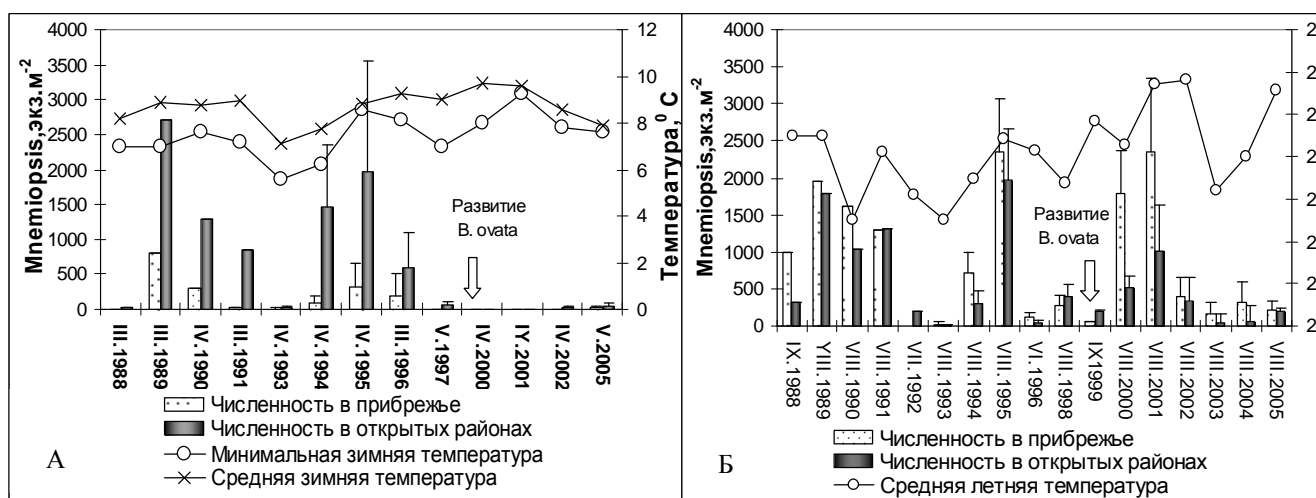
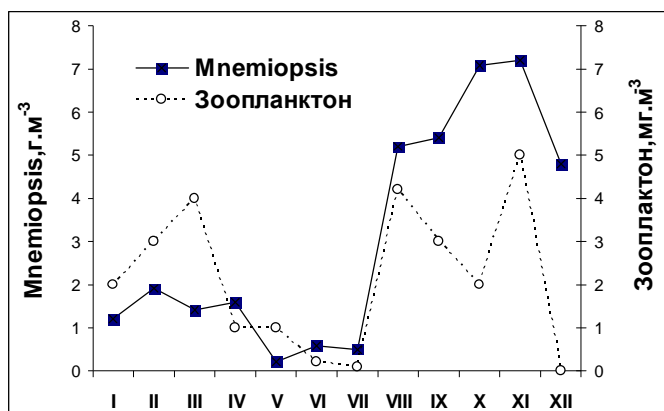


Рис.4. Межгодовые изменения численности *M. leidy* и температуры поверхностного слоя в прибрежных и открытых водах Черного моря. А – численность *M. leidy* весной; минимальная и средняя зимние температуры ( $r=0,86$  для прибрежных районов,  $p < 0,01$ ,  $r=0,36$  для открытых вод до появления *B. ovata*,  $p < 0,05$ ); Б – численность *M. leidy* летом до появления *B. ovata*; средняя летняя температура поверхностного слоя ( $r=0,41$  для прибрежных вод,  $r=0,46$  для открытых вод,  $p < 0,05$ ).

Их средний размер увеличивается, достигая максимума во второй половине июля - начале



августа. С началом интенсивного размножения во второй половине июля – августе численность, а затем и биомасса гребневика возрастают.

Рис. 5. Сезонное изменение биомассы *M. leidy* ( $\text{г. м}^{-3}$ ) и зоопланктона ( $\text{мг. м}^{-3}$ ) в Голубой бухте Черного моря в 1994 г. ( $r=0,51$ ,  $p < 0,01$ ) (Shiganova et al., 2001).

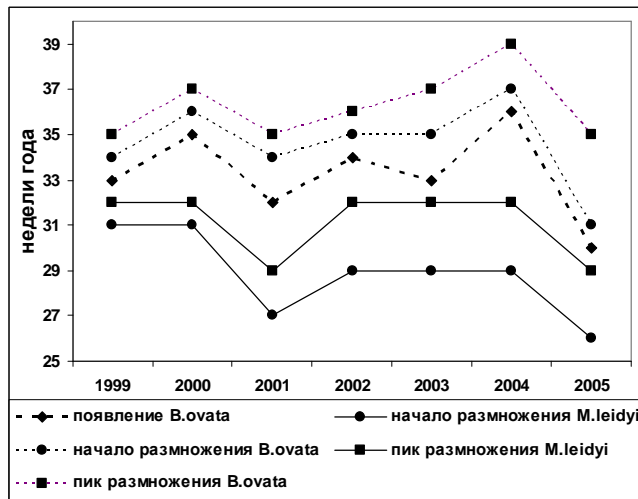
Размножение мнемипсиса в Черном море начинается с достижением летнего пика

развития зоопланктона (Рис. 5), Оно наиболее интенсивно происходит в прибрежье более богатом голо - и меро-планктоном. Поздней осенью Размножение прекращается. Зимой популяция состоит из особей новой генерации, ее численность зависит от интенсивности размножения в предшествующие лето - осень (Шиганова, 2000; Shiganova, 1998).

### Вселение гребневика *Beroe ovata* Mayer 1912 в Черное море

Основная причина высокой численности и биомассы *M. leidy*, не наблюдаемых в его исходных ареалах, была отсутствие в Черном море потребляющего его хищника. Но в 1997 г. из того же района, что и *M. leidy*, с балластными водами был завезен гребневик *Beroe ovata* (Серавин и др., 2002). В августе 1999 г. была отмечена первая вспышка его численности по всей акватории моря (Шиганова и др., 2000).

В главе на основе собственных данных дано подробное описание морфологии и эколого-



физиологических характеристик *B. ovata* (размножение, развитие, рост, питание личинок и взрослых особей, метаболизм). С 1999 г. ежегодно наблюдается характерная сезонная динамика развития популяции *Beroe ovata* в северо-восточной части Черного моря.

Рис. 6. Межгодовые различия фенологии гребневиков *M. leidyi* и *B. ovata* в прибрежье Черного моря (Шиганова и др., 2000, 2003; Виноградов и др., 2002- 2006).

Он появляется в пелагиали, вероятно, из придонных горизонтов, где он проводит зиму в конце июля (2005 г.) или в середине августа (1999, 2001, 2003 гг.) или в конце августа (2000, 2002 гг.), или даже ближе к середине сентября (2004 г.). Начало развития популяции *B. ovata* четко следует за достижением *M. leidyi* пика размножения спустя примерно две недели (Рис.6). Вскоре после сезонного появления *B. ovata* в пелагиали следует начало его размножения, которое



происходит в условиях высокой численности личинок *M. leidyi*– пищи для личинок *B. ovata*. Спустя 10-14 дней, размножение *B. ovata* достигает пика. Однако фенология обоих гребневиков несколько отличается год от года и пики размножения также не одинаковы по своим количественным показателям.

Рис.7. Ежегодные величины максимальной численности личинок *M.leidyi* и *B.ovata* и средне-летняя температура поверхностного слоя в Голубой бухте (Шиганова и др., 2000, 2003, Виноградов и др., 2002- 2006).

На эти процессы оказывает влияние, прежде всего, концентрация зоопланктона, стимулирующая развитие популяции *M. leidyi*. Т. е. существует эффект каскадного контроля по трофическим уровням от численности и биомассы зоопланктона к потребляющему его *M. leidyi* и далее к *B. ovata*, питающегося *M. leidyi*. Второй фактор, влияющий на величину численности обоих гребневиков,– температура поверхностного слоя. Так, межгодовые вариации пиков численности *B. ovata*, как и *M. leidyi* (до развития *B. ovata*), положительно коррелируют со средне-летней температурой ( $r=0,65$  и  $r=0,5$ , ( $p<0,01$ ) соответственно) и с численностью мнемнопсиса ( $r=0,5$ ). Численность личинок обоих видов также с высокой степенью достоверности ( $p < 0,01$ ) положительно связаны со средне-летней температурой (для личинок *M. leidyi*  $r=0,84$ ; для личинок *B. ovata*  $r= 0,66$ ) (Рис.7). Начало размножения *M. leidyi*, также как и *B. ovata*, зависит как от наличия

пищи, так и от температуры. Достоверной корреляции между временем появления *B.ovata* и температурой поверхностного слоя не найдено. Однако, самое раннее появление *B.ovata*, так же как и наступление пика размножения *M. leidy*, было отмечено в наиболее теплое лето 2005 г, при высоких значениях их численности (Рис.6, 7). *B.ovata* начинает размножаться в поверхностном слое Черного моря, достигнув длины около 40 мм, размножение продолжается до тех пор, пока есть пища – *M. leidy* и его личинки. В условиях высокой концентрации мнемипсиса *B. ovata* увеличивает свою численность за счет увеличения интенсивности размножения и, соответственно, уменьшает свою численность при снижении концентрации мнемипсиса путем естественного снижения темпа размножения. При исчезновении особей *M. leidy* он прекращает размножаться. Крупные особи *B. ovata* погибают и вся популяция исчезает из пелагиали, что может происходить и в самом конце осени (Shiganova et al., 2004a). Вероятно, *B. ovata*, как и многие виды гребневиков, при наступлении неблагоприятных условий, в данном случае отсутствии пищи, опускается в придонные горизонты, уровень его метаболизма замедляется. Он может снижаться у *B. ovata* более чем в 7 раз, за счет торможения (релаксации) внутренних процессов, позволяющих *B. ovata* пережить неблагоприятные условия (Bailey et al., 1994). Экземпляры *B.ovata* не были обнаружены в пелагиали Черного моря зимой, весной и в начале лета, хотя отдельные особи отмечались эпизодически в начале зимы и весной.

Таким образом, после вселения гребневика *B. ovata* в экосистеме Черного моря появился хищник, потребляющий *M. leidy*. В районе-доноре оба вида встречаются в паре хищник-жертва. В этом случае можно говорить о примере успешного заполнения «свободной ниши» чужеродным видом. Натурализации вида способствовал и так называемый «инвазионный обвал» («invasional meltdown») (Simberloff and Von Holle, 1999), когда вселение одного вида способствует натурализации целого ряда сопряженных с ним видов. В то же время, появление вселенца *B.ovata* служит редким примером удачного биоконтроля вида-эдификатора, вызвавшего деградацию экосистемы на всех трофических уровнях. Следует, однако, отметить, что за время сезонного отсутствия *B.ovata*, мнемипсис в условиях большой концентрации зоопланктона и высоких температур способен достичь значительной численности (1700-2300 экз.м<sup>2</sup> в прибрежье в 2000-2001 гг.) и оказать влияние на экосистему. Но его воздействие на зоопланктон сократилось по продолжительности с 8-9 месяцев до 1-2 месяцев в году (Shiganova et al., 2004a).

### **Воздействие гребневиков *M. leidy* и *B.ovata* на состояние экосистемы Черного моря.**

Черноморская флора и фауна, включая желетелых животных, по происхождению и по отношению к температуре делится на холоднолюбивые, эвритермные и теплолюбивые виды. Оба гребневика, как и остальные пелагические чужеродные виды, принадлежат к последней группе (Рис.8). Термофильность в значительной мере определяет пространственное и вертикальное распределение как черноморских, так и чужеродных видов, их сезонную и межгодовую динамику. Степень влияния мнемипсиса на те или иные виды или сообщества зависит от сходства их экологических ниш, сезонной динамики и принадлежности к его пищевым объектам или пищевым конкурентам.



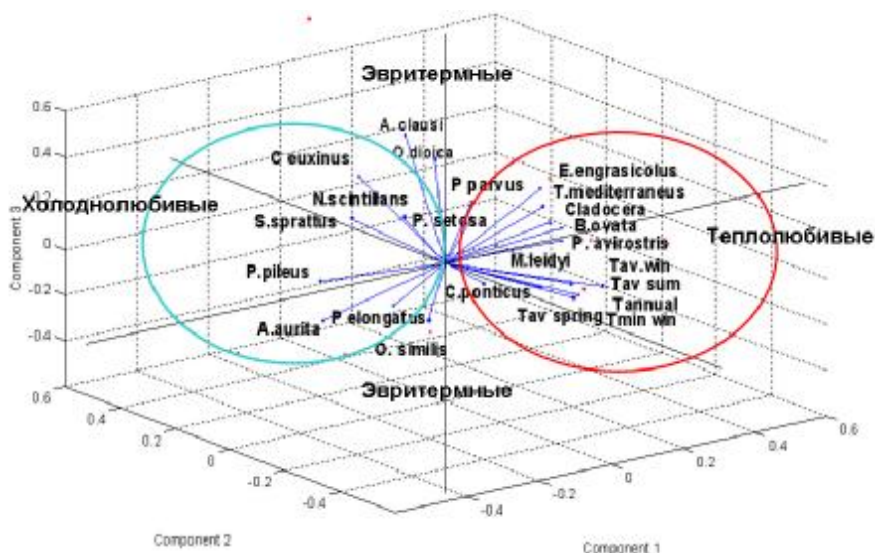


Рис. 8. Разделение видов макро- и мезо-зоопланктона по их отношению к температуре поверхностного слоя Черного моря: среднегодовой ( $T_{an}$ ), среднесезонных ( $T_{av.win}$ ,  $T_{av.spring}$ ,  $T_{av.sum}$ ) и минимальной зимней ( $T_{min.win}$ ) (анализ собственных полевых данных методом главных компонент).

Исследования показали, что после расселения в Черном море и существенного роста численности и биомассы гребневик мнемииopsis оказал влияние на все трофические уровни экосистемы и существенно изменил многие показатели среды.

**А. Прозрачность воды.** Из-за слизи, выделяемой мнемииopsis при жизни, и образующейся при его отмирании, уменьшилась прозрачность воды Черного моря, в прибрежных водах с 15-17 м до 4-6 м, в открытых с 15-20 м – до 6-10 м.

**Б. Гидрохимические свойства воды.** Полевые и экспериментальные данные показали, что при высокой концентрации *M. leidy* снижается содержание кислорода, кремнекислоты, рН и повышается содержание минерального фосфора, аммония, нитратов и нитритов, органического углерода (Шиганова и др., в печати).

**В. Биохимические свойства воды.** В местах наибольшего скопления *M. leidy* были отмечены высокие значения гидролитических внеклеточных ферментов. В результате последующего экспериментального моделирования происходящих процессов было установлено, что мнемииopsis, выделяя слизь, стимулирует рост ее потребителей – бактерий. Последние для утилизации слизи вырабатывают внеклеточные гидролитические ферменты (в том числе протеазы и амилазы), являющимися катализаторами деструкции высокомолекулярных органических соединений белковой и полисахаридной природы (Шиганова и др., в печати).

#### Г. Биологические параметры:

**–численность и биомасса голо- и меро - и ихтиопланктона.** Гребневик выедая, уменьшил численность и видовое разнообразие представителей этих групп организмов (Рис.9) Больше всего пострадали термофильные виды, развивающиеся летом. Некоторые виды зоопланктона практически исчезли: *Oithona nana*, *Centropages ponticus*, представители сем. Pontellidae. В августе в прибрежье планктон зачастую был представлен одной эвритермной и эвригалинной *Acartia clausi* (Shiganova, 1997), а в северо-западной части достигающей большей численности чужеродной *Acartia tonsa* (Губанова, 2003).



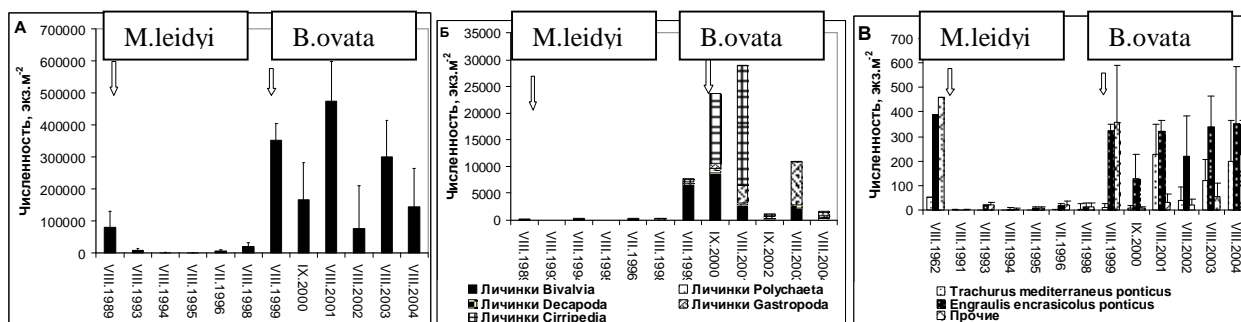


Рис. 9. Межгодовые изменения численности зоопланктона (А), меропланктона (Б), икринок рыб (В) в прибрежных районах после появления *M.leidy* и *B.ovata*.

Мнемиопсис потребляет также пелагических икринок и мелких личинок рыб, что привело к значительному уменьшению их численности (Рис.9) (Shiganova,1997). Количественное и качественное изменение пищевого спектра личинок рыб привело к их большой смертности. Процент мелких личинок с пустыми желудками достигал 100%. (Tkach et al., 1997);

– **численность и биомасса желетелых:** *Noctiluca scintillans*, *Pleurobrachia pileus*, *Aurelia aurita*. Уменьшилась численность пищевых конкурентов мнемиопсиса – черноморских желетелых видов, несмотря на значительную разобщенность вертикального распределения этих холоднлюбивых видов с *M. leidy* (Shiganova , 2008);

– **численность и биомасса представителей микропланктона.** Развитие *M.leidy* способствовало увеличению бактериопланктона двумя способами. С одной стороны – выеданием им потребителей бактериопланктона – представителей зоопланктона бактериофагов, таких как *Penilia avirostris*, *Paracalanus parvus*, *Oikopleura dioica*. С другой стороны выделением гребневиком слизи, которой питается бактериопланктон, что стимулировало увеличение его численности. Так в 1988 г. численность бактериопланктона была  $200-1800 \cdot 10^6$  кл.мл<sup>-1</sup> и увеличилась до  $1300-2500 \cdot 10^6$  кл.мл<sup>-1</sup> в 1993 г. открытых водах, в прибрежье увеличение было еще более значительное (Sorokin, 2002). В результате последовало увеличение численности его консументов – гетеротрофных силиат и зоофлагеллят (Шиганова и др., в печати). В то же время, личинки (цидиппидные) *M. leidy* в первые дни своей жизни сами питаются только микропланктоном. Таким образом, вырабатывая слизь, *M. leidy*, обеспечивает пищей свое потомство. Это еще одно свойство, обеспечивающее выживаемость гребневика в различных условиях (Shiganova et al., 2004a).

– **численность и биомасса фитопланктона.** При снижении численности зоопланктона, уменьшается пресс на фитопланктон, способствуя его росту; увеличение биогенных элементов, более всего  $\text{NH}_4$ , выделяемых мнемиопсисом, также дополнительно стимулирует развитие фитопланктона (Рис.10) (Shiganova et al., 2004a).

- **первичная продукция.** С увеличением фитопланктона увеличились значения первичной продукции. Средние значения летних характеристик хлорофилла «а» были равны  $0.4 \pm 0.14$  мг м<sup>-3</sup> с 1964 по 1984 гг. С конца 1980-х гг. величина хлорофилла «а» начала увеличиваться до  $1.12 \pm 0.57$  мг м<sup>-3</sup> в 1991 г. и достигла максимума  $3.08 \pm 2.16$  мг м<sup>-3</sup> в 1992 г. После 1992 г. уровень хлорофилла стабилизировался на средней отметке  $0.57$  мг м<sup>-3</sup> до 1996 г. (Yunev et al., 2005)

– **численность и биомасса рыб-планктофагов.** Из-за резкого падения биомассы зоопланктона (Рис. 9), уменьшились размерно-весовые характеристики этих рыб, изменилась их возрастная структура, (практически исчезли старшие возрастные группы, старше 2 лет), уменьшились рационы, в составе пищи стали преобладать низкокалорийные виды. В результате упали запасы и уловы. Общий улов рыб-планктофагов упал от 919202 тыс.т. в 1988 г. до 242243 тыс.т. в 1997 г. (Рис. 10). Больше всего пострадали тепловодные летнепереступающие рыбы, самая массовая из которых – хамса *Engraulis encrasicolus ponticus* (Shiganova, Bulgakova, 2000);

– **численность и биомасса представителей зообентоса, имеющих пелагических личинок.** Личинки донных животных (меропланктон) потребляются мнемипсисом и их численность значительно упала после появления мнемипсиса (Рис.9), в результате число оседающих особей резко сократилось; кроме того, структура донных сообществ изменяется из-за заиления мелководий в связи с оседанием слизевых продуктов выделения и распада отмерших особей мнемипсиса.

- **макрофитобентос.** Уменьшение прозрачности и увеличение седиментации из-за слизи, выделяемой *M.leidy*, привело к сужению ширины фитоценоза, сокращению запасов ведущих видов, таких как представители *Cystoseira*, *Phylophora* и общего числа видов макрофитобентоса. Так, в 1999-2000 гг. в северо-восточной части моря отмечено 56 видов, тогда как в 1970-е гг. отмечалось 133 вида (Максимова, Лучина, 2002);

– **численность и биомасса рыб бентофагов.** Сократились запасы и уловы камбаловых, султанки *Mullus barbatus*, мерланга *Merlangus merlangus euxinus* из-за снижения биомассы кормовых объектов, изменился их пищевой спектр; изменились размерно-весовые характеристики особей (Shiganova and Bulgakova, 2000). В результате уловы демерсальных рыб упали от 42 231 тыс.тон в 1988 г до 16 914 тыс.т. в 1997 г. (данные GFCM).

– **численность и биомасса крупных пелагических и демерсальных рыб и дельфинов - потребителей рыб-планктофагов и бентоса.** Из-за снижения биомассы кормовых организмов уловы пелагических хищных рыб упали от 51931 в 1988 г. до 16735 тыс.т. в 1997 г., численность дельфинов уменьшилась от 113 тыс. экз. до 40 тыс. экз. (Рис.10).

Таким образом, *M. leidy* вызвал каскадный эффект на все трофические уровни экосистемы от голо -, меро- и ихтиопланктона вверх к планктоноядным рыбам и далее до хищных рыб и дельфинов; и вниз – от зоопланктона до фито- и микропланктона (Рис. 10) (Shiganova et al., 2004a), в конечном счете, вызвав перераспределение потоков вещества и энергии по трофическим уровням и изменение продукционно-деструкционных процессов в водоеме. После появления в Черном море *B. ovata* в августе- сентябре 1999 г., количественные показатели кормового зоопланктона возросли во много раз (Рис.9), увеличилось число видов. Особенно заметно увеличение числа тепловодных видов и их количественных характеристик. Виды, практически исчезнувшие после вселения *M. leidy*, появились опять и достигли высокой численности (Рис.9), сравнимой с ее значениями до его вселения. В последующие годы наблюдались колебания численности зоопланктона. Это было связано с тем, что *M.leidy* в теплые годы (2000-2002 гг.), до

сезонного появления *B.ovata* в августе, достигал высокой численности, сравнимой с годами, когда *B.ovata* еще не вселился, и значительно снизить биомассу зоопланктона. И все же и в этом случае, количественные показатели зоопланктона были намного выше, чем в годы до появления *B.ovata*. С 2003 г. показатели численности и биомассы зоопланктона во все сезоны достигли уровня характерного до появления мнemiопсиса. Однако некоторые виды, такие как *Oithona nana* появилась лишь в единичных экземплярах только в северо-западной части моря, *Centropages ponticus* появляется нерегулярно, представители сем. Pontellidae также пока не многочисленны. С 1999 г. численность и видовое разнообразие меропланктона также начало восстанавливаться в летнее время. Значительно увеличилась численность личинок *Bivalvia*, появились личинки *Gastropoda*, *Polychaeta* (Рис.9). Видовой состав ихтиопланктона уже в 1999 г. был представлен 24 видами вместо 4-6 в годы развития мнemiопсиса. В 2004 г. число видов (38) было сравнимо с таковым до вселения мнemiопсиса в северо-восточной части моря. Хотя общая численность икринок и особенно личинок рыб все еще остается ниже уровня 1960-х годов.

Анализ изменений нерестовых и промысловых запасов, уловов, морфометрических характеристик, возрастной структуры, рациона и пищевого спектра рыб до и после вселения *M. leidy* показал, что причиной падения запасов рыб является гребневик, а не пресс промысла на мелких пелагических рыб, как полагает ряд авторов. После вселения *B.ovata* прозрачность воды до настоящего времени не восстановилась полностью. Летом она стала составлять 8-11 м в прибрежных и 12-16 м в открытых водах, что ниже, чем наблюдалось до вселения *M. leidy* (14-22 м в открытых водах). Это, видимо, связано с тем, что *B.ovata* также как и *M. leidy* выделяет слизь и способствует уменьшению прозрачности. Однако его развитие в пелагиали длится только 4-5 месяцев, соответственно его воздействие на среду более кратковременное.

Таким образом, вселение *B.ovata*, несомненно, оказало позитивное влияние на экосистему Черного моря. Она в значительной степени восстановилась; воздействие на экосистему *M. leidy* теперь ощутимо лишь в отдельные годы во время сезонного отсутствия *B.ovata*, и длится не более 1-2 месяцев. Однако с уменьшением численности *M. leidy* опять возросла численность его пищевых конкурентов желетельных видов *A. aurita* и *N.scintillans*, что свидетельствует о все еще неблагоприятном состоянии экосистемы.

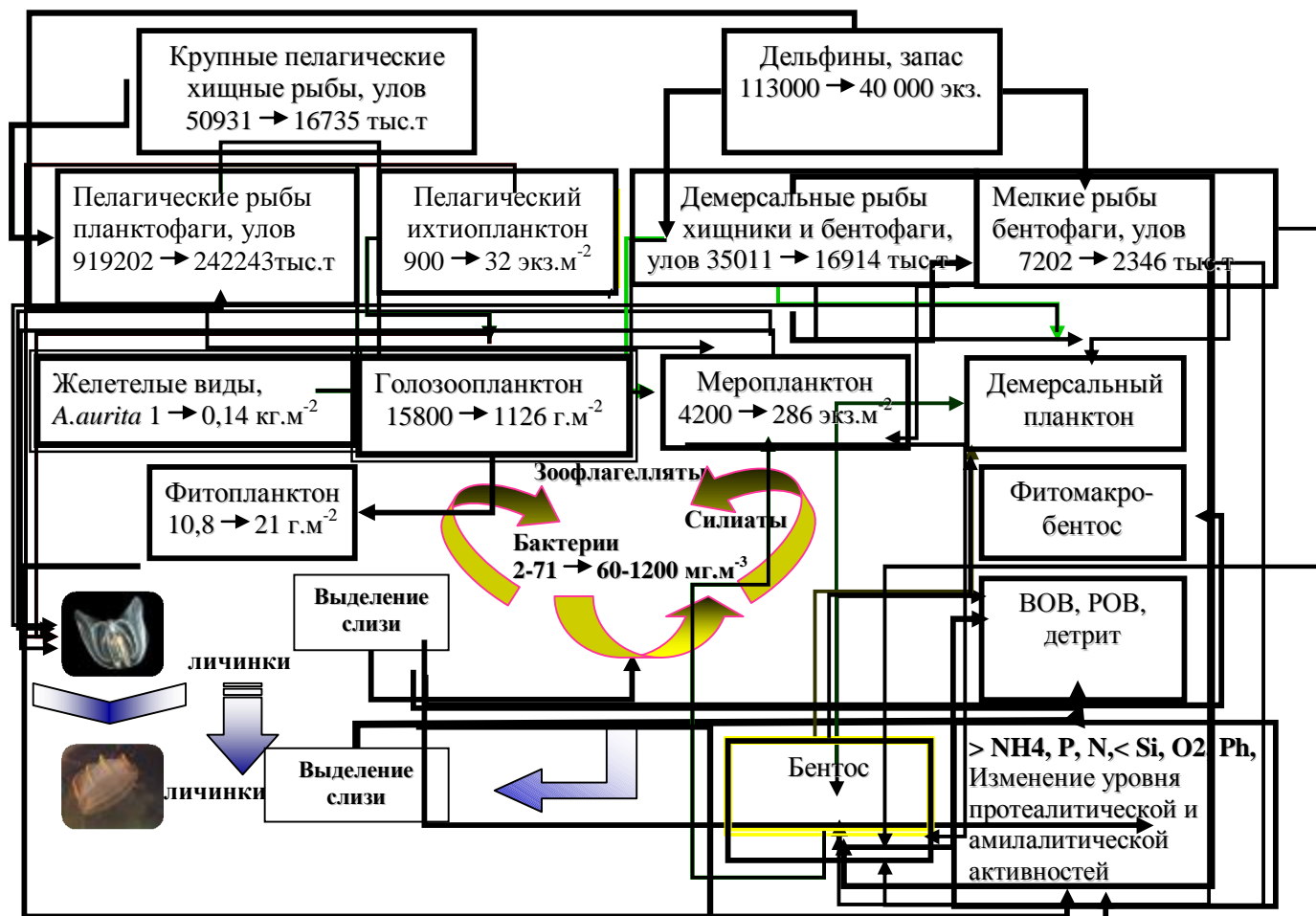


Рис.10. Схема каскадного влияния *M. leidyi* на экосистему Черного моря (Shiganova et al., 2004a). Цифрами показано изменение численных характеристик рассматриваемых параметров до вселения гребневика (1988 г.) и после перед появлением *B.ovata* (1997 г.), для дельфинов после (1994 г.).

#### Глава 4. АЗОВСКОЕ МОРЕ

В главе кратко дана история формирования Азовского моря, его флоры и фауны, современное состояние экосистемы и факторы его определяющие. В состав биоты самого Азовского моря входят 350 видов свободноживущих беспозвоночных (без учета турбеллярий и нематод), 605 видов фитопланктона, 30 видов макрофитов и 103 вида рыб. При учете только изученных групп черноморская фауна оказывается богаче азовской примерно в 3,4 раза, причем в Азовском море уменьшается не только число видов, но существенно меняется и соотношение фаунистических групп. Флора и фауна Азовского моря сформировались из представителей пресноводного, солоноватоводного и морского комплексов. Значительную часть оставляют понто-каспийские реликты, обитающие в его опресненных районах, реках и лиманах. Морской комплекс представлен видами средиземноморского происхождения.

В главе отражено изменение биоразнообразия флоры и фауны до массового вселения чужеродных видов под воздействием антропогенных факторов. Наиболее значительным из них было зарегулирование стока рек Дона и Кубани, начатое в 1969 г., и приведшее к повышению солености, ухудшению кислородного режима, коренному преобразованию донной фауны, проникновению морских видов из Черного моря, в частности, вспышкам развития черноморской

медузы *Aurelia aurita*. С 1977 г. объем речного стока увеличился, последовало снижение солености азовских вод. В результате произошло постепенное восстановление азовской фауны и снижение числа проникающих черноморских видов.

#### Вселение чужеродных видов и их роль в экосистеме.

Вид, вселяющийся в Азовское море, должен быть достаточно эвригалинным, эвритермным, эвриоксигенным и стенобатно-мелководным.

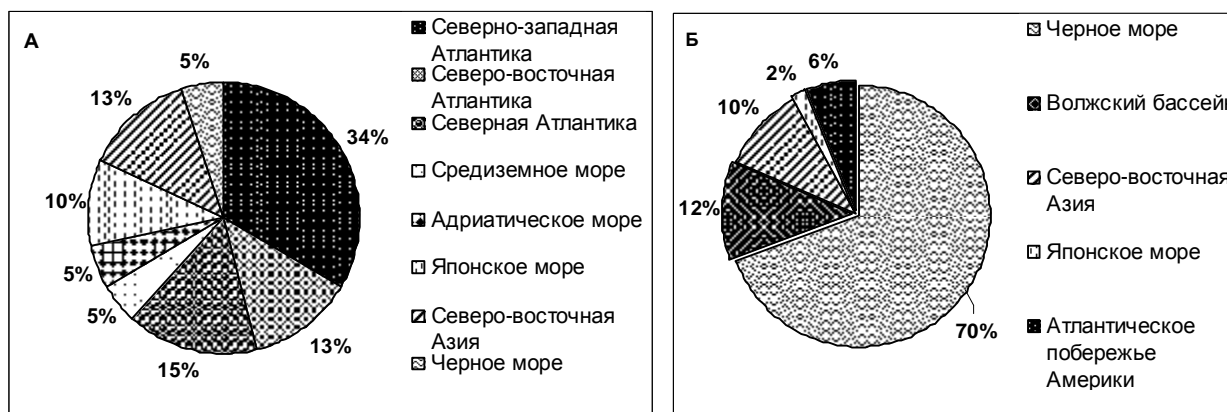


Рис.11. Процент натурализовавшихся видов разного происхождения в чужеродной фауне Азовского моря: А – по первичному району-донору; Б – по вторичному (фактическому) району-донору.

Из-за низкой солености, мелководности и суровых зим многие черноморские виды могут заходить сюда только временно в периоды повышения солености, или существовать лишь в южных более соленых водах. Стенотермные теплолюбивые организмы стали сезонными мигрантами, регулярно в теплое время года проникающими в Азовское море. Среди них пелагические виды – фито- и зоопланктона, рыбы.

Фактически все случайные вселенцы в Азовское море – это виды, проникшие с течениями или с судами из Черного моря. Все они, кроме мидии *Mytilus galloprovincialis*, бычка *Gobius niger* и, вероятно, водоросли макрофита *Ectocarpus caspicus* являются чужеродными и для Черного моря. Общее число чужеродных видов составляет 46. Наибольшим видовым разнообразием отличаются моллюски. Черноморские чужеродные виды, проникшие в Азовское море и сумевшие в нем натурализоваться, по первичному району-донору: североатлантические (9 – из прибрежных вод северной Америки, 5 – из прибрежных вод Европы, 6 – из северной Америки или Европы), 2 – из Адриатического моря или его бассейна, 2 – из Японского моря, 5 видов рыб были намеренно завезены в Азовское море из опресненных районов восточной Азии и Атлантического побережья Америки, 4 вида имеет средиземноморское происхождение, они появились в последние годы в северо-западной части Черного моря, а затем проникли в Азовское море (Рис.11).

Распределение чужеродных видов, как и сезонных мигрантов из Черного моря, обуславливается их эвригалинностью и эвритермностью. Одни из них могут жить только в южной части Азовского моря и в Керченском проливе. К ним относятся стеногалинные черноморские вселенцы – рапана *Rapana venosa*, голубой краб *Callinectes sapidus*. Другие могут жить только в теплые сезоны, заселяясь, каждый раз заново весной или летом, вырастая, размножаясь и вымирая

при понижении температуры. Это – гребневики *M. leidyi* и *B. ovata*. В какой то мере можно к этой группе отнести и веслоногого рака *A. tonsa*, диатомовую водоросль *P. calcar-avis* – теплолюбивых видов, способных выжить в Азовском море, т.к. они развиваются только в теплое время года.

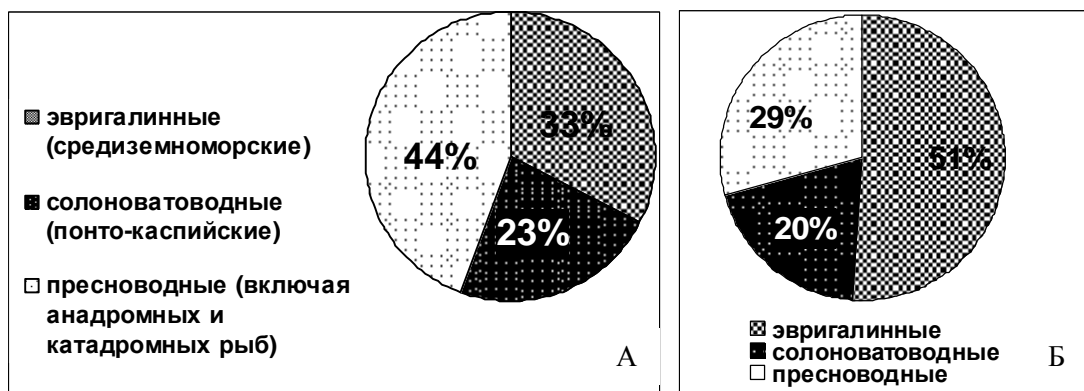


Рис.12.Процентное соотношение эвригалинных, солонатоводных и пресноводных видов в аборигенной (А) и чужеродной (Б) биоте Азовского моря.

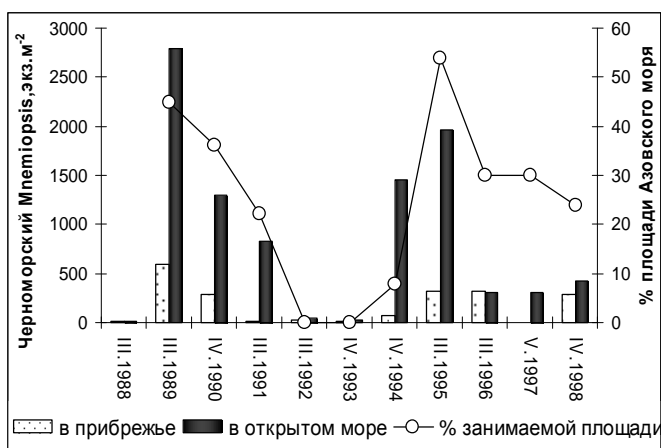
Еще одна группа – это виды, которые смогли натурализоваться и круглогодично жить в Азовском море. К ним относятся солонатоводные чужеродные виды Черного моря: колокольчиковые *Urnatella gracilis*, гидромедузы *B. virginica*, *B. megas*, брюхоногий моллюск *Potamopyrgus jenkinsi* и эвригалинные, эвритермные виды, способные жить при низкой солености и низких зимних температурах: двустворчатый моллюск *Mya arenaria*, , усконогий рак *B. improvisus*, краб *R. harrisi*, полихета *Ficopomatus enigmaticos*. Пресноводные чужеродные виды расселились в лиманах, низовьях Дона, водохранилищах. Наибольший их процент составляют организмы из Волжского бассейна и преднамеренно интродуцированные пресноводные рыбы. Некоторые из них способны жить в опресненных районах моря. Также как и в Черном море, в Азовское до 1980-х гг. в большем количестве проникали бентосные виды, а в последние годы преобладает вселение планктонных организмов. В целом, можно заключить, что наибольший процент чужеродных видов в Азовском море составляют эвригалинные вселенцы, занесенные в Черное, а затем проникшие и в Азовское море (51%). Меньше проникло солонатоводных чужеродных видов (20%), ранее натурализовавшихся в северо-западной части Черного моря. Остальные - это намеренно внесенные пресноводные рыбы или занесенные из Волго-Донского бассейна виды (29%). Число эвригалинных морских видов примерно в 1,5 раз больше в чужеродной биоте, чем в азовоморской (Рис.12).

Оценивая роль чужеродных видов в экосистеме Азовского моря, в первую очередь следует отметить значительное негативное влияние от вселения гребневика *M. leidyi*. Не принесли пользы и хищные гидромедузы, но их влияние невелико из-за их малочисленности. Водоросль *P. calcar-avis* при массовом размножении вытесняет аборигенные привычные для зоопланктона кормовые виды фитопланктона. Вселение остальных видов можно назвать позитивным. Моллюски *M. arenaria* и *A. inaequalvis*, распространившись в районах с пониженным содержанием кислорода, мало пригодных для других представителей бентоса, стали кормовыми объектами для рыб-бентофагов, их личинки служат пищей для пелагических рыб. Роль *B. improvisus* как обрастателя

негативна, но его личинки служат пищей для рыб. Краб *R. harrisii* стал кормовым объектом для рыб бентофагов. *A. tonsa* пополнила кормовой зоопланктон. Гребневик *B. ovata* также, несомненно, является полезным вселенцем.

### Вселение гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Азовском море

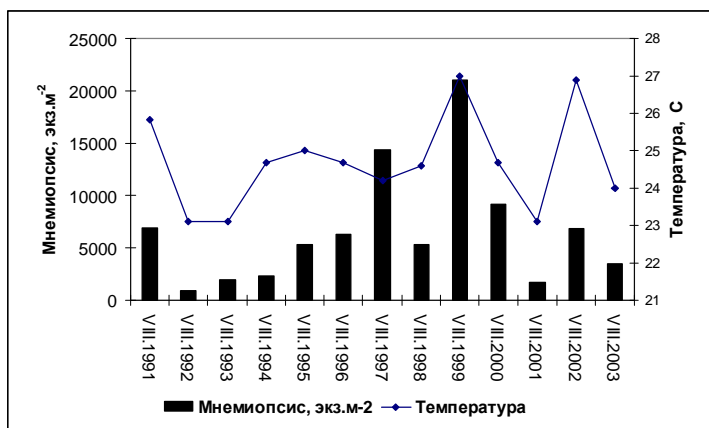
*Mnemiopsis leidyi* был впервые отмечен в Азовском море в августе 1988 г. С тех пор он ежегодно заново вселяется в Азовское море из Черного, формируя самостоятельную самовоспроизводящуюся популяцию, сезонное развитие которой длится от весны–лета до



поздней осени, до падения температуры до + 4 °С (Студеникина и др., 2000). В результате многолетних наблюдений выявлены два сценария сезонного развития его популяции в Азовском море.

Рис.13. Межгодовые изменения численности *M. leidyi* в Черном море и процента площади, занимаемой *M. leidyi* в Азовском море в июне (Shiganova et al., 2001).

При преобладающих южных ветрах большое количество черноморских особей попадает в Азовское море в апреле-мае (сценарий раннего развития). Восточный и северный ветры напротив, снижают скорость формирования ареала *M.leidyi* весной, и развитие его популяции начинается в начале лета (сценарий позднего



развития). Второй важный фактор, влияющий на стартовые размеры популяции в Азовском море,— это концентрация *M. leidyi* в северо-восточной части Черного моря (Рис.14).

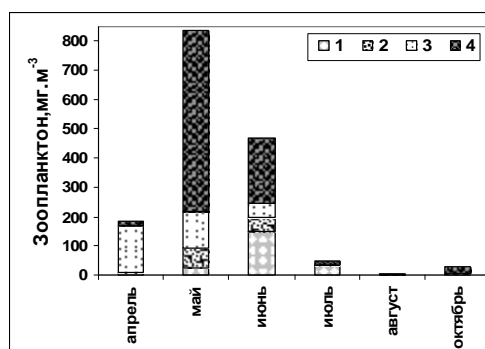
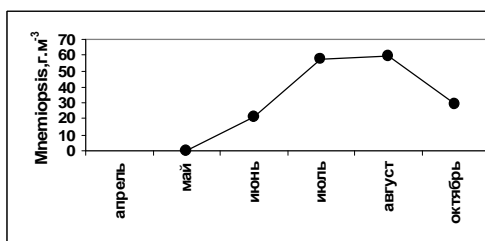
Рис.14. Межгодовые изменения численности (экз.м<sup>-2</sup>) *M. leidyi* в Азовском море (1) и температуры поверхностного слоя моря (2) ( $r=0,88$ ,  $p<0,01$ ) (Shiganova et al., 2001, Мирзоян и др., 2006) .

Поскольку межгодовые изменения численности *M. leidyi* в Черном море, связаны с климатическими факторами, то в Азовском море они же определяют межгодовую изменчивость популяции. Так, процент занимаемой мнемипсисом площади в июне в Азовском море был высоким в те годы, когда его численность была наибольшая в Черном море (Рис. 14). В такие годы преобладают теплые и влажные воздушные массы и южные ветра, что приводит к раннему проникновению *M. leidyi* в Азовское море. Напротив, усиление северного ветра вызывает уменьшение температуры поверхностного слоя воды, что приводит к низкой численности *M. leidyi* в Черном море и его позднему заносу в Азовское море. Кроме того, при одном и том же сценарии

захода (раннего или позднего) развитие популяции мнемииопсиса связано с направлением и скоростью ветровых течений в Керченском проливе и температурой поверхностного слоя в самом Азовском море (Рис. 14). После заноса мнемииопсиса в Азовское море, решающее значение для начала его размножения и для создания местной популяции имеет трофическая обеспеченность.

Условия Азовского моря в течение лета-осени оказались еще более благоприятными для развития популяции *M. leidy*, по сравнению с Черным морем, благодаря высоким летним температурам и более высокой биомассе зоопланктона, но вся популяция вымирает поздней осенью. В Азовском море численность *M. leidy* часто достигала более высоких значений, чем в Черном, особенно в случаях раннего захода. Его самая высокая численность – 21 020 экз. м<sup>-2</sup> почти в 3 раза выше отмеченной его максимальной численности в Черном море (7 600 экз. м<sup>-2</sup>) (данные с поправочным коэффициентом, см. Виноградов и др., 1989; Мирзоян и др., 2006). При этом максимальная биомасса *M. leidy* (1089 г. м<sup>-2</sup>) была значительно ниже, чем в Черном море (4 600 г. м<sup>-2</sup>), что связано с гораздо более низкой массой особей, имеющих меньшие размеры в Азовском море. Воздействие *M. leidy* на экосистему Азовского моря еще более значительно, чем в Черном море, особенно, во время ранних заходов (Shiganova et al, 2001).

В результате вселения гребневик-мнемииопсис изменил многие показатели экосистемы и среды Азовского моря.



**А. Прозрачность воды.** Из-за слизи, выделяемой *M. leidy* как при жизни, так и при отмирании уменьшилась прозрачность воды до 1-2 м.

**Б. Гидрохимические свойства воды.** Во всем Азовском море отмечено значительное увеличение содержания аммония во время развития мнемииопсиса (Мирзоян и др., 2000).

Рис.15. Сезонное изменение биомассы *M. leidy* (г.м<sup>-3</sup>) и зоо- и меро планктона (мг.м<sup>-3</sup>); Copepoda; 2- Cladocera; 3-Rotifera; 4-меропланктон (ранний заход) (Shiganova et al.2001).

### В. Биологические параметры:

– **численность и биомасса голо- и меро - и ихтиопланктона.** Кормовой зоопланктон, доступный для гребневика во всей толще воды ввиду мелководности моря, почти полностью выедается к августу. Биомасса зоопланктона падает от более чем 1000 мг. м<sup>-3</sup> в продуктивных зонах в мае до почти полного его отсутствия в августе (Рис.15). Меропланктон, прежде всего, личинки *Bivalvia*, в отдельные сезоны, составляющие до 90% общей биомассы зоопланктона в Азовском море, активно потребляется гребневиком, что отражается на численности оседающих личинок



(Фроленко, 2006). Пелагические икринки и личинки рыб выедаются *M. leidy*, кроме того, он подрывает их кормовую базу (Надолинский, 2000).

– **численность бактерий.** Значительно возросла численность бактериопланктона после вселения мнемнопсиса в среднем за период 1992-1998 гг. в 3,1 раза в Таганрогском заливе и в 2,4 раза в самом море (Толоконникова, 2000).

– **фитопланктон и первичная продукция.** Было отмечено увеличение первичной продукции в Азовском море более, чем в 1,5 раза после вселения мнемнопсиса в среднем от 30 млн. т С в год в 1977-87 гг., до в среднем 48 млн.т С в год в 1988-1998 гг. (Александрова и др., 2000).

– **численность и биомасса рыб-планктофагов.** Из-за отсутствия достаточного корма ухудшились морфофизиологические характеристики черноморско-каспийской кильки *Clupeonella cultriventris* и хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus*, что привело к их смертности, составляющей до 70% численности в младших возрастных группах. В результате запасы этих рыб значительно упали. Вылов кильки на усиление уменьшился более чем в 4 раза, а общая добыча ставными неводами – более чем в 8 раз. Лов азовской хамсы стал нерентабельным (Рогов и др., 2000).

Таким образом, в экосистеме Азовского моря после вселения гребневика мнемнопсиса также наблюдался каскадный эффект. Причем ввиду небольших размеров моря, его мелководности и высокой продуктивности уровень воздействия оказался еще более значимым, чем в Черном море.

#### **Вселение гребневика *Beroe ovata* Mayer 1912 в Азовское море.**

В Азовском море *Beroe ovata* появился в 1999 г. (Шиганова и др., 2000; Shiganova et al., 2001). Механизм его проникновения, последовательность освоения акватории водоема и факторы, определяющие эти процессы, те же, что и у *M. leidy*. Однако решающее значение они имеют для *B. ovata* в конце лета - начале осени (Мирзоян и др., 2006). В первые годы *B. ovata* единично встречался в одном - двух районах моря. В 2003 г. он был уже отмечен повсеместно, а в 2005 г. образовал довольно обширный ареал. Популяция включала все возрастные группы животных, в том числе и личинок, которых ранее не отмечали. Это свидетельствует, что *B. ovata* адаптировался к условиям моря, способен размножаться и сформировать развивающуюся и интенсивно питающуюся популяцию в Азовском море. Расчеты показывают, что он способен выедать популяцию мнемнопсиса на 73-99 %, а в отдельных случаях и полностью (Шиганова и др., 2000). Однако эффективность влияния *B.ovata* для восстановления кормовой базы рыб очень низка, поскольку снижение численности *M. leidy* и увеличение биомассы зоопланктона происходит гораздо позже периода нагула рыб, и в районах, не являющихся нагульными. Как и до вселения *B.ovata*, нагул рыб планктофагов проходит в условиях дефицита пищи (Мирзоян, 2006).

#### **Глава 5. КАСПИЙСКОЕ МОРЕ**

Каспийское море – бессточный изолированный водоем. Изменения уровня моря – один из основных факторов, определяющих состояние его экосистемы. Современная флора и фауна Каспийского моря состоит из автохтонных (понто-каспийских), пресноводных, средиземноморских и арктических видов. Видовой состав относительно беден. По сравнению с

Черным морем число видов в 2,5 раза меньше. В Каспии всего насчитывается 733 вида и подвида растений и 1814 видов и подвидов животных, из которых 1069 свободноживущие беспозвоночные, 325 паразитических и 415 позвоночных (Касымов, 1987). Несмотря на относительно низкое биоразнообразие Каспийское море характеризуется высокой продуктивностью, особенно в его северной части, а также большими и ценными рыбными запасами.

#### **Вселение чужеродных видов и их роль в экосистеме.**

Процесс вселения в Каспийском море чужеродных видов можно разделить на два основных этапа с небольшими исключениями. С 1930-х гг. была начата плановая интродукция промысловых видов и кормовых беспозвоночных. В результате натурализовались только беспозвоночные и рыбы, ввезенные из Азово-Черноморского бассейна, среди них многощетинковый червь *Nereis diversicolor* и двустворчатый моллюск *Abra ovata* из Азовского моря, два вида кефалей остронос *Liza salens* и сингиль *Liza aurata* из Черного моря. До недавнего времени единично встречалась глосса *Platichthys flesus luscus*, вселенная из Черного моря. Натурализовались также попутно ввезенные из Черного моря креветки *Palaemon adspersus* и *P. elegans*. Вместе с кефалями были занесены паразиты рыб.

Второй этап вселения чужеродных видов начался после открытия Волго-Донского канала в 1952 г. С этого времени основным вектором их проникновения стало судоходство. Чужеродные виды начали появляться в Каспии сначала в составе сообществ обрастателей, а в 1980-х гг. и с балластными водами судов. Этот процесс продолжается и в настоящее время.

Таким образом, в период мероприятий по увеличению рыбопродуктивности и улучшению кормовой базы, практически все натурализовавшиеся в Каспии виды – это азово-черноморские виды (Рис.16). Рыбы, завезенные из других районов, не прижились (кроме некоторых пресноводных и сорных рыб, завезенных с ними). После открытия Волго-Донского канала практически все чужеродные виды были завезены с судами из Черного моря. Большая часть из них – это черноморские эвригаллинные виды (29). По происхождению они – средиземноморско-атлантические, в настоящую эпоху живущие в Черном море и адаптированные к существованию при пониженной солености. Они не являются в современную эпоху средиземноморскими видами, к которым их ошибочно относит ряд авторов. Среди них самыми массовыми являются *Pleopis polyphemoides* (Cladocera), завезенный еще до открытия канала двустворчатый моллюск *Mytilaster lineatus*, а также представители фитопланктона и макрофитов. Процесс проникновения черноморских видов продолжается и в настоящее время. В 2004 г. нами были обнаружены еще 3 вида зоопланктона и 4 вида фитопланктона. Из них диатомовые водоросли *Pseudo-nitzschia seriata* и *Cerataulina pelagica* уже регулярно встречаются в течение нескольких лет (Шиганова и др., 2005). В 2008 г. нами повторно была обнаружена Copepoda *Oithona similis*, что может свидетельствовать о ее натурализации в Каспийском море. В 2009 г. впервые в наших сборах обнаружены экземпляры *Penilia avirastris*.



Рис.16. Процент натурализовавшихся видов разного происхождения в чужеродной фауне Каспийского моря: А – по первичному району- донору, Б – по вторичному (фактическому) району- донору.

Следующая группа чужеродных организмов – это черноморские солоноватоводные виды (9), обитающих в опресненных районах северо-западной части Черного и в Азовском море. Из них 5 понто-каспийских видов (гидромедуза *Moerisia maotica*, Gammaridae- *G. aequicauda*, *Iphigenella shablensis*, *Bivalvia - Monodacna colorata* и *Dreissena bugensis*) и 4 солоноватоводных вида (внутрипорошицевый *Barentsia benedeni*, брюхоногие моллюски *Tenellia adspersa*, *Lithoglyphus naticoides*, мшанка *Conopeum seurati*), которым было легко найти оптимальные условия в Каспии.

Еще одна группа видов – это эвригалинные вселенцы в Черное море (7), завезенные в него из прибрежных атлантических вод Северной Америки, затем занесенные в Каспий с судами. К ним можно отнести и 2 солоноватоводных вида гидромедуз *B. virginica* и *B. megas*. Большинство из этих организмов оказали значительное влияние на экосистему Каспия. Это, прежде всего, гребневик *M. leidy*, веслоногий рак *Acartia tonsa*, усоногий рак *Balanus improvisus* и диатомовая водоросль *Pseudosolenia calcar-avis*.

Многощетинковый червь *Ficopomatus enigmaticus* и краб *Rhithropanopeus harrisi* были завезены из прибрежных вод Европы в Черное море, а затем в Каспийское. Происхождение некоторых видов, таких как мшанка *Lophopodella carteri* и мохнорукий краб *Eriocheir sinensis* достоверно не установлено. Не исключено, что мохнорукий краб проник по рекам и каналам из Азово-Черноморского бассейна.

Общее число натурализовавшихся чужеродных видов составляет, по нашим подсчетам, 60. Из них 8 видов рыб встречаются единично. Не натурализовались 14 видов рыб, неизвестна судьба усоногого рака *Balanus eburneus*, неизвестно натурализуется ли сцифомедуза *Aurelia aurita* и найденные нами в 2004 г. зоо- и фитопланктонные черноморские виды (Шиганова и др., 2005). Большая часть видов, проникших и натурализовавшихся в Каспийском море, относятся к эвригалинным видам (65%), что в 13 раз больше, чем в аборигенной фауне. Многие из них широко распространены в прибрежных водах океанов, и соответственно обладают полиморфизмом и экологической пластичностью. Некоторые атлантические вселенцы, вероятно, смогли натурализоваться, т.к. расселялись последовательно. Сначала они вселились в Черное море с соленостью более низкой, чем в регионах-донорах, а затем, проникнув в Каспий, смогли

натурализоваться и там, т.к. снижение солености для них было постепенным. Меньшая группа видов относится к солоноватоводным черноморским видам, которые легко натурализовались в Каспии, благодаря сходным условиям обитания и общности происхождения (25%). Пресноводные чужеродные виды – это намеренно вселенные рыбы (10%) (Рис. 17).

Чужеродные виды расселились следующим образом: морские эвригалинные виды натурализовались в Среднем и Южном Каспии, часто вытеснив автохтонные виды. Солоноватоводные и пресноводные вселенцы обитают в Северном Каспии, хотя более эвригалинные из них, такие как гидромедузы, встречаются как в Северном, так и в Среднем и Южном Каспии. *M. leidy* постоянно живет в Южном Каспии, а с весенним потеплением распространяется на север.



Рис.17. Относительная роль эвригалинных, пресноводных и солоноватоводных видов в аборигенной и чужеродной фаунах Каспийского моря (А, Б – аборигенные, В – чужеродные виды).

Влияние чужеродных видов на экосистему Каспийского моря различно. Многощетинковый червь *Nereis diversicolor*, двустворчатые моллюски *Abra ovata* и *Mytilaster lineatus*, краб *R. harrisi* стали кормом для осетровых. Из мезозoopланктона массовыми стали *Acartia tonsa* и *Pleopis polyphemoides*. *A. tonsa* вытеснила ключевые виды каспийских копепод, таких же фитофагов и стала доминирующим видом, благодаря высокой плодовитости и способности широко расселяться. В Каспийском море, вероятно, она способна жить круглогодично, тогда как в Азовском и Черном развивается только в теплые сезоны. Все чужеродные виды зоо- и фитопланктона используются в пищу рыбами и беспозвоночными. Кефали стали промысловыми рыбами, хотя и не составляют значительную часть в общем улове. Гидромедузы *B. virginica* и *M. maotica*, поглощают мелкий зоопланктон, но они немногочисленны и поэтому не наносят урона экосистеме. Самое значительное влияние на экосистему оказывает гребневик *M. leidy*.

### Вселение *Mnemiopsis leidy* в Каспийском море

В главе подробно описаны морфология, эколого-физиологические характеристики (морфология, размножение, развитие, рост *M. leidy*, питание, метаболизм) на основе собственных данных, межгодовая и сезонная динамика численности в разных районах.

Гребневик *M. leidy* был впервые обнаружен в Каспийском море в ноябре 1999 г. (Шиганова и др., 2001). К лету 2000 г. *M. leidy* освоил Южный и Средний Каспий, в октябре появился в Северном Каспии. В августе 2001 г. отмечена первая вспышка численности мнемииопсиса во всех районах Каспия (средняя  $9103 \pm 5690$  экз.  $m^{-2}$ ), превышающая самые высокие

показатели в Черном море. Однако биомасса каспийских гребневиков была ниже из-за гораздо меньшего размера и веса особей ( $954 \pm 794$  г. м<sup>-2</sup>). В 2002 г. его численность в августе почти удвоилась по сравнению с 2001 г. (Shiganova et al., 2004b). В последующие годы его количественные показатели снизились, но в 2007 г. они опять увеличились (Рис. 18). Анализ динамики популяции *M. leidy* в Каспийском море в течение 9 лет показал, что основа его ареала сформировалась в Южном Каспии, где он встречается круглогодично.

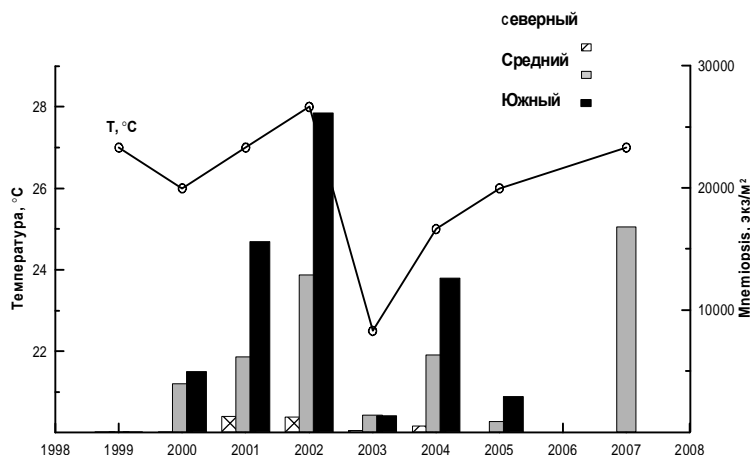


Рис.18. Межгодовые изменения средней численности *M. leidy* во всем Каспии в августе и среднемесячной температуры воды ( $T^{\circ}\text{C}$ ) в Южном Каспии в феврале и августе ( $r_{\text{сев}}=0,7$ ;  $r_{\text{сред}}=0,7$ ;  $r_{\text{южн}}=0,8$ ,  $p<0,01$ )

С весенним потеплением особи *M. leidy* начинают расти, размножаться и распространяться на север. Они проникают в Средний Каспий в мае сначала в его западную часть, затем в июле распространяется по всему Среднему Каспию. В конце июля - начале августа он достигает западной части Северного Каспия, где границей его распределения является изоголина 4,3‰. Сезонное и пространственное распределение мнемипсиса в Среднем и Северном Каспии сходно с его сезонным распространением в Азовском море.

Начало сезонного распространения *M. leidy* на север зависит от направления доминирующих ветров и температуры поверхностного слоя моря. Поэтому, несмотря на сложившуюся определенную сезонную динамику *M. leidy* в Каспийском море, существуют и межгодовые различия, определяемые климатическими флуктуациями. Так, в холодный 2003 г. когда температура воды в юго-западном Каспии упала зимой до 5 °C, *M. leidy* был найден только в его более теплой восточной части. Температура поверхностного слоя была невысокой до середины августа (22-23°С). В результате численность *M. leidy* оставалась низкой на протяжении всей первой половины года. В Северном Каспии *M. leidy* появился только во второй половине августа. В 2004 г. во время теплой зимы мнемипсис достиг восточной части Северного Каспия уже в феврале. Это единственный случай, когда *M. leidy* достиг Северного Каспия зимой. Сезонная динамика численности мнемипсиса и ее количественные показатели отличаются в разных районах Каспия. В Южном Каспии его численность, как правило, выше, чем в других районах. В августе- сентябре он достигает пика численности и биомассы во всех районах. Высокие количественные показатели могут сохраняться до ноября в зависимости от концентрации зоопланктона и температуры воды. В декабре его численность падает до низких значений. Размножение начинается в Южном Каспии, вероятно, в марте-апреле и достигает пика в августе-

сентябре. В Среднем Каспии интенсивное размножение начинается в июле и достигает пика в августе. В Северном Каспии – в середине или во второй половине августа (Шиганова и др., 2003).

### Влияние гребневика *Mnemiopsis leidyi* на состояние экосистемы Каспия.

Воздействие *Mnemiopsis leidyi* на экосистему Каспийского моря оказалось еще более значительным, чем в Черном и Азовском морях. Он оказал влияние на:

**А. Прозрачность воды** Из-за слизи, выделяемой мнемииопсисом как при жизни, так и при отмирании, прозрачность воды уменьшилась в западной части Северного Каспия от 1.7-2.1 м до 0.6-1.2 м, в Южном Каспии в зависимости от сезона от 5-7 м до 1 - 4 м.

**Б. Гидрохимические свойства воды.** Специальные исследования в Северном Каспии показали, что в районе наибольшей концентрации *M.leidyi*, наблюдается понижение содержания кислорода, кремнекислоты, рН, повышение содержания аммония, нитритов, существенно возрастают показатели  $C_{орг}$  (Шиганова и др., 2003).

### В. Биологические объекты:

- **численность и биомасса голо -, меро -, ихтиопланктона.** Число видов голозоо- и меропланктона сократилось от 33- 43 видов в зависимости от района до 6-8 в Северном Каспии, а в теплые сезоны, в Южном и Среднем Каспии, до 2-4. Больше всего пострадали термофильные виды, развивающиеся летом. Виды, составлявшие основу кормового зоопланктона *Eurytemora grimmeri*, *E.minor*, *Limnocalanus grimaldii*, *Calanipeda aquae dulcis* и др., игравшие основную роль в питании рыб-планктофагов, после появления *M.leidyi* встречаются в небольших количествах только до наступления лета. В настоящее время зоопланктон, включая меропланктон, состоит практически полностью из чужеродных видов, более жизнестойких и конкурентоспособных, выживающих в условиях пресса *M.leidyi*. Copepoda представлены в теплое время года единственным чужеродным видом *A. tonsa*, которая формирует от 70 до 98% численности и биомассы всего зоопланктона. Из Cladocera летом в большинстве случаев встречается один чужеродный *Pleopsis poliphemoides*. Из меропланктона, кроме личинок *Bivalvia* (среди которых и личинки чужеродных видов *A. abra* и *M. lineatus*) встречаются только личинки чужеродных *B. improvisus* и личинки *N. diversicolor* (Рис.19);

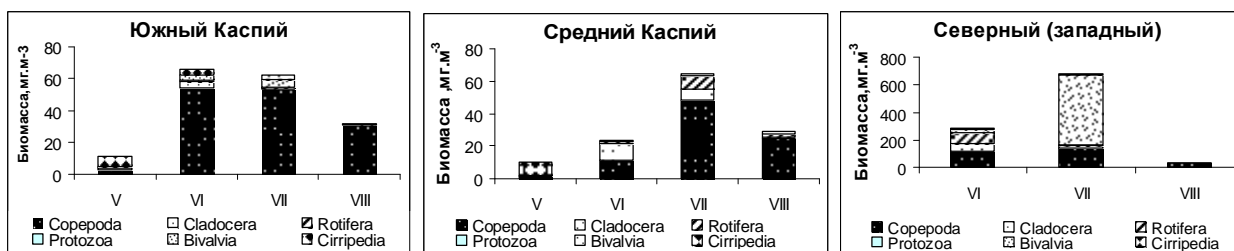


Рис.19. Сезонное изменение представителей голо- и меропланктона после вселения *M.leidyi* в различных районах Каспия.

- **микробиопланктон.** Исследования в Северном Каспии показали увеличение численности бактерий (в среднем в 2 раза) в районе скопления *M.leidyi* по сравнению с прилегающими районами. численность бактерий была 5190-5250 млн.кл. л<sup>-1</sup>. В остальных районах численность варьировала от 2200 до 3310 млн. кл. л<sup>-1</sup>, (Шиганова и др., 2003).

- **фитопланктон.** Из-за снижения численности и биомассы зоопланктона, увеличилась численность и биомасса фитопланктона, особенно в Южном и Среднем Каспии. Численность отдельных видов возросла от 12 до 24 раз. Изменилось соотношение групп фитопланктона, возросла роль синезеленых и зеленых водорослей. В Южном Каспии в 2005 г. наблюдалось невиданное ранее явление – вспышка развития синезеленой водоросли *Nodularia spumigena* (Roohi, 2005). В фитопланктоне значительную роль начинают играть недавно натурализовавшиеся черноморские виды *Cerataulina pelagica* и *Pseudo-nitzschia seriata* (Шиганова и др., 2005);

- **первичная продукция.** В Северном и Среднем Каспии концентрация хлорофилла “а” в 2001-2004 гг. увеличилась в 2 раза по сравнению с этим же сезоном 1999 г. (Шиганова и др., 2003). Данные по распределению хлорофилла, полученные с использованием спутникового сканера SeaWiFS также показали увеличение значений хлорофилла в Среднем Каспии в 2 раза, а в Южном в 3 раза августе-сентябре 2001 г. по сравнению с 1999 г. (Kopelevich et al., 2002);

– **численность и биомасса представителей зообентоса, имеющих пелагических личинок.**

В районах с наибольшей численностью *M.leidy* наблюдается снижение биомассы *Bivalvia* и донных ракообразных. В 2003 г. средняя биомасса бентоса составляла 20 г.м<sup>-2</sup>, что на 39% ниже среднееголетней. Среди двустворчатых моллюсков преобладали чужеродные виды *M. lineatus* и *A.abra* (Ардабьева и др., 2006);

– **численность и биомасса рыб планктофагов.** Из-за резкого падения биомассы зоопланктона и выедания в теплое время года гребневиком личинок рыб уменьшились запасы анчоусовидной *Clupeonella engrauliformes* и большеглазой *C. grimmi* килек. Запасы черноморско-каспийской кильки *Clupeonella curtriventris* не пострадали, благодаря ее эвригалинности, позволяющей ей мигрировать для питания в опресненные воды. Этот вид сам стал успешным вселенцем, широко распространившись в водохранилища бассейна Волги (Слынько, 2001; Осипов, 2006). Резко сузился пищевой спектр всех килек, особенно, в Южном и Среднем Каспии. Основу пищи стали составлять два чужеродных вида: *A. tonsa* и циприсы *B. improvisus*. Вследствие этого размерно-весовые характеристики и индексы упитанности уменьшились у всех видов килек, включая черноморско-каспийскую, выловленную в самом море. В результате резко понизились запасы и уловы килек, ранее составлявших 70% общего улова рыб. К 2003 г. российские уловы упали почти в 10 раз по сравнению с 1999 г., но запасы обыкновенной кильки не сократились, они стали составлять до 50% улова килек в связи с уменьшением доли двух других видов (Седов и др., 2006).

- **осетровые.** Один из факторов, определяющих состояние популяций осетровых, – их обеспеченность пищей. После вселения *M.leidy* изменился состав пищи осетровых, уменьшились индексы наполнения желудков как бентофагов (русский осетр, севрюга), так и хищников (белуга). В питании бентофагов значительно уменьшились ценные виды моллюсков, основным видом, ранее не используемым в пищу, стал чужеродный вид *M. lineatus*, в меньшей степени – вселенные *A. abra* и *N. diversicolor*. Кильки практически исчезли из рационов всех видов осетровых, включая хищника белугу. Только черноморско-каспийская килька в незначительных количествах встречается в их желудках. В целом по Каспию среднепопуляционный индекс наполнения

желудков осетровых стал равен 20‰ в 2003 г. что ниже, чем в предшествующие годы (Молодцова и др., 2004).

- **каспийский тюлень *Phoca caspia***. Влияние развития *M. leidy* на тюленя было особенно значительным в 2000-2002 гг. из-за резкого падения запасов анчоусовидной и большеглазой килек, из которых первая составляла около 60% рациона тюленя. В результате средний вес тюленей уменьшился на 10%, доля размножающихся самок сократилась до 10.1%. Общая яловость в 2001 г. составляла 79.8 % всех самок. После 2002 г. тюлень перешел на питание другими видами рыб, в частности - бычками. Это привело к улучшению состояния его популяции и репродуктивных возможностей самок (Хураскин и др., 2006);

Таким образом, в Каспийском море гребневик *M. leidy* оказал влияние на все уровни экосистемы, создавая такой же эффект "каскада" как и в Черном и Азовском морях. Причем, в Каспии, изолированном водоеме с низкой соленостью, при вспышке численности гребневика отмечено увеличение продукции синезеленых водорослей, приводящих порой к вспышкам «цветений». Важно, отметить, что в Каспийском море после вселения *M. leidy* из организмов, потребляемых этим видом заметную роль в экосистеме сохранили только чужеродные виды зоо-, меропланктона, бентоса, которые сами дали здесь вспышку численности. Из аборигенных видов - конкурентов гребневика не упала численность лишь черноморско-каспийской кильки, которая сама широко расселилась в другие водоемы

#### **Эксперименты по изучению возможности использования гребневика *Beroe ovata* в качестве биоконтроля популяции *Mnemiopsis leidy* в Каспийском море.**

Позитивный пример существенного восстановления черноморской экосистемы при самопроизвольном вселении гребневика *Beroe ovata* послужил стимулом для проведения экспериментов по определению возможности его интродукции в Каспийское море для уменьшения численности *M. leidy* и его воздействия на экосистему и рыбные ресурсы. Результаты экспериментальных работ в 2002-2007 гг. показали, что *B. ovata* может жить в каспийской воде с соленостью не менее 7‰, иметь уровень метаболизма, сравнимый с полученным в черноморской воде, питаться *M. leidy* и расти при солености не менее 8 ‰, размножаться при солености не менее 10‰. То есть, в основных районах, где теперь встречается *M. leidy* в Южном и Среднем Каспии, для *B. ovata* существуют вполне оптимальные условия обитания, при которых он может создать самовоспроизводящуюся популяцию и подавить развитие *M. leidy*. Предложения по вселению *B. ovata* в Каспийское море неоднократно докладывались, обоснование передано в Межведомственную ихтиологическую комиссию и Каспийскую экологическую программу (Shiganova et al., 2001-2005).

#### **Глава 6. АРАЛЬСКОЕ МОРЕ**

Аральское море до 1960 г. было четвертым по размерам замкнутым континентальным водоемом мира. Оно представляло собой специфический водоем, сочетающий морские и лимнологические черты. Его средняя соленость составляла 10.2 ‰. Аральское море обладало качественно бедной биотой. В нем обитало 375 видов фитопланктона, 195 видов беспозвоночных



(Яблонская, 1974), 24 вида рыб (Никольский, 1940), 213 видов паразитических беспозвоночных (Османов и др., 1976). По происхождению биота Аральского моря гетерогенна: 17% – беспозвоночные виды каспийского происхождения; 78% – пресноводные и солоноватоводные виды континентальных водоемов; 5% – средиземноморско-атлантические виды (Яблонская, 1974).

### **Период антропогенного пересыхания Аральского моря**

После длительного периода стабильности с начала 1960-х гг. из-за нерегулируемого использования вод Амударьи и Сырдарьи на нужды орошаемого земледелия, началось пересыхание моря, повышение солености, что привело к резкому уменьшению его биоразнообразия. С 1978 г. летом речная вода в море вообще перестала поступать. В 1980-х гг. весь рыбный флот встал, и вся навигация была прекращена. В 1989 г. продолжающееся высыхание Арала привело к разделению его на два водоема: Малое и Большое водоемы. При этом гидрологический режим Малого моря в 1990-х гг. оставался относительно стабильным, а осолонение Большого моря продолжалось. Затем Большое море разделилось на две части, соединенных друг с другом узким мелководным каналом (Zavialov, 2005). К 2004 г. Аральское море потеряло 75% своей площади и 90% объема воды. После пересыхания среднегодовая температура поверхностного слоя возросла с 24 до 27 °С и выше. Увеличилась ее разница между районами. В 2007 г. соленость в Большом море достигала в восточной части 211 г кг<sup>-1</sup> и 116 г кг<sup>-1</sup> в западном (Zavialov et al., 2009), в Малом она составляла около 20‰ в 2004 (Micklin, 2004).

### **Вселение чужеродных видов и их роль в экосистеме. Изменение их состава под влиянием антропогенного пересыхания.**

До пересыхания Аральского моря основными векторами появления чужеродных видов было их намеренное вселение и занос организмов с вселяемыми видами. Эти мероприятия осуществлялись с целью пополнения фауны Арала новыми кормовыми и промысловыми видами в 1950-1980е гг. Источниками (водоемами – донорами) были выбраны Каспийское, Азовское, Черное и Балтийское моря, имеющие близкую соленость. В общем, в Аральском море до пересыхания натурализовалось 23 чужеродных вида: 8 беспозвоночных, включающих 1 вид зоопланктона *Calanipeda aquae dulcis*, 7 видов бентоса (из них 3 понто-каспийских вида *Mysidacea*, *Nereis diversicolor* и *Abra abra*); 15 видов рыб (из них 2 морских – камбала глосса *Platichthys flesus luscus* и салака *Clupea harengus membras* и 4 пресноводных – 2 вида толстолобика и 2 вида амура) (Карпевич, 1960, Аладин и др., 2003). Во время этих работ были занесены с вселяемыми организмами 2 вида беспозвоночных – креветка *Palaemon elegans*, краб *R. harrisii*, 8 видов рыб и 23 вида паразитов рыб (Рис. 19).

Наибольшее число натурализовавшихся беспозвоночных было завезено из Азовского моря: *C. aquae dulcis*, 3 вида мизид, нереис и абра. Все эти виды встречаются и в опресненных районах северо-западной части Черного моря и его бассейне. Креветка *P. elegans* имеет черноморское происхождение, завезена с кефальями в Каспий, отсюда - в Арал. Краб *R. harrisii* - вселенец в Черное море, проник в Азовское море, отсюда был занесен в Арал. Из морских рыб натурализовались: салака из Балтийского моря и камбала глосса, обитающая в Азовском и северо-

западной части Черного моря. С вселяемыми видами из Каспия были занесены 8 сорных рыб: 6 видов бычков, атерина *Atherina mochon caspia*, пухлощекая игла *Syngnathus abaster*. Все 6 видов бычков обитают в Азовском и северо-западной части Черного моря (Рис.20).



Рис.20. Процент натурализовавшихся видов разного происхождения в чужеродной фауне Аральского моря: А - по первичному району-донору; Б - по вторичному (фактическому) району-донору (1987 г.).

#### Роль и судьба чужеродных видов после осолонения Аральского моря

В конце 1980-х гг. мероприятия по преднамеренному вселению в Аральское море были прекращены. Экосистема Аральского моря подверглась существенным изменениям из-за натурализации планомерно и попутно внесенных видов (Аладин и др., 2003). Однако с началом роста солености в 1960-1980-е гг. аборигенные виды начали постепенно вымирать, а значение морских эвригаллиных чужеродных видов существенно возрастать. Так в 1980-х гг. в сильно обедневшей кормовой базе Арала большую биомассу образовали в планктоне – *C. aquae dulcis*, в бентосе – нереис, абра, мизиды, креветки, краб. С дальнейшим увеличением солености и разделением Арала на две части Малое и Большое моря с 1989 г. происходило постепенное исчезновение аборигенных и вселенных видов из Большого Арала и появление новых гипергаллиных видов, заносимых с пылевыми ветрами из различных районов.

В Малом Арале соленость была ниже, и число сохранившихся видов было больше, 50% фауны составляли вселенные виды. После строительства дамбы соленость в нем понизилась до 18‰ и в зообентосе появились два вида Ostracoda – *Eucypris inflata* и *Heterocypris salina*, занесенные в 1995 г. в виде латентных яиц с пылевыми штормами (Aladin et al., 2004).

В Большом Арале вселенные ранее виды занимали значительный процент в сохранившейся пелагической фауне и исчезали одними из последних в связи с пересыханием и резким повышением солености до 70‰. Однако, появились три галофильных вида в связи с ветровым переносом – Cladocera *Moina mongolica*, рачок *Artemia parthenogenetica* и инфузория *Fabrea salina*. В 2002-2003 гг. в его западной части из видов, вселенных до 1960-х гг., были встречены: моллюск *Abra ovata* и рыбы *Atherina mochon pontica*, и уже не живые экземпляры камбалы *Platichthys flesus luscus*. В 2005 г. из вселенцев, занесенных с пылевыми ветрами в виде покоящихся стадий, обнаружена *Artemia parthenogenetica* – единственный представитель зоопланктона, и

гипергалинные личинки Chironomidae и Harpacticoida (Arashkevich et al., 2009). Частота соленопылевых штормов в Аральском регионе увеличилась в 2 раза в связи с пересыханием водоемов (Бортник и др., 1990). В результате в настоящее время перенос организмов с ветрами является основным источником появления чужеродных видов в Аральском море.

Таким образом, антропогенное пересыхание Аральского моря – это наиболее драматический пример экологической проблемы бассейна с серьезными социально-экономическими последствиями. Пример Аральского моря показывает, что в маргинальных условиях чужеродные виды, обладающие способностью приспособиться к новым характеристикам трансформирующейся экосистемы, могут стать основой ее биоразнообразия и продуктивности, и в какой-то мере спасти ее существование.

## Глава 7. МРАМОРНОЕ МОРЕ

В главе описывается история формирования Мраморного моря, его флоры и фауны. Современная биота Мраморного моря сформировалась из черноморских и средиземноморских видов, и состоит из 3 групп: представители средиземноморской биоты (самая большая группа); понтические реликты, включая осетра; и холодноводные атлантические виды. До 1970-х гг. Мраморное море, включая проливы, было богатейшим районом Средиземноморского бассейна по рыбным запасам. В настоящее время ряд наиболее ценных видов рыб исчез из уловов из-за перелова, нелегального рыболовства, загрязнения моря и других антропогенных факторов.

### Вселение чужеродных видов и их роль в экосистеме.

Представители флоры и фауны Черного и Средиземного морей могут проникать в Мраморное море непосредственно через проливы.

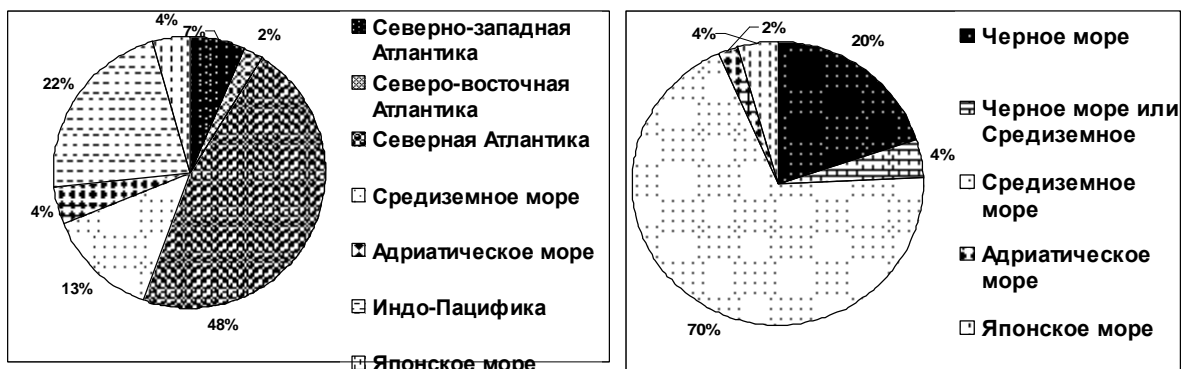


Рис.21. Процент натурализовавшихся видов разного происхождения в чужеродной фауне Мраморного моря: А - по первичному району-донору, Б – по вторичному (фактическому) району-донору.

Если до конца 1990-х гг. в Мраморное море проникали в основном черноморские вселенцы с поверхностным черноморским течением, то в последнее десятилетие в связи с повышением температуры моря стали проникать средиземноморские виды и средиземноморские вселенцы. Всего в Мраморном море зарегистрировано 45 видов. В результате проведенного анализа установлено, что 9 видов проникли из Черного моря. Еще 2 проникли и в Черное и в Мраморное море и наверняка не известно проникли они из Черного моря или проникли самостоятельно из первичного района-донора. Все виды, проникшие из Черного моря, вторичные вселенцы. Три из

них были завезены с балластными водами из прибрежных атлантических вод Северной Америки в Черное море (гребневики *M.leidyi*, *B.ovata*, *A.tonsa*), пиленгас был интродуцирован из Японского моря, рапана также была завезена из Японского моря. Еще пять видов относятся к бентосным и могли проникнуть через Босфор из Черного моря или быть завезенными с судами в составе обрастаний или балластных вод. Все они также вторичные вселенцы, два из них тередо и мия были завезены в Черное море из Северной Атлантики, анадара – из Адриатики, *Mercierella enigmatica* – из прибрежных вод Европы, голубой краб также чужеродный вид, как для Черного, так и Средиземного моря, проник в оба района из атлантических вод Северной Америки.

В последнее время 31 вид занесен из Средиземного моря. Большая часть из них чужеродные и для Средиземного моря: 11 лессепские мигранты, или виды, занесенные с судами из Индо-Тихоокеанского региона, 10 видов макрофитов и 1 вид фитопланктона были завезены из Атлантического океана, 1 вид рыб гамбузия завезен намеренно из бассейна Адриатического моря. Только 6 средиземноморских по происхождению видов проникли в Мраморное море, но их число растет в последние годы. Среди них представители желетелых: опасная для человека сцифомедуза *Chrysaora hysoscella*, трахимедуза *Liriope tetraphylla*, гребневик *Bolinopsis vitrea*. Виды из других районов были намеренно ввезены (Рис.21).

#### **Вселение *Mnemiopsis leidy* и *Beroe ovata* в Мраморное море**

*M. leidy* проник в Мраморное море из Черного через Босфор, вероятно, в 1988 г., в первый год его распространения по всему Черному морю. Там он имеет такие же размеры, как и в Черном море. *M. leidy* создал самовоспроизводящуюся популяцию в Мраморном море и в отдельные годы (1992 г.) его численность достигала высоких значений (1350 экз.м<sup>2</sup>) (Шиганова, 1993).

Единичные экземпляры *Beroe ovata* впервые были обнаружены в Мраморном море в 1999 г., во время его первой вспышки развития во всем Черном море. С тех пор *B. ovata* регулярно проникает через Босфор в Мраморное море и, несмотря на невысокую численность, контролирует популяцию *M. leidy* (Isinibilir et al., 2009). Популяции *M. leidy*, как и *B. ovata* в Мраморном море пополняются особями из Черного моря и, соответственно, их численность зависит от их концентрации в прибосфорском районе Черного моря.

#### **Глава 8. ЭГЕЙСКОЕ МОРЕ**

В главе описывается история формирования и современное состояние Эгейского моря, его флоры и фауны. Происхождение Эгейского моря, расположенного в восточной части Средиземного моря, тесно связано как с происхождением всего Средиземного моря, так и с происхождением Понто-Каспийского бассейна. В биоте Эгейского моря преобладают южнобореальные и субтропические виды. В северной части Эгейского моря поверхностные воды с более низкой соленостью (29 ‰) представляют собой модифицированные черноморские воды, поступающие через Дарданеллы. Эгейское море, так же как и все Средиземное море, в основном олиготрофно, но характеризуется высоким биоразнообразием. При полном учете средиземноморская биота насчитывает примерно 12 000 организмов без микропланктона, что в 3,5 раза больше чем в Черном море (Bianchi, Morri, 2000).

## Вселение чужеродных видов и их роль в экосистеме.

В настоящее время по числу чужеродных видов все Средиземное море, также как и его восточная часть, куда входит Эгейское море, занимает ведущее место. Это связано, прежде всего, с его географическим положением. Виды животных и растений проникают непосредственно через Босфор, Дарданеллы, Суэцкий канал, Гибралтар, переносятся с судами. Интенсивность судоходства, частота и число заносимых видов в Средиземное море огромно. В Средиземном море насчитывается 745 чужеродных видов (из них 385 видов натурализовались и создали популяции, 262 вида встречаются в небольших количествах или представлены единичными экземплярами), натурализация 98 видов пока под вопросом (Zenetos et al., 2006; Strefataris et al., 2005). Наибольшее число видов, проникающих через Суэцкий канал в восточную часть Средиземного моря из Красного моря, Индийского и Тихого океанов в частности, в Левантийское море, а затем в Эгейское море- это лессепские мигранты (82%) (Рис.22). Число таких видов растет с каждым годом в связи с повышением температуры моря. Кроме того, в него происходит проникновение некоторых черноморских видов и черноморских вселенцев непосредственно с течениями через Босфор, Мраморное море и Дарданеллы. Кроме того, Эгейское море является регионом интенсивного судоходства с маршрутами из различных районов Мирового океана. Это создает условия для проникновения чужеродных видов с судами. Дополнительные источники появления чужеродных видов представляют марикультура, аквариумистика и туризм, высоко развитые в прибрежных районах всего Средиземного моря. Кроме того, Эгейское море, как и все Средиземное море, благодаря высокой солености и многообразию существующих в нем условий, способно принять богатую по видовому составу биоту (Рис. 22).

Среди опасных желетелых вселенцев следует упомянуть крупных сцифомедуз *Rhopilema nomadica* и *Cassiopea andromeda*, проникших в восточную часть Средиземного моря через Суэцкий канал в середине 1980-х, позднее обнаруженных в Эгейском море, где они увеличивают численность и расширяют ареал.

Виды, проникшие из Черного моря составляют небольшой процент в общем числе чужеродных видов Эгейского моря: 4% приходится на долю явных вселенцев из Черного моря и 2% – на виды, которые могли проникнуть как из Черного моря, так и из северной части Атлантического океана (Рис.22). Установлено, что некоторые черноморские виды и вселенцы регулярно заносятся течениями в северную часть Эгейского моря, Это – Copepoda *Pseudocalanus elongates*, гребневники *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata* (Shiganova et al., 2001; 2007).

Некоторые черноморские вселенцы натурализовались в Эгейском море. Так, брюхоногий моллюск *Rapana venosa* был первоначально обнаружен в заливе Термаикос.



Предположительно его личинки были завезены с балластными водами из Черного моря и оттуда распространились дальше.

Рис.22. Районы - доноры и процент натурализовавшихся видов из них в Эгейском море

Рапана вытеснила устрицу и мидию в этом районе, как это произошло и в Черном море. Рапана также была обнаружена в турецких водах Эгейского моря (Zaitzev and Ozturk, 2001). Еще один вселенец в Черное море *Mya arenaria* в 1984 г. был обнаружен в заливе Сароникос Эгейского моря (Zenetos et al., 2004). Не исключена возможность, что мия была занесена с судами не из первоначального района обитания – северной Атлантики, а из Черного моря, т.к. наибольшее число судов в порт Пирей, расположенный на берегу залива, приходит из черноморских портов. Пиленгас *Liza haematochilus*, проникает и в Эгейское море. Его особи были выловлены в лагуне Хома и в Измирском заливе (Kaya et al., 1998). Существует мнение, что *Acartia tonsa* завезена из Черного моря (Губанова, 2000). Диатомовая водоросль *Pseudosolenia calcar-avis* была зарегистрирована в заливе Бодрум Левантийского моря и в Эгейском море (Koray and Kesici, 1994). *P. calcar-avis* могла быть занесена в этот район, как из Черного моря, так и из северной Атлантики. Динофитовая водоросль *Alexandrium monilatum* была занесена в Эгейское море, вероятно, из прибрежных атлантических вод Северной Америки (Gotsis-Scretas and Friligos, 1990). В 1991 г. эта водоросль была также найдена в Варненском заливе (Moncheva et al., 1995).

Из бентосных чужеродных видов, обнаруженных как в Черном, так и в Эгейском морях, следует упомянуть голубого краба *Callinectes sapidus*, завезенного из прибрежных вод северной Америки в 1940-е гг. (Galil & Zenetos, 2002). Позже голубой краб был также найден в прибрежных водах северной части Эгейского моря (Giordani, Soika, 1951). Индо-тихоокеанская устрица *Crassostrea gigas* появилась в греческих морях в связи с ее культивированием (Zenetos et al., 2004). В Черное море она была также занесена с судами, позже проводилось и ее культивирование.

Чужеродные виды, проникшие из Черного моря, не оказали заметного влияния на экосистему олиготрофного Эгейского моря, т.к. не создали там больших репродуктивных популяций. Только в отдельных заливах отмечено временное негативное воздействие на экосистему *M. leidy* (Shiganova et al., 2001) и *R. venosa* (Zenetos et al., 2004).

#### **Проникновение *Mnemiopsis leidy* и *Beroe ovata* в Эгейское море**

*M. leidy* был впервые обнаружен в заливе Сароникос центральной части Эгейского моря весной-летом 1990 г. Экземпляры мнemiопсиса могли быть занесены в залив с балластными водами в районе порта Пирей. В течение 1991-1998 гг. скопления *M. leidy* регулярно наблюдались в прибрежных районах около островов и в заливах в северной части Эгейского моря. В некоторых заливах отмечены локальные очаги его размножения. В эти районы особи мнemiопсиса, наиболее вероятно, были занесены с течениями из Черного моря (Shiganova et al., 2001). После 1999 г., численность *M. leidy* в северной части Эгейского моря резко снизилась (Shiganova et al., 2004c), что связано с появлением в Черном море гребневика *B. ovata* (Шиганова и др., 2000, 2003). Вселение *M. leidy* в северную часть Эгейского моря не оказало влияния на экосистему (Shiganova et al., 2001). Вероятно, низкая концентрация зоопланктона в большинстве районов Эгейского моря

служит лимитирующим фактором для воспроизводства *M. leidyi* в Эгейском море. Поэтому популяцию *M. leidyi* в северной части Эгейского моря можно рассматривать как область его стерильного выселения. Тем не менее, в аквариальных условиях с использованием воды Эгейского моря гребневик активно питался, размножался, личинки нормально развивались и росли. Процент вылупившихся из яиц личинок составлял 99.7% (Shiganova et al., 2004c).

В ноябре 2004 г. впервые несколько экземпляров *B. ovata* были обнаружены в заливе Эввоикос Эгейского моря. В этот залив регулярно поступают струи Черноморского течения. Вероятно, в последующие годы *B. ovata* также как и *M. leidyi* может появляться в Эгейском море, в районах, находящихся под влиянием черноморских вод (Shiganova et al., 2004c; 2007).

В октябре 2005 г. скопление *M. leidyi* было обнаружено в Триестском заливе Адриатического моря, окруженное особями средиземноморских *Beroe forskalii* и *Beroe cucumis*. Особи черноморского *B. ovata* также были обнаружены в Триестском заливе осенью 2005 г. (Shiganova, Malej, 2008). В последующие годы *M. leidyi* и *B. ovata* в Адриатическом море не отмечались.

## **Глава 9. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ В ЮЖНЫХ ВНУТРЕННИХ МОРЯХ ЕВРАЗИИ, ИХ СОСТАВ, ВЕКТОРЫ И ПУТИ ПРОНИКНОВЕНИЯ, РОЛЬ В ЭКОСИСТЕМАХ**

Анализ путей и векторов заноса, данных по натурализации и распространению чужеродных видов, показывает, что Черное море стало во второй половине XX века водоемом-реципиентом большого числа видов, и в то же время донором прежде всего для морей Понто-Каспийского бассейна. Этому способствовал целый ряд обстоятельств. Среди морей Понто-Каспийского бассейна Черное море имеет наиболее интенсивное судоходство с маршрутами в различные районы Мирового океана. Поэтому со второй половины XX века огромное число морских и солоноватоводных видов ежедневно заносится с судами в районы его портов.

Важную роль сыграло географическое положение Черного моря между Средиземным морем с высоким видовым разнообразием и более восточными морями с низким видовым разнообразием. Черное море занимает промежуточное положение также и по условиям абиотической среды: его воды значительно менее соленые, чем в Средиземном море, и более соленые, чем в Азовском и Каспийском морях, принадлежат к полигалинной зоне. Но основным фактором, способствующим натурализации в нем чужеродных видов, стало значительное антропогенное эвтрофирование водоема и нарушение функционирования экосистемы в целом.

Сравнение экологических характеристик животных и растений, натурализовавшихся в Черном море, позволяет заключить, что виды, расселившиеся по всему морю и создавшие массовые популяции, характеризуются как эврибионтные, широко распространенные конкурентоспособные организмы. Такие виды обладают фенотипическим и часто генетическим полиморфизмом. Их ареалы включают акватории с различными условиями существования. Виды, обитающие в изменчивых условиях среды и способные давать вспышки численности, обладают наибольшей способностью к расселению. Она выражается в наличии у видов таких

физиологических качеств как: широкий пищевой спектр; высокая плодовитость, часто гермафродитизм (обрастатели усонogie раки *B. eburneus*, *B.improvisus*; корабельный червь *Teredo navalis*; гребневики *M. leidyi*, *B.ovata*), нередко сочетающийся с возможностью самооплодотворения (*B.improvisus*, *T. navalis*, *M. leidyi*, *B.ovata*); способность пережидать неблагоприятные условия, снижая уровень метаболизма, находясь без движения и без пищи (*M. leidyi*, *B. ovata*), образуя покаяющиеся яйца (*A. tonsa*), цисты (ряд водорослей). К этому можно добавить быстрое созревание, как, например, у гребневиков *M. leidyi*, *B. ovata*, способных размножаться через две недели после вылупления, или *B.eburneus*, *B.improvisus*, размножающихся через месяц после вылупления. Способность к расселению у бентосных животных может быть связана также с наличием планктонной личинки. Другие специфические приспособительные качества вселенцев подробно описаны в соответствующих главах работы. Таким образом, в результате анализа экологических характеристик натурализовавшихся видов в Черном море, можно представить схему оптимальных условий, наличие которых благоприятствовали развитию большого числа чужеродных видов в нем (Рис.23).

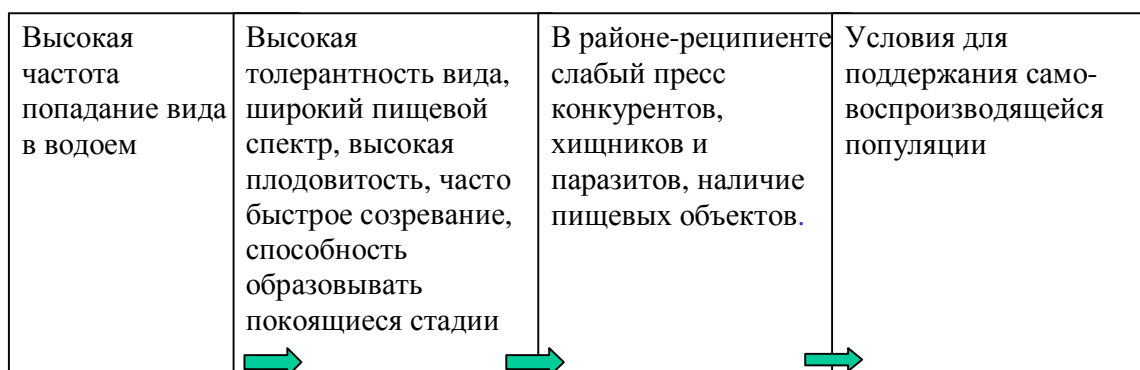


Рис. 23. Схема оптимальных условий для натурализации вида в водоеме-реципиенте.

Многие из таких видов, наиболее приспособленных к экспансии и колонизации новых биотопов, создав массовые воспроизводящиеся популяции в Черном море, распространились дальше – сначала в Азовское море, затем с судами и в Каспийское море. Некоторые наиболее эвригалинные виды проникли и в южном направлении – в Мраморное, Эгейское, Адриатическое моря и другие районы Мирового океана (Рис.24).

В результате сравнительного анализа натурализовавшихся видов в южных морях было установлено, что соотношение общего числа чужеродных видов в рассматриваемых морях сходно с соотношением в них общего числа аборигенных видов. Число видов в исходной флоре и фауне, так же как и число чужеродных видов уменьшается с понижением солености. Самым высоким видовым богатством обладает Средиземное море, соответственно, и число чужеродных видов здесь наибольшее. Высокое видовое разнообразие в Средиземном море можно объяснить его высокой соленостью, дающей возможность океаническим видам существовать в нем, а океаническим вселенцам натурализовываться. Кроме того, разнообразием условий среды, включая высокие температуры, позволяющие субтропическим, а в последние годы и тропическим видам натурализовываться. От Средиземного к Черному морю соленость падает на 21%, число



аборигенных видов уменьшается в примерно в 3,5 раза, число натурализовавшихся видов уменьшается также в 3,5 раза (Рис.24 ).

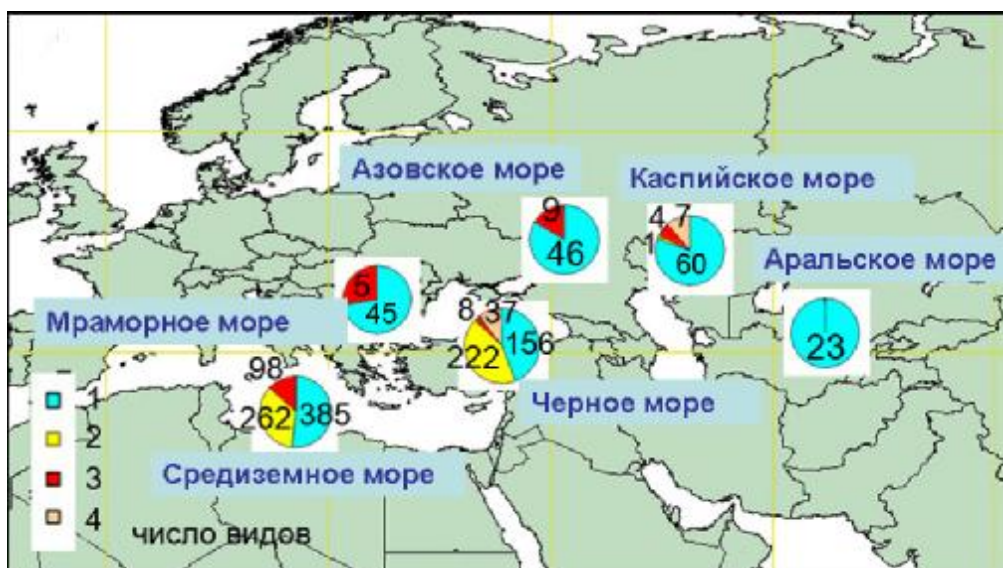


Рис.24. Общее число чужеродных видов в морях Евразии: 1 – натурализовавшиеся; 2 – единичные; 3- сомнительные; 4 – недавно обнаруженные.

От Черного к Азовскому морю соленость падает только на 7‰, число видов уменьшается в 3,4 раза, при этом число чужеродных видов уменьшается в 3,3 раза. В Каспийском море число видов уменьшается в 2,5 раза по сравнению с Черным морем, число чужеродных видов – в 2,6 раза. Уменьшение общего числа как аборигенных, так и натурализовавшихся видов в Азовском и Каспийском морях можно, вероятно, объяснить тем, что в них соленость падает ниже верхней границы мезогалинных вод (около 15‰), имеющей большое значение для биоты.

Если сравнивать моря Понто-Каспийского бассейна, то наибольшим видовым разнообразием характеризуется Черное море. Число чужеродных видов, которые смогли натурализоваться также наибольшее в Черном море, на втором месте – Каспийское и на третьем – Азовское море (Рис. 24).

Таким образом, очевидно, что распространенное мнение о том, что богатые видами многокомпонентные водоемы менее подвержены натурализации чужеродных видов по сравнению с обедненными сообществами не подтверждается. Было установлено, что морской водоем способен принять число чужеродных видов пропорциональное числу аборигенных видов.

Широко распространенные эврибионтные виды, натурализовавшиеся в Черном море и создавшие там массовые популяции, стали таковыми и в остальных морях Понто-Каспийского бассейна. В Азовское и Каспийское моря помимо гидробионтов, вселившихся в Черное моря стали проникать и его аборигенные виды. Этому способствовали изменения условий в Азовском море и (для Каспия) строительства Волго-Донского канала. Эти процессы способствовали в значительной степени гомогенизации биоты этих водоемов.

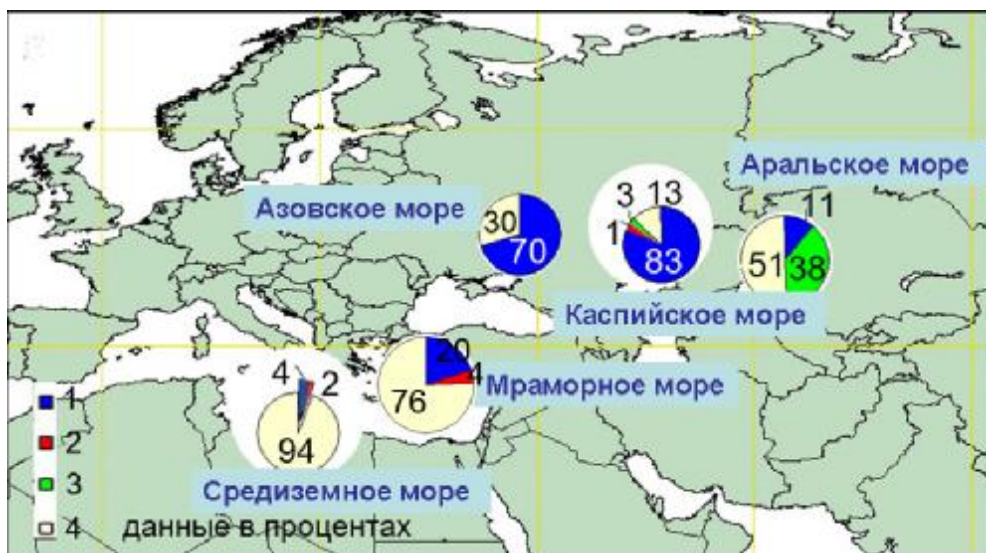


Рис.25. Процентное соотношение видов, проникших из Черного (1), возможно из Черного (2), Азовского (3) морей и других районов (4).

Доля чужеродных видов в аборигенной биоте внутренних южных морей Евразии составляет небольшой процент, хотя их роль в экосистемах весьма значительна. В Средиземном море доля вселенцев составляет 4,8 % (при учете и единичных находок 10%) , в Черном море – 4,1 % (при учете и прибосфорских средиземноморских видов – 10%), в Азовском море – 4,2 %, в Каспийском – 2,6 %. Относительно низкий процент чужеродных видов в Каспийском море, вероятно, связано со специфическими условиями этого замкнутого водоема, отличающегося составом солей, что могло лимитировать натурализацию морских видов.

Соотношение чужеродных и аборигенных видов разных морфо-экологических групп в Понто-каспийском регионе продемонстрировало сходную картину. В Азовском и Каспийском морях число чужеродных видов представленных групп ниже, чем в Черном (Рис.25). Вероятно, это также можно объяснить более низкой соленостью этих морей.

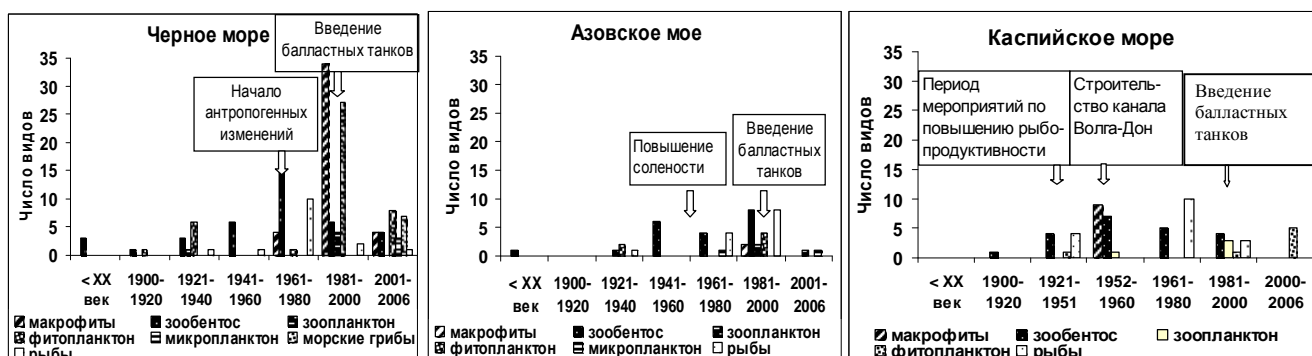


Рис. 26. Хронология вселения чужеродных видов разных экологических групп в моря Понто-Каспийского бассейна.

Если проследить хронологию вселения чужеродных видов в Черное море за двадцатилетние промежутки времени, то очевидно, что интенсивность их появления увеличилась после 1960-х гг. в 2,5 раза, что совпадает с началом антропогенного нарушения состояния его экосистемы, в Азовском и Каспийском морях – в 1,75 и 1,55 соответственно (Рис.26, 27).

После введения балластных танков за последующие двадцать лет число чужеродных видов увеличилось в Черном море еще в 2,4 раза, в Азовском – в 2,1, в Каспийском – в 1,4 раза. С 2001 по 2006 гг. число натурализовавшихся видов увеличилось в Черном море в 1,23 раза, в Азовском – в 1,16, в Каспийском – в 0,85 раз (Рис.26). Число появившихся видов в этих морях, судьба которых пока не известна гораздо больше. Среди организмов, натурализовавшихся в Черном море в 1970-е годы, больше всего было бентосных видов (Рис.26). Это связано и с тем, что в это время могли быть занесены в основном виды, образующие обрастания на корпусах судов. Некоторые из обрастателей проникли и в Азовское и Каспийское моря. С начала 1980-х гг. с введением балластных танков возросло число появившихся видов фито- и зоопланктона в Черном море, наиболее эвригалинные из которых были занесены также в Азовское и Каспийское моря. Черноморские виды также стали проникать с балластными водами в Каспийское море в результате общего числа чужеродных видов в этих морях также увеличилось (Рис.26, 27).

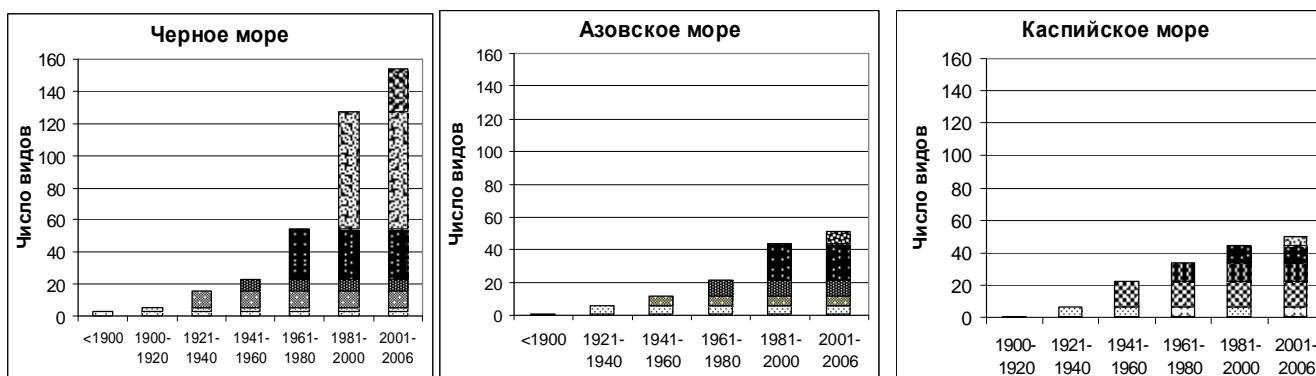


Рис. 26. Кумулятивный график увеличения числа чужеродных видов в морях Понто-Каспийского бассейна с 1900 по 2006 гг. (разными штриховками показано увеличение числа видов за 20-летние временные интервалы за исключением последнего периода, включающего 2001-2006 гг.

Точное число видов, натурализовавшихся во всех морях Понто-Каспийского бассейна, трудно установить. Некоторые виды натурализовались и проявили себя очень быстро, другие широко распространились только после нескольких лет инкубационного периода. Одни виды появились лишь на короткое время, иногда даже дав вспышку численности, а затем исчезли, другие стали постоянными компонентами экосистемы.

Большинство случаев вытеснения чужеродными видами местных видов из сообщества происходит опосредованно при их внедрении в сообщество через пищевые ресурсы, занимаемые субстраты. Выраженность эффекта чужеродного вида зависит от его экологических особенностей. Так, одни виды, натурализовавшись, создали локальные популяции и заняли незначительное место в сообществе, в которое они проникли. Некоторые из чужеродных видов фито-, зоопланктона и бентоса, несмотря на вытеснение местных видов, стали ценными пищевыми объектами. Другие стали доминирующими в таких сообществах и подавили развитие местных видов. Из бентосных видов это рапана *Rapana venosa*. Она подорвала запасы устрицы и выедает популяции двустворчатых моллюсков (Чухчин, 1984; Кучерук и др., 2002). Некоторые организмы создали огромные популяции и повлияли не только на локальные сообщества, но и на всю экосистему.

Такие виды, как правило, хищники – виды-эдификаторы. Среди них большинство желетелых видов. Число желетелых вселенцев продолжает увеличиваться в связи с ухудшением состояния экосистем и повышением температуры поверхностного слоя морей. Эти виды, также как и представители аборигенных желетелых, все чаще дают вспышки численности и расширяют ареалы. В восточной части Средиземного моря в прибрежных районах все шире распространяется опасная для людей чужеродная сцифомедуза *Rhopilema nomadica*, дающая колоссальные вспышки численности. В Мраморное море все больше видов медуз проникает из Средиземного моря, среди них и опасные для человека виды. Некоторые из них, такие как *Chrysaora hysoscella* уже проникли в южную часть Черного моря. Для морей Понто-Каспийского бассейна и Мраморного моря стал видом - эдификатором *Mnemiopsis leidyi*, способный лавинообразно увеличивать размеры популяции, захватывая пищевые ниши и новые районы, включая новые водоемы. Показательно, что ни один из видов общих для всех морей Евразии не создал больших популяций в олиготрофном Эгейском море (Shiganova et al., 2004 a,b,c).

После вселения гребневика *M.leidyi* в экосистемах сохранить популяции из видов, относящихся к его жертвам и пищевым конкурентам, смогли такие же массовые широко распространенные эврибионтные организмы, многие из которых сами являются вселенцами. В Аральском море единственные организмы, поддерживающие жизнь в катастрофически изменившихся условиях в первую очередь в Большом Арале – чужеродные виды.

Таким образом, к одному из основных факторов, определяющих современное состояние и функционирование экосистем всех морей Понто-Каспийского региона, следует отнести вселение чужеродных видов и их воздействие на экосистемы.

В тех морях, куда вселился *M.leidyi*, размеры его популяции определяют состояние экосистем. В Черном море после появления *B.ovata* на состояние экосистемы влияет численное соотношение этого вида с *M.leidyi* (соотношение хищник- жертва). Т.е. в конечном счете, желетелые чужеродные виды определяют состояние практически всех морей Евразии, включая ряд прибрежных районов олиготрофного Средиземного моря, включая Адриатическое.

## **10. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ БИОЛОГИИ ГРЕБНЕВИКА *MNEMIOPSIS LEIDYI* И ЕГО БИОКОНТРОЛЬ ДРУГИМ ГРЕБНЕВИКОМ *VEROE OVATA* В ЮЖНЫХ ВНУТРЕННИХ МОРЯХ ЕВРАЗИИ**

На примере представителя желетелого планктона гребневика *Mnemiopsis leidyi* был проведен сравнительный анализ морфологической изменчивости и физиологических характеристик основного вида-вселенца в южные внутренние моря Евразии. Генетические исследования особей *M. leidyi* в южных морях реципиентного ареала, проведенные нами, показали их происхождение из Черного моря. Гетерозиготность особей из всех морей реципиентного ареала была на сходном уровне и ниже, чем у особей из района- донора (Ghabooli, Shiganova et al., 2009). В Средиземноморском бассейне основа ареала *M. leidyi* находится в Черном море, откуда он пассивно с ветровыми течениями проникает в Азовское, Мраморное, Эгейское моря. Численность и биомасса популяций *M. leidyi* во всех морях Средиземноморского бассейна в первую очередь зависят от его количественных показателей в Черном море. В свою очередь, их межгодовые

колебания зависят от температуры поверхностного слоя водоема и направления доминирующих ветров. Последние во всем регионе формируются под воздействием крупномасштабных атмосферных колебательных систем, в первую очередь от Северо-Атлантического колебания. Они, воздействуя на температуру поверхностного слоя и направление преобладающих ветров, опосредованно оказывают влияние на пространственную структуру популяции, ее размеры, время и дальность проникновения из Черного моря в моря Средиземноморского бассейна. При положительных индексах САК происходит уменьшение меридионального переноса тепла, что способствует уменьшению температуры поверхностного слоя зимой. В результате весной численность *M. leidy* низкая и размеры особей меньше ( $r=-0,46$ ). При более низких значениях САК преобладают более теплые и влажные воздушные массы. После теплой зимы размеры популяции *M. leidy* и его индивидуальные размеры весной больше, он может быть многочисленным и в прибрежных водах ( $r=-0,46$ ). Этот тренд, как правило, сохраняется и летом. В конечном счете, именно изменения температуры поверхностного слоя, влияя на количественные характеристики популяций *M. leidy*, в значительной мере определяют степень его воздействия на экосистемы морей.

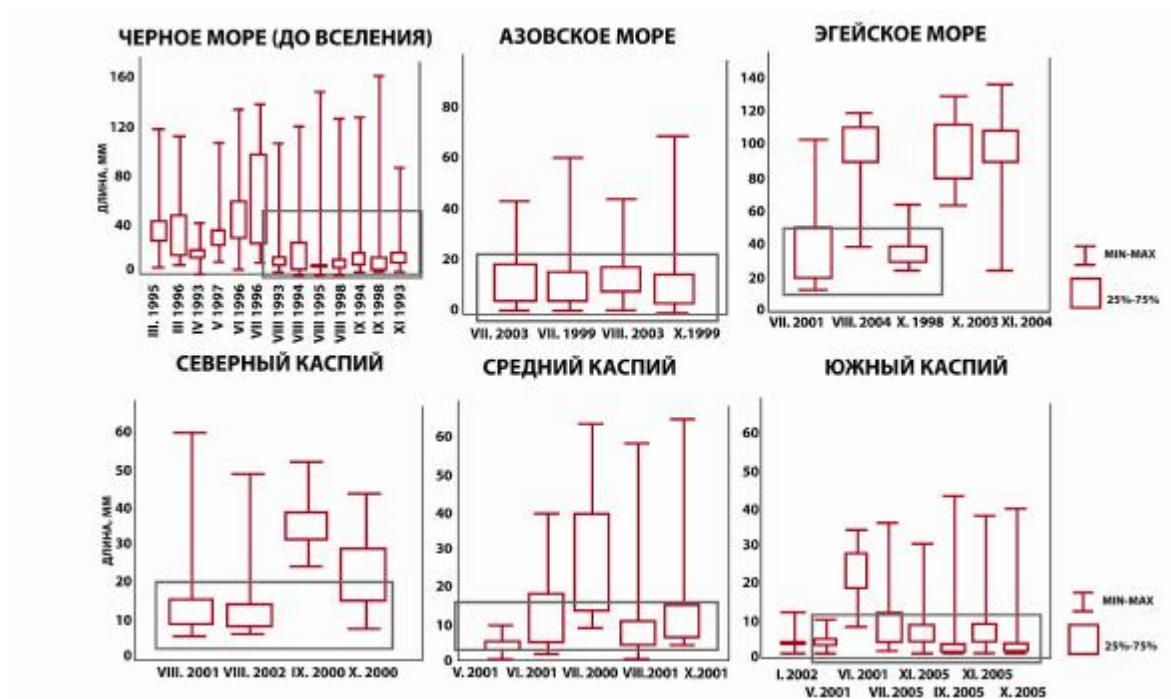



Рис.27. Сезонные изменения общей длины тела *M. leidy* (мм) в Черном, Эгейском, Азовском и Каспийском морях (Shiganova et al., 2007)  - продолжительность размножения.

Хорошо известно, что фенотипические различия животных не находятся в строгом соответствии с их генотипическими различиями, характерный фенотип животного формируется также под влиянием среды, что отчетливо проявляется в популяциях *M. leidy*, обитающих в различных условиях морей реципиентного ареала. Фенотипические особенности служат индикаторами различий в условиях существования сравниваемых особей из различных биотопов. Они отражают характерный для популяции в целом тип проявления основных жизненных функций (ритм размножения, сезонные и межгодовые изменения структуры ареалов и т.д.) и, в



конечном счете, могут существенно влиять на особенности динамики численности популяции и степени воздействия на экосистему. Т.е. внешняя среда действует как переключатель, определяющий ход развития по одному из нескольких альтернативных путей. У гребневика мнemiопсиса из разных морей обнаружены значительные адаптивные изменения целого ряда признаков.

Различия в размерах – одно из самых распространенных проявлений межпопуляционных различий. Их адаптивное значение связано прежде всего с изменением условий поддержания энергетического баланса (Винберг, 1950). Максимальных размеров *M. leidy* достигает в Черном море, немного меньших – в Эгейском море, наименьшие размеры взрослых экземпляров отмечены в условиях более низкой солености Азовского и Каспийского морей. В более теплые годы при достаточной обеспеченности пищей гребневики достигают больших размеров во всех рассматриваемых водоемах (Рис.27).

Исследования морфологии гребневика в разных условиях биотопов реципиентного ареала, позволили выявить изменения в пропорциях его тела. Результаты этих исследований интересны тем, что они указывают на высокую чувствительность *M. leidy* к смене условий среды. Было установлено, что у гребневиков наблюдаются не только изменение скорости роста и размеров, но и пропорций тела (Рис.28). В частности, было показано изменение относительного размера сферосомы (тела), размеров и формы оральных лопастей и аурикулюсов, длины и формы



субсагитальных каналов; редукция центральных щупалец и папилл, а также, расположение последних на теле гребневика. Вероятно, для желетельных животных, низкоорганизованных моноциклических гребневиков, подобные изменения обычны на внутривидовом уровне.

Рис. 28 Морфологические отличия экземпляров *M. leidy* из Черного (слева), Азовского (в центре) и Эгейского (справа) морей (верхний ряд, Shiganova et al. (2005) и *M. leidy*, *M. gardeni*, *M. mccradyi* (нижний ряд, Mayer (1912).

Ранее на основе морфологических различий по упомянутым признакам в пределах рода *Mnemiopsis* выделяли 3 вида *M. leidy*, *M. gardeni*, *M. mccradyi* (L. Agassiz, 1860; A. Agassiz, 1865; Mayer, 1900), и только Л.Н. Серавиным (1994) они были объединены в один полиморфный вид. Проведенные исследования подтвердили это заключение. Хотя в исследованиях американских специалистов до сих пор часто выделяют как *M. leidy*, так и *M. mccradyi*, а иногда и все три вида (Mills, 2005). Изменение размеров тела и морфологии у особей, обитающих при низкой солености,

подтвердились и при исследованиях *M.leidy* в районах низкой солености Балтийского моря, где этот вид был обнаружен в 20006 г. Особи в нем имеют небольшие размеры и небольшие округлые лопасти, подобно азовским и каспийским экземплярам (Shiganova et.al., 2007).

Рассчитанная связь между длиной и сырой массой тела гребневика может быть описана степенной зависимостью (рис. 29А). Уравнения, связывающие эти параметры, имеют разные степенные коэффициенты в зависимости от водоема. При одной и той же длине тела экземпляры *M.leidy* из Каспийского или Азовского морей имеют меньший вес по сравнению с экземплярами из Черного и Эгейского морей, что может свидетельствовать о меньшей плотности их тела. Т.е. плотность тела увеличивается с увеличением солености, т.е. проявлением фенотипической изменчивости. Майер же использовал плотность тела как видовой признак (Mayer, 1912). Эти исследования подтверждаются и при рассмотрении оценок сухого веса мнемипсиса. Его величина также зависит от солености, при которой обитает *M.leidy*.

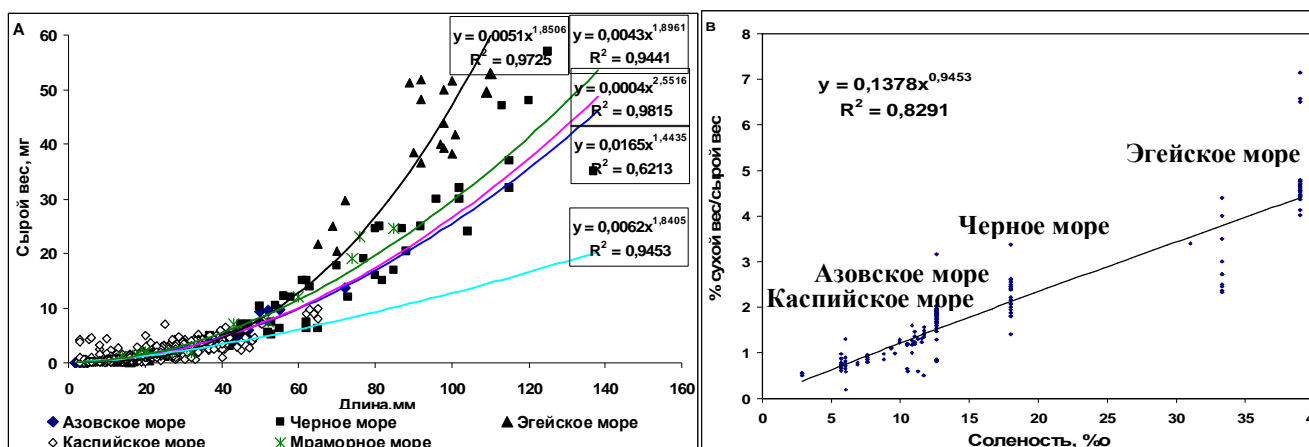


Рис.29. А - соотношение между сырой массой тела ( $\rho$ ) и общей длиной *M. leidy* (мм). В – содержание сухого вещества в сырой массе тела гребневиков в зависимости от солености в реципиентном ареале Северного и Южного Каспия, Азовского, Черного, Эгейского морей (Shiganova et al., 2005).

Наименьшее содержание сухого вещества в сырой массе тела получено для каспийских особей: от  $0,78 \pm 0,12$  % при солености 5,7 ‰ в Северном Каспии до  $1,75 \pm 0,41$  % при солености 12,6‰ в Южном Каспии. В Азовском море содержание сухого вещества в теле *M.leidy* составляет 1,29 - 1,32% при солености 10,0-10,5‰. В Черном море – 1,4-3,37 % со средним значением  $2,25 \pm 0,43$  % при солености 18‰ (Шиганова, 2000). Максимальное содержание сухого вещества было получено для особей из Эгейского моря  $3 \pm 0,73$  % при солености 33‰ и 39‰ (Shiganova et al., 2004b,c) (Рис.29 В).

**Размножение.** Начало, пик и продолжительность размножения *M. leidy* зависит от температуры, солености и концентрации кормового зоопланктона. Размер достижения половой зрелости и связанного с ним начала размножения гребневиков из Черного и Эгейского моря примерно одинаков – 30-35 мм общей длины. У экземпляров из Азовского и Каспийского морей он меньше – 15-20 мм. Вероятно, это также связано с низкой соленостью Азовского и Каспийского морей. Фенологические фазы в разных районах также не совпадают. Самое раннее начало размножение *M. leidy* отмечено в Южном Каспии в марте (возможно и раньше) при температуре

16-18<sup>0</sup> С. Размножение достигает пика во всех районах Каспия в августе при температуре 25-26<sup>0</sup>С. В Эгейском море размножение отмечено только в отдельных заливах в начале лета и осенью, вероятно, оно возможно и зимой. В Черном море *M. leidy* начинает размножаться в конце июля - начале августа, при достижении летнего пика развития зоопланктона. В Азовском море – вскоре после попадания в него (июнь-июль) при благоприятных пищевых условиях (Рис. 27).

Наибольшая абсолютная плодовитость (число яиц на экз. в день) отмечена для мнемнопсиса в Черном море, наименьшая – в Эгейском (Рис.30А). Но, если взять удельную плодовитость (число выметанных яиц на грамм сырого веса), то самая высокая плодовитость наблюдается у особей в Каспийском море, более низкая – у гребневикулов из Азовского моря, еще ниже – у популяции из Черного моря и самая низкая – у особей из Эгейского моря (Рис.30Б) (Shiganova et al., 2004a, b, c).

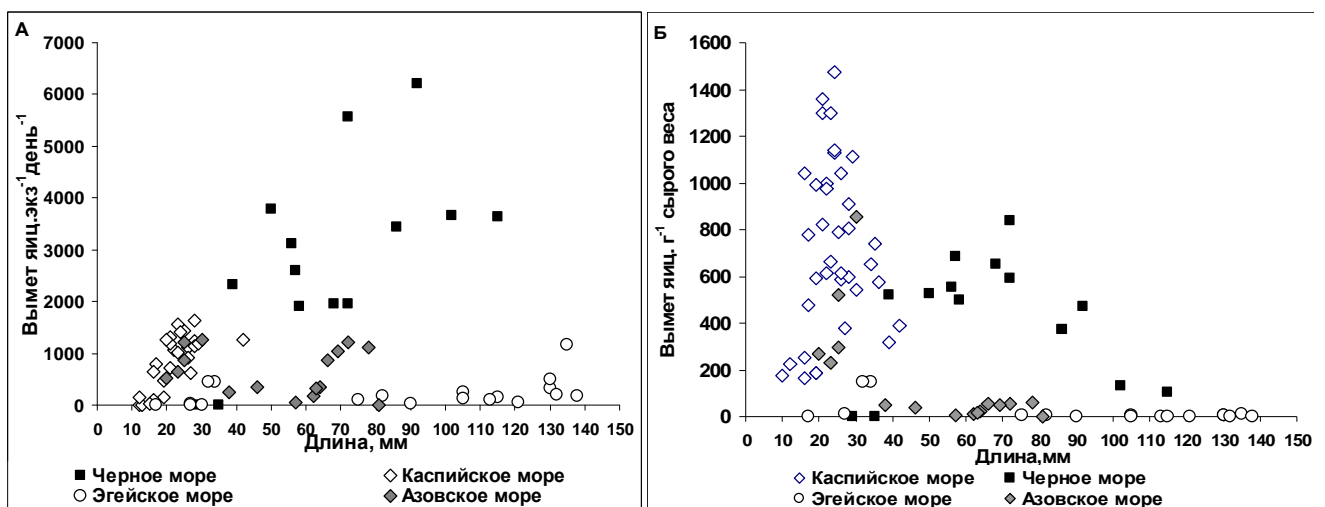


Рис.30. А – абсолютная плодовитость *M. leidy* на экзemplяра (яиц. экз<sup>-1</sup>.день<sup>-1</sup>) в зависимости от длины тела при температуре 25<sup>0</sup> С. Б – удельная плодовитость на грамм сырого веса (яиц. г<sup>-1</sup>) в Черном, Каспийском, Азовском и Эгейском морях.

В прибрежных водах Северной Америки в заливе Наррагасет условия, ближе всего к черноморским, хотя там соленость может быть выше (21 - 32 ‰), а зимние температуры – ниже (1-25<sup>0</sup> С). Пик размножения гребневикула приходится на то же время (июль-август), размер достижения половой зрелости и плодовитость также сходны. Но начало размножения там более раннее – в апреле. Вероятно, это можно объяснить, достаточной обеспеченностью кормом в заливе уже весной, которая в Черном море возможна только летом, когда развивающиеся летом виды зоопланктона, живущие, как и мнемнопсис в поверхностных слоях, достигают пика численности. В заливе Чесапик, где условия близки к азовским и каспийским (соленость 5-16 ‰; температура 1-25<sup>0</sup> С), размножение происходит весной с середины апреля до начала мая при температурах 11.9-15<sup>0</sup> С и с середины июня до середины августа при температуре выше 20<sup>0</sup> С. Пик развития совпадает с пиком развития *Soropoda* и приходится на август. В южных районах Флориды, с высокой соленостью и высокими температурами пик численности и размножения *M. leidy* отмечается весной и осенью, возможен и в начале зимы (Purcell, Shiganova et al., 2001). Подобная сезонная динамика *M. leidy* наблюдается и в Эгейском море (Shiganova et al., 2001).



**Метаболизм.** Уровень метаболизма, как интенсивность потребления кислорода и выделения аммония, был определен при температуре 25 °С в Черном, Каспийском и Эгейском морях.

Для того чтобы исключить содержание соли в сухом веществе, был сделан расчет потребления кислорода и на органическое вещество. При таком расчете самый высокий уровень интенсивности дыхания оказался у гребневиков из Южного Каспия, следующим – у представителей черноморской популяции, и самым низким – у особей из Эгейского моря. Интенсивность потребления кислорода *M. leidy* зависит в значительной степени и от температуры. (Табл. 2). Кроме того, она зависит также от концентрации корма: с увеличением концентрации кормовых объектов увеличивается интенсивность дыхания мнемииопсиса, что было установлено нами в экспериментах с черноморским гребневиком и П. Кремер североамериканским (Kremer, 1982). Сравнительный анализ показал, что интенсивность потребления кислорода *M. leidy* в Черном и Каспийском и даже в Эгейском морях выше, чем в североамериканских водах. Сходные результаты получены для гребневиков из Азовского моря (Мирзоян и др., 2000).

Таблица. 2. Показатели метаболизма *M. leidy* из разных районов современного ареала.

Район	T °С	S‰	Длина, мм	Сырой вес, г	Потребление кислорода мкг-ат O <sub>2</sub> г <sup>-1</sup> орг.в-во <sup>-1</sup> ч <sup>-1</sup>	Выделение аммония мкг-ат NH <sub>4</sub> г <sup>-1</sup> орг.в-во <sup>-1</sup> ч <sup>-1</sup>	Q <sub>10</sub> T °С: 20-26
Залив Наррагансет (Kremer,1977)	24.5	31		0.4 - 38	11.2	0.87	2-3,67
Черное море (Shiganova et al., 2004)	25	18	39-82	9-32	23. 9±5,2	1.44±0,42	2,28± 0,32
Каспийское море (Shiganova et al.,2001,2004, Finenko et al,2006)	25	12,6	4,5-38		27.5±6,1	1.38±0,32	2,2
Эгейское море (Shiganova et al., 2004)	25	33	17-128	0.5-3.0	21.4±5,3	1.7±0,9	

Общая азотная экскреция состоит на 66% из NH<sub>4</sub><sup>+</sup> и на 34% из растворенного органического азота. Самый высокий уровень выделения NH<sub>4</sub> был установлен для гребневиков из Эгейского моря и примерно одного уровня – для особей из Черного и Каспийского моря (Табл.2).

Можно заключить, что *M. leidy* нашел наиболее оптимальные условия по температуре, солености и биотическим параметрам в Черном, в теплые сезоны в Азовском и Каспийском морях. Уровень метаболизма, как интенсивность потребления кислорода, оказался во всех реципиентных водоемах выше, чем в североамериканских водах (Табл.2). Т.е. в условиях высокопродуктивных морей он смог развить близкую к максимальной активность – интенсивность обмена, а, следовательно, и питания. И эти параметры определяют его пищевые потребности в зоопланктоне, т.е. его воздействие на основной трофический уровень экосистем. Исходя из данных по биомассе *M. leidy*, кормового зоопланктона и полученного экспериментальным путем уровня метаболизма

(потребления кислорода) был рассчитан ежедневный минимальный необходимый объем потребления зоопланктона всей популяцией гребневика. Степень воздействия на зоопланктон зависит от размеров популяции мнемипсиса, его численности и биомассы. Эта зависимость наиболее четко заметна, если сравнивать воздействие гребневика в теплые и холодные годы, так как размеры его популяций зависят от температуры поверхностного слоя. Так, например, согласно полученным оценкам, после холодной зимы (1993 г.), для небольшой популяции мнемипсиса весной характерны невысокие объемы потребления пищи. Летом популяция *M. leidy* остается малочисленной, ее воздействие на зоопланктон не превышает 2-3% в день, как в прибрежье, так и в открытых водах. После теплой зимы (1995 г.) в Черном море уже весной биомасса зоопланктона была низкая, а мнемипсиса – высокая. В этом случае влияние гребневика на зоопланктон было значительно даже весной, его расчетные пищевые потребности в день в прибрежье составляли 100% биомассы зоопланктона. Летом этот тренд сохранялся, прибрежная популяция мнемипсиса увеличивалась за счет выедания интенсивно размножающегося зоопланктона и возрастающие пищевые потребности гребневика через некоторое время вновь составляли опять 100% в день. В открытых водах биомасса зоопланктона высокая весной за счет размножения холодноводных видов *Soropoda*, а биомасса *M. leidy* – небольшая. Расчетный процент выедания - невысокий. Летом биомасса зоопланктона там падает в несколько раз из-за выедания его *M. leidy*, а биомасса гребневика увеличивается. Соответственно расчетный суточный процент потребности в пище популяции *M. leidy* возрастает, но он все же ниже, чем в прибрежных водах (Рис.31).

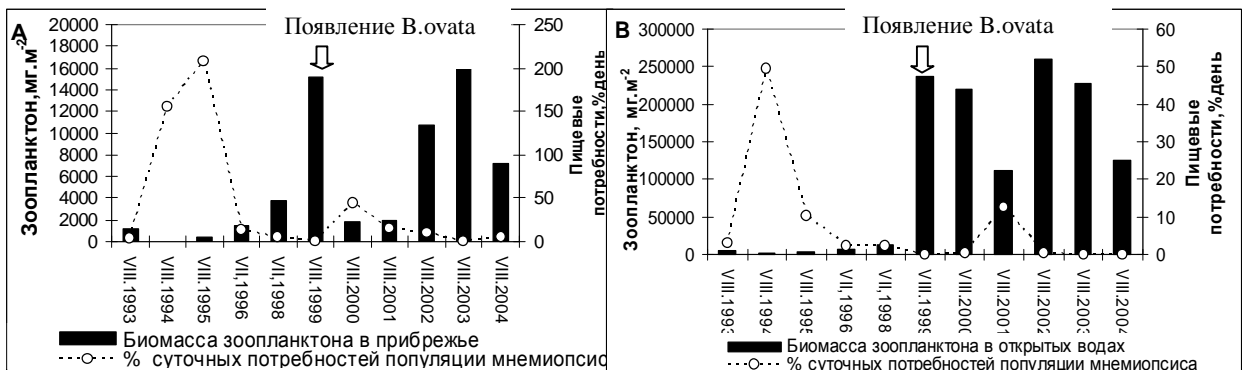


Рис. 31. Расчетные суточные потребности в зоопланктоне популяции *M. leidy* в % от биомассы зоопланктона в Черном море: А - в прибрежье; В - в открытых водах (расчеты без коэффициентов на недолов).

В Азовском море в холодные годы (1993 г.), при позднем заходе гребневика, *M. leidy* появляется в июле (Рис.32А).

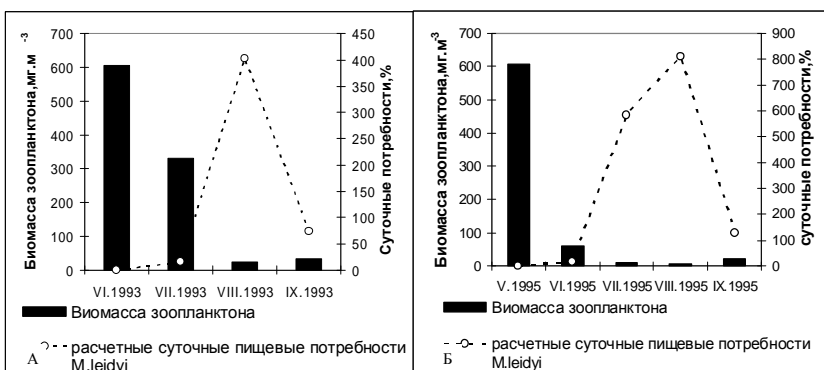


Рис.32. Расчетные суточные пищевые потребности популяции *M. leidy* в Азовском море А- поздний заход; Б- ранний заход (расчеты без к на недолов)(Shiganova et al., 2001).

пищевые потребности составляют 20% в день. К августу биомасса зоопланктона падает в 2 раза, расчетные ежедневные пищевые потребности возросшей популяции *M. leidy* составляют 100%. (Рис.32 А). При раннем заходе (теплый 1995 г.) *M. leidy* появляется в море в апреле-мае. В июне он уже сформировывает популяцию в большей части моря и расчетный уровень выедания им зоопланктона составляет около 20% в день (Рис.32 Б). В результате, к концу июня биомасса зоопланктона уменьшается в 10 раз. С июля *M. leidy* уже не хватает пищи, несмотря на продолжающееся развитие летнего зоопланктона. Расчетные суточные пищевые потребности превышают биомассу имеющегося зоопланктона. В последующие месяцы вплоть до октября популяция мнемипсиса продолжает расти, а биомасса зоопланктона уменьшаться. Пищевые потребности его популяции продолжают оставаться неудовлетворенными (>100%). с июля или августа ежегодно.

В Южном Каспии, в его прибрежной части (побережье Ирана) ежедневные расчетные потребности мнемипсиса составляли 100% , начиная с июля и до конца октября в 2001 и 2002 гг. Весной и зимой в связи с уменьшением популяции мнемипсиса расчетный процент выедания составлял от 12 до 29% ежедневно. По расчетам из экспедиционных данных в теплые годы 2001, 2002, 2004, 2005 гг. расчетный суточный уровень выедания составлял в августе во всех районах 100%. В холодный 2003 г. численность и биомасса мнемипсиса была низкой, в результате биомасса зоопланктона не упала к августу, т.к. уровень его выедания был невысокий – 2, 98% (Рис.33). Однако во все остальные годы расчетные ежедневные пищевые потребности популяции *M. leidy* в зоопланктоне во всех районах, составляли 100% в пик численности гребневика.



Рис. 33. Расчетные суточные пищевые потребности в зоопланктоне популяции мнемипсиса в Каспийском море (расчеты без коэффициентов на недолов) (Shiganova et al., 2004b, Finenko et al., 2006).

В Эгейском море, низкая концентрация зоопланктона (710-5260 экз. м<sup>-3</sup>) является фактором, лимитирующим развитие популяции *M. leidy*. Если он и встречается, то его численность всегда бывает низкой. Рассчитанный по экспериментальным данным процент выедания в период присутствия мнемипсиса в прибрежных более продуктивных водах заливов составил 0,08% биомассы зоопланктона в день. В открытых водах воздействия *M. leidy* на зоопланктон не отмечено (Shiganova et al., 2004c).

Сравнивая суточные пищевые потребности популяции *M. leidy* в зоопланктоне в южных морях Евразии, можно заключить, что он оказал наибольшее воздействие на экосистемы наиболее продуктивных морей – Азовского и Каспийского, достигая там самых высоких значений

численности, биомассы и, соответственно, высокого уровня воздействия на зоопланктон в течение продолжительного времени. При этом биомасса зоопланктона падала в этих морях до небывало низких значений (Рис. 31-33). В Черном море ежедневный расчетный уровень потребностей мнемииопсиса в теплые годы также даже весной может составлять 100% в прибрежных водах, и тем более в пик его развития в августе, когда происходит его интенсивное размножение. В холодные годы его воздействие на зоопланктон во всех морях значительно меньше. В олиготрофном Эгейском море мнемииопсис не создал больших самовоспроизводящихся популяций и воздействия на зоопланктон не оказал.

Таким образом, проведенный анализ показал, что *M. leidy* является полиморфным видом с высокой толерантностью к условиям окружающей среды и фенотипической вариабильностью. Поэтому он смог натурализоваться в различных условиях южных внутренних морей Евразии. А условия этих морей в свою очередь определили его морфофизиологические черты во всех возможных вариантах и, в конечном счете, степень его воздействия на зоопланктон, включая меро- и ихтиопланктон.

После появления облигатного хищника *Beroe ovata* в Черном море, потребляющего мнемииопсиса, экосистема начала восстанавливаться в результате значительного уменьшения популяции *M.leidy* и, соответственно, его воздействия на экосистему. Суточный ритм выедания *B. ovata* мнемииопсиса зависит от биомассы популяции *M.leidy*. В условиях высокой концентрации *M.leidy* *B. ovata* интенсивно размножается, и его численность и биомасса соответственно увеличиваются, увеличивается и интенсивность его выедания мнемииопсиса. В течение короткого времени от двух недель до месяца *B.ovata* способен практически полностью уничтожить популяцию *M.leidy* в определенном районе (Рис. 34).

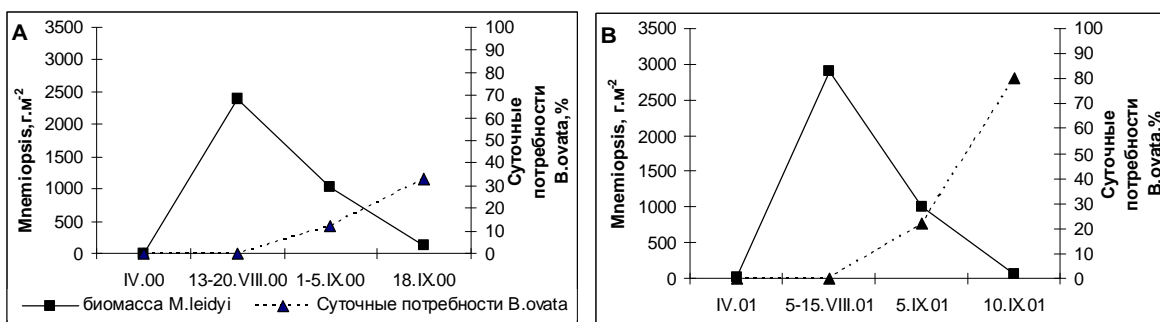


Рис. 34. Расчетные суточные пищевые потребности в *M.leidy* популяции *B.ovata* в Черном море в 1999-2000 гг. – А и в 2001 г. – Б.

Таким образом, в течение последних десятилетий экосистемы Черного, Азовского и Каспийского морей полностью изменились в результате случайного вселения низкоорганизованных, но хорошо приспособленных желетелых животных – гребневиков *M. leidy* во все три моря и *B. ovata* в Черное море. В результате вселения *M. leidy*, экосистемы в значительной степени деградировали; в результате вселения *B. ovata* в Черное море экосистема начала восстанавливаться. Эти события являются ярким примером того, какое колоссальное влияние на состояние экосистемы может оказать вселение даже одного вида, и этот процесс, безусловно, должен находиться под тщательным контролем.

## ВЫВОДЫ.

1. Проникновение чужеродных видов в Черное, Азовское и Каспийское моря в настоящее время представляет собой единый, нарастающий с годами процесс, причем основную роль как водоем-реципиент и водоем-донор играет Черное море.
2. За последние 50 лет наблюдается интенсификация инвазионного процесса: число чужеродных видов в Черном море возросло в 5 раз, в Азовском в 4 раза, в Каспийском в 3 раза, что связано с антропогенной трансформацией экосистем, климатическими изменениями и введением в 1980-е годы на судах балластных танков.
3. Число чужеродных видов, которое способен принять водоем, пропорционально числу его аборигенных видов.
4. В морях Понто-Каспийского бассейна чужеродная фауна отличается от аборигенной изменением доли эвригаллиных видов: в Черном море эти доли примерно одинаковы; в Азовском море эвригаллиных видов в чужеродной биоте в 1,5 раза больше, чем в аборигенной; в Каспийском – в 13 раз больше, что связано с особенностями солевого состава Азовского и Каспийского морей, позволяющего натурализоваться в основном эвригаллиным видам.
5. Виды, которые натурализовались практически во всех южных внутренних морях Евразии, принадлежат к широко распространенным эврибионтным организмам, обладающим высокой экологической пластичностью и фенотипической изменчивостью, способным широко расселяться и давать вспышки численности. Такие виды стали играть решающую роль в сообществах, а некоторые и во всей экосистеме.
6. Несмотря на относительно небольшую долю в биоте моря (от 2,6 до 4,8% ) чужеродные виды, прежде всего представители желетелых, в настоящее время определяют состояние и функционирование экосистем Черного, Азовского, Каспийского и Мраморного морей.
7. Влияние среды на фенотип вселенца отчетливо проявляется в популяциях самого массового желетелого вселенца *M.leidy* в морях Евразии. В зависимости от температурно-соленостных условий и продуктивности водоемов меняются его морфологические и эколого-физиологические черты, структура ареала и ее сезонные изменения и, в конечном счете, степень его воздействия на экосистему.
8. Ряд чужеродных видов стали ценными пищевыми объектами (*Acartia tonsa*, *Rhithropanopeus harrisi*, *Anadara inaequalvis*, *Mya arenaria* и др.) несмотря на вытеснение большинством из них местных видов. Вселение хищного гребневика *Beroe ovata* в Черное море оказалось удачным примером биоконтроля.
9. После вселения *M. leidy* виды, относящиеся к его пищевым объектам и конкурентам, значительно сократили численность, а некоторые практически исчезли. Сохранить популяции смогли только массовые широко распространенные эврибионтные виды, среди которых преобладают чужеродные, особенно это ярко выражено в Каспийском море, где в планктоне стала доминировать *Acartia tonsa*, в бентосе *Mytilaster lineatus*, *Abra abra*, *Nereis diversicolor*, обрастатель *Balanus improvisus*.

10. Межгодовые изменения индивидуальных размеров и численности *M.leidy*, его пространственного распространения в пределах водоема определяется температурой поверхностного слоя и направлением доминирующих ветров, которые зависят от крупномасштабных климатических колебаний.
11. Влияние *M. leidy* на экосистемы морей Евразии различно. Наибольшее воздействие гребневик оказывает на экосистемы продуктивных морей – Черного, Азовского, Каспийского и Мраморного. Влияние на экосистему олиготрофного Эгейского моря не отмечено. Степень воздействия определяется размерами создаваемых им популяций, которые регулируются продуктивностью водоема и температурой.
12. *M. leidy* как вид-эдификатор повлиял на физические, гидро-, биохимические и биологические параметры экосистем Черного, Азовского и Каспийского морей; вызвал каскадный эффект на всех трофических уровнях. Выедание им зоопланктона сказалось на высших трофических уровнях: планктоноядных рыбах и далее на хищных рыбах, дельфинах и тюленях. Не меньшее влияние он оказал и на низшие трофические уровни, способствуя росту фитопланктона, бактериопланктона и их консументов – гетеротрофных цилиат и зоофлагеллят.

#### ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

##### 1. Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК для публикации основных результатов диссертаций на соискание ученой степени доктора наук

1. Шиганова Т.А. 1993. Гребневик *Mnemiopsis leidy* и ихтиопланктон в Мраморном море в октябре 1992 г. Океанология. Т. 33. № 6. С. 900-903.
2. Виноградов М.Е., Шиганова Т.А., Хорошилов В.С. 1995. Состояние основных компонентов зоопланктонного сообщества в Черном море в 1993 г. Океанология. Т. 35 № 3. С. 418-421.
3. Корнеева Г.А. Шиганова Т.А. 1995. Влияние желетельных организмов на формирование пула нейтральных протеаз в морской воде. Океанология. Т. 35. № 1. С. 82-87.
4. Корнеева Г.А. Шиганова Т.А. 1998. Ферментативные процессы деструкции биополимеров в воде Черного моря в условиях воздействия вселенца *Mnemiopsis leidy*. Изв. АН. Сер. Биол. № 4. С. 513-519.
5. Шиганова Т.А., Булгакова Ю. В., Сорокин П. Ю., Лукашев Ю. Ф. 2000. Результаты исследований нового вселенца *Beroe ovata* в Черном море. Изв. АН. Сер. Биол. № 2. С. 248-256.
6. Шиганова Т. А., Камакин А.М., Жукова О. П., Ушивцев В.Б. Дулимов А. Б., Мусаева Э.И. 2001. Вселенец в Каспийское море- гребневик *Mnemiopsis* и первые результаты его воздействия на пелагическую экосистему. Океанология. Т.41. № 6. С. 542-549.
7. Серавин Л.Н., Шиганова Т.А., Луппова Н.Е. 2002 . История изучения гребневика *Beroe ovata* (Stenophora, Atentaculata, Beroida) и некоторые особенности строения его черноморского представителя. Зоол. журн. Т. 81. № 10. С.1193-1201.
8. Шиганова Т. А., Мусаева Э.И., Булгакова Ю. В., Мирзоян З. А., Мартынюк М. Л. 2003. Гребневики вселенцы *Mnemiopsis leidy* (A.Agassiz) и *Beroe ovata* Mayer 1912 и их воздействие на пелагическую экосистему северо-восточной части Черного моря. Изв. АН. Сер. Биол. № 2. С. 225-235.
9. 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. 2003. Условия, определяющие распределение гребневика *Mnemiopsis leidy* и его влияние на экосистему Северного Каспия. Океанология. Т.43. № 5. С. 716-733.
10. Шиганова Т.А., Мусаева Э.И., Паутова Л.А., Булгакова Ю.В. 2005. Проблема вселенцев в Каспийское море в связи с новыми находками в нем черноморских видов зоо- и фитопланктона. Изв. АН. Сер. Биол. № 1. С. 78-87.
11. Шиганова Т.А. 1984. Зимний ихтиопланктон в южной части Черного моря. Океанология. Т. 29. № 3. С. 519-524.

12. Расс Т.С., Журавлева Н. Г., Шиганова Т.А., Праздников Е.В. 1985. Новые данные по исследованию акклиматизации *Pleurogrammus monoptyerygius*, Hexagrammidae. ДАН СССР. Т. 280. N 1. С. 251-254.
13. Расс Т.С., Шиганова Т.А. 1990. Экспериментальные свидетельства возможности натурализации балтийской трески (*Gadus morhua callarias* L.) в Черном море. Бюл. МОИП. Отд. биол. Т.95 (2). С.46-50.
14. Shiganova T.A. 1998. Invasion of the Black Sea by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and recent changes in pelagic community structure. J. Fisheries Oceanography. Ed. Steeve Coombs. P. 305-310.
15. Shiganova T.A. and Bulgakova Y.V. 2000. Effect of gelatinous plankton on the Black and Azov Sea fish and their food resources. ICES Journal of Marine Science. 57. P. 641-648.
16. Shiganova T., Mirzoyan Z., Studenikina E., Volovik S., Siokou-Frangou I., Zervoudaki S., Christou E., Skirta A. and Dumont H. 2001. Population development of the invader ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea and other seas of the Mediterranean basin. J. Marine Biology. 139. P. 431-445.
17. Shiganova, T., Bulgakova J., Volovik S., Mirzoyan Z. and Dudkin S. 2001. A new invader, *Beroe ovata* Mayer 1912 and its effect on the ecosystems of the Black and Azov Seas. J. Hydrobiologia. 451. Special is.. Eds. J. E. Purcel, W. M. Graham and H. J. Dumont: Kluw. Acad. Pub. 451. P. 187-197.
18. Purcell J. E. Shiganova T.A. Decker M. B., Houde E.D. 2001. The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in native and exotic habitats: U. S. estuaries versus the Black Sea basin. J. Hydrobiologia. 451. Special issue. Eds. J. E. Purcel, W. M. Graham and H. J. Dumont, Kluwer Acad. Pub. P. 145-176.
19. Ivanov, P. I., A. M. Kamakim, V. B. Ushivtzev, T. Shiganova, O. Zhukova, N. Aladin, S. I. Wilson, G. R. Harbison & H. J. Dumont, 2000. Invasion of Caspian Sea by the comb jellyfish *M. leidyi leidyi* (Ctenophora). J. Biological Invasions. 2. P. 255-258.
20. Siokou-Frangou I., Shiganova T., Christou E., Gubanova A., Kamburska L., Konsulov A., Musaeva E., Skryabin V. and Khoroshilov V. 2004. Mesoplankton communities in the Aegean and the Black Seas: a comparative study. J. Marine biology. 144. P. 1111-1128.
21. Kideys A. E., Finenko G. A., Anninsky B. E., Shiganova T.A. 2004. Physiological characteristics of the *Beroe ovata* in the Caspian water. J. Marine ecology Progress series. V. 266. P. 111-121
22. Shiganova T.A. 2005. Review. The changes in appendicularian *Oikopleura dioica* abundance caused by invasion of ctenophores in the Black Sea. J. Mar. Biol. Ass. UK. 85. P. 477-494.
23. Finenko G., A. Kideys, B. Anninsky, T. Shiganova, A. Roohi, M. Tabari et al. 2006. Invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea: feeding, respiration, reproduction, and predatory impact on the zooplankton community. J. Marine ecology Progress series. V. 314. P. 171-185.
24. Shiganova T.A., Christou E. D., Siokou-Frangou I. 2007. First recording of the non-native species *Beroe ovata* Mayer 1912 in the Aegean Sea. J. Mediterranean Marine Sciences. T.8/1. P. 05-14.
25. Shiganova T.A., Maley A. 2008. Native and non-native ctenophores in the Gulf of Trieste, northern Adriatic Sea. J. Plankton Research. V. 31. N 1. P. 62-72.

## 2. Монографии, брошюры, главы в монографиях

26. Dumont H., Shiganova T., Niermann U. (eds). 2004. The Invasion of the Black, Mediterranean and Caspian Seas by the American Ctenophore, *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz: a multidisciplinary perspective, and a comparison with other aquatic invasions. NATO Science Series, IV Earth and Environmental Sciences. Kluwer Acad. Pub. Dordrecht/Boston/London. Vol. 35. 314 pp.
27. Kamburska L., Schrimpf W., Djavidnia S., Shiganova T., Stefanova K. 2006. Special focus on the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea. Addressing the ecological issue of the invasive species. European commission. Joint Research Center. Scientific and Technical Research ser.. 59 pp.
28. Black Sea Geographic Information System. 1997. pub. BSEP, UNEP. 32 pp. and CD (co-author).
29. Shiganova T.A., Dumont H., Mikaelyan A., Glazov D. M., Bulgakova Y. V., Musaeva E. I., Sorokin P. Y., Pautova L. A., Mirzoyan Z. A., Studenikina E. I. 2004. Interaction between the Invading Ctenophores *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) and *Beroe ovata* Mayer 1912, and their Influence on the Pelagic Ecosystem of the Northeastern Black Sea. Edc. Dumont, H., T. Shiganova & U. Niermann In: The Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Black, Caspian and Mediterranean Seas and other aquatic invasions - NATO ASI Series, 2. Environment-. Kluwer Acad. Pub. P. 33-70
30. Shiganova T.A., Dumont H., Sokolsky A.F., Kamakin A. M., Tinenkova D., Kurashva E. K. 2004. Population dynamics of *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea, and effects on the Caspian ecosystem. Edc. Dumont, H., T. Shiganova & U. Niermann. Ibid. P. 71-111



31. Shiganova T., Christou E. D., Bulgakova J. V., Siokou-Frangou I., Zervoudaki S., Siapatis A. 2004. Study on the distribution and biology of the invader *M. leidyi* in the northern Aegean Sea, comparison with indigenous species *Bolinopsis vitrea*. Ibid.P. 113-135.
  32. Kideys A. E., G. A. Finenko, B. E. Anninsky, T.A. Shiganova, et al. 2004. Feeding, respiration, and growth of Ctenophore *Beroe ovata* in the low salinity conditions of the Caspian Sea. Edc. Dumont, H., T. Shiganova & U. Niermann. Ibid. P. 193-200.
  33. Shiganova T.A. 1997. *Mnemiopsis leidyi* abundance in the Black Sea and its impact on the pelagic community. In "Sensitivity of the North, Baltic Sea and Black Sea to antropogenic and climatic changes" Sp. Volume. Eds. E. Ozsoy and A.Mikaelyan. Kluwer Acad. Pub. P.117-130.
  34. Shiganova T.A., Niermann U., Gugu A.C., Kideys A., Khoroshilov V.S. 1998. Changes of species diversity and their abundance in the main components of pelagic community after *Mnemiopsis leidyi* invasion. NATO Sci. Affairs Division. Kluwer Acad. Pub. eds. Ivanov L. and Oguz T. P.171-188.
  35. Kideys A., Gordina A.D., Niermann U., Uysal Z., Shiganova T. and Bungel F. 1998. Distribution of anchovy eggs and larvae with respect to ambient conditions in the southern Black Sea. Ibid. P. 189-198.
  36. Karpinsky M.G., Shiganova T.A., Katunin D.N. 2006. Introduced species. The Caspian Sea Environment Vol.5 Hdb Env.Chem. Part P.Springer–Verlag Berlin Heidelberg. P.175-190.
  37. Karpinsky M., Katunin D., Goryunova V., Shiganova T. 2006. Biological features and resources. The Caspian Sea Environment V.5 Hdb Env.Chem..Springer–Verlag Berlin Heidelberg.P.191-210.
  38. Shiganova T.A. 2008.Introduced species. The Black Sea Environment. Vol.6. Hdb Env.Chem.Vol.6 Part P.Springer –Verlag Berlin Heidelberg. P. 375-406.
  39. Kosarev, A.G.Kostyanoy, T.A. Shiganova 2008. The Sea of Azov. Ibid. P. 639-657
  40. Panov V., Dgebuadze Yu., Shiganova T., Fillipov A., Minchin D. 2007 A risk assessment of biological invasions in the inland waterways of Europe: Northern invasion corridor case study. F. Gherardi (ed) In: Biological Invaders in Inland Waters: Profiles, Distribution and Threats. Invading Nature. Springer Series in Invasion Ecology, Vol. 2. P. 639–656
  41. Leppokoski E., Shiganova T., Alexandrov B. 2008. European enclosed and semi-enclosed seas. Springer Part V: Regional Case Studies. Springer. Biological Invasions in Marine ecosystems. Ecological, Management and Geological Perspectives. Ecological Studies 204. Eds. Gil Rivov, Jeffrey A.Crooks. P.529-549.
  42. Shiganova T., Panov V. 2008. *Mnemiopsis leidyi* Agassiz, comb jelly (Bolinopsidae, Ctenophora) Invasive Nature, Springer ser. in invasion ecology. Handbook of Alien Species in Europe.P. 314
  43. Shiganova T., Musaeva E., Arashkevich E., Kamburska L., et al. 2009.The state of zooplankton. State of Environment of the Black Sea (2001-2006/7). Ed. Oguz T. Istanbul.Turkey. P.201-246.
- 3. Статьи в журналах и главы в сборниках и, не включенных в список рекомендуемых ВАК.**
44. Зацепин А.Г., Гинзбург А.И., Грегуар М., Костяной А.Г., Кривошея В.Г., Скирта А.Ю., Соловьев Д.М., Станичный С.В., Шеремет Н.А., Шиганова Т.А., Якубенко В.Г. 2001. Антициклонические вихри в глубоководной восточной части Черного моря летом – осенью 1999 (спутниковые и судовые наблюдения). Исследование Земли из космоса. №5. С. 3-11.
  45. Шиганова Т.А.Некоторые итоги изучения биологии вселенца *M. leidyi* (A.Agassiz) в Черном море. 2000. Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (A.Agassiz) в Азовском и Черном морях и последствия его вселения. Ред. С.П. Воловик, Ростов-на-Дону, С.33-75.
  46. Шиганова Т.А., Булгакова Ю. В., Воловик С.П, Мирзоян З.А., Дудкин С.И. 2000. Новый вселенец *Beroe ovata* и его воздействие на экосистему Азово-Черноморского бассейна в августе-сентябре 1999 г. Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (A.Agassiz) в Азовском и Черном морях и последствия его вселения. Ред. С.П. Воловик, Ростов-на-Дону. С.432-449.
  47. Сокольский А.Ф., Шиганова Т.А., Зыков Л.А. 2001. Биологическое загрязнение Каспийского моря гребневиком Мнemiопсис и первые результаты его воздействия на экосистему. Рыбохозяйственные исследования на Каспии. КаспНИРХ. С.105-109.
  48. Shiganova T., Ozturk B., Dede A.1994. Distribution of the gelatinous plankton in the Sea of Marmara. FAO Fisheries Report. N 495. P. 141-145.
  49. Shiganova T. A. 2006. The Black Sea as recipient and donor areas for marine and brackish water species. Black Sea Ecosystem in 2005 and Beyond. Istanbul. P. 87-90.
  50. Shiganova T. 2003.Monitoring of invaders *Mnemiopsis leidyi* (A.Agassiz) and *Beroe ovata* Mayer 1912 in the Black Sea and *M. leidyi* in the Caspian Sea. 1 workshop GLOBALLAST. Brazil. P. 16-23.
  51. Shiganova T.A. 2001. Impact of the invaders ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* on the pelagic foodweb and biodiversity of the Black Sea. Gelatinous zooplankton blooms in the Mediterranean Sea. Theory and practice. CIESM. P. 46-48



