

ЖЕЛЕТЕЛЫЕ ВСЕЛЕНЦЫ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА ЭКОСИСТЕМУ ЧЁРНОГО МОРЯ (ОБЗОР)

Д.А.Литвинюк

Институт биологии южных морей им. А. О.
Ковалевского НАН Украины
г. Севастополь, пр. Нахимова, 2
D.Litvinuk@mail.ru

*В работе рассматриваются проблемы, связанные с вселением в Чёрное море двух низкоорганизованных, но хорошо приспособляемых желетелых животных: *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata*. Североатлантический гребневик *M. leidyi* нанёс огромный ущерб экосистеме Чёрного моря и экономике причерноморских стран. Появление *B. ovata* вызвало новые изменения, приведшие, в конечном итоге, к стабилизации экосистемы.*

Перенос чужеродных морских организмов в новые для них природные условия с балластными водами судов и на их внешней обшивке, либо иными путями, определен Глобальным экологическим фондом как одна из 4 наиболее существенных угроз Мировому Океану (наряду с тремя другими: береговые источники загрязнения морской среды, хищническое истребление живых морских ресурсов и физическое разрушение морской среды их обитания).

На долю морского транспорта приходится более 80% мировых перевозок, при которых ежегодно по всему земному шару переносится до 10 млрд. тонн водяного балласта; при этом, подсчитано, что в любой момент времени в судовых балластных танках находится от 3000 [42, 43] до 7000 [45] различных видов морских организмов. Эти живые существа, попавшие на судно в порту выгрузки, путешествуют вместе с судном на многие тысячи морских миль и сбрасываются за борт в порту погрузки. При кратковременных переходах, например, из Балтийского моря в Северное (3-4 суток), в водяном балласте то или иное, сообщество планктона переносится без существенных изменений. В трансатлантических рейсах (10-14 суток) численность организмов в водяном балласте снижается, но некоторые виды сохраняются и вполне способны для активной жизнедеятельности. Подавляющее большинство морских организмов, содержащихся в балластных водах,

погибает во время рейса, но для некоторых из них среда балластных танков может быть вполне благоприятной. Исследования указывают на то, что обычно менее 3% выпущенных видов фактически акклиматизируются в новых регионах, образуя популяцию, способную к самовоспроизведению. Однако достаточно всего лишь одного вида, чтобы причинить серьезный вред местной экосистеме [43].

Это связано, прежде всего, с тем, что чужеродные организмы, как правило, не имеют в новой среде обитания естественных противников, которые поддерживают баланс экосистемы, в результате происходит интенсивное размножение таких вселенцев и угнетение ими местных форм жизни. Еще в 1903 году было отмечено появление в Северном море типично азиатского вида фитопланктона. Считается, что этот вид был перенесен в новую среду обитания именно с балластной водой. Это было первое официально зафиксированное явление такого рода, которое привело к угнетению аналогичных местных форм.

Последствия захватнической активности морских организмов, в отличие от других форм морского загрязнения, в большинстве случаев **необратимы**.

Целью данной работы является на основании накопленных сведений дать обобщённое представление по различным аспектам проблемы, связанной с вселением желетелых на примере Черноморского бассейна.

Сильное загрязнение Чёрного моря является общепризнанным фактом. С развитием судоходства, интенсивность которого растёт с каждым годом, Чёрное море столкнулось с новой проблемой – вторжение новых для экосистемы видов живых организмов и растений. Предполагается, что в течение последних ста лет судоходной отраслью было привнесено от 20 [2] до 75 [42] новых видов в прибрежные воды Чёрного моря.

Успешное освоение вселенцами Чёрного и Азовского морей не случайно. Как и большинство неполносолёных (содержание соли в воде не более 18‰ на поверхности) морей, Чёрное море отличается пониженным биоразнообразием, а, следовательно, и меньшей сопротивляемостью к вторжению чужеродных видов. Изолированность от Мирового океана, огромный удельный водосбор Чёрного моря, высокая плотность населения на водосборе вместе с интенсив-

ным антропогенным воздействием ведут к ускоренной дестабилизации экосистемы моря и определяют его низкий биологический иммунитет, что также, в свою очередь, облегчает вселение [5].

Сложность состоит в том, что изученность ряда групп организмов в Черном и Средиземном морях все еще не достаточна. Описывая какой-либо новый для фауны Черного моря вид, нельзя однозначно утверждать, что он – вселенец.

Гребневик Mnemiopsis leidyi и его влияние на экосистему Чёрного моря. Гребневики (в Мировом океане их около 120 видов) распространены повсеместно – от Арктики до Антарктики включая всю тропическую зону. В Чёрном море до 1982 г. обитал один вид гребневика *Pleurobrachia pileus*, образывавший в некоторые годы большие скопления. В ноябре 1982 г. в планктоне Судакского залива впервые был зарегистрирован неизвестный для фауны Чёрного моря гребневик, определённый поначалу как один из видов рода *Bolinopsis* [6]. В последующие годы этот вид отмечался в небольшом количестве в некоторых районах моря и определён был как *Bolinopsis infundibulum* [10]. Но наличие длинной и глубокой щели, бороздки со щупальцевыми нитями, идущими вдоль щели, – признаки рода *Mnemiopsis*.

Род *Mnemiopsis* принадлежит отряду Lobata (лопастевые), представители которых характеризуются слегка уплощённым телом и двумя развитыми крупными ротовыми лопастями, в которые заходят по два сливающихся меридиональных канала [14]. Род включает два или три вида, близкие по распространению и образу жизни, и, как утверждал специалист из США Г.Р. Харбисон, эти виды не самостоятельны, а являются формами одно и того же вида [7]. Н.Я. Липская и Т.Н. Лучинская [8] высказали предположение, что противоречия в определении, возможно, объясняется тем, что в Чёрное море проникли два вида. Недостаток сведений по морфологии всех шести видов *Mnemiopsis*, описанных для атлантического побережья Северной и Южной Америки, долгое время затруднял идентификацию вида-вселенца [9]. Вначале гребневик был определён как *Mnemiopsis mccradyi* [23], затем Л.Н. Серавин, сделав ревизию видового состава гребневиков рода *Mnemiopsis*, пришёл к выводу, что появившийся в Чёрном море вид – *Mnemiopsis leidyi* [11].

В Чёрное море мнемипсис попал с балластными водами судов, совершавших прямые, а поэтому довольно непродолжительные рейсы из портов США [7, 12, 15]. Такие рейсы особенно участились в начале 80-х годов в связи с закупками американского зерна [7].

Биология гребневика. Этот гребневик – эндемик атлантического побережья Северной Америки, где он обитает в океанических и солоноватых водах от тропической (Флорида) до умеренно-холодной зоны (Чезапикская бухта) (примерно от 30 до 45° с.ш.) при температуре от 10 до 31 °С и солёности от 3,4 до 20 ‰. [8, 16, 18]. Способность размножаться в широком диапазоне температур и солёности позволяет мнемипсису заселять районы, малопригодные для других морских животных. Гребневик устойчив к недостатку кислорода. Его особи могут достигать 12–15 см в длину и массы (сырая) от 28 г [8] до 54 г [19].

M. leidyi плавает медленно, при помощи синхронно работающих микроскопических гребных пластинок, расположенных в восемь рядов вдоль всего тела (рис. 1).

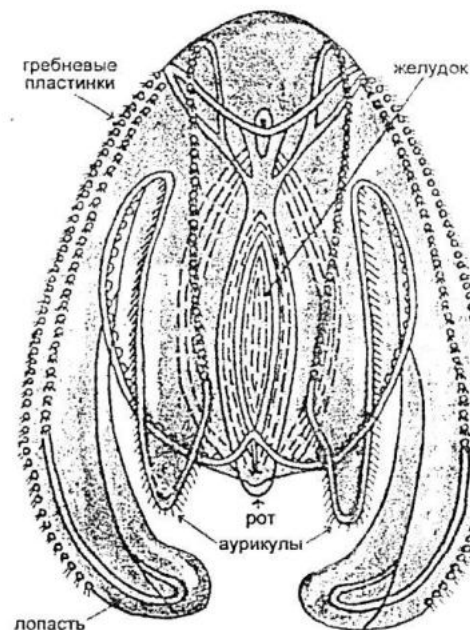


Рисунок 1 – Схематичное изображение гребневика [7]

Питается пассивно, захватывая пищевые частицы при случайном их контакте со щупальцевыми нитями гребневика, и при помощи ресничек и аурикул – приротовых отростков, передавая пищу в ротовое отверстие, откуда она попадает в желудок [7].

Взрослые гребневика в море обычно ориентированы горизонтально, их лопасти вытянуты по течению. Реже животные расположены оральным концом книзу. Лопасти имеют развитую мускулатуру и могут широко отгибаться кнаружи, резко поджиматься при механическом раздражении, но обычно вытянуты параллельно одна другой. Кольцевая мускулатура вокруг щелевидного рта позволяет ему широко раскрываться.

Заглоченные пищевые частицы большей частью быстро перемещаются в сторону воронки, к аборальному концу желудка, где и перевариваются. Целостность покровов жертвы в ходе переваривания нарушается, разжиженное содержимое в виде капель поступает в воронку гребневика и растекается по каналам гистоваскулярной системы. Наблюдается выбрасывание мельчайших остатков через анальные поры гребневиков на аборальном конце тела, но хитиновые покровы рачков и створки личинок моллюсков выводятся через рот [20].

Мнемиопсис питается зоопланктоном, потребляя не только рачковый планктон (*Acartia clausi*, *Calanus helgolandicus*, *Pontella mediterranea*, *Penilia avirostris*, *Podon sp.*, *Labidoeera sp.*, *Decapoda larvae*), но и личинки кольчатых червей и моллюсков (*Mytilus galloprovincialis*) [21], икру и личинки рыб [7, 8, 22]. В экспериментах у личинок гребневика в желудках преобладали велигеры мидий, но также встречались водоросли *Gymnodinium sp.*, *Fragillaria sp.*, *Pleurosigma sp.*, *Rhizosolenia calcar-avis*. В условиях опытов голодные взрослые гребневика также потребляли *Gymnodinium sp.* при добавлении в сосуд этих водорослей из культуры. Но в целом фитопланктон можно считать случайным компонентом пищи гребневика [20].

При больших концентрациях пищи суточный рацион может превышать в несколько раз массу самого гребневика, выраженную в энергетических единицах [12]. Пищевые потребности мнемиопсиса, установленные в экспериментах, оказались огромными. Животные насыщались только после того, как их желудки полностью наполнялись пищей. При таком потреблении молодь гребневика способна за сутки удваивать свою массу. При этом на рост идет только 10 % потребленной пищи, а 80 % составляют энергетические расходы. Продолжительность переваривания пищи при температуре 12—14 °С составляет 4—6 ч и сокращается до 0,5—1,5 ч при температуре

27—31 °С. Эффективность усвоения более 70 % (при низкой концентрации зоопланктона) и падает до 40—50 % — при высокой (500 тыс. экз*м⁻³) [8]. При недостатке пищи рост замедляется, масса и длина тела при этом сильно уменьшаются. По наблюдениям, длина гребневиков при 15-дневном голодании уменьшалась с 50 до 15 мм [20]. Показатели интенсивности питания гребневиков меняются в зависимости от времени суток, глубины, района, размера животных.

Гребневика — гермафродиты, способны к самооплодотворению. Развитие — прямое, из яйца выходит маленький гребневик. Крупный гребневик *M. leidy* выметывает за сутки от 500 до 8 тыс. яиц [23], [24]. Молодь быстро растет, достигает за месяц длины 8—10 см, и, в свою очередь, приступает к размножению [8]. Возраст личинок, при котором они начинают размножаться, варьируется. По данным М. Риива и др. [16], гребневик выметывает яйца на 15-й день жизни. Некоторые личинки нерестятся один раз, тогда как другие могут нереститься повторно [8]. Личинки длиной 5 мм откладывают до 50 яиц в сутки [24]. По окончании нереста гонады у личинок резорбируются, и они продолжают свой рост. Особи, нерестившиеся в личиночном возрасте, повторно нерестятся взрослыми. В начале лета, когда обилён мелкий зоопланктон, скорость роста и размножения гребневика такова, что обеспечивается резкое увеличение его численности. В конце лета, когда уменьшается количество зоопланктона, снижается рост и плодовитость гребневика и, соответственно, уменьшается численность популяции [8]. Мнемиопсис размножается круглый год, однако начало массового размножения в Чёрном море чётко связано с прогревом воды до 23°С. Поскольку превышение этого температурного порога по районам моря и по годам происходит не одновременно, наблюдаются сдвиги пика нереста [9].

Развитие вида-вселенца в новой экосистеме. Последствия этого вселения. Еще в 30-х годах Л. А. Зенкевич в связи с теоретическим обоснованием акклиматизации многощетинкового червя из рода *Nereis* в Каспийском море разработал представление о типичном развитии вида-вселенца в новой экосистеме. Вселенец в течение некоторого, иногда достаточно продолжительного времени как бы «закрепляется» в новом районе: его численность остается низкой или очень низкой. Затем, когда область распро-

странения достаточно увеличивается, а период адаптации остаётся позади, вид, при наличии достаточного количества пищи и других подходящих условий, дает необычайно высокую вспышку численности, подавляя многие элементы местного сообщества. Но затем пищевые ресурсы вселенца в результате их переиспользования сокращаются, его численность уменьшается, и сообщество переходит к равновесному состоянию, включив в себя новый вид. Но это уже **иное сообщество**, с иной видовой структурой, со сниженной массой конкурентов нового вселенца [7, 25, 29].

Очевидно, аналогичный ход событий следовало ожидать и при развитии в Чёрном море гребневика *M. leidyi*. Но оставалось не ясным, каковы будут абсолютная величина и продолжительность его бурного развития, когда наступит спад численности и на каком уровне она стабилизируется. И, самое главное, насколько при этом деформируется структура сообщества и снизится количество мелких планктоноядных рыб (тюльки, хамсы, ставриды и др.) — основных конкурентов в борьбе мнемииопсиса за пищу.

Во время 25 рейса НИС «Профессор Водяницкий» (декабрь-январь 1987-1988 гг.) и 135 рейса НИС «Миклухо-Маклай» (апрель-июнь 1988 г.) в западной части Чёрного моря были обнаружены 14 экземпляров гребневиков. Животные длиной от 3,9 до 11 см были пойманы в приповерхностном слое (0-25 см) на границе северо-западной части Чёрного моря, у болгарского шельфа и в прибосфорском районе.

С учётом обловленных объёмов воды численность гребневиков в местах поимки

колебалась от 0,006 до 0,017 экз./м³ (в среднем 1 экземпляр на 120 м³). Температура воды в районах обнаружения в зимний период колебалась от 8,5 до 10,5 °С, солёность — 17,7–19,0 ‰; в весенний период гребневика были пойманы при температуре 18,8°С и солёности 17,9 ‰ [10].

Из Чёрного моря *M. leidyi* распространился в Азовское, Мраморное моря и периодически с черноморскими водами выносился в Эгейское море. В 1999 г. *Mnemiopsis leidy* был занесён и в Каспийское море, вероятно, тем же способом, то есть с балластными водами нефтеналивных танкеров [35].

Проникнув в Черное море, гребневик дал колоссальную вспышку численности. Осенью 1988 г., по данным М.Е. Виноградова и др. [12, 26-28], биомасса гребневика во много раз превосходила биомассу всего остального желетелого макропланктона и местного гребневика *Pleurobrachia pileus* [8]. Выяснилось, что массовое размножение мнемииопсиса приурочено к прибрежным бухтам и мелководьям, прежде всего — к северо-западному шельфу. У себя на родине *M. leidy* обитает как в открытом море, так и в эстуариях и достигает высокой численности при солёности до 3,5—4 ‰. В Черном море появившиеся на мелководье личинки и молодые особи разносятся основным круговым черноморским течением по всей периферии моря, а более крупные попадают в открытые районы, где достигают максимального количества в августе-сентябре, а в некоторые годы — в октябре-ноябре (рис. 2).

Вспышке численности мнемииопсиса, начавшейся в Черном море летом 1988 г.,

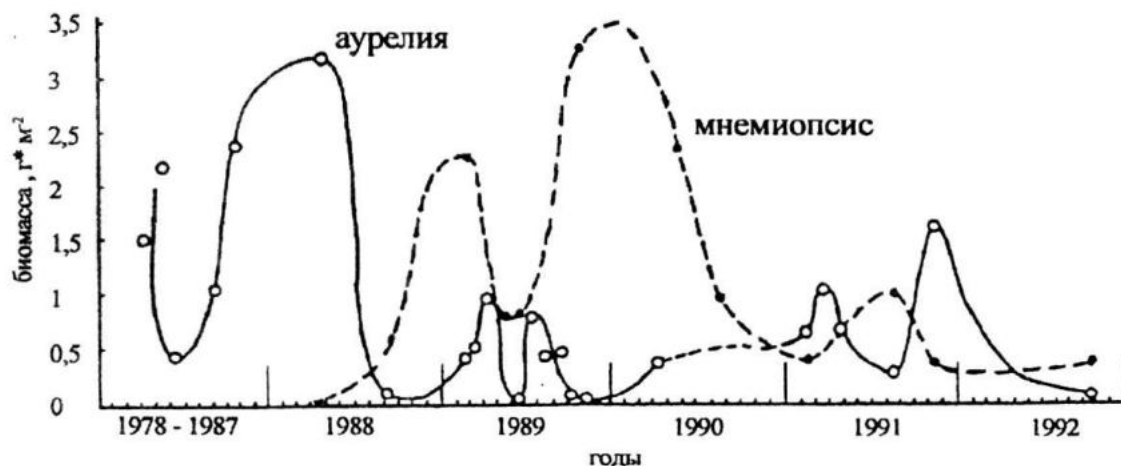


Рисунок 2 -- Колебания биомассы (в пересчёте на углерод) аурелии и мнемииопсиса в глубоководной части Чёрного моря. Точки соответствуют средним данным различных экспедиций [28]

предшествовал «скрытый» период развития популяции. В 1989 г. биомасса гребневика в июле-сентябре в открытых районах моря в среднем составляла $1,4-1,6 \text{ м}^{-2}$, в районе свала — $2-2,5$, на прибрежных мелководьях — $2,8-3,2$, на северо-западном шельфе даже достигла $4,6 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$.

И только в самой южной части моря — у Анатолийского побережья — биомасса была около $0,5 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$. Общая масса гребневика на всей акватории моря составляла около 800 млн. т. [7].

В апреле-мае 1990 г. в районе Геленджика—Анапы и в юго-западной части Черного моря биомасса мнемнописиса возросла в среднем до $3-4 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$, а в отдельных местах — до $11-12$. Таким образом, лето 1990 г. было периодом наибольшего развития гребневика, затем начался спад численности. Уже в августе в этом же районе биомасса вселенца не поднималась выше

главной пищей для промысловых планктонных рыб: хамсы *Engraulis encrasicolus ponticus*, тюльки *Clupeonella cultriventris*, кильки (*Sprattus phalericus*), ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus* [7]. Популяция состояла из особей размером $4-7$ см и массой (сырая) до 15 г в прибрежных районах (что заметно ниже, чем у особей популяции Атлантического побережья Северной Америки), тогда как в открытом море преобладали особи, достигавшие порой $10-13$ см [8].

Началось катастрофическое уменьшение биомассы зоопланктона в поверхностном слое вод — его выедал гребневик. Осенью 1989 и 1990 гг. в глубоководной части моря планктона стало в $4,4$ раза меньше, чем в соответствующие сезоны предыдущих лет, а биомасса морских стрелоксагитт сократилась более чем в 10 раз (рис. 3).

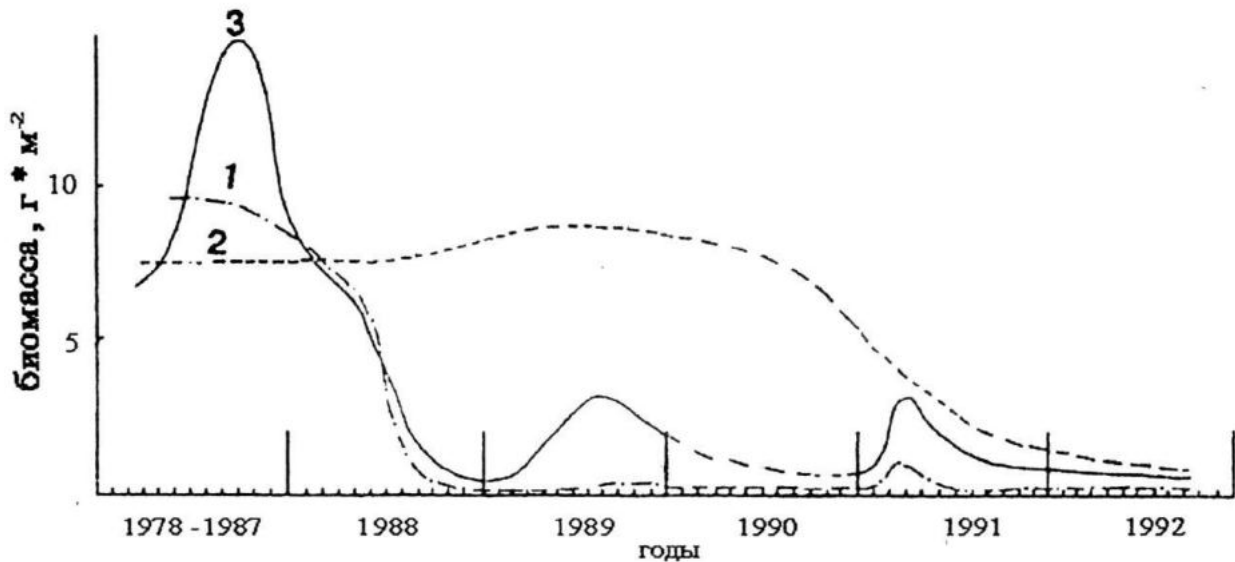


Рисунок 3 -- Колебания биомассы в открытых районах Черного моря некоторых групп планктонных организмов, которыми питается мнемнописис. 1 -- сагитты, 2 -- веслоногий рачок *Calanus eukipus*, 3 -- мелкие веслоногие рачки, а также ветвистоусые рачки и личинки донных животных [7, 28]

$1,5-2,2 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$, а осенью в северной части моря была в четыре-пять раз ниже, чем годом раньше, и сохранялась примерно на том же уровне до осени 1992 г. Видимо, гребневик занял в сообществе более или менее стабильное положение [7, 28].

Вся эта огромная масса гребневика населяла верхний перемешанный слой моря над сезонным термоклином и верхнюю часть самого термоклина, то есть слой до глубины $15-20$ м, где сосредоточена основная часть зоопланктона, служащего

В то же время количество ночесветки, не используемой в пищу гребневиком, не изменилось.

За счет массового развития гребневика снизилось количество не только его жертв, но и пищевых конкурентов, прежде всего — медузы *Aurelia aurita* [8]. Ее численность и характер распределения резко изменились (рис. 2). Биомасса медузы осенью 1988 г. в районе Геленджика оказалась в 20 раз ниже, чем обычно наблюдалась в этот период года, а летом 1989 г. в среднем на всей аква-

тории моря составила около 300 г*м^{-2} , то есть сократилась примерно в три раза по сравнению с предыдущими годами. К этому времени медуза почти исчезла из верхнего перемешанного слоя, ставшего вотчиной гребневика, но продолжала существовать в нижней части термоклина и в водах холодного перемешанного слоя, куда гребневик не проникает в большом количестве [27].

Пищевая база промысловых рыб оказалась подорванной, и их запасы стали катастрофически падать [3]. Так, если общий улов рыб в системе Мраморное — Черное — Азовское моря в 1985—1986 гг. достигал 856—906 тыс. т, то в 1989 г. — он снизился до 640. В северной части Черного и в Азовском море в 1980—1988 гг. вылов хамсы составил от 126 до 240 тыс. т., а в 1989 г. — примерно 70, то есть в два-три раза меньше; уловы ставриды к этому же году упали со 110—115 до 3 тыс. т; количество вылавливаемой тюльки в 1970—1987 гг. было относительно стабильным — от 70 до 130 тыс. т, но в 1989 г. сократилось до 36—40 тыс. т. (рис. 4).

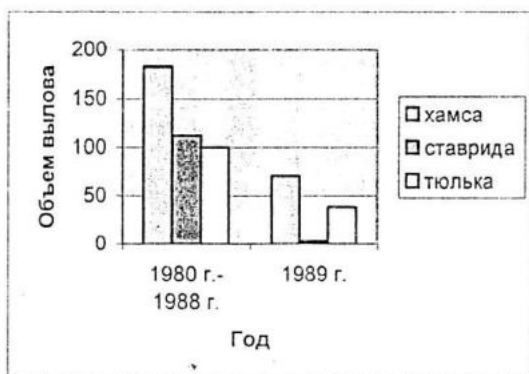


Рисунок 4 — Объёмы вылова некоторых промысловых видов рыб в северной части Чёрного и Азовском море с 1980 — 1989 гг.

В Азовском море, где в 1989 г. биомасса мнемнописиса в море превысила 18 млн. т, он полностью подавил пищевую базу хамсы и тюльки, мало того, выедал их икру и молодь. Вместо обычно добываемых 50—70 тыс. т. тюльки уловы 1989 г. составили 100 т, к концу апреля следующего года было выловлено 112 т, при этом жирность была втрое ниже обычной. Запасы этой рыбы сократились в 400 раз, и это неудивительно, поскольку кормового зоопланктона стало меньше, чем в самых бедных олиготрофных районах тропической зоны океана. Лишь численность более «глубоководного»

шпрота *Sprattus phalericus* сохранялась на прежнем уровне и в 1989—1990 гг. [7].

В верхнем перемешанном слое пищи для гребневика не стало, и он начал заселять всю толщу аэробных вод: по наблюдениям в 1991 и 1992 гг., крупные особи мнемнописиса начали проникать под термоклин — в холодные промежуточные воды, вплоть до основного пикноклина. Благодаря этому гребневику стали доступны запасы наиболее массового черноморского веслоногого рачка *Calanus euxinus*, популяция которого почти не проникает в верхний перемешанный слой. И уже в 1991 г. биомасса калянуса стала в среднем в 2,5 раза меньше, чем за два года до этого, а летом 1992 г. уменьшилась в три раза по сравнению с летом предыдущего. Калянус — основная пища черноморского шпрота и уменьшение количества этого рачка не замедлило проявиться в снижении уловов этой рыбы [7]. Как следствие пострадали представители высших трофических уровней — хищные рыбы и дельфины, основными объектами питания которых являются хамса и шпрот [35].

Достигая огромной биомассы и будучи хищником, гребневик существенно изменил количественные взаимоотношения, структуру и характер функционирования экосистемы в целом. Развитие популяции *M.leidy* в экосистеме Чёрного моря привело к уменьшению биомассы, численности и видового разнообразия кормового зоопланктона, икры и личинок рыб, являющихся основными кормовыми объектами *M.leidy*. Способность к самооплодотворению, высокая плодовитость, способность к размножению не только взрослых особей, но и их личинок, чрезвычайно высокая скорость прироста численности (выживаемость до 10 %) определяют высокую конкурентоспособность вида и объясняют значительный популяционный взрыв [8].

По оценке экспертов, этот экзотический вид причинил экономике черноморских стран ежегодные убытки в 200 млн. долларов США из-за снижения уловов рыб и еще 500 млн. долларов — из-за простоя рыбопромыслового флота, незагруженности рыбных портов, рыбоперерабатывающих предприятий и другой инфраструктуры отрасли.

Основными причинами высоких значений численности и биомассы мнемнописиса в Чёрном море, не наблюдавшихся даже в его исходных ареалах, и позволившим

M.leidy занять одну из ведущих позиций в сообществах пелагиали Чёрного моря, являлись отсутствие хищника, потребляющего мнемипсиса и контролирующего его численность, и общее неблагоприятие системы, связанное с антропогенным воздействием.

Таким образом, новый вид нанёс огромный ущерб экосистеме Чёрного моря и экономике причерноморских стран. В связи с этим понятен повышенный интерес исследователей к данному объекту.

Анализируя последствия вселения гребневика *M.leidy* в экосистему Чёрного моря, некоторые современные учёные склонны считать, что оценить влияние мнемипсиса однозначно, довольно трудно. Во-первых, катастрофические изменения в зоопланктоне, бентосе и ихтиофауне начались задолго до вселения *M. leidy*, и развивались параллельно с эвтрофированием водоёма и его загрязнением. Во-вторых, возможные аборигенные потребители этого гребневика - скумбрия и ставрида резко уменьшились в численности до начала взрывоподобного роста численности гребневика. В-третьих, вид-вселенец *Acartia tonsa* не пострадал от вспышки мнемипсиса, а даже увеличил своё присутствие в зоопланктоне Чёрного моря. В-четвёртых, в больших количествах потребляя фитопланктон и детрит, мнемипсис может рассматриваться в какой-то мере и как фактор деэвтрофикации. Экономический кризис в последние годы привел к резкому уменьшению использования удобрений и, следовательно, стока биогенов в море. Степень эвтрофирования несколько понизилась и началось уменьшение численности мнемипсиса в море. Таким образом, последствия этой инвазии неоднозначны, хотя социально-экономический ущерб черноморскому рыболовству очевиден [5].

Как и предполагали исследователи, утверждая, что гребневика не являются слепой ветвью пищевой цепи и не способны длительное время сохранять высокую численность, в середине 90-х годов среднегодовая биомасса *M.leidy* начала сокращаться по сравнению с предыдущими годами (рис. 2, 7). Результаты модельных экспериментов, проведённых в 1993–1994 гг., и анализ материалов экспедиционных исследований дали основания ожидать стаби-

лизации обстановки в Черноморской экосистеме.

Новый вселенец в Чёрное море – гребневик *Beroe ovata*. Обнаружение и биология *B. ovata*. До 1997 г., в связи с отсутствием естественных хищников, единственным фактором, регулирующим численность *M. leidy*, были только пищевые и температурные условия. В 1997 г. у берегов Болгарии [30] и Кавказа [31], а в 1999 г. – у берегов Крыма [32] был впервые отмечен новый для фауны Чёрного моря гребневик *Beroe ovata* (Mayer, 1912) из отряда *Beroidea* [30] (рис.5) – хищник, питающийся планктоноядными гребневиками, в первую очередь *M. leidy*, который, как и его предшественник гребневик *M.leidy*, был занесен с балластными водами из прибрежных вод северной Америки [35].

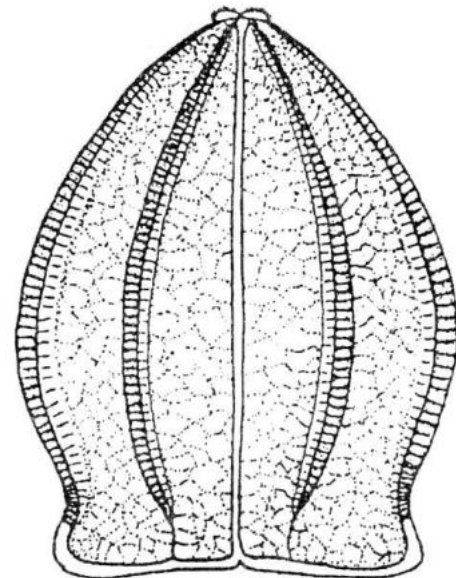


Рисунок 5 – *Beroe ovata* (Mayer 1912) [41]

Этот вид известен для теплых вод Атлантического и западной части Индийского океанов, встречается также в Средиземном и Мраморном морях. По морфологическим признакам обнаруженный гребневик соответствует диагнозу *B. ovata* [33]. Длина особей — 14–120 мм.

Черноморские особи *B.ovata* стекловидно-прозрачные, при выдерживании на свету окраску не изменяют. Дивертикулы меридиональных каналов окрашены в интенсивный зеленовато-голубой цвет. По строению гастроваскулярной системы черноморские *B. ovata* отвечают диагнозу средиземноморских. Гребневика *B. ovata* являются подвижными, активно плавают в поисках до-

бычи, при этом совершают поступательные движения одновременно с вращением по сложной траектории. Щелевидное ротовое отверстие во время движения замкнуто, при обнаружении добычи гребневик на мгновение как бы замирает в толще воды, тело его слегка сокращается, ротовое отверстие сильно раскрывается и из щелевидного превращается в округлое. После заглатывания добычи целиком непродолжительное время остается на одном месте, тело его сокращено, принимает форму эллипсоида. Рот замкнут и некоторое время сохраняет округлую форму. Затем гребневик постепенно расслабляется. Тело вновь сплющивается в тентакулярной и сагиттальной плоскостях, однако полностью не возвращается к исходной форме, остается слегка сокращенным, рот принимает щелевидную форму. Меняется характер движений особи, они становятся вялыми, замедленными, гребневик замирает у дна или в толще воды, переваривая пищу. Время на переваривание пищи зависит от весового соотношения жертвы и хищника. Берое питается преимущественно ночью [40].

Специализированное питание *B. ovata* гребневыми другими видами является известным из литературы фактом. Л. Н. Сервин предлагал интродуцировать этот вид (ещё в начале 90-х годов XX в.) в Черное море для снижения численности *M. leidy*. С целью выявления потенциального влияния нового вселенца на экосистему Чёрного моря учёными в 1999 г. была сделана попытка предварительно оценить степень выедания популяцией берое гребневика *M. leidy*. В результате был сделан вывод, что *B. ovata* будет контролировать численность популяции своей жертвы – ктенофоры *M. leidy* и через неё – динамику и структуру планктонного сообщества в целом [34-39].

Влияние Beroe ovata на популяцию мнемнопсиса, на численность и видовой состав зоо- и ихтиопланктона и последствия вселения для экосистемы Чёрного моря. В августе 1999 г. отмечена первая вспышка развития *Beroe ovata* в северо-восточной, северо-западной и южной частях моря. Популяция мнемнопсиса в это время резко сократилась по сравнению с предшествующими годами - в водах над шельфом его численность составляла 59,5 экз/м², в глубоководных районах – 197 экз/м², биомасса была 5,3 и 21,7 г/м², соответственно (рис. 6) [35]. В первой половине сентября 1999 г. популяция берое ежедневно потребляла до

10% популяции мнемнопсиса в прибрежных районах и 1,5% – в открытых водах.

В марте-апреле 2000 г. *B. ovata* отсутствовал во всей северо-восточной части Чёрного моря. *M. leidy* был обнаружен только в апреле в наиболее тепловодном участке района исследований (от г. Туапсе до г. Сочи), численность и биомасса его были очень низкими – 1.1 экз/м² и 3,2 г/м². Это самые низкие значения количества мнемнопсиса наблюдавшиеся весной с момента его появления в Чёрном море (рис. 7).

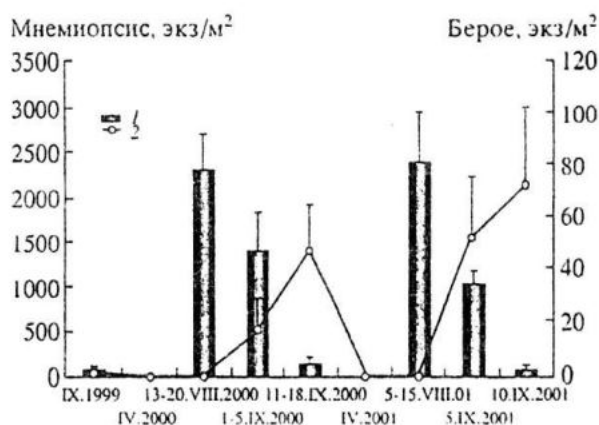


Рисунок 6 – Изменение численности берое и мнемнопсиса в 1999-2001 гг. в шельфовой зоне северо-восточной части Чёрного моря: 1 – численность мнемнопсиса экз/м², 2 – численность берое экз/м². По оси абсцисс – дата, по оси ординат – численность экз/м² [35]

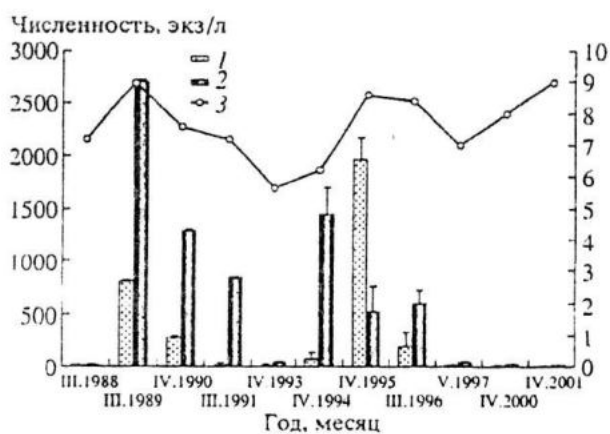


Рисунок 7 – Изменение численности мнемнопсиса весной и температуры воды в поверхностном слое зимой: 1 – численность мнемнопсиса в глубоководных районах, 2 – численность мнемнопсиса в шельфовых районах, 3 – минимальная среднемесячная температура воды. По оси абсцисс – дата, по оси ординат – численность, экз/м² и температура, °C [35]

В 2000 г. гребневик *B. ovata* появился в Геленджикской бухте позднее, чем в 1999 г. Первый экземпляр был пойман 26 августа. Биомасса берое к середине сентября увеличилась в 10 раз, составив 495 г/м^2 , а численность увеличилась до 47 экз/м^2 , при этом биомасса мнемипсиса упала до 334 экз/м^2 , а численность – до 126 экз/м^2 (рис. 6) [35].

В 2001 г. к середине августа мнемипсис опять достиг очень высоких показателей численности – 2400 экз/м^2 , что связано с необычно жарким летом и хорошей обеспеченностью пищей. Берое появилось раньше, чем в 2000 г. – после 10 августа и быстро снизил численность мнемипсиса, сам достигнув наиболее высоких значений численности и биомассы за три года его развития в Черном море – 72 экз/м^2 (рис. 6).

Исследования 1999-2001 гг. показали, что развитие популяции *B. ovata* имеет четко выраженную сезонность. Первые особи появляются в середине или конце августа, в сентябре-октябре происходит интенсивное размножение, ведущее к резкому увеличению размера популяции, которое затем постепенно затухает. Скорость затухания развития берое зависит от наличия пищи – мнемипсиса. При значительном уменьшении численности мнемипсиса плодовитость берое уменьшается и, соответственно, сокращается величина его популяция. Крупные взрослые особи элиминируются после размножения, а небольшая часть популяции, состоящая из особей новой генерации, в ноябре, вероятно, опускается в придонные горизонты, где проводит зиму, находясь в малоподвижном состоянии, до следующей вспышки развития мнемипсиса. Подобное поведение характерно для представителей рода *Beroe* из других регионов. В течение трех лет зимой, весной и летом (до августа) берое не был обнаружен в пелагиали Черного моря, хотя отдельные особи отмечались эпизодически весной в шельфовой зоне.

Таким образом, происходит регулирование размера популяции *B. ovata*. В условиях высокой концентрации мнемипсиса, он увеличивается за счет увеличения плодовитости и интенсивности размножения и, соответственно, уменьшается при снижении концентрации жертв (мнемипсиса) – за счёт снижения плодовитости и, впоследствии, прекращения размножения.

Состояние популяций желетелых животных: Aurelia aurita и гребневика Pleurobrachia pileus в 1999-2001 гг. Биомасса медузы *Aurelia aurita* в 1999-2001 гг. оставалась в пределах, сравнимых с предшествующими годами, составляя $340-360 \text{ г/м}^2$. Биомасса *Pleurobrachia pileus* в 2000-2001 гг. была ниже, чем в предшествующие годы ($185-300 \text{ г/м}^2$). Возможно, это связано с выеданием части популяции плевробрхий гребневином *B. ovata*. В опытах в аквариальных условиях берое охотно потребляло плевробрахию [35].

Состояние зоопланктона. В сентябре 1999 г., во время первой вспышки развития *B. ovata*, было отмечено значительное увеличение количества кормового зоопланктона по сравнению с тем же периодом 1998 г. и за все последние 10 лет со времени вселения мнемипсиса (рис. 8).

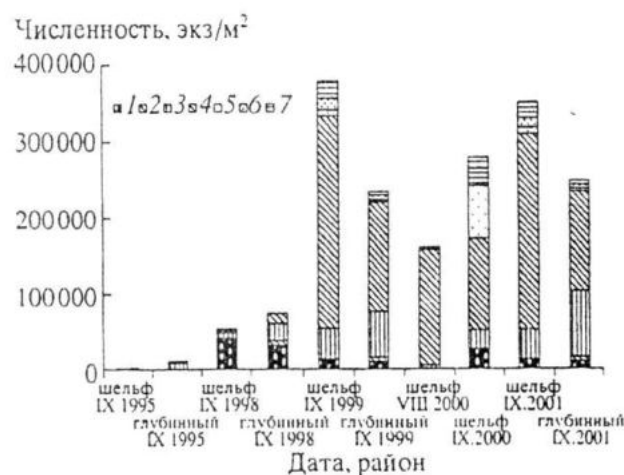


Рисунок 8 – Изменение численности зоопланктона в августе-сентябре 1995-2000 гг. в северо-восточной части Чёрного моря: 1 – *Noctiluca scintillans*, 2 – *Calanus euxinus*, 3 – другие Copepoda, 4 – Cladocera, 5 – меропланктон, 6 – *Sagitta setosa*, 7 – прочие [35]

Биомасса зоопланктона составила 11 г/м^2 в глубоководных районах моря и около 13 г/м^2 – в шельфовой зоне. При этом биомасса *Calanus euxinus* и *Pseudocalanus elongatus* практически не изменились, в то время как биомасса Copepoda, обитающих в приповерхностном слое, возросла более чем втрое и достигла 1.2 г/м^2 . Наиболее обильны были *Acartia clausi*, *Centropages ponticus* и *Paracalanus parvus*. Встречено большое количество науплиусов и ранних копепоидных стадий (I-IV) *A. clausi* и *C. ponticus*, что свидетельствует об их размножении в этот период. Многократно возросла чис-

ленность *Sagitta setosa*, достигнув 6–15 тыс. экз./м². Но больше других увеличилась численность представителей Cladocera, главным образом, за счет многократного возрастания численности *Penilia avirostris*. Численность *Noctiluca scintillans*, напротив, значительно сократилась.

В марте-апреле 2000 г. на фоне почти полного отсутствия мнемииопсиса отмечено значительное увеличение численности и биомассы зоопланктона по сравнению с предшествующими годами (рис. 9).

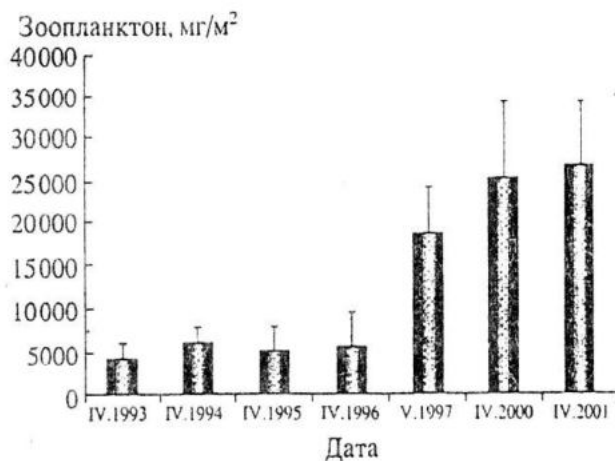


Рисунок 9 – Изменение биомассы зоопланктона в северо-восточной части Чёрного моря весной [35]

В 2001 г. весной биомасса зоопланктона была даже выше, чем весной 2000 г. (рис. 9). В сентябре биомасса зоопланктона была высокой, но ниже, чем в аналогичный период 1999 г. (рис. 8), наблюдалось увеличение приповерхностных видов Copepoda и Cladocera, отмечалось значительное развитие, ранее почти исчезнувших, *Paracalanus parvus* и *Centropages ponticus*. Берое появился рано, но мнемииопсис успел достичь высокой численности и нанести ущерб зоопланктону.

Таким образом, с появлением хищного гребневика *B. ovata*, потребляющего мнемииопсиса и резко сократившего его популяцию, процесс восстановления экосистемы значительно ускорился.

Состояние ихтиопланктона. Во второй половине августа 1999 г. ихтиопланктон был представлен 24 видами икринок и личинок летне-нерестующих видов рыб. Больше всего встречались икринки хамсы - *Engraulis encrasicolus ponticus* – 323 икр./м², следующими по численности были икринки ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus* 11,1 икр./м², затем – кефали остро-

носа *Mugil saliens* и карася *Diplodus annularis-n* 1,2 икр./м². Такой численности икринок хамсы и ставриды и такого количества видов ихтиопланктона в северо-восточной части моря не наблюдалось с 1988 г., после вселения мнемииопсиса.

В марте и апреле 2000-2001 гг. отмечено увеличение икринок и личинок зимне-нерестующих рыб. В марте 2001 г., судя по обилию икринок, происходил интенсивный нерест шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (72 икр./м²) и мерланга *Merlangus merlangus euxinus*. (70 икр./м²). Численность их икринок была значительно выше, чем в 90-е годы, после вспышки развития популяции мнемииопсиса. В конце марта 2001 г. численность икринок этих видов достигла 96 икр./м² у шпрота и 82 икр./м² – у мерланга [35].

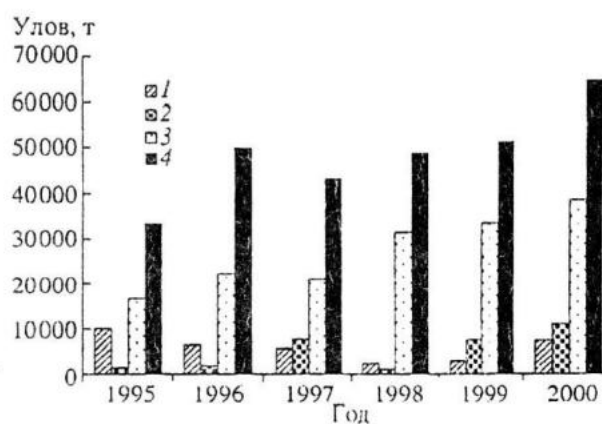


Рисунок 10 – Уловы России, Украины и Грузии. 1 – Азовская хамса *Engraulis encrasicolus taeticus*; 2 – Черноморская хамса *Engraulis encrasicolus ponticus*; 3 – шпрот *Sprattus sprattus phalericus*; 4 – общий улов [35]

Состояние ихтиофауны. В августе 1999 г. 96–98% траловых сборов составлял крупный шпрот, 3.0–3.5% – мерланг, 0.03% – барабуля *Mitllus barbatus ponticus*, остальные виды были представлены единичными экземплярами – калкан *Psetta maxima maeotica*, морская лисица *Raja clavata*, черноморская акула *Squalus acanthias*. В 2000 г. шпрот также составлял 97–98% траловых сборов. Мерланг составлял 2–3% улова, барабуля – 0.1% улова и черноморская хамса *Engraulis encrasicolus ponticus* – 0.01%. Численность барабули была выше, чем в 1999 г., а черноморская хамса была впервые встречена в наших траловых сборах за последние пять лет [35], [38]. Основу траловых сборов летом всегда составляли шпрот и мерланг; хамса летом не образует промы-

словых скоплениях, но она всегда присутствовала в качестве прилова до появления мнемипсиса, также как черноморская ставрида и барабуля. Однако после 1990 г. хамса и ставрида полностью исчезли из летних уловов в северо-восточной части Черного моря и появились только в 2000 г. Наиболее заметное увеличение наблюдается в показателях общего улова, что связано с увеличением числа представленных в уловах видов (рис. 10).

Выводы: В настоящее время антропогенное вселение животных и растений в различные районы Мирового океана и, особенно, во внутренние моря, становится одной из важнейших проблем сохранения состояния их экосистем. Так, вселение гребневика *M. leidy* изменило направленность потока энергии в планктонном сообществе Черного моря. Вместо трофической цепи «зоопланктон – рыбы – планктофаги» поток энергии направился по другой цепи: «зоопланктон – мнемипсис». При этом трофическая цепь, ведущая к рыбам, оказалась сильно редуцированной, что привело к значительному хозяйственному ущербу [39]. Необходимо принимать во внимание и естественные флюктуации численности зоопланктона, чередование урожайных и неурожайных поколений рыб. Но количество зоопланктона, ихтиопланктона, запасы и уловы рыб снизились до небывало низких значений, особенно, в годы, когда мнемипсис был наиболее обилен.

С появлением в черноморской экосистеме другого вселенца – гребневика *Beroe ovata*, сформировалось ранее отсутствовавшее трофическое звено – хищник, потребляющий мнемипсиса и способный в значительной степени снижать размеры популяции мнемипсиса. В результате кормовой зоопланктон, ихтиопланктон и, как следствие, пищевые рационы рыб и их запасы начали восстанавливаться [35].

Результаты исследований 1999-2001 гг. показали, что *B. ovata* акклиматизировался и занял свою нишу в экосистеме Черного моря. Таким образом, в течение 15 лет черноморская экосистема полностью изменилась в результате самопроизвольного вселения двух низкоорганизованных, но хорошо приспособленных желетелых животных – гребневиков *Mnemiopsis leidy* и *Beroe ovata*. В результате вселения мнемипсиса экосистема в значительной степени деградировала: от низших трофических уровней

до высших – рыб и дельфинов; в результате вселения берое 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 человека. Без биологического мониторинга невозможно определить, из какого порта «вселенец» прибыл с балластной водой, обозначить наиболее уязвимые точки Черного моря, свести негативные процессы к минимуму. Экологическое равновесие постоянно подвергается серьезным воздействиям, причем исторический опыт показывает, что эти воздействия до сих пор имели крайне негативные последствия. Ситуация осложняется еще и тем обстоятельством, что под прессом постоянно усиливающейся антропогенной нагрузки морская среда постепенно теряет устойчивость и необходимы дополнительные усилия для сохранения экосистемы Черного моря хотя бы в том состоянии, в котором она пребывала до настоящего времени.

ЛИТЕРАТУРА

1. Yu. Zaitsev and V. Mamaev Marine Biological Diversity in the Black Sea. A Study of Change and Decline. – New York: United Nations Publications, 1997. – 208 p.
2. 1-ая Конференция стран Черного моря по контролю и управлению водяным балластом, Одесса, Украина 10–12 октября 2001, отчет о конференции. Серия монографий Одесского демонстрационного центра программы Глобалласт. Выпуск №1.
3. Т.С. Расс. Океанология. 1992. Т 32. №2. – С. 293–302.
4. Гребневик *Mnemiopsis leidy* (A. AGASSIZ) в Азовском и Черном морях: биология и последствия вселения / под редакцией С.П. Воловика. Ростов-на-Дону, 2000. – 497 с.
5. Н.В. Шадрин. Дальние вселенцы в Черном и Азовском морях: экологические взрывы, их причины, последствия, прогноз. Экология моря, 2000. Вып. 51. – С. 72–77.
6. М.В. Переладов. Некоторые наблюдения за изменением биоценозов Судакского залива Черного моря. Тез. III Всесоюз. конф. по морской биологии. Ч.1. Севасто-

- поль. – Киев: Наукова думка, 1988. – С. 237–238.
7. М.Е. Виноградов, Э.А. Шушкина. Нашествие чужеземца. Природа, 1993. – № 9. – С. 3–10.
 8. Н.Я. Липская, Н.К. Лучинская. Биология гребневика мнемипсиса. Рыбное хозяйство, 1990. № 9. – С. 36–38.
 9. В.Е. Заика, Н.К. Ревков. Анатомия гонад и режим размножения гребневика *Mnemiopsis sp.* в Черном море. Зоол. журн., 1994. Т. 73. Вып. 3. – С. 5–9.
 10. Ю.П. Зайцев, Л.В. Воробьева, Б.Г. Александров. Новый вид *Stenophora* в Черном море. – Москва, ВИНТИ, 1988. – N 5846, В 88. – С. 1–5.
 11. Л. И. Серавин. Ревизия видового состава гребневиков рода *Mnemiopsis* (отряд Lobata). 2. Видовая принадлежность черноморского мнемипсиса и видовой состав рода *Mnemiopsis*. Зоол. журн., 1994. – Т. 73, № 1. – С. 19–33.
 12. М.Е. Виноградов, Э.А. Шушкина. Массовое развитие гребневика мнемипсиса как проявление антропогенного воздействия на экосистему моря. Практическая экология морских регионов. Черное море. – Киев: Наук. думка, 1990. – С. 94–106.
 13. Э.А. Шушкина, М.Е. Виноградов. Изменения планктонного сообщества открытых районов Черного моря и воздействие на него гребневика мнемипсиса (1978 – 1989 гг.). Изменчивость экосистемы Черного моря (естественные и антропогенные факторы). – М.: Наука, 1991. – 350 с.
 14. В.И. Малышев, А.Г. Архипов. Гребневик *Mnemiopsis leidy* в западной части Черного моря. Гидробиол. журн., 1992. – 28, № 1. – С. 34–38.
 15. А.В. Ковалев, В.Е. Заика, Н.А. Островская, Н.Г. Сергеева, В.В. Мельников, И.Ю. Тамойкин, Н.И. Иванова, Светличный. *Mnemiopsis mccradyi* Mayer, 1900 – Новый обитатель. Гидробиол. журн., 1994. – Т.30, № 3. – С. 104–107.
 16. M.R. Reeve, M. A. Walter and T. Ikeda. Laboratory studies of ingestion and food utilization in lobate and tentaculate *Ctenophores*. – Limnol. Oceanogr., – vol. 23, No. 4, 1978. – P. 740–741.
 17. P. Kremer. Production by the ctenophore *Mnemiopsis leidy* in Narragansett Bay, Rhode Island. Estuaries, – 1979. V. 2, № 2. – P. 97–105.
 18. M. R. Reeve, M. A. Sims and P. M. Kremer. Growth dynamics of a ctenophore (*Mnemiopsis*) in relation to variable food supply. I. Carbon biomass, feeding, egg production, growth and assimilation efficiency. *J. Plankton Res.*, – 1989. – 11. – P. 535–552.
 19. Г.А. Финенко, Г.И. Аболмасова, З.А. Романова. Питание, потребление кислорода и рост гребневика *Mnemiopsis mccradyi* в зависимости от концентрации пищи. Биология моря, 1995. Т.21, № 5. – С. 315–320.
 20. Р.Г. Сергеева, В.Е. Заика, Т.В. Михайлова. Питание гребневика *Mnemiopsis mccradyi* в условиях Черного моря. Экология моря, 1990. Вып. 35. – С. 18–22.
 21. E. Mutlu. 1999. Distribution and abundance of ctenophores, and their zooplankton food in the Black Sea. II. *Mnemiopsis leidy*. Mar Biol. – 1995, 135: P. 603–613.
 22. Е.А. Цихон-Луканина, О.Г. Резниченко, Т.А. Лукашева. Уровень потребления личинок рыб гребневиком мнемипсисом в прибрежье Черного моря. Океанология. – 1993. – Т. 33, № 6. – С. 895–899.
 23. В.Е. Заика, Н.Г. Сергеева. Морфология и развитие гребневика – вселенца *Mnemiopsis mccradyi* (*Stenophora*, Lobata) в условиях Черного моря. Зоол. журн. – Т. 69. Вып. 2. – С. 5–11.
 24. З.А. Романова, Г.И. Аболмасова, Г.А. Финенко. Стратегия размножения *Mnemiopsis leidy* в прибрежных водах Черного моря. Тернопільський національний педагогічний університет імені В. Гнатюка. Наукові записки. Серія: біологія, 4 (27), 2005. – С. 197–198.
 25. Э.А. Шушкина, Г.Г. Николаева, Т.А. Лукашева. Изменение структуры планктонного сообщества Черного моря при массовом развитии гребневика *Mnemiopsis leidy* (AGASSIZ). Журн. общ. Биологии, – 1990. – Т. 51, № 1. – С. 54–60.
 26. М.Е. Виноградов, Э.А. Шушкина. Массовое развитие гребневика мнемипсиса как проявление антропогенного воздействия на экосистему моря. Практическая экология морских регионов. Черное море. – Киев: Наук. думка, 1990. – С. 94–106.
 27. М.Е. Виноградов, В.В. Сапожников, Э.А. Шушкина. Экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1992. – 112 с.
 28. М.Е. Виноградов, Э.А. Шушкина, Г.Г. Николаева. Состояние зооцено откры-

тых районов Черного моря в конце лета 1992 г. Океанология. – 1993. – Т. 33, № 3. – С. 382–387.

29. Г.А. Финенко, З.А. Романова. Популяционная динамика и энергетика гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Севастопольской бухте. Океанология. – 2000. – Т. 40, № 5. – С. 720–728.

30. A. Konsulov, L. Kamburska. Ecological determination of the new *Stenophora* – *Beroe ovata* invasion in the Black sea. Tr. Inst. Oceanology BAN, Varna. – 1998. – Vol. 2. – P. 195–197.

31. Н.Е. Луппова. *Beroe ovata* Mayer, 1912 (Stenophora, Atentaculata, Beroida) в прибрежных водах северо-восточной части Черного моря. Экология моря. – 2002. – Вып. 59. – С. 23–25.

32. Г.А. Финенко, З.А. Романова, Г.И. Аболмасова. Новый вселенец в Черное море – гребневик *Beroe ovata* Brunguier. Экология моря, 2000. – Вып. 50. – С. 21–25.

33. Л.Н. Серавин, Т.А. Шиганова, Н.Е. Луппова. История изучения гребневика *Beroe ovata* (Stenophora, Atentaculata, Beroida) и некоторые особенности строения его черноморского представителя. Зоол. Журн. – 2002. – 81, № 10. – С. 1193–1201.

34. М.Е. Виноградов, Э.А. Шушкина, Л.Л. Анохина, С.В. Востоков, Н.В. Кучерук, Т.А. Лукашева. Массовое развитие гребневика *Beroe ovata* Eschscholts у северо-восточного побережья Черного моря. Океанология, 2000. – 40, 1. – С. 52–55.

35. Т.А. Шиганова, Э.И. Мусаева, Ю.В. Булгакова, З.А. Мирзоян, М.Л. Мартынюк. Гребневика вселенцы *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) *Beroe ovata* Mayer 1912 и их воздействие на пелагическую экосистему северо-восточной части Черного моря. Изв. РАН. Сер. биол., 2003, № 2. – С. 225–235.

36. A. E. Kideys, Z. A. Romanova. Distribution of gelatinous macrozooplankton in the southern Black Sea during 1996–1999. *Marine Biology*, 2001. – 139. – P. 535–547.

37. G.A. Finenko, Z. A. Romanova, G.I. Abolmasova, B.E. Anninsky, L.S. Svetlichny, E.S. Hubareva, L. Bat, A.E. Kideys. Population dynamics, ingestion, growth and reproduction rates of the invader *Beroe ovata* and its impact on plankton community in Sevastopol Bay, the Black Sea. *J. Plankton Res.*, 2003. – 25, 5. – P. 539–549.

38. А. Д. Гордина, Т.Н. Климова. Динамика видового состава и численности ихтиопланктона в прибрежных и открытых водах Черного моря. Современное состояние ихтиофауны Черного моря. – Севастополь, 1996. – С. 74–94.

39. Г.А. Финенко, З.А. Романова, Г.И. Аболмасова, Б.Е. Аннинский, Т.В. Павловская, Л. Бат, А. Кидейс. Гребневика – вселенцы и их роль в трофодинамике планктонного сообщества в прибрежных районах крымского побережья Черного моря (Севастопольская бухта). Океанология, 2006. – 46, № 4. – С. 1–11.

40. Е.М. Кочина. Массовое появление гребневика *Beroe ovata* (Stenophora, Beroida) в прибрежных водах Каламитского залива Чёрного моря. Вестник зоологии. 1999. 33(6), 26.

41. Л. Н. Серавин. Краткая история изучения представителей рода *Beroe* и таксономические признаки *B. cucumis* (Stenophora, Atentaculata, Beroida). Зоол. Журн. – 1995. – 74, № 12. – С. 3–9.

42. III научно-практический семинар по проблеме управления водяным балластом судов (для специалистов судоходной отрасли), г. Одесса, 25 июня 2003 г.

43. Отчёт о проведении международного семинара стран Чёрного и Каспийского морей по вопросам управления судовыми балластными водами и контроля их качества. 1999. борт т/х «Георгий Ушаков».

44. В.С. Хорошилов. Сезонная динамика черноморской популяции гребневика *Mnemiopsis leidyi*. Океанология, 1993. Т. 33. №4. С. 558–561.

45. www.globallast.od.ua

46. Е.В. Павлова, Н.И. Минкина. Дыхание черноморского гребневика-вселенца (Stenophora, Lobata, Mnemiopsis). Общая биология. Доклады академии наук. 1993. Т.333. №5. – С. 682–683.

47. М.Е. Виноградов, Г.М. Виноградов, Л.П. Лебедева, Т.А. Лукашева, Д.Н. Засько. Состояние популяций гребневиков северо-восточной части Чёрного моря в 2005 г. Океанология. 2006. Т. 46. №3. – С. 406–414.