



УДК 597.541:574.622:574.91(262.54)

## ТРОФИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ФОРМИРОВАНИЯ ЗАПАСОВ ХАМСЫ В АЗОВСКОМ МОРЕ

© 2023 З. А. Мирзоян<sup>1</sup>, В. П. Надолинский<sup>1</sup>,  
М. Л. Мартынюк<sup>1</sup>, Р. В. Надолинский<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»),  
Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ»), Ростов-на-Дону 344002, Россия

<sup>2</sup>ФГАОУ ВО «Южный федеральный университет» (ЮФУ), Ростов-на-Дону 344006, Россия

E-mail: gidrobiont.az@yandex.ru

**Аннотация.** Формирование запасов хамсы *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) в Азовском море преимущественно определяется особенностями развития зоопланктона, являющегося основной пищей этого вида рыб. При естественном режиме речного стока (1937–1951 гг.) и солености моря 10,6 ‰ аборигенные виды зоопланктона формировали хорошую кормовую базу хамсы, что определяло достаточно высокие ее запасы. При осолонении Азовского моря в конце 60–70-х гг. прошлого столетия до 12,8 ‰ изменился видовой состав зоопланктона. Интенсивное развитие получили хищные сцифоидные медузы — *Aurelia aurita* и *Rhizostoma pulmo*, — в связи с чем почти вдвое снизилась летняя биомасса зоопланктона. В этот период имело место снижение частоты формирования урожайных поколений и высоких запасов хамсы. В конце 1980-х гг. в результате появления в Азовском море хищного гребневика *Mnemiopsis leidyi* летняя биомасса зоопланктона снизилась на 2–3 порядка. В период нагула хамсы исчезли высокопродуктивные зоны развития зоопланктона и увеличилась частота формирования низкоурожайных поколений и запасов этой рыбы. В конце 1990-х гг. в Азовском море появился гребневик *Beroe ovata*, питающийся мнемипсисом. С его появлением стал наблюдаться преимущественно поздний заход мнемипсиса. Это послужило причиной для формирования благоприятной кормовой базы хамсы в преднерестовый период. Однако основной летний нагул хамсы, как и до вселения берое, проходил в условиях дефицита кормовой базы. В последние несколько лет в Азовском море наблюдается повторное увеличение солености до 15,0 ‰. Вновь активно развиваются черноморские медузы аурелия и ризостома, которые, совместно с мнемипсисом, составляют пищевую конкуренцию для хамсы. В эти годы наблюдается формирование только неурожайных поколений хамсы и ее низких запасов.

**Ключевые слова:** Азовское море, соленость, зоопланктон, кормовая база, продуктивные зоны, численность, биомасса, медузы, гребневика, питание, хамса, ихтиопланктон, урожайность, запас, жирность

## TROPHIC BASIS OF THE EUROPEAN ANCHOVY STOCK DEVELOPMENT IN THE AZOV SEA

Z. A. Mirzoyan<sup>1</sup>, V. P. Nadolinskiy<sup>1</sup>,  
M. L. Martynyuk<sup>1</sup>, R. V. Nadolinskiy<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>All-Russian Scientific Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI "VNIRO"),  
Azov-Black Sea Branch of the FSBSI "VNIRO" ("AzNIRKH"), Rostov-on-Don 344002, Russia

<sup>2</sup>FSAEI HE "Southern Federal University" (SFedU), Rostov-on-Don 344006, Russia  
E-mail: gidrobiont.az@yandex.ru

**Abstract.** Formation of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) stocks in the Azov Sea depends on the development of zooplankton, which is the main food source for this fish species. Under the conditions of the natural flow regime of the rivers (1937–1951) and the 10.6 ‰ salinity of the sea, native zooplankton species ensured a high food supply for the anchovy, which resulted in relatively large anchovy stocks. During the Azov Sea salinization up to 12.8 ‰ that occurred in the late 60–70s of the last century, the zooplankton species composition changed. Predatory scyphoid jellyfish species—*Aurelia aurita* and *Rhizostoma pulmo*—underwent drastic increase in abundance, which led to the reduction in the summer biomass of the zooplankton almost by half. During that period, large stocks of the European anchovy developed less often. In the late 1980s, as a result of the introduction of a predatory ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Azov Sea, the summer biomass of the zooplankton decreased further by 2–3 orders of magnitude. During the feeding season of the European anchovy, the areas with high zooplankton productivity disappeared, which resulted in the recurring low stocks of this fish species. At the end of the 1990s, a ctenophore *Beroe ovata*, feeding on the mnemiopsis, appeared in the Azov Sea. Its invasion led the delayed entry of the mnemiopsis into the sea, which, in turn, ensured the development of a sufficient food supply for the anchovy during its pre-spawning period. However, the main feeding season of the anchovy, just as before the arrival of *B. ovata*, took place under a shortage of the food supply. In the last few years, another increase in salinity to 15.0 ‰ is observed in the Azov Sea. The Black Sea jellyfishes *A. aurita* and *R. pulmo* are actively developing once again and, along with *M. leidyi*, provide even stronger food competition for the anchovy. During these years, only low-productive generations and low stocks of this fish species have been observed.

**Keywords:** Azov Sea, salinity, zooplankton, food supply, high productivity zones, abundance, biomass, jellyfish, ctenophores, feeding, European anchovy, ichthyoplankton, productivity, stock, fat content

### ВВЕДЕНИЕ

Большой вклад в формирование сырьевой базы отечественного рыболовства в Азово-Черноморском бассейне вносят массовые виды планктонных морских рыб. Из их числа наибольшее промысловое значение имеет азовская хамса, формирование запасов которой тесно связано с особенностями развития зоопланктона, являющегося для нее кормовой базой.

Зоопланктон Азовского моря представлен организмами различного генезиса, имеющими реликтовое, солоноватоводное и морское происхождение. Наиболее сложным и разнообразным составом планктонной фауны характеризуется менее соленый Таганрогский залив. Здесь, в направлении от устья р. Дон к открытой части Азовского моря, с увеличением солености отмечается снижение уровня развития планктонных животных пресноводного комплекса и появление

эвригалинных и морских форм [1]. Собственно море, где хамса проводит большую часть цикла своего развития, осваивают эвригалинные виды веслоногих и ветвистоусых ракообразных, а также коловратки морского комплекса. В определенные периоды развития и в темное время суток в водную толщу поднимаются организмы планктобентоса (личинки моллюсков, полихет, мизид), которые становятся временными представителями планктонной фауны. В западной части моря состав зоопланктона пополняется видами из Сиваша и Утлюкского лимана, на юге — черноморскими мигрантами.

Анализ питания хамсы свидетельствует о высокой пищевой пластичности этого вида. В желудках рыб обыкновенно встречаются те организмы, которые преобладают в данное время в планктоне [2, 3]. По данным указанных авторов в апреле в питании хамсы, возвращающейся с

мест зимовки в Азовское море, преобладают коловратки, поскольку они в это время являются основой биомассы зоопланктона. В мае содержимое кишечника хамсы почти на 85 % состоит из временных планктеров — личинок усонюгих раков и двусторчатых моллюсков, формирующих большую часть биомассы. Роль копепод в питании хамсы весной незначительна, т. к. их развитие в этот период не носит массовый характер. В июне в составе зоопланктона появляется большое количество веслоногих ракообразных и личинок усонюгих раков, которые составляют существенную часть пищи взрослой хамсы. Доля этих групп животных в желудочно-кишечном тракте хамсы различна. Копеподы при высокой биомассе могут составлять от 45 до 95 % веса пищевого комка, временные планктеры — 40–100 %.

В период основного летнего нагула (июль–август) рацион хамсы более разнообразен. При интенсивном развитии копепод содержимое ее желудка состоит в основном из этой группы животных. Они могут составлять почти 100 % веса пищевого комка. При низкой биомассе в рационе хамсы заметно увеличивается количество других видов пищи (мизид, полихет, фитопланктона), за счет которых хамса компенсирует недостаток традиционного корма.

Личинки и ранняя молодь хамсы, которые определяют пополнение поколений и формирование запасов хамсы, питаются мелкими формами зоопланктона. Таковыми являются науплии и младшие возрастные группы копепод, меропланктона, коловратки [4–8].

В многолетней динамике азовского зоопланктона выделяется несколько периодов, отличающихся видовым составом сообщества, характером сезонного развития и уровнем продуктивности. В значительной степени эти отличия вызваны изменением солености моря и биологическим загрязнением — вселением чужеродных желетельных хищников [1, 9].

Влияние изменения солености Азовского моря на кормовую базу хамсы и формирование ее запасов наблюдается уже довольно длительный период — почти 50 лет. Начиная с конца 1980-х гг. развитие зоопланктона и формирование запасов хамсы в большей мере, нежели соленость, стало определяться биологическим загрязнением водоема: развитием популяции хищного вида гребневиков — мнемипсиса, специализирующегося на

питании зоопланктоном [10]. В последние годы в связи с резким повышением солености моря состав желетелого планктона повторно пополнился двумя видами сцифоидных медуз — аурелией и ризостомой. Они, как и мнемипсис, питаются зоопланктоном и также влияют на его состояние. В связи с этим представляет большой интерес сделать сравнительный анализ имеющихся материалов, касающихся оценки состояния кормовой базы и ее влияния на формирование запасов азовской хамсы при разных уровнях солености Азовского моря и в условиях вселения в этот водоем чужеродных видов желетелого макропланктона.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

При оценке состояния зоопланктона в годы до зарегулированного стока использовали архивные данные [11]. При анализе состояния сообщества в последующие периоды (с 1952 г. по настоящее время) использовали данные обработки проб зоопланктона, собранных в Азовском море в комплексных рейсах, проводимых с апреля по октябрь по стандартной сетке станций, включавшей 34 точки, в т. ч. 12 — в Таганрогском заливе и 22 — в собственно море (рис. 1).

Отбор проб зоопланктона осуществляли в соответствии с общепринятыми методиками [12]. В качестве орудия лова использовали среднюю модель планктонной сети Джеди с ячейей сита 0,076 мм (газ № 68), диаметром входного отверстия 24 см, длиной боковой поверхности сетного конуса 100 см и надставного конуса — 80 см. Камеральную обработку проб проводили в лабораторных условиях. При расчете количества организмов в пробе использовали специальные программы FoxPro 2.0 FOR DOX и VISUAL FoxPro 6.0, разработанные в институте.

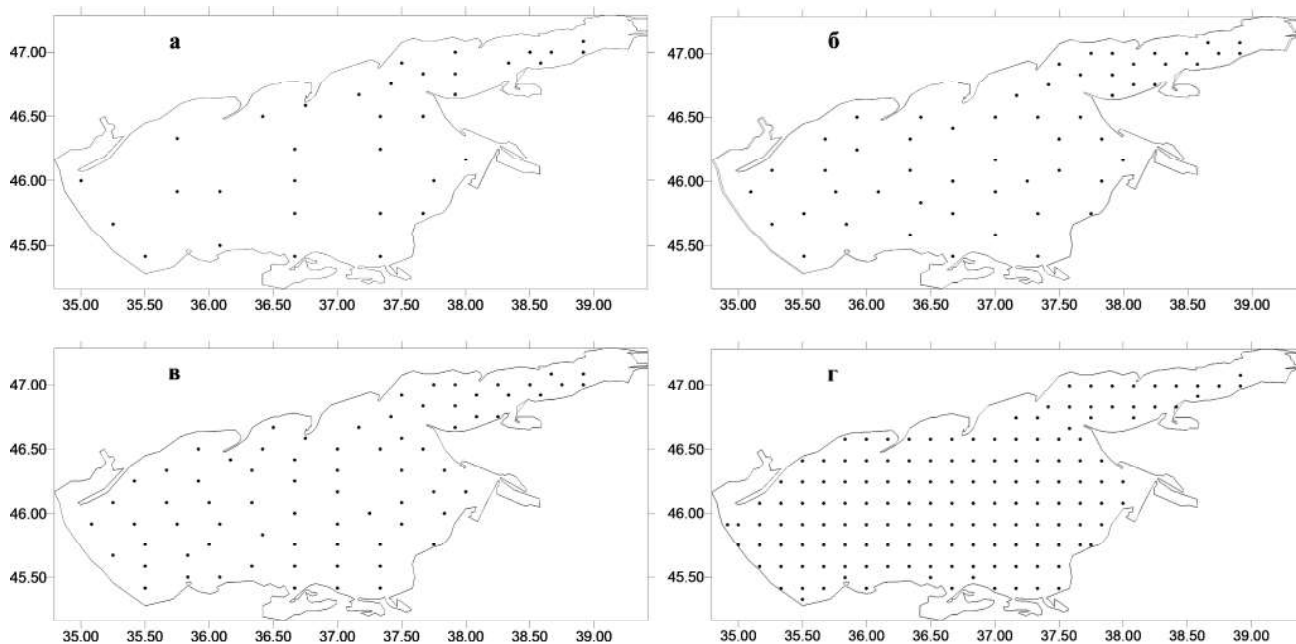
Ихтиопланктон собирали в мае и июне на 50 станциях, равномерно расположенных в акватории моря. Пробы отбирали сетью ИКС с ячейей сита из мельничного газа 0,569 мм (№ 15) и диаметром входного отверстия 80 см. Облов проводили в поверхностном слое воды по циркуляции судна на малом ходу со скоростью 2,0–2,5 узла. В собственно море время траления составляло 10 минут, в Таганрогском заливе — 5 минут. Камеральную обработку проб проводили в лабораторных условиях.

Материалом ихтиологических исследований служили пробы хамсы, собранные в июне и август

те в учетных лампарных съемках. До 1990 г. съемки включали от 110 (июнь) до 250 (август) станций. С 1991 г. такие съемки в июне проводились на 75 станциях, а в августе — на 150 станциях. В последнее время сетка станций лампарных съемок как в июне, так и в августе включает по 75 станций (рис. 1).

При определении общего запаса хамсы использовали метод прямого учета уловов рыб в лампарных съемках [13]. При оценке урожайности хамсы

использовали численность учтенных сеголеток и границы ее типов [14]. Учет рыб проводили лампарой длиной 142 м по нижней подборе и 170 м — по верхней; площадь облова составляла 1500 м<sup>2</sup>. Этим орудием лова мелкие массовые морские рыбы учитываются более полно, поскольку его действие основано на обметывании и последующем облове всей толщи воды — от дна до поверхности. В расчетах использовали коэффициент уловистости лампары 0,25.



**Рис. 1.** Схема станций отбора проб в Азовском море в системе географических координат (а — зоопланктон, 34 станции; б — ихтиопланктон, 50 станций; в — ихтиология, 75 станций; г — ихтиология, 150 станций)

**Fig. 1.** Outline map of sampling stations in the Azov Sea in the geographic coordinate system (a — zooplankton, 34 stations; б — ichthyoplankton, 50 stations; в — ichthyology, 75 stations; г — ichthyology, 150 stations)

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При естественном режиме речного стока Дона и Кубани, отмечавшемся в конце 1930-х – начале 1950-х гг., соленость Азовского моря (10,6 ‰) была оптимальной для интенсивного развития аборигенных видов зоопланктона. Они формировали высокую биомассу на значительной акватории моря в течение всего периода обитания хамсы в водоеме (табл. 1). В составе зоопланктона открытой части моря насчитывалось 94 вида животных, относящихся к инфузориям, коловраткам, веслоногим и ветвистоусым ракообразным, меропланктону. Постоянно встречались 74 вида [15–17]. Из представителей желетелого макропланктона эпизодически появлялись только гидроидные

медузы *Odessia maetotica* (Ostroumoff, 1896) и *Blackfordia virginica* Mayer, 1910, которые не оказывали существенного влияния на структуру и функционирование азовской планктонной фауны.

В зимний период зоопланктон был очень беден и формировался за счет малочисленных зимующих форм копепоид и коловраток. Весной в составе сообщества многочисленным становился комплекс коловраток. В конце весны в большом количестве появлялись временные планктеры и формировали биомассу более 150,0 мг/м<sup>3</sup>, которая обеспечивала эффективное питание хамсы в преднерестовый период. Летом развивались все присущие этому сезону формы зоопланктона, но наиболее многочисленными и биомассообразующими

**Таблица 1.** Развитие зоопланктона в собственно Азовском море**Table 1.** Development of zooplankton in the Azov Sea (excluding Taganrog Bay)

Показатели / Parameters	Месяц / Month					
	IV	V	VI	VII	VIII	X
1	2	3	4	5	6	7
Естественный режим речного стока (1937–1951 гг.) Natural regime of river flow (1937–1951)						
Биомасса зоопланктона, мг/м <sup>3</sup> Biomass of the zooplankton, mg/m <sup>3</sup>	66,0	214,0	259,0	658,0	417,0	322,0
Продуктивные зоны (биомасса >150 мг/м <sup>3</sup> ), % High productivity zones (biomass >150 mg/m <sup>3</sup> ), %	н/д n/d	55	61	67	62	66
Численность мелкого зоопланктона, тыс. экз./м <sup>3</sup> Abundance of the small zooplankton, thousand ind./m <sup>3</sup>	–		49,8		–	
Примечание: Биомасса приводится по данным А.Н. Новожиловой, 1955 [11] Note: Biomass is given based on the data from A.N. Novozhilova, 1955 [11]						
Зарегулированный сток (1952–1968 гг.) Regulated river flow (1952–1968)						
Биомасса зоопланктона, мг/м <sup>3</sup> Biomass of the zooplankton, mg/m <sup>3</sup>	247,0	950,0	1285,0	418,0	393,0	249,0
Продуктивные зоны (биомасса >150 мг/м <sup>3</sup> ), % High productivity zones (biomass >150 mg/m <sup>3</sup> ), %	44	78	84	80	72	51
Численность мелкого зоопланктона, тыс. экз./м <sup>3</sup> Abundance of the small zooplankton, thousand ind./m <sup>3</sup>	–		47,0		–	
Осолонение (1969–1976 гг.) Salinization (1969–1976)						
Биомасса зоопланктона, мг/м <sup>3</sup> Biomass of the zooplankton, mg/m <sup>3</sup>	215,0	546,0	450,0	231,0	199,0	91,0
Продуктивные зоны (биомасса >150 мг/м <sup>3</sup> ), % High productivity zones (biomass >150 mg/m <sup>3</sup> ), %	46	73	86	57	47	20
Численность мелкого зоопланктона, тыс. экз./м <sup>3</sup> Abundance of the small zooplankton, thousand ind./m <sup>3</sup>	–		41,7		–	
Распреснение (1977–1987 гг.) Desalinization (1977–1987)						
Биомасса зоопланктона, мг/м <sup>3</sup> Biomass of the zooplankton, mg/m <sup>3</sup>	88,0	323,0	455,0	275,0	216,0	105,0
Продуктивные зоны (биомасса >150 мг/м <sup>3</sup> ), % High productivity zones (biomass >150 mg/m <sup>3</sup> ), %	16	54	69	61	52	27
Численность мелкого зоопланктона, тыс. экз./м <sup>3</sup> Abundance of the small zooplankton, thousand ind./m <sup>3</sup>	–		40,8		–	
Вселение <i>Mnemiopsis leidyi</i> (1988–1998 гг.) Invasion of <i>Mnemiopsis leidyi</i> (1988–1998)						
Биомасса зоопланктона, мг/м <sup>3</sup> Biomass of the zooplankton, mg/m <sup>3</sup>	158,0	690,0	378,0	40,0	10,0	28,0
Продуктивные зоны (биомасса >150 мг/м <sup>3</sup> ), % High productivity zones (biomass >150 mg/m <sup>3</sup> ), %	38	68	61	7	1	5
Численность мелкого зоопланктона, тыс. экз./м <sup>3</sup> Abundance of the small zooplankton, thousand ind./m <sup>3</sup>	–		10,4		–	

Таблица 1 (окончание)

Table 1 (finished)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Mnemiopsis leidy</i> и вселение <i>Beroe ovata</i> (1999–2008 гг.)						
<i>Mnemiopsis leidy</i> and invasion of <i>Beroe ovata</i> (1999–2008)						
Биомасса зоопланктона, мг/м <sup>3</sup> Biomass of the zooplankton, mg/m <sup>3</sup>	24,0	798,0	160,0	29,0	24,0	26,0
Продуктивные зоны (биомасса >150 мг/м <sup>3</sup> ), % High productivity zones (biomass >150 mg/m <sup>3</sup> ), %	2	88	43	9	4	3
Численность мелкого зоопланктона, тыс. экз./м <sup>3</sup> Abundance of the small zooplankton, thousand ind./m <sup>3</sup>	–		4,7		–	
<i>Mnemiopsis leidy</i> и вселение <i>Beroe ovata</i> (2009–2016 гг.)						
<i>Mnemiopsis leidy</i> and invasion of <i>Beroe ovata</i> (2009–2016)						
Биомасса зоопланктона, мг/м <sup>3</sup> Biomass of the zooplankton, mg/m <sup>3</sup>	41,0	н/д n/d	177,0	79,0	26,0	102,0
Продуктивные зоны (биомасса >150 мг/м <sup>3</sup> ), % High productivity zones (biomass >150 mg/m <sup>3</sup> ), %	н/д n/d	н/д n/d	38	15	7	20
Численность мелкого зоопланктона, тыс. экз./м <sup>3</sup> Abundance of the small zooplankton, thousand ind./m <sup>3</sup>	–		11,3		–	
Осолонение, появление медуз (2017–2020 гг.)						
Salinization, introduction of jellyfishes (2017–2020)						
Биомасса зоопланктона, мг/м <sup>3</sup> Biomass of the zooplankton, mg/m <sup>3</sup>	н/д n/d	н/д n/d	71,0	40,0	34,0	59,0
Продуктивные зоны (биомасса >150 мг/м <sup>3</sup> ), % High productivity zones (biomass >150 mg/m <sup>3</sup> ), %	н/д n/d	н/д n/d	9	8	7	18
Численность мелкого зоопланктона, тыс. экз./м <sup>3</sup> Abundance of the small zooplankton, thousand ind./m <sup>3</sup>	–		6,8		–	
Осолонение, активное развитие медуз (2021 г.)						
Salinization, active reproduction of jellyfishes (2021)						
Биомасса зоопланктона, мг/м <sup>3</sup> Biomass of the zooplankton, mg/m <sup>3</sup>	н/д n/d	н/д n/d	83	н/д n/d	22,0	35,0
Продуктивные зоны (биомасса >150 мг/м <sup>3</sup> ), % High productivity zones (biomass >150 mg/m <sup>3</sup> ), %	н/д n/d	н/д n/d	10	н/д n/d	0	4
Численность мелкого зоопланктона, тыс. экз./м <sup>3</sup> Abundance of the small zooplankton, thousand ind./m <sup>3</sup>	–		10,7		–	

щими являлись 3–4 вида веслоногих ракообразных — *Acartia (Acartiura) clausi* Giesbrecht, 1889 (азовская), *Calanipeda aquaedulcis* Krichagin, 1873, *Centropages ponticus* Karavaev, 1895 и *Paracartia latisetosa* (Krichagin, 1873). Эти виды определяли копепоидный максимум биомассы, которая на протяжении всего летнего нагула хамсы оставалась на высоком уровне и обеспечивала эффективное питание рыб. Популяции этих видов имели полный и многочисленный набор стадий развития, начиная от науплиев и копепоидов и заканчивая половозрелыми особями. Из этого ряда возрастных групп животных очень важными являются

науплии и мелкие копепоиды, которыми питаются личинки рыб при переходе на внешнее питание. Достаточное количество таких групп зоопланктона (не менее 30 тыс. экз./м<sup>3</sup>) является предпосылкой для высокой выживаемости личинок [18]. Численность такого корма была очень высокой и обеспечивала эффективное питание личинок хамсы. В результате, в 67 % случаев формировались высокоурожайные и урожайные поколения и преобладали запасы рыб высокого и среднего уровня. Появления поколений с низкой урожайностью не отмечалось, а повторяемость лет с низкими запасами в среднем составляла всего 13 % (табл. 2, 3).

**Таблица 2.** Повторяемость случаев с разным уровнем урожайности азовской хамсы**Table 2.** Recurrence of years with different productivity of the European anchovy in the Azov Sea

Периоды / Periods	Средняя урожайность, млрд шт. Average productivity, billion ind.	%		
		Высокая и урожайное High and productive	Средняя Average	Низкая Low
Естественный режим (1937–1951 гг.) Natural flow regime (1937–1951)	31,8	67	33	0
Зарегулированный сток (1952–1968 гг.) Regulated river flow (1952–1968)	17,7	30	35	35
Осолонение (1969–1976 гг.) Salinization (1969–1976)	25,5	50	25	25
Распреснение (1977–1987 гг.) Desalination (1977–1987)	24,8	54	19	27
Вселение <i>M. leidy</i> (1988–1998 гг.) Invasion of <i>M. leidy</i> (1988–1998)	19,0	18	27	55
<i>M. leidy</i> и вселение <i>B. ovata</i> (1999–2008 гг.) <i>M. leidy</i> and the invasion of <i>B. ovata</i> (1999–2008)	14,5	20	30	50
<i>M. leidy</i> и вселение <i>B. ovata</i> (2009–2016 гг.) <i>M. leidy</i> and the invasion of <i>B. ovata</i> (2009–2016)	27,5	63	37	0
Осолонение, появление медуз (2017–2020 гг.) Salinization, introduction of jellyfishes (2017–2020)	3,4	0	0	100
Интенсивное развитие медузы ризостомы (2021 г.) Active reproduction of <i>R. pulmo</i> (2021)	1,2	0	0	100

Примечание: Высокая и урожайное (>40 млрд шт. и от 40 до 21 млрд шт.); средняя (от 21 до 10 млрд шт.); низкая (<10 млрд шт.)

Note: High and productive (more than 40 billion ind. and from 40 to 21 billion ind.); average (from 21 to 10 billion ind.); low (less than 10 billion ind.)

Начало антропогенному воздействию на азовскую планктонную фауну, равно как и на другие сообщества, положило активное гидростроительство, развитие промышленности и сельского хозяйства в бассейне Азовского моря. Негативным следствием такой хозяйственной деятельности стало зарегулирование стока рек Дон и Кубань и постепенное увеличение солености водоема. В маловодную климатическую фазу 1952–1956 гг. она возросла до 12,3–12,4 ‰, а в середине 1950-х – 1960-е гг. на фоне установления фазы повышенной увлажненности снизилась до 11,0–11,5 ‰. В среднем за весь этот период она составила 11,3 ‰ [19, 20]. Такие колебания солевого режима моря явились причиной нестабильности видового состава зоопланктона. Наряду с солоноватоводной аборигенной фауной в море появлялись и начи-

нали развиваться менее продуктивные морские виды, что, на наш взгляд, было причиной снижения продуктивности сообщества. Как показал анализ многолетних данных, биомасса планктона во время основного летнего нагула хамсы по сравнению с годами естественного режима моря снизилась на четверть. В эти годы чаще появлялись низкоурожайные поколения хамсы и реже формировались ее высокие запасы (табл. 3).

С наступлением фазы пониженной увлажненности с 1969 г. в Азовском море началось осолонение, которое в 1976 г. достигло самого высокого значения за весь предыдущий ряд лет, составив в среднем 13,9 ‰ [20]. В эти годы в основе структурных и функциональных преобразований зоопланктона лежала смена аборигенных пресноводных и солоноватоводных видов, таких как *Calanipeda*

**Таблица 3.** Повторяемость случаев с разным уровнем формирования запаса азовской хамсы**Table 3.** Recurrence of years with different stock development of the European anchovy in the Azov Sea

Периоды / Periods	Средний запас, тыс. т Average stock, thousands tones	%		
		Высокий High	Средний Average	Низкий Low
Естественный режим (1937–1951 гг.) Natural flow regime (1937–1951)	253,0	40	47	13
Зарегулированный сток (1952–1968 гг.) Regulated river flow (1952–1968)	162,6	24	41	35
Осолонение (1969–1976 гг.) Salinization (1969–1976)	244,4	38	50	12
Распреснение (1977–1987 гг.) Desalination (1977–1987)	155,4	18	55	27
Вселение <i>M. leidy</i> (1988–1998 гг.) Invasion of <i>M. leidy</i> (1988–1998)	97,0	0	36	64
<i>M. leidy</i> и вселение <i>B. ovata</i> (1999–2008 гг.) <i>M. leidy</i> and the invasion of <i>B. ovata</i> (1999–2008)	87,2	0	20	80
<i>M. leidy</i> и вселение <i>B. ovata</i> (2009–2016 гг.) <i>M. leidy</i> and the invasion of <i>B. ovata</i> (2009–2016)	274,4	50	50	0
Осолонение, появление медуз (2017–2020 гг.) Salinization, introduction of jellyfishes (2017–2020)	85,3	0	0	100
Интенсивное развитие медузы ризостомы (2021 г.) Active reproduction of <i>R. pulmo</i> (2021)	21,0	0	0	100

Примечание: Высокий запас (>250 тыс. т); средний (250–100 тыс. т); низкий (<100 тыс. т)  
Note: Large stock (more than 250 thousand t); average stock (250–100 thousand t); low stock (less than 100 thousand t)

*aquaedulcis*, *Heteroscope caspia*, азовской формы *Acartia (Acartiura) clausi*, менее продуктивными черноморскими мигрантами — большой и малой черноморскими формами *Acartia (Acartiura) clausi* [1]. Наблюдалось появление и других мигрантов из Черного моря. Некоторые из них, такие как *Paracalanus parvus* (Claus, 1863), *Penilia avirostris* Dana, 1849, *Parasagitta setosa* (J. Müller, 1847), обитали только в зоне наибольшего влияния черноморских вод и за пределы южной части Азовского моря не распространялись. Другие виды, например, *Oithona nana* Giesbrecht, 1893, развивались в нескольких районах моря, формируя в летний период достаточно высокую численность (рис. 2).

Из желетелого макропланктона были зарегистрированы черноморские сцифоидные медузы *Aurelia aurita* (L., 1758) и *Rhizostoma pulmo* (Macri, 1778), питающиеся зоопланктоном. Наибольшее

развитие они получили в середине 1970-х гг., когда их биомасса достигла 13,5 млн т в сыром весе [21].

Интегральным следствием изменения таксономической структуры зоопланктона и влияния хищничества вселившихся медуз стало снижение его биомассы почти в 2 раза и площади продуктивных зон в 1,5 раза в период основного летнего нагула хамсы. Однако катастрофического влияния на популяцию хамсы это не оказало. Остаточная биомасса зоопланктона в летние месяцы была вполне достаточной как для ее возобновления, так и эффективного питания хамсы, что свидетельствовало о сбалансированности пищевой цепи «зоопланктон – планктоноядные рыбы». В результате, как и до повышения солености, часто формировались многочисленные поколения хамсы и достаточно высокие ее запасы.

Во время естественного многоводья в 1977–1987 гг., которое вызвало снижение солености

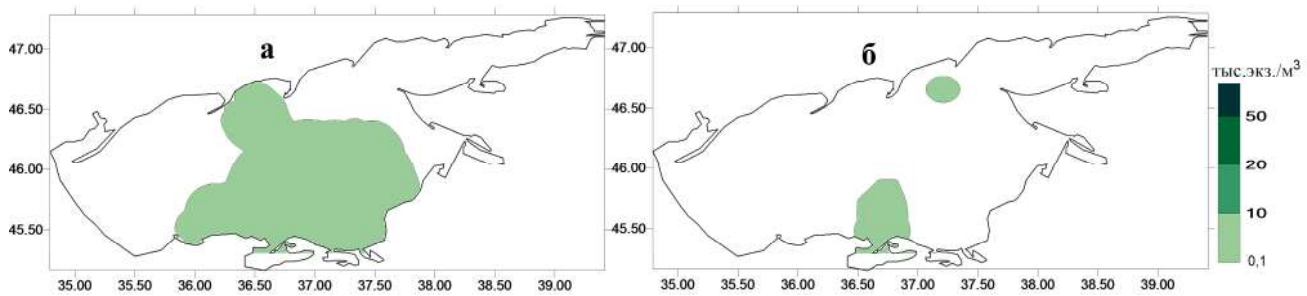


Азовского моря до 12,2 ‰, биологические процессы в Азовском море несколько оптимизировались. Медузы и пресс их хищничества на зоопланктон практически исчезли. В составе сообщества стал восстанавливаться солоноватоводный комплекс и традиционная сезонная динамика его развития с двумя максимумами биомассы. В открытой части моря такой максимум формировался весной и летом, а в Таганрогском заливе — летом и осенью. Однако темп восстановления планктонной фауны был несколько замедленным и не соответствовал скорости распреснения водоема. В результате биомасса зоопланктона в летние месяцы оставалась на уровне 1970-х гг. и, как показали расчеты, была достаточной для эффективного питания хамсы. В первой половине нагула хамсы и тюлька использовали только 50 % продукции зоопланктона, из которых 20 % приходилось на долю хамсы. Во второй половине нагульного периода эти рыбы потребляли почти всю продукцию зоопланктона, однако воспроизводственный биофонд сообщества

не подрывался. На протяжении всего лета остаточная биомасса зоопланктона была относительно высокой и обеспечивала свое быстрое возобновление (рис. 3). Зоны эффективного нагула хамсы с биомассой не ниже 150,0 мг/м<sup>3</sup> формировались на 52–72 % акватории моря.

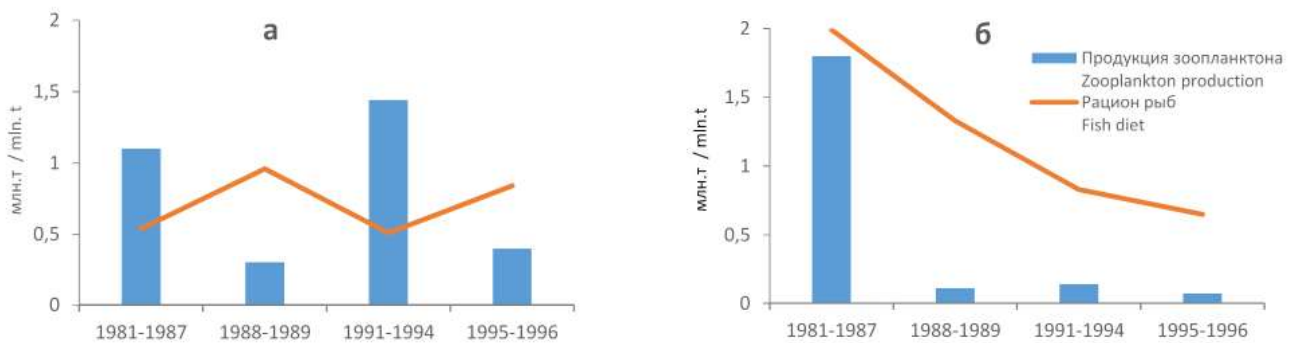
Как показали результаты наших исследований, спектр питания хамсы отражал сезонный состав кормовой базы. В июне основной пищи этих рыб являлся меропланктон (личинки усонюгих раков и моллюсков, личинки червей), а в июле–августе хамса питалась в основном копеподами (рис. 4), формировавшими второй пик биомассы летнего зоопланктона.

Обширные площади продуктивных зон зоопланктона в мае–июне, а также более чем достаточная концентрация мелкого корма (61,0 тыс. экз./м<sup>3</sup>) обеспечивали интенсивное размножение хамсы и высокую выживаемость личинок. Средняя концентрация икринок достигала 1650 экз./м<sup>3</sup>, а численность личинок находилась на уровне



**Рис. 2.** Распределение циклопиды *Oithona nana* в Азовском море при осолонении в 1969–1976 гг., тыс. экз./м<sup>3</sup> (а — июль, б — октябрь)

**Fig. 2.** Distribution of cyclopoid copepod *Oithona nana* in the Azov Sea during salinization in 1969–1976, thousand ind./m<sup>3</sup> (a — July, б — October)

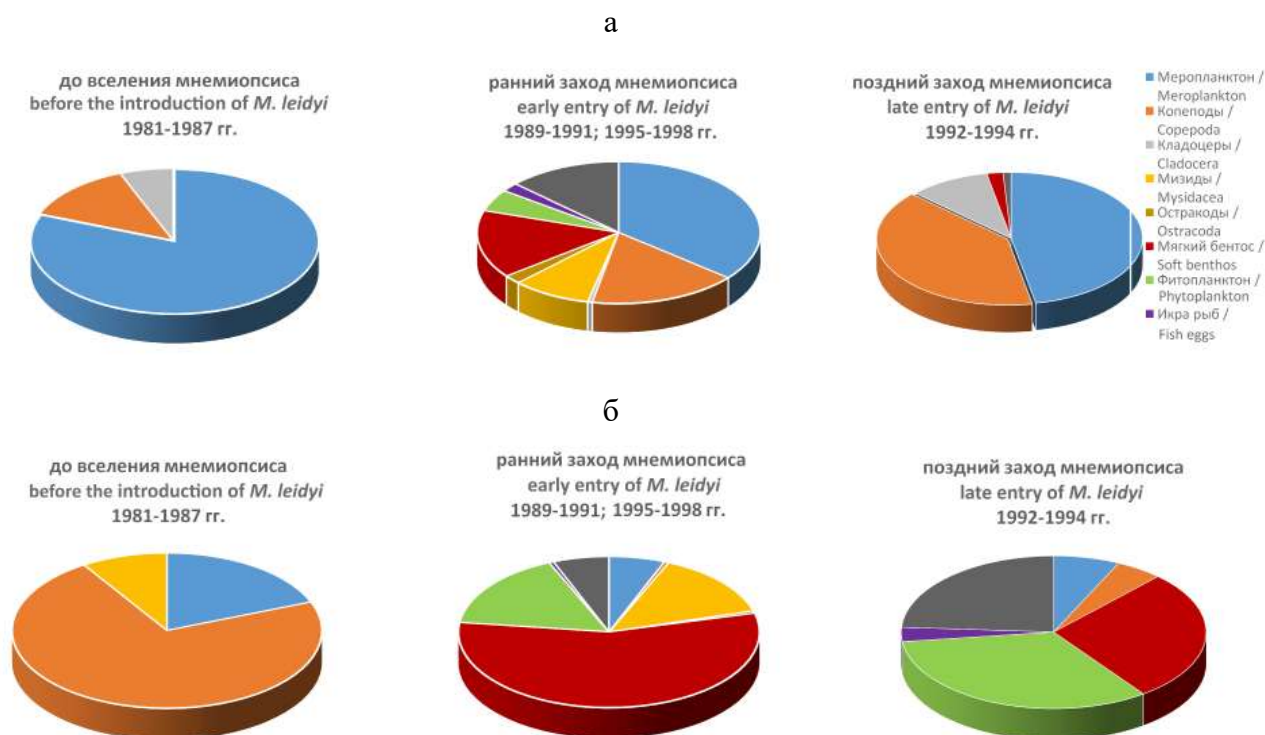


**Рис. 3.** Потребление зоопланктона хамсой и тюлькой в разные годы (а — первая половина нагула, май–июнь; б — вторая половина нагула, июль–август)

**Fig. 3.** Zooplankton that was consumed by the European anchovy and the Black Sea–Caspian sprat in different years (a — first half of the feeding season, May–June; б — second half of the feeding season, July–August)

124 экз./м<sup>3</sup> (табл. 4). В результате часто появлялись высокоурожайные и урожайные поколения этих рыб и формировались большие запасы.

В 1988 г. на фоне повышенного уровня антропогенного загрязнения и устойчивой тенденции увеличения солености моря состав азовской



**Рис. 4.** Спектр питания хамсы в разные годы, % пищевого комка (а — первая половина нагула, июнь; б — вторая половина нагула, август)

**Fig. 4.** Feeding range of the European anchovy in different years, % of the food bolus (a — first half of the feeding season, June; б — second half of the feeding season, August)

**Таблица 4.** Численность икры и личинок хамсы в Азовском море, экз./м<sup>3</sup>

**Table 4.** Abundance of the European anchovy eggs and larvae in the Azov Sea, ind./m<sup>3</sup>

Периоды / Periods	Собственно море Azov Sea (excluding Taganrog Bay)		Таганрогский залив Taganrog Bay	
	Икра Eggs	Личинки Larvae	Икра Eggs	Личинки Larvae
Распреснение (1977–1987 гг.) Desalinization (1977–1987)	1650	124	0	0
Ранний заход мнемнописиса (1989–1991; 1995–1998 гг.) Early entry of <i>M. leidyi</i> (1989–1991; 1995–1998)	122	20	0	0
Поздний заход мнемнописиса (1992–1994 гг.) Late entry of <i>M. leidyi</i> (1992–1994)	2381	690	0	0
Мнемнописис и вселение берое (1999–2016 гг.) <i>M. leidyi</i> and the invasion of <i>B. ovata</i> (1999–2016)	952	58	317	7
Осолонение, появление медуз (2017–2020 гг.) Salinization, introduction of jellyfishes (2017–2020)	353	30	66	2

планктофауны пополнился новым желетелым вселенцем — гребневиком *M. leidyi*, питающимся в основном зоопланктоном. Эта ктенофора ежегодно проникает в Азовское море через Керченский пролив из Черного моря и формирует здесь сезонную популяцию. Были установлены два срока ее проникновения: ранний — конец апреля – середина мая и поздний — июнь – начало июля. Наибольшего развития мнемииопсис достигает обычно во второй половине лета, а глубокой осенью или в начале зимы, независимо от начального срока своего появления, исчезает.

Со вселением в Азовское море такого чрезвычайно эврибионтного пелагического хищника, обладающего высокой интенсивностью питания, размножения и роста, структура и продуктивность традиционного кормового зоопланктона сильно изменились. В основе этих изменений лежит высокая степень потребления вселенцем практически всех групп и видов животного планктона, включая икру и даже личинки рыб. В результате хищничества мнемииопсиса исчезла закономерная сезонная смена видов, обеспечивающая в течение всего вегетационного периода формирование обширных высокопродуктивных зон, а следовательно, и эффективное питание хамсы на всех этапах ее жизненного цикла. Биомасса летнего зоопланктона, по сравнению с годами, когда мнемииопсис в море отсутствовал, снизилась на 2–3 порядка. В июле–августе стала формироваться только десятая часть годовой продукции зоопланктона, в то время как в начале 1980-х гг. она составляла 56 % и практически в равных долях формировалась во все летние месяцы. Сезонная динамика биомассы азовского планктона с появлением мнемииопсиса утратила традиционный летний максимум развития копепод, определявший эффективное питание хамсы. В период ее основного нагула высокопродуктивные зоны зоопланктона в собственно море стали составлять не более 10 % в июле и довольно часто отсутствовать в августе. Резко снизилась численность младших групп веслоногих ракообразных — науплиев и копеподитов 1–2 стадий развития, являющихся кормом для личинок хамсы.

С появлением в Азовском море гребневика мнемииопсиса трофические условия обитания хамсы стали определяться характером развития этого вселенца. При раннем заходе животных (1988–1989, 1995–1996 гг.) и интенсивном развитии популяции период высокой продуктивности зоопланктона, в течение которого хамса имеет возможность эффек-

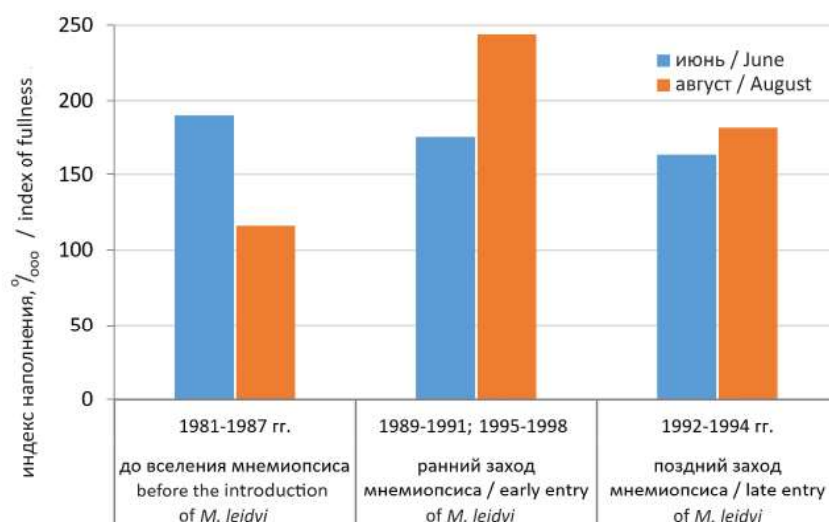
тивно питаться традиционным планктонным кормом, продолжается один весенний месяц — май, т. е. только после зимовки. В июне формируется довольно обширный ареал мнемииопсиса, а также возрастает пресс его хищничества, в результате которого резко снижаются биомасса зоопланктона и обеспеченность хамсы традиционным планктонным кормом (табл. 5, рис. 3). Но, как показали наши исследования, хамса и в таких условиях, благодаря своей высокой пищевой пластичности, продолжает питаться (рис. 5). Недостающее количество зоопланктонного корма она компенсирует, включая в свой рацион менее калорийные объекты: бентосные организмы (червей, мизид, донных ракообразных), остракод и фитопланктон. Для сравнения укажем, что в годы отсутствия мнемииопсиса эти объекты питания хамсы в начале лета практически не отмечались. Пищевой комок состоял в основном из представителей меропланктона и копепод.

Во второй половине лета, когда численность мнемииопсиса и пресс его хищничества максимально высоки, биомасса зоопланктона снижается до минимальных значений и хамса питается в основном фитопланктоном, мизидами, червями, крабами. Суммарно эти пищевые объекты могут составлять до 90 % содержимого кишечника [22]. Доля традиционного зоопланктона в составе пищевого комка хамсы ничтожно мала. При таком сценарии трофической обеспеченности резко снижались интенсивность размножения и выживаемость личинок. Численность икринок и личинок составляла, соответственно, 122 экз./м<sup>3</sup> и 20 шт./м<sup>3</sup>, что на порядок меньше, чем когда мнемииопсис отсутствовал (табл. 4). В эти годы наблюдались очень слабое пополнение популяции хамсы, низкий ее запас и в отдельных случаях — отсутствие промысла.

При позднем появлении мнемииопсиса (1991–1994 гг.) высокопродуктивный период развития зоопланктона в море длится два месяца — с мая по июнь. Более чем на 80 % площади моря формируются высокопродуктивные зоны с биомассой зоопланктона более 150 мг/м<sup>3</sup>, что предоставляет хамсе возможность достаточно интенсивно питаться в первой половине нагульного периода. В отдельные годы в западной части моря, которую мнемииопсис осваивает в последнюю очередь, высокий уровень развития зоопланктона отмечается и в июле. В составе зоопланктона в большом количестве присутствуют веслоногие и ветвистоусые ракообразные и разные виды меропланктона, которые активно потребляются хамсой

**Таблица 5.** Развитие зоопланктона в Азовском море при разных сроках захода мнемнопсиса**Table 5.** Zooplankton development in the Azov Sea at different time ranges of *M. leidy* entry

	Май May		Июнь June		Июль July		Август August		Октябрь October	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Ранний заход мнемнопсиса 1989–1991 гг.; 1995–1998 гг. (апрель–май) Early entry of <i>M. leidy</i> 1989–1991; 1995–1998 (April–May)										
Зоопланктон Zooplankton	57	611,1	43	131,7	3	20,0	1	14,7	6	34,0
Мелкий корм, тыс. экз./м <sup>3</sup> Small food animals, thousand ind./m <sup>3</sup>	–		8,0				–			
Урожайность, млрд шт. Productivity, billion ind.	12,9									
Запас хамсы, тыс. т Anchovy stock, thousand t	84,4									
Поздний заход мнемнопсиса 1992–1994 гг. (середина – конец июня) Late entry of <i>M. leidy</i> 1992–1994 (middle – end of June)										
Зоопланктон Zooplankton	88	820,0	86	811,5	13	70,5	0	2,2	3	16,6
Мелкий корм, тыс. экз./м <sup>3</sup> Small food animals, thousand ind./m <sup>3</sup>	–		41,9				–			
Урожайность, млрд шт. Productivity, billion ind.	38,3									
Запас хамсы, тыс. т Anchovy stock, thousand t	106,0									
Примечание: 1 — площадь высокопродуктивных зон, %; 2 — биомасса зоопланктона, мг/м <sup>3</sup> Note: 1 — area of high productivity zones, %; 2 — biomass of the zooplankton, mg/m <sup>3</sup>										

**Рис. 5.** Интенсивность питания хамсы, ‰ — индекс наполнения кишечника**Fig. 5.** Anchovy feeding rate, ‰ — index of fullness

и полностью удовлетворяют ее пищевые потребности (рис. 3). Фитопланктон в пищевом комке хамсы почти отсутствует, а мягкий зообентос составляет ничтожно малую долю. При таком сценарии трофической обеспеченности этого вида рыб резко возрастала интенсивность его размножения и выживаемость личинок, формировались высокоурожайные поколения и средний уровень запаса (табл. 4, 5).

В 1997 г. в Черном море появился гребневик — *Beroe ovata*, специализирующийся на питании мнемииопсисом. К середине августа 1999 г. он распространился повсеместно и осенью этого года появился в Азовском море [23]. Механизм проникновения берое в Азовское море, последовательность освоения им акватории водоема, интенсивность развития, а также факторы, определяющие эти процессы — такие же, как и у мнемииопсиса. В эти факторы входит адвекция черноморских вод, преобладание ветров южного и юго-западного направлений, достаточная концентрация вселенца в Керченском предпроливье со стороны Черного моря и высокая численность мнемииопсиса в Азовском море. Однако решающее значение для этих вселенцев указанные факторы имеют в разные сезоны года: для мнемииопсиса — весной, а для берое — в конце лета – начале осени. Глубокой осенью берое исчезает и в течение зимних месяцев, весной и в первой половине лета в Азовском море не встречается. Это позволяет считать его, как и мнемииопсиса, сезонным мигрантом, всякий раз возобновляющим здесь свою популяцию.

В Черном море позитивный эффект хищничества берое достаточно очевиден. После появления здесь берое численность мнемииопсиса снизилась на порядок [24]. Это стало причиной удлинения срока формирования стартовой концентрации мнемииопсиса в Азовском море и ослабления темпа его распространения по акватории водоема. В результате участились случаи позднего развития популяции мнемииопсиса, при котором, как указывалось выше, хамса имела возможность эффективно питаться и интенсивно размножаться в первой половине лета. Во второй половине лета и в начале осени зоопланктон на значительной акватории собственно моря продолжал подвергаться мощному прессу хищничества мнемииопсиса. Ослабление такого пресса наблюдалось в местах появления берое и сопровождалось восстановлением и увеличением биомассы кормового зоопланктона.

В многолетней динамике развития популяции азовской хамсы выделился ряд лет (2009–2016 гг.), в течение которых, несмотря на присутствие мнемииопсиса, были зарегистрированы очень высокая урожайность (в среднем 27,5 млрд шт.) и большие запасы (в среднем 274,4 тыс. т) этого вида.

Анализ развития популяции мнемииопсиса и зоопланктона в эти годы позволил выявить ряд предпосылок, которые, на наш взгляд, способствовали формированию столь высокой продуктивности хамсы. Одной из таких предпосылок было снижение биомассы вселенца в начале лета, о причинах чего было сказано выше. По нашим данным, биомасса гребневика в собственно море по сравнению с предыдущими годами в июне снизилась почти в 3 раза, составив в среднем 0,45 млн т. Это позитивно отразилось на характере развития кормового зоопланктона: четыре района или 73 % площади моря имели статус высокопродуктивных, а в центральной части формировалась зона средней продуктивности (табл. 6). Такой высокий уровень развития зоопланктона в начале лета в достаточной мере обеспечивал хамсу кормом перед нерестом и во время него. В результате в большинстве случаев формировались высокоурожайные и урожайные поколения; годы с низкой урожайностью хамсы зарегистрированы не были. Для сравнения укажем, что в предшествующие годы с низкой продуктивностью хамсы (2001–2006 гг.) высокая биомасса зоопланктона формировалась только на 23 % акватории водоема, а 50 % его площади характеризовались как низкопродуктивные.

Достаточно значимой, на наш взгляд, была еще одна причина формирования многочисленной популяции хамсы. Она связана с ростом солености воды в Таганрогском заливе (в среднем до 8,89 ‰), который позволил хамсе заходить в него и эффективно использовать его высокую кормовую базу. По нашим данным, в июне около 10 % запаса хамсы находилось в заливе, где рыба активно питалась и успешно нерестилась. Численность икры и личинок хамсы в ихтиопланктонных пробах достигала, соответственно, 770 и 7 экз./м<sup>3</sup>. В предыдущие годы, при аналогично высокой биомассе зоопланктона, но средней солености 5,98 ‰, ни икры, ни личинок в пробах не отмечалось (табл. 4). Аналогичная ситуация наблюдалась и во второй половине лета. В июле–августе хамса примерно в таком же количестве (8 % от запаса) находилась в заливе и активно использовала кормовую базу, которая, как и в июне, была высоко-

Таблица 6. Биомасса зоопланктона по сезонам, мг/м<sup>3</sup>Table 6. Biomass of the zooplankton by season, mg/m<sup>3</sup>

Районы / Regions	Июнь / June		Июль–Август / July–August		Октябрь / October	
	1	2	1	2	1	2
Собственно море / Azov Sea (excluding Taganrog Bay)						
Южный / Southern	330	204	12	39	18	72
Восточный / Eastern	94	173	12	54	54	132
Северный / Northern	78	149	50	73	14	75
Западный / Western	319	178	27	80	17	91
Центральный / Central	128	118	14	23	5	55
Таганрогский залив / Taganrog Bay						
Восточный / Eastern	684	773	1290	1370	290	678
Центральный / Central	870	364	300	559	128	313
Западный / Western	634	201	56	94	39	149

Примечание: 1 — 2001–2006 гг. — низкие урожайность и запас хамсы; 2 — 2008–2016 гг. — высокие урожайность и запас хамсы

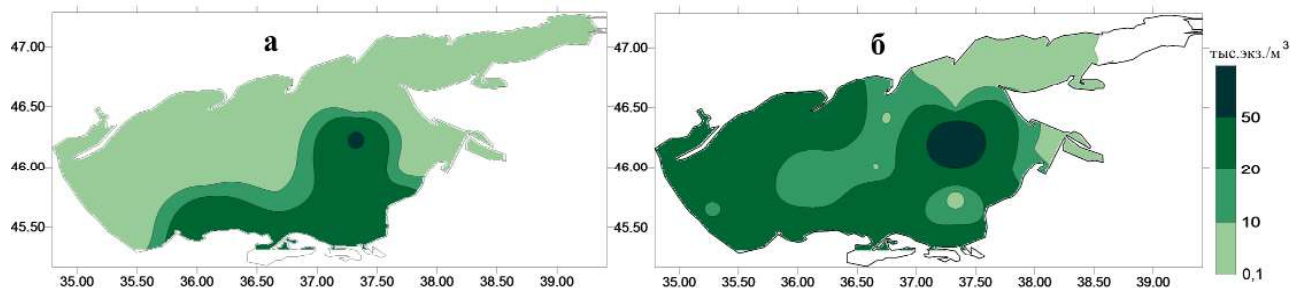
Note: 1 — 2001–2006 — low productivity and small stock of the anchovy; 2 — 2008–2016 — high productivity and large stock of the anchovy

кой. Исключением был западный район, где в этот период уже появился мнемипсис.

Вторая половина лета (июль–август) традиционно характеризовалась достаточно интенсивным развитием популяции мнемипсиса и формированием на акватории собственно моря только низкопродуктивных зон планктона. Однако, в отличие от предыдущих лет (2001–2006 гг.), его биомасса в этих районах была заметно выше. По всей вероятности, это было вызвано менее активным развитием популяции мнемипсиса, средняя биомасса которого в результате появления берое во второй половине лета снизилась с 14,7 до 8,9 млн т.

С 2007 г. зоопланктон в Азовском море развивается в условиях повторного повышения солености воды. В 2021 г. она достигла 15,0 ‰, превысив значение, характерное для 1970-х гг. [25]. Как и следовало ожидать, в составе кормового зоопланктона и уровне его развития произошли изменения, свойственные этому сообществу при повышенном солевом режиме водоема. Так, весной и осенью заметно увеличилась доля морских холодолюбивых видов коловраток из р. *Synchaeta*, предпочитающих повышенную соленость. Летом в составе зоопланктона стали преобладать копеподы и кладоцеры морского происхождения. В комплексе веслоногих ракообразных стала доминировать *Acartia (Acanthacartia) tonsa* Dana, 1849 [26]. Солоноватоводные копеподы р. *Eurytemora* практи-

чески перестали встречаться, значительно реже появляются *C. aquaedulcis*. Из кладоцер более активно развивается типичный морской вид *Pleopis polyphemoides* (Leuckart, 1859). Участились случаи появления нескольких черноморских видов, таких как *Paracalanus parvus*, *Penilia avirostris*, *Parasagitta setosa* и даже *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991. Некоторые из них, в отличие от осолонения 1970-х гг., развиваются как в зоне наибольшего влияния черноморских вод, каковой является южная часть собственно моря, так и далеко за ее пределами. Осенью состав зоопланктона стал иметь структуру, включающую в основном морские виды копепод. Отмечено интенсивное развитие черноморского вида-вселенца *Oithona davisae* Ferrari F.D. & Orsi, 1984, который в настоящее время является доминирующим [27]. При осолонении моря в 1970-х гг. руководящая роль в составе циклопид принадлежала виду *Oithona nana*. Современный ареал *O. davisae* нередко охватывает не только акваторию собственно моря, но и большую часть Таганрогского залива (рис. 6). Численность этого вида обычно сопоставима с таковой других копепод. Однако с точки зрения существенного улучшения кормовой базы эта мелкая циклопида большой роли не играет, поскольку она не формирует высокую биомассу, а самое главное — наибольшее ее развитие наблюдается осенью, а не в период основного летнего нагула хамсы.



**Рис. 6.** Распределение циклопоиды *Oithona davisae* при повторном осолонении Азовского моря на примере 2007–2016 гг., тыс. экз./м<sup>3</sup> (а — июль, б — октябрь)

**Fig. 6.** Distribution of cyclopoid copepod *Oithona davisae* in the Azov Sea during its second salinization in 2007–2016, thousand ind./m<sup>3</sup> (a — July, б — October)

При повышении солености Азовского моря до 13,4 ‰ в 2018 г. было зарегистрировано повторное увеличение частоты встречаемости и интенсивности развития сцифоидных медуз — аурелии и ризостомы [28]. Так, биомасса ризостомы, составлявшая в августе 2018 г. 0,014 млн т, в аналогичный период 2021 г. возросла до 2,93 млн т. Таким образом, к хищничеству мнемииописа добавился сильный пресс выедания кормового зоопланктона медузами, действующий на протяжении всего летнего периода. Теперь в начале лета активно хищничают мнемииопис и медуза аурелия, а летом и осенью (с июля по октябрь) — в основном ризостома. В отношении мнемииописа следует отметить, что в последние 3 года наблюдалось снижение его биомассы во второй половине лета. При среднемноголетнем значении биомассы мнемииописа в июле–августе, равном 13,6 млн т сырой массы, среднее ее значение в 2018–2021 гг. составило всего 0,4 млн т. Вероятно, это было связано с хищничеством гребневика берое, который в эти годы появлялся и интенсивно развивался в азовских водах уже с июля месяца. Выедание зоопланктона мнемииописом было менее значительным, в то время как медузами — достаточно интенсивным. В результате биомасса зоопланктона в период нагула хамсы оставалась на очень низком уровне, что стало причиной появления в эти годы только низкоурожайных поколений и низких запасов хамсы. В 2021 г. было зарегистрировано еще более катастрофичное состояние кормовой базы. В нерестовый и посленерестовый периоды обитания хамсы отмечались только небольшие локальные участки продуктивных зон зоопланктона. В период основного нагула такие зоны в море отсутствовали. В результате пополнение популяции хамсы и запас были самыми низкими в ряду всех предыдущих лет исследований.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Формирование запасов хамсы в Азовском море приоритетно определяется уровнем развития зоопланктона.

Из большого числа факторов, контролирующих развитие зоопланктона (температура, гидрологический и гидрохимический режимы), определяющее влияние оказывают изменение солености воды и биологическое загрязнение водоема — вселение чужеродных желетелых хищников.

1. При оптимальной солености Азовского моря порядка 10,6 ‰ и отсутствии инвазии чужеродных желетелых организмов (гребневика мнемииописа и медуз), аборигенные виды зоопланктона создавали высокую биомассу, которая удовлетворяла пищевые потребности хамсы на всех этапах ее жизненного цикла. В результате формировались в основном большие запасы, позволявшие успешно и стабильно вести промысел.
2. Повышение солености моря до 12,3 ‰, сопровождавшееся изменением видового состава зоопланктона и вселением двух видов медуз (аурелии и ризостомы), вызывало существенное, но не катастрофическое снижение продуктивности зоопланктона. Кормовая база оставалась достаточно высокой, удовлетворяла пищевые потребности хамсы и создавала предпосылки для поддержания больших запасов этого вида рыб.
3. Вселение в Азовское море в конце 1980-х гг. хищного гребневика *Mnemiopsis leidyi*, питающегося исключительно зоопланктоном, привело к невозможным негативным изменениям структурной и функциональной

организации сообщества. Летняя продуктивность снизилась на 2–3 порядка, количество корма для личинок хамсы — почти в 7 раз. В период нагула хамсы исчезли высокопродуктивные зоны. Резко возросли частота появления низкоурожайных поколений и число случаев формирования низких запасов этой рыбы.

4. В результате снижения численности мнемипсиса в Черном море, связанного с хищничеством берое, в Азовском море участились случаи позднего захода и развития популяции мнемипсиса. Это является предпосылкой для формирования благоприятных трофических условий существования хамсы в первой половине нагульного периода, вследствие чего в отдельные годы и даже периоды (2009–2016 гг.) появлялись ее урожайные поколения и высокие запасы.
5. В последние несколько лет в Азовском море в результате увеличения солености до 15,0 ‰ вновь активно развиваются черноморские медузы аурелия и ризостома, которые совместно с мнемипсисом составляют для хамсы сильную пищевую конкуренцию на протяжении всего нагульного периода. Негативным следствием такой конкуренции, несмотря на присутствие берое, является формирование в эти годы только неурожайных поколений и низких запасов этой рыбы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алдакимова А.Я., Некрасова М.Я., Студеникина Е.И. Гидробиологический режим Азовского моря и его изменения в связи с преобразованием речного стока // Вопросы биогеографии Азовского моря и его бассейна. Л.: Изд-во Географического общества СССР, 1977. С. 90–103.
2. Корнилова В.П. Питание азовской хамсы // Труды ВНИРО. 1955. Т. 31, вып. 1. С. 368–377.
3. Бокова Е.Н. Питание азовской хамсы на разных этапах ее развития // Труды ВНИРО. 1955. Т. 31, вып. 1. С. 356–367.
4. Надолинский В.П., Надолинский Р.В. Изменения в видовом составе и численности ихтиопланктона Азовского и северо-восточной части Черного морей в период 2006–2017 гг. под воздействием природных и антропогенных факторов // Водные биоресурсы и среда обитания. 2018. Т. 1, № 1. С. 51–66. doi: 10.47921/2619-1024\_2018\_1\_1\_51.
5. Надолинский В.П., Надолинский Р.В. Оценка численности и биомассы производителей хамсы (*Engraulis encrasicolus*) в северо-восточной части Черного моря по данным ихтиопланктонных съемок // Водные биоресурсы и среда обитания. 2020. Т. 3, № 1. С. 20–26. doi: 10.47921/2619-1024\_2020\_3\_1\_20.
6. Климова Т.Н., Субботин А.А., Влодович И.В., Загородняя Ю.А., Подрезова П.С., Гарбазей О.А. Распределение ихтиопланктона в связи с особенностями гидрологического режима у берегов Крыма (Черное море) в весенне-летний сезон 2017 г. // Вопросы ихтиологии. 2021. Т. 61, № 2. С. 194–204. doi: 10.31857/S0042875221020119.
7. Белоусов В.Н., Брагина Т.М., Бугаев Л.А., Реков Ю.И. Рыбохозяйственные исследования России в Азово-Черноморском бассейне (к 90-летию ФГБНУ «АзНИИРХ») // Водные биоресурсы и среда обитания. 2018. Т. 1, № 1. С. 11–31. doi: 10.47921/2619-1024\_2018\_1\_1\_11.
8. Климова Т.Н., Влодович И.В., Игнатъев С.М., Серегин С.А., Кузьминова Н.С., Пустоварова Н.И., Попова Е.В. Состояние ихтиопланктона в устьевой части Севастопольской бухты (Черное море) // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2017. Т. 10, № 1. С. 74–76.
9. Мирзоян З.А. Изменение структуры и продуктивности сообщества зоопланктона при вселении гребневика // Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) в Азовском и Черном морях: биология и последствия вселения / Под ред. С.П. Воловика. Ростов-н/Д.: Батайское книжное издательство, 2000. С. 189–207.
10. Шиганова Т.А. Некоторые итоги изучения биологии вселенца *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) в Черном море // Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) в Азовском и Черном морях: биология и последствия вселения / Под ред. С.П. Воловика. Ростов-н/Д.: Батайское книжное издательство, 2000. С. 32–82.
11. Новожилова А.Н. Изменения в зоопланктоне Азовского моря в условиях меняющегося режима // Труды ВНИРО. 1955. Т. 31, вып. 1. С. 199–216.
12. Методы рыбохозяйственных и природоохранных исследований в Азово-Черноморском бассейне : сб. науч.-метод. работ / Под ред. С.П. Воловика, И.Г. Корпаковой. Краснодар: Изд-во АзНИИРХ, Просвещение-Юг, 2005. 352 с.
13. Майский В.Н. Об оценках запасов азовской тюльки // Труды ВНИРО. 1967. Т. 62, вып. 5. С. 190–196.
14. Жияякова Л.Ю., Козлитина С.В., Нечепуренко И.Г. Оценка запаса промысловых рыб // Методы рыбохозяйственных и природоохранных исследований в Азово-Черноморском бассейне : сб. науч.-метод. работ / Под ред. С.П. Воловика, И.Г. Корпаковой. Краснодар: Изд-во АзНИИРХ, Просвещение-Юг, 2005. С. 173–181.
15. Воловик С.П., Козлитина С.В., Жияякова Л.Ю., Луц Г.И., Реков Ю.И. Оценка пополнения про-



- мыслового стада // Методы рыбохозяйственных и природоохранных исследований в Азово-Черноморском бассейне : сб. науч.-метод. работ / Под ред. С.П. Воловика, И.Г. Корпаковой. Краснодар: Изд-во АзНИИРХ, Просвещение-Юг, 2005. С. 204–214.
16. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.–Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1960. 288 с.
  17. Воловик С.П. Продуктивность и проблемы управления экосистемой Азовского моря : дис. ... докт. биол. наук. Ростов-н/Д.: Изд-во АзНИИРХ, 1985. 583 с.
  18. Грудинин П.И. Влияние экологических факторов на эффективность размножения азовской хамсы // Труды АзНИИРХ. 1966. Вып. 8. С. 163–184.
  19. Воловик Г.С., Воловик С.П. Основные характеристики режима Азовского моря в периоды до и после вселения гребневика // Методы рыбохозяйственных и природоохранных исследований в Азово-Черноморском бассейне : сб. науч.-метод. работ / Под ред. С.П. Воловика, И.Г. Корпаковой. Краснодар: Изд-во АзНИИРХ, Просвещение-Юг, 2005. С. 83–102.
  20. Бронфман А.М., Дубинина В.Г., Макарова Г.Д. Гидрологические и гидрохимические основы продуктивности Азовского моря. М.: Пищевая промышленность, 1979. 288 с.
  21. Закутский В.П., Луц Г.И., Шишкин В.М. Численность и биомасса медузы в Азовском море // Рыбное хозяйство. 1983. № 8. С. 33–34.
  22. Мирзоян З.А., Воловик С.П., Кухта М.Л., Набока Т.В., Луц Г.И., Рогов С.Ф. Характеристика питания и обеспеченность кормом пелагических рыб Азовского моря // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна : сб. науч. тр. АзНИИРХ (1996–1997 гг.). Ростов-н/Д.: Изд-во АзНИИРХ, 1998. С. 58–67.
  23. Шиганова Т.А., Булгакова Ю.В., Воловик С.П., Мирзоян З.А., Дудкин С.И. Новый вселенец *Beroe ovata* и его воздействие на экосистему Азово-Черноморского бассейна в августе–сентябре 1999 г. // Методы рыбохозяйственных и природоохранных исследований в Азово-Черноморском бассейне : сб. науч.-метод. работ / Под ред. С.П. Воловика, И.Г. Корпаковой. Краснодар: Изд-во АзНИИРХ, Просвещение-Юг, 2005. С. 432–449.
  24. Мартынюк М.Л. Особенности развития популяций гребневиков-вселенцев *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1865) и *Beroe ovata* Mayer, 1912 в северо-восточной части Черного моря // Труды АзНИИРХ (результаты рыбохозяйственных исследований в Азово-Черноморском бассейне) : сб. науч. тр. по результатам исследований за 2014–2015 гг. Ростов-н/Д.: Изд-во АзНИИРХ, 2017. Т. 1. С. 97–103.
  25. Жукова С.В., Шишкин В.М., Карманов В.Г., Бурлачко Д.С., Подмарева Т.И., Лутынская Л.А., Тарадина Е.А. Водно-экологические проблемы Азовского моря как трансграничного водного объекта и пути их решения // Трансграничные водные объекты: использование, управление, охрана : матер. Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием (г. Сочи, 20–25 сентября 2021 г.). Новочеркасск: Изд-во Российского информационно-аналитического и научно-исследовательского водохозяйственного центра, Лик, 2021. С. 137–143.
  26. Афанасьев Д.Ф., Мирзоян З.А., Мартынюк М.Л., Хренкин Д.В., Шляхова Н.А., Бычкова М.В., Жукова С.В. Раннелетний зоопланктон Азовского моря в период осолонения // Биология внутренних вод. 2019. № 2–2. С. 51–60. doi: 10.1134/S0320965219030033.
  27. Темных А.В. Видовая и хорологическая структура мезопланктона северной части Черного моря : дис. канд. биол. наук. Севастополь: Изд-во Федерального исследовательского центра «Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН», 2018. 132 с.
  28. Мирзоян З.А., Мартынюк М.Л., Хренкин Д.В., Афанасьев Д.Ф. Развитие популяций сцифоидных медуз *Rhizostoma pulmo* и *Aurelia aurita* в Азовском море // Водные биоресурсы и среда обитания. 2019. Т. 2, № 2. С. 27–35. doi: 10.47921/2619-1024\_2019\_2\_2\_27.

## REFERENCES

1. Aldakimova A.Ya., Nekrasova M.Ya., Studenikina E.I. Hidrobiologicheskiy rezhim Azovskogo morya i ego izmeneniya v svyazi s preobrazovaniem rechnogo stoka [Hydrobiological regime of the Azov Sea and its changes related to the river flow transformation]. In: *Voprosy biogeografii Azovskogo morya i ego basseyna* [Problems of biogeography of the Azov Sea and its basin]. Leningrad: Geograficheskoe obshchestvo SSSR [Geographical Society of the USSR] Publ., 1977, pp. 90–103. (In Russian).
2. Kornilova V.P. Pitanie azovskoy khamsy [Feeding of the Azov anchovy]. *Trudy VNIRO* [VNIRO Proceedings], 1955, vol. 31, issue 1, pp. 368–377. (In Russian).
3. Bokova E.N. Pitanie azovskoy khamsy na raznykh etapakh ee razvitiya [Feeding of the Azov anchovy at different stages of its development]. *Trudy VNIRO* [VNIRO Proceedings], 1955, vol. 31, issue 1, pp. 356–367. (In Russian).
4. Nadolinskiy V.P., Nadolinskiy R.V. Izmeneniya v vidovom sostave i chislennosti ikhtioplanktona Azovskogo i severo-vostochnoy chasti Chernogo morey v period 2006–2017 gg. pod vozdeystviem prirodnykh i antropogennykh faktorov [Changes in species composition and abundance of ichthyoplankton in the Azov Sea and North-Eastern Black Sea during 2006–2017 under conditions of natural and anthropogenic factors]. *Vodnye bioresursy i sreda obitaniya* [Aquatic Bioresources & Environment], 2018, vol. 1, no. 1, pp. 51–66. doi: 10.47921/2619-1024\_2018\_1\_1\_51. (In Russian).

5. Nadolinskiy V.P., Nadolinskiy R.V. Otsenka chislennosti i biomassy proizvoditeley khamsy (*Engraulis encrasicolus*) v severo-vostochnoy chasti Chernogo morya po dannym ikhtioplanktonnykh s'emok [Assessment of abundance and biomass of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) breeders in the North-Eastern Black Sea based on the data from ichthyoplankton surveys]. *Vodnye bioresursy i sreda obitaniya* [Aquatic Bioresources & Environment], 2020, vol. 3, no. 1, pp. 20–26. doi: 10.47921/2619-1024\_2020\_3\_1\_20. (In Russian).
6. Klimova T.N., Subbotin A.A., Vdodovich I.V., Zagorodnyaya Yu.A., Podrezova P.S., Garbazei O.A. Distribution of ichthyoplankton in relation to specifics of hydrological regime off the Crimean coast (the Black Sea) in the spring–summer season 2017. *Journal of Ichthyology*, 2021, vol. 61, no. 2, pp. 259–269. doi: 10.1134/S0032945221020077.
7. Belousov V.N., Bragina T.M., Bugaev L.A., Rekov Yu.I. Rybokhozyaystvennye issledovaniya Rossii v Azovo-Chernomorskom bassejne (k 90-letiyu FGBNU “AzNIIRKH”) [Fishery research of Russia in the Azov and Black Seas Basin (the 90<sup>th</sup> Anniversary of the Federal State Budgetary Scientific Institution “Azov Sea Research Fisheries Institute”). *Vodnye bioresursy i sreda obitaniya* [Aquatic Bioresources & Environment], 2018, vol. 1, no. 1, pp. 11–31. doi: 10.47921/2619-1024\_2018\_1\_1\_11. (In Russian).
8. Klimova T.N., Vdodovich I.V., Ignatyev S.M., Seregin S.A., Kuzminova N.S., Pustovarova N.I., Popova E.V. The ichthyoplankton state in the Sevastopol Bay mouth (Black Sea). *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 2017, vol. 10, no. 1, pp. 74–86.
9. Mirzoyan Z.A. Izmenenie struktury i produktivnosti soobshchestva zooplanktona pri vselenii grebnevika [Changes in the composition and productivity of the zooplankton community following the introduction of the ctenophore]. In: *Grebnevik Mnemiopsis leidyi (A. Agassiz) v Azovskom i Chernom moryakh: biologiya i posledstviya vseleniya* [Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) in the Azov and Black Seas: biology and consequences of introduction]. S.P. Volovik (Ed.). Rostov-on-Don: Batayskoe knizhnoe izdatel'stvo [Bataysk Book Publisher], 2000, pp. 189–207. (In Russian).
10. Shiganova T.A. Nekotorye itogi izucheniya biologii vselentsy *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) v Chernom more [Some results of the study of invader species *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) in the Black Sea]. In: *Grebnevik Mnemiopsis leidyi (A. Agassiz) v Azovskom i Chernom moryakh: biologiya i posledstviya vseleniya* [Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) in the Azov and Black Seas: biology and consequences of introduction]. S.P. Volovik (Ed.). Rostov-on-Don: Batayskoe knizhnoe izdatel'stvo [Bataysk Book Publisher], 2000, pp. 32–82. (In Russian).
11. Novozhilova A.N. Izmeneniya v zooplanktone Azovskogo morya v usloviyakh menyayushchegosya rezhima [Changes in the Azov Sea zooplankton in the context of changing environment]. *Trudy VNIRO* [VNIRO Proceedings], 1955, vol. 31, issue 1, pp. 199–216. (In Russian).
12. Metody rybokhozyaystvennykh i prirodookhrannykh issledovaniy v Azovo-Chernomorskom bassejne : sbornik nauchno-metodicheskikh rabot [Methods of fishery and nature protection research in the Azov-Black Sea Basin. Collection of research and methodological works]. S.P. Volovik, I.G. Korpakova (Eds.). Krasnodar: AzNIIRKH Publ., Prosveshchenie-Yug [Awareness-South], 2005, 352 p. (In Russian).
13. Mayskiy V.N. Ob otsenkakh zapasov azovskoy tyul'ki [On stock assessment of the Black Sea sprat in the Sea of Azov]. *Trudy VNIRO* [VNIRO Proceedings], 1967, vol. 62, issue 5, pp. 190–196. (In Russian).
14. Zhilyakova L.Yu., Kozlitina S.V., Nechepurenko I.G. Otsenka zapasa promyslovyykh ryb [Stock assessment of the commercial fish species]. In: *Metody rybokhozyaystvennykh i prirodookhrannykh issledovaniy v Azovo-Chernomorskom bassejne : sbornik nauchno-metodicheskikh rabot* [Methods of fishery and nature protection research in the Azov-Black Sea Basin. Collection of research and methodological works]. S.P. Volovik, I.G. Korpakova (Eds.). Krasnodar: AzNIIRKH Publ., Prosveshchenie-Yug [Awareness-South], 2005, pp. 173–181. (In Russian).
15. Volovik S.P., Kozlitina S.V., Zhilyakova L.Yu., Luts G.I., Rekov Yu.I. Otsenka popolneniya promyslovogo stada [Assessment of the recruitment to the exploitable fish stock]. In: *Metody rybokhozyaystvennykh i prirodookhrannykh issledovaniy v Azovo-Chernomorskom bassejne : sbornik nauchno-metodicheskikh rabot* [Methods of fishery and nature protection research in the Azov-Black Sea Basin. Collection of research and methodological works]. S.P. Volovik, I.G. Korpakova (Eds.). Krasnodar: AzNIIRKH Publ., Prosveshchenie-Yug [Awareness-South], 2005, pp. 204–214. (In Russian).
16. Mordukhay-Boltovskoy F.D. Kaspiyskaya fauna v Azovo-Chernomorskom bassejne [Caspian fauna in the Azov-Black Sea Basin]. Moscow-Leningrad: Akademiya nauk SSSR [USSR Academy of Sciences] Publ., 1960, 288 p. (In Russian).
17. Volovik S.P. Produktivnost' i problemy upravleniya ekosistemoy Azovskogo morya : dis. ... dokt. biol. nauk [Productivity and management problems of the Azov Sea ecosystem. Doctor's (Biology) Thesis]. Rostov-on-Don: AzNIIRKH Publ., 1985, 583 p. (In Russian).
18. Grudin P.I. Vliyanie ekologicheskikh faktorov na effektivnost' razmnozheniya azovskoy khamsy [Influence of environmental factors on the Azov anchovy reproductive efficiency]. *Trudy AzNIIRKH* [AzNIIRKH Proceedings], 1966, issue 8, pp. 163–184. (In Russian).

19. Volovik G.S., Volovik S.P. Osnovnye kharakteristiki rezhima Azovskogo morya v periody do i posle vseleniya grebnevikov [Main characteristic features of the Azov Sea regime before and after the ctenophore invasion]. In: *Metody rybokhozyaystvennykh i prirodookhrannykh issledovaniy v Azovo-Chernomorskom bassejne : sbornik nauchno-metodicheskikh rabot* [Methods of fishery and nature protection research in the Azov-Black Sea Basin. Collection of research and methodological works]. S.P. Volovik, I.G. Korpakova (Eds.). Krasnodar: AzNIIRKH Publ., Prosveshchenie-Yug [Awareness-South], 2005, pp. 83–102. (In Russian).
20. Bronfman A.M., Dubinina V.G., Makarova G.D. Gidrologicheskie i gidrokhimicheskie osnovy produktivnosti Azovskogo morya [Hydrological and hydrochemical basis for the productivity of the Sea of Azov]. Moscow: Pishchevaya promyshlennost' [Food Industry], 1979, 288 p. (In Russian).
21. Zakutskiy V.P., Luts G.I., Shishkin V.M. Chislennost' i biomassa meduzy v Azovskom more [Abundance and biomass of jellyfish in the Azov Sea]. *Rybnoe khozyaystvo* [Fisheries], 1983, no. 8, pp. 33–34. (In Russian).
22. Mirzoyan Z.A., Volovik S.P., Kukhta M.L., Naboka T.V., Luts G.I., Rogov S.F. Kharakteristika pitaniya i obespechennost' kormom pelagicheskikh ryb Azovskogo morya [Characterization of feeding and food supply of the pelagic fish species in the Azov Sea]. In: *Osnovnye problemy rybnogo khozyaystva i okhrany rybokhozyaystvennykh vodoemov Azovo-Chernomorskogo bassejna : sbornik nauchnykh trudov AzNIIRKH (1996–1997 gg.)* [The main problems of fisheries and protection of waterbodies with fisheries in the Azov Sea Basin. Collection of research papers of AzNIIRKH (1996–1997)]. Rostov-on-Don: AzNIIRKH Publ., 1998, pp. 58–67. (In Russian).
23. Shiganova T.A., Bulgakova Yu.V., Volovik S.P., Mirzoyan Z.A., Dudkin S.I. Novyy vselenets *Beroe ovata* i ego vozdeystvie na ekosistemu Azovo-Chernomorskogo bassejna v avguste–sentyabre 1999 g. [New invader species *Beroe ovata* and its effect on the ecosystem of the Azov-Black Sea Basin in August–September of 1999]. In: *Metody rybokhozyaystvennykh i prirodookhrannykh issledovaniy v Azovo-Chernomorskom bassejne : sbornik nauchno-metodicheskikh rabot* [Methods of fishery and nature protection research in the Azov-Black Sea Basin. Collection of research and methodological works]. S.P. Volovik, I.G. Korpakova (Eds.). Krasnodar: AzNIIRKH Publ., Prosveshchenie-Yug [Awareness-South], 2005, pp. 432–449. (In Russian).
24. Martynyuk M.L. Osobennosti razvitiya populyatsiy grebnevikov-vselentsev *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1865) i *Beroe ovata* Mayer, 1912 v severo-vostochnoy chasti Chernogo morya [Features of development of invasive ctenophora *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1865) and *Beroe ovata* Mayer, 1912 in the North-Eastern Black Sea]. In: *Trudy AzNIIRKH (rezul'taty rybokhozyaystvennykh issledovaniy v Azovo-Chernomorskom bassejne) : sbornik nauchnykh trudov po rezul'tatam issledovaniy za 2014–2015 gg.* [Proceedings of AzNIIRKH (results of fisheries studies in the Azov and Black Sea Basin). Collected papers based on the results of studies over 2014–2015]. Rostov-on-Don: AzNIIRKH Publ., 2017, vol. 1, pp. 97–103. (In Russian).
25. Zhukova S.V., Shishkin V.M., Karmanov V.G., Burlachko D.S., Podmareva T.I., Lutynskaya L.A., Taradina E.A. Vodno-ekologicheskie problemy Azovskogo morya kak transgranichnogo vodnogo ob'ekta i puti ikh resheniya [Water and environmental problems of the Sea of Azov as a transboundary water body and ways to solve them]. In: *Transgranichnye vodnye ob'ekty: ispol'zovanie, upravlenie, okhrana : materialy Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem (g. Sochi, 20–25 sentyabrya 2021 g.)* [Trans-boundary water bodies: use, management, conservation. Proceedings of the All-Russian Theoretical and Practical Conference with the international participation (Sochi, 20–25 September, 2021)]. Novocherkassk: Rossiyskiy informatsionno-analiticheskiy i nauchno-issledovatel'skiy vodokhozyaystvennyy tsentr [Russian Information Analysis and Research Center for Fisheries] Publ., Lik [Countenance], 2021, pp. 137–143. (In Russian).
26. Afanasyev D.F., Mirzoyan Z.A., Martynyuk M.L., Khrenkin D.V., Shlyakhova N.A., Bychkova M.V., Zhukova S.V. Early summer zooplankton in the Sea of Azov during the period of its salinization. *Inland Water Biology*, 2019, vol. 12, no. 1, pp. 53–61. doi: 10.1134/S1995082919050031.
27. Temnykh A.V. Vidovaya i khorologicheskaya struktura mezoplanktona severnoy chasti Chernogo morya : dis. kand. biol. nauk [Species composition and chorological structure of the mesoplankton in the Northern Black Sea. Candidate's (Biology) Thesis]. Sevastopol: Federal'nyy issledovatel'skiy tsentr "Institut morskikh biologicheskikh issledovaniy im. A.O. Kovalevskogo RAN" [Federal Research Center "A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas"] Publ., 2018, 132 p. (In Russian).
28. Mirzoyan Z.A., Martynyuk M.L., Khrenkin D.V., Afanasyev D.F. Razvitie populyatsiy stisfoidnykh meduz *Rhizostoma pulmo* i *Aurelia aurita* v Azovskom more [Development of the scyphozoan jellyfish *Rhizostoma pulmo* and *Aurelia aurita* populations in the Azov Sea]. *Vodnye bioresursy i sreda obitaniya* [Aquatic Bioresources & Environment], 2019, vol. 2, no. 2, pp. 27–35. doi: 10.47921/2619-1024\_2019\_2\_2\_27. (In Russian).

Поступила 12.09.2022

Принята к печати 14.12.2022