

А. М. Камакин, В. Ф. Зайцев, Д. Н. Катунин

**ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ
МАТЕМАТИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИИ
ГРЕБНЕВИКА *MNEMIOPSIS LEIDYI*
В КАСПИЙСКОМ МОРЕ**

Гребневик *Mnemiopsis leidyi* был обнаружен в Каспийском море в 1999 г. и сразу же проявил себя как вселенец с агрессивной видовой *r*-стратегией, который, попадая в условия нового водоема (неограниченные пищевые ресурсы; отсутствие хищников, паразитов и болезней и т. п.), очень быстро наращивает свою численность и биомассу. При низкой концентрации кормовых организмов запускается адаптационный физиологический механизм переключения соматического роста на генеративный. Такой механизм перераспределения продукции внутри популяции позволяет наиболее эффективно использовать ограниченный пищевой ресурс. Построение имитационной модели пространственно-временного распределения популяции *Mnemiopsis leidyi*, в основе которой лежит кибернетический подход, невозможно без учета сезонной и межгодовой трофодинамики для всей акватории Каспийского моря. Инвазия *Mnemiopsis leidyi* привела к необратимым серьезным изменениям на всех уровнях – от отдельных популяций до экосистемы всего моря. Именно поэтому моделирование инвазий является перспективным и актуальным направлением изучения экосистем Каспийского моря, имеющим большой практический и теоретический интерес. Описан один из первых опытов исследований по моделированию пространственно-временной динамики расселения каспийской популяции *Mnemiopsis leidyi* из районов зимовки по акватории моря. Предложена схема имитационной модели популяции *Mnemiopsis leidyi* и процесса его пассивной миграции после зимовки с использованием детализированных подмоделей – подмодели трофодинамики и подмодели водообмена. Модель позволяет определять: темпы и сроки весенне-летнего распространения *Mnemiopsis leidyi*; последовательность заселения районов моря; степень влияния на развитие кормовой базы; степень влияния на численность популяций промысловых, на промысловые запасы видов рыб Каспийского моря. Кроме этого, результаты моделирования могут быть использованы для прогнозирования и создания новых моделей инвазий вселенцев в другие водоемы.

Ключевые слова: вселенец, гидробионты, гребневик, зоопланктон, инвазия, кормовая база, модель, трофика, факторы среды, экосистема.

Введение

Биологическое загрязнение является одной из серьезных мировых экологических проблем, т. к. в настоящее время балластные воды морских судов – наиболее часто встречающийся способ инвазии водных вселенцев [1]. С точки зрения биологического загрязнения моделирование инвазий – перспективное и актуальное направление морской экологии, имеющее для экологов большой практический и теоретический интерес. Существует острая необходимость в разработке имитационной модели всей экосистемы Каспийского моря. Для такой сложной задачи предусматривается поэтапное решение. Моделирование такой крупной структурной единицы, как морская экосистема должно базироваться на более мелких моделях, таких как подмодели окружающей среды и подмодели популяций основных гидробионтов Каспийского моря, в том числе – популяции гребневика *Mnemiopsis leidyi* (рис. 1, 2). Гребневик был обнаружен в Каспийском море в 1999 г. [2] и сразу же зарекомендовал себя как вселенец с агрессивной видовой *r*-стратегией [3]. Ранее представители данного типа гидробионтов (тип *Stenophora*) в Каспийском море не встречались [4]. Появление гребневика привело к необратимым серьезным изменениям на всех уровнях – от отдельных популяций до экосистемы всего моря.



Рис. 1. Внешний вид вселенца в Каспийское море – гребневика *Mnemiopsis leidyi* (фото В. Б. Ушивцева, А. М. Камакина)

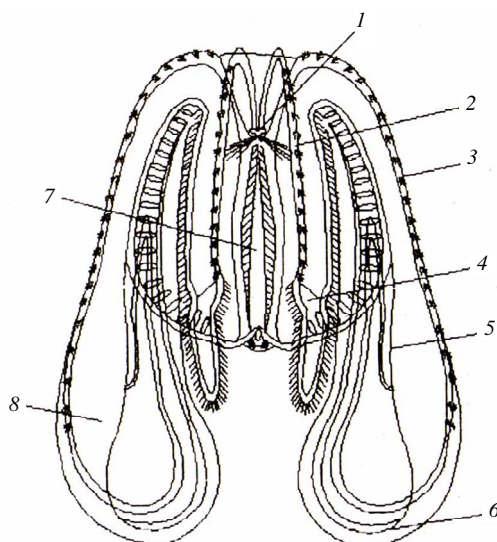


Рис. 2. Внутреннее строение *Mnemiopsis leidyi*: 1 – аборальный орган; 2 и 3 – гребные пластинки; 4 – аурикулус; 5–7 – каналы; 8 – боковая лопасть (рис. Т. А. Шигановой)

Видовые особенности выживания *Mnemiopsis leidyi*

Чем же определена агрессивность вида *Mnemiopsis leidyi*? Во-первых, гребневика являются гермафродитами, т. е. для создания новой популяции достаточно одной особи, а не двух. Во-вторых, это вид с простым жизненным циклом – без метаморфоз [5], т. е. простой короткоциличный вид, с необычайно высокой плодовитостью – до 10 000 яиц/сут, что позволяет ему лавинообразно, в геометрической прогрессии, наращивать свою численность.

На первом этапе моделирования необходимо знать энергетические затраты на продуцирование яиц и среднюю плодовитость каждой размерной группы популяции или хотя бы среднепопуляционную в каждом временном шаге модели. Это учитывается в приведенных ниже формулах (8)–(11). Необходимо отметить, что особенностью данного вида является *педогенез* – размножение организма на стадии личинки (когда личинка размножается, доля половозрелой части популяции в модели соответственно увеличивается). У личинок «родительского» поколения с дальнейшим ростом тела гонады рассасываются, но через несколько недель, уже у взрослого гребневика, они вновь формируются, и он опять готов к репродукции [6].

Мнемиопсис является активным хищником, захватывает добычу с помощью лопастей (рис. 2), покрытых клейкой слизью. Естественно, площадь лопастей у групп старшего возраста больше и в течение жизни при дальнейшем росте организма происходит ее увеличение, за счет чего процесс питания протекает эффективнее и интенсивнее. Соответственно, это биологическое свойство в моделировании также необходимо учитывать в функции «Зависимость линейных размеров гребневика и интенсивность потребления зоопланктона».

В отличие от медуз *Mnemiopsis leidyi* является макрофагом, т. е. способен поедать относительно крупную добычу – длиной до 1 см и более [7]. Например, у особи каспийской популяции в желудках попадались личинки макрозообентоса, икра и личинки рыб (рис. 3, 4). Таким образом, с увеличением размеров организма хищника размерный состав пищи также меняется, т. е. вероятность поедания крупной добычи увеличивается.



Рис. 3. Головная часть личинки анчоусовидной кильки (*Clupeonella engrauliformes*, Borodin) (фото А. М. Камакина)



Рис. 4. Внешний вид пелагической икры каспийских килек (р. *Clupeonella*) (фото А. М. Камакина)

Благодаря вышеперечисленным эколого-биологическим свойствам вида популяция мнемиопсиса в нативном ареале (залив Наррагансетт, штат Род-Айленд, США) в течение 1–2 месяцев может увеличивать свою численность примерно в 100 000 раз (на 5 порядков) [8–11].

С началом массового развития в 2003 г. *Mnemiopsis leidyi* в Каспийском море наблюдалось резкое снижение уловов его пищевых конкурентов. В наибольшей степени это отразилось на запасах анчоусовидной кильки (*Clupeonella engrauliformes*, Borodin), т. к. данный вид каспийских килек (р. *Clupeonella*) имеет наиболее сходный спектр питания [12, 13]. Из этого следует, что ретроспективное поэтапное моделирование, т. е., в нашем случае, с момента инвазии *Mnemiopsis leidyi* и до настоящего времени, является одним из направлений современных научных исследований в экологии по выяснению последствий антропогенного влияния биологического загрязнения на промысловые запасы гидробионтов.

Для наиболее полного изучения процесса инвазии гребневика необходимо создать пространственно-временную имитационную модель экосистемы всего Каспийского моря. Однако столь сложную модель можно воплотить только через детализацию и включение в нее подмодели отдельных более мелких геоморфологических элементов (Северный, Средний и Южный Каспий) [14] и экосистемных структурных элементов (популяция, субпопуляции, виды, сообщества и т. п.).

В исследованиях на Каспии, как и в аналогичных исследованиях Азово-Черноморского бассейна [15], на первом этапе создания модели возможно применение агрегированной 2-компарментальной модели экосистемы, в частности Северного Каспия. При моделировании кормовой базы популяции *Mnemiopsis leidyi* в динамике в качестве исходных берутся результаты агрегированной модели [16], а также натурные и экспертные оценки распределения трофности всей акватории ареала гребневика с районированием моря на сегменты (рис. 5) [14].

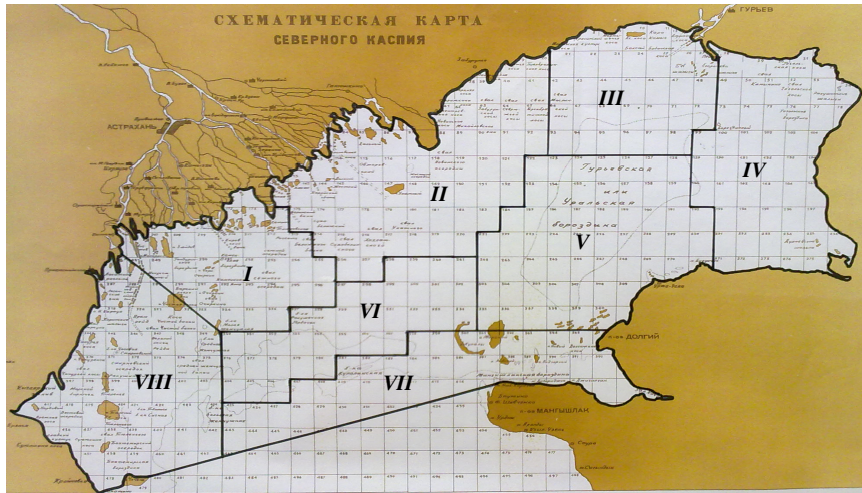


Рис. 5. Районирование акватории Северного Каспия на отдельные районы-сегменты

Основные принципы моделирования экосистемы Каспия

Трофическая модель динамики популяции *Mnemiopsis leidyi* является частным случаем трофодинамики всей экосистемы пелагиали Каспийского моря, она базируется на знании структуры и связей пищевых цепей, представленных в виде совокупности основных элементов, между которыми осуществляется обмен веществом и энергией в соответствии с их направлением и объемом [15]:

$$dx/dt = (P - P')e + u - v, \quad (1)$$

где $x = (x_1, x_2, \dots, x_n)$ – вектор состояния, исходными данными являются значения биомассы основных элементов экосистемы на единицу площади акватории в основных районах-сегментах моря;

$P = (P_{ij})$ – матрица прямых энергетических потоков (от j -го элемента экосистемы к i -му); u , v – векторы входящих и исходящих положительных экзогенных потоков (нерест, естественная и промысловая смертность, миграция и т. п.).

Матричное представление формулы (1) основано на допущении аддитивности энергетических потоков. При этом все компоненты удобнее выразить в единицах эквивалента энергии органического вещества ($1 \text{ г } C_{\text{орг}} = 10 \text{ ккал}$) [15].

Так как рассматриваемая система характеризуется диссипацией энергии на всех уровнях экосистемы, то используется неявная схема [15], в которой частные потоки энергии выражаются формулой

$$P_{ij} = g_{ij} \cdot x_j, \quad (2)$$

где g_{ij} – скорость трансформации j -го элемента в i -й.

Далее, применяя неявную схему Эйлера для интегрирования формулы (1) с шагом τ , получаем устойчивый алгоритм, который выступает в качестве самостоятельной дискретной динамической подмодели [16, 17]:

$$x^{t+\tau} = B(x^t + P + U); \quad (3a)$$

$$P = A(x^t + P + U); \quad (3b)$$

где $x^t = (x_1^t, x_2^t, \dots, x_n^t)^T$; $P = (P_1, P_2, \dots, P_n)^T$; $P_i = \sum_j P_{ij}$; $U = (U_1, U_2, \dots, U_n)^T$;

$$A = (a_{ij}); a_{ij} = \tau g_{ij} / (1 + \tau \sum_k g_{kj}); B = d_{iag}(b_j); b_j = 1 / (1 + \tau \sum_k g_{kj}),$$

где T – символ транспонирования.

Этот шаг построения модели заключается в параметризации скоростей g_{ij} , характеризующих основные эколого-биологические процессы в системе (выедание, отмирание, метаболизм и т. п.). При рассмотрении пространственной неоднородности необходимо также учитывать при водообмене между районами моря физический перенос гидробионтов (активную и пассивную миграцию).

Наряду с гладкими функциональными зависимостями типа Холлинга, Контуа и т. д., трофические функции (скорость питания и роста) отражают один из основополагающих принципов экологии – принцип минимума Либиха. В соответствии с ним скорость питания аппроксимируется выражением [15, 18]:

$$\mu(\xi, \delta) = \min(1, \xi, \delta), \quad (4)$$

где $\xi = y/y^*$, $\delta = \gamma/\gamma^*$, $y = \sum_{j \in \omega_j} x_j$, – приведенная концентрация пищи (с учётом весовых коэффициентов предпочтения ω_j); $\gamma = y/x$ – обеспеченность пищей; x^* , y^* – «пороговые» концентрации хищника и жертвы соответственно; $\gamma^* = y^*/x^*$. Использование негладкой функции (4) и безразмерного показателя μ как индикатора условий питания позволяет дифференцировать трофическое пространство, что облегчает идентификацию и анализ модели [15]. При лимитирующей концентрации пищи ξ минимум достигается на 2-м члене, при низкой обеспеченности δ – на 3-м.

Соответственно, при ухудшении трофических условий рацион гидробионтов в среднем уменьшается, а при ограничении линейным приближением в окрестности порога насыщения $\mu = 1$ получается формула [15, 18]:

$$C = M [1 - \alpha (1 - \mu)] x, \quad (5)$$

где M – максимальная скорость питания; $0 < \alpha < 1$ – коэффициент чувствительности рациона к изменению условий питания. Так как темп весового роста отдельных особей не может сильно отклоняться от некоторого условно среднестандартного, то коэффициент α лежит в пределах $0 < \alpha \leq 0,2$.

При дефиците пищи снижается темп роста и, соответственно, растёт популяционная смертность. Такую добавочную смертность D можно описать линеаризованной зависимостью [15] в окрестности $\mu = 1$:

$$D = M \beta (1 - \mu) cx, \quad (6)$$

где β – коэффициент чувствительности популяционной смертности к дефициту пищи.

С учетом уравнений (4)–(6) можно ввести модифицированную трофическую функцию (зависимость наиболее эффективного удельного рациона от оптимальных трофических условий нагула):

$$f(\mu) = (C - D)/x = M_{\min} \{0, 1 - (\alpha + \beta) (1 - \mu)\}. \quad (7)$$

Если $\alpha + \beta > 1$, то $f(\mu)$ приобретает S-образный вид вследствие образования «трофического» порога [15, 18].

Имитационная модель каспийской популяции *Mnemiopsis leidyi*

Mnemiopsis leidyi является типичным зоопланктофагом, и, соответственно, его можно отнести по ряду параметров к группе видов с агрессивной стратегией развития (*r-стратегией*) [3].

Такой вид, попадая в благоприятные условия нового водоема (неограниченные пищевые ресурсы, отсутствие хищников, паразитов и болезней и т. п.) не только выживает, но и очень быстро наращивает численность и биомассу популяции [19].

Данный вид-вселенец обладает специализированным адаптационным механизмом, позволяющим ему выживать в неблагоприятных условиях нового водоема. Например, при низкой концентрации кормовых организмов запускается адаптационный физиологический механизм переключения соматического роста на генеративный. Кроме этого, у рыб разных возрастов существуют различия в рационе питания. Самые младшие по возрасту группы этого вида гребневика питаются микропланктоном: простейшими, фитопланктоном, науплиальными стадиями веслоногих рачков (отр. *Sorepoda*), встречающимися в достаточном количестве. Кроме вышеперечисленного, повышению выживаемости способствует увеличение численности популяции за счет педогенеза [1, 5, 20–22]. Данный эколого-биологический популяционный процесс можно описать с помощью следующей математической подмодели [15]:

$$dx_1/dt = (1 + s) P_g - \varepsilon_1 x_1 - dx_1; \quad (8)$$

$$dx_2/dt = P - P_g - \varepsilon_2 x_2 + dx_1; \quad (9)$$

$$dy/dt = r K(t) y / \{K(t) + [(r/\varepsilon_k) - 1] y\} - \varepsilon y - C; \quad (10)$$

$$P_g = \rho(y) P, \quad (11)$$

где x_1 – биомасса неполовозрелой части популяции; x_2 – биомасса половозрелых особей; y – приведенная биомасса кормовых (планктонных) организмов; C – выедание *Mnemiopsis leidyi* зоопланктона; ε_1 , ε_2 – скорость отмирания *Mnemiopsis leidyi*; ε_k – скорость отмирания зоопланктона; d – скорость перехода организмов *Mnemiopsis leidyi* в половозрелую группу; P и P_g – чистая и генеративная продукция *Mnemiopsis leidyi*; s – весовой прирост неполовозрелой части популяции; $\rho(y)$ – генеративная часть общей продукции, зависящая от концентрации зоопланктона; r – скорость-брутто воспроизводства биомассы зоопланктона; $K(t)$ – динамика биомассы зоопланктона при отсутствии *Mnemiopsis leidyi*.

При расчете продукции популяции *Mnemiopsis leidyi* в качестве трофической функции используется формула (7) [15], в итоге получаем следующую формулу:

$$P = k_1 k_2 f(\mu) x_2, \quad (12)$$

где k_1 , k_2 – коэффициенты эффективности процессов ассимиляции и роста, а выедание зоопланктона C , в свою очередь, задается формулой (5).

Учитывая тесную функциональную связь численности *Mnemiopsis leidyi* с факторами среды, можно предположить, что в формуле (7) $\alpha = 0$, $\beta = 1$.

С учетом педогенеза неполовозрелая стадия непродолжительна ($d \gg \varepsilon$), то $x_1 \ll x_2$. Если для упрощения модели принять, что $\varepsilon_1 = \varepsilon_2 = \varepsilon$, то, суммируя уравнения (8)–(9) и с учётом формул (11)–(12), в первом приближении получаем

$$dx/dt = M_{1\mu} [1 + s\rho(y)] x - \varepsilon x, \quad (13)$$

где $x = x_1 + x_2$ – биомасса всей популяции *Mnemiopsis leidyi*: $M_1 = M_{k_1 k_2}$.

Согласно вышеописанной гипотезе, получаем

$$d\rho(y) / dy < 0. \quad (14)$$

При снижении концентрации пищи вышеприведенные формулы описывают механизм активации процесса генеративного роста, что позволяет сохранить высокую скорость образования продукции [15].

В гипотезе медленного изменения концентрации $K(t)$ (квазистационарности), выступающей в данной модели в качестве экзогенной переменной, система уравнений (10) и (13) может быть описана методами качественной теории дифференциальных уравнений. Указанная система имеет 3 состояния равновесия, одно из которых тривиальное ($x = 0$; $y = K(t)$). Таким образом, условием вселения *Mnemiopsis leidyi* является неустойчивость тривиального равновесия [15].

Данное условие достигается, если в момент вселения имеется достаточное количество кормовых организмов $K(t)$. Критическую концентрацию корма можно найти из уравнения (15):

$$\min (1, K/y) [1 + sp (K)] = \varepsilon / M_1. \quad (15)$$

Необходимо указать, что в уравнении (14) единственное нетривиальное устойчивое равновесие сдвигается в сторону уменьшения концентрации y и роста биомассы x . Это свидетельствует о том, что внутривидовой механизм перераспределения продукции позволяет наиболее эффективно использовать пищевой ресурс, имеющийся на данный момент времени [15].

Пространственная подмодель каспийской популяции *Mnemiopsis leidy*

Представители типа *Stenophora* в поисках пищи практически не совершают продолжительных направленных перемещений, за исключением вертикальных [5]. На Каспии *Mnemiopsis leidy* совершает сезонные перемещения по акватории море за счет пассивного переноса течениями [23], поэтому, при разработке пространственно-временной модели популяции гребневика, миграцию можно рассматривать как пассивный элемент системы [15].

В основе пространственной модели пелагиали Каспийского моря необходимо положить кибернетический подход, как и для других бассейнов, например, Азово-Черноморского [15]. Акватория Северного Каспия поделена на 8 двухслойных районов-сегментов (рис. 5), водообмен между которыми осуществляется согласно определенной схеме [24, 25]. С точки зрения гидрологии толщина верхнего, динамически активного слоя моря равна 20–25 м. С точки зрения биологии вида минимальная нижняя граница вертикального распространения *Mnemiopsis leidy* в летний период ограничена термоклином, т. е. глубиной 20–30 м [23]. Зимой, при отсутствии термоклина, граница проникновения гребневика опускается до 100-метровой глубины [26]. Летом и осенью нижняя граница биотопа вида *Mnemiopsis leidy* достигает дна в мелководных районах юго-восточного шельфа Южного Каспия, северо-западного шельфа Среднего Каспия, а также почти всей акватории Северного Каспия.

В схеме описания циркуляции вод Каспийского моря имеется два антициклонических круговорота в Южнокаспийской и Дербентской котловинах, осуществляющих перенос водных масс в направлении против часовой стрелки вдоль береговой линии. Общеизвестно, что схема круговых течений неизменна в течение всего теплого времени года, а зимой, в присутствии вертикальной гомотермии, на восточном мелководье Южного Каспия образуется относительно теплое течение, идущее вдоль всего восточного побережья и достигающее в Северном Каспии границ льдообразования [24, 25].

На остальной акватории моря изменения касаются только интенсивности водообмена. Динамика вертикального водообмена тесно связана со сроками и пространственными особенностями сезонного формирования слоя термоклина. Согласно гидрологическим данным, подъем вод происходит в центрах круговоротов [24, 25]. Ветровые течения считаются стохастической компонентой, которая учитывается при определении водообмена между Средним и Северным Каспием, а также внутри мелководного Северного Каспия – между соседними квадратами-сегментами. На макроуровне водообмен отображает диффузионные процессы [14]. Масштаб процесса диффузии определяется размерами каждого из 8 районов-сегментов (рис. 5). Географический размер квадрата составляет 10"×10", на широте Каспийского моря в метрических единицах его стороны соответственно составили 10 и 7 морских миль или 18,52 и 13,00 км.

Настройку и верификацию подмодели водообмена в Северном Каспии можно проводить по среднепогодным показателям солёности [15]. Идентифицированная таким образом подмодель используется для моделирования процесса пассивного расселения *Mnemiopsis leidy* по акватории моря из районов зимовки.

Имитационное моделирование процесса распространения популяции *Mnemiopsis leidy* в Каспийском море

Для оценки экологических параметров популяции вида *Mnemiopsis leidy* (табл.) в качестве калибровочного используется коэффициент смертности [15, 27].

Выявление картины пространственно-временного распределения популяции *Mnemiopsis leidy* невозможно без учета сезонной и межгодовой трофодинамики. Проводится сравнитель-

ный анализ развития кормовой базы, соответствующей двум основным периодам – до инвазии гребневика *Mnemiopsis leidy* (1980–1999 гг.) [28, 29], и после (2000–2014 гг.) [30]. Например, в эксперименте без вселения *Mnemiopsis leidy* в Азово-Черноморском бассейне расчетные данные были получены с помощью компьютерной модели MT Base 1.1 [15]. За точку отсчета, т. е. год первого появления гребневика в Каспийском море, должен приниматься 1999 г. – год первого официального обнаружения этого вселенца [2]. По данным проф. С. П. Воловика [1], начальное (стартовое) значение биомассы должно задаваться величиной равной 50 кг сырого веса на 1 м³, что в основных районах ареала в расчёте на весь верхний слой соответствует концентрации 10⁻⁶ кал/м³ [27].

Основные эколого-биологические параметры вида популяции *Mnemiopsis leidy* в Черном и Каспийском морях [15, 28, 29]

Показатель	Черное море	Каспийское море	Единица измерения
Интервал оптимальности по температуре	14–25	16–28	°С
Интервал толерантности по температуре	5–30	6–32	°С
Интервал оптимальности по солёности	10–20	9,0–14,0	‰
Интервал толерантности по солёности	6–30	3,5–14,5	‰
Максимальная скорость потребления пищи	50	50	1/год
Коэффициент эффективности усвоения k_1	0,75	0,75	1/год
Коэффициент эффективности роста k_2	0,60	0,60	1/год
Минимальная смертность	4,2	4,7	1/год
Максимальная смертность	9,0	9,5	1/год

Гребневик *Mnemiopsis leidy* в Каспии попал, естественно, в новые для себя трофические условия [2]. Соответственно, параметр «пороговая» концентрация пищи» u , при которой начинается лимитирование при дальнейшем росте популяции, определяется эмпирически и рассматривается в качестве калибровочного [15]. Так, при больших значениях данного параметра (> 300 кал/м³) *Mnemiopsis leidy* поступал в Северный Каспий раньше, а при низких значениях (< 50 кал/м³) его вселение происходит позже, например в 2002 г. [26]. В итоге теоретически определено адекватное для модели значение этого параметра – 200 кал/м³ [15].

Многолетняя динамика. В зависимости от района моря максимальное значение численности *Mnemiopsis leidy* наблюдается в августе – сентябре: до 820 экз./м³ (рис. 6). В северной части Каспийского моря в октябре – ноябре начинает проследиваться снижение (в 10–20 раз) биомассы. В последние годы ежегодный максимум постоянно наблюдается в районе мелководий (северо-западная часть Среднего Каспия и юго-восточная – Южного Каспия [23]).

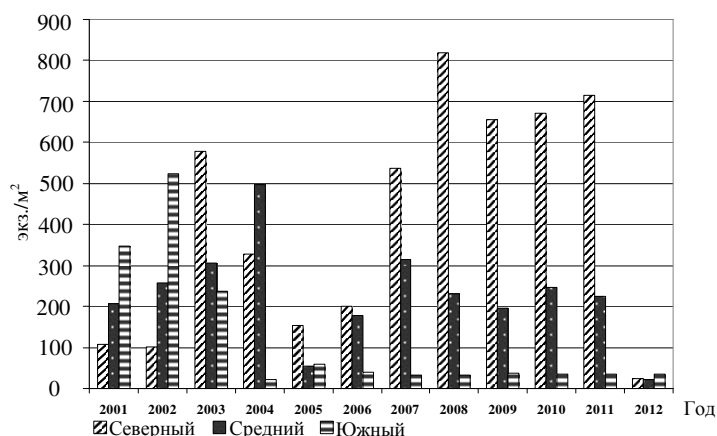


Рис. 6. Многолетняя динамика (2001–2012 гг.) *Mnemiopsis leidy*, август – сентябрь

Многолетняя динамика распределения *Mnemiopsis leidy* имеет следующие закономерности:
 – в первые годы после вселения (предположительно 1996–1998 гг.) развитие популяции *Mnemiopsis leidy* носит скрытый характер (латентная фаза), и в этот период она сосредоточена в наиболее благоприятной по условиям среды обитания южной части Каспийского моря;

- в Южном Каспии – в исходной области образования новой популяции *Mnemiopsis leidyi*; максимум численности наблюдался на 5–6 год после вселения, т. е. в 2002–2003 гг. (рис. 6);
- на 7–8 год отмечается снижение ее численности на порядок (в 15–16 раз) с последующей стабилизацией на этом уровне [23].

Сезонная динамика. Анализ карт-схем сезонного распределения *Mnemiopsis leidyi* по акватории моря (рис. 7) выявил область постоянного местоположения зимнего ареала – это открытая часть Южного Каспия [26].

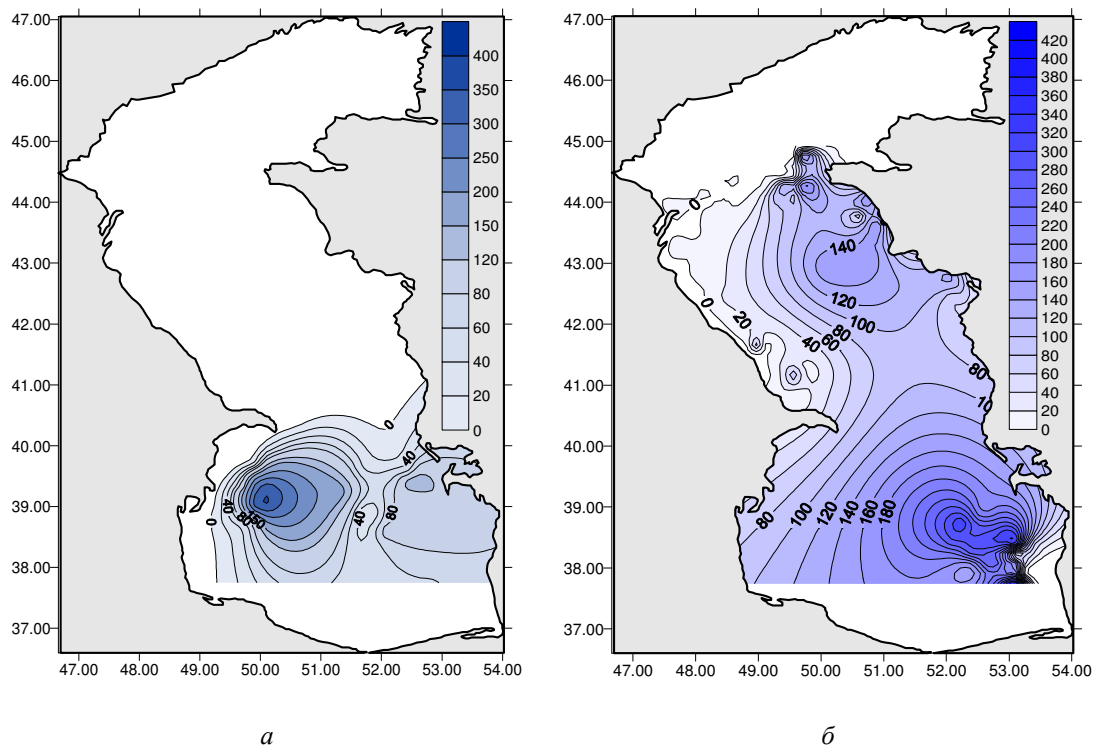


Рис. 7. Карта распределения численности *Mnemiopsis leidyi* каспийской популяции (слой 0–100 м) в аномальные зимы, экз./м³:
 а – холодная, 2002 г.; б – теплая, 2004 г.

Особенности летнего распределения (рис. 8) несколько иные – в южной части Каспийского моря субпопуляция *Mnemiopsis leidyi* образует 2 ядра. Первое ядро (биомассы) формируется на северо-западе Среднего Каспия. Оно формируется при высоких концентрациях зоопланктона и предопределено внутривидовым процессом соматическим роста. Второе (ядро численности) образуется на западе и юго-востоке Южного Каспия. Образование второго ядра является следствием лимитирования кормовой базы, сдерживающей увеличение биомассы хищника-зоопланктофага, но достаточной для поддержания высокого уровня прироста за счет численности. Соответственно, из этой области осуществляется пассивная миграция (за счет течений) в малозаселенные районы, например в восточные и северо-восточные Среднего Каспия [23].

В Южном Каспии зимнее распределение *Mnemiopsis leidyi* как хищника соответствует распределению его жертвы – *Larvae Lamellibranchiata*. Данное явление наблюдается только в холодный период года (с ноября по июнь), что является сезонной особенностью распределения популяции *Mnemiopsis leidyi* (рис. 9). Судя по картам, максимальные концентрации биомассы гребневика *Mnemiopsis leidyi* наблюдались в центральном глубоководном районе моря, а минимальные – в районе восточного мелководья у о-ва Огурчинский [12, 13].

Есть и другие особенности распределения мнемнопсиса, например пути весенних миграций идут не вдоль восточного побережья, где можно использовать циклоническое течение, а вдоль западного, т. е. за счет системы небольших противотечений, направленных против основной – волжской струи.

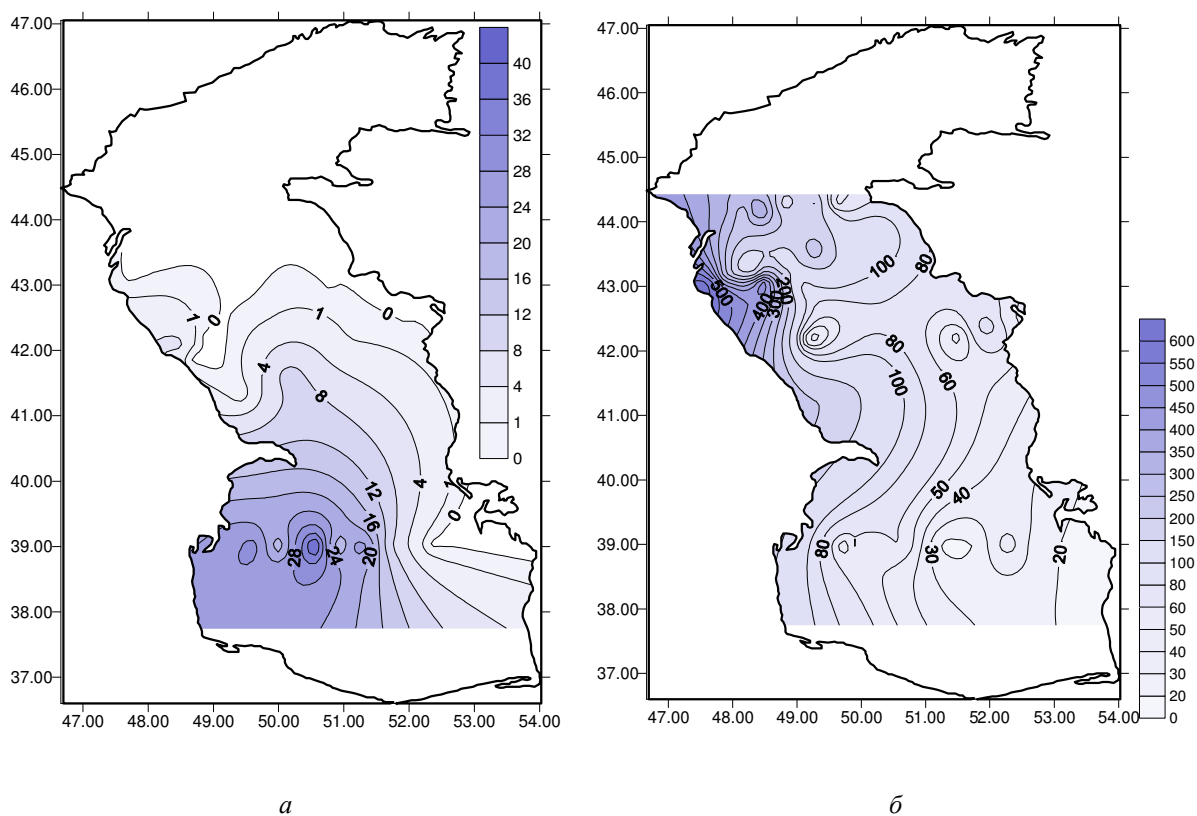


Рис. 8. Карта распределения численности каспийской популяции *Mnemiopsis leidy* (слой 0–50 м) в 2006 г., экз./м³: а – в июне; б – в августе

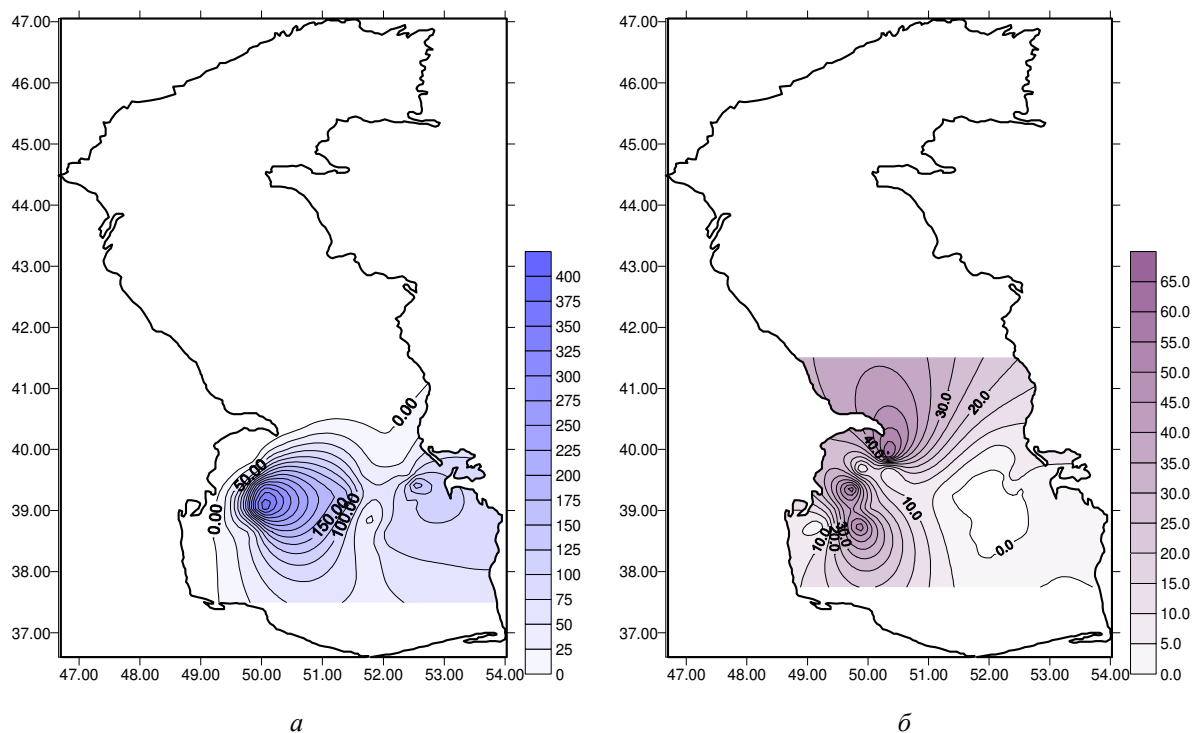


Рис. 9. Карта зимнего распределения биомассы в Каспийском море (слой 0–100 м) в январе 2002 г., г/м³: а – хищника (*Mnemiopsis leidy*); б – жертвы (*Larvae Lamellibranchiata*)

Многолетние данные показали, что в течение всего вегетационного сезона у западного побережья Среднего и Северного Каспия популяция *Mnemiopsis leidy* имеет более высокие значения концентрации, чем у восточного [23].

Заключение

Имитационная модель популяции *Mnemiopsis leidy* основана на закономерностях сезонной динамики процесса его весенних и осенних перемещений. В совокупности с использованием детализированной подмодели трофической динамики и подмодели водообмена эта модель позволит определять:

- темпы и сроки весенних и осенних миграций *Mnemiopsis leidy*;
- последовательность заселения районов моря;
- степень влияния на развитие кормовой базы;
- степень влияния на численность и промысловые запасы популяций рыб Каспийского моря.

Выделяются четыре основных этапа годового цикла развития популяции *Mnemiopsis leidy* в Каспийском море:

- 1-й этап – пассивная миграция из районов зимовки;
- 2-й этап – наращивание численности и биомассы;
- 3-й этап – достижение летнего пика развития;
- 4-й этап – осенний спад численности и биомассы и зимнее отмирание части популяции

в Северном Каспии и в прибрежной мелководной части Среднего и Южного Каспия.

В заключение можно сказать, что, кроме исследований в других морях [15, 16, 31], данная работа является одним из первых опытов исследований по моделированию пространственно-временной динамики годового цикла развития каспийской популяции *Mnemiopsis leidy*.

Необходимо отметить, что в дальнейшем через определенный период постоянно будет требоваться корректировка модели, т. е. исходная информация постоянно будет нуждаться в уточнении в ходе натурных экспедиционных исследований. Опыт исследований в других бассейнах показывает, что результаты работы модели достаточно объективны и адекватны и, соответственно, достаточно близки к натурным исследованиям морских экосистем [15, 16].

Сами результаты и методика моделирования экосистемы Каспийского моря и отдельных ее элементов могут быть использованы для прогнозирования численности и биомассы как гидробиологических сообществ в целом, так и отдельно – составляющих элементов (виды, популяции и т. п.), в частности – для прогнозирования инвазий вселенцев в новые водоемы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Harbison G. R. The ctenophore, *Mnemiopsis leidy*, in the Black Sea: a holoplanktonic organism transported in the ballast water of ships / G. R. Harbison, S. P. Volovik // Nonindigenous Estuarine and Marine Organisms (NEMO). Proceedings of the Conference and Workshop, Seattle, Washington, April 1993, U. S. Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, Office of the Chief Scientist (September 1994). U. S. Government Document N C55.2. N 73. P. 25–36.
2. Ivanov V. P. Simultaneous invasion of the Caspian Sea by two jellies *Mnemiopsis* and *Aurelia* / V. P. Ivanov, A. M. Kamakin, V. B. Ushivtzev, T. A. Shiganova, O. Zhukova, N. Aladin, I. Susan, S. I. Wilson, G. R. Harbison, H. J. Dumont // J. of Invasion. In: Biological Invasions. Kluwer Academic Publishers, Printed in the Netherlands. 2000. N 2. P. 255–258.
3. Грин Н. Биология / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор: в 3 т. / под ред. Р. Сопера. М.: Мир, 1990. Т. 2. 325 с.
4. Атлас беспозвоночных Каспийского моря / под ред. проф. Я. А. Бирштейна, Л. Г. Виноградова и др. М.: Пищ. пром-сть, 1968. 416 с.
5. Догель В. А. Зоология беспозвоночных: учеб. для ун-в / В. А. Догель: под ред. проф. Ю. И. Полянского. М.: Высш. шк., 1975. С. 130–134.
6. Backer L. D. Laboratory culture of lobate ctenophore *Mnemiopsis mccradyi* with notes on feeding and fecundity / L. D. Backer, M. R. Reeve // Marine Biol. 1974. Vol. 26, no. 1. P. 57–62.
7. Main R. J. Observations of the feeding mechanism of a ctenophore, *Mnemiopsis leidy* / R. J. Main // Biol. Bull. 1928. Vol. 55, no. 2. P. 69–78.
8. Kremer P. M. Predation by the ctenophore *Mnemiopsis leidy* in Narragansett Bay, Rhode Island / P. M. Kremer // Estuaries. 1979. Vol. 2, no. 2. P. 97–105.
9. Oviatt C. A. Predation on the ctenophore *Mnemiopsis leidy* by butterflyfish *Peprilus triacanthus* in Narragansett Bay, Rhode Island / C. A. Oviatt, P. M. Kremer // Chesapeake Sci. 1977. Vol. 18, no. 2. P. 236–240.
10. Deason E. E. *Mnemiopsis leidy* (Ctenophora) in Narragansett Bay, 1975–1979: Abundance, size composition and estimation of grazing / E. E. Deason // Estuar. Coast. Shelf Sci. 1982. Vol. 15, no. 2. P. 121–134.

11. Deason E. E. Experimental evaluation of herbivory in the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* relevant to ctenophore – zooplankton – phytoplankton interactions in Narragansett Bay, Rhode Island, USA / E. E. Deason, T. J. Smauda // J. Plankton Res. 1982. Vol. 4, no. 2. P. 219–236.
12. Камакин А. М. Влияние *Mnemiopsis leidyi* на некоторые трофические звенья Каспийского моря / А. М. Камакин, О. А. Чиженкова, В. Ф. Зайцев // Юг России: Экология, развитие. 2010. № 2. С. 33–42.
13. Katakin A. M. The impact of invader *Mnemiopsis leidyi* on aboriginal fauna of the Caspian Sea / A. M. Katakin, U. A. Parirskiy, L. V. Nikulina // IV International Symposium "Invasion of alien species in Holarctic" (Borok-4), 2013, Russia: Programme & Book of abstracts. Yaroslavl: Publisher's bureau «Филигрань», 2013. P. 69.
14. Камакин А. М. Элементы имитационной гидрологической модели Северного Каспия как среды обитания субпопуляции гребневика *Mnemiopsis leidyi* / А. М. Камакин, Д. Н. Катунин // Вопросы современной науки и практики. Проблемы, технологии, управление: сб. науч. ст. Бугульма: НО «ФЭН-НАУКА», 2012. С. 20–25.
15. Бердников С. В. Имитационная модель основных компонентов экосистемы Охотского моря / С. В. Бердников, Ю. А. Домбровский, А. Г. Островская, М. В. Приходько, Л. И. Титова, Ю. В. Тютюнов // Морской гидрофизический журнал. 1989. № 3. С. 52–57.
16. Лебедева Л. П. Изменчивость численности и биомассы гребневика-мнемиопсиса в Чёрном море (модельное исследование) / Л. П. Лебедева // Океанология. 1998. Т. 38, № 5. С. 727–733.
17. Селютин В. М. Круговорот вещества и поток энергии в экологических системах: от модели системы к системе моделей / В. В. Селютин // Обзорение прикладной и промышленной математики. 1994. Т. 1, № 6. С. 957–973.
18. Гильдерман Ю. И. Модели Л-систем (системы с лимитирующими факторами) / Ю. И. Гильдерман, К. Н. Кудрина, И. А. Полетаев // Исследования по кибернетике. М.: Сов. радио, 1970. С. 165–209.
19. Карпевич А. Ф. Избр. тр. / А. Ф. Карпевич: в 2 т. Т. 2. Акклиматизация гидробионтов и научные основы аквакультуры. М.: Изд-во ВНИРО, 1998. 870 с.
20. Mianzan H. W. Estudio preliminar sobre distribucion y abundancia de *Mnemiopsis mccradyi* en el estuario de Bahna Blanca, Argentina (Ctenophora) / H. W. Mianzan, M. L. Sabatini // Spheniscus. 1985. N 1. P. 53–58.
21. Harbison G. R. On the natural history and distribution of oceanic ctenophores / G. R. Harbison, L. P. Madin, S. N. Rwanberg // Deep-Sea Res. 1978. Vol. 25. P. 233–256.
22. Harbison G. Not all ctenophores are hermaphrodites. Studies on the systematics, distribution, sexuality and development of two species of *Ocyropsis* / G. Harbison, R. Miller. Mar. Biol. 1986. Vol. 90, iss. 3. P. 413–424.
23. Камакин А. М. Закономерности многолетней и межсезонной динамики популяции гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Каспийском море / А. М. Камакин, В. Ф. Зайцев // Юг России: экология, развитие. 2012. № 1. С. 96–103.
24. Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. VI. Каспийское море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия / отв. ред. Ф. С. Терзиев. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. 360 с.
25. Каспийское море: гидрология и гидрохимия / под ред. С. С. Байдина, А. Н. Косарева. М.: Наука, 1986. 261 с.
26. Камакин А. М. Состояние популяции *Mnemiopsis leidyi* в Каспийском море в зимний период / А. М. Камакин, О. А. Чиженкова, В. Ф. Зайцев // Вестн. Астрахан. гос. техн. ун-та. Сер.: Рыбное хозяйство. 2009. № 1. С. 58–64.
27. Reeve M. R. Growth dynamics of a ctenophore (*Mnemiopsis*) in relation to a variable food supply. I. Carbon biomass, feeding, egg production, growth and assimilation efficiency / M. R. Reeve, M. A. Syms, P. Kremer // J. of Plankton Research. 1989. Vol. 11, no. 3, pp. 535–552.
28. Каспийское море: фауна и биологическая продуктивность / отв. ред. Е. А. Яблонская и др. М.: Наука, 1985. 278 с.
29. Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. VI. Каспийское море. Вып. 2. Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности / отв. ред. Ф. С. Терзиев. СПб.: Гидрометеоздат, 1996. 324 с.
30. Полянинова А. А. Виды-вселенцы в Каспии и их роль в экосистеме моря / А. А. Полянинова. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2007. 104 с.
31. Лебедева Л. П. Модельное исследование влияния гребневика *Mnemiopsis* на планктонное сообщество Черного моря / Л. П. Лебедева, Э. А. Шушкина // Океанология. 1994. Т. 34, № 1. С. 79–87.

Статья поступила в редакцию 3.12.2014

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Камакин Андрей Михайлович – Россия, 414056, Астрахань; Астраханский государственный технический университет; канд. биол. наук; зав. лабораторий «Моделирование и прогнозирование запасов промысловых гидробионтов Каспийского моря»; kamakin_a@mail.ru.

Зайцев Вячеслав Фёдорович – Россия, 414056, Астрахань; Астраханский государственный технический университет; д-р с.-х. наук, профессор, заслуженный деятель науки Российской Федерации; зав. кафедрой «Гидробиология и общая экология»; vacheslav-zaitsev@yandex.ru.

Катунин Дамир Никитович – Россия, 414056, Астрахань; Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства; канд. геогр. наук; куратор экологических проектов; cekretariat@mail.ru.



A. M. Kamakin, V. F. Zaitsev, D. N. Katunin

**ECOLOGICAL AND BIOLOGICAL EXPLANATION
OF MATHEMATICAL MODELING
OF CTENOPHORE *MNEMIOPSIS LEIDYI* POPULATION
IN THE CASPIAN SEA**

Abstract. Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* was found in the Caspian Sea in 1999 and it immediately proved itself as an invader with aggressive specific *r*-strategy, which in conditions of a new reservoir (unlimited food supply, lack of predator, parasites and diseases and so on) is increasing its number and biomass very quickly. At low concentrations of food organisms, the physiological adaptation "mechanism of switching of somatic growth on generative" is becoming active. Such mechanism of redistribution of products within the population makes possible to use effectively the limited food resource. Setting up a simulation model of the spatial-temporal distribution of *Mnemiopsis leidyi* population, based on the cybernetic approach, is impossible without taking into account seasonal and interannual trophic dynamics for the entire water area of the Caspian Sea. The invasion of *Mnemiopsis leidyi* has resulted in serious irreversible changes at all levels, from populations to ecosystems of the whole sea. Therefore, modeling invasions is a promising and important way of studying of the ecosystems of the Caspian Sea, being of great practical and theoretical interest. The paper describes one of the first experiences of the researches in modeling of spatial-temporal dynamics of settling of the Caspian population of *Mnemiopsis leidyi* from wintering areas of the sea. The scheme of the imitation model of the population of *Mnemiopsis leidyi* and the process of its migration after wintering, using the refined submodels of trophic dynamics and water cycle, is presented. It allows to determine the rates and terms of the spring-summer distribution of *Mnemiopsis leidyi*; the succession of inhabiting the parts of the sea; the degree of influence on the development of the nutritive base; the degree of the influence on the number of populations, commercial stocks of fish species of the Caspian Sea. Besides, the simulation results can be used to predict and develop new invasion models of invading species into other water bodies.

Key words: invader, hydrobionts, ctenophores, zooplankton, invasion, forage base, model, trophism, environmental factors, ecosystem.

REFERENCES

1. Harbison G. R., Volovik S. P. The ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*, in the Black Sea: a holoplanktonic organism transported in the ballast water of ships. Nonindigenous Estuarine and Marine Organisms (NEMO). *Proceedings of the Conference and Workshop, Seattle, Washington, April 1993, U. S. Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, Office of the Chief Scientist. (September 1994). U. S. Government Document N C55.2, no. 73, pp. 25–36.*
2. Ivanov V. P., Kamakin A. M., Ushivtzev V. B., Shiganova T. A., Zhukova O., Aladin N., Susan I., Wilson S. I., Harbison G. R., Dumont H. J. Simultaneous invasion of the Caspian Sea by two jellies *Mnemiopsis* and *Aurelia*. *J. of Invasion*. Kluwer Academic Publishers, Printed in the Netherlands, 2000, no. 2, pp. 255–258.
3. Grin N., Staut U., Teilor D. *Biologiya* [Biology]. V 3 t. Pod redaktsiei R. Sopera. Moscow, Mir Publ., 1990. Vol. 2. 325 p.
4. *Atlas bespozvonochnykh Kaspiiskogo moria* [Atlas of invertebrates in the Caspian Sea]. Pod redaktsiei prof. Ia. A. Birshteina, L. G. Vinogradova i dr. Moscow, Pishchevaia promyshlennost' Publ., 1968. 416 p.
5. Dogel' V. A. *Zoologiya bespozvonochnykh* [Zoology of invertebrates]. Pod redaktsiei prof. Iu. I. Polianskogo. Moscow, Vysshiaia shkola Publ., 1975. P. 130–134.

6. Backer L. D., Reeve M. R. Laboratory culture of lobate ctenophore *Mnemiopsis mccradyi* with notes on feeding and fecundity. *Marine Biol.*, 1974, vol. 26, no. 1, pp. 57–62.
7. Main R. J. Observations of the feeding mechanism of a ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*. *Biol. Bull.*, 1928, vol. 55, no. 2, pp. 69–78.
8. Kremer P. M. Predation by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Narragansett Bay, Rhode Island. *Estuaries*, 1979, vol. 2, no. 2, pp. 97–105.
9. Oviatt C. A., Kremer P. M. Perdition on the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* by butterflyfish *Peprilus triacanthus* in Narragansett Bay, Rhode Island. *Chesapeake Sci.*, 1977, vol. 18, no. 2, pp. 236–240.
10. Deason E. E. *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) in Narragansett Bay, 1975–1979: Abundance, size composition and estimation of grazing. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 1982, vol. 15, no. 2, pp. 121–134.
11. Deason E. E., Smauda T. J. Experimental evaluation of herbivory in the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* relevant to ctenophore – zooplankton – phytoplankton interactions in Narragansett Bay, Rhode Island, USA. *J. Plankton Res.*, 1982, vol. 4, no. 2, pp. 219–236.
12. Kamakin A. M., Chizhenkova O. A., Zaitsev V. F. Vliianie *Mnemiopsis leidyi* na nekotorye troficheskie zven'ia Kaspiiskogo moria [Influence of *Mnemiopsis leidyi* on some trophic links in the Caspian Sea]. *Iug Rossii: Ekologiya, razvitie*, 2010, no. 2, pp. 33–42.
13. Kamakin A. M., Parirskiy U. A., Nikulina L. V. The impact of invader *Mnemiopsis leidyi* on aboriginal fauna of the Caspian Sea. *IV International Symposium "Invasion of alien species in Holarctic" (Borok-4), 2013, Russia. Programme & Book of abstracts*. Yaroslavl: Publisher's bureau «Filigran», 2013. P. 69.
14. Kamakin A. M., Katunin D. N. Elementy imitatsionnoi gidrologicheskoi modeli Severnogo Kaspiia – kak sredy obitaniia subpopulatsii grebnevika *Mnemiopsis leidyi* [Elements of simulation hydrological model of the Caspian Sea as a habitat of subpopulation of ctenophore *Mnemiopsis leidyi*]. *Voprosy sovremennoi nauki i praktiki. Problemy, tekhnologii, upravlenie. Sbornik nauchnykh statei*. Bugulma, NO «FON-NAUKA», 2012. P. 20–25.
15. Berdnikov S. V., Dombrovskii Iu. A., Ostrovskaia A. G., Prikhod'ko M. V., Titova L. I., Tiutiunov Iu. V. Imitatsionnaia model' osnovnykh komponentov ekosistemy Okhotskogo moria [Simulation model of the main components of the Okhotsk Sea ecosystem]. *Morskoi gidrofizicheskii zhurnal*, 1989, no. 3, pp. 52–57.
16. Lebedeva L. P. Izmenchivost' chislennosti i biomassy grebnevika-mnemiopsisa v Chernom more (model'noe issledovanie) [Variability of the number and biomass of ctenophore-mnemiopsis in the Black Sea (simulation study)]. *Okeanologiya*, 1998, vol. 38, no. 5, pp. 727–733.
17. Seliutin V. V. Krugovorot veshchestva i potok energii v ekologicheskikh sistemakh: ot modeli sistemy k sisteme modelei [Cycle of matter and energy flow in the ecological systems: from the model of the system to the system of the models]. *Obozrenie prikladnoi i promyshlennoi matematiki*, 1994, vol. 1, no. 6, pp. 957–973.
18. Gil'derman Iu. I., Kudrina K. N., Poletaev I. A. Modeli L-sistem (sistemy s limitiruiushchimi faktorami) [Models of L-systems (systems with limiting factors)]. *Issledovaniia po kibernetike*. Moscow, Sovetskoe radio Publ., 1970. P. 165–209.
19. Karpevich A. F. *Izbrannye trudy. V 2 t. Vol. 2. Akklimatizatsiia gidrobiontov i nauchnye osnovy akvakul'tury* [Acclimatization of hydrobionts and scientific bases of aquaculture]. Moscow, Izd-vo VNIRO, 1998. 870 p.
20. Mianzan H. W., Sabatini M. L. Estudio preliminar sobre distribucion y abundancia de *Mnemiopsis mccradyi* en el estuario de Bahna Blanca, Argentina (Ctenophora) [Preliminary study on distribution and abundance of *Mnemiopsis mccradyi* in Bahna Blanca estuary, Argentina (Ctenophora)]. *Spheniscus*, 1985, no. 1, pp. 53–58.
21. Harbison G. R., Madin L. P., Rwanberg S. N. On the natural history and distribution of oceanic ctenophores. *Deep-Sea Res.*, 1978, vol. 25, pp. 233–256.
22. Harbison G., Miller R. Not all ctenophores are hermaphrodites. Studies on the systematics, distribution, sexuality and development of two species of *Ocyropsis*. *Mar. Biol.*, 1986, vol. 90, iss. 3, pp. 413–424.
23. Kamakin A. M., Zaitsev V. F. Zakonomernosti mnogoletnei i mezhsezonnnoi dinamiki populatsii grebnevika *Mnemiopsis leidyi* v Kaspiiskom more [Peculiarities of the long-term and interseasonal dynamics of population of ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea]. *Iug Rossii: ekologiya, razvitie*, 2012, no. 1, pp. 96–103.
24. *Gidrometeorologiya i gidrokimiia morei. T. VI. Kaspiiskoe more. Vyp. 1. Gidrometeorologicheskie usloviia* [Hydrometeorology and hydrochemistry of the seas. Vol. VI. Caspian Sea. Iss. 1. Hydrometeorological conditions]. Otvetstvennyi redaktor F. S. Terziev. Saint Petersburg, Gidrometeoizdat, 1992. 360 p.
25. *Kaspiiskoe more: gidrologiya i gidrokimiia* [Caspian Sea: hydrology and hydrochemistry]. Pod redaktsiei S. S. Baidina, A. N. Kosareva. Moscow, Nauka Publ., 1986. 261 p.
26. Kamakin A. M., Chizhenkova O. A., Zaitsev V. F. Sostoianie populatsii *Mnemiopsis leidyi* v Kaspiiskom more v zimnii period [State of the population of *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea during winter period]. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khoziaistvo*, 2009, no. 1, pp. 58–64.
27. Reeve M. R., Syms M. A., Kremer P. Growth dynamics of a ctenophore (*Mnemiopsis*) in relation to a variable food supply. I. Carbon biomass, feeding, egg production, growth and assimilation efficiency. *J. of Plankton Research*, 1989, vol. 11, no. 3, pp. 535–552.

28. *Kaspiiskoe more: fauna i biologicheskaiia produktivnost'* [Caspian Sea: fauna and biological productivity]. *Otvetstvennyi redaktor E. A. Iablonskaia i dr.* Moscow, Nauka Publ., 1985. 278 p.

29. *Gidrometeorologiya i gidrokhimiia morei. T. VI. Kaspiiskoe more. Vyp. 2. Gidrokhimicheskie usloviia i okeanologicheskie osnovy formirovaniia biologicheskoi produktivnosti* [Hydrometeorology and hydrochemistry of the seas. Vol. VI. Caspian Sea. Iss. 2. Hydrochemical conditions and oceanological bases of biological productivity formation]. *Otvetstvennyi redaktor F. S. Terziev.* Saint Petersburg, Gidrometeoizdat, 1996. 324 p.

30. Polianinova A. A. *Vidy-vselentsy v Kaspii i ikh rol' v ekosisteme moria* [Invading species in the Caspian Sea and their role in the sea ecosystem]. Astrakhan, Izd-vo KaspNIRKh, 2007. 104 p.

31. Lebedeva L. P., Shushkina E. A. Model'noe issledovanie vliianiia grebnevika Mnemiopsis na planktonnoe soobshchestvo Chernogo moria [Modeling study of the influence of ctenophore Mnemiopsis on the plankton community of the Black Sea]. *Okeanologiya*, 1994, vol. 34, no. 1, pp. 79–87.

The article submitted to the editors 3.12.2014

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Kamakin Andrey Mikhailovich – Russia, 414056, Astrakhan; Astrakhan State Technical University; Candidate of Biology; Head of the Laboratory "Modeling and Forecasting of Stocks of Commercial Hydrobionts of the Caspian Sea"; kamakin_a@mail.ru.

Zaitsev Vyacheslav Fedorovich – Russia, 414056, Astrakhan; Astrakhan State Technical University; Doctor in Agriculture, Professor, Honoured Science Worker of the Russian Federation; Head of the Department "Hydrobiology and General Ecology"; viacheslav-zaitsev@yandex.ru.

Katunin Damir Nikitovich – Russia, 414056, Astrakhan; Caspian Research Institute of Fishery; Candidate in Geography; Supervisor of Ecological Projects; cekretariat@mail.ru.

