

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^{1, *}, В. Н. Никольский¹, Л. И. Булли²

¹Институт биологии южных морей РАН – ИнБЮМ РАН, Севастополь, Россия

²Керченский государственный морской технологический университет, Республика Крым, Керчь, Россия

*E-mail: 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 пищей 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. км² 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 км³), то в 2015 г. черноморской воды поступало в три–четыре раза больше, чем пресной (41 и

11–13 км³) (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 подвидом¹ (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 хамсы² 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).

¹ 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).

² 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*³, 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 желетелых 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

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

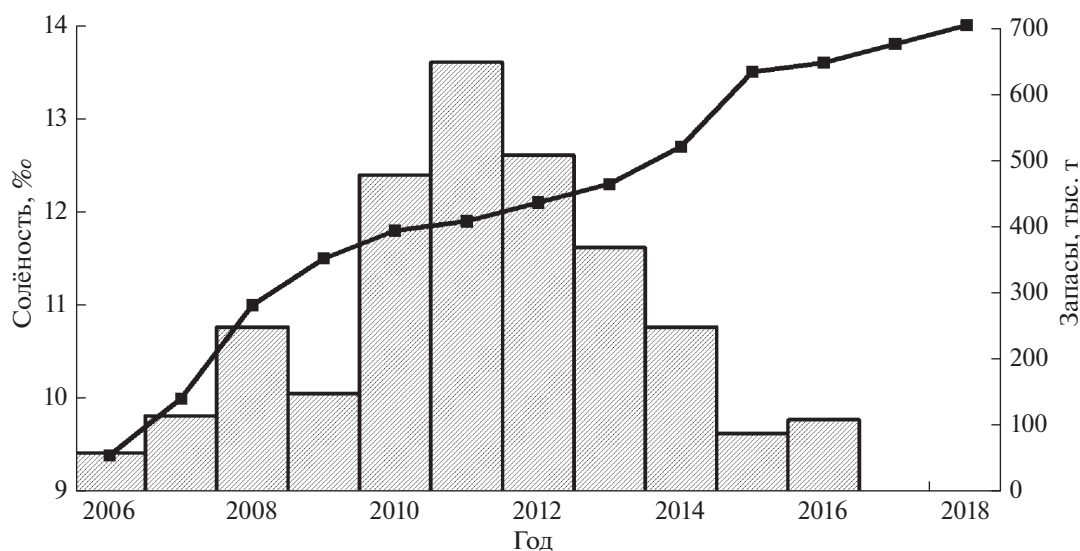


Рис. 1. Динамика солёности (—■—) Азовского моря (Косенко и др., 2017) и запасов (■) азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* по данным лампарных съёмок (Chashchin et al., 2015; Шляхов, 2017).

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).

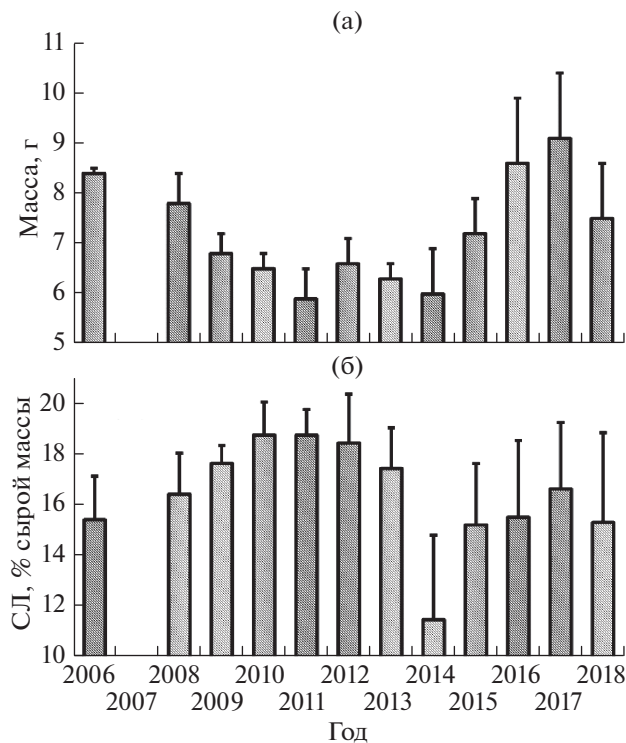


Рис. 2. Динамика средней массы (а) и содержания липидов (СЛ) (б) азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* в 2006–2018 гг.: (■) — среднее значение, (I) — среднеквадратичное отклонение.

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-

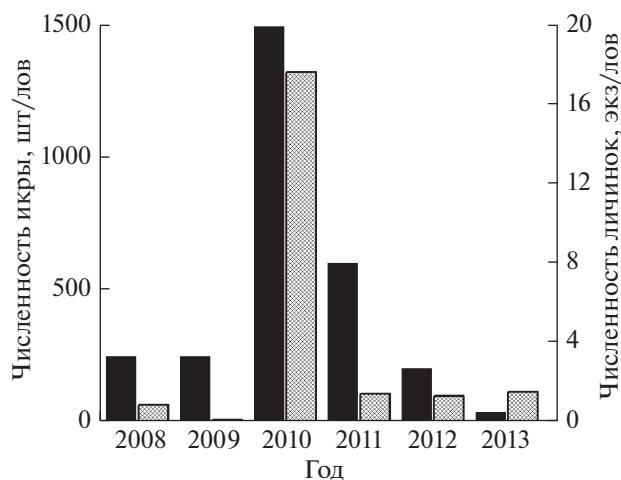


Рис. 3. Численность икры (■) и личинок (▨) хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* в годы высоких запасов (по: Александрова и др., 2016).

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 таксоцено 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.