

УДК 597.553.1.591.05

## МЕЖГОДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОДЕРЖАНИЯ ЛИПИДОВ И ЖИРНЫХ КИСЛОТ У АЗОВСКОЙ ХАМСЫ *ENGRAULIS ENCRASICOLUS MAEOTICUS* (ENGRAULIDAE) В ПЕРИОД СОВРЕМЕННОГО ОСОЛОНЕНИЯ АЗОВСКОГО МОРЯ

© 2019 г. Т. В. Юнева<sup>1</sup> \*, В. Н. Никольский<sup>1</sup>, С. А. Забелинский<sup>2</sup>,  
А. М. Щепкина<sup>1</sup>, Л. И. Булли<sup>3</sup>, Г. Е. Шульман<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт морских биологических исследований РАН – ИМБИ, Севастополь, Республика Крым, Россия

<sup>2</sup>Институт эволюционной физиологии и биохимии РАН – ИЭФиБ, Санкт-Петербург, Россия

<sup>3</sup>Керченский государственный морской технологический университет – КГМТУ, Керчь, Республика Крым, Россия

\*E-mail: yunev@mail.ru

Поступила в редакцию 09.09.2017 г.

После доработки 26.10.2018 г.

Принята в печать 23.11.2018 г.

Исследовали обеспеченность пищей азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* в 2006–2013 гг., когда солёность Азовского моря повышалась с 9.3 до 12.6‰. Об обеспеченности пищей судили по накоплению липидов и незаменимых полиненасыщенных жирных кислот (эйкозапентаеновой и докозагексаеновой) в теле хамсы при завершении нагула (октябрь–ноябрь). Содержание суммарных липидов в теле хамсы по мере осолонения моря увеличилось с 15.5 до 18.0–18.7% за счёт содержания триацилглицеринов; абсолютное содержание эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислоты – соответственно в 1.9 и 2.6 раза (с 576 до 1091 и с 594 до 1540 мг/100 г сырой массы). Одновременно многократно возросли запасы хамсы, что также указывает на значительное улучшение обеспеченности рыб пищей. Отмечено изменение качественного состава пищи хамсы в сторону преобладания в ней черноморских мигрантов и увеличение в рационе доли животной пищи. Рассматривается связь между межгодовой изменчивостью обеспеченности пищей хамсы в 2006–2013 гг. и запасами её основных трофических конкурентов в Азовском море – тюльки *Clupeonella delicatula delicatula* и гребневика мнемипсиса *Mnemiopsis leidyi*.

**Ключевые слова:** азовская хамса *Engraulis encrasicolus maeoticus*, обеспеченность пищей, липиды, жирные кислоты, межгодовая изменчивость, солёность, Азовское море.

DOI: 10.1134/S0042875219010181

Азовская хамса *Engraulis encrasicolus maeoticus* обитает в морях с разной солёностью – Азовском и Чёрном. В богатом пищевыми ресурсами Азовском море хамса нерестится с мая по август и нагуливается с августа по октябрь (Световидов, 1964). В период нереста и нагула хамса питается любой доступной животной пищей (Бокова, 1955; Корнилова, 1955; Дементьева, 1959; Будниченко, Фирулина, 1998; Rogov et al., 2004), а при её недостатке потребляет фитопланктон и даже детрит (Михман, Романович, 1977; Чашина, 2001). К окончанию нагула жирность хамсы многократно увеличивается (Шульман, 1972), она образует скопления и с понижением температуры воды до 12–14°C мигрирует в Чёрное море, где зимует у берегов Крыма или Кавказа (Chashchin et al., 2015). Готовность хамсы к началу зимовальных миграций, плотность миграционных и зимовальных скоплений, выживание на зимовке зависят

от уровня накопления липидов в теле рыб в период нагула (Шульман, 1972). Запасы хамсы в Азовском море в начале 2000-х гг. не превышали 100 тыс. т., а с 2007 по 2011 г. возросли до беспрецедентной величины (650 тыс. т) и сохранялись на высоком уровне в последующие годы (Chashchin et al., 2015). Увеличение запасов хамсы по времени совпало с достаточно резким повышением солёности Азовского моря с 9.3‰ в 2006 г. до 12.6‰ – в 2013 г. (Косенко, 2016).

Можно предположить, что изменения в экосистеме Азовского моря, связанные с его осолонением, оказали положительное влияние на состояние кормовой базы эврибионтной хамсы в период нереста и нагула, что способствовало увеличению её запасов. Для проверки данной гипотезы представлялось важным исследовать обеспеченность хамсы пищей начиная с 2006 г., когда солёность Азовского моря и запасы рыб находились на мини-

мальном уровне, до 2013 г., когда оба показателя значительно увеличились. Индикаторами обеспеченности пищей могут служить содержание в теле рыб липидов и жирных кислот в период завершения нагула (Shulman, Love, 1999). Среди жирных кислот в составе липидов особого внимания заслуживают полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) семейства омега-3 – эйкозапентаеновая (ЭПК, C20:5n3) и докозагексаеновая (ДГК, C22:6n3)<sup>1</sup> (Sargent, Henderson, 1995; Iverson et al., 2004). В организме морских рыб эти кислоты не синтезируются из метаболических предшественников, но необходимы для нормальной жизнедеятельности (Arts, Kohler, 2009; Parrish, 2009). В морских экосистемах ЭПК и ДГК синтезируются только фитопланктоном, а затем передаются по пищевой цепи рыбам (Dalsgaard et al., 2003). Их содержание в пище рыб зависит от видового состава планктонного сообщества (St. John, Lund, 1996; Litzow et al., 2006; Arts, Kohler, 2009; Parrish, 2009).

На основании представлений о липидном метаболизме (Tocher, 2003) в экспериментах по питанию и во время полевых наблюдений было показано, что индикаторами качественного состава потребляемой пищи могут служить жирнокислотные трофические индексы – соотношение суммарного содержания ПНЖК n3 к суммарному содержанию ПНЖК n6 и соотношение между содержанием ДГК и ЭПК (Dalsgaard et al., 2003; Iverson, 2009). В морских пищевых цепях синтезируются главным образом ПНЖК семейства n3, тогда как в пресноводных – n6 (Henderson, Tocher, 1987; Sargent, Henderson, 1995). Величина отношения  $\Sigma n3/\Sigma n6$  жирных кислот в резервных липидах пресноводных рыб составляет 1.1–3.3, морских рыб – 8.3–11.3, у солоноватоводных имеет промежуточное значение (Henderson, Tocher, 1987); т.е. увеличение  $\Sigma n3/\Sigma n6$  в липидах может указывать на изменения состава пищи в сторону преобладания в ней галофильных организмов. Соотношение между ДГК и ЭПК (ДГК/ЭПК) в резервных липидах указывает на преобладание доли животной или растительной пищи в рационе потребителей. Например, питание рыб фитопланктоном приводит к преобладанию ЭПК над ДГК, а питание животной пищей, напротив, к преобладанию ДГК (Sargent et al., 2002; Dalsgaard et al., 2003).

Цель настоящей работы – исследовать динамику содержания суммарных липидов, триацилглицеринов и жирных кислот в теле азовской хамсы, на основе этих данных оценить изменчивость качественного состава её пищи в период современного осолонения Азовского моря (2006–2013 гг.), а

также проанализировать связь между этими показателями и величинами запасов хамсы и её основных трофических конкурентов – тюльки *Clupeonella delicatula delicatula* и гребневика мнемнопсица *Mnemiopsis leidyi*.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Хамсу отбирали из уловов ставных неводов и тралов в Азовском море и Керченском проливе в период завершения нагула – во второй половине октября–ноябре 2006–2013 гг. Из каждого улова отбирали по 200 экз., измеряли длину по Смитту (FL) и разделяли на размерные группы с интервалом 5 мм. Для анализа использовали рыб трёх наиболее массовых групп, общая численность которых обычно составляла более 70% выборки. Определяли среднюю массу рыб в группах. Рыб каждой группы измельчали в блендере целиком, пробы фарша массой 0.5 г использовали для определения содержания суммарных липидов (СЛ, % сырой массы), доли в них триацилглицеринов (ТАГ, % СЛ), состава и содержания жирных кислот в ТАГ (% суммы жирных кислот), как подробно описано ранее (Юнева и др., 2016). Абсолютное содержание незаменимых жирных кислот ЭПК и ДГК в теле рыб рассчитывали в мг/100 г сырой массы (Litzow et al., 2006). О потенциальном влиянии осолонения моря на изменение состава пищи хамсы судили по величине жирнокислотного индекса  $\Sigma n3/\Sigma n6$  (Henderson, Tocher, 1987). Для оценки соотношения в рационе хамсы животной и растительной пищи рассчитывали индекс ДГК/ЭПК (Dalsgaard et al., 2003). Величина ДГК/ЭПК > 1 в резервных липидах указывает на преобладание в рационе животной пищи, < 1 – растительной.

Статистическую обработку полученных данных выполняли с применением стандартных процедур пакета Microsoft® Office Excel.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В 2006–2013 гг. средняя длина и средняя масса хамсы в выборках варьировали в пределах 85.6–97.2 мм и 6.0–8.4 г; максимальные размеры отмечены в 2006 г., минимальные – в 2011 г. (табл. 1). Содержание СЛ в теле рыб, напротив, было минимальным (15.5% сырой массы) в 2006 г. и увеличилось до 18.7% в 2010–2011 гг., после чего менялось незначительно. Несмотря на большую внутригодовую вариабельность содержания СЛ характеризуется существенной (> 1/3 общей дисперсии) и статистически достоверной ( $p < 0.001$ ) межгодовой изменчивостью (табл. 2). Содержание резервных липидов (ТАГ), на долю которых приходилось 73.9–77.5% СЛ, менялось от 11.8 до 14.2% сырой массы тела и практически повторяло ( $R^2 = 0.82$ ) динамику содержания СЛ (рис. 1).

<sup>1</sup> Жирные кислоты обозначают тремя цифрами: 1-я – число атомов углерода в цепи; 2-я – число двойных связей; 3-я – семейство (n) и положение первой двойной связи от метильного конца молекулы (Кейтс, 1975).

**Таблица 1.** Длина, масса азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* и содержание суммарных липидов и триацилглицеринов ( $M \pm SD$ ) в её теле в октябре–ноябре 2006–2013 гг.

Годы	Число проб	Длина (FL), мм	Масса, г	Суммарные липиды (СЛ), % сырой массы	Триацилглицерины, % СЛ
2006	8	97.2 ± 0.1	8.4 ± 0.1	15.5 ± 1.7	73.9 ± 0.9
2008	12	90.8 ± 2.4	7.6 ± 0.8	16.4 ± 1.6	75.2 ± 1.5
2009	8	89.7 ± 1.3	6.7 ± 0.4	17.6 ± 0.7	76.5 ± 0.7
2010	27	87.3 ± 1.6	6.6 ± 0.3	18.7 ± 1.3	77.5 ± 1.3
2011	9	85.6 ± 3.5	6.0 ± 0.6	18.7 ± 1.0	77.5 ± 1.0
2012	9	91.0 ± 2.0	6.6 ± 0.5	18.4 ± 1.9	77.2 ± 1.9
2013	18	90.1 ± 2.7	6.7 ± 0.3	17.4 ± 1.6	76.2 ± 1.6
2006–2009	28	91.8 ± 3.6	7.5 ± 0.9	16.4 ± 1.5	75.2 ± 1.5
2010–2013	63	88.5 ± 2.9	6.4 ± 0.5	18.3 ± 1.6	77.1 ± 1.5

Примечание. Здесь и в табл. 3:  $M \pm SD$  – среднее значение показателя и среднее квадратичное отклонение.

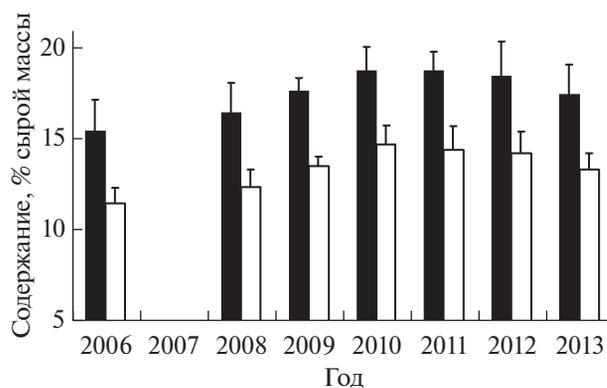
**Таблица 2.** Результаты дисперсионного анализа межгодовой изменчивости содержания суммарных липидов в теле хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* в октябре–ноябре 2006–2013 гг.

Источник дисперсии	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат	$F$	$F_{кр.}$	$p$
Между годами	103.4	6	17.2	8.19	2.21	<0.001
Внутригодовая	176.7	84	2.1			
Общая	280.1	90				

Данные по жирнокислотному составу ТАГ хамсы в октябре–ноябре 2006–2013 гг. представлены в табл. 3. Доля насыщенных жирных кислот (НЖК) составляла 33.1–39.0% суммы всех ЖК. Среди НЖК доминировала пальмитиновая (16:0) кислота (22.4–26.5%). Содержание кислот 14:0 и 18:0 составляло соответственно 4.8–7.6 и 4.2–5.3%. Суммарное содержание мононенасыщенных жирных кислот (МНЖК) менялось от 39.7% в 2006 г. до 31.2% в 2013 г. преимущественно за счёт уменьшения содержания доминирующей среди МНЖК олеиновой кислоты (18:1). Содержание ПНЖК, напротив, увеличивалось от 23.0% в 2006 г. до 33.6% в 2013 г. за счёт увеличения доли кислот n3 ( $\Sigma n3$ ). Суммарное содержание ПНЖК n6 ( $\Sigma n6$ ) характеризовалось относительным постоянством. Соответственно, индекс  $\Sigma n3/\Sigma n6$  увеличился с 2.8 в 2006 г. до 4.2–5.0 в последующие годы. Среди ПНЖК n3 преобладали ДГК и ЭПК, содержание которых варьировало в пределах соответственно 5.7–12.3 и 4.9–9.1% суммы жирных кислот, с минимальными величинами в 2006 г. и максимальными – в 2013 г. Значительной межгодовой изменчивостью характеризовался индекс ДГК/ЭПК. В 2006 и 2008 гг. его значения были близки к единице, а в последующие годы составляли 1.3–1.6; исключением является 2011 г. (<1). Абсолютное содержание ЭПК и ДГК в исследуемый период постепенно увеличилось соот-

ветственно с 576 до 1091 и с 594 до 1540 мг/100 г сырой массы (рис. 2).

Значительная межгодовая вариабельность жирнокислотного состава ТАГ хамсы в исследуемый период указывает на существенные изменения в составе потребляемой пищи. О направленности таких изменений свидетельствуют изменения трофических индексов  $\Sigma n3/\Sigma n6$  ПНЖК и ДГК/ЭПК. Отношение  $\Sigma n3/\Sigma n6$  ПНЖК в резервных липидах рыб увеличивается по мере увеличе-



**Рис. 1.** Содержание суммарных липидов (■) и триацилглицеринов (□) в теле азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* в октябре–ноябре 2006, 2008–2013 гг.; (I) – среднеквадратичное отклонение.

**Таблица 3.** Содержание жирных кислот (% суммы жирных кислот) в триацилглицеринах ( $M \pm SD$ ) азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* в октябре–ноябре 2006–2013 гг.

Жирная кислота	Год						
	2006	2008	2009	2010	2011	2012	2013
C14:0	6.3 ± 0.4	5.8 ± 0.8	5.6 ± 0.8	4.8 ± 0.4	7.6 ± 0.5	7.3 ± 0.4	6.5 ± 0.3
C16:0	26.2 ± 0.8	23.8 ± 0.8	22.4 ± 1.1	24.2 ± 1.5	24.5 ± 1.4	26.5 ± 0.8	23.8 ± 0.9
C18:0	5.1 ± 0.3	5.0 ± 0.2	5.1 ± 0.4	4.6 ± 0.6	5.3 ± 0.3	5.2 ± 0.4	4.2 ± 0.3
Σ НЖК	37.6 ± 1.6	34.6 ± 1.7	33.1 ± 1.5	33.6 ± 1.8	37.5 ± 0.3	39.0 ± 0.6	34.5 ± 1.3
C14:1	0.8 ± 0.1	0.4 ± 0.0	0.3 ± 0.1	0.5 ± 0.1	0.5 ± 0.1	0.6 ± 0.0	0.6 ± 0.1
C16:1	9.7 ± 0.4	9.9 ± 1.5	8.8 ± 0.4	8.3 ± 0.9	10.3 ± 0.3	10.4 ± 0.4	10.4 ± 0.4
C18:1	26.0 ± 0.9	24.4 ± 1.0	22.9 ± 1.2	22.0 ± 1.3	23.6 ± 0.7	18.7 ± 1.0	18.6 ± 1.1
C20:1n9	3.3 ± 0.5	1.9 ± 0.4	2.4 ± 0.1	2.0 ± 0.1	1.8 ± 0.2	1.8 ± 0.2	1.7 ± 0.2
Σ МНЖК	39.7 ± 1.9	36.6 ± 3.1	34.4 ± 0.8	32.8 ± 1.5	36.2 ± 1.3	31.6 ± 1.8	31.2 ± 1.9
C16:2n7	3.1 ± 0.2	1.6 ± 0.3	1.4 ± 0.1	1.6 ± 0.1	1.5 ± 0.1	1.2 ± 0.1	1.6 ± 0.3
C18:2n6	1.9 ± 0.4	2.6 ± 0.3	2.4 ± 0.1	2.6 ± 0.2	2.3 ± 0.0	1.9 ± 0.2	2.1 ± 0.1
C18:3n3	0.6 ± 0.0	0.5 ± 0.1	0.6 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0.3 ± 0.0	0.5 ± 0.1	0.3 ± 0.1
C18:4n3	1.7 ± 0.4	2.0 ± 0.5	2.5 ± 0.1	2.8 ± 0.4	2.7 ± 0.2	2.0 ± 0.2	2.2 ± 0.3
C20:4n6	1.4 ± 0.1	1.7 ± 0.2	1.5 ± 0.2	1.5 ± 0.1	0.9 ± 0.0	1.0 ± 0.2	1.6 ± 0.2
C20:4n3	0.5 ± 0.1	0.7 ± 0.0	0.3 ± 0.0	0.8 ± 0	0.6 ± 0.3	0.9 ± 0.2	0.9 ± 0.3
C20:5n3 (ЭПК)	4.9 ± 0.3	8.7 ± 0.7	8.4 ± 0.1	6.8 ± 0.4	7.7 ± 0.0	6.2 ± 0.8	9.1 ± 1.4
C22:4n3	0.9 ± 0.5	0.5 ± 0.0	0.4 ± 0.1	0.6 ± 0.1	0.5 ± 0.1	1.0 ± 0.2	0.6 ± 0.3
C22:4n6	1.0 ± 0.5	1.0 ± 0.8	0.4 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0.5 ± 0.0	1.0 ± 0.7	0.7 ± 0.2
C22:5n6	1.0 ± 0.4	0.7 ± 0.3	0.4 ± 0.1	0.5 ± 0.1	0.5 ± 0.0	1.0 ± 0.4	0.9 ± 0.3
C22:5n3	0.4 ± 0.2	0.6 ± 0.7	0.5 ± 0.1	1.0 ± 0.2	0.7 ± 0.0	1.8 ± 0.3	1.3 ± 0.2
C22:6n3 (ДГК)	5.7 ± 0.7	7.4 ± 1.4	11.5 ± 0.4	10.9 ± 1.2	6.8 ± 0.3	8.3 ± 0.8	12.3 ± 1.1
Σ ПНЖК	23.0 ± 1.4	29.0 ± 1.9	31.0 ± 0.2	31.5 ± 1.6	24.5 ± 0.2	26.8 ± 1.5	33.6 ± 2.4
Σ n-3	14.8 ± 2.3	20.9 ± 1.3	24.5 ± 1.3	23.3 ± 1.3	19.3 ± 1.3	20.7 ± 1.3	26.7 ± 1.3
Σ n-6	5.3 ± 1.0	5.9 ± 1.0	5.1 ± 1.0	5.0 ± 1.0	4.2 ± 1.0	4.9 ± 1.0	5.0 ± 1.0
Σ n3/Σ n6	2.80	3.54	4.80	4.66	5.00	4.22	4.68
ДГК/ЭПК	1.16	0.85	1.37	1.60	0.88	1.34	1.35

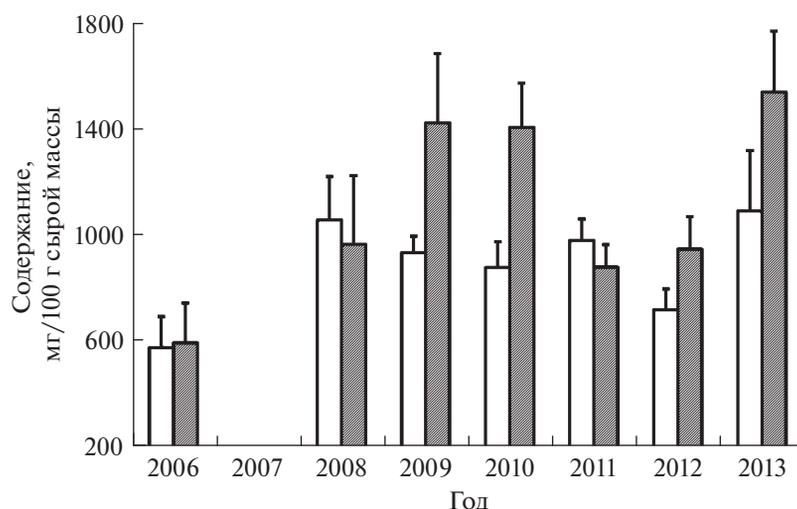
Примечание. НЖК, МНЖК, ПНЖК – насыщенные, мононенасыщенные, полиненасыщенные жирные кислоты; ДГК, ЭПК – докозагексаеновая и эйкозапентаеновая кислоты.

ния солёности водоёма, в котором рыбы обитают (Henderson, Tocher, 1987; Sargent, Henderson, 1995). Например, у тихоокеанского анчоуса *E. japonicus* эта величина составляет 8.0–8.9 (Sajiki et al., 1992; Kim et al., 2014), у средиземноморского *E. encrasicolus* – 9.2 (Öksüz et al., 2009), у черноморской хамсы *E. encrasicolus ponticus* – 6.1–7.3 (Turan et al., 2007; Öksüz, Özyılmaz, 2010). По нашим данным, в 2009–2013 гг. по сравнению с 2006 г. величина  $\Sigma n3/\Sigma n6$  в ТАГ азовской хамсы увеличилась в 1.5–1.8 раза и приблизилась к этой величине у черноморской хамсы (Turan et al., 2007). Кроме того, в 2009–2013 гг. (за исключением 2011 г.), в рационе хамсы увеличилась доля животной пищи (ДГК/ЭПК > 1) (табл. 3), тогда как в начальный период осолонения (2006 и 2008 г.) хамса

больше потребляла растительную пищу (ДГК/ЭПК ≈ 1). То есть качественные перестройки в трофической цепи азовской хамсы, произошедшие в процессе осолонения Азовского моря, привели к увеличению содержания липидов и, что особенно важно, к значительному увеличению содержания незаменимых жирных кислот в теле рыб в период нагула.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Азовское море – полузамкнутый мелководный солоноватый водоём, основную роль в гидрологическом режиме которого играет сток Дона и Кубани и водообмен через Керченский пролив с Чёрным морем (Костяной и др., 2014). Солёность



**Рис. 2.** Содержание эйкозапентаеновой (□) и докозагексаеновой (■) кислоты в триацилглицеринах азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* в октябре–ноябре 2006, 2008–2013 гг.; ост. обозначения см. на рис. 1.

Азовского моря характеризуется мультидекадной изменчивостью в диапазоне 9–14‰. В 1920–1950-х гг. солёность Азовского моря составляла 10.5‰, с начала 1950-х до середины 1970-х гг. постепенно увеличилась до 13.9‰, а затем вновь уменьшилась до минимальной величины (9.3‰) в 2006 г. Начиная с 2007 г. экосистема Азовского моря функционирует в условиях снижения материкового стока и увеличения притока более солёных черноморских вод (Косенко, 2016). В 2013 г. солёность собственно Азовского моря (без учёта опреснённого Таганрогского залива) составила 12.6‰, а к 2015 г. достигла 13.6‰ (Александрова и др., 2016; Косенко, 2016).

Уменьшение пресного стока и увеличение поступления черноморской воды в Азовское море привело к сокращению ареалов пресноводных и солоноватоводных фито- и зоопланктёров и, напротив, расширению ареалов галофильных организмов (Mirzoyan, 2004). Уже на 4-й год с начала осолонения эвгалобы морского генезиса стали массово проникать даже в наиболее удалённый от Керченского пролива и опреснённый Таганрогский залив (Сафронова, Лужняк, 2016). По данным учётных съёмок в Азовском море 2006–2013 гг. (Chashchin et al., 2015), спустя 5 лет после начала осолонения запасы азовской хамсы увеличились в 10 раз (табл. 4). Рост запасов сопровождался увеличением в теле рыб в период нагула содержания липидов ( $R^2 = 0.74$ ) (рис. 3) и незаменимых жирных кислот ЭПК и ДГК (рис. 2), необходимых для обеспечения двигательной активности рыб, солёностных и температурных адаптаций и других процессов (Sargent, Henderson 1995; Arts, Kohler 2009). Увеличение содержания липидов, ЭПК и ДГК в теле хамсы не только повышает энерги-

ческий статус организма, но, вероятно, способствует быстрой адаптации рыб к солёности Чёрного моря, сокращению сроков зимовальных миграций, повышению выживаемости зимой в условиях низкой температуры и устойчивости к болезням и большему возврату производителей в Азовское море.

Резкое увеличение запасов хамсы одновременно с улучшением обеспеченности рыб пищей могли иметь общую причину, связанную с перестройкой экосистемы Азовского моря во время осолонения. В годы с высокими запасами (2010–2013) по сравнению с 2006 и 2008 гг. существенно изменился качественный состав пищи хамсы: увеличилось потребление черноморских организмов и более калорийной животной пищи, о чём свидетельствуют более высокие значения трофических индексов —  $\Sigma n3/\Sigma n6$  и ДГК/ЭПК (рис. 4). Лишь в 2011 г., когда запасы были экстремально высокими, хамса, вероятно, была вынуждена потреблять больше растительной пищи (ДГК/ЭПК < 1), что указывает на ухудшение условий питания (Rogov et al., 2004). Таким образом, судя по исследованным липидным характеристикам и росту запасов, осолонение моря оказало положительное влияние на состояние популяции азовской хамсы. В то же время средняя масса рыб в уловах с увеличением запасов уменьшалась ( $R^2 = 0.67$ ) (рис. 3б), что, вероятно, происходило из-за демографических изменений в популяции: увеличения доли младших возрастных групп. Кроме того, понижение размерно-весовых показателей хамсы при высоких запасах связывают с “перенаселением” Азовского моря данным видом и возникающей внутривидовой конкуренцией (Chashchin et al., 2015).

**Таблица 4.** Запасы хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus*, тюльки *Clupeonella delicatula delicatula* и мнемипсиса *Mnemiopsis leidyi* (Chashchin et al., 2015), а также рассчитанное суточное потребление ими пищи

Годы	Запасы, тыс. т			Потребление пищи, тыс. т/сут.		
	Хамса	Тюлька	Мнемипсис	Хамса	Тюлька	Мнемипсис
2006	60	360	Нет данных	6.0	36.0	Нет данных
2007	116	450	6400	11.6	45.0	6.4
2008	250	500	10200	25.0	50.0	10.2
2009	150	320	1400	15.0	32.0	1.4
2010	480	210	520	48.0	21.0	0.5
2011	650	260	660	65.0	26.0	0.7
2012	510	180	3100	51.0	18.0	3.1
2013	370	156	120	37.0	15.6	0.1
2006–2009	144	407	6000	14.4	40.7	6.0
2010–2013	502	201	1100	50.2	20.1	1.1

Примечание. Суточные рационы хамсы и тюльки – 10% сырой массы (Михман, Романович, 1977; Rogov et al., 2004), мнемипсиса – 0.1% сырой массы (Финенко и др., 2013).

Обеспеченность пищей хамсы зависит не только от состояния кормовой базы водоёма, но и от общей численности (биомассы) и пространственного распределения основных трофических конкурентов (Shulman, Love, 1999). В пелагиали Азовского моря основными потребителями планктона являются собственно хамса, а также тюлька и гребневик-вселенец мнемипсис (Rogov et al., 2004; Chashchin et al., 2015). Последний на протяжении почти трех десятилетий ежегодно в летние месяцы проникает из Чёрного моря в Азовское. Если в начальный период осолонения (2006–2009 гг.) ежегодные запасы хамсы составляли в среднем 144 тыс. т, тюльки – 407 тыс. т, мнемипсиса – 6600 тыс. т, то в последующие годы (2010–2013 гг.) запасы хамсы значительно увеличились, а тюльки и мнемипсиса, напротив, сократились (табл. 4). Исходя из величины запасов и принимая удельные рационы для хамсы и тюльки за 10% сырой массы тела (Михман, Романович, 1977; Rogov et al., 2004), а для мнемипсиса за 0.1% сырой массы тела (Финенко и др., 2013), можно ориентировочно оценить количество пищи, потребляемой каждым из этих консументов. В 2006–2009 гг. хамса потребляла в три раза меньше пищи, чем тюлька, а на долю мнемипсиса приходилось около 10% пищи, потребляемой рыбами. В 2010–2013 гг. хамса, напротив, потребляла в 2.5 раза больше пищи, чем тюлька, а на долю мнемипсиса приходилось лишь 1.5% общего количества. Такая очень приблизительная оценка позволила, тем не менее, показать, что в 2010–2013 гг. хамса стала главным потреби-

телем в пелагиали Азовского моря, значительно опережая тюльку и мнемипсиса.

Благоприятные условия, которые возникли для хамсы при современном осолонении Азовского моря, оказались неблагоприятными для нереста и нагула тюльки. Нерест хамсы проходит в море при 10–13‰, оптимумы для развития личинок и молоди составляют 10–15‰ (Бокова, 1955; Rogov et al., 2004). Тюлька нерестится в опреснённом Таганрогском заливе; допустимая солёность для развития икры и личинок тюльки не превышает 7‰ (Rogov et al., 2004). С увеличением солёности моря (и особенно Таганрогского залива до 7–9‰) ареалы размножения и откорма молоди тюльки сократились. Эвригаллиная хамса, напротив, расширила ареал, который в 2010–2013 гг. охватывал не только собственно море, но и значительную часть Таганрогского залива (Александрова и др., 2016). Ранее было показано, что при осолонении вследствие экспансии черноморских планктёров в Азовское море его продуктивность и видовое разнообразие уменьшаются (Mirzoyan, 2004). Это, вероятно, приводит к значительному ухудшению условий питания тюльки, которая является облигатным зоофагом и очень требовательна к высоким концентрациям животной пищи (Rogov et al., 2004).

В отличие от тюльки хамса является эврифагом. Она способна питаться организмами разного размера в разных слоях Азовского моря: планктонными (*Acartia*, *Calanipeda*, *Ciripedia* и др.), придонными (*Macropsis slabberi*), донными, обитающими не в толще грунта, а в придонном слое, та-

кими как *Nereis succenea* в период размножения, Spionidae, *Hydrobia*, Ostracoda, и оседающей молодью моллюсков, икрой и личинками тюльки (Бокова, 1955). При недостатке животной пищи хамса активно потребляет фитопланктон (Дементьева, 1959; Корнилова, 1955; Михман, Романович, 1977; Чащина, 2001). Во время массового вселения и развития в Азовском море хищных желе- тельных — медузы *Aurelia aurita* в 1970-е гг. и мнемипсиса в 1990-е гг. — более половины со- держимого желудков хамсы в период нагула со- ставлял фитопланктон (Михман, Романович, 1977; Чащина, 2001).

В 2006–2013 гг. последним по значимости по- требителем зоопланктона в Азовском море явля- ется мнемипсис (табл. 4). Анализ межгодовой и пространственной вариабельности динамики численности и биомассы мнемипсиса в Чёрном и Азовском морях с момента его первого обнару- жения до настоящего времени является предме- том многочисленных исследований (Shiganova et al., 2001; Mirzoyan et al., 2004, Costello et al., 2012; Chashchin et al., 2015). В конце 1980-х—нача- ле 1990-х гг. биомасса мнемипсиса в Азовском море была очень высокой, он интенсивно размно- жался и широко расселялся по всему морю, интен- сивно выедавая кормовой планктон (Chashchin et al., 2015). В последнее десятилетие численность мнемипсиса в Азовском море существенно сократи- лась, в том числе и благодаря массовому разви- тию его потребителя — гребневика *Beroe ovata*. В августе 2009–2011 гг. мнемипсис присутство- вал лишь на небольших акваториях в централь- ной и юго-восточной частях Азовского моря (Chashchin et al., 2015). Сокращение биомассы и относительная пространственная изоляция мнемипсиса значительно уменьшили его влияние на кормовую базу рыб. Хамса в последние годы, напротив, распространялась по всему Азовскому морю и проникала в Таганрогский залив, потес- нив при этом тюльку (Александрова и др., 2016).

Таким образом, увеличение солёности Азов- ского моря способствовало расширению ареалов размножения и нагула эвригалинной хамсы. По- мимо этого, в результате замещения солоновато- водных планктонных организмов черноморски- ми улучшилась обеспеченность хамсы пищей, о чём свидетельствует увеличение содержания ли- пидов и, что особенно важно, незаменимых жир- ных кислот ЭПК и ДГК в теле рыб ко времени за- вершения нагула. Благоприятные условия нагула, в свою очередь, являются необходимым факто- ром, определяющим выживание хамсы в период зимовки (Шульман, 1972). В исследуемый период выживанию рыб способствовали также относи- тельно высокая температура воды в Чёрном море в зимние месяцы (Костяной и др., 2014) и малое промысловое изъятие (Chashchin et al., 2015). Со- вокупность всех этих факторов, вероятно, и яви-

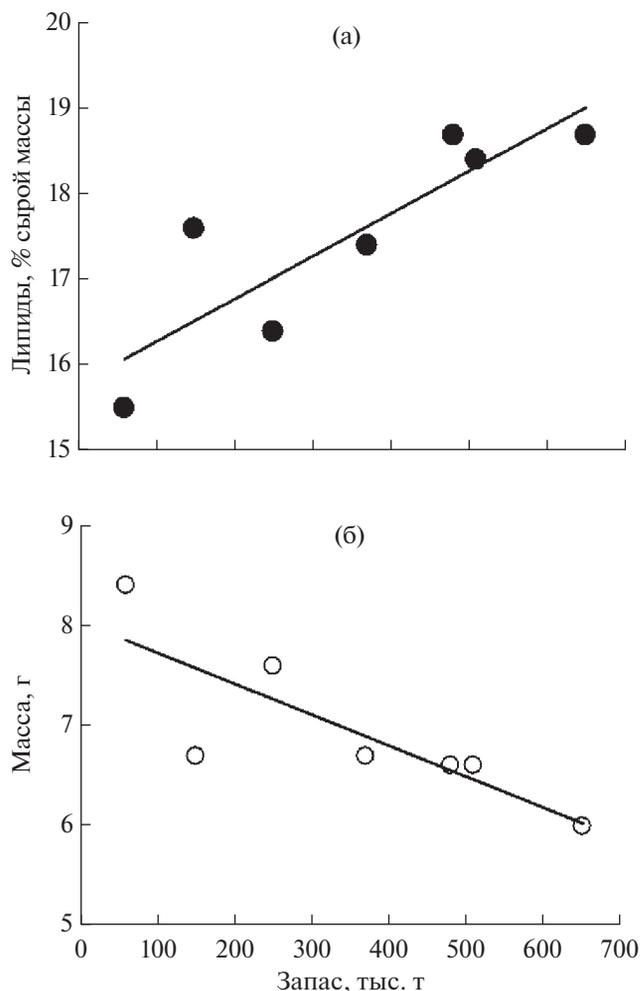


Рис. 3. Зависимость содержания суммарных липидов (а) и средней массы (б) хамсы *Engraulis encrasicolus mae- oticus* от величины её запаса: а —  $R^2 = 0.74$ , б —  $R^2 = 0.67$ .

лась причиной (вероятно, не единственной) рез- кого увеличения запасов хамсы в Азовском море в 2010–2011 гг. и сохранения их на высоком уровне в последующие годы.

Таким образом, анализ межгодовой динамики содержания липидов и их жирнокислотного со- става позволил оценить обеспеченность пищей взрослой части популяции хамсы во время нагула в Азовском море. Однако в данном исследовании не рассматривалась молодь, формирующая по- полнение следующего года. Как нам представля- ется, распространение мониторинговых исследо- ваний на младшую возрастную группу не только даст целостное представление о состоянии попу- ляции хамсы в период, предшествующий зимовке, но и позволит оценить потенциал пополнения, ко- торое у короткоцикловых рыб определяет динами- ку численности будущего нерестового стада.

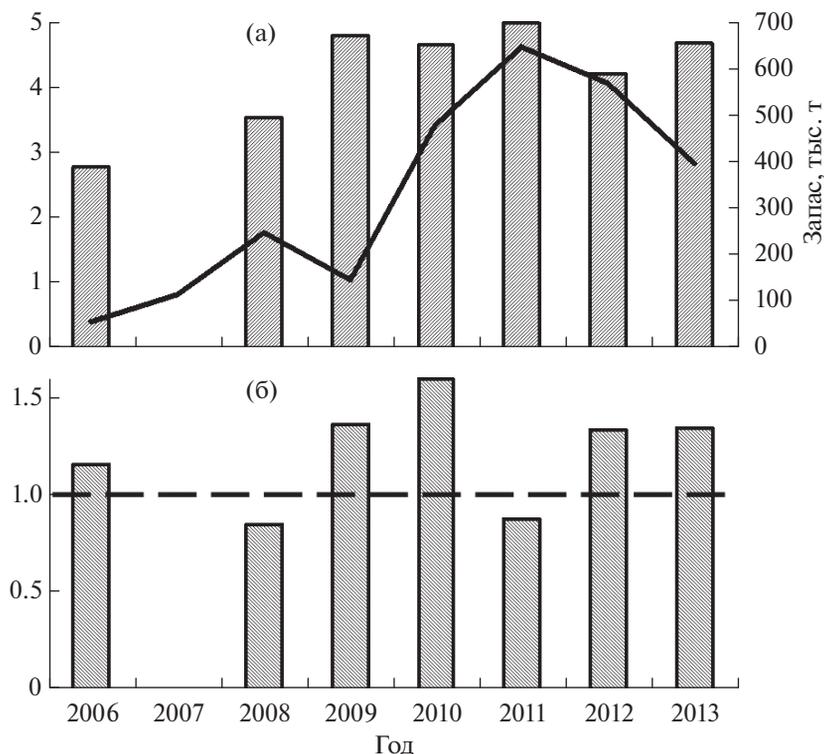


Рис. 4. Динамика трофических индексов в триацилглицеринах (■) и запаса (—) азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus*, октябрь–ноябрь 2006, 2008–2013 гг.: а – соотношение  $\Sigma n_3/\Sigma n_6$ , б – соотношение ДГК/ЭПК (данные по запасу: Chashchin et al., 2015).

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность рыбакам промысловых судов Крыма за помощь в получении материала.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова У.Н., Игнатенко А.С., Первалов О.А. и др. 2016. Состояние сырьевой базы в Азово-Черноморском бассейне в 2013 г. и ее использование промыслом // Тр. ВНИРО. Т. 160. С. 12–25.
- Бокова Е.Н. 1955. Питание азовской хамсы на разных этапах ее развития // Там же. Т. 31. С. 356–367.
- Будниченко Э.В., Фирулина А.В. 1998. Условия нагула хамсы и тюльки в Азовском море в 1992–1997 гг. // Тр. ЮгНИРО. Т. 44. С. 22–33.
- Дементьева Т.Ф. 1959. Методика изучения влияния естественных факторов на численность азовской хамсы // Тр. ВНИРО. Т. 34. С. 30–62.
- Кейтс М. 1975. Техника липидологии. М.: Мир, 222 с.
- Корнилова В.П. 1955. Питание азовской хамсы // Тр. ВНИРО. Т. 31. С. 368–377.
- Косенко Ю.В. 2016. Особенности пространственно-временной изменчивости характеристик гидрохимического режима Азовского моря в период осолонения // Матер. Всерос. науч.-практ. конф. “Морские биологические исследования: достижения и перспективы”. Т. 2. Севастополь: ЭКОСИ–Гидрофизика. С. 319–322.
- Костяной А.Г., Гинзбург А.И., Лебедев С.А., Шеремет Н.А. 2014. Воздействия изменений климата на морские природные системы. Южные моря России // II оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. М.: Росгидромет. С. 644–683.
- Михман А.С., Романович Л.В. 1977. О питании азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* Pusanov // Вопр. ихтиологии. Т. 17. Вып. 2 (103). С. 270–274.
- Сафронова Л.М., Лужняк О.Л. 2016. Трансформация фитопланктона Азовского моря в условиях современного осолонения // Матер. Всерос. науч.-практ. конф. “Морские биологические исследования: достижения и перспективы”. Т. 2. Севастополь: ЭКОСИ–Гидрофизика. С. 417–420.
- Световидов А.Н. 1964. Рыбы Черного моря. М.: Наука, 550 с.
- Финенко Г.А., Аболмасова Г.И., Романова З.А. и др. 2013. Динамика популяции гребневика *Mnemiopsis leidyi* и ее воздействие на зоопланктон прибрежных районов Черного моря у берегов Крыма // Океанология. Т. 53. № 1. С. 88–97.
- Чащина А.В. 2001. Питание азовских рыб планктофагов в современный период // Рыб. хоз-во Украины. № 5. С. 35–38.
- Шульман Г.Е. 1972. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищ. пром-сть, 368 с.
- Юнева Т.В., Забелинский С.А., Дацык Н.А. и др. 2016. Влияние качественного состава пищи на содержание

- липидов и незаменимых жирных кислот в теле черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Clupeidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 3. С. 304–313.
- Arts M.T., Kohler C.C. 2009. Health and condition in fish: the influence of lipids on membrane competency and immune response // Lipids in aquatic ecosystems / Eds. Arts M.T. et al. N. Y.: Springer. P. 237–255.
- Chashchin A., Shlyakhov V.A., Dubovik V.E., Negoda S. 2015. Stock assessment of anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Northern Black Sea and the Sea of Azov // Progressive engineering practices in marine resource management / Eds. Zlateva I. et al. Hershey, USA: IGI Global. P. 209–243.
- Costello J.H., Bayha K.M., Mianzan H.W. et al. 2012. Transitions of *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata) from a native to an exotic species: a review // Hydrobiologia. V. 690. P. 21–46.
- Dalsgaard J., St. John M., Kattner G. et al. 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment // Adv. Mar. Biol. V. 46. P. 225–340.
- Henderson R.J., Tocher D.R. 1987. The lipid composition and biochemistry of freshwater fish // Progr. Lipid Res. V. 26. P. 281–347.
- Iverson S.J. 2009. Tracing aquatic food webs using fatty acids: from qualitative indicators to quantitative determination // Lipids in aquatic ecosystems / Eds. Arts M.T. et al. N.Y.: Springer. P. 281–307.
- Iverson S.J., Field C., Bowen W.D., Blanchard W. 2004. Quantitative fatty acid signature analysis: a new method of estimating predator diets // Ecol. Monographs. V. 74. P. 211–235.
- Kim J.Y., Kim H., Choi M.-S. et al. 2014. Spatial and temporal variations of the trophodynamics of anchovy (*Engraulis japonicus*) in the southern coastal waters of Korea using fatty acid trophic markers // Animal Cells Systems. V. 18. № 6. P. 425–434.
- Litzow M.A., Bailey K.M., Prah F.G., Heintz R. 2006. Climate regime shifts and reorganization of fish communities: the essential fatty acid limitation hypothesis // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 315. P. 1–11.
- Mirzoyan Z.A. 2004. Changes in the structure and productivity of the zooplankton community after the appearance of ctenophore // Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (*A. Agassiz*) in the Azov and Black Seas: its biology and consequences of its intrusion / Ed. Volovik S.P. Istanbul: Turkish Mar. Res. Foundation. P. 175–192.
- Mirzoyan Z.A., Kornienko G.G., Dudkin S.I., Lozhichevskaya T.V. 2004. Biology of ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Azov Sea // Ibid. P. 94–132.
- Öksüz A., Özyılmaz A. 2010. Changes in fatty acid compositions of Black Sea anchovy (*Engraulis encrasicolus* L. 1758) during catching season // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. V. 10. P. 381–385.
- Öksüz A., Özyılmaz A., Turan C. 2009. Comparative study on fatty acid profiles of anchovy from Black Sea and Mediterranean Sea (*Engraulis encrasicolus* L., 1758) // Asian J. Chem. V. 21. № 4. P. 3081–3086.
- Parrish C.C. 2009. Essential fatty acids in aquatic food webs // Lipids in aquatic ecosystems / Eds. Arts M.T. et al. N.Y.: Springer. P. 309–326.
- Rogov S.F., Lutz G.I., Volovik S.P. 2004. Biology and adaptation of anchovy and tyulka *vis-à-vis* the intrusion of ctenophore // Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (*A. Agassiz*) in the Azov and Black Seas: its biology and consequences of its intrusion. Istanbul: Turkish Mar. Res. Foundation. P. 218–278.
- Sajiki J., Takahashi K., Hayashi Yu. et al. 1992. Fatty acid composition in anchovy (*Engraulis japonicus*) infected with *Anisakis simplex* // Jpn. J. Toxicol. Environ. Health. V. 38. P. 361–365.
- Sargent J.R., Henderson R.J. 1995. Marine (n-3) polyunsaturated fatty acids // Developments in oils and fats / Ed. Hamilton R.J. Boston: Springer. P. 32–65.
- Sargent J.R., Tocher D.R., Bell J.G. 2002. The lipids // Fish nutrition / Eds. Halver E., Hard R.W. San Diego: Acad. Press. P. 181–257.
- Shiganova T.A., Mirzoyan Z.A., Studenikina E.A. et al. 2001. Population development of the invader ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea and other seas of the Mediterranean basin // Mar. Biol. V. 139. P. 431–445.
- Shulman G.E., Love R.M. 1999. The biochemical ecology of marine fishes // Adv. Mar. Biol. V. 36. 352 p.
- St. John M.A., Lund T. 1996. Lipid biomarkers: linking the utilization of frontal plankton biomass to enhanced condition of juvenile North Sea cod // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 131. P. 75–85.
- Tocher D.R. 2003. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // Rev. Fish. Sci. V. 11. P. 107–184.
- Turan H., Kaya Ya., Erkoyuncu I. 2007. Protein and lipid content and fatty acid composition of anchovy meal produced in Turkey // Turk. J. Vet. Anim. Sci. V. 31. P. 113–117.