

REVIEW ARTICLE

Assessment of the ecological impacts and distribution patterns of the invasive species *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea ecosystem

Nabiallah Kheirabadi ¹, Mehdi Ghodrati Shojaei ^{1*}, Behrooz Abtahi ², Sergey Vostokov ³, Aboulghasem Roohi ⁴, Nemat Mahmoudi ⁵

1- Department of Marine Biology, Faculty of Natural Resources and Marine Sciences, Tarbiat Modares University, Noor, Iran

2- Department of Animal, Marine and Biology and Biotechnology, Faculty of Life Science and Biotechnology, Shahid Beheshti University, Tehran, Iran

3- Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, 36 Nakhimovskiy Prospekt, 117997 Moscow, Russia

4- Caspian Sea Ecological Research Center, Iranian Fisheries Science Research Institute, Sari, Iran

5- Department of Fisheries, Faculty of Natural Resources and Marine Sciences, Tarbiat Modares University, Noor, Iran

ABSTRACT

Introduction: This review synthesizes approximately 25 years of evidence on *M. leidyi* in the Caspian Sea, focusing on invasion history, biological characteristics, population dynamics, ecological impacts, environmental controls, and interactions with *B. ovata*. It addresses how biological characteristics facilitated establishment, how distribution and abundance have changed since introduction, and how environmental change and predator–prey interactions may influence its future trajectory.

Methodology: An integrative narrative review was conducted using scientific literature concerning the biology, invasion history, distribution, reproduction, environmental tolerance, feeding ecology, population dynamics, ecological impacts, and management of *M. leidyi*. Caspian Sea studies were considered together with comparative evidence from other invaded marine and brackish ecosystems. Relevant literature was identified using combinations of keywords related to *M. leidyi*, invasive ctenophores, the Caspian Sea, zooplankton, reproduction, temperature, salinity, population dynamics, food webs, *Beroe ovata*, climate change, and biological invasion

Results: The invasion success of *M. leidyi* reflects the interaction of several complementary biological traits. Broad tolerance to temperature and salinity allows survival under contrasting environmental conditions, while rapid growth, early maturity, simultaneous hermaphroditism, self-fertilization, and high fecundity facilitate establishment from small founder populations. Its flexible feeding strategy provides an additional advantage. Early developmental stages mainly consume microzooplankton, whereas juveniles and adults exploit mesozooplankton, particularly copepods, as well as crustacean and mollusc larvae and fish eggs and larvae. This trophic flexibility increases resilience to fluctuations in prey availability. Following its introduction in 1999, *M. leidyi* rapidly expanded throughout the Caspian Sea, with the southern basin becoming the principal population center. The emergence of *Beroe ovata* represents an important new component of the Caspian food web. This specialized predator feeds primarily on other ctenophores, and its increasing abundance has been associated with reductions in *M. leidyi* and partial increases in mesozooplankton. However, predator-mediated control alone is unlikely to eliminate *M. leidyi* or completely restore the pre-invasion food web.

Discussion and conclusion: The 25-year invasion history of *M. leidyi* demonstrates that its successful establishment and persistence in the Caspian Sea result from interactions between exceptional life-history traits and favorable environmental conditions. Broad physiological

ARTICLE INFO

Key words:

Beroe ovata
Caspian Sea
Invasive species
Zooplankton
Climate change



Corresponding author:

Email address: mshojaei@modares.ac.ir

Received: 31 July 2026 | Revised: 5 July 2026 | Accepted: 10 August 2026 | Published online: 24 August 2026

© Authors 2026. This open-access article is published under the terms of the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License which permits share (copy and redistribute the material in any medium or format) and Adapt (remix, transform, and build upon the material) under the Attribution-NonCommercial terms.

REVEIW ARTICLE

tolerance, rapid reproduction, self-fertilization, short generation time, and trophic flexibility facilitated rapid establishment and the initial population outbreak. Subsequent declines indicate increasing regulation by prey availability, environmental variability, water quality, and biological interactions. Future population trajectories will depend on interactions among climate warming, declining water levels, changes in productivity, hydrological variability, water quality, and predator–prey relationships. Future research should integrate long-term monitoring with environmental DNA (eDNA), metabarcoding, satellite observations, ecological modelling, and artificial-intelligence-based forecasting. Such an integrated framework could improve prediction of population outbreaks, identify ecological thresholds, and provide a stronger scientific basis for adaptive management and conservation of the Caspian Sea ecosystem.

ارزیابی اثرات اکولوژیکی و الگوهای پراکنش گونه مهاجم *Mnemiopsis leidyi* در دریای خزر

نبی‌اله خیرآبادی^۱، مهدی قدرتی شجاعی^{۱*}، بهروز ابطحی^۲، سرگئی ووستوکوف^۳، ابوالقاسم روحی^۴، نعمت الله محمودی^۵

۱- گروه زیست شناسی دریا، دانشکده منابع طبیعی و علوم دریایی نور، دانشگاه تربیت مدرس، نور، ایران

۲- دانشکده علوم زیستی و بیوتکنولوژی، دانشگاه شهید بهشتی، تهران، ایران

۳- موسسه تحقیقات اقیانوس شناسی شیرشوف، آکادمی علوم روسیه، مسکو، روسیه

۴- پژوهشکده اکولوژی دریای خزر، موسسه تحقیقات علوم شیلاتی کشور، ساری، ایران

۵- گروه شیلات، دانشکده منابع طبیعی و علوم دریایی نور، دانشگاه تربیت مدرس، نور، ایران

چکیده

نوع مقاله

مقاله مروری

تاریخ دریافت: ۱۴۰۵/۰۲/۱۰

تاریخ بازنگری: ۱۴۰۵/۰۴/۱۵

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۵/۰۵/۲۰

تاریخ چاپ الکترونیکی:

۱۴۰۵/۰۶/۰۲

*نویسنده مسئول:

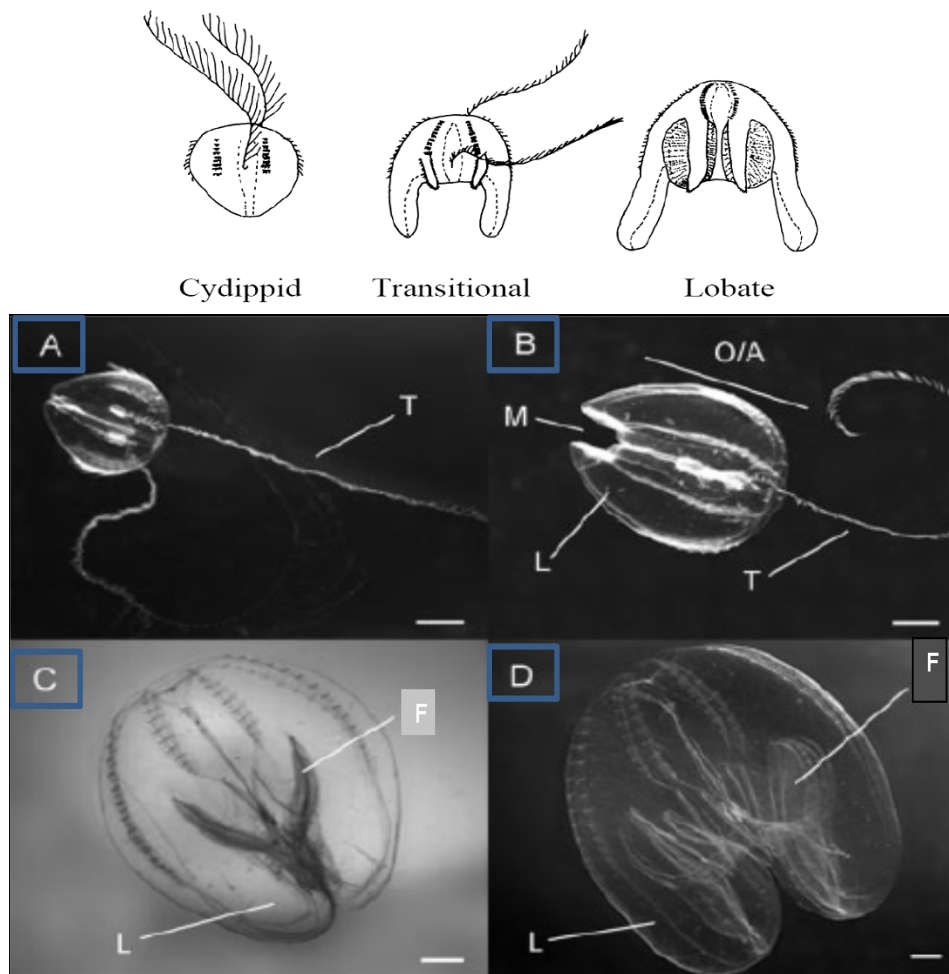
mshojaei@modares.ac.ir

شانه‌دار مهاجم *Mnemiopsis leidyi* یکی از مهم‌ترین گونه‌های مهاجم دریایی است که پس از ورود به دریای خزر در سال ۱۹۹۹، تغییرات گسترده‌ای در ساختار و عملکرد این اکوسیستم ایجاد کرد. این گونه با برخورداری از ویژگی‌هایی نظیر رشد سریع، بلوغ زودرس، نرخ بالای تولیدمثل، دامنه تحمل وسیع نسبت به دما و شوری و انعطاف‌پذیری غذایی، توانست به سرعت در سراسر دریای خزر گسترش یابد و به یکی از عوامل اصلی تغییر شبکه غذایی این دریا تبدیل شود. در این مقاله، روند ۲۵ ساله تهاجم این گونه به دریای خزر مرور شده و تاریخچه ورود، عوامل مؤثر بر موفقیت تهاجمی، الگوهای پراکنش مکانی، زمانی و عمقی، بوم‌شناسی تغذیه‌ای، پیامدهای اکولوژیکی و اقتصادی، اقدامات مدیریتی و چشم‌انداز آینده آن بررسی شده است. با این حال، شواهد اخیر نشان می‌دهد که ورود شانه‌دار شکارگر *Beroe ovata* از سال ۲۰۱۹ با کاهش فراوانی شانه‌دار و بهبود نسبی جوامع مزوزئوپلانکتونی همراه بوده و می‌تواند به عنوان یک عامل کنترل زیستی طبیعی در تعدیل اثرات این مهاجم نقش آفرینی کند. در مجموع، آینده این گونه در دریای خزر به برهم‌کنش میان تغییرات اقلیمی، کاهش تراز آب، کیفیت زیستگاه‌ها و اثربخشی کنترل زیستی وابسته خواهد بود. این مرور با ارائه تصویری جامع از روند تهاجم شانه‌دار، بر ضرورت پایش بلندمدت، توسعه مدل‌های پیش‌بینی و تدوین راهبردهای مدیریتی مبتنی بر اکوسیستم برای حفاظت از دریای خزر تأکید می‌کند.

کلیدواژه‌ها: شانه دار شکارگر، دریای خزر، گونه‌های مهاجم، زئوپلانکتون، تغییرات اقلیم

مقدمه

یکی از مهم‌ترین و مخرب‌ترین گونه‌های مهاجم واردشده به دریای خزر، شانه‌دار گونه *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz, 1865) است که برای نخستین‌بار در پاییز ۱۹۹۹ در این دریا گزارش شد (Esmaeili Sari et al., 1999). این گونه، بومی سواحل غربی اقیانوس اطلس بوده و به احتمال زیاد از طریق آب توازن کشتی‌ها به دریای خزر وارد شده است. ورود این گونه پیامدهای اکولوژیکی و اقتصادی گسترده‌ای به همراه داشت. این شانه‌دار با تغذیه انبوه از جوامع ژئوپلانکتونی، رقابت غذایی شدیدی با کیلکاماهیان و لارو سایر آبزیان ایجاد کرد که منجر به کاهش قابل توجه ذخایر کیلکا (در کنار سایر عوامل مانند صید بی رویه و آلودگی‌ها) و تلفات برآوردی حدود ۲۵۰ هزار تن در سال نخست پس از ورود شد. این کاهش، علاوه بر تأثیر بر زنجیره غذایی، خسارت‌های اقتصادی سنگینی به صنعت شیلات کشورهای ساحلی وارد ساخت و نگرانی‌ها درباره آینده اکوسیستم خزر را تشدید کرد. این شانه‌دار اگرچه در زیستگاه بومی خود در اقیانوس اطلس بخشی از عملکرد طبیعی اکوسیستم را بر عهده دارد، در دهه‌های اخیر به دلیل توانایی بالای تهاجم زیستی و استقرار موفق در زیستگاه‌های غیربومی، به یکی از مهم‌ترین گونه‌های مهاجم دریایی در مطالعات اکولوژیک تبدیل شده است (Purcell et al., 2001). ویژگی‌هایی نظیر نرخ بالای تولیدمثل، رشد سریع، دامنه وسیع تحمل شرایط محیطی و انعطاف‌پذیری تغذیه‌ای، این گونه را به یک مهاجم موفق تبدیل کرده و پیش‌بینی الگوی گسترش آن را به یکی از چالش‌های اصلی مدیریت و حفاظت از اکوسیستم‌های دریایی، به‌ویژه جوامع پلانکتونی، بدل ساخته است. پژوهش حاضر با هدف مرور جامع روند ۲۵ ساله تهاجم شانه‌دار *M. leidyi* به دریای خزر، به بررسی تاریخچه ورود، استقرار و گسترش این گونه و شناسایی عوامل مؤثر بر موفقیت تهاجمی آن می‌پردازد. در این راستا، ضمن ارزیابی ویژگی‌های زیستی، پتانسیل تهاجمی و دامنه بوم‌شناختی این گونه، الگوهای توزیع مکانی و زمانی آن در مقیاس‌های فصلی، جغرافیایی و عمقی دریای خزر مرور شده و بوم‌شناسی تغذیه‌ای، ترجیحات غذایی و نقش آن در شبکه غذایی این اکوسیستم نیز مورد بررسی قرار گرفته است. همچنین، اثرات اکولوژیکی و اقتصادی ناشی از تهاجم این شانه‌دار، اقدامات مدیریتی انجام‌شده، میزان اثربخشی آن‌ها و شکاف‌های دانشی موجود تحلیل شده‌اند. این مرور می‌تواند با ارائه تصویری یکپارچه از روند تهاجم *M. leidyi* در دریای خزر، به درک بهتر سازوکارهای موفقیت گونه‌های مهاجم، پیش‌بینی روند گسترش آن و فراهم‌سازی مبانی علمی لازم برای تصمیم‌گیری‌های مدیریتی و برنامه‌ریزی‌های حفاظتی در این اکوسیستم ارزشمند کمک کند. این گونه دارای سه مرحله تکاملی است، (۱) مرحله لاروی (Cydippid): از زمان تفریح تا رسیدن به طول ۵ میلی‌متر. جانور در این مرحله کوچک و گرد است و دارای دو شاخک می‌باشد که برای شکار استفاده می‌شود. (۲) مرحله گذر (Transition): به طول بین ۶ تا ۱۵ میلی‌متر اطلاق می‌شود. در این مرحله موجود علاوه بر شاخک، دارای لوب‌های کوچکی می‌باشد که به آن‌ها این اجازه را می‌دهد که از ترکیبی از مکانیسم‌ها برای شکار استفاده کنند. (۳) مرحله بلوغ (Lobate): موجود طولی بیشتر از ۱۵ میلی‌متر دارد و شاخک‌ها بازجذب شده‌اند. در این مرحله، طعمه یا از طریق سطوح موکوسی داخلی لوب‌های دهانی و یا از طریق به دام انداختن شکار به وسیله جریان تولید شده توسط گوشوارک‌های (Auricle) مژه‌دار در اطراف دهان به دام می‌افتد (Sullivan and Gifford, 2004) (شکل ۱).



شکل ۱- مراحل زندگی شانه‌دار *M. leidy*: (A): مرحله لاروی (Cydippid) با شاخک‌ها (T). (B): مرحله گذر (Transition) با شاخک‌ها و لوب‌های دهانی کوچک (L)، محور دهانی-مخرجی (O/A) و دهان (M). (C و D): مراحل ابتدایی و انتهایی بلوغ (Adult) با گوشواره‌ها (F) و لوب‌های دهانی توسعه یافته.

در گذشته چنین پنداشته می‌شد که *M. leidy* در تمام مراحل زندگی خود فقط از جوامع مزوزئوپلانکتونی (بزرگتر از ۲۰۰ میکرون) شامل مراحل ناپلیوس و کوپه‌پودیت پاروپایان (Copepoda) تغذیه می‌کند. اما مطالعات آزمایشگاهی نشان دادند که تغذیه این موجود در مراحل مختلف زندگی متفاوت می‌باشد و میکروپلانکتون‌های گیاهی و جانوری (۲۰ تا ۲۰۰ میکرون) از اجزای مهم ترکیب غذایی شانه‌دار *M. leidy* به‌ویژه برای لاروها می‌باشند (Rapoza et al., 2005; Sullivan and Gifford, 2004). بدین ترتیب به‌نظر می‌رسد لاروها با بالغین از آشیان‌های بوم‌شناسی جداگانه‌ای تغذیه می‌کنند و در رقابت مستقیم غذایی با یکدیگر نباشند.

تاریخچه تهاجم به مناطق دریایی مختلف

گونه *M. leidy* که جمعیت بومی آن عمدتاً در مصب‌ها و آب‌های ساحلی شرق قاره آمریکا پراکنش دارد، توسط اتحادیه بین‌المللی حفاظت از طبیعت (IUCN) در فهرست ۱۰۰ گونه مهاجم زیستی جهان قرار گرفته است (Lowe et al., 2000). این شانه‌دار بومی مصب‌ها و خلیج‌های

مناطق معتدل و نیمه گرمسیری آمریکای شمالی و جنوبی است و طی سه دهه اخیر، عمدتاً از طریق انتقال آب توازن کشتی‌ها، دامنه پراکنش خود را به‌طور چشمگیری گسترش داده است (Costello et al., 2012). گسترش جهانی این شانه‌دار از دو مسیر اصلی صورت گرفته است. نخستین مسیر، انتقال از خلیج مکزیک به دریای سیاه بود که در پی افزایش فعالیت‌های کشتیرانی و جابه‌جایی آب توازن کشتی‌ها رخ داد. نخستین حضور این گونه در دریای سیاه در نوامبر سال ۱۹۸۲ از خلیج سوداک گزارش شد (Pereladov, 1988). سپس طی کمتر از یک دهه، جمعیت آن به‌سرعت افزایش یافت، به‌گونه‌ای که تا تابستان و پاییز سال ۱۹۸۸، با میانگین زیست‌توده‌ای حدود ۴۰ گرم بر مترمکعب، تقریباً سراسر دریای سیاه را اشغال کرده بود (Vinogradov et al., 1989). پس از استقرار در این دریا، این گونه از طریق تنگه‌های ارتباطی به سایر پهنه‌های آبی گسترش یافت و در سال ۱۹۸۸ در دریای آزوف (Shiganova et al., 2001)، در سال ۱۹۹۰ در دریای اژه و سپس در دریای مرمره ثبت شد (Shiganova et al., 2001). این گونه در ادامه به بخش شرقی دریای مدیترانه نیز نفوذ کرد، به‌طوری‌که در بهار ۱۹۹۲ در خلیج مرسین مشاهده شد (Dumont et al., 2004). تداوم این روند منجر به ثبت حضور آن در شمال دریای آدریاتیک در سال ۲۰۰۵ و سواحل فرانسه در سال ۲۰۰۶ شد (Shiganova et al., 2001). در ارتباط با دریای خزر، نخستین انتقال شانه‌دار از دریای سیاه به این حوضه در سال ۱۹۹۹ رخ داد و اولین گزارش حضور آن توسط پژوهشگران دانشگاه تربیت مدرس منتشر شد (Esmaeili Sari et al., 1999; Shiganova et al., 2019). دومین مسیر عمده تهاجم این گونه، از سواحل شرقی ایالات متحده به دریای شمال و دریای بالتیک بود (Antajan et al., 2014). در این مسیر، ابتدا حضور آن در دریای شمال گزارش شد (Bolte et al., 2010) و سپس با فراوانی بسیار بالا در سواحل جنوب شرقی دریای شمال و امتداد سواحل شمالی هلند استقرار یافت (Van Ginderdeuren et al., 2012; Verwimp et al., 2020).

عوامل مؤثر بر موفقیت تهاجمی شانه‌دار در زیستگاه‌های جدید

گسترش جهانی شانه‌دار عمدتاً در نتیجه فعالیت‌های حمل‌ونقل دریایی و انتقال از طریق آب توازن کشتی‌ها رخ داده است (Seebens et al., 2019). با این حال، ورود به یک زیستگاه جدید به‌تنهایی تضمین‌کننده موفقیت تهاجمی نیست، بلکه استقرار و گسترش پایدار این گونه تحت تأثیر مجموعه‌ای از ویژگی‌های زیستی و بوم‌شناختی قرار دارد. انعطاف‌پذیری فیزیولوژیک، دامنه تحمل گسترده نسبت به تغییرات دما، شوری و اکسیژن محلول، رشد سریع، بلوغ زودرس، نرخ بالای تولیدمثل و انعطاف‌پذیری غذایی از مهم‌ترین ویژگی‌هایی هستند که به این شانه‌دار امکان داده‌اند در طیف وسیعی از زیستگاه‌های دریایی و نیمه‌بسته استقرار یابد (Bilio and Niermann, 2004). این ویژگی‌ها موجب شده‌اند که گونه قادر باشد چرخه زیستی، راهبردهای تولیدمثلی و الگوی فعالیت فصلی خود را با شرایط محیطی متفاوت سازگار کرده و دامنه پراکنش خود را در حوضه‌های مختلف اوراسیا گسترش دهد.

تولید مثل موفق شانه‌دار در شرایط مختلف محیطی

از لحاظ تولیدمثلی، شانه‌دار *M. leidyi* یک گونه هرمافروdit با ظرفیت خودلقاحی و هم‌آوری بالا می‌باشد. توان تولید سلول‌های جنسی در مرحله لاروی یکی از مسائل مهم در بیولوژی تولید مثل این گونه می‌باشد. در این جانور، غدد جنسی پس از مرحله لاروی تا زمان بلوغ به‌صورت غیرفعال باقی مانده و فعالیت مجدد خود را در مرحله بلوغ آغاز می‌کنند. این پدیده را Pedogenesis (بلوغ جنسی لاروها) و فرآیند تغییر فعالیت غدد جنسی طی مراحل مختلف زندگی را Dissogeny می‌نامند (Costello et al., 2012; Edgar et al., 2021). این قابلیت به موجود اجازه می‌دهد در دوره کاهش فراوانی جوامع مزوزئوپلانکتونی نیز تولیدمثل داشته باشد. از دیگر ویژگی‌های مهم زیستی این شانه‌دار می‌توان به مقاومت بالا به شرایط محیطی به‌خصوص دما و شوری (Purcell et al., 2001)، خاصیت زیست‌تابی (Bioluminescence) (Freeman and Reynolds, 1973) و قدرت ترمیم بالا (Edgar et al., 2021; Purcell et al., 2001) اشاره کرد.

تولیدمثل شانه‌دار به‌طور مستقیم تحت تأثیر عوامل محیطی، به‌ویژه دما، شوری و میزان دسترسی به منابع غذایی قرار دارد. لاروهای این گونه عمدتاً از جوامع میکروزئوپلانکتونی تغذیه می‌کنند، در حالی که مراحل نوجوانی و بالغ بیشتر به مصرف جوامع مزوزئوپلانکتونی وابسته هستند. در دریای خزر، اوج تولیدمثل این شانه‌دار معمولاً با افزایش دمای آب و افزایش تراکم جوامع زئوپلانکتونی در تابستان تا اوایل پاییز هم‌زمان است. با این حال، تغییرات اقلیمی و افزایش زودهنگام دمای آب در فصل بهار می‌تواند موجب تسریع شکوفایی جوامع زئوپلانکتونی و در نتیجه آغاز زودتر دوره تولیدمثل شود (Costello et al., 2012; Shiganova et al., 2001; van Walraven et al., 2018). در مناطق نیمه‌گرمسیری با شرایط الیگوتروف، این گونه معمولاً بیشترین فراوانی فصلی را در بهار و پاییز نشان می‌دهد، در حالی که در تابستان‌های گرم، به دلیل افزایش دمای لایه‌های سطحی و تغییر شرایط محیطی، بخشی از جمعیت به لایه‌های عمیق‌تر ستون آب منتقل می‌شود (Dumont et al., 2004; Shiganova et al., 2004). در دریای مدیترانه، پراکنش این گونه تحت تأثیر جریان‌های محلی قرار دارد و این جریان‌ها استقرار آن را در مناطق ساحلی، مصب‌ها و تالاب‌ها تسهیل می‌کنند. در دریاهای شمال اروپا نیز الگوی فصلی مشابهی مشاهده شده است، اگرچه زمان‌بندی دقیق تولیدمثل هنوز به‌طور کامل مشخص نیست. شواهد موجود نشان می‌دهد که دوره تولیدمثل در این مناطق کوتاه‌تر بوده و با اوج فراوانی جوامع زئوپلانکتونی در گرم‌ترین ماه‌های سال هم‌پوشانی دارد (Van Ginderdeuren et al., 2012). در دریای وادن، رژیم هیدرودینامیکی جزر و مدی موجب شکل‌گیری دو دوره تولیدمثلی، شامل ماه‌های مه تا ژوئن و اواسط اوت تا اکتبر، شده است (van Walraven et al., 2018). در حالی که مدل‌های اکولوژیکی برای دریای شمال، امکان تولیدمثل این گونه را در بخش عمده‌ای از سال پیش‌بینی کرده‌اند (Vansteenbrugge et al., 2016).

تحمل دما و شوری

یکی از عوامل کلیدی موفقیت تهاجمی این شانه‌دار، دامنه تحمل وسیع آن نسبت به شرایط فیزیکی محیط است. این گونه با بهره‌گیری از دامنه تحمل گسترده نسبت به دما و شوری و همچنین دسترسی مناسب به منابع غذایی، توانسته است جمعیت‌های پایداری در دریای سیاه، دریای خزر و دریای آزوف ایجاد کند. در مناطقی که شرایط محیطی امکان بقای سالانه جمعیت را محدود می‌کند، این گونه با استفاده از ریززیستگاه‌های پناهگاهی که از نوسانات شدید دمایی مصون هستند، قادر است پس از کاهش‌های فصلی یا دوره‌ای جمعیت، مجدداً جمعیت خود را بازسازی کند (Marchessaux and Belloni, 2021). همچنین، در حوضه‌های نیمه‌بسته و بسته مانند دریای خزر، توانایی تشکیل جمعیت‌های بسیار بزرگ را دارد. در مقابل، در مناطق دارای زمستان‌های بسیار سرد، مانند دریای آزوف و بخش‌های شمالی دریای خزر، جمعیت‌ها معمولاً از طریق مهاجرت افراد از مناطق جنوبی‌تر و مناسب‌تر برای بقا، از جمله جنوب دریای خزر یا دریای سیاه، بازسازی می‌شوند (Mazlum and Seyhan, 2007). این شانه‌دار یک گونه یوری‌هالین^۱ است که توانایی تحمل دامنه وسیعی از شوری، از آب‌های لب‌شور تا آب‌های دریایی و حتی محیط‌های نسبتاً فوق‌شور را دارد. این گونه تنظیم‌کننده اسمزی^۲ نیز محسوب می‌شود و این توانایی تنظیم اسمزی، استقرار موفق در زیستگاه‌هایی با نوسانات شدید شوری، از جمله مصب‌ها و نواحی ساحلی، را امکان‌پذیر می‌سازد (Purcell et al., 2001). با وجود این دامنه تحمل گسترده، کاهش شوری به مقادیر بسیار پایین می‌تواند موجب کاهش رشد، کوچک‌تر شدن اندازه بدن، کاهش نرخ بقا و افت موفقیت تولیدمثلی شود (Purcell, 2005). دامنه دمایی تحمل و عملکرد زیستی شانه‌دار در جمعیت‌های مختلف و حوضه‌های جغرافیایی متفاوت است. این گونه در طیف وسیعی از دماها قادر به بقا است، اما دامنه تحمل آن متناسب با شرایط اقلیمی هر منطقه تغییر می‌کند. در دریاهای گرم‌تر، مانند دریای مدیترانه و بخش جنوبی دریای خزر، این گونه در دماهای حدود ۳ تا ۳۰ درجه سانتی‌گراد مشاهده شده است، در حالی که در دریاهای سردتر، مانند دریای شمال،

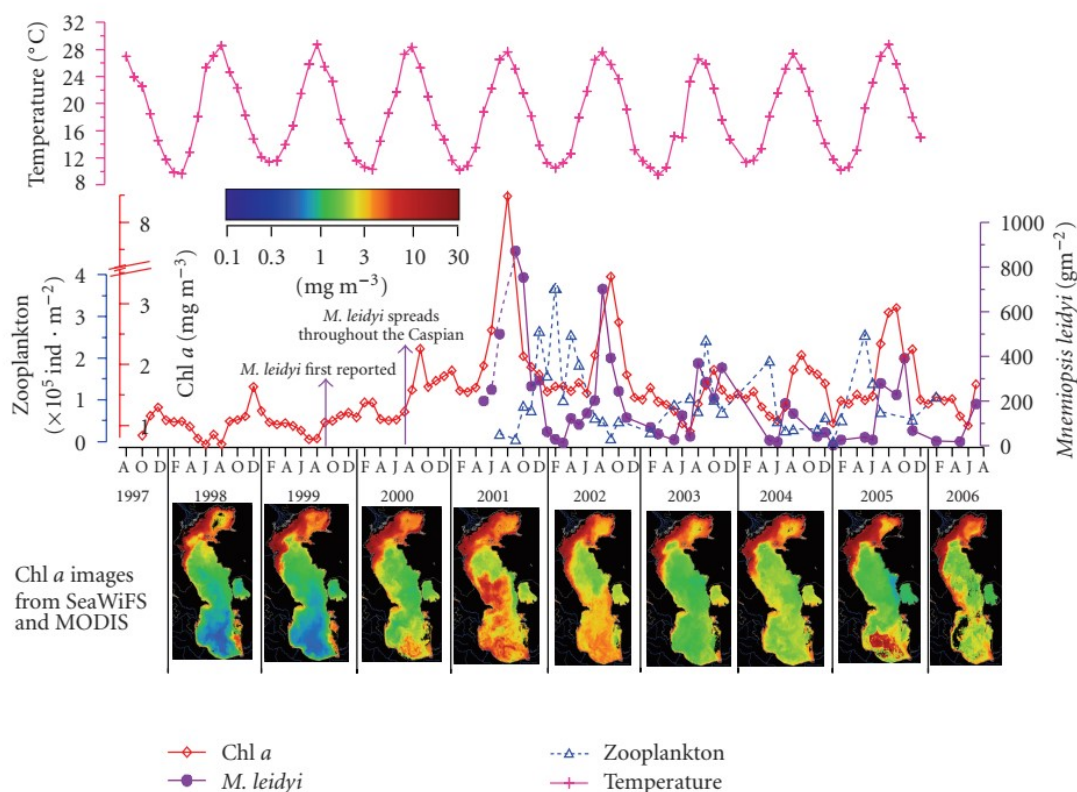
¹ Euryhaline

² Osmoconformer

دامنه تحمل آن حدود ۱ تا ۲۴ درجه سانتی‌گراد گزارش شده است (Shiganova et al., 2019). با وجود این دامنه تحمل گسترده، بیشترین رشد، تولیدمثل و افزایش جمعیت معمولاً در دمای ۱۲ تا ۲۷ درجه سانتی‌گراد در دریاهای گرم‌تر، از جمله مدیترانه، اژه و دریای خزر، رخ می‌دهد (Shiganova et al., 2019). در بسیاری از جمعیت‌ها، فعالیت تولیدمثلی در دماهای کمتر از حدود ۸ تا ۱۱ درجه سانتی‌گراد به شدت کاهش یافته یا متوقف می‌شود (Finenko et al., 2006; Shiganova et al., 2019). همچنین، در برخی اکوسیستم‌ها مانند شمال دریای خزر، به دلیل سازگاری جمعیت‌های محلی، تولیدمثل در دماهای پایین‌تر و تا حدود ۶ درجه سانتی‌گراد نیز مشاهده شده است (Costello et al., 2012; Roohi et al., 2013; Shiganova et al., 2004).

نقش بهره‌وری اولیه و منابع غذایی

علاوه بر عوامل فیزیکی، میزان بهره‌وری اولیه و دسترسی به منابع غذایی نقش تعیین‌کننده‌ای در موفقیت استقرار شانه‌دار دارند. غلظت کلروفیل آ به عنوان شاخص بهره‌وری اولیه و فراوانی جوامع میکرو و مزوزئوپلانکتونی از مهم‌ترین عوامل تعیین‌کننده بقا و رشد این گونه محسوب می‌شوند (شکل ۲). مطالعات نشان داده‌اند افزایش غلظت کلروفیل آ، به عنوان شاخصی از افزایش تولید اولیه و در دسترس بودن منابع غذایی، با افزایش احتمال استقرار و پایداری جمعیت‌های این گونه شانه‌دار همراه است (Vinogradov et al., 1989). بنابراین، دمای مناسب اگرچه شرطی ضروری برای رشد جمعیت است، اما به تنهایی نمی‌تواند افزایش فراوانی این گونه را توضیح دهد؛ زیرا رشد انفجاری جمعیت زمانی رخ می‌دهد که شرایط حرارتی مناسب با فراوانی کافی غذا همراه باشد (Barazandeh et al., 2001; Kideys et al., 2008; Kideys and Shiganova, 2001).



شکل ۲ - تأثیرات میزان افزایش سطح کلروفیل آ بر تراکم و پراکنش شانه‌دار مهاجم *M. leidyi* از سال ۱۹۹۷ تا سال ۲۰۰۶ در دریای خزر (Kideys et al., 2008).

ویژگی‌های تولیدمثلی و رشد سریع جمعیت

ویژگی‌های چرخه زندگی شانه‌دار نقش مهمی در موفقیت تهاجمی آن دارند. این گونه دارای سیستم تولیدمثل هرمافرودیتی هم‌زمان بوده و توانایی خودلقاحی دارد؛ بنابراین حتی تعداد اندکی از افراد می‌توانند جمعیت‌های جدیدی را بنیان‌گذاری کنند (Edgar et al., 2021; Jaspars, 2012). بلوغ جنسی این گونه در شرایط مطلوب حدود ۱۳ تا ۱۴ روز پس از تولد رخ می‌دهد و نرخ باروری بسیار بالایی دارد. تولید حدود ۸۰۰۰ تخم طی ۲۳ روز و همچنین بیش از ۱۰۰۰ تخم در روز برای هر فرد در دریای خزر گزارش شده است (Finenko et al., 2006). کوتاه بودن دوره رشد، باروری بالا و فاصله کوتاه بین نسل‌ها، امکان افزایش سریع زیست‌توده و تشکیل جمعیت‌های انبوه را فراهم می‌کند (Shiganova et al., 2001).

انعطاف‌پذیری غذایی و نقش آن در تهاجم

انعطاف‌پذیری غذایی یکی دیگر از عوامل کلیدی موفقیت شانه‌دار است. این گونه قادر است از طیف وسیعی از منابع غذایی شامل جوامع میکروپلانکتونی، مزوزئوپلانکتونی و ایکتیوپلانکتونی استفاده کند (Shiganova et al., 2004; Vansteenbrugge et al., 2016). ترکیب رژیم غذایی در طول چرخه زندگی تغییر می‌کند؛ به‌طوری‌که لاروهای مرحله سیدپید^۳ بیشتر از پروتئست‌ها و طعمه‌های کوچک تغذیه می‌کنند، در حالی که افراد بزرگ‌تر قادر به شکار طیف وسیع‌تری از متازوآها، شامل پاروپایان، لارو سخت‌پوستان، لارو نرم‌تنان و تخم و لارو ماهیان هستند (Kellnreitner et al., 2013; Mavrič, 2025; Mavrič et al., 2025). ساختارهای تخصص‌یافته تغذیه‌ای در این شانه‌دار، از جمله وجود کلوبلاست‌ها^۴ بر روی شاخک‌ها و توانایی ایجاد جریان‌های هیدرودینامیکی موضعی، نقش مهمی در شکار طیف گسترده‌ای از طعمه‌ها ایفا می‌کنند (Kellnreitner et al., 2013; Waggett and Costello, 1999). با این حال، به دلیل بدن ژلاتینی و شکننده، این گونه معمولاً از نواحی با آشفتگی و اختلاط شدید آب دوری می‌کند و از طریق مهاجرت عمودی روزانه، میزان مواجهه خود با شرایط هیدرودینامیکی نامطلوب را کاهش می‌دهد (Cordeiro et al., 2022). در مجموع، ترکیب تحمل گسترده محیطی، تولیدمثل سریع، خودلقاحی، انعطاف‌پذیری غذایی و توانایی بهره‌برداری از منابع غذایی متنوع، شانه‌دار را به یکی از موفق‌ترین گونه‌های مهاجم دریایی تبدیل کرده است. فشار شدید شکار بر جوامع زئوپلانکتونی و تغذیه از تخم و لارو ماهیان، این گونه را به یک عامل مهم تغییر ساختار شبکه‌های غذایی در دریای سیاه و دریای خزر تبدیل کرده و یکی از عوامل مؤثر در کاهش جمعیت ماهیان زئوپلانکتون‌خوار شناخته شده است (Cordeiro et al., 2022; Finenko et al., 2006; Roohi et al., 2010; Shiganova et al., 2023).

بررسی دلایل موفقیت تهاجمی در دریای خزر

دریای خزر با مساحتی حدود ۳۸۰ هزار کیلومتر مربع (شامل حوضه‌های شمالی، میانی و جنوبی به ترتیب با سهم تقریبی ۲۵، ۳۶ و ۳۹ درصد) و حجم آبی حدود ۷۸ هزار کیلومتر مکعب، بزرگ‌ترین پهنه آبی بسته جهان محسوب می‌شود. طول خط ساحلی آن حدود ۶۳۸۰ کیلومتر بوده و از شمال به جنوب حدود ۱۲۰۰ کیلومتر و از شرق به غرب بین ۲۰۰ تا ۴۵۰ کیلومتر امتداد دارد. این دریا میان پنج کشور ساحلی شامل ایران، روسیه، قزاقستان، ترکمنستان و جمهوری آذربایجان مشترک است (Dumont, 1998). حدود ۱۳۰ رودخانه با اندازه‌های مختلف وارد دریای خزر می‌شوند و سالانه حدود ۳۰۰ کیلومتر مکعب آب شیرین را به آن منتقل می‌کنند. رودخانه ولگا با تأمین حدود ۸۵ درصد از ورودی آب شیرین، مهم‌ترین منبع آب ورودی به این اکوسیستم است، در حالی که رودخانه‌های ایران تنها حدود ۴ تا ۵ درصد از جریان ورودی را تأمین می‌کنند. تأثیر شدید ورودی آب شیرین رودخانه‌های ولگا و اورال موجب کاهش شوری در بخش شمالی خزر (حدود ۱ تا ۵ گرم در لیتر) شده است، در حالی که

³ Cydippid

⁴ Colloblasts

بخش‌های میانی و جنوبی شرایط لب‌شور با شوری حدود ۱۰ تا ۱۳ گرم در لیتر دارند. تراز آبی دریای خزر عمدتاً تحت تأثیر تعادل بین ورودی رودخانه‌ای و تبخیر سطحی قرار دارد (Dumont, 1998; Stolberg et al., 2003).

موفقیت این گونه شانه‌دار در دریای خزر تنها به ورود آن محدود نمی‌شود، بلکه به مجموعه‌ای از ویژگی‌های زیستی و بوم‌شناختی از جمله انعطاف‌پذیری فیزیولوژیک، دامنه تحمل گسترده نسبت به تغییرات دما و شوری، رشد سریع، بلوغ زودرس، نرخ بالای تولیدمثل و انعطاف‌پذیری تغذیه‌ای وابسته است. این ویژگی‌ها به شانه‌دار امکان می‌دهد چرخه زیستی، استراتژی‌های تولیدمثل و الگوی فعالیت فصلی خود را با شرایط محیطی مناطق مختلف سازگار کرده و دامنه پراکنش خود را در حوضه‌های مختلف اوراسیا گسترش دهد (Bilio and Niermann, 2004). زمان‌بندی و شدت تولیدمثل این گونه به‌طور مستقیم تحت تأثیر عوامل محیطی، به‌ویژه دما، شوری و میزان دسترسی به منابع غذایی قرار دارد. لاروها عمدتاً از جوامع میکروزئوپلانکتونی تغذیه می‌کنند، در حالی که مراحل نوجوانی و بالغ بیشتر از جوامع مزوزئوپلانکتونی بهره می‌برند. در دریای خزر، اوج تولیدمثل این گونه معمولاً با افزایش دمای آب و فراوانی جوامع زئوپلانکتونی در فاصله تابستان تا اوایل پاییز هم‌زمان است. با این حال، طی دهه اخیر، افزایش زود هنگام دمای آب در فصل بهار که با تغییرات اقلیمی مرتبط دانسته می‌شود، موجب شکوفایی زودتر جوامع زئوپلانکتونی و در نتیجه آغاز زود هنگام دوره تولیدمثل این گونه شده است (Costello et al., 2012; Shiganova et al., 2004; van Walraven et al., 2018).

در مناطق نیمه‌گرمسیری با شرایط الیگوتروف، این شانه‌دار معمولاً بیشترین فراوانی فصلی را در بهار و پاییز نشان می‌دهد، در حالی که در تابستان‌های گرم، به دلیل افزایش دمای لایه‌های سطحی و تغییر شرایط محیطی، بخشی از جمعیت به لایه‌های عمیق‌تر ستون آب مهاجرت می‌کند (Dumont et al., 2004). در دریای مدیترانه، پراکنش این گونه تحت تأثیر جریان‌های محلی قرار دارد و این جریان‌ها استقرار آن را در مناطق ساحلی و مصب‌ها تسهیل می‌کنند. در دریاهای شمال اروپا نیز الگوی فصلی مشابهی مشاهده می‌شود، هرچند زمان‌بندی دقیق تولیدمثل هنوز به‌طور کامل مشخص نیست. شواهد موجود نشان می‌دهد که دوره تولیدمثل در این مناطق کوتاه‌تر بوده و با اوج فراوانی جوامع زئوپلانکتونی در گرم‌ترین ماه‌های سال هم‌پوشانی دارد (Van Ginderdeuren et al., 2012). در دریای وادن، رژیم هیدرودینامیکی جزر و مدی موجب شکل‌گیری دو دوره تولیدمثل، شامل ماه‌های مه تا ژوئن و اواسط اوت تا اکتبر، می‌شود (van Walraven et al., 2018). در حالی که مدل‌های اکولوژیکی برای دریای شمال، امکان تولیدمثل این گونه را در بخش عمده‌ای از سال پیش‌بینی کرده‌اند (Vansteenberg et al., 2016).

نتایج مطالعه‌ای که در سال ۲۰۱۱ در جنوب دریای خزر انجام دادیم نشان داد، کمترین تراکم *M. leidy* در زمان‌ها و مکان‌هایی با دمای ۱۰ درجه سانتی‌گراد، شامل اواخر زمستان (بهمن و اسفند) و لایه‌های عمیق در فصول بهار و تابستان، رخ می‌دهد (Mahmoudi et al., 2014). به طوری که بررسی مکانیسم‌های کنترل‌کننده پویایی جمعیت این گونه نشان داده است در دمای ۱۰ درجه سانتی‌گراد، اگرچه مراحل لاروی و گذار قادر به رشد هستند، اما تولیدمثل در بالغین متوقف می‌شود و در نتیجه، تراکم کلی جمعیت در سطحی بسیار پایین باقی می‌ماند (Salihoglu et al., 2011). این بازه دمایی در ماه‌های دی و فروردین (در کل ستون آب) و همچنین در لایه‌های میانی (عمق ۲۰ تا ۳۰ متر) در ماه‌های اردیبهشت، خرداد و آبان مشاهده شد که با افزایش نسبی در تعداد بالغین و کل جمعیت نسبت به شرایط ۱۰ درجه سانتی‌گراد همراه بود. در مقابل، بیشترین تراکم *M. leidy* در منطقه مورد مطالعه با دمای ۲۰ تا ۳۰ درجه سانتی‌گراد در لایه‌های سطحی ستون آب (از خرداد تا آذرماه) منطبق بود. این یافته با گزارش‌های پیشین مبنی بر رشد مطلوب تمامی مراحل زیستی این گونه در دمای بالای ۲۰ درجه سانتی‌گراد همخوانی دارد (Reeve et al., 1989). نتایج آزمایشگاهی حاکی از آن است که در دمای ۱۵ درجه سانتی‌گراد، فرآیند رشد مراحل لاروی و گذر به ۴۰ روز افزایش یافته (Salihoglu et al., 2011) و تولیدمثل نیز محدود است (Purcell et al., 2001). این شرایط منجر به افزایش اندک تراکم و حضور بیشتر مراحل گذار و بالغ می‌شود. همچنین در دمای ۳۰ درجه سانتی‌گراد، زیتوده مراحل مختلف زندگی (شامل تولید تخم و نرخ رشد) تا

سه برابر مقادیر مشاهده شده در دمای ۱۵ درجه سانتی‌گراد افزایش یافته و دوره زمانی رسیدن به بلوغ تا ۱۵ روز کاهش می‌یابد (Salihoglu et al., 2011).

استقرار، پویایی جمعیت و پیامدهای اکوسیستمی شانه‌دار مهاجم در دریای خزر

ورود شانه‌دار مهاجم به دریای خزر یکی از مهم‌ترین نمونه‌های تغییرات سریع اکوسیستم‌های دریایی ناشی از ورود گونه‌های غیربومی محسوب می‌شود. پس از نخستین مشاهده این گونه در اواخر دهه ۱۹۹۰، شانه‌دار مهاجم در مدت کوتاهی توانست در بخش‌های وسیعی از دریای خزر مستقر شود و ساختار شبکه غذایی این اکوسیستم بسته را تحت تأثیر قرار دهد. مطالعات جامع انجام‌شده طی سال‌های ۲۰۰۰ تا ۲۰۰۲ توسط مؤسسه تحقیقات شیلات خزر با همکاری مؤسسه اقیانوس شناسی شیرشوف روسیه، نخستین ارزیابی‌های سیستماتیک از وضعیت جمعیتی و پیامدهای اکولوژیکی این گونه را ارائه کردند (Dumont et al., 2004). الگوی پراکنش اولیه نشان داد که موفقیت تهاجمی شانه‌دار مهاجم در دریای خزر به‌شدت تحت تأثیر گرادیان‌های محیطی شمال-جنوب قرار دارد. بخش جنوبی خزر، به دلیل دمای بالاتر، طولانی‌تر بودن فصل رشد، شوری مناسب و تولید بالاتر زئوپلانکتون، به‌عنوان کانون اصلی توسعه جمعیت عمل کرد. در این منطقه، فراوانی و زیست‌توده شانه‌دار مهاجم در مقایسه با بخش‌های میانی و شمالی بیشتر بود و غالب بودن افراد کوچک‌تر از ۵ میلی‌متر نشان‌دهنده تولیدمثل فعال و ورود مداوم افراد جوان به جمعیت بود (Dumont et al., 2004). این ویژگی، همراه با سیستم تولیدمثلی کارآمد و رشد سریع، امکان شکل‌گیری شکوفایی‌های جمعیتی گسترده را در مدت کوتاهی پس از ورود فراهم کرد. با این حال، روند جمعیتی شانه‌دار مهاجم پس از مرحله شکوفایی اولیه ثابت باقی نماند. بیشینه فراوانی در اوایل دهه ۲۰۰۰ مشاهده شد؛ به‌طوری‌که در تابستان و پاییز ۲۰۰۱-۲۰۰۲ تراکم این گونه در برخی مناطق به حدود ۵۰۰ فرد در مترمکعب رسید (Finenko et al., 2006). پس از این دوره، کاهش قابل توجهی در فراوانی و زیست‌توده مشاهده شد (Roohi et al., 2013). این کاهش احتمالاً حاصل یک فرآیند تنظیم طبیعی پس از تهاجم اولیه بوده است که در آن کاهش منابع غذایی، رقابت درون‌گونه‌ای، تغییرات فصلی تولید اولیه و نوسانات شرایط هیدروگرافی در محدود کردن رشد جمعیت نقش داشته‌اند. بنابراین، کاهش جمعیت پس از اوج اولیه را نمی‌توان به یک عامل منفرد نسبت داد، بلکه باید آن را نتیجه تعامل پیچیده عوامل زیستی و غیرزیستی دانست. مدل‌سازی پویایی جمعیت شانه‌دار مهاجم نیز نشان داده است که تغییرات در میزان و کیفیت منابع غذایی می‌تواند موجب تغییرات سریع در نرخ رشد، بقای افراد و زمان‌بندی شکوفایی‌های جمعیتی این گونه شود. از این رو، پویایی جمعیت این گونه در اکوسیستم‌های جدید نه تنها تابع شرایط فیزیکی محیط، بلکه به‌شدت وابسته به ساختار و عملکرد شبکه غذایی است.

یکی از مهم‌ترین مسیرهای اثرگذاری شانه‌دار مهاجم در اکوسیستم خزر، تغییر ساختار جوامع زئوپلانکتونی بوده است. شواهد متعدد نشان می‌دهند که این گونه با اعمال فشار شکارگری شدید بر جوامع زئوپلانکتونی، به‌ویژه پاروپایان، موجب تغییر در ترکیب و فراوانی این جوامع شده است. در جنوب دریای خزر، *Acartia tonsa* که یکی از اجزای غالب مزوزئوپلانکتون بود، پس از استقرار شانه‌دار مهاجم کاهش چشمگیری نشان داد و طی دوره ۲۰۰۱ تا ۲۰۱۰ حدود ده برابر کاهش یافت (Finenko et al., 2006; Roohi et al., 2010).

یکی از ویژگی‌های کلیدی موفقیت شانه‌دار مهاجم در اکوسیستم‌های جدید، انعطاف‌پذیری بالای آن در بهره‌برداری از منابع غذایی مختلف است. این گونه قادر است متناسب با تغییرات محیطی و میزان دسترسی به طعمه‌ها، ترکیب رژیم غذایی خود را تغییر دهد. مطالعات انجام‌شده در دریای خزر نشان داده‌اند که میکروپلانکتون‌ها می‌توانند در مراحل اولیه زندگی، به‌ویژه مراحل لاروی، نقش مهمی در تغذیه این گونه داشته باشند، در حالی که با افزایش اندازه و ورود به مراحل گذار و بلوغ، سهم طعمه‌های جانوری، به‌خصوص جوامع زئوپلانکتونی، افزایش می‌یابد (Finenko et al., 2006; Shiganova et al., 2015).

رژیم غذایی انعطاف‌پذیر شانه‌دار مهاجم که شامل مراحل مختلف رشد جوامع زئوپلانکتونی، به‌ویژه کوبه‌پودیت‌ها و افراد بالغ پاروپایان است، یکی از ویژگی‌های کلیدی موفقیت آن در اکوسیستم جدید محسوب می‌شود. علاوه بر شکار طعمه‌های خارجی، هم‌نوع‌خواری نیز به عنوان یک سازوکار بالقوه برای حفظ جمعیت شانه‌دار مهاجم در شرایط محدودیت غذایی مطرح شده است. این راهبرد می‌تواند امکان تداوم جمعیت را در دوره‌هایی که فراوانی طعمه‌های اصلی کاهش می‌یابد، افزایش دهد و یکی از عوامل مؤثر در بقای طولانی‌مدت این گونه در زیستگاه‌های جدید باشد. علاوه بر کاهش فراوانی گونه‌های غالب، ورود شانه‌دار مهاجم موجب تغییر در تنوع تاکسونومیک جوامع زئوپلانکتونی نیز شد. کاهش شدید برخی پاروپایان مانند *Eurytemora minor*، *Eurytemora grimmeri* و *Calanipeda aquaedulcis* پس از ورود این گونه گزارش شد. همچنین کاهش تنوع کلادوسرا از ۲۴ گونه ثبت‌شده پیش از ورود شانه‌دار به ثبت تنها یک گونه *Podon polyphemoides* طی سال‌های پس از تهاجم نشان‌دهنده تغییر عمیق ساختار جامعه زئوپلانکتونی است (Bagheri et al., 2012; Roohi et al., 2016). مطالعات مبتنی بر ایزوتوپ‌های پایدار کربن و نیتروژن در سایر اکوسیستم‌های دریایی نیز نشان داده‌اند که شانه‌دار مهاجم دارای جایگاه تغذیه‌ای نزدیک به مصرف‌کنندگان پلاژیک بومی است. برای مثال، در خلیج بر (Étang de Berre) در جنوب فرانسه، این گونه به عنوان شکارگر مؤثر جوامع زئوپلانکتونی، به‌ویژه مراحل لاروی سخت‌پوستان، شناخته شد (Marchessaux et al., 2021). همچنین در دریای وادن هلند، همپوشانی جایگاه تغذیه‌ای شانه‌دار مهاجم با برخی زئوپلانکتون‌خواران و ماهیان پلاژیک، احتمال رقابت غذایی بالقوه با گونه‌های بومی را نشان داد (Kellnreitner et al., 2013). اگرچه هم‌زمانی زمانی این تغییرات با افزایش جمعیت شانه‌دار مهاجم نقش احتمالی این گونه را برجسته می‌کند، اما تفکیک اثر مستقیم آن از سایر عوامل محیطی مانند تغییرات اقلیمی، تغییر رژیم غذایی، و نوسانات طبیعی جوامع پلانکتونی همچنان یک چالش پژوهشی مهم است.

پیامدهای حضور شانه‌دار مهاجم در سطوح بالاتر شبکه غذایی نیز مشاهده شده است. کاهش منابع غذایی ماهیان پلانکتون‌خوار، به‌ویژه کیلکاها، یکی از مهم‌ترین پیامدهای غیرمستقیم این تهاجم محسوب می‌شود. از آنجا که کیلکاها نقش واسطه‌ای مهمی در انتقال انرژی از جوامع زئوپلانکتونی به شکارچیان بزرگ‌تر دارند، تغییر در جمعیت آن‌ها می‌تواند اثرات آشاری بر سایر اجزای شبکه غذایی، از جمله ماهیان خاویاری، داشته باشد (Roohi et al., 2021). با این حال، کاهش ذخایر ماهیان تجاری دریای خزر یک فرآیند چندعاملی است و علاوه بر فشار ناشی از تغییرات شبکه غذایی مرتبط با شانه‌دار مهاجم، تحت تأثیر صید بیش از حد، تخریب زیستگاه‌های تولیدمثلی، تغییر رژیم رودخانه‌ای و تغییرات اقلیمی نیز قرار دارد. بنابراین، نقش شانه‌دار مهاجم باید به‌عنوان یکی از عوامل مهم تشدیدکننده، و نه تنها عامل ایجادکننده، در نظر گرفته شود. موفقیت شانه‌دار مهاجم در دریای خزر تا حد زیادی به انعطاف‌پذیری اکولوژیک آن مرتبط است. این گونه در مقایسه با بسیاری از گونه‌های بومی، دامنه تحمل محیطی گسترده‌ای دارد و قادر است در شرایط متغیر دما، شوری و دسترسی غذایی به بقای خود ادامه دهد. مطالعات بلندمدت نشان داده‌اند که جمعیت پایدار این گونه عمدتاً در خزر جنوبی شکل گرفته است؛ منطقه‌ای که شرایط دمایی و غذایی مطلوب‌تری دارد (Bagheri et al., 2006; Finenko et al., 2012). دما مهم‌ترین عامل تنظیم‌کننده چرخه زندگی این گونه محسوب می‌شود و پس از آن، میزان دسترسی به جوامع زئوپلانکتونی نقش تعیین‌کننده‌ای در کنترل اندازه جمعیت دارد (Roohi, 2009).

گسترش جغرافیایی شانه‌دار مهاجم از جنوب به سمت مناطق میانی و شمالی خزر نیز نشان‌دهنده توانایی بالای پراکنش این گونه است. انتقال توسط جریان‌های دریایی، به‌ویژه جریان‌های ساحلی و فرآیندهای مرتبط با انتقال اکمن، همراه با تغییرات فصلی دما، احتمالاً نقش مهمی در این گسترش داشته‌اند (Dumont et al., 2004; Shiganova et al., 2023). در مراحل اولیه تهاجم، خزر میانی و شمالی عمدتاً زیستگاه‌های فصلی محسوب می‌شدند، اما افزایش تعداد گزارش‌ها از این مناطق پس از سال ۲۰۱۰ نشان می‌دهد که دامنه تحمل محیطی و پراکنش این گونه در حال گسترش بوده است (Roohi et al., 2021, 2016). یکی از شواهد مهم انعطاف‌پذیری اکولوژیک شانه‌دار مهاجم، حضور آن در محدوده‌های شوری پایین‌تر نسبت به سال‌های اولیه تهاجم است. اگرچه در ابتدا تولیدمثل این گونه بیشتر در شوری‌های بالاتر مشاهده می‌شد، گزارش حضور آن در مناطق کم‌شورتر نشان‌دهنده توانایی سازگاری فیزیولوژیک یا افزایش انعطاف‌پذیری اکولوژیک آن است (Ghabooli et

(al., 2011). با این حال، برای اثبات سازگاری تکاملی نیاز به مطالعات ژنتیکی و آزمایش‌های چندنسلی وجود دارد. از نظر پراکنش عمقی، شانه‌دار مهاجم عمدتاً در لایه‌های بالایی ستون آب و نزدیک ترموکلاین فصلی فراوان‌تر است، اگرچه افراد بزرگ‌تر در برخی مناطق در اعماق بیشتر نیز مشاهده شده‌اند (Kideys et al., 2001; Roohi, 2022). حضور این گونه در عمق ۲۵ تا ۵۰ متری خزر میانی نیز نشان‌دهنده توانایی آن برای استفاده از زیستگاه‌های مختلف در ستون آب است (Shiganova et al., 2023). در مجموع، بیش از دو دهه پس از ورود شانه‌دار مهاجم، این گونه از یک مهاجم تازه‌وارد به یکی از مؤلفه‌های پایدار اکوسیستم دریای خزر تبدیل شده است. اثرات آن نه تنها از طریق کاهش جوامع زئوپلانکتونی، بلکه از طریق تغییر مسیر انتقال انرژی در شبکه غذایی آشکار شده است. با این حال، آینده پویایی جمعیت این گونه احتمالاً به تعامل میان تغییرات اقلیمی، نوسانات منابع غذایی، تغییرات هیدرولوژیک و ورود شکارگر طبیعی آن، یعنی شانه‌دار شکارگر وابسته خواهد بود.

تغییرات دهه‌ای جمعیت شانه‌دار و نقش تغییرات محیطی در تنظیم پویایی آن در دریای خزر

ما در دو مطالعه جداگانه که در سال‌های ۲۰۱۱ و ۲۰۲۱ در خصوص مقایسه جمعیتی شانه‌دار *M. leidyi* در جنوب دریای خزر و تاثیرات شاخصه‌های کیفی آب دریای خزر انجام دادیم، به بررسی توزیع فصلی، عمودی و مکانی، و همچنین تغییرات دهه‌ای (۲۰۱۱ تا ۲۰۲۱) این گونه در بخش جنوبی دریای خزر پرداختیم (Kheirabadi et al., 2026; Mahmoudi et al., 2020, 2014). دمای آب تفاوت‌های فصلی قابل توجهی را نشان داد، اما در ایستگاه‌های مختلف تغییرات چشمگیری وجود نداشت. بالاترین دما در تابستان و پایین‌ترین دماها در زمستان در هر دو دوره مورد مطالعه ثبت شد. علاوه بر این، دمای ثبت شده در سال ۲۰۲۱ به‌طور کلی بالاتر از دمای مشاهده شده در سال ۲۰۱۱ برای فصل‌های مشابه بود. بیشترین غلظت کلروفیل آ در سال ۲۰۱۱ در نکا و در سال ۲۰۲۱ در بابلسر اندازه‌گیری شد. غلظت کلروفیل آ در سال ۲۰۲۱ نسبت به سال ۲۰۱۱ پایین‌تر بود. در هر دو دوره، بالاترین غلظت کلروفیل آ در لایه‌های سطحی در طول بهار یافت شد، در حالی که کمترین میزان در لایه‌های آب عمیق در طول زمستان مشاهده گردید. مقادیر کدورت در بهار و پاییز در هر دو بازه زمانی، بیشتر از تابستان و زمستان بود. علاوه بر این، کدورت در لایه سطحی به‌طور مداوم در تمام فصول و مکان‌ها، بیشتر از لایه‌های میانی و عمیق بود. در سال ۲۰۱۱، نقش غالب دما، اکسیژن محلول و کلروفیل آ در تعیین پراکنش و فراوانی شانه‌دار *M. leidyi* برجسته بود، در حالی که در سال ۲۰۲۱، نقش غالب نیتريت و کدورت برجسته بود. همچنین مطالعه ما نشان داد تغییرات پراکنش و فراوانی شانه‌دار *M. leidyi* بیشتر در لایه‌های عمقی دریای خزر وجود دارد و تغییرات در سال‌های اخیر در خصوص تغییرات فصلی و منطقه‌ای مشاهده نشد. تغییرات جمعیتی شانه‌دار در مقیاس‌های فصلی، عمودی و مکانی و همچنین تغییرات دهه‌ای این گونه مورد بررسی قرار گرفت. این مطالعات امکان ارزیابی تغییرات بلندمدت جمعیت این شانه‌دار مهاجم و ارتباط آن با تغییرات شرایط محیطی دریای خزر را فراهم کردند. نتایج مقایسه‌ای نشان داد که اگرچه الگوی کلی تغییرات فصلی پارامترهای محیطی در طول دهه ثابت باقی مانده است، اما برخی تغییرات تدریجی در شرایط هیدروگرافی و کیفیت آب مشاهده می‌شود که می‌تواند بر پویایی جمعیت شانه‌دار اثرگذار باشد. دمای آب در هر دو دوره مطالعاتی الگوی فصلی مشخصی را نشان داد. با این حال، مقایسه بین دو دوره نشان داد که دمای آب در سال ۲۰۲۱ در فصل‌های مشابه نسبت به سال ۲۰۱۱ افزایش یافته است. این افزایش دما می‌تواند از طریق تأثیر بر نرخ رشد، تولیدمثل و طول دوره فعالیت زیستی شانه‌دار، شرایط مطلوب‌تری برای تداوم حضور این گونه در اکوسیستم خزر فراهم کند. تغییرات کلروفیل آ نیز نشان‌دهنده تفاوت‌هایی بین دو دوره بود. به‌طوری‌که غلظت کلروفیل آ در سال ۲۰۲۱ نسبت به سال ۲۰۱۱ کاهش یافت. با وجود این کاهش، الگوی فصلی تولید اولیه مشابه باقی ماند و بیشترین مقادیر کلروفیل آ در لایه‌های سطحی در فصل بهار مشاهده شد، در حالی که کمترین مقادیر در لایه‌های عمیق‌تر طی زمستان ثبت گردید. کاهش کلروفیل آ می‌تواند نشان‌دهنده تغییر در وضعیت تولید اولیه و در دسترس بودن منابع غذایی در سطوح پایین‌تر شبکه غذایی باشد. عاملی که ممکن است به‌طور غیرمستقیم بر پویایی جوامع زئوپلانکتونی و در نتیجه شانه‌دار تأثیر بگذارد. همچنین

بررسی شاخص‌های کیفی آب نشان داد که کدورت در هر دو دوره بیشتر در فصل‌های بهار و پاییز مشاهده شد و در لایه‌های سطحی به‌طور مداوم مقادیر بالاتری نسبت به لایه‌های میانی و عمیق داشت. با این حال، اهمیت نسبی عوامل محیطی کنترل‌کننده جمعیت شانه‌دار در طول دهه تغییر کرده است. در سال ۲۰۱۱، دما، اکسیژن محلول و کلروفیل *a* مهم‌ترین عوامل مرتبط با پراکنش و فراوانی این گونه بودند، در حالی که در سال ۲۰۲۱ نقش نیتريت و کدورت برجسته‌تر شد. این تغییر می‌تواند نشان‌دهنده تغییر در محدودکننده‌های اصلی شانه‌دار و پیچیده‌تر شدن روابط میان شرایط محیطی و پویایی این گونه در طول زمان باشد.

در مجموع، مقایسه داده‌های دو دهه اخیر نشان می‌دهد که جمعیت شانه‌دار در جنوب دریای خزر همچنان تحت تأثیر تعامل پیچیده‌ای میان تغییرات اقلیمی، شرایط فیزیکوشیمیایی آب و تغییرات منابع غذایی قرار دارد. اگرچه این گونه پس از ورود به خزر یک مرحله افزایش جمعیتی شدید را تجربه کرد، تغییرات اخیر نشان‌دهنده گذار از مرحله انفجار جمعیتی به مرحله‌ای از نوسانات پایدارتر است که احتمالاً تحت تأثیر تغییرات محیطی و ظهور تعاملات زیستی جدید قرار گرفته است.

حضور شانه‌دار شکارگر *Beroe ovata* در دریای خزر

پس از گذشت بیش از دو دهه از حضور و اثرگذاری شانه‌دار مهاجم *M. leidy* در دریای خزر، ورود شکارگر تخصصی آن، *Beroe ovata*، برای نخستین بار توسط نگارندگان در قالب دو مطالعه مستقل در سال ۲۰۱۹ در بخش جنوبی دریای خزر (Roohi, 2022)، و در اکتبر ۲۰۲۰ در بخش شمالی (آب‌های غربی خزر میانی/سواحل داغستان) گزارش شد (Vostokov et al., 2021)؛ مشاهده تراکم قابل توجهی از افراد جوان و مراحل لاروی در این دو منطقه، نشان‌دهنده استقرار موفق و توانایی تولیدمثل این گونه در محیط جدید است (Vostokov et al., 2021). مطالعات اخیر در جنوب غربی دریای خزر نشان داده‌اند که افزایش جمعیت شانه‌دار شکارچی از سال ۲۰۱۹ با کاهش معنی‌دار فراوانی شانه‌دار مهاجم و همزمان افزایش تنوع و فراوانی جوامع مزوژئوپلانکتونی همراه بوده است. این یافته‌ها نشان می‌دهد که ورود شانه‌دار شکارچی ممکن است موجب شکل‌گیری یک مکانیسم کنترل طبیعی برای جمعیت شانه‌دار مهاجم و بازسازی نسبی سطوح پایین‌تر شبکه غذایی در اکوسیستم خزر شده باشد (Bagheri et al., 2024).

پیشینه حضور شانه‌دار شکارگر در دریای سیاه و پیامدهای آن

ورود شانه‌دار شکارگر به دریای سیاه یکی از نمونه‌های شاخص کنترل زیستی یک گونه مهاجم دریایی محسوب می‌شود. پس از استقرار شانه‌دار مهاجم در اوایل دهه ۱۹۸۰، این گونه به‌سرعت در دریای سیاه گسترش یافت و با مصرف گسترده جوامع ژئوپلانکتونی، تخم و لارو ماهیان و ایجاد رقابت غذایی با ماهیان پلاژیک، تغییرات عمیقی در ساختار شبکه غذایی این اکوسیستم ایجاد کرد (Shiganova et al., 2019). افزایش شدید زیست‌توده شانه‌دار مهاجم در اواخر دهه ۱۹۸۰ و اوایل دهه ۱۹۹۰ موجب کاهش فراوانی جوامع ژئوپلانکتونی کلیدی، اختلال در انتقال انرژی در شبکه غذایی و کاهش ذخایر برخی ماهیان اقتصادی، به‌ویژه کیلکا، شد (Kideys and Moghim, 2003; Vostokov et al., 2001). در اواخر دهه ۱۹۹۰، شانه‌دار شکارگر وارد دریای سیاه شد و نخستین گزارش‌های حضور آن در سال ۱۹۹۷ از بخش شمال غربی این دریا ثبت شد (Shiganova et al., 2019). برخلاف شانه‌دار مهاجم، شانه‌دار شکارگر دارای رژیم غذایی تخصص‌یافته بوده و عمدتاً از سایر شانه‌داران، به‌ویژه شانه‌دار مهاجم، تغذیه می‌کند. توانایی مصرف مقادیر قابل توجهی از زیست‌توده شانه‌دار مهاجم و وابستگی مستقیم چرخه زندگی آن به فراوانی طعمه، موجب شد که پس از استقرار در دریای سیاه، فشار شکارگری قابل توجهی بر جمعیت شانه‌دار مهاجم وارد شود (Finenko et al., 2003). در سال‌های پس از استقرار شانه‌دار شکارگر، فراوانی و زیست‌توده شانه‌دار مهاجم در دریای سیاه به‌طور محسوسی کاهش یافت و از مقادیر بسیار بالای ثبت‌شده در اوایل دهه ۱۹۹۰ به سطوح پایین‌تر و پایدارتر رسید (Finenko et al., 2003; Shiganova et al., 2019). هم‌زمان، افزایش نسبی زیست‌توده جوامع ژئوپلانکتونی و بهبود شرایط تغذیه‌ای برای برخی ماهیان پلاژیک مشاهده شد، که نشان‌دهنده نقش مهم شانه‌دار شکارگر در تعدیل اثرات اکولوژیکی ناشی از تهاجم بود (Finenko et al., 2003). با این حال، بازگشت کامل

اکوسیستم دریای سیاه به شرایط پیش از ورود شانه‌دار مهاجم رخ نداد، زیرا تغییرات ایجادشده در ساختار شبکه غذایی و سایر عوامل محیطی همچنان بر پویایی اکوسیستم اثرگذار بودند. تجربه دریای سیاه نشان داد که شانه‌دار شکارگر می‌تواند به‌عنوان یک عامل تنظیم‌کننده طبیعی، شدت طغیان‌های جمعیتی شانه‌دار مهاجم را کاهش دهد، اما قادر به حذف کامل آن از اکوسیستم نیست. در واقع، برهم‌کنش میان این دو گونه موجب شکل‌گیری یک تعادل پویا در شبکه غذایی شد. به‌گونه‌ای که افزایش جمعیت شانه‌دار مهاجم منابع غذایی بیشتری برای رشد شانه‌دار شکارگر فراهم کرده و افزایش جمعیت شکارگر متعاقباً موجب محدود شدن جمعیت طعمه می‌شود (Finenko et al., 2003). این تجربه برای دریای خزر اهمیت ویژه‌ای دارد، زیرا شباهت‌های اکولوژیکی میان دو اکوسیستم، امکان ایفای نقش مشابه شانه‌دار شکارگر در کنترل جمعیت شانه‌دار مهاجم را مطرح می‌کند. با این حال، تفاوت در ویژگی‌های هیدرولوژیکی، تنوع زیستی، شرایط اقلیمی و ساختار شبکه غذایی دریای خزر ممکن است بر میزان موفقیت این کنترل زیستی تأثیر بگذارد. بنابراین، پایش بلندمدت پراکنش، فراوانی و روابط تغذیه‌ای شانه‌دار شکارگر و شانه‌دار مهاجم در دریای خزر برای ارزیابی نقش واقعی آن در آینده این اکوسیستم ضروری است.

چالش‌های پیش‌رو و اولویت‌های پژوهشی

چشم‌انداز آینده حضور شانه‌دار در دریای خزر به احتمال زیاد نه تحت تأثیر یک عامل منفرد، بلکه در نتیجه برهم‌کنش تغییرات اقلیمی و سازوکارهای نوظهور کنترل زیستی شکل خواهد گرفت. یکی از مهم‌ترین موضوعات آینده، بررسی پیامدهای افت تراز آب دریای خزر است. کاهش سطح آب می‌تواند الگوی گردش آب، ویژگی‌های مناطق ساحلی و توزیع منابع غذایی را تغییر دهد و در نتیجه بر محل استقرار، زمان ظهور و شدت افزایش جمعیت این شانه‌دار اثر بگذارد. با وجود اهمیت این موضوع، تاکنون ارتباط میان افت تراز آب و پویایی جمعیت شانه‌دار به‌طور جامع بررسی نشده است. از سوی دیگر، گرم شدن آب دریای خزر احتمالاً شرایط مناسب‌تری برای فعالیت این گونه فراهم خواهد کرد. افزایش دمای آب می‌تواند دوره رشد و تولیدمثل را طولانی‌تر کرده و امکان گسترش آن را در بخش‌های بیشتری از دریای خزر فراهم سازد. در مقابل، تغییر زمان اوج تولید اولیه و تغییر در ترکیب جوامع پلانکتونی ممکن است الگوهای تغذیه و موفقیت جمعیتی این گونه را نیز دگرگون کند. بررسی این سناریوها با استفاده از مدل‌های اقلیمی، یکی از نیازهای اصلی پژوهش‌های آینده است. در کنار گرمایش، تغییرات شیمیایی آب نیز می‌تواند بر اکوسیستم خزر و به‌صورت غیرمستقیم بر شانه‌دار اثر بگذارد. اگرچه اطلاعات موجود نشان می‌دهد این گروه نسبت به بسیاری از جانوران دریایی حساسیت کمتری به کاهش اسیدیته دارد، اما تغییر در ساختار جامعه پلانکتونی و کیفیت منابع غذایی می‌تواند رشد و بقای آن را تحت تأثیر قرار دهد. پیشرفت فناوری‌های مولکولی نیز فرصت‌های تازه‌ای برای پایش گونه‌های مهاجم ایجاد کرده است. در این میان، DNA محیطی (eDNA) یکی از کارآمدترین روش‌های نوین محسوب می‌شود. در این روش، حضور گونه از طریق بقایای eDNA آزادشده در آب شناسایی می‌شود و بنابراین نیازی به مشاهده مستقیم یا صید نمونه نیست. این ویژگی امکان تشخیص حضور شانه‌دار را در تراکم‌های بسیار پایین فراهم می‌کند و حتی می‌تواند برای بررسی روند کاهش یا افزایش جمعیت پس از استقرار شانه‌دار شکارگر مورد استفاده قرار گیرد. در سال‌های اخیر، مدل‌های پیش‌بینی و روش‌های هوش مصنوعی نیز به‌طور گسترده در مطالعات گونه‌های مهاجم به کار گرفته شده‌اند. استفاده هم‌زمان از داده‌های هواشناسی، اقیانوس‌شناسی، تصاویر ماهواره‌ای، اطلاعات eDNA و داده‌های بلندمدت جمعیتی می‌تواند مدل‌هایی ایجاد کند که زمان و محل وقوع شکوفایی‌های جمعیتی را با دقت بیشتری پیش‌بینی کنند. چنین سامانه‌هایی می‌توانند ابزار مؤثری برای مدیریت اکوسیستم و کاهش پیامدهای تهاجم این گونه در دریای خزر باشند. در مجموع، آینده شانه‌دار در دریای خزر احتمالاً نه با حذف کامل این گونه و نه با تداوم طغیان‌های دائمی آن، بلکه با تغییر در شدت و الگوی اثرات بوم‌شناختی آن مشخص خواهد شد. از این‌رو، پاسخ اکوسیستم دریای خزر به توازن میان عوامل تقویت‌کننده موفقیت تهاجم، از جمله گرمایش اقلیم و کاهش تراز آب، و عوامل تنظیم‌کننده‌ای مانند حضور شانه‌دار شکارگر وابسته خواهد بود. در چنین شرایطی، رویکردهای مبتنی بر یک گونه به‌تنهایی برای پیش‌بینی آینده کافی نخواهند بود و لازم است پایش‌های بلندمدت زیستی با پیش‌بینی‌های اقلیمی،

مدل سازی هیدرولوژیکی و تحلیل شبکه های غذایی تلفیق شوند. توسعه چنین چارچوبی می تواند در شناسایی نقاط آستانه بوم شناختی، بهبود پیش بینی روند تهاجم و طراحی راهبردهای مدیریتی سازگار برای حفاظت از اکوسیستم منحصربه فرد دریای خزر نقش اساسی ایفا کند.

تشکر و قدردانی

این پژوهش با حمایت مالی بنیاد ملی علم ایران (شماره طرح: ۹۹۰۰۳۱۰۳) و طرح دولتی پژوهشی روسیه (شماره طرح: FMWE-2024-0018) انجام شده است که از حمایت های مذکور صمیمانه قدردانی می شود.

This study was funded by the Iran National Science Foundation (INSF; Grant No. 99003103) and the Russian State Assignment (Project No. FMWE-2024-0018), which are gratefully acknowledged.

تأییدیه اخلاقی

موردی توسط نویسندگان گزارش نشده است.

تعارض منافع

نویسندگان اعلام می دارند که هیچ گونه تعارض منافی در ارتباط با این پژوهش وجود ندارد.

منابع

- Antajan E, Bastian T, Raud T, Brylinski JM, Hoffman S, Breton G, Cornille V, Delegrange A, Vincent D. 2014. The invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 along the English Channel and the North Sea French coasts: Another introduction pathway in northern European waters?. Aquatic Invasions. 9(2). 167–173. <https://doi.org/10.3391/ai.2014.9.2.05>
- Bagheri S, Niermann U, Sabkara J, Mirzajani A, Babaei H. 2012. State of *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata) and mesozooplankton in Iranian waters of the Caspian Sea during 2008 in comparison with previous surveys. Iranian Journal of Fisheries Sciences. 11(4). 732–754. <https://doi.org/http://jifro.ir/article-1-734-fa.html>
- Bagheri S, Sabkara J, Kideys AE. 2024. Effect of non-native ctenophore *Beroe ovata* on invader *Mnemiopsis leidyi* and mesozooplankton in the south-western Caspian Sea. Inland Water Biology. 17(6). 1022–1039. <https://doi.org/10.1134/S1995082923600321>
- Barazandeh M, Abtahi B, Javanshir A, Esmaeli Sari A, Khodabandeh S. 2001. Comparison of sensitivity to oil pollution in two Caspian Sea zooplankton; *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) and *Acartia clausi* (Crustacea). The Fourth International Iran & Russia Conference. 1407–1413.
- Bilio M, Niermann U. 2004. Is the comb jelly really to blame for it all? *Mnemiopsis leidyi* and the ecological concerns about the Caspian Sea. Marine Ecology Progress Series. 269. 173–183.
- Bolte REN, Sparwel M, Moss AG, Reusch TBH. 2010. Microsatellites reveal origin and genetic diversity of Eurasian invasions by one of the world's most notorious marine invaders, *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora). Molecular Ecology. 19(13). 2690–2699. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04701.x>
- Cordeiro M, Costello JH, Gemmell BJ, Sutherland KR, Colin SP. 2022. Oceanic lobate ctenophores possess feeding mechanisms similar to those of the impactful coastal species *Mnemiopsis leidyi*. Limnology and Oceanography. 67(12). 2706–2717. <https://doi.org/10.1002/lno.12232>
- Costello JH, Bayha KM, Mianzan HW, Shiganova TA, Purcell JE. 2012. Transitions of *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata) from a native to an exotic species: a review. Hydrobiologia. 690(1). 21–46. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1037-9>
- Dumont HJ. 1998. The Caspian lake: History, biota, structure, and function. Limnology and

- Oceanography. 43(1). 44–52. <https://doi.org/10.4319/lo.1998.43.1.0044>
- Dumont HJ, Shiganova TA, Niermann U. 2004. Aquatic invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean seas: the ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe* in the Ponto-Caspian and other aquatic invasions. p. 304. <https://DOI: 10.1007/1-4020-2152-6>
- Edgar A, Mitchell DG, Martindale MQ. 2021. Whole-body regeneration in the lobate ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. Genes. 12(6). 867. <https://doi.org/10.3390/genes12060867>
- Esmaeili Sari A, Khodabandeh S, Abtahi B, Seyfabadi J, Ershad H. 1999. Report of the first observation of ctenophores in the Caspian Sea. Journal of Environmental Science and Technology. 3. 63–68. <https://civilica.com/doc/1316190/>
- Finenko GA, Kideys AE, Anninsky BE, Shiganova TA, Roohi A, Tabari MR, Rostami H, Bagheri S. 2006. Invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea: feeding, respiration, reproduction and predatory impact on the zooplankton community. Marine Ecology Progress Series. 314. 171–185. <https://publications.jrc.ec.europa.eu/repository/handle/JRC34067>
- Finenko GA, Romanova ZA, Abolmasova GI, Anninsky BE, Svetlichny LS, Hubareva ES, Bat L, Kideys AE, 2003. Population dynamics, ingestion, growth and reproduction rates of the invader *Beroe ovata* and its impact on plankton community in Sevastopol Bay, the Black Sea. Journal of Plankton Research. 25(5). 539–549. <https://doi.org/10.1093/plankt/25.5.539>
- Freeman G, Reynolds GT. 1973. The development of bioluminescence in the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. Developmental Biology. 31(1). 61–100. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0012-1606\(73\)90321-7](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0012-1606(73)90321-7)
- Ghabooli S, Shiganova TA, Zhan A, Cristescu ME, Egtesadi-Araghi P, MacIsaac HJ. 2011. Multiple introductions and invasion pathways for the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Eurasia. Biological Invasions. 13. 679–690. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9859-8>
- Jaspars C. 2012. Ecology of gelatinous plankton: With emphasis on feeding interactions, distribution pattern and reproduction biology of *Mnemiopsis leidyi* in the Baltic Sea. DTU Aquatic. P. 130.
- Kellnreitner F, Pockberger M, Asmus R, Asmus H. 2013. Feeding interactions between the introduced ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and juvenile herring *Clupea harengus* in the Wadden Sea. Biological Invasions. 15(4). 871–884. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0336-4>
- Kheirabadi N, Shojaei MG, Abtahi B, Mahmoudi N, Vostokov S, Roohi A. 2026. *Mnemiopsis leidyi* community structure in the southern Caspian Sea: Decadal changes. Russian Journal of Biological Invasions (Under Publication).
- Kideys A, Moghim M. 2003. Distribution of the alien ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea in August 2001. Marine Biology. 142(1). 163–171.
- Kideys AE, Ghasemi S, Ghninejad D, Roohi A, Bagheri S. 2001. Strategy for combating *Mnemiopsis* in the Caspian waters of Iran. A report prepared for the Caspian Environment Programme. P. 14.
- Kideys AE, Roohi A, Eker-Develi E, M'elin F, Doug B. 2008. Increased chlorophyll levels in the southern Caspian Sea following an invasion of jellyfish. Research Letters in Ecology. 2008(2). <https://doi.org/10.1155/2008/185642>
- Kideys AE, Shiganova TA. 2001. Methodology for the *Mnemiopsis* monitoring in the Caspian Sea. The Caspian Environment Program, Baku, Azerbaijan
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, Poorter MD. 2000. 100 of the world's worst invasive alien species, a selection from the global invasive species database. The Invasive Species Specialist Group (ISSG), a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN). 12pp.
- Mahmoudi N, Ahmadi MR, Babanezhad M, Seyfabadi J. 2014. Environmental variables and their interaction effects on chlorophyll-a in coastal waters of the southern Caspian Sea : Assessment by multiple regression grey models. Aquatic Ecology. 48. 351–365. <https://doi.org/10.1007/s10452-014-9489-9>

- Mahmoudi N, Babanezhad M, Seyfabadi J, Reza M. 2020. Spatiotemporal relationships between life stages of the invasive ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*, and environmental parameters in the southern Caspian Sea. *Journal of Great Lakes Research*. 46(5). 1262–1276. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2020.07.020>
- Marchessaux G, Belloni B. 2021. Expansion of *Mnemiopsis leidyi* in the French Mediterranean lagoons along the Gulf of Lion. *Journal of Sea Research*. 168. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2021.101995>
- Marchessaux G, Harmelin-Vivien M, Ourgaud M, Bănaru D, Guilloux L, Belloni B, Lebreton B, Guillou, G, Thibault D. 2021. First overview on trophic relationships of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in a Mediterranean coastal lagoon (Berre Lagoon, France): benthic–pelagic coupling evidenced by carbon and nitrogen stable isotope composition. *Regional Studies in Marine Science*. 41. 101570. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101570>
- Mavrič B. 2025. Feeding habits of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Gulf of Trieste (Adriatic Sea). 17. 1–12.
- Mavrič B, Ivajnsič D, Lučić D, Malej A, Lipej L. 2025. Feeding habits of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Gulf of Trieste (Adriatic Sea). *Water*. 17(4). <https://doi.org/10.3390/w17040470>
- Mazlum RE, Seyhan K. 2007. Gastric emptying, clearance rate, feeding periodicity and food consumption of the Black Sea jellyfish, *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz). *Indian Journal of Marine Sciences*. 36(1). 59–64.
- Pereladov MV. 1988. Some observations for biota of Sudak Bay of the Black Sea, in: The Third All-Russian Conference on Marine Biology. Naukova Dumka.
- Purcell JE. 2005. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: A review. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 85(3). 461–476. <https://doi.org/10.1017/S0025315405011409>
- Purcell JE, Shiganova TA, Decker MB, Houde ED. 2001. The ctenophore *Mnemiopsis* in native and exotic habitats: U.S. estuaries versus the Black Sea basin. *Hydrobiologia*. 451. 145–176. <https://doi.org/10.1023/A:1011826618539>
- Rapoza R, Novak D, Costello JH. 2005. Life-stage dependent, in situ dietary patterns of the lobate ctenophore *Mnemiopsis leidyi* Agassiz 1865. *Journal of Plankton Research*. 27(9). 951–956. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi065>
- Reeve MR, Syms MA, Kremer P. 1989. 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*. 11(3). 535–552. <https://doi.org/10.1093/plankt/11.3.535>
- Roohi A. 2009. Population dynamics and effects of the invasive species ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Southern Caspian Sea. University Sains Malaysia.
- Roohi A, Fazli H, Ganjian A, Eker-Develi E. 2010. Changes in biodiversity of phytoplankton, zooplankton, fishes and macrobenthos in the southern Caspian Sea after the invasion of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Biological Invasions*. 12(7). 2343–2361. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9648-4>
- Roohi A, Kideys AE, Naderi Jolodar M, Afraei Bandpei M, Mokarami Rostami A. 2021. Long-term changes in gelatinous zooplankton, mesozooplankton and kilka fish in the southern Caspian Sea: Environmental controls and trophic webs interactions. *Journal of Oceanography and Marine Science*. 12(1). 1–9. <https://doi.org/https://doi.org/10.5897/joms2020.0159>
- Roohi A, Pourgholam R, Khenari AG, Kideys AE, Sajjadi A, Kalantari RA. 2013. Factors influencing the invasion of the alien ctenophore *Mnemiopsis leidyi* development in the southern Caspian Sea. *Ecopersia*. 1(3). 299–313.
- Roohi A, Rowshantabari M, Naderi Jolodar M, Sajjadi A. 2016. The effect of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata) on the population density and species composition of mesoplankton in inshore waters of the Caspian Sea. *Ecology and Evolutionary Biology*. 1(2). 29–34.

- <https://doi.org/10.11648/j.eeb.20160102.14>
- Roohi H. 2022. First record of the non-native species *Beroe ovata* Mayer 1912 (Ctenophora: Nuda) in the Caspian Sea. Iranian Journal of Fisheries Sciences. 21(5). 1335–1342. <https://doi.org/10.22092/ijfs.2022.128162>
- Salihoglu B, Fach BA, Oguz T. 2011. Control mechanisms on the ctenophore *Mnemiopsis* population dynamics: A modeling study. Journal of Marine Systems. 87(1). 55–65. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2011.03.001>
- Seebens H, Briski E, Ghabooli S, Shiganova T, Macisaac HJ, Blasius B. 2019. Non-native species spread in a complex network: the interaction of global transport and local population dynamics determines invasion success. Proceedings of the Royal Society B. 286. 20190036. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2019.0036>
- Shiganova TA, Dumont HJ, Sokolsky AF, Kamakin AM. 2004. Population dynamics of *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea, and effects on the Caspian ecosystem. pp. 71–111. https://doi.org/10.1007/1-4020-2152-6_3
- Shiganova TA, Kamakin AM, Pautova LA, Kazmin AS, Roohi A, Dumont HJ. 2023. Chapter Two - An impact of non-native species invasions on the Caspian Sea biota, in: Sheppard, C. (Ed.), Advances in Marine Biology. Academic Press, pp. 69–157. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/bs.amb.2023.01.002>
- Shiganova TA, Kamakin AM, Zhukova OP, Ushivtsev VB, Dulimov AB, Musaeva EI. 2015. The invader into the Caspian Sea ctenophore *Mnemiopsis* and its initial effect on the pelagic ecosystem. Marine Biology. 41(4). 542–549.
- Shiganova TA, Mirzoyan ZA, Studenikina EA, Volovik SP, Siokou-Frangou I, Zervoudaki S, Christou ED, Skitra AY, Dumont H. 2001. Population development of the invader ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea and in other seas of the Mediterranean basin. Marine Biology. 139(1). 431–445. <https://doi.org/10.1007/s002270100554>
- Shiganova TA, Sommer U, Javidpour J, Molinero JC, Malej A, Kazmin AS, Isinibilir M, Christou E, Frangou IS, Marambio M, Fuentes V, Mirsoyan ZA, Gülsahin N, Lombard F, Lilley MKS, Angel DL, Galil BS, Bonnet D, Delpy F, Shiganova TA, Sommer U, Javidpour J, Molinero JC, Malej A, Kazmin AS, Isinibilir M, Christou E, Frangou IS, Marambio M, Fuentes V, Mirsoyan ZA. 2019. Patterns of invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* distribution and variability in different recipient environments of the Eurasian seas: A review. Marine Environmental Research. 152. 104791. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.104791>
- Stolberg F, Borysova O, Mitrofanov I, Barannik V, Eghtesadi P. 2003. Caspian Sea, GIWA Regional Assessment 23. Global International Waters Assessment (GIWA).
- Sullivan LJ, Gifford DJ. 2004. Diet of the larval ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz (Ctenophora, Lobata). Journal of Plankton Research. 26(4). 417–431. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbh033>
- Van Ginderdeuren K, Hostens K, Hoffman S, Vansteenbrugge L, Soenen K, De Blauwe H, Robbens J, Vincx M. 2012. Distribution of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Belgian part of the North Sea. Aquatic Invasions 7(2). 163–169. <https://doi.org/10.3391/ai.2012.7.2.002>
- van Walraven L, van Looijengoed W, Sarina Jung A, Langenberg VT, van der Veer HW. 2018. Temporally varying isotopic niche overlap of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* with other zooplanktivores in the western Dutch Wadden Sea. bioRxiv. <https://doi.org/10.1101/402602>
- Vansteenbrugge L, Hostens K, Vanhove B, De Backer A, De Clippele L, De Troch M, 2016. Trophic ecology of *Mnemiopsis leidyi* in the southern North Sea: a biomarker approach. Marine Biology. 163(2). 1–17. <https://doi.org/10.1007/s00227-015-2800-z>
- Verwimp C, Vansteenbrugge L, Derycke S, Kerkhove T, Muylle H, Honnay O, Ruttink T, Roldán-Ruiz I,

-
- Hostens K, 2020. Population genomic structure of the gelatinous zooplankton species *Mnemiopsis leidyi* in its nonindigenous range in the North Sea. *Ecology and Evolution*. 10(1). 11–25. <https://doi.org/10.1002/ece3.5468>
- Vinogradov M, Shuskina E, Musayeva E, Sorokin P. 1989. A newly acclimated species in the Black Sea: the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata). *Oceanology*. 29. 220–224.
- Vostokov S, Arashkevich E, Dritz AV, Lukashev YF. 2001. Ecological and physiological characteristics of the ctenophore *Beroe ovata* in the coastal waters of the Black Sea: Abundance, biomass, size distribution, behavior, feeding, and metabolism. *Oceanology*. 41. 105–110.
- Vostokov SV, Gadzhiev AA, Vostokova AS, Rabazanov NI. 2021. The ctenophore *Beroe cf. ovata* in the Caspian Sea. The beginning of a new stage in the evolution of the Caspian ecosystem?. *Ecology of Animals. South of Russia: ecology, development*. 15(4). 21–35.
- Waggett R, Costello JH. 1999. Capture mechanisms used by the lobate ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*, preying on the copepod *Acartia tonsa*. *Journal of Plankton Research*. 21(11). 2037–2052. <https://doi.org/10.1093/plankt/21.11.2037>