بررسی ویژگی‌های زیست‌شناختی شانه‌دار مهاجم (*Mnemiopsis leidyi*) و تاثیرات آن بر جامعه زئوپلانکتون و صید کیلکا ماهیان در سواحل ایرانی دریای خزر

علیرضا رادخواه[1*]، سهیل ایگدری[1]، هادی پورباقر[1]، علی معزی[1] و اسماعیل صادقی نژادماسوله[2]

[1] **ایران، کرج، دانشگاه تهران، دانشکده منابع طبیعی، گروه شیلات.**

[2] **ایران، بندرانزلی، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، موسسه تحقیقات علوم شیلاتی کشور، پژوهشکده آبزی‌پروری آب‌های داخلی.**

تاریخ دریافت: ۱۴۰۲/۰۶/۰۱ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۰۹/۱۱

چکیده

پژوهش حاضر به‌منظور بررسی ویژگی‌های زیست شناختی شانه‌دار مهاجم (*Mnemiopsis leidyi*) و تاثیرات آن روی ذخایر آبزیان دریای خزر از قبیل جامعه زئوپلانکتون و کیلکا ماهیان اجرا گردید. در این مطالعه، استراتژی‌های اساسی برای کنترل جمعیت و جلوگیری از انتشار بیشتر شانه‌دار مهاجم در دریای خزر نیز مورد بررسی قرار گرفت. بررسی روند تغییرات زیتوده زئوپلانکتون‌ها و شانه‌دار مهاجم نشان داد که تا قبل از تهاجم شانه‌دار مهاجم به دریای خزر، بخش قابل ملاحظه‌ای از زیتوده زئوپلانکتون‌ها را گونه کلیدی *Eurytemora* sp. به خود اختصاص داده بود که متاسفانه با ورود شانه‌دار مهاجم به دریای خزر در طی سال‌های بعد کاهش محسوسی داشت. علاوه بر این، میزان زیتوده سایر گروه‌های زئوپلانکتونی شامل لارو دوکفه‌ای‌ها و کلادوسرا نیز در سال‌های پس از معرفی شانه‌دار مهاجم به دریای خزر تغییرات قابل توجهی داشت، به‌طوری‌که در برخی سال‌ها، میزان زیتوده آن‌ها به مقدار بسیار ناچیزی تقلیل یافت. بررسی اثرات شانه‌دار مهاجم (*M. leidyi*) بر ساختار صید ماهیان در سواحل ایرانی دریای خزر نشان داد که بیشتر دو گونه اصلی از کیلکا ماهیان شامل آنچوی (*Clupeonella engrauliformis*) و کیلکای چشم‌دُرشت (*C. grimmi*) تحت تاثیر دوره‌های استقرار، انتشار و سازگاری شانه‌دار مهاجم (*M. leidyi*) در دریای خزر حذف شدند. در این پژوهش، بررسی استراتژی‌های اساسی برای کنترل جمعیت شانه‌دار مهاجم نشان داد که استفاده از روش‌های زیستی بهترین رویکرد در این زمینه می‌باشد. با توجه به تجربیات مثبتی که گونه دیگری از شانه‌داران به‌نام *Beroe ovata* روی کنترل جمعیت *M. leidyi* در دریای سیاه نشان داد، می‌توان با معرفی محتاطانه این گونه به دریای خزر، اثرات منفی ناشی از حضور شانه‌دار مهاجم را کاهش داد. با توجه به اطلاعات ارائه شده لازم است که مدیران شیلاتی و سیاست‌گذاران محیط‌زیست کشور نسبت به اتخاذ تصمیم‌ها و برنامه‌های ضروری به‌منظور کنترل زیستی شانه‌دار مهاجم (*M. leidyi*) و جلوگیری از اثرات منفی بوم-شناختی، محیط‌زیستی و اقتصادی آن در دریای خزر اقدام نمایند.

واژگان کلیدی: شانه‌دار مهاجم، دریای خزر، کیلکا ماهیان، جامعه زئوپلانکتون، کنترل زیستی

* نویسنده مسئول، پست الکترونیکی: alirezaradkhah@ut.ac.ir

مقدمه

تهاجمات زیستی به‌عنوان یکی از بزرگترین تهدیدها برای تنوع زیستی جوامع بومی در اکوسیستم‌های خشکی، آب شیرین و دریایی محسوب می‌شود (Pyšek *et al.*, 2020). گونه‌های بیگانه و مهاجم (IAS) (Invasive alien species) شامل هر گونه غیربومی هستند که وقتی به‌طور تصادفی یا عمدی به یک محیط جدید معرفی شوند، می‌توانند تاثیرات منفی از خود برجای بگذارند (رادخواه و همکاران، ۱۴۰۱). به‌طور ویژه، گونه‌های بیگانه و مهاجم به‌دلیل تأثیراتی که بر تنوع زیستی و خدمات اکوسیستم اعمال می‌کنند؛ به‌عنوان یکی از محرک‌های کلیدی تغییرات محیطی شناخته می-شوند (Radkhah *et al.*, 2016a). بر طبق نظر پژوهشگران، در محیط‌های دریایی، مدیریت گونه‌های بیگانه و مهاجم به‌دلیل دشواری در شناسایی، کنترل و در نهایت، از بین بردن آن‌ها چالش‌برانگیز است (Radkhah and Eagderi, 2020a; Piccardi *et al.*, 2024).

امروزه گونه‌های مهاجم و بیگانه به طور فزاینده‌ای بدون کمک مستقیم انسان از یک منطقه به منطقه دیگر معرفی می‌شوند (Radkhah and Eagderi, 2020b). این گونه‌ها در

مناطق جدید، جمعیت خود را تشکیل می‌دهند و سپس، به‌مرور زمان گسترش می‌یابند (Hulme *et al*., 2009; Hulme, 2020). امروزه شتاب معرفی و تهاجم گونه های بیگانه افزایش یافته است. ارزیابی تنوع زیستی در سطح جهانی نشان می‌دهد که تعداد گونه‌های بیگانه و مهاجم (IAS) در هر کشور، از سال ۱۹۷۰ حدود ۷۰ درصد افزایش یافته است (Brondizio *et al*., 2019). تعداد، سرعت و حجم تهاجمات زیستی توسط عوامل مستقیم و غیرمستقیم شکل می‌گیرد. محرک های مستقیم تهاجم می‌توانند هم طبیعی و هم انسانی باشند و مستقیماً بر فیزیولوژی، رفتار و یا جمعیت‌شناسی گونه‌ها تأثیر بگذارند (Radkhah *et al*., 2017). از جمله بهترین محرک‌های مستقیم مطالعه شده می‌توان به تغییرات اقلیمی، تغییر کاربری اراضی، آلودگی و اثر تسهیل‌کننده سایر گونه‌های بیگانه اشاره نمود (Pyšek *et al*., 2020).

دریای خزر به‌دلیل غنی بودن از زیستگاه‌ها و تنوع بی‌نظیر موجودات زنده در سراسر جهان به‌عنوان یک کانون تنوع زیستی ارزشمند به‌شمار می‌آید (Radkhah *et al*., 2016b). در طول دهه‌های گذشته، این دریای محصور به‌دلیل افزایش فشار ماهیگیری، شهرنشینی در مناطق ساحلی، آلودگی، تخریب زیستگاه، فرسایش سواحل و ترافیک دریایی دچار تخریب زیست‌محیطی شده است (Nasrollahzadeh, 2010; Nejat *et al*., 2018). یک تهدید دیگر برای تنوع زیستی دریای خزر، ورود فزاینده گونه‌های غیربومی از سایر نقاط جهان به‌واسطه آب توازن کشتی‌ها است. شانه‌دار مهاجم (*Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865) یکی از گونه‌های غیربومی و مهاجم متعلق به شاخه شانه‌داران (Phylum: Ctenophora) می‌باشد که اولین بار در پاییز ۱۹۹۹ در دریای خزر مشاهده شد (CABI, 2023). بسیاری از زیست‌شناسان و پژوهشگران اظهار داشتند که این گونه احتمالاً همراه با آب‌های توازن نفتکش‌ها و کشتی‌ها به حوضه دریای خزر معرفی شده است. شانه‌دار مهاجم بومی سواحل اقیانوس اطلس آمریکای شمالی و جنوبی می‌باشد ولی به‌عنوان یک گونه مهاجم در مناطق اروپا و غرب آسیا شناخته شده است (Hansson, 2006; Shiganova *et al*., 2019). این گونه می‌تواند گسترده وسیعی از شرایط شوری و دما را تحمل نماید. شانه‌دار *M. leidyi* قادر به رشد و تولیدمثل بسیار بالاست، به‌طوری‌که پس از ورود این گونه به یک زیستگاه جدید، جمعیت آن به‌طور فزاینده‌ای توسعه یافته و در مدت زمان کوتاهی، امکان سازگاری پیدا می‌کند. شانه‌دار مهاجم یک شکارچی سیری‌ناپذیر و پلانکتون‌خوار می‌باشد، البته گاهی اوقات از فیتوپلانکتون‌ها نیز تغذیه می‌کند (Haraldsson *et al*., 2013). منابع غذایی این گونه تحت تاثیر فصل‌های مختلف سال و همچنین، ساعات مختلف شبانه‌روز متفاوت است. افراد کوچک شانه‌دار اغلب از گونه‌های کلادوسرا تغذیه می‌کنند، در حالی‌که رژیم غذایی افراد بزرگتر را بیشتر پاروپایان تشکیل می‌دهند (Piccardi *et al*., 2024). با این حال، شانه‌دار مهاجم از لارو ماهیان و همچنین، سایر بی‌مهرگان نیز تغذیه می‌نماید (غفارزاده و هُنربخش، ۱۳۸۶). شانه‌دار مهاجم به‌دلیل برخورداری از ویژگی‌های خاصی از جمله رشد و تولیدمثل بالا، تحمل طیف وسیعی از شرایط محیطی و طیف تغذیه‌ای گسترده به یک گونه مهاجم در بسیاری از اکوسیستم‌های آبی سراسر جهان تبدیل شده است (Seebens *et al*., 2019). با ورود شانه‌دار مهاجم به دریای خزر، جمعیت این گونه در طی سال‌های مختلف رشد قابل توجهی داشته است. افزایش جمعیت این گونه در دریای خزر می‌تواند زمینه‌ساز خطرات مختلف اکولوژیکی باشد. با توجه به این موضوع، بررسی ویژگی‌های زیست‌شناختی و تاثیرات منفی ناشی از معرفی شانه‌دار مهاجم به دریای خزر به‌عنوان یکی از اولویت‌های تحقیقاتی در عصر حاضر به‌شمار می‌رود.

با توجه به آنچه بیان شد، پژوهش حاضر با هدف بررسی ویژگی‌های زیست‌شناختی شانه‌دار مهاجم (شامل: تغذیه، تولیدمثل، پراکنش و دشمنان طبیعی) و تاثیرات آن روی ذخایر آبزیان دریای خزر شامل جامعه زئوپلانکتون‌ها و کیلکا ماهیان انجام شده است. در این مطالعه سعی شده است که راهکارهای اساسی برای کنترل جمعیت و جلوگیری از انتشار بیشتر شانه‌دار مهاجم در دریای خزر نیز ارائه گردد.

ویژگی‌های زیست‌شناختی

محدوده بومی شانه‌دار مهاجم (شکل ۱) شامل سواحل اقیانوس اطلس در آمریکای شمالی و جنوبی می‌باشد (Shiganova, 2009). این گونه می‌تواند در طیف وسیعی از شرایط شوری و دمایی زیست نماید. شانه‌دار مهاجم یک گونه چندشکلی با تحمل محیطی وسیع و تنوع فنوتیپی بالا

است (Badreddine *et al*., 2020). در مناطق بومی، فراوانی این گونه در هنگام ازدیاد طعمه (فراوانی زئوپلانکتون) و در شرایط بهینه شوری و دمایی به تعداد بالایی می‌رسد. *M. leidyi* یک جانور هرمافرودیت (دوجنسی) است که قابلیت خودباروری دارد (Pang and Martindale, 2008).

شکل ۱- نمایی از شانه‌دار مهاجم دریای خزر (*Mnemiopsis leidyi*). (اقتباس از: Rudloff, 2008)

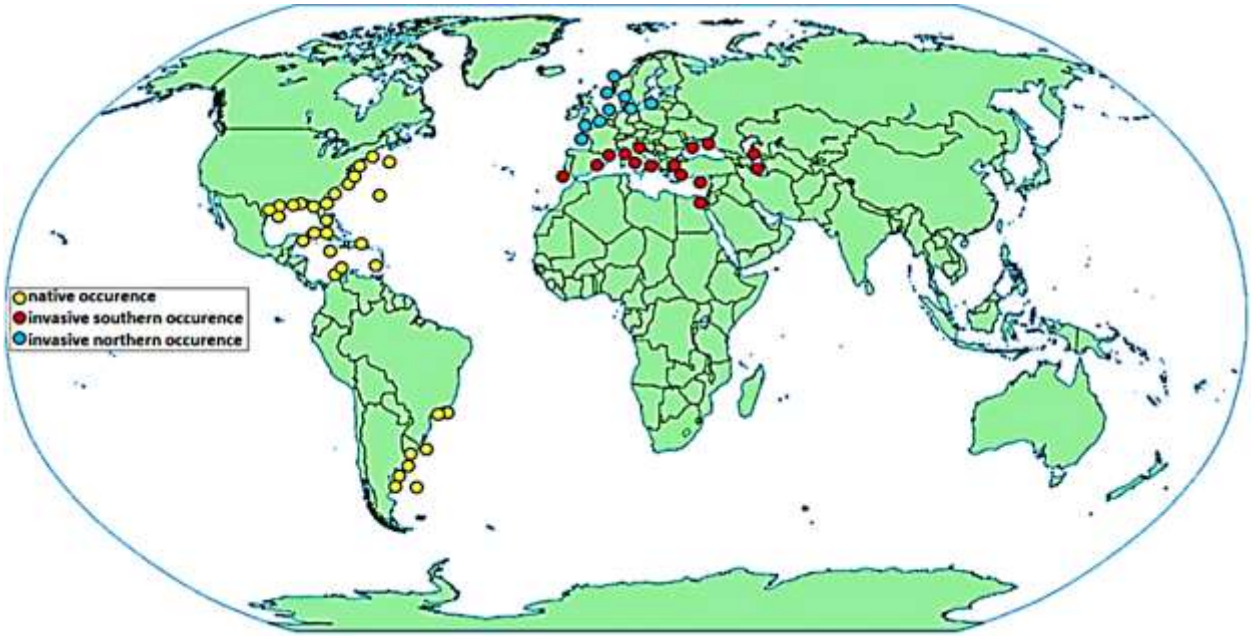
پراکنش

اولین بار شانه‌دار مهاجم (*M. leidyi*) در نوامبر ۱۹۸۲ در شمال غربی دریای سیاه کشف شد (Pereladov, 1983). محققان اظهار داشتند این گونه به احتمال زیاد همراه با آب‌های توازن از مناطق ساحلی شمال آمریکا معرفی شده است. شانه‌دار مهاجم در پاییز ۱۹۸۸ تقریباً در همه نواحی دریای سیاه یافت شد. این گونه سپس در اوت ۱۹۸۸، از طریق تنگه کرچ به دریای آزوف گسترش یافت. اولین زمان اوج‌گیری و شکوفایی این گونه در دریای آزوف در سپتامبر ۱۹۸۹ ثبت گردید. شانه‌دار مهاجم (*M. leidyi*) فقط در فصول گرم می‌تواند در دریای آزوف زیست کند (Shiganova *et al*., 2002). هنگامی که دما به ۳ درجه سانتی‌گراد می‌رسد، می‌میرد و دوباره در هنگام بهار یا تابستان ظاهر می‌شود (Shiganova *et al*., 2001). شواهد تاریخی نشان می‌دهد که شانه‌دار مهاجم احتمالاً در بازه زمانی ۱۹۹۰-۱۹۸۹ همراه با جریانات دریای سیاه به دریای مرمره راه یافت. در حال حاضر، این گونه در تمام طول سال در لایه فوقانی آب در دریای مرمره یافت می‌شود. *M. leidyi* اولین بار در اواخر بهار و تابستان ۱۹۹۰ در خلیج سارونیکوس و همچنین در خلیج الفسیس (دریای اژه) ثبت گردید. علاوه بر این، این گونه در خلیج مرسین در بهار ۱۹۹۲ و در آب‌های ساحلی سوریه در اکتبر ۱۹۹۳ مشاهده شد. *M. leidyi* در سال ۲۰۰۵ از خلیج تریست (دریای آدریاتیک) گزارش شد، اما بعداً گزارشی مبنی بر حضور این گونه از ناحیه مزبور ارائه نشد (Shiganova and Malej, 2009).

شانه‌دار مهاجم (*M. leidyi*) اولین بار در پاییز ۱۹۹۹ در دریای خزر یافت شد. بسیاری از کارشناسان عنوان کردند که این گونه احتمالاً همراه با آب توازن نفتکش‌ها به این ناحیه معرفی شده است. *M. leidyi* در سال ۲۰۰۰ در تمام مناطق دریای خزر با شوری حداقل ۴/۳ ‰ گسترش یافت (Shiganova *et al*., 2003). فراوانی این گونه در دریای خزر در سال ۲۰۰۱ به حدوداً دو برابر حداکثر تعداد ثبت شده در دریای سیاه در سال ۱۹۸۹ رسید (CABI, 2023). حضور شانه‌دار مهاجم در سال ۲۰۰۶ در خلیج کیل (جنوب غرب دریای بالتیک) و دریای شمال نیز گزارش شد (Riisgård, 2017).

محدوده بومی شانه‌دار مهاجم (*M. leidyi*) نواحی مصبی معتدله تا نیمه‌گرمسیری، در امتداد سواحل اقیانوس اطلس در آمریکای شمالی و جنوبی است (Turan *et al*., 2010). این گونه قادر است در هر منطقه ساحلی معتدله یا نیمه-گرمسیری، دریاهای نیمه‌بسته یا مصب و به‌طور کلی در هر جایی که شوری کمتر از ۴‰ و دما بالاتر از ۲۸ درجه سانتی‌گراد نباشد، استقرار یابد (Delpy *et al*., 2016). نقشه پراکنش جهانی شانه‌دار مهاجم (*M. leidyi*) در شکل ۲ ارائه شده است.

موارد ذکر شده، قابلیت تسلط شانه‌دار مهاجم بر بسیاری از پیکره‌های آبی را تا حد زیادی افزایش داده است. لازم به ذکر است که *M. leidyi* به‌عنوان یک گونه گوشت‌خوار به-شمار می‌رود (GISD, 2023).



شکل ۲- پراکنش جهانی شانه‌دار مهاجم (*Mnemiopsis leidyi*). محدوده بومی *M. leidyi* در امتداد سواحل اقیانوس اطلس شمالی و آمریکای جنوبی واقع شده است (Costello *et al*., 2012; Shiganova, 2009; Shiganova *et al*., 2019)

زیست‌شناسی تولیدمثل

شانه‌دار مهاجم (*M. leidyi*) یک هرمافرودیت با دو غدد جنسی (تخمدان و بیضه) در گاسترودرم است. بنابراین، یک فرد بالغ به‌تنهایی می‌تواند نسل مناسبی ایجاد نماید. Pianka (۱۹۷۴) مواردی از پدوژنز (Pedogenesis)(بلوغ جنسی و توانایی تولیدمثل لاروها و افراد جوان) و دیسوژنز (Dysgenesis)(تکثیر با وجود دو دوره بلوغ جنسی یک موجود در مراحل لاروی و بالغ) در تولیدمثل *M. leidyi* را گزارش کرد.

هم‌آوری *M. leidyi* بستگی به اندازه شانه‌دار دارد. این موضوع در مورد جمعیت شانه‌دار مهاجم در آب‌های آمریکای شمالی مورد تایید قرار گرفته است. افراد بزرگتر تخم‌های بیشتری تولید می‌کنند. در آزمایش‌های انجام گرفته، بزرگترین افراد ۹۹۹۰ و ۱۴۰۰۰ تخم تولید کردند. Baker و Reeve (۱۹۷۴) شش فرد از گونه‌ی *M. leidyi* را به‌مدت ۲۳ روز پس از تفریخ مورد ارزیابی قرار دادند. یافته‌ها نشان داد که این افراد در ۱۳ روز پس از تفریخ، شروع به تولید تخم کردند که طول آن‌ها به ۲۶ میلی‌متر رسید. علاوه بر این، حداکثر هماوری آن‌ها بیش از ۱۲۰۰۰ تخم برآورد گردید (Roohi *et al*., 2013; CABI, 2023).

هم‌آوری شانه‌دارها در دریای سیاه وابسته به اندازه بدن تغییر می‌کند. این نتیجه بر طبق داده‌های ثبت شده قابل تایید است. بر اساس داده‌های تجربی، شانه‌دار مهاجم (*M. leidyi*) در دریای سیاه، هنگامی که محدوده طول کل آن بین ۳۵-۲۹ میلی‌متر می‌رسد، شروع به تولیدمثل می‌کند و حداکثر هماوری آن، ۶۲۰۰ تخم به‌ازای هر فرد ثبت شد (Baiandina *et al*., 2022). زمان شروع تولید به دمای آب بستگی دارد. اگرچه تولیدمثل متراکم شانه‌دار در دمای ۲۳ درجه سانتی‌گراد شروع می‌شود و شدت تولیدمثل با رشد دما تا ۲۶-۲۵ درجه سانتی‌گراد افزایش می‌یابد، اما با این حال، اولین تخم‌ریزی شانه‌دار مهاجم در دریای سیاه در دمای ۲۱ درجه سانتی‌گراد مشاهده شد. این در حالی است که قبلاً در دمای ۲۷ درجه سانتی‌گراد، یک کاهش در نرخ تولیدمثل مشاهده شد و در ۲۸ درجه سانتی‌گراد هیچ گونه تولیدمثلی از شانه‌دار مهاجم (*M. leidyi*) در دریای سیاه به‌ثبت نرسید (Delpy *et al*., 2016).

تخم‌های *M. leidyi* در واقع به شکل کُره‌هایی با قطر ۰/۴-۰/۳ میلی‌متر با غشای نازک بدون ساختار هستند. این تخم‌ها در طی ۱ دقیقه تماس خود با آب دریا، یک کپسول بیرونی ضخیم تشکیل می‌دهند (Ramon-Mateu *et al*., 2022). در دمای ۲۲ تا ۲۳ درجه سانتی‌گراد، تقریباً یک روز

بعد، یک لارو سیدیپید از تخم خارج می‌شود. لارو کاملاً در زیر کپسول تخم تشکیل می‌شود که طول آن تقریباً ۰/۳ میلی‌متر است. با این کار، موجود شکل مشخص بدن و مژک‌ها را به‌دست می‌آورد. هنگامی‌که جنین تحرک پیدا می‌کند، کپسول خاصیت ارتجاعی خود را از دست می‌دهد و شکل آن تغییر می‌کند (CABI, 2023). در آب‌های زیرسطحی دریای سیاه، در دمای ۲۳–۲۱ درجه سانتی‌گراد، رشد جنینی طی ۲۴–۲۰ ساعت تکمیل می‌شود، در حالی که در دمای ۲۶–۲۵ درجه سانتی‌گراد ۲۰–۱۷ ساعت طول می‌کشد. اندازه لارو تفریخ شده ۰/۴–۰/۳ میلی‌متر است. هنگامی‌که اندازه لارو به حدود ۵ میلی‌متر می‌رسد، لوب‌ها در دو طرف دهان شروع به رشد می‌کنند (Shiganova, 2000).

تغذیه

مکانیسم تغذیه کنتوفورهای بالغ را می‌توان به دو نوع تقسیم کرد. در نوع اول، طعمه فقط توسط لوب‌های پیش دهانی گرفته می‌شود. در نوع دوم، هر دو لوب همراه با شاخک شکاری در عملکرد تغذیه دخیل هستند. بیشتر کنتوفورهای لوباتی از جمله *M. leidyi* دارای نوع دوم تغذیه هستند. اگر شکار فعال و نسبتاً بزرگ باشد، عمدتاً توسط لوب‌ها یا از طریق گرفتن طعمه توسط مخاط یا از طریق بستن ساده لوب‌ها گرفتار می‌شود. طعمه‌های نسبتاً غیرفعال مانند ناپلی‌ها یا تخم‌ها با عبور از لوب‌ها وارد دهان می‌شوند. با استفاده از این دو مکانیسم تغذیه، *M. leidyi* امکانات گسترده‌ای برای گرفتن طعمه‌هایی با اندازه‌ها و انواع مختلف دارد (Colin *et al*., 2010; Kelly, 2014).

ذرات غذای خورده شده به سرعت به درون سیستم گوارشی منتقل شده و در آنجا هضم می‌شوند. بنابراین، در هنگام بررسی محتویات گوارشی کنتوفورهای نمونه‌برداری شده از دریا، تجمع غذا در سیستم گوارشی مشاهده می‌شود. در حین هضم، پوشش محافظ طعمه از بین می‌رود. در همین حال، پوسته‌های کیتینی سخت‌پوستان و نرم‌تنان از طریق دهان خارج می‌شوند. مشاهده رفتار تغذیه‌ای شانه‌داران در شرایط آزمایشگاهی نشان داد که در جریان هضم، بلع و حذف بقایای هضم نشده به‌طور مستقل و پیوسته انجام می‌شود (Sensoy, 2021).

شانه‌داران راسته لوباتا (Lobata) شکارچیانی هستند که به‌طور انحصاری از زئوپلانکتون‌ها تغذیه می‌کنند. با این حال، گاهی اوقات فیتوپلانکتون‌ها نیز در سیستم گوارشی آن‌ها مشاهده می‌شوند. به گفته بسیاری از دانشمندانی که تغذیه شانه‌دار مهاجم (*M. leidyi*) را مورد مطالعه قرار داده‌اند، این گونه می‌تواند هر موجود زنده‌ای را که توسط لوب‌های دهانی آن گرفتار شود، مورد مصرف قرار دهد (یا حداقل بلعیده و بکشد). این موجودات می‌توانند شامل هولوپلانکتون‌ها، مروپلانکتون‌ها، تخم‌ها و لاروهای ماهیان باشند. *M. leidyi* مانند اکثر شانه‌داران لوبات، قادر به تغذیه بیش از حد است. این گونه حتی در صورتی‌که سیستم گوارشی آن پُر باشد نیز به شکار ادامه می‌دهد و مقادیر زیادی غذای هضم نشده را در بدن ذخیره می‌کند (Bumann and Puls, 1997).

دشمنان طبیعی

در حال حاضر، تنها تعداد کمی از موجوداتی که از *M. leidyi* تغذیه می‌کنند، مورد شناسایی قرار گرفته‌اند. از جمله مهم‌ترین این موارد، می‌توان به گزنه دریایی آتلانتیک (*Chysaora quinquecirrha*) و شانه‌دار *Beroe ovata* اشاره کرد (Purcell *et al*., 2001). *Chysaora quinquecirrha* شکارچی اصلی *M. leidyi* در آب‌های آمریکای شمالی است. این گونه اولین بار در ماه مه یا ژوئن در منطقه مزوهالین خلیج چساپیک و در هنگامی که دما از ۱۷ درجه سانتی‌گراد فراتر رفته بود، ظاهر شد. حدوداً یک ماه بعد نیز در بخش اصلی این خلیج پدیدار گشت. پولیپ‌ها و مدوزهای *C. quinquecirrha* در خلیج چساپیک در شوری‌های بالاتر از ۵ و کمتر از ۲۵ یافت می‌شوند (Shiganova, 2000; Shiganova *et al*., 2001, 2003). فراوانی شانه‌دار مهاجم (*M. leidyi*) و مدوزهای *C. quinquecirrha* به‌طور معکوس در نواحی خلیج چساپیک متفاوت است (Meredith *et al*., 2016). شانه‌دارها در فصل بهار، قبل از اینکه مدوزها بزرگ یا فراوان شوند، افزایش می‌یابند. این موجودات در هنگامی‌که مدوزها افزایش می‌یابند، کاهش یافته یا ناپدید می‌شوند و زمانی‌که مدوزها در پاییز می‌میرند، مجدداً بازمی‌گردند (CABI, 2023).

در مورد کنترل زیستی جمعیت شانه‌دار (*M. leidyi*) به‌وسیله *C. quinquecirrha* چالش‌های گوناگونی مطرح شده است، اولاً اینکه مدوزهای *C. quinquecirrha* همیشه بر

جمعیت *M. leidyi* غلبه نمی‌کنند و به‌طور عمده از شانه‌دار مهاجم (*M. leidyi*) در اندازه کوچک مصرف می‌کنند؛ ثانیاً مهم‌تر اینکه *C. quinquecirrha* یک ارگانیسم خطرناک برای انسان به‌شمار می‌رود. بنابراین، معرفی آن به اکوسیستم‌های جدید با معضلات مختلفی همراه است (Fuentes *et al.*, 2009).

تنها شکارچی بی‌مهره‌ای که برای کنترل جمعیت شانه‌دار مهاجم (*M. leidyi*) پیشنهاد می‌شود، گونه‌ی Bero بومی ساحل شرقی قاره آمریکا می‌باشد. این گونه در خورهای واقع در آمریکای شمالی و جنوبی یافت می‌شود و اغلب با جمعیت *M. leidyi* مرتبط است و رابطه طعمه–شکارچی ایجاد می‌کند (Badreddine *et al.*, 2020). گونه *Beroe ovata* دو مزیت برجسته دارد: اول اینکه در تغذیه بسیار اختصاصی عمل می‌کند، به‌طوری‌که حتی در مرحله لاروی نیز از *M. leidyi* تغذیه می‌کند. ثانیاً، میزان تولیدمثل و هماوری آن تقریباً به اندازه *M. leidyi* است، به‌طوری‌که جمعیت آن می‌تواند با سرعتی مشابه با طعمه خود رشد کند (CABI, 2023). بررسی گزارش‌های علمی نشان می‌دهد که فراوانی شانه‌دارمهاجم به شدت با فراوانی شکارچی آن در آب‌های ایالات متحده مرتبط است (Vlietstra, 2014). Kremer (۱۹۷۶) اظهار داشت فراوانی جمعیت این گونه در خلیج ناراگانست در سپتامبر ۱۹۷۴ با افزایش تعداد شکارچی، *B. ovata*، به‌طور چشمگیری کاهش یافت.

گونه‌های *Peprilus alepidotus* و *P. triacanthus* از شکارچیان *M. leidyi* به‌شمار می‌روند، که مورد دوم برای تغذیه مناسب به‌نظر می‌رسد (Mansueti, 1963). Oviatt و Kremer (۱۹۷۷) به این نتیجه دست یافتند که این شکارچی عامل کاهش شانه‌دار مهاجم (*M. leidyi*) از اواخر تابستان – اوایل پاییز می‌باشد. با این حال، شواهد میدانی کمتر این موضوع را تایید می‌کند. اگر چه در شرایط تجربی *P. triacanthus*دو هفته در شوری ۴٪ زیست می‌کنند، اما این گونه در شوری کم در خلیج چساپیک یافت نمی‌شوند. از جمله معایب معرفی این گونه این است که زیست‌شناسی تولیدمثل آن ناشناخته است. از طرف دیگر، تخم ها و لاروهای آن ممکن است در برابر شکار توسط *M. leidyi* آسیب‌پذیر باشند، بنابراین، معرفی بین قاره‌ای این ماهی بسیار پرهزینه خواهد بود (Oviatt and Kremer, 1977; CABI, 2023).

بر اساس اطلاعات موجود، شبکه غذایی *M. leidyi* نسبتاً ساده به‌نظر می‌رسد. تاکنون، تنها چند شکارچی برای این گونه مورد شناسایی قرار گرفته‌اند که بسیار حائز اهمیت هستند. علاوه بر این، محدوده پراکنش یا حضور این گونه با شکارچیان آن اغلب هم‌پوشانی ندارد. ماهی بالتیک یا روغن‌ماهی اقیانوس اطلس (*Gadus morhua*) از گونه‌های مناطق معتدله با ارزش تجاری بالا به‌شمار می‌رود که در آب‌های سردتر از دریای خزر زیست می‌کند (Science, 2023). این گونه در دریای بالتیک، نزدیک به بستر زیست می‌کند که دمای آن فراتر از ۱۴ درجه سانتی‌گراد نیست. اگرچه این ماهی همه چیزخوار است، اما رژیم غذایی اصلی آن را ماهیان کوچک و جانوران کفزی تشکیل می‌دهد (Jobling, 1982). در مورد اینکه آیا این گونه ماهی می‌تواند *M. leidyi* را مورد مصرف قرار دهد، هنوز اطلاعات مشخصی در دسترس نیست، با این حال، از سایر شانه‌دارها به‌ویژه*Beroe cucumis* می‌تواند تغذیه کند (Kamshilov, 1960). از معایب معرفی این گونه این است که از ماهی‌های کوچک دریایی که دارای ارزش تجاری هستند؛ نیز تغذیه می‌کند و علاوه بر این، در آب‌های سردتر از دریای خزر زیست می‌کند (Froese and Pauly, 2023).

آزادماهی کتا (*Oncorhynchus keta*) یک ماهی آزاد آندروم با ارزش تجاری بالا است. این گونه در رودخانه‌ها تخم‌ریزی می‌کند و مراحل اولیه رشد آن در آب شیرین صورت می‌گیرد، بنابراین در برابر شکار توسط *M. leidyi* آسیب‌پذیر نیست (Froese and Pauly, 2023). این گونه به‌آسانی پرورش می‌یابد و جمعیت آن در رودخانه‌ها قابل کنترل است. با این حال، معلوم نیست که از *M. leidyi* تغذیه می‌کند یا خیر. از جمله معایب احتمالی این گونه همه چیزخوار بودن آن و تغذیه از ماهیان کوچک و پلاژیک است، از این‌رو، ممکن است به دلیل آلودگی و وجود سدها و موانع نتواند خود را در رودخانه‌هایی که به دریای خزر می‌ریزند، مستقر نماید و در نتیجه، با ماهیان خاویاری بومی به رقابت بپردازد (Roohi *et al.*, 2013).

از جمله موارد استفاده از دشمنان طبیعی شانه‌دار مهاجم (*M. leidyi*)، می‌توان به حضور *Beroe ovata* در دریای سیاه

در سال ۱۹۹۷ برای اولین بار اشاره کرد. این مورد به‌عنوان یک آزمایش بزرگ، شیوه مبارزه با جمعیت شانه‌دار مهاجم در دریای خزر را نشان می‌دهد (Badreddine *et al*., 2020).

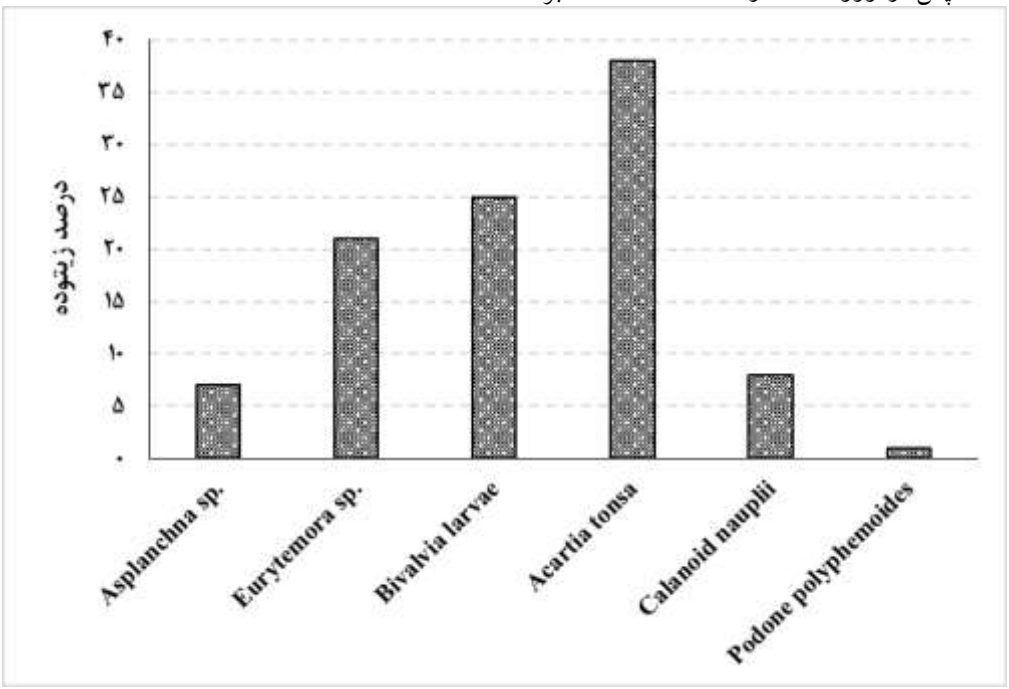
تاثیرات شانه دار مهاجم بر اکوسیستم دریای خزر

تاثیر روی جامعه زئوپلانکتون‌ها

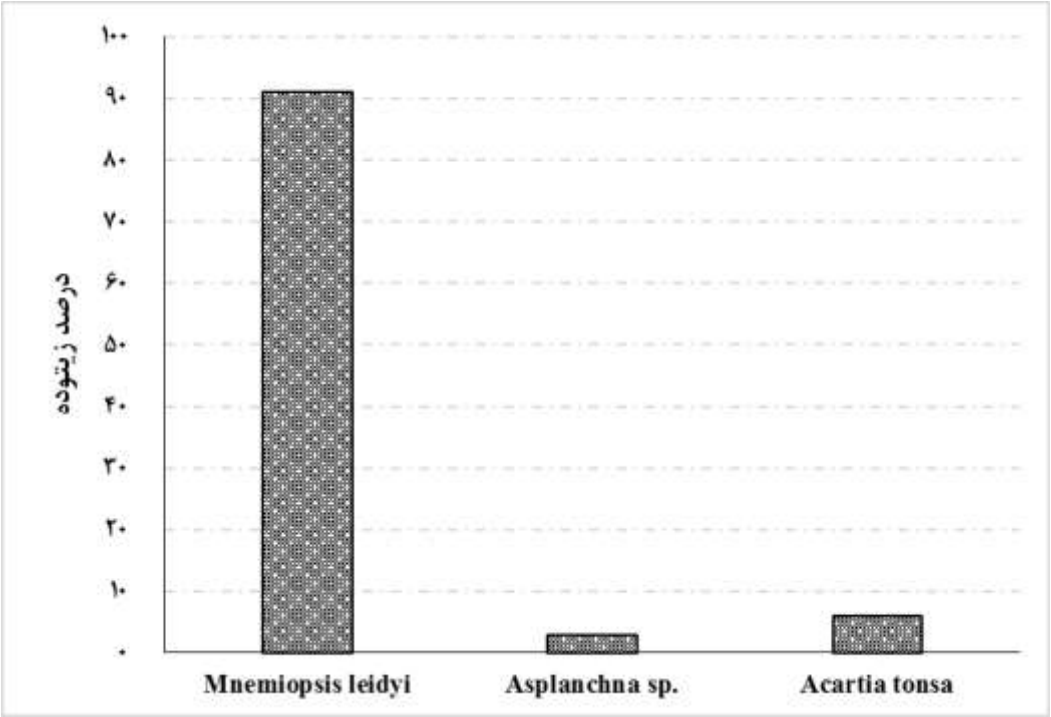
اسلامی و همکاران (۱۳۹۴) به بررسی تاثیرات شانه‌دار مهاجم قبل از معرفی آن در سال ۱۳۷۵ و بعد از معرفی آن در بین سال‌های ۱۳۸۹-۱۳۸۰ پرداختند. در شکل ۳ درصد زیتوده گونه‌های مختلف زئوپلانکتون در سال ۱۳۷۵ (قبل از ورود شانه‌دار) نشان داده است. بر طبق این نتایج، گونه-های *Acartia tonsa*، *Eurytemora* sp.، *Asplanchna* sp. و لارو دوکفه‌ای‌ها (Bivalvia larvae) به‌ترتیب گونه‌های غالب زئوپلانکتون در دریای خزر قبل از معرفی شانه‌دار مهاجم بودند. همچنین لازم به‌ذکر است که علاوه بر گونه‌های ذکر شده، *Calanoid nauplius* (متعلق به گروه پاروپایان) و *Podone polyphemoides* (متعلق به گروه کلادوسرا) نیز به-ترتیب ۸ درصد و ۱ درصد از میزان زیتوده زئوپلانکتون‌ها در سال ۱۳۷۵ را به خود اختصاص داده بودند.

در شکل ۴ درصد زیتوده گونه‌های مختلف زئوپلانکتون آن در سال ۱۳۸۰ (پس از ورود شانه‌دار) نشان داده است. بر طبق نتایج به‌دست آمده، میزان زیتوده *A. tonsa* و *Asplanchna* sp. که گونه‌های غالب زئوپلانکتون‌ها قبل از معرفی شانه‌دار بودند، پس از معرفی شانه‌دارمهاجم تا حد قابل توجهی کاهش یافت. همچنین، حضور گونه *Eurytemora* sp. که یک گونه کلیدی از زئوپلانکتون‌ها به-شمار می‌آید، نیز به‌ثبت نرسید. این در حالی است که در بین سال‌های ۱۳۸۹-۱۳۸۰، بیشترین میزان زیتوده (حدود ۹۰ درصد) به شانه‌دار مهاجم اختصاص یافته بود. اسلامی و همکاران (۱۳۹۴) اظهار داشتند که عدم حضور گونه کلیدی و همچنین، گونه های متعلق به گروه‌های دیگر (کلادوسرا، دوکفه‌ای‌ها) بیانگر این نکته است که اثر شانه-دار مهاجم روی جامعه زئوپلانکتون در دریای خزر بسیار قوی بوده است.

تغییرات زیتوده گونه‌های مختلف متعلق به جامعه زئوپلانکتون و همچنین شانه‌دار مهاجم در بین سال‌های ۱۳۷۵-۱۳۸۹ در شکل ۵ مورد بررسی قرار گرفته است. بر اساس این نتایج، در سال ۱۳۸۱، بیشترین میزان زیتوده (۴۱ درصد) را شانه‌دار مهاجم به خود اختصاص داد، این در حالی است که زیتوده گونه‌هایی *Asplanchna* sp. و *A.tonsa* به‌مراتب کمتر و در حدود ۱۵ درصد ارزیابی گردید.



شکل ۳- میزان زیتوده گونه‌های مختلف زئوپلانکتون در حوضه جنوبی دریای خزر (سال ۱۳۷۵- قبل از ورود شانه‌دار مهاجم) (بر طبق اطلاعات: اسلامی و همکاران، ۱۳۹۴)



شکل ۴- میزان زیتوده گونه‌های مختلف زئوپلانکتون و شانه‌دار مهاجم در حوضه جنوبی دریای خزر (سال ۱۳۸۰- پس از ورود شانه‌دار مهاجم). (بر طبق اطلاعات: اسلامی و همکاران، ۱۳۹۴)

لازم به‌ذکر است که در سال ۱۳۸۱، زیتوده *P. polyphemoides* و *Balanus* sp. مقدار بسیار اندکی داشت و حضور گونه‌های کلیدی مانند *Eurytemora* sp. نیز به‌ثبت نرسید. از این‌رو، با توجه به درصد بالای زیتوده شانه‌دار مهاجم و عدم حضور گونه کلیدی و همچنین، گونه های متعلق به گروه‌های دیگر (لارو دوکفه‌ای‌ها و *Calanoid nauplius*)، کارشناسان بیان داشتند که اثر شانه‌دار مهاجم روی جامعه زئوپلانکتون در حوضه جنوبی دریای خزر در سال ۱۳۸۱ بسیار قوی بوده است.

در سال ۱۳۸۲، شانه‌دار مهاجم در حدود ۷۵ درصد از زیتوده جامعه زئوپلانکتون‌ها در حوضه جنوبی دریای خزر را به خود اختصاص داد، این در حالی است که بقیه زیتوده به گونه *A.tonsa* تعلق داشت. نتایج نشان داد که گونه‌های *Eurytemora* sp.، *Asplanchna* sp.، *Calanoid nauplius* و لارو دو کفه‌ای‌ها که قبل از ورود شانه‌دار مهاجم در دریای خزر حضور داشتند، در سال ۱۳۸۲ مشاهده نشدند. با توجه به درصد بالای زیتوده شانه‌دار مهاجم و عدم حضور گونه کلیدی متخصصان شیلاتی اثر شانه‌دار مهاجم روی جامعه زئوپلانکتون در حوضه جنوبی دریای خزر در سال ۱۳۸۲ بسیار قوی ارزیابی کردند.

سال ۱۳۸۳ به‌عنوان چهارمین سال ورود شانه‌دار مهاجم به دریای خزر ثبت گردید. در این سال، اگرچه میزان زیتوده شانه‌دار مهاجم نسبت به سال با اندکی کاهش همراه بود، اما در مجموع، بیش از ۵۰ درصد از زیتوده جامعه زئوپلانکتون‌ها در حوضه جنوبی دریای خزر را به خود اختصاص داد، این در حالی است که بقیه زیتوده به گونه-های *A.tonsa*، *Asplanchna* sp. و و *Balanus* sp. تعلق داشت. نتایج نشان داد که گروه دوکفه‌ای‌ها و *Calanoid nauplius* که قبل از ورود شانه‌دار مهاجم در دریای خزر حضور داشتند، در سال ۱۳۸۳ مشاهده نشدند. از این‌رو، با توجه به عدم حضور گونه کلیدی و همچنین، لارو دوکفه-ای‌ها و *Calanoid nauplius* محققین اثر شانه‌دار مهاجم روی جامعه زئوپلانکتون در حوضه جنوبی دریای خزر در سال ۱۳۸۳ را بسیار قوی ارزیابی کردند.

در سال ۱۳۸۴ به‌عنوان پنجمین سال ورود شانه‌دار مهاجم به دریای خزر، اگرچه میزان زیتوده شانه‌دار مهاجم تقریبا مشابه سال ۱۳۷۵ بود، اما با این حال، بیش از ۵۰ درصد از

زیتوده جامعه زئوپلانکتون‌ها در حوضه جنوبی دریای خزر را به خود اختصاص داد. علاوه بر این، بخشی از زیتوده به گونه *A.tonsa* تعلق داشت که مقدار آن مشابه سال ۱۳۷۵ تعیین گردید. سایر گونه‌ها شامل *Balanus* sp. و *Brachionus calciflorus* نیز میزان بسیار اندکی از زیتوده زئوپلانکتون‌ها را به خود اختصاص دادند. بر طبق نتایج، گونه *Asplanchna* sp. و گروه دوکفه‌ای‌ها و *Calanoid nauplius* که قبل از ورود شانه‌دار مهاجم در دریای خزر حضور داشتند، در سال ۱۳۸۴ مشاهده نشدند. با توجه به عدم حضور گونه کلیدی و همچنین، گونه *Asplanchna* sp. و گروه دوکفه‌ای‌ها و *Calanoid nauplius* متخصصان اثر شانه‌دار مهاجم روی جامعه زئوپلانکتون در حوضه جنوبی دریای خزر در سال ۱۳۸۴ را بسیار قوی توصیف کردند.

در سال ۱۳۸۷ به‌عنوان هشتمین سال ورود شانه‌دار مهاجم به دریای خزر، شانه‌دار بیش از ۵۰ درصد از زیتوده جامعه زئوپلانکتون‌ها در حوضه جنوبی دریای خزر را به خود اختصاص داد. علاوه بر این، بخش باقی‌مانده‌ای از زیتوده به گونه‌های *Asplanchna* sp.، *Balanus* sp.، *P. polyphemoides* و لارو دوکفه‌ای‌ها تعلق داشت. با این حال، حضور *Eurytemora* sp. به‌عنوان یک گونه کلیدی در جامعه زئوپلانکتونی ثبت نگردید. از این‌رو، با توجه به عدم حضور گونه کلیدی، اثر شانه‌دار مهاجم روی جامعه زئوپلانکتون در حوضه جنوبی دریای خزر در سال ۱۳۸۷ بسیار قوی ارزیابی شد.

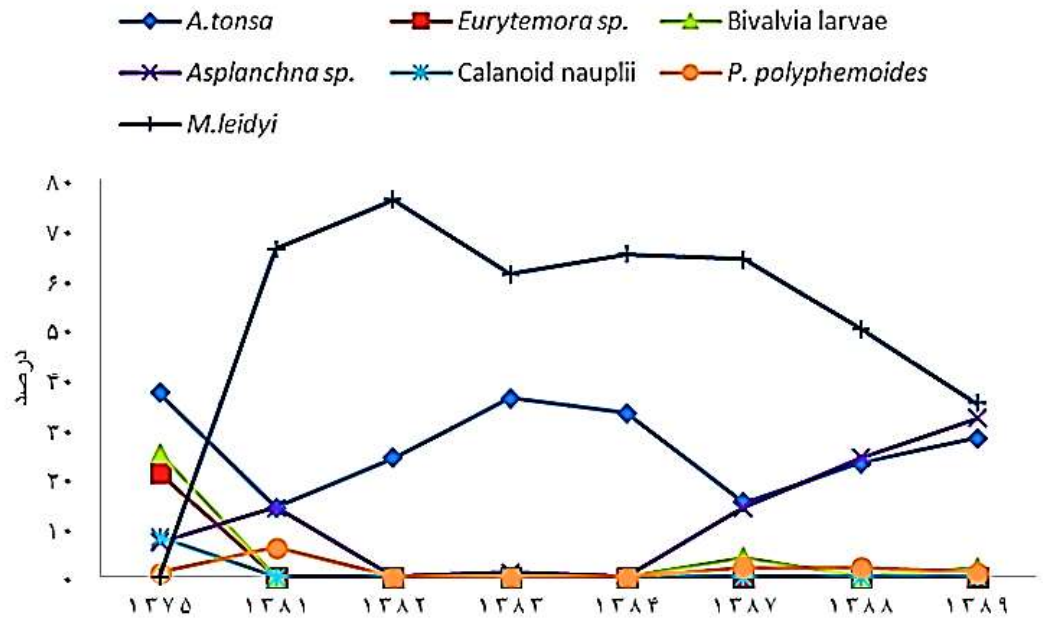
در سال ۱۳۸۸، شانه‌دار مهاجم در حدود ۵۰ درصد از زیتوده جامعه زئوپلانکتون‌ها در حوضه جنوبی دریای خزر را به خود اختصاص داد، این در حالی است که میزان زیتوده گونه *A.tonsa* به‌عنوان یک گونه غیربومی مشابه سال ۱۳۷۵ بود. علاوه بر این، میزان زیتوده *Asplanchna* sp. تقریبا سه برابر مقدار برآورد شده در سال ۱۳۷۵ ارزیابی گردید. سایر گونه‌ها شامل *Balanus* sp. و *P. polyphemoides* نیز سهم بسیار اندکی از زیتوده جامعه زئوپلانکتون را به خود اختصاص دادند. با این حال، حضور *Eurytemora* sp. به‌عنوان یک گونه کلیدی در جامعه زئوپلانکتونی ثبت نگردید. از این‌رو، با توجه به عدم حضور گونه کلیدی و همچنین سایر گروه‌های زئوپلانکتونی (لارو دوکفه‌ای‌ها و *Calanoid nauplius*)، تاثیر شانه‌دار مهاجم روی جامعه زئوپلانکتون در حوضه جنوبی دریای خزر در سال ۱۳۸۸ بسیار قوی توصیف گردید.

در سال ۱۳۸۹ که دهمین سال از ورود شانه‌دار مهاجم به دریای خزر می‌باشد، این گونه جایگزین گونه‌های بومی زئوپلانکتون در حوضه جنوبی دریای خزر شده و در مجموع، ۳۵ درصد از کل زیتوده جامعه زئوپلانکتون‌ها را به خود اختصاص داد، این در حالی است که میزان زیتوده گونه *A.tonsa* (از گروه پاروپایان) به‌عنوان یک گونه غیربومی مشابه سال ۱۳۷۵ بود. علاوه بر این، میزان زیتوده لارو دو کفه‌ای بسیار اندک بود. گونه *Asplanchna* sp. بیشترین میزان زیتوده در بین زئوپلانکتون‌ها را داشت به‌طوری‌که درصد زیتوده این گونه بسیار نزدیک به میزان زیتوده شانه‌دار مهاجم بود. با این حال، حضور *Eurytemora* sp. به‌عنوان یک گونه کلیدی در جامعه زئوپلانکتونی ثبت نگردید. از این‌رو، با توجه به عدم حضور گونه کلیدی و همچنین سایر گونه‌های بومی، متخصصین تاثیر شانه‌دار مهاجم روی جامعه زئوپلانکتون در حوضه جنوبی دریای خزر در سال ۱۳۸۹ را بسیار قوی ارزیابی کردند.

به‌طور کلی، بررسی روند تغییرات زیتوده زئوپلانکتون‌ها و شانه‌دار مهاجم نشان می‌دهد که تا قبل از تهاجم شانه‌دار مهاجم به دریای خزر، بخش قابل ملاحظه‌ای از زیتوده زئوپلانکتون‌ها را گونه کلیدی *Eurytemora* sp. به خود اختصاص داده بود (حدود ۲۱ درصد) که متاسفانه با ورود شانه‌دار مهاجم به دریای خزر در طی سال‌های بعد کاهش محسوسی داشته است. علاوه بر این، میزان زیتوده سایر گروه‌های زئوپلانکتونی شامل لارو دو کفه‌ای‌ها و کلادوسرا نیز در سال‌های پس از معرفی شانه‌دار مهاجم به دریای خزر تغییرات قابل توجهی داشته است، به‌طوری‌که در برخی سال‌ها، میزان زیتوده آن‌ها به مقدار بسیار ناچیزی تقلیل یافته و در برخی سال‌ها نیز عدم حضور آن‌ها در جامعه زئوپلانکتون ثبت گردیده است.

تاثیر بر ساختار صید ماهیان

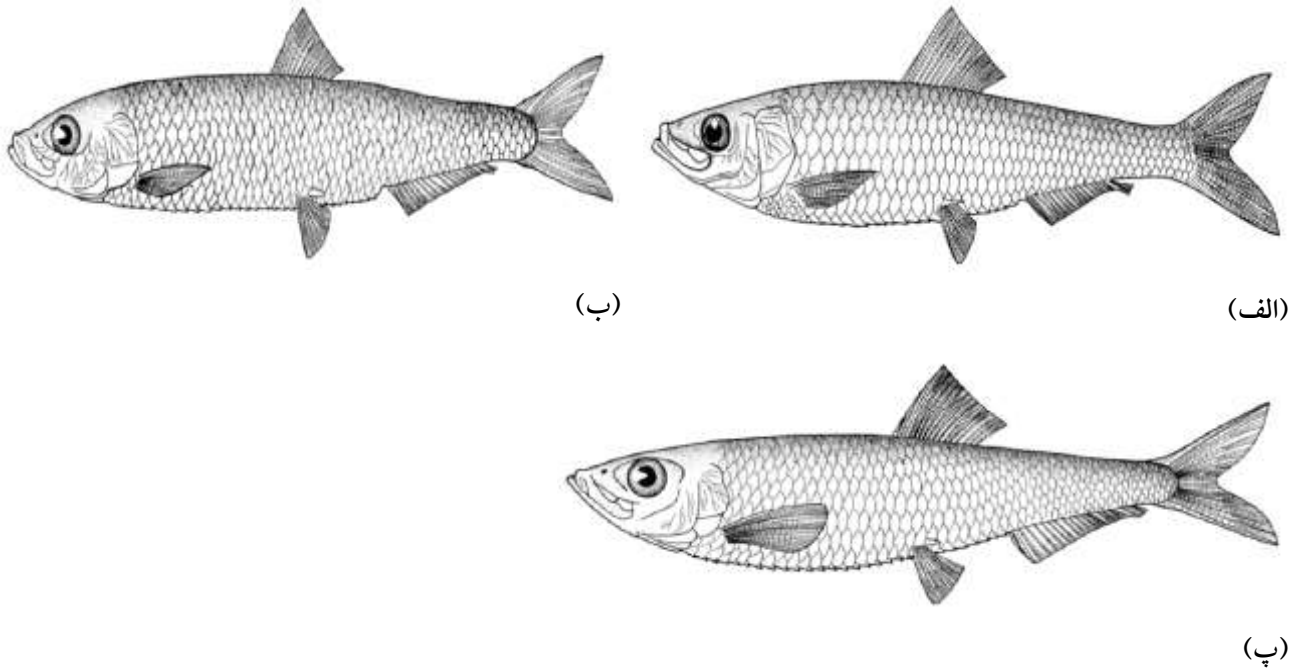
گونه‌های بیگانه و مهاجم در هنگام معرفی به یک اکوسیستم، با یک یا چند نمونه وارد منطقه جدید می‌شوند.



شکل ۵- درصد تغییرات زیتوده شانه‌دار مهاجم و جامعه زئوپلانکتون قبل از ورود شانه‌دار (سال ۱۳۷۵) و پس از ورودآن (۱۳۸۹-۱۳۸۱) در حوضه جنوبی دریای خزر (اسلامی و همکاران، ۱۳۹۴)

پس از این مرحله، دسته کوچکی از گونه مهاجم شروع به فرآیند تولیدمثل می‌کند که موجب استقرار (Establishment) گونه مهاجم در منطقه جدید می‌شود. متعاقباً، پس از مرحله استقرار، گونه مهاجم وارد مرحله انتشار و گسترش (Expansion) می‌شود که در نهایت موجب سازگاری گونه مورد نظر با شرایط جدید خواهد شد (Reise *et al.*, 2006). فضلی و همکاران (۱۳۹۵) در مطالعه‌ای که به‌منظور بررسی تاثیر شانه‌دار مهاجم بر عملکرد اکوسیستم سواحل ایرانی دریای خزر انجام شده بود، صید گونه‌های مهم شیلاتی شامل کیلکاماهیان (شکل ۶) را در سه دوره مختلف ارزیابی کردند. این محققین صید گونه‌ها را در دوره اول (۱۳۷۵-۱۳۷۹) که دوره مرجع نام گرفت)، دوره دوم (۱۳۸۰-۱۳۸۵) و دوره سوم (۱۳۹۰-۱۳۸۶) مورد مطالعه قرار دادند. دوره اول به‌عنوان دوره پیش از انتشار و گسترش شانه‌دار مهاجم تعیین شد، در حالی‌که دوره‌های دوم و سوم به‌ترتیب دوره رشد و توسعه و در نهایت سازگاری شانه‌دار مهاجم را نشان می‌دادند.

کیلکا ماهیان بیشترین میزان صید در سواحل ایرانی دریای خزر را به خود اختصاص می‌دهد، از این‌رو، این گروه از ماهیان سهم قابل توجهی در ساختار صید ماهیان دریای خزر برعهده دارند. میزان صید سه گونه از کیلکا ماهیان در سواحل ایرانی دریای خزر طی سال‌های ۱۳۷۵ تا ۱۳۹۷ در شکل ۷ نشان داده شده است. بررسی روند تغییرات صید نشان می‌دهد که میزان صید هر سه گونه از کیلکا ماهیان شامل آنچوی (*Clupeonella engrauliformis*)، کیلکای معمولی (*C. caspia*) و کیلکای چشم‌دُرشت (*C. grimmi*) در بازه زمانی ۱۳۷۵ تا ۱۳۷۸، روند افزایشی داشته است. با این حال، این تغییرات پس از سال ۱۳۷۸ روند نزولی به خود گرفت به‌طوری‌که در سال ۱۳۸۲ میزان صید کیلکاماهیان به حدود ۱۵۰۰۰ تن رسید. در این سال، سهم کیلکای معمولی و آنچوی در ساختار صید بیشتر بود، در حالی‌که میزان صید کیلکاماهیان چشم‌دُرشت بسیار اندک گزارش شد. در طی سال‌های بعد، میزان صید کیلکای آنچوی کاهش بسیار زیادی تجربه کرد به‌طوری‌که به نزدیک صفر رسید. در این زمان، کیلکای معمولی بیشترین میزان صید در بین گونه‌های کیلکا را به خود اختصاص داد و بر ساختار صید غالب گشت به‌طوری‌که بر طبق آمار ارائه شده توسط فضلی و همکاران (۱۳۹۵) میزان صید کیلکای معمولی در سال ۱۳۸۹ حدودا ۲۷۰۰۰ تن به‌ثبت رسید.



شکل ۶- کیلکاماهیان دریای خزر. الف) کیلکای معمولی (*Clupeonella caspia*)، ب) کیلکای آنچوی (*C. engrauliformis*)، پ) کیلکای چشم-دُرشت (*C. grimmi*). (برگرفته از: Coad, 2024)

به‌طور کلی، کیلکا ماهیان اغلب زئوپلانکتون‌خوار می‌باشند. با این حال، در بین سه گونه مهم کیلکا در دریای خزر (کیلکای معمولی، آنچوی و چشم‌دُرشت) تفاوت‌های خاصی در عادات تغذیه‌ای مشاهده می‌شود (Janbaz *et al*., 2012). بخش عمده منابع غذایی مصرف شده توسط کیلکای آنچوی متعلق به راسته پاروپایان (Copepoda) و جنس *Eurytemora* می‌باشد که به تنهایی حدود ۷۰ درصد از سهم غذای سالیانه این ماهی را تامین می‌نماید (Rumolo *et al*., 2018). در مقایسه با کیلکای آنچوی، در ساختار غذایی کیلکای چشم‌دُرشت زئوپلانکتون‌های ساکن در مناطق عمیق‌تر دریای خزر شامل *Eurytemora grimmi*، *Limnocalanus grimaldi* و گونه‌های Mysidae سهم بیشتری دارند (Aubakirova *et al*., 2023). با توجه به ترکیب تغذیه-ای دو گونه مهم قبلی از کیلکاماهیان، لازم به ذکر است که عادات تغذیه‌ای کیلکای معمولی در مقایسه با کیلکای آنچوی و چشم‌دُرشت متفاوت می‌باشد. به‌طور کلی، تغذیه کیلکاماهیان معمولی به حضور آن‌ها در مناطق کم‌عمق دریا و نواحی ساحلی وابسته است (فضلی، ۱۳۹۴). ترکیب جامعه زئوپلانکتون در این نواحی در مقایسه با مناطق عمیق‌تر دریای خزر، بیشتر می‌باشد. کیلکای معمولی از دامنه غذایی وسیعی برخوردار می‌باشد و به‌طور معمول از همه گونه‌های زئوپلانکتونی موجود در دریای خزر تغذیه می‌نماید (خدمتی بازکیائی و همکاران، ۱۳۹۳؛ Suleymanov *et al*., 2015).

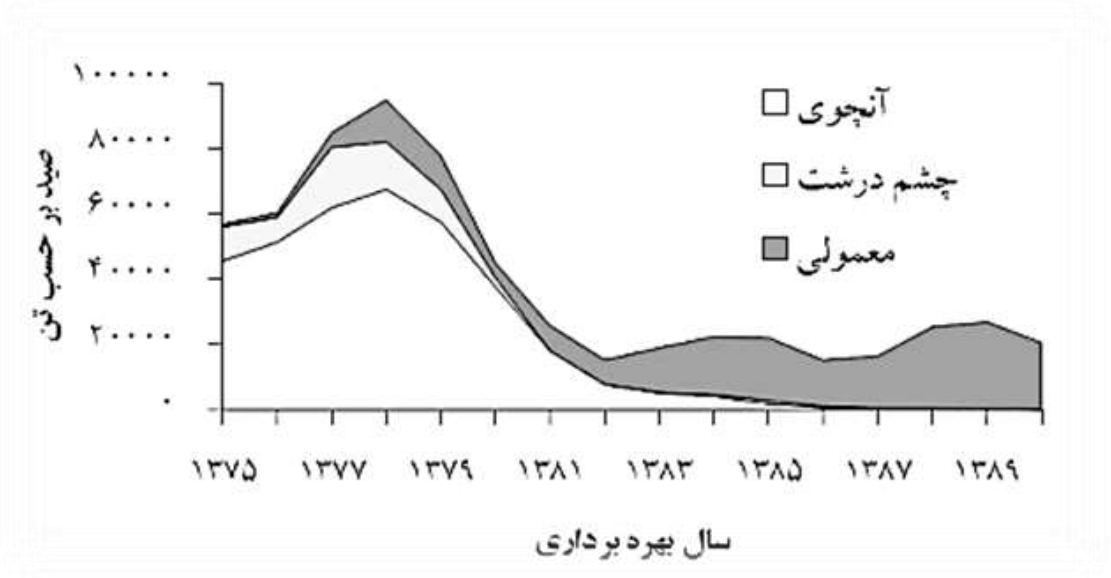
بررسی تغییرات صید کیلکا ماهیان در دوره اول (۱۳۷۹-۱۳۷۵ که دوره مرجع نام گرفت) نشان می‌دهد که میزان صید هر سه گونه از کیلکاماهیان روند افزایشی داشته است. با توجه به اینکه دوره اول به‌عنوان دوره "پیش از ورود و انتشار" شانه‌دار مهاجم در نظر گرفته شد، افزایش میزان صید، طبیعی به‌نظر می‌رسید. در دوره اول، اکوسیستم دریای خزر از نظر چرخه انرژی در وضعیت نسبتاً مطلوبی قرار داشت. در این دوره، تراکم و تنوع زئوپلانکتون‌ها بالا بود و وضعیت تغذیه‌ای هر سه گونه از کیلکاماهیان در شرایط مناسبی قرار داشت. در دوره اول (قبل از ورود و یا گسترش شانه‌دار مهاجم)، کیلکای آنچوی و چشم‌دُرشت نقش کلیدی در اکوسیستم دریای خزر ایفا می‌کردند و فراوانی منبع غذایی اصلی این دو گونه (*Eurytemora*) بالا بود. در دوره پیش از ورود و گسترش شانه‌دار، *Eurytemora grimmi* گونه بومی و کلیدی دریای خزر به-عنوان گونه غالب تعیین گردید. همچنین، از گروه

کلادوسرا گونه *Podon polyphemoides* و از گروه پاروپایان گونه‌های *Acartia tonsa*، *Limnocalanus grimaldii* و *Calanoid nauplius* نیز مشاهده شدند.

در دوره دوم (۱۳۸۵-۱۳۸۰) که در واقع دوره استقرار شانه‌دار مهاجم در دریای خزر تلقی می‌گردد، روند تغییرات صید کیلکاماهیان به‌صورت نزولی ادامه یافت به‌طوری‌که میزان صید کیلکاماهیان آنچوی و چشم‌دُرشت در پایان سال ۱۳۸۵ نزدیک به پایین‌ترین حد خود رسید. با این حال، میزان صید کیلکاماهیان معمولی اگرچه تا پایان سال ۱۳۸۵ با روند نزولی همراه بود، اما در مقایسه با دو گونه قبلی وضعیت نسبتاً بهتری داشت. در مورد علت کاهش شدید ذخایر کیلکای آنچوی و کیلکای چشم‌دُرشت می‌توان چنین بیان نمود که در دوره دوم به‌دلیل استقرار و گسترش شانه‌دار مهاجم و تغذیه شدید این گونه از زئوپلانکتون‌ها، تراکم، تنوع و میزان زیتوده زئوپلانکتون‌ها با کاهش چشم‌گیری همراه بود به‌طوری‌که گونه *Eurytemora grimmi* منقرض شده و از گروه پاروپایان فقط گونه‌ی *A. tonsa* حضورداشت. متعاقباً، با کاهش میزان زیتوده زئوپلانکتون‌ها در سواحل جنوبی دریای خزر، از ذخایر کیلکای آنچوی و کیلکای چشم‌دُرشت نیز به‌شدت کاسته شد.

در دوره سوم (۱۳۹۰-۱۳۸۶) که به‌عنوان سازگاری شانه‌دار مهاجم شناخته می‌شود، تنوع و تراکم زئوپلانکتون‌ها تا حد قابل ملاحظه‌ای کاهش یافت و گونه‌های مختلف زئوپلانکتونی (*Eurytemora grimmi*) که توسط دو کیلکای آنچوی و چشم‌دُرشت مورد مصرف قرار می‌گرفتند، به‌طور کامل ناپدید شدند. تنها گونه غالب از جامعه زئوپلانکتون‌ها که فقط توسط کیلکای معمولی مورد مصرف قرار می‌گرفت، *A. tonsa* بود. این گونه‌ی زئوپلانکتون موجب رشد بیشتر ذخایر کیلکای معمولی شده و بالتبع، میزان صید این ماهی را افزایش داد. بر طبق نظر پژوهشگران مختلف از جمله خدمتی بازکیائی و همکاران (۱۳۹۳) و فضلی (۱۳۹۴)، کیلکا معمولی به‌دلیل برخورداری از دامنه غذایی گسترده‌تر در مقایسه با سایر کیلکاماهیان، قابلیت ویژه‌ای برای سازگاری با شرایط جدید دارد، از این‌رو، ذخایر این گونه‌ی ماهی نه تنها در دوره سازگاری شانه‌دار مهاجم، با کاهش همراه بود بلکه روند افزایشی نیز از خود نشان داد.

یکی از نکات قابل تامل در مورد اثرات شانه‌دار مهاجم به ماهیان خاویاری مرتبط می‌باشد. اگرچه ماهیان خاویاری در راس هرم غذایی دریای خزر قرار دارند و از ماهیان مختلف به‌ویژه کیلکاماهیان تغذیه می‌کنند و کاهش ذخایر کیلکاماهیان به‌واسطه گسترش شانه‌دار مهاجم می‌تواند نقش قابل توجهی روی ذخایر این ماهیان داشته باشد، اما با این حال، علل اصلی کاهش ذخایر ماهیان خاویاری در دریای خزر را می‌توان به صید بی‌رویه، قاچاق، تخریب زیستگاه و عدم احیای ذخایر این ماهیان نسبت داد (فضلی و همکاران، ۱۳۹۵).



شکل ۷- روند تغییرات صید سه گونه از کیلکاماهیان در سواحل ایرانی دریای خزر بین سال‌های ۱۳۹۰-۱۳۷۵ (فضلی و همکاران، ۱۳۹۵)

تبعات اقتصادی

بررسی تاثیرات شانه‌دار مهاجم در سواحل ایرانی دریای خزر نشان داد که با ورود، استقرار و گسترش شانه‌دار (*M. leidyi*) در این اکوسیستم مهم، ذخایر کیلکاماهیان کاهش یافته است، به‌طوری‌که بیشترین میزان کاهش صید ذخایر این ماهیان به گونه‌های آنچوی و چشم‌دُرشت مربوط بود (Janbaz *et al.*, 2021). به‌دنبال کاهش ذخایر کیلکاماهیان، سازمان شیلات ایران از طرح‌های ویژه‌ای به‌منظور جلوگیری از فشار بیش از حد روی ذخایر باقی‌مانده این ماهیان استفاده کرد. در یکی از این طرح‌های مهم، تعداد ۶۰ شناور از مجموع ۲۰۰ شناور از انجام فعالیت‌های صیادی بازماندند که این امر موجب بیکاری حدوداً ۶۰۰ کارگر و صیاد در سواحل ایرانی خزر شد. طرح مورد نظر علاوه بر اینکه موجب بیکاری تعداد قابل توجهی از کارگران شیلاتی شد، باعث رکود سرمایه مصرف شده برای ساخت و بهره‌برداری از شناورها و همچنین، از بین رفتن منبع درآمد برای کارگران این بخش شد (غفارزاده و هُنربخش، ۱۳۸۶). لازم به‌ذکر است علاوه بر کارگران و ماهیگیران، افراد دیگری که در سایر بخش‌ها مانند بخش حمل و نقل محصولات شیلاتی مشغول به کار بودند نیز دچار خسارات اقتصادی شدند. با کاهش صید کیلکاماهیان در طی سال‌های ۱۳۸۳-۱۳۷۹، تعداد کارگر مورد نیاز برای حمل و نقل، تخلیه و بارگیری نیز کاهش یافت. غفارزاده و هُنربخش (۱۳۸۶) خسارت اقتصادی ناشی از کاهش ذخایر کیلکا و حضور شانه‌دار مهاجم در حوضه جنوبی دریای خزر برای صنعت شیلات و به‌طور ویژه بخش صید و صیادی را در طی سال‌های ۱۳۸۳-۱۳۷۹ حدود ۹۶۳ میلیارد ریال برآورد کردند. این پژوهشگران میزان خسارت ذکرشده را قابل توجه توصیف کردند و اظهار داشتند جوامع محلی و همچنین، سرمایه‌گذاران بخش شیلات کشور متحمل این خسارت اقتصادی شده‌اند. اگرچه خسارات اقتصادی از اهمیت ویژه‌ای برخوردار هستند، اما با این حال، تبعات اجتماعی گسترده‌ای از جمله بیکاری، شیوع فقر و مهاجرت نیز در جامعه به‌دنبال خواهند داشت.

مشابه آنچه در مورد خسارات اقتصادی ناشی از هجوم شانه‌دار مهاجم (*M. leidyi*) به دریای خزر ذکر شد، در سایر نقاط جهان از جمله دریای سیاه نیز گزارش شده است. در اوایل دهه ۱۹۸۰ که شانه‌دار مهاجم به‌طور تصادفی از طریق آب‌های توازن کشتی‌های باری به دریای سیاه وارد شد، این گونه به‌واسطه نرخ تولیدمثل و رشد بسیار بالا به سطوح زیتوده عظیمی (چند صد میلیون تن) دست یافت. معرفی این گونه باعث شد که زنجیره غذایی در کل حوضه دریای سیاه تحت تاثیر قرار گیرد و بخش قابل توجهی از زئوپلانکتون‌ها که غذای ماهیان پلاژیک و لاروهای آنها قبل از معرفی این گونه بودند، مصرف شود. یکی از پیامدهای چشمگیر تهاجم *M. leidyi* در دریای سیاه کاهش شدید (از حدود ۶۳۰۰۰۰ تن در سال ۱۹۸۸ به ۱۵۰۰۰۰ تن در سال ۱۹۹۱) در صید تجاری ماهیان پلانکتون‌خوار، عمدتا آنچوی *Engraulis encrasicolus* بود که مشابه نتایج به‌دست آمده در دریای خزر می‌باشد. خسارات اقتصادی ناشی از معرفی شانه‌دار مهاجم در بخش شیلاتی دریای سیاه به‌تنهایی حدود ۲۵۰ تا ۵۰۰ میلیون دلار در بین سال‌های ۱۹۸۸ تا ۱۹۹۱ برآورد شد (Roohi and Sajjadi, 2011).

استراتژی‌های کنترل شانه‌دار مهاجم

گروهی از کارشناسان محیط‌زیست در کشورهای مختلف برای بحث در مورد استراتژی‌های کنترل *M. leidyi* تشکیل جلسه دادند. این محققین معتقد هستند که ریشه‌کنی این گونه بعید است، زیرا مناطقی که تحت تأثیر آن قرار گرفته‌اند، بسیار وسیع می‌باشند. از این‌رو، راهکارهایی برای کاهش فراوانی شانه‌دار مهاجم مورد بررسی قرار گرفت. کارشناسان به‌دلیل نرخ رشد بالای جمعیت شانه‌دار (*Mnemiopsis*)، حذف یا تخریب مکانیکی این گونه را غیرعملی دانستند (Piccardi *et al.*, 2024). از طرف دیگر، مطالعات نشان داد که استفاده از مواد شیمیایی سمی در غلظت‌های مورد نیاز برای از بین بردن شانه‌دار مهاجم، به کل شبکه غذایی آسیب می‌رساند و علاوه بر این، مستلزم هزینه‌های زیاد و زمان طولانی است. با توجه به آنچه بیان شد، در نهایت کنترل زیستی با استفاده از پاتوژن‌ها، انگل‌ها، شکارچیان یا رقبا تنها روش عملی برای جلوگیری از انتشار شانه‌دار مهاجم معرفی گردید (Ivanov *et al.*, 2000). با این حال، بر طبق بررسی‌های صورت گرفته، هیچ بیماری خاص برای شانه‌داران شناسایی نشده است. کرم‌های پهن ترماتود به‌عنوان انگل در شانه‌داران یافت می‌شوند و می‌توانند جمعیت آن‌ها را کاهش دهند. با این حال، از آنجایی‌که بسیاری از ترماتودها انگل گونه‌های مختلف ماهی نیز محسوب می‌شوند، معرفی آن‌ها به‌عنوان

یک عامل کنترل زیستی می‌تواند باعث آسیب به صنعت شیلات شود (Tran *et al*., 2019).

کارشناسان به این نتیجه رسیدند که افزایش جمعیت ماهیان بومی و کنترل بوم‌شناختی شانه‌دار مهاجم با معرفی گونه‌ها، با توجه به محدودیت‌های زمانی و منابع مالی محدود، تنها رویکرد امکان‌پذیر است (Sorensen, 2021). بنابراین، سه استراتژی پیشنهاد شد: الف) بازسازی ذخایر ماهیان بومی، ب) معرفی ماهیان با ارزش اقتصادی که از *M. leidyi* تغذیه می‌کنند یا با آن‌ها رقابت می‌کنند و ج) معرفی یک شکارچی خاص. در مجموع، سه گونه ماهی که همگی از شانه‌دار مهاجم تغذیه می‌کنند، به‌عنوان گزینه‌های اصلی برای ورود به مناطق تحت هجوم شانه‌دار در نظر گرفته شدند (Galil, 2009; CABI, 2023). این سه گونه شامل آزادماهی کتا (*Oncorhynchus keta*)، حلوا سفید آمریکایی (*Peprilus triacanthus*) و روغن‌ماهی اطلسی (*Gadus morhua*) بودند. با این حال، روغن‌ماهی اطلسی در آب‌های سردتر زندگی می‌کند و نمی‌تواند از شانه‌دار مهاجم (*M. leidyi*) که در تابستان در لایه‌های سطحی گرم‌تر زیست می‌کند، تغذیه کند (Freitas *et al*., 2015). با این حال، آزادماهی کتا نیز ممکن است با آزادماهیان بومی به رقابت بپردازد و از این‌نظر، روی عملکرد اکوسیستم تاثیر منفی به‌جای بگذارد. حلوا سفید آمریکایی (*Peprilus triacanthus*) نیز اگرچه به‌عنوان یکی از گزینه‌های پیش‌رو مطرح است، اما با این حال، از نظر زیست‌شناسی تولیدمثل ضعیف می‌باشد به‌طوری‌که ممکن است در رقابت با شانه‌دار مهاجم مغلوب شود (فضلی، ۱۳۹۴).

گونه‌هایی از جنس *Beroe* که بومی سواحل اقیانوس اطلس در آمریکا هستند، به‌عنوان عوامل کنترل زیستی شانه‌دار مهاجم در نظر گرفته شدند، چراکه اعضای این جنس منحصراً از زئوپلانکتون‌های ژلاتینی تغذیه می‌کنند و میزان تولیدمثل و باروری آن‌ها به اندازه *M. leidyi* می‌باشد. *Beroe ovata* یکی از گونه‌های مهم این جنس می‌باشد که اولین بار در سال ۱۹۹۷ در دریای سیاه گزارش شد (Finenko *et al*., 2003). افزایش سریع فراوانی این گونه در دریای سیاه با کاهش قابل توجه زیتوده *M. leidyi* و افزایش زئوپلانکتون و تخم ماهی همراه بود. بنابراین، با توجه به تاثیرات مثبتی که گونه‌ی *B. ovata* روی کنترل جمعیت شانه‌دار در دریای سیاه داشته است، می‌توان با معرفی این گونه به دریای خزر، اثرات منفی ناشی از حضور شانه‌دار مهاجم را کاهش داد (Vlietstra, 2014).

علاوه بر کاربرد روش‌های زیستی در کنترل جمعیت شانه‌دار مهاجم (*M. leidyi*)، استفاده از استراتژی‌های پیشگیرانه نیز از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است (Budiša *et al*., 2023). در این مورد، قبل از هر چیز باید مسیرهای معرفی گونه‌های مهاجم به‌طور کلی مسدود شود. از گزینه‌های قابل استفاده برای حذف ارگانیسم‌های موجود مانند شانه‌دار (*M. leidyi*) در آب‌توازن کشتی‌ها می‌توان به فیلتراسیون، تابش اشعه ماوراء بنفش و استفاده از کُشنده‌های شیمیایی اشاره کرد (Galil, 2009). کارشناسان بیان داشتند که علاوه بر مسدود کردن مسیرهای معرفیِ گونه‌های مهاجم، آیین‌نامه‌های ویژه‌ای نیز باید در کشورهای مختلف به‌منظور جلوگیری از انتقال و معرفی غیرمجاز گیاهان و جانوران تدوین گردد که اجرای آن‌ها مانع از واردات عمدی گونه‌های بیگانه و مهاجم به کشورهای مختلف شود.

نتیجه‌گیری و چشم‌انداز آینده

با توجه به انتشار گسترده شانه‌دار مهاجم (*Mnemiopsis leidyi*) در دریای خزر، پژوهش حاضر به‌منظور بررسی تاثیرات این گونه روی ذخایر آبزیان این اکوسیستم ارزشمند از قبیل جامعه زئوپلانکتون‌ها و ماهیان انجام گرفت. بررسی روند تغییرات زیتوده زئوپلانکتون‌ها و شانه‌دار مهاجم نشان می‌دهد که تا قبل از تهاجم شانه‌دار مهاجم به دریای خزر، بخش قابل ملاحظه‌ای از زیتوده زئوپلانکتون‌ها را گونه کلیدی *Eurytemora* sp. به خود اختصاص داده بود که متاسفانه با ورود شانه‌دار مهاجم به دریای خزر در طی سال‌های بعد کاهش محسوسی داشته است. علاوه بر این، میزان زیتوده سایر گروه‌های زئوپلانکتونی شامل لارو دو کفه‌ای‌ها و کلادوسرا نیز در سال‌های پس از معرفی شانه‌دار مهاجم به دریای خزر تغییرات قابل توجهی داشته است، به‌طوری‌که در برخی سال‌ها، میزان زیتوده آن‌ها به مقدار بسیار ناچیزی تقلیل یافته و در برخی سال‌ها نیز عدم حضور آن‌ها در جامعه زئوپلانکتون ثبت گردیده است. بررسی تاثیرات شانه‌دار مهاجم بر ساختار صید ماهیان در سواحل ایرانی دریای خزر نشان داد که دو گونه اصلی از کیلکا ماهیان (آنچوی و کیلکای چشم‌دُرشت) تحت تاثیر دوره‌های استقرار، انتشار و سازگاری شانه‌دار مهاجم در دریای خزر حذف شدند. با

توجه به اختلالات پیش آمده در اکوسیستم دریای خزر، لزوم اتخاذ تصمیمات ویژه به‌منظور احیا ذخایر کیلکاماهیان و بازگشت اکوسیستم به شرایط قبل از اختلال ضروری است.

در این پژوهش، استراتژی های اساسی برای کنترل جمعیت و جلوگیری از انتشار بیشتر شانه‌دار مهاجم در دریای خزر مورد بررسی قرار گرفت. بر طبق نتایج، *Beroe ovata* یکی از گونه‌های مهمی می‌باشد که افزایش سریع فراوانی این گونه در دریای سیاه با کاهش قابل توجه زیتوده *M. leidyi* و افزایش زئوپلانکتون و تخم ماهی همراه بود. بنابراین، با توجه به تاثیرات مثبتی که گونه‌ی *B. ovata* روی کنترل جمعیت شانه‌دار در دریای سیاه داشته است، می‌توان با معرفی این گونه به دریای خزر، اثرات منفی ناشی از حضور شانه‌دار مهاجم را کاهش داد. با این حال، علاوه بر کاربرد روش‌های زیستی در کنترل جمعیت شانه‌دار مهاجم (*M. leidyi*)، استفاده از استراتژی‌های پیشگیرانه مانند مسدود کردن مسیرهای معرفی نیز از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است. با توجه به اطلاعات ارائه شده لازم است که مدیران و سیاست‌گذاران محیط‌زیست کشور نسبت به اتخاذ تصمیم‌ها و برنامه‌های ضروری به‌منظور کنترل زیستی شانه‌دار مهاجم و همچنین جلوگیری از اثرات منفی بوم‌شناختی، محیط‌زیستی و اقتصادی آن در دریای خزر اقدام نمایند.

منابع

اسلامی ف.، پورنگ ن.، نصرالله‌زاده ساروی ح.، فضلی ح.، روحی ا. و روشن طبری م. ۱۳۹۴. ارزیابی کمی اثرات شانه‌دار بر ساختار زئوپلانکتونی حوزه جنوبی دریای خزر طی سال‌های ۸۹-۱۳۷۵. مجله علمی شیلات ایران، ۲۴(۱): ۵۸-۴۷.

خدمتی بازکیائی ک.، خارا ح.، عبدالملکی ش. و وهاب‌زاده ح. ۱۳۹۳. بررسی رژیم غذایی ماهی کیلکای معمولی (Clupeonella caspia) در دریای خزر (ساحل بندرانزلی). زیست‌شناسی دریا، ۶(۱): ۲۲-۱۳.

رادخواه ع.ر.، ایگدری س.، پورباقر ه. و صادقی‌نژاد ماسوله ا. ۱۴۰۱. رشد افسارگسیخته سرخس آبی (*Azolla fliculoides*, Lam) در تالاب انزلی، تراژدی معرفی یک گونه مهاجم به یکی از مهم‌ترین پیکره‌های آبی ایران. مجله زیست‌شناسی ایران، ۶(۱۲): ۲۳۵-۲۲۶.

فضلی ح. ۱۳۹۴. ارزیابی کمی اثرات شانه دار مهاجم در دریای خزر بر عملکرد اکوسیستم در سواحل جنوبی دریای خزر. واحد اجرا: پژوهشکده اکولوژی دریای خزر. محل اجرا: سواحل جنوبی دریای خزر. موسسه تحقیقات علوم شیلاتی کشور. ۱۰۰ صفحه.

فضلی ح.، نصرالله‌زاده ساروی ح.، پورنگ ن.، روحی ا. و اسلامی ف. ۱۳۹۵. ارزیابی اثرات شانه‌دار *Mnemiopsis leidyi* بر ساختار صید ماهیان در سواحل جنوبی دریای خزر. علوم و فنون شیلات، ۵(۴): ۱۱۱-۱۲۷.

Aubakirova M., Mazhibayeva Z., Assylbekova S.Z., Isbekov K.B., Barbol B., Bolatbekova Z., Jussupbekova N., Moldrakhman A. and Satybaldiyeva G. 2023. The Current State of Zooplankton Diversity in the Middle Caspian Sea during Spring. Diversity, 15(7):798. doi: 10.3390/d15070798

Badreddine A., Bitar G., Ouba A. and Shiganova T.A. 2020. On the presence of the non-native Beroe ovata and the spread of the invasive *Mnemiopsis leidyi* in the Lebanese waters, eastern Mediterranean Sea. SSRG International Journal of Agriculture and Environmental Science, 7(5): 1-7. doi:10.14445/23942568/IJAES-V7I5P101

Baiandina I.S., Kirin M.P. and Krivenko O.V. 2022. Black Sea *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) adult locomotion and light-induced behavior in laboratory experiments. Journal of Sea Research, 180: 102152. doi: 10.1016/j.seares.2021.102152

Baker J.D. and Reeve M.R. 1974. Laboratory culture of lobate ctenophore Mnemiopsis mccradyi with notes on feeding and fecundity. Marine Biol., 31(1): 61-100.

Brondizio E.S., Settele J., Díaz S. and Ngo H.T. 2019. Global Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES Secretariat, Bonn.

Budiša A., Burić E., Blecich P., Matulja T., Millotti G., Iveša N., Djakovac T., Najdek M., Mičić M. and Paliaga P. 2023. Treating ballast waters to limit *Mnemiopsis leidyi* access to new habitats. Management of Biological Invasions, 14(3): 561-577. doi: 10.3391/mbi.2023.14.3.12

Bumann D. and Puls G. 1997. The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* has a flow-through system for digestion with three consecutive phases of extracellular digestion. Physiol Zool., 70(1):1-6. doi: 10.1086/639529

CABI. 2023. Centre for Agriculture and Bioscience International. Invasive Species Compendium. *Mnemiopsis leidyi* (sea walnut). Available at: https://www.cabi.org/isc/datasheet. Accessed 28 May 2023.

Coad B.W. 2024. Freshwater Fishes of Iran. http://www.briancoad.com. Accedded on 6 July 2024.

Colin S.P., Costello J.H., Hansson LJ. and Dabiri J.O. 2010. Stealth predation and the predatory success of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 107(40): 17223-17227. doi: 10.1073/pnas.1003170107

Costello J.H., Bayha K.M., Mianzan H.W., Shiganova. T.A. and Purcell J.E. 2012. Transitions of *Mnemiopsis*

leidyi (Ctenophora: Lobata) from a native to an exotic species: a review. Hydrobiologia, 690: 21-46.

Delpy F., Albouy-Boyer S., Pagano M., Thibault D., Blanchot J., Guilhaumon F., Molinero J.C. and Bonnet D. 2016. Identifying the drivers of abundance and size of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Northwestern Mediterranean lagoons. Marine Environmental Research, 119:114-25. doi: 10.1016/j.marenvres.2016.05.026

Finenko G.A., Romanova Z.A., Abolmasova G.I., Anninsky B.E., Svetlichny L.S., Hubareva E.S., Bat L. and Kideys A.E. 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. doi: 10.1093/plankt/25.5.539

Freitas C., Olsen E.M., Moland E., Ciannelli L. and Knutsen H. 2015. Behavioral responses of Atlantic cod to sea temperature changes. Ecology and Evolution, 5(10): 2070-2083. doi: 10.1002/ece3.1496

Froese R. and Pauly D. (Editors). 2000. FishBase. https://www.fishbase.se. Accessed on 19 August 2023.

Fuentes V.L., Angel D.L., Bayha K.M. et al. 2009. Blooms of the invasive ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*, span the Mediterranean Sea in 2009. Hydrobiologia, 645: 23–37. doi: 10.1007/s10750-010-0205-z

Galil B.S. 2009. Control and Eradication of Invasive Aquatic Invertebrates. Biodiversity Conservation and Habitat Management - EOLSS Publications. Volume II. 424 p. https://www.eolss.net/sample-chapters/c12/E1-67-08-03.pdf

GISD. 2023. Global Invasive Species Database (GISD). *Mnemiopsis leidyi*. http://www.iucngisd.org/gisd/species.php?sc=95. Accessed on 22 August 2023.

Hansson HG. 2006. Ctenophores of the Baltic and adjacent Seas - the invader *Mnemiopsis* is here!. Aquatic Invasions, 1(4): 295-298. doi:10.3391/ai.2006.1.4.16

Haraldsson M., Jaspers C., Tiselius P., Aksnes D.L., Andersen T. and Titelman J. 2013. Environmental constraints of the invasive *Mnemiopsis leidyi* in Scandinavian waters. Limnology and Oceanography, 85(1): 37-48. doi: 10.4319/lo.2013.58.1.0037

Hulme P.E., Pyšek P., Nentwig W. and Vilà M. 2009. Will threat of biological invasions unite the European Union? Science, 324: 40-41.

Hulme P.E., Bacher S., Kenis M., Klotz S., Kühn I., Minchin D., Nentwig W., Olenin S., Panov V., Pergl J., Pyšek P., Roques A., Sol D., Solarz W. and Vilà M. 2008. Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. Journal of Applied Ecology, 45(2): 403-414. doi: 10.1111/j.1365-2664.2007.01442.x

Hulme P.E. 2020. Plant invasions in New Zealand: global lessons in prevention, eradication and control. Biol Invasions., 22: 1539-1562. doi: 10.1007/s10530-020-02224-6

Ivanov V.P., Kamakin A.M. and Ushivtzev V.B. 2000. Invasion of the Caspian Sea by the Comb Jellyfish *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora). Biological Invasions, 2: 255-258. doi: 10.1023/A:1010098624728

Janbaz A.A., Fazli H., Pourgholam R., Kaymaram F., Afraei Bandpei M.A. and Abdolmaleki S. 2012. Fishery and biological aspects of anchovy Kilka (*Clupeonella engrauliformis*) in the southern Caspian Sea. Iranian Journal of Fisheries Sciences, 11(4): 796-806.

Janbaz A., Fazli H., Afraei M., Bagherzadeh Afroozi F., Razeghian G. and Khedmati K. 2021. Evaluation of catch and stocks of common kilka *Clupeonella cultriventris caspia* in the Iranian coastal of the Caspian Sea (2018-19). Journal of Utilization and Cultivation of Aquatics, 10(3): 15-25. doi: 10.22069/japu.2021.18907.1579

Jobling M. 1982. Food and growth relationships of the cod, *Gadus morhua* L., with special reference to Balsfjorden, north Norway. Journal of Fish Biology, 21(4): 357-371. doi: 10.1111/j.1095-8649.1982.tb02841.x

Kamshilov M.M. 1960. Feeding of ctenophore Beroe cucumis Fab. Dokl. Acad. Nauk SSSR, 130:1138-1140.

Kelly R. 2014. Sutherland and others, Ambient fluid motions influence swimming and feeding by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*, Journal of Plankton Research, 36(5): 1310–1322, doi: 10.1093/plankt/fbu051

Kremer P. 1976. Population dynamics and ecological energetics of a pulsed zooplankton predator, the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. In: Estuarine Processes, New York, USA: Academic Press, pp. 197-215.

Mansueti R. 1963. Symbiotic Behavior between Small Fishes and Jellyfishes, with New Data on That between the Stromateid, *Peprilus alepidotus*, and the Scyphomedusa, *Chrysaora quinquecirrha*. Copeia, 1: 40-80.

Meredith R.W., Gaynor J.J. and Bologna P.A. 2016. Diet assessment of the Atlantic Sea Nettle Chrysaora quinquecirrha in Barnegat Bay, New Jersey, using next-generation sequencing. Mol Ecol., 25(24):6248-6266. doi: 10.1111/mec.13918

Nasrollahzadeh A. 2010. Caspian Sea and its Ecological Challenges. Caspian Journal of Environmental Sciences, 8(1): 97-104.

Nejat S., Hermidas Bavand D. and Farshchi P. 2018. Environmental challenges in the Caspian Sea and international responsibility of its littoral states. Caspian Journal of Environmental Sciences, 16(2): 97-110. doi: 10.22124/cjes.2018.2953

Oviatt C.A. and Kremer P.M. 1977. Predation on the ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*, by butterfish, Peprilus triacanthus, in Narragansett Bay, Rhode Island. Chesapeake Sci., 18:236-240.

Pang K. and Martindale M.Q. 2008. *Mnemiopsis leidyi* Spawning and Embryo Collection. CSH Protoc. 2008 Nov 1;2008:pdb.prot5085. doi: 10.1101/pdb.prot5085

Pereladov M.V. 1983. Some observations on biota in Sudak Bay, Black Sea. Third all Russian conference on marine biology. Kiev, Naukova Dumka, 1: 237–238 [in Russian]

Pianka H.D. 1974. Ctenophora. In: Reproduction of Marine Invertebrates: Acoelomate and Pseudocoelomate Metazoans, New York, USA: Academic Press, pp. 201-265.

Piccardi F., Poli F. and Sguotti C. 2024. Assessing the impact of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* on artisanal fisheries in the Venice Lagoon: an interdisciplinary approach. Hydrobiologia, 2024: 1-22. doi: 10.1007/s10750-024-05505-6

Purcell J.E., Shiganova T.A., Decker M.B. and Houde E.D. 2001. The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in native and exotic habitats: US estuaries versus the Black Sea basin. Hydrobiologia, 451(1-3):145-176.

Pyšek P., Hulme P.E., Simberloff D., Bacher S., Blackburn T.M., Carlton J.T. and Richardson D.M. 2020. Scientists' warning on invasive alien species. Biological Reviews, 95(6): 1511-1534. doi: 10.1111/brv.12627

Radkhah A.R., Eagderi S. and Mousavi-Sabet H. 2016a. First record of the exotic species *Hemiculter leucisculus* (Pisces: Cyprinidae) in southern Iran. Limnetica, 35(1):175-178. doi:10.23818/limn.35.14

Radkhah A.R., Eagderi S. and Asadi H. 2016b. Lengthâ€“weight relationship and condition factor for five fish species in Anzali Wetland and Talar River of the Caspian Sea Basin of Iran. Journal of Entomology and Zoology Studies, 4(3):122-123.

Radkhah A.R., Poorbagher H. and Eagderi S. 2017. Habitat effects on morphological plasticity of Saw-belly (*Hemiculter leucisculus*) in the Zarrineh River (Urmia Lake basin, Iran). Journal of Bioscience and Biotechnology, 6(1): 37-41.

Radkhah A.R. and Eagderi S. 2020a. Investigation on the Global Distribution of Invasive Fish Species, Convict Cichlid *Amatitlania Nigrofasciata* (Perciformes, Cichlidae) Over the Past Years with Emphasis on Iranian Inland Waters. Transylvanian Review of Systematical and Ecological Research 22(3):45-56. doi:10.2478/trser-2020-0017

Radkhah A.R. and Eagderi S. 2020b. Study on the biological characteristics and ecological challenges of convict cichlid (*Amatitlania nigrofasciata* Günther, 1867) in inland waters of Iran. Utilization and Cultivation of Aquatics. 9(1): 69-80. doi: 10.22069/japu.2020.17019.1516

Ramon-Mateu J., Edgar A., Mitchell D., et al. 2022. Studying Ctenophora WBR Using *Mnemiopsis leidyi*. 2022 Apr 1. In: Blanchoud S, Galliot B, editors. Whole-Body Regeneration: Methods and Protocols [Internet]. New York (NY): Humana; 2022. Chapter 5. Available from: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK586928/ doi: 10.1007/978-1-0716-2172-1_5

Reise K., Olenin S. and Thieltges D.W. 2006. Are aliens threatening European aquatic coastal ecosystems?. Helgoland Marine Research, 60: 77–83. doi: 10.1007/s10152-006-0024-9

Riisgård H. 2017. Invasion of Danish and Adjacent Waters by the Comb Jelly *Mnemiopsis leidyi*—10 Years After. Open Journal of Marine Science, 7: 458-471. doi: 10.4236/ojms.2017.74032

Ripple W.J., Wolf C., Newsome T.M., Galetti M., Alamgir M., Crist E., Mahmoud M.I. and Laurance W.F. 2017. scientist signatories from 184 countries. World scientists' warning to humanity: a second notice. BioScience, 67: 1026–1028.

Roohi A. and Sajjadi A. 2011. *Mnemiopsis leidyi* Invasion and Biodiversity Changes in the Caspian Sea. In O. Grillo, & G. Venora (Eds.), Ecosystems Biodiversity. IntechOpen. doi: 10.5772/23945

Roohi A., Pourgholam R., Ganjian Khenari A., Erkan Kideys A., Sajjadi A. and Abdollahzade Kalantari R. 2013. Factors Influencing the Invasion of the Alien Ctenophore Mnemiopsis leidyi Development in the Southern Caspian Sea. Ecopersia, 1(3): 299-313.

Rudloff K. 2008. *Mnemiopsis leidyi*, Meerwalnuss (Rippenquallen) at Berlin Zooaquarium, 2008 March 25. Available at: https://www.biolib.cz/en/image/id173808. Accessed 30 June 2022.

Rumolo P., Fanelli E. and Barra M. 2018. Trophic relationships between anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and zooplankton in the Strait of Sicily (Central Mediterranean sea): a stable isotope approach. Hydrobiologia, 821: 41-56. doi: 10.1007/s10750-017-3334-9

Science G. 2023. Atlantic oilfish (*Gadus morhua callarias*). https://www.science.gov. Accessed on 20 August 2023.

Seebens H., Blackburn T.M., Dyer E.E., Genovesi P., Hulme P.E., Jeschke J.M., Pagad S., Pyšek P. and Essl F. 2018. Global rise in emerging alien species results from accessibility of new source pools. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 115: 2264–2273.

Seebens H., Briski E., Ghabooli S., Shiganova T., MacIsaac H.J. and 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: Biological Sciences, 286(1901): 20190036. doi: 10.1098/rspb.2019.0036

Sensoy I. 2021. A review on the food digestion in the digestive tract and the used in vitro models. Curr Res Food Sci., 4:308-319. doi: 10.1016/j.crfs.2021.04.004

Shiganova T.A. 2000. Review of research of biology of invader *Mnemiopsis leidyi* (*A. Agassiz*) in the Black Sea. In: Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (*A. Agassiz*) in the Sea of Azov and the Black Sea and its effects on ecosystems: Rostov-on-Don, pp. 33-75.

Shiganova T.A. 2002. Invasion of the Black Sea by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and recent changes in pelagic community structure. Fisheries Oceanography, 7(4): 305-310. doi: 10.1046/j.1365-2419.1998.00080.x

Shiganova T.A., Kamakin A.M., Zhukova O.P., Ushivtzev V.B., Dulimov A.B. and Musaeva E.I. 2001. Invader in the Caspian Sea - ctenophore Mnemiopsis and initial results of its effect on the pelagic ecosystem. Oceanology, 41(4):542-549.

Shiganova T.A., Musaeva E.I., Bulgakova Y.V., Mirzoyan Z.A. and Martynyuk M.L. 2003. Invaders Ctenophores *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) and Beroe ovata Mayer 1912, and Their Influence on the Pelagic Ecosystem of Northeastern Black Sea. Biology Bulletin, 30(2):180-190.

Shiganova T. and Malej A. 2009. Native and non-native ctenophores in the Gulf of Trieste, Northern Adriatic Sea, Journal of Plankton Research, 31(1): 61–71. doi: 10.1093/plankt/fbn102

Shiganova T.A. 2009. Non-native species in the Seas of Eurasia. D.Sci. Thesis. A. N. Severtsov Institute of

Ecology and Evolution. 2009. 643 p. Available from: http://www.sevin.ru/dissertations/gidrobiol/49.pdf

Shiganova T.A., Sommer U., Javidpour J., Molinero J.C., Malej A., Kazmin A.S., Isinibilir M.O.I., Christou E., Siokou- Frangou I., Marambio M., Fuentes V., Mirsoyan Z.A., Gülsahin N., Lombard F., Lilley M.K.S., Angel D.L., Galil B.S., Bonnet D. and Delpy F. 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. doi: 10.1016/j.marenvres.2019.104791

Sorensen P.W. 2021. Introduction to the Biology and Control of Invasive Fishes and a Special Issue on This Topic. Fishes, 6(4): 69. doi: 10.3390/fishes6040069

Suleymanov S., Azizov A. and Ghassemi H. 2015. The species composition and nutrition of dominant species of fish of Absheron Gulfs of the Caspian Sea . Iranian Journal of Fisheries Sciences, 14(2): 513-522.

Tran A.K.T., Doan H.T., Do A.N., Nguyen V.T., Hoang S.X., Le H.T.T., Hoang H.T., Le N.H., Le Q.B.T. and Le T.A. 2019. Prevalence, Species Distribution, and Related Factors of Fish-Borne Trematode Infection in Ninh Binh Province, Vietnam. BioMed Research International, 2019:8581379. doi: 10.1155/2019/8581379

Turan C., Uygur N., Erguden D., Ozturk B. and Ozbalcilar B. 2010. On the occurrence of invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 in Antakya Bay, Eastern Mediterranean Sea. Biharean Biologist, 4(2): 179-180.

Vlietstra L.S. 2014. Seasonal Abundance of the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Relation to Water Temperature and Other Zooplankton in the Thames River Estuary, Connecticut. Northeastern Naturalist; Published by: Eagle Hill Institute, 21(3): 397-418.

Study of the biological characteristics of the invasive comb jelly (*Mnemiopsis leidyi*) and its impacts on the zooplankton community and kilkafish catch along the Iranian coasts of the Caspian Sea

Radkhah A.R.[1], Eagderi S.[1], Poorbagher H.[1], Moezzi A.[1], Sadeghinejad Masouleh E.[2]

[1]Department of Fisheries, Faculty of Natural Resources, University of Tehran, Karaj, I.R. of Iran

[2] Inland Waters Aquaculture Research Center, Iranian Fisheries Science Research Institute (IFSRI), Agriculture Research Education and Extension Organization (AREEO), Bandar-e Anzali, I.R. of Iran

Abstract

The present study was conducted to investigate the biological characteristics of the invasive comb jelly (*Mnemiopsis leidyi*) and its impacts on the aquatic community of the Caspian Sea, such as zooplanktons and kilkafishes. In this study, basic strategies to control and prevent further spread of *M. leidyi* population in the Caspian Sea were also investigated. The changes in the zooplankton biomass and the invasive comb jelly showed that before the invasion of *M. leidyi* in the Caspian Sea, a significant part of the zooplankton biomass was occupied by the key species *Eurytemora* sp. Unfortunately, with the introduction of *M. leidyi* into the Caspian Sea, a noticeable decrease in the population of *Eurytemora* sp. was observed during the following years. In addition, the amount of biomass of other zooplankton groups, including bivalve larvae and cladocera, also had significant changes in the years after the introduction of the invasive comb jelly to the Caspian Sea. The results showed that in some years, the zooplankton biomass was reduced to its minimum state. The effects of invasive comb jelly on the structure of fish catch in the Iranian shores of the Caspian Sea showed that two main species of kilka fishes, including anchovy (*Clupeonella engrauliformis*) and bigeye kilka (*C. grimmi*) were declined under the influence of establishment, spread and adaptation of the invasive *M. leidyi* in the Caspian Sea. In this research, the investigation of the basic strategies to control the population of the invasive comb jelly showed that the use of biological methods is the best approach in this field. Considering the positive experiences that *Beroe ovata* showed on the control of the population of *M. leidyi* in the Black Sea, it is possible to reduce the negative effects caused by the presence of the *M. leidyi* by cautiously introducing *B. ovata* to the Caspian Sea. According to the information provided, it is necessary for Iran's environmental managers and policymakers to take necessary decisions and plans for the biological control of *M. leidyi*. Also, they should take measures to prevent the negative ecological, environmental and economic effects of this invasive species in the Caspian Sea.

Keywords: Invasive comb jelly, Caspian Sea, Kilka fish, Zooplankton community, Biological control