

УДК 597.553.1.591.5

## АЗОВСКАЯ ХАМСА *ENGRAULIS ENCRASICOLUS MAEOTICUS* (ENGRAULIDAE) В ПЕРИОД ОСОЛОНЕНИЯ АЗОВСКОГО МОРЯ В 2014–2018 гг.

© 2020 г. Т. В. Юнева<sup>1, \*</sup>, В. Н. Никольский<sup>1</sup>, Л. И. Булли<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии южных морей РАН – ИнБЮМ РАН, Севастополь, Россия

<sup>2</sup>Керченский государственный морской технологический университет, Республика Крым, Керчь, Россия

\*E-mail: [tatjana.yuneva@gmail.com](mailto:tatjana.yuneva@gmail.com)

Поступила в редакцию 07.11.2019 г.

После доработки 20.11.2019 г.

Принята к публикации 29.11.2019 г.

Рассматривается влияние осолонения Азовского моря на обеспеченность пищевой хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* в 2014–2018 гг., когда солёность увеличилась с 12.7 до 14.0‰. В 2014 г. обеспеченность хамсы пищей резко ухудшилась по сравнению с начальным периодом осолонения (2006–2013 гг.). В популяции преобладали мелкие особи с экстремально низким содержанием липидов, что, вероятно, привело к сокращению воспроизводства и, как следствие, к сокращению запасов в последующие годы. В результате уменьшения численности обеспеченность пищевой улучшилась: содержание липидов в теле хамсы в 2015–2018 гг. увеличилось на 40–50%. В популяции стали преобладать рыбы старших возрастных групп, что косвенно свидетельствует о сокращении пополнения и старении популяции. Обсуждается, как изменение кормовой базы рыб на протяжении текущего периода осолонения Азовского моря (2006–2018 гг.) отразилось на обеспеченности пищевой хамсы.

**Ключевые слова:** азовская хамса *Engraulis encrasicolus maeoticus*, обеспеченность пищей, липиды, размерно-весовые характеристики, межгодовая изменчивость, солёность, Азовское море.

**DOI:** 10.31857/S0042875220050136

Азовское море – солоноватый водоём площадью 39.1 тыс. км<sup>2</sup> и средней глубиной 7.4 м – сообщается с Чёрным морем через Керченский пролив (Добровольский, Залогин, 1982). Объём Азовского моря в многоводные годы лишь в восемь раз превышает величину стока впадающих в него крупных рек – Дона и Кубани. Солёность Азовского моря определяется балансом между величинами пресного стока и поступающих через Керченский пролив черноморских вод. До 1950-х гг. экосистема Азовского моря была достаточно устойчивой, средняя солёность редко превышала 11–12‰, после зарегулирования рек в 1950–1970-е гг. она увеличилась и в 1976 г. достигла 13.8‰. В 1980-е гг. начался период опреснения моря, что связывают с изменением направленности атмосферных циркуляций в регионе и увеличением стока рек (Гаргопа, 2002; Косенко и др., 2017). К 2006 г. солёность постепенно снизилась до 9.3‰. С 2007 г. началось новое сокращение речного стока. Если в 2005 г. поступление в Азовское море пресной и черноморской воды было примерно одинаковым (соответственно 27 и 25 км<sup>3</sup>), то в 2015 г. черноморской воды поступало в три–четыре раза больше, чем пресной (41 и

11–13 км<sup>3</sup>) (Матишов и др., 2017). Повышение температуры воздуха и воды в регионе в летние месяцы, увеличение испарения, сокращение атмосферных осадков, преобладание ветров южного направления явились дополнительными факторами, которые усилили адвекцию черноморских вод (Жукова и др., 2015; Матишов и др., 2017; Кочергин, 2018; Бердников и др., 2019). К 2015–2016 гг. средняя солёность Азовского моря превзошла максимальную величину 1976 г. и составила 14‰. Согласно расчётам, при сохранении тенденции маловодности рек к 2020 г. солёность превысит 15‰ (Косенко и др., 2017).

Осолонение Азовского моря сопровождалось изменениями всех компонентов экосистемы. На смену аборигенным видам фито-, зоо-, ихтиопланктона и бентоса пришли менее продуктивные виды черноморского происхождения, сократилось биоразнообразие, изменился видовой состав и сезонная динамика циклов развития массовых форм, уменьшилась концентрация кислорода в воде, участились заморы (Студеникина и др., 2012; Александрова, Баскакова, 2013; Свистунова, 2013; Селифонова, 2013; Матишов и др., 2015; Мирзоян и др. 2015, 2019; Надолинский В., Надолинский Р., 2018).

Изменения абиотических параметров и трансформация трофических цепей не могли не отразиться на состоянии азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus*, которая в весенне-летние месяцы нерестится, растёт и нагуливается в Азовском море. Действительно, по мере увеличения солёности Азовского моря сначала наблюдался беспрецедентный рост, а затем резкое сокращение запасов азовской хамсы. В предыдущей публикации (Юнева и др., 2019) мы проанализировали динамику обеспеченности пищей хамсы в Азовском море в начальный период осолонения с 2006 по 2013 гг., когда солёность увеличилась с 9.4 до 12.6‰. Было показано, что в 2010–2012 гг. при солёности моря 11–12‰, когда запасы азовской хамсы были самыми высокими, содержание липидов и незаменимых полиненасыщенных жирных кислот морского происхождения в теле рыб было также максимально высоким по сравнению с периодом начала осолонения, что указывало на хорошую обеспеченность рыб пищей. Возрос уровень воспроизводства: в популяции доминировали рыбы младших размерно-возрастных групп. В годы высокой численности хамса стала основным потребителем планктона в Азовском море, значительно опережая трофических конкурентов – аборигенную тюльку *Clupeonella delicatula delicatula* и сезонного вселенца гребневика мнемипсиса *Mnemiopsis leidyi*.

Цель настоящей работы – проанализировать динамику размерно-весовых показателей и содержания липидов в теле рыб в конце нагула в 2014–2018 гг., когда солёность Азовского моря увеличилась с 12.7 до 14.0‰, а запасы хамсы сократились в пять–шесть раз по сравнению с максимальной величиной 2011 г., а также выяснить, как трансформировалась кормовая база рыб в период осолонения Азовского моря и как это отразилось на популяции хамсы.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Хамсу отбирали с октября по ноябрь 2014–2018 гг. из промысловых уловов в Азовском море и Керченском проливе, принимая, что в эти годы хамса была представлена азовским подвидом<sup>1</sup> (Шляхов и др., 2018). Из каждого улова отбирали по 200 экз., измеряли длину по Смитту (*FL*). Выборку разделяли на размерные группы с интервалом 5 мм. Для анализа использовали рыб трёх доминирующих групп, общая численность которых обычно составляла более 70% выборки. Определяли среднюю массу рыб в группах. Рыб каждой группы измельчали в блендере целиком; пробы

фарша использовали для определения содержания суммарных липидов (% сырой массы) по методу Фолча (Кейтс, 1975), как подробно описано ранее (Юнева и др., 2016). Рассчитывали средние значения размеров, массы тела и содержания липидов в теле рыб для каждого улова.

Статистическую обработку полученных данных (описательная статистика, проверка на нормальность распределений, проверка однородности дисперсий, однофакторный дисперсионный анализ – ANOVA) выполняли с применением программы PAST версии 3.19 (Hammer et al., 2001). Следует отметить, что в отличие от показателя средней массы рыб вариации содержания липидов у хамсы в разные годы существенно различались, т. е. не соблюдалось одно из основных допущений дисперсионного анализа, что при небольших выборках может приводить к неверным результатам. Поэтому для этого показателя дополнительно использовали критерий Уэлча для данных с разными групповыми дисперсиями. Затем достоверность различий при попарном сравнении за разные годы выполняли по *t*-критерию Беренса–Фишера для выборок с разными дисперсиями (Zar, 2010).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В 2014–2018 гг. средняя длина и масса хамсы в выборках варьировали в пределах 87.1–111.6 мм и 5.1–10.8 г, содержание липидов – 5.1–20.4% сырой массы (табл. 1). Все показатели синхронно возрастали с 2014 до 2017 гг. и несколько уменьшились в 2018 г. Экстремально низкое содержание липидов в теле хамсы<sup>2</sup> в 2014 г. указывает на плохую обеспеченность рыб пищей в период нагула. Таким образом, осенью 2014 г. в Чёрное море мигрировали мелкие рыбы с низким уровнем энергетических резервов, что могло увеличить естественную смертность на зимовке (Попова, 1954), а в дальнейшем привести к сокращению численности пополнения (Parrish et al., 1986; Millán, 1999). Согласно данным Тараненко (1964) и Шульмана (1972), полученным в 1950–1960 гг., для азовской хамсы установлена положительная связь между содержанием жира у рыб родительского стада осенью и урожаем молоди на следующий год. Летом 2014 г. условия не только нагула, но и нереста хамсы были неблагоприятными (Матишов и др., 2015). При низкой численности икры и личинок в сетных ловах до 90% из них имели аномалии в развитии, что, вероятно, явилось причиной сокращения воспроизводства и последующей убыли запасов в 2015–2016 гг. (рис. 1).

<sup>1</sup> В Азово-Черноморском бассейне европейский анчоус представлен черноморской хамсой *E. encrasicolus ponticus*, жизненный цикл которой проходит в Чёрном море, и азовской хамсой *E. encrasicolus maeoticus*, которая весенне-летние месяцы проводит в Азовском море. Оба подвида зимуют в Чёрном море (Световидов, 1964).

<sup>2</sup> Почти за 30-летний период наблюдений столь низкое содержание липидов при завершении нагула азовской хамсы отмечалось лишь дважды – в 1996 и 2002 гг. (Rogov et al., 2004).

**Таблица 1.** Длина, масса и содержание суммарных липидов в теле азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* в октябре–ноябре 2014–2018 гг.

Год	Число проб	Длина (FL), мм		Масса, г		Суммарные липиды, % сырой массы	
		min–max	$M \pm SD$	min–max	$M \pm SD$	min–max	$M \pm SD$
2014	18	87.1–93.5	90.7 $\pm$ 2.5	5.1–6.9	6.0 $\pm$ 0.7	5.1–14.7	11.5 $\pm$ 3.5
2015	15	91.9–96.6	93.9 $\pm$ 1.9	6.6–7.7	7.2 $\pm$ 0.4	12.5–17.5	15.2 $\pm$ 1.8
2016	24	97.1–103.0	99.8 $\pm$ 2.5	7.2–10.4	8.6 $\pm$ 1.2	11.0–19.8	15.5 $\pm$ 2.9
2017	15	102.4–107.3	104.5 $\pm$ 2.5	8.6–10.8	9.5 $\pm$ 0.9	13.8–20.4	16.7 $\pm$ 2.6
2018	20	94.1–111.6	98.1 $\pm$ 5.6	6.6–9.4	7.5 $\pm$ 0.9	8.4–19.1	15.2 $\pm$ 3.5

**Примечание.** min–max – пределы варьирования показателя,  $M \pm SD$  – среднее значение и среднее квадратичное отклонение.

Плохая обеспеченность хамсы пищей в 2014 г. при возросшей почти до 13‰ солёности Азовского моря, по всей вероятности, обусловлена значительными изменениями кормовой базы рыб. По данным зоопланктонных съёмок, в пелагиали моря уже практически не встречались высокопродуктивные представители солоноватоводного комплекса – *Eurytemora* sp. и *Calanipeda* sp. Их окончательно вытеснили большая и малая формы *Acartia clausi* и *A. tonsa* (Матишов и др., 2015; Мирзоян и др., 2015; Афанасьев и др., 2019). Из временных черноморских вселенцев интенсивно развивалась мелкая *Oithona davisae*<sup>3</sup>, не образующая, однако, большой биомассы (Свистунова, 2013; Селифонова, 2013). Замещение аборигенного зоопланктона черноморскими видами совпало с изменением состава и сокращением ареалов обитания бентосных организмов из-за заморозов, усилившихся в период осолонения (Александрова, Баскакова, 2013; Мирзоян и др., 2015). Сократилась биомасса меропланктона, который преобладает в рационе хамсы при нехватке рачкового планктона (Корнилова, 1955; Михман, Романович, 1977). В 2014 г. впервые с конца 1970-х гг. в Азовском море появились медузы *Rhizostoma pulmo* и *Aurelia aurita*, которые наряду с гребневиком мнемнопсисом являются трофическими конкурентами личинок, молоди и взрослой хамсы (Воего, 2013). При дальнейшем повышении солёности в 2015–2017 гг. медузы широко распространялись по всему морю с весны до конца лета (Мирзоян и др., 2019). Таким образом, пресс желетельных хищников на кормовую базу рыб возрос. В 2014 г. средняя вегетационная биомасса кормовых ресурсов в Азовском море сократилась по сравнению с начальным периодом осолонения в два–три раза (Мирзоян и др., 2015).

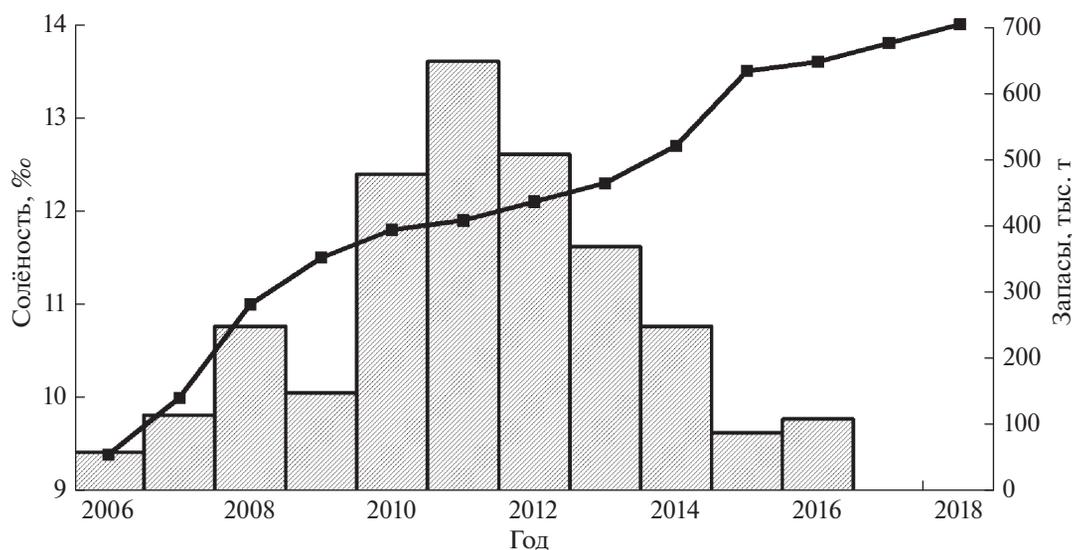
В 2015–2018 гг. на фоне продолжающегося сокращения запасов средние размеры и масса хам-

сы в уловах заметно увеличились (табл. 1). Произошло старение популяции, что, вероятно, связано с низким уровнем воспроизводства в эти годы. Сокращение общей численности, а также преобладание в популяции крупных рыб, способных находить места нагула с высокими концентрациями корма и имеющих более широкие спектры питания по сравнению с мелкими особями (Бокова, 1955; Rogov et al., 2004), привели к улучшению обеспеченности хамсы пищей. Содержание липидов в теле хамсы при завершении нагула в 2015–2018 гг. увеличилось по сравнению с 2014 г. на 40–50%.

Чтобы оценить, как трансформация экосистемы Азовского моря повлияла на состояние популяции азовской хамсы, рассмотрим межгодовую динамику средней массы тела и содержания липидов в теле рыб на протяжении всего периода современного осолонения с 2006 по 2018 гг. Как видно из данных рис. 2, в эти годы оба показателя значительно изменяются. Результаты дисперсионного анализа позволяют заключить, что межгодовые различия по обоим показателям не были случайными (табл. 2). При попарном их сравнении за разные годы по *t*-критерию достоверно ( $p < 0.05$ ) из общего временного ряда выделяются очень низкие значения средней массы рыб в 2010 и 2014 гг. и высокие величины – в 2016–2018 гг., а также самое низкое содержание липидов в 2014 г. и самое высокое – в 2010 г.

В 2006–2013 гг. (начальный период современного осолонения) средняя солёность Азовского моря увеличилась с 9.4 до 12.6‰. По мере увеличения солёности в 2006–2011 гг. запасы хамсы возрастали с 50 до 650 тыс. т (рис. 1); также постепенно повышалось среднее содержание липидов в теле хамсы с 15.5 до 18.3% сырой массы (рис. 2б). Высокое содержание липидов в теле рыб при малой изменчивости показателя (коэффициент вариации (CV) – 2–10%) наряду с высокими биомассами летнего зоопланктона в разных районах моря (Студеникина и др., 2012) свидетельствуют о благоприятных условиях нагула и относительной

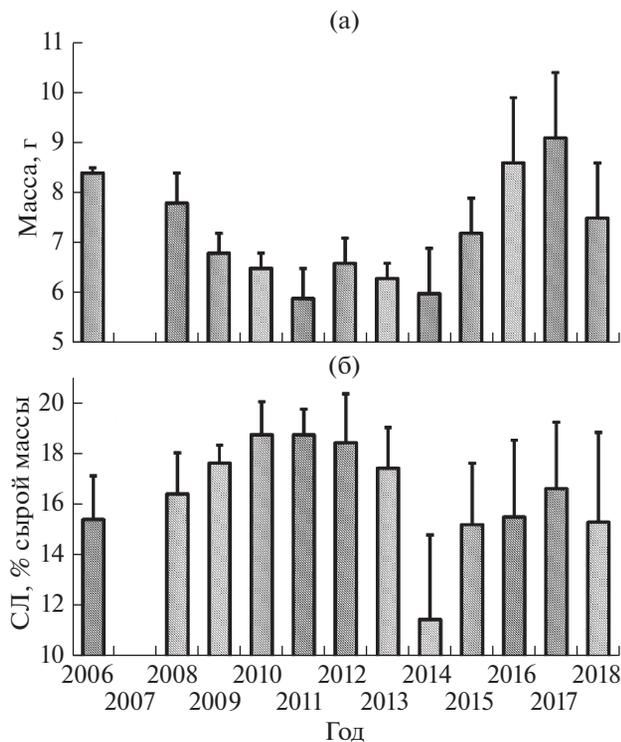
<sup>3</sup> В Чёрном море *O. davisae* появилась в начале 2000-х гг. (Серегин, Попова, 2015), в Азовском море впервые отмечена в 2010 г. (Свистунова, 2013).



**Рис. 1.** Динамика солёности (—■—) Азовского моря (Косенко и др., 2017) и запасов (■) азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* по данным лампарных съёмки (Chashchin et al., 2015; Шляхов, 2017).

однородности в распределении кормовых ресурсов. В 2010–2013 гг. благоприятными были не только условия нагула, но и нереста. Эвригалинная азовская хамса способна размножаться при

солёности 10–17‰ (Дементьева, 1958), однако оптимум для развития икры и личинок находится в пределах 11–12‰ (Бокова, 1955). Именно при такой солёности в 2010 г. наблюдалась очень высокая численность икры и личинок хамсы (рис. 3), выживанию и росту которых в середине лета способствовало массовое развитие мелкой копеподы *A. tonsa* (Селифонова, 2013). Появление высокоурожайного пополнения в 2010 г. и среднеурожайных в последующие два года привело к омоложению популяции: средняя масса рыб в уловах существенно сократилась (рис. 2а) (Юнева и др., 2019).



**Рис. 2.** Динамика средней массы (а) и содержания липидов (СЛ) (б) азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* в 2006–2018 гг.: (■) — среднее значение, (I) — среднеквадратичное отклонение.

В 2014–2018 гг. (период продолжающегося осолонения) средняя солёность Азовского моря увеличилась с 12.7 до 14.0‰. В 2014 г. произошли кардинальные изменения в экосистеме, которые определили дальнейшее состояние азовской хамсы. Резко ухудшились условия нагула. В популяции преобладали очень мелкие рыбы с чрезвычайно низким содержанием липидов (рис. 2) и, следовательно, плохим репродуктивным потенциалом. При сокращении запасов в 2015–2018 гг. обеспеченность пищей рыб улучшилась: содержание липидов увеличилось до среднего уровня. Значительная изменчивость содержания липидов (CV 12–30%), указывает на неравномерность в распределении кормовых ресурсов. Можно предположить, что именно увеличение солёности моря до 13–14‰ явилось причиной сокращения воспроизводства хамсы. Действительно, по мере осолонения моря неуклонно сокращаются зоны с солёностью 11–12‰ (Косенко и др., 2017), благоприятные для выживания икры и личинок. При солёности больше 13‰ в Азовском море широко

**Таблица 2.** Результаты дисперсионного анализа межгодовой изменчивости средних массы и содержания липидов в теле хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* в октябре–ноябре 2006–2018 гг.

Показатель	Оценка дисперсии (среднеквадратичное отклонение)		F	p	Критерий
	межгодовая	внутригодовая			
Средняя масса	6.13	0.54	11.4	<0.001	Фишера
Содержание липидов	24.1	5.6	4.3	<0.001	Уэлча

**Примечание.** Для уровня значимости  $\alpha = 0.001$  и степеней свободы  $df_1 = 11$  и  $df_2 = 51$  критическое значение  $F = 3.53$ .

распространились медузы, усиливая пресс на кормовую базу личинок и молоди (Мирзоян и др., 2019). Сокращение воспроизводства хамсы привело к старению популяции – средняя масса рыб в уловах увеличилась.

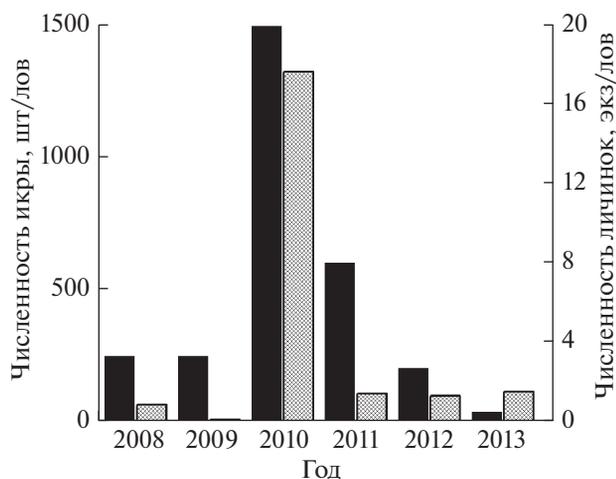
### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Период 2006–2018 гг. можно рассматривать в качестве природного эксперимента, который позволил проследить, как сокращение речного стока и осолонение Азовского моря повлияли на трофическую цепь пелагиали, важнейшим компонентом которой является азовская хамса. Динамика запасов азовской хамсы в этот период зависела от многих факторов, совокупное влияние которых отразилось на обеспеченности рыб пищей и формировании урожайных поколений. Наиболее благоприятной для хамсы оказалось состояние экосистемы при солёности моря 11–12‰.

На вопросы, каким образом будет развиваться экосистема Азовского моря в дальнейшем и как при этом изменится состояние популяции азовской хамсы, трудно ответить однозначно. По не-

которым прогнозам, к 2020 г. средняя солёность моря повысится до 15‰ (Косенко и др., 2017). Можно предположить, что при таком сценарии продуктивность Азовского моря продолжит снижаться. Обеспеченность азовской хамсы пищей в период нереста и нагула ухудшится, в том числе из-за усиления прессы желтелых хищников на кормовую базу рыб. В поисках благоприятных для размножения зон хамса в большей степени будет проникать в опреснённый Таганрогский залив, являющийся акваторией размножения тюльки. При низком уровне воспроизводства запасы азовской хамсы ещё больше сократятся. При усилении адвекции черноморских вод в Азовское море возрастёт вероятность проникновения черноморского подвида, который в отдельные годы может составлять значительную часть общей численности хамсы в водоёме (Данилевский, 1960).

Альтернативой приведённому сценарию может быть опреснение Азовского моря, которое, учитывая тенденции повышения температуры в регионе и маловодности рек, представляется менее вероятным. Динамика солёности Азовского моря характеризуется квазипериодичностью и зависит от совпадения природной (климатической) и антропогенной маловодности/многоводности рек (Matishov et al., 2006). В середине 1970-х гг. уже наблюдалось осолонение Азовского моря, которое тогда казалось катастрофическим. Однако уже с начала 1980-х гг. начался период опреснения моря, сменившийся современным осолонением. Состояние кормовой базы рыб в Азовском море в следующий возможный период опреснения не будет идентичным предыдущему. Экосистема Азовского моря подвержена в настоящее время ещё более значительному антропогенному прессу, находится в ещё более уязвимом состоянии по отношению к внешним воздействиям, будь то строительство гидросооружений или вселение чужеродных видов. Например, в конце 1980-х гг. при относительно благоприятной для воспроизводства хамсы солёности в Азовское море проник хищный гребневик мнемипсис, вспышка численности которого привела к катастрофическому сокращению запасов азовской хамсы (Chashchin et al., 2015). Мониторинговые исследования покажут, как отразится на обеспеченности пищей азовской хамсы неизбеж-



**Рис. 3.** Численность икры (■) и личинок (▨) хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* в годы высоких запасов (по: Александрова и др., 2016).

ная в случае опреснения моря перестройка трофической структуры пелагиали Азовского моря.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность анонимным рецензентам за ценные замечания.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания № АААА А18-118021490093-4 и поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 18-44-920022).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова З.В., Баскакова Т.Е.* 2013. Гипоксия и ее некоторые экологические последствия в Азовском море // *Вопр. рыболовства*. Т. 14. № 4. С. 599–616.
- 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.
- Афанасьев Д.Ф., Мирзоян З.А., Мартынюк М.Л. и др.* 2019. Раннелетний зоопланктон Азовского моря в период осолонения // *Биология внутр. вод*. № 2–2. С. 51–60. <https://doi.org/10.1134/S0320965219030033>
- Бердников С.В., Дашкевич Л.В., Кулыгин В.В.* 2019. Климатические условия и гидрологический режим Азовского моря в XX – начале XXI вв. // *Вод. биоресурсы и среда обитания*. Т. 2. № 2. С. 7–19.
- Бокова Е.Н.* 1955. Питание азовской хамсы на разных этапах ее развития // *Тр. ВНИРО*. Т. 31. С. 356–367.
- Гаргона Ю.М.* 2002. Современное распределение Азовского моря и его связь с многолетними колебаниями атмосферной циркуляции // *Вод. ресурсы*. Т. 29. № 6. С. 747–754.
- Данилевский Н.Н.* 1960. О проникновении черноморской хамсы в Азовское море и сопутствующих условиях среды // *Тр. АзЧерНИРО*. Вып. 18. С. 118–129.
- Дементьева Т.Ф.* 1958. Методика изучения влияния естественных факторов на численность азовской хамсы // *Тр. ВНИРО*. Т. 34. С. 30–62.
- Добровольский А.Д., Залогин Б.С.* 1982. *Моря СССР*. М.: Изд-во МГУ, 192 с.
- Жукова С.В., Шишкин В.М., Куропаткин А.П. и др.* 2015. Закономерности формирования режима солености Азовского моря в современный период // *Матер. Междунар. науч. конф. “Вопросы сохранения биоразнообразия водных объектов”*. Ростов н/Д.: Изд-во АзНИИРХ. С. 128–136.
- Кейтс М.* 1975. *Техника липидологии*. М.: Мир, 222 с.
- Корнилова В.П.* 1955. Питание азовской хамсы // *Тр. ВНИРО*. Т. 31. С. 368–376.
- Косенко Ю.В., Барабашин Т.О., Баскакова Т.Е.* 2017. Динамика гидрохимических характеристик Азовского моря в современный период осолонения // *Изв. вузов. Северо-Кавказский регион. Сер. естеств. науки*. № 3–1. С. 76–82.
- Кочергин А.Т.* 2018. Межгодовая изменчивость температуры воды Азовского моря и его районов в летний период 1992–2016 гг. // *Вод. биоресурсы и среда обитания*. Т. 1. № 2. С. 12–17.
- Матишов Г.Г., Игнатъев С.М., Загородняя Ю.А. и др.* 2015. Фаунистическое разнообразие и показатели обилия планктонных сообществ Азовского моря в июне 2014 г. // *Вестн. ЮНЦ РАН*. Т. 11. № 3. С. 81–91.
- Матишов Г.Г., Григоренко К.С., Московец А.Ю.* 2017. Механизмы осолонения Таганрогского залива в условиях экстремально низкого стока Дона // *Наука юга России*. Т. 13. № 1. С. 35–43.
- Мирзоян З.А., Сафронова Л.М., Афанасьев Д.Ф. и др.* 2015. Особенности развития биологических сообществ и кормовой базы планктоноядных и бентосоядных рыб в условиях осолонения Азовского моря (2007–2014) // *Матер. Междунар. науч. конф. “Вопросы сохранения биоразнообразия водных объектов”*. Ростов н/Д.: Изд-во АзНИИРХ. С. 237–243.
- Мирзоян З.А., Мартынюк М.Л., Хренкин Д.В. и др.* 2019. Развитие популяций сцифоидных медуз *Rhizostoma pulmo* и *Aurelia aurita* в Азовском море // *Вод. биоресурсы и среда обитания*. Т. 2. № 2. С. 27–35.
- Михман А.С., Романович Л.В.* 1977. О питании азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* Pusanov // *Вопр. ихтиологии*. Т. 17. Вып. 2. С. 270–274.
- Надолинский В.П., Надолинский Р.В.* 2018. Изменения в видовом составе и численности ихтиопланктона Азовского и северо-восточной части Черного моря за период 2006–2017 гг. под воздействием природных и антропогенных факторов // *Вод. биоресурсы и среда обитания*. Т. 1. № 1. С. 51–66.
- Попова В.П.* 1954. Черноморский период жизни азовской хамсы // *Тр. ВНИРО*. Т. 28. С. 65–74.
- Световидов А.Н.* 1964. *Рыбы Черного моря*. М.: Наука, 550 с.
- Свистунова Л.Д.* 2013. Новый вселенец в зоопланктоне Азовского моря // *Вестн. ЮНЦ РАН*. Т. 9. № 4. С. 104–107.
- Селифонова Ж.П.* 2013. Состояние таксоценоа веслоногих раков (Copepoda) в Азовском море // *Вестн. зоологии*. Т. 47. № 5. С. 421–430.
- Серегин С.А., Попова Е.В.* 2015. Многолетняя динамика численности копеподы-вселенца, *Oithona davisae*, в прибрежных водах Черного моря // *Рос. журн. биол. инвазий*. № 3. С. 90–100.
- Студеникина Е.И., Мирзоян З.А., Сафронова Л.М. и др.* 2012. Характеристика биологических сообществ Азовского моря по результатам исследований 2010–2011 гг. // *Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна*. Ростов н/Д.: Изд-во АзНИИРХ. С. 253–271.
- Тараненко Н.Ф.* 1964. Уровень жировых запасов в теле азовской хамсы как показатель воспроизводительных свойств стада и сроков миграции // *Тр. АзЧерНИРО*. Вып. 22. С. 137–147.
- Шляхов В.А.* 2017. Анализ и сопоставление динамики запасов азовской и черноморской хамсы в 2005–2016 гг. (<http://azniirh.ru/novosti/analiz-i-sopostavlenie-dinamiki-zapason-azovskoy-i-chernomorskoy-hamsyi-v-2005-2016-gg/>)

- Шляхов В. А., Шляхова О. В., Надолинский В. П., Перевалов О. А. 2018. Промыслово-биологические показатели рыболовства для важнейших распределенных запасов водных биоресурсов Черного моря как основа их регионального оценивания // Вод. биоресурсы и среда обитания. Т. 1. № 1. С. 86–103.
- Шульман Г.Е. 1972. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищ. пром-сть, 368 с.
- Юнева Т.В., Забелинский С.А., Дацьк 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. <https://doi.org/10.7868/S0042875216030218>
- Юнева Т.В., Никольский В.Н., Забелинский С.А. и др. 2019. Межгодовая изменчивость содержания липидов и жирных кислот у азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* (Engraulidae) в период современного осолонения Азовского моря // Там же. Т. 59. № 1. С. 94–102. <https://doi.org/10.1134/S0042875219010181>
- Boero F. 2013. Review of jellyfish blooms in the Mediterranean and Black Sea // GFCM Stud. Rev. № 92. Rome: FAO, 53 p.
- 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.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeont. Electr. V. 4. № 1. P. 1–9.
- Matishov G., Matishov D., Gargopa Y. et al. 2006. Climatic Atlas of the Sea of Azov 2006 // NOAA Atlas NESDIS / Eds. Matishov G., Levitus S. V. 59. Washington: US Government Printing Office, 103 p. (<https://www.nodc.noaa.gov/OC5/AZOV2006/start.html>)
- Millán M. 1999. Reproductive characteristics and condition status of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. from the Bay of Cadiz (SW Spain) // Fish. Res. V. 41. P. 73–86.
- Parrish R.H., Mallicoate D.L., Klingbeil R.A. 1986. Age dependent fecundity, number of spawnings per year, sex ratio, and maturation stages in northern anchovy, *Engraulis mordax* // Fish. Bull. V. 84. P. 503–517.
- 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 / Ed. Volovik S.P. Istanbul: Turkish Mar. Res. Foundation. P. 218–278.
- Zar J.H. 2010. Biostatistical analysis. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall, 944 p.