

## РАЗВИТИЕ КОРМОВОГО ЗООПЛАНКТОНА В АЗОВСКОМ МОРЕ ПРИ ИЗМЕНЕНИИ СОЛЕННОСТИ И ХИЩНИЧЕСТВЕ ЖЕЛТЕЛОГО МАКРОПЛАНКТОНА

**З. А. Мирзоян, М. Л. Мартынюк, Д. В. Хренкин, Д. Ф. Афанасьев,  
М. В. Бычкова, С. В. Жукова, С. В. Бондарев, М. М. Пятинский**

*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»),  
Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ»), Ростов-на-Дону 344002, Россия  
E-mail: mirzoyanza@azniirkh.vniro.ru*

**Аннотация.** В работе приведены результаты многолетних исследований по оценке влияния изменения солёности Азовского моря и хищничества черноморских желетелых вселенцев — гребневиков и сцифоидных медуз на развитие кормового зоопланктона. Показано, что увеличение солёности водоема существенно изменяет таксономическую структуру сообщества. Происходит вытеснение пресноводных и солоноватоводных видов животных типично морскими черноморскими таксонами, которые постепенно приобретают статус доминирующих. Заметно расширяется список черноморских мигрантов, их ареал перестает ограничиваться южной частью Азовского моря. Некоторые из них активно развиваются далеко за пределами наибольшего влияния черноморских вод, включая Таганрогский залив. В водоеме появляются черноморские желетелые хищные гребневики и медузы. При одновременном развитии популяций этих видов выедание кормового зоопланктона вселенцами заметно усиливается. Наблюдаются более существенные изменения таксономической структуры сообщества, снижаются количественные показатели его развития и продукция.

**Ключевые слова:** Азовское море, зоопланктон, солёность, температура, численность, биомасса, распределение, медузы, гребневики

## DEVELOPMENT OF FODDER ZOOPLANKTON IN THE AZOV SEA IN THE CONTEXT OF CHANGING SALINITY AND PREDATION PRESSURE OF GELATINOUS MACROPLANKTON

**Z. A. Mirzoyan, M. L. Martynyuk, D. V. Khrenkin, D. F. Afanasyev,  
M. V. Bychkova, S. V. Zhukova, S. V. Bondarev, M. M. Pyatinskii**

*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI “VNIRO”),  
Azov-Black Sea Branch of the FSBSI “VNIRO” (“AzNIIRKH”), Rostov-on-Don 344002, Russia  
E-mail: mirzoyanza@azniirkh.vniro.ru*

**Abstract.** This work presents the results of long-term assessment of the influence of the Azov Sea salinity changes and predation pressure of the Black Sea gelatinous invading species—ctenophores and scyphozoans—on the development of fodder zooplankton. It is shown that the increase in the salinity of the water body leads to considerable changes in the taxonomic structure of its community. Freshwater and brackish-water species are being replaced by characteristic marine taxa from the Black Sea that are gradually becoming dominant. The number of the species immigrating from the Black Sea is growing; their range extends beyond the Southern Azov Sea. Some of them are rapidly developing far outside the area directly influenced by the Black Sea waters, including Taganrog Bay. The gelatinous predatory ctenophores and jellyfish from the Black Sea start to appear in this water body. Simultaneous

development of these species escalates the consumption of fodder zooplankton by invaders. More substantial changes in taxonomic structure of the community are also observed; its development indicators and production are decreasing.

**Keywords:** Azov Sea, zooplankton, salinity, temperature, abundance, biomass, distribution, jellyfish, ctenophores

## ВВЕДЕНИЕ

В экосистеме Азовского моря зоопланктонные сообщества занимают очень важное место, являясь трофической основой формирования запасов многих видов рыб.

Водоем населяют планктонные животные, различающиеся по своему генезису и имеющие реликтовое, солоноватоводное и морское происхождение. Соотношение этих групп животных зависит от солености воды, при которой каждый вид живет и размножается, поэтому изменение солевого режима водоема является важным абиотическим фактором, оказывающим существенное влияние на развитие сообщества.

Наиболее богатым видовым разнообразием характеризуется зоопланктон в менее соленом, чем открытая часть моря, Таганрогском заливе. Для залива характерно четкое деление на районы по показателям солености воды, что является причиной существенных различий в видовом составе зоопланктона. Так, в более опресненной восточной части залива активно развиваются веслоногие и ветвистоусые ракообразные, а также коловратки, относящиеся к группе солоноватоводных и пресноводных видов. По мере увеличения солености в направлении от устья р. Дон к открытой части Азовского моря отмечается появление эвригалинных и морских форм.

Собственно море, которое за исключением южной части характеризуется относительно равномерным распределением солености, осваивают эвригалинные виды веслоногих и ветвистоусых ракообразных, а также коловратки и меропланктон, в основном морского происхождения.

Из биотических факторов, существенно изменяющих характер развития зоопланктона в Азовском море, является хищничество черноморских желетелых вселенцев — гребневиков и медуз.

Первые исследования зоопланктона Азовского моря, проведенные в первой половине 1930-х гг., носили нерегулярный характер. Начало регулярного изучения сообщества датируется концом 1930-х гг. [1].

В течение этого периода Азовское море неоднократно подвергалось изменению солевого режима и хищничеству желетелого макропланктона. В одних случаях соленость воды изменялась незначительно и сильно не влияла на характер развития зоопланктона; в других случаях соленость, существенно повышаясь, сильно трансформировала видовую структуру и функциональные характеристики сообщества. Появление желетелого планктона было зарегистрировано дважды. Один раз это были только сцифоидные медузы *Aurelia aurita* (L., 1758) и *Rhizostoma pulmo* (Macri, 1778), во второй раз в море вселились два вида гребневиков — *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1865) и *Beroe ovata* Mayer, 1912 и повторно медузы.

Хронология изменений солевого режима Азовского моря и появления желетелых вселенцев представлены в табл. 1.

Характер развития зоопланктона в Азовском море и его трансформация при изменяющейся солености моря и в условиях хищничества желетелых вселенцев в определенной мере освещены в ряде отдельных публикаций. Так, при естественном режиме состояние зоопланктонного сообщества представлено в статье А.Н. Новожиловой [1]. Особенности развития планктонной фауны в период повышения солености Азовского моря в конце 1960-х и в 1970-е гг. описаны А.Я. Алдакимовой и др. [2], Е.И. Студеникиной и др. [3, 4], С.П. Воловиком [5]. Влияние хищничества гребневика *M. leidyi* на уровень развития зоопланктона отражено в коллективной монографии сотрудников института под научной редакцией С.П. Воловика [6].

В представляемой работе сделана попытка в хронологическом порядке, включая последние годы, обобщить имеющиеся данные, касающиеся влияния изменения солености этого водоема и хищничества желетелого макропланктона на развитие азовской планктонной фауны.

Таблица 1. Хронология изменения солености Азовского моря и вселения хищного желетелого макропланктона

Период	Фактор	Соленость, ‰	
		Таганрогский залив	Собственно море
1937–1951	Период до зарегулирования стока	6,50	10,60
1952–1956	Осолонение после зарегулирования стока	8,90	12,35
1957–1968	Распреснение после зарегулирования стока	7,18	11,58
1969–1976	Осолонение, вселение медуз	9,47	12,78
1977–1987	Распреснение и исчезновение медуз	7,45	11,98
1989–2011	Тенденция к осолонению, распреснение, вселение мнемииопсиса	6,69	10,89
2012–2015	Осолонение, развитие мнемииопсиса	9,44	12,68
2020–2022	Осолонение, развитие мнемииопсиса и медуз	11,14	15,10

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

При оценке характера развития планктонной фауны в условиях меняющегося солевого режима Азовского моря и хищничества желетелых вселенцев использовали архивные и собственные данные по оценке зоопланктона и желетелого макропланктона, собранные в комплексных гидробиологических и ихтиологических рейсах, проводящихся ежегодно с апреля по октябрь. С 1970-х гг. пробы зоопланктона отбирали по стандартной сетке станций, включавшей 34 станции, в том числе 12 — в Таганрогском заливе и 22 — в собственно море (рис. 1). Желетелый планктон отбирали на 75 станциях при проведении лампарных съемок.

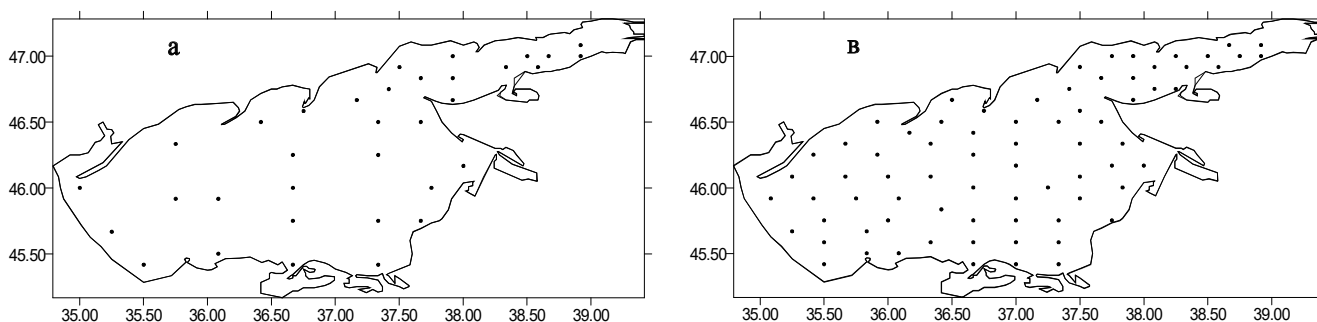


Рис. 1. Сетка станций отбора гидробиологических проб в Азовском море  
(а — зоопланктон, в — желетелый планктон)

Пробы зоопланктона отбирали в соответствии с общепринятыми методиками [7]. Орудием лова служила средняя модель планктонной сети Джели с диаметром входного отверстия 24 см. Диаметр ячеек сита составлял 0,076 мм, длина боковой поверхности сетного конуса и надставного конуса, соответственно, 100 и 80 см. Идентификацию видов проводили в лабораторных условиях.

Учет гребневиков осуществляли с помощью сетных обловов водной толщи по общепринятой методике [7]. Медуз учитывали в уловах лампы, запас рассчитывали, используя показатели средней численности и биомассы животных в одном замате лампы, а также данные по общей площади облавливаемой этим орудием лова и площади ареала медуз [8].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Начало исследованиям состояния зоопланктона Азовского моря было положено в период его естественного солевого режима в 1937–1951 гг. В этом отрезке времени отмечалась невысокая (порядка

10,6 ‰) соленость воды в собственно море и 6,5 ‰ в Таганрогском заливе [9]. Эти значения солености были оптимальными для развития большинства видов азовской фауны (табл. 2).

**Таблица 2.** Границы благоприятной солености для основных видов зоопланктона Азовского моря [10, 11]

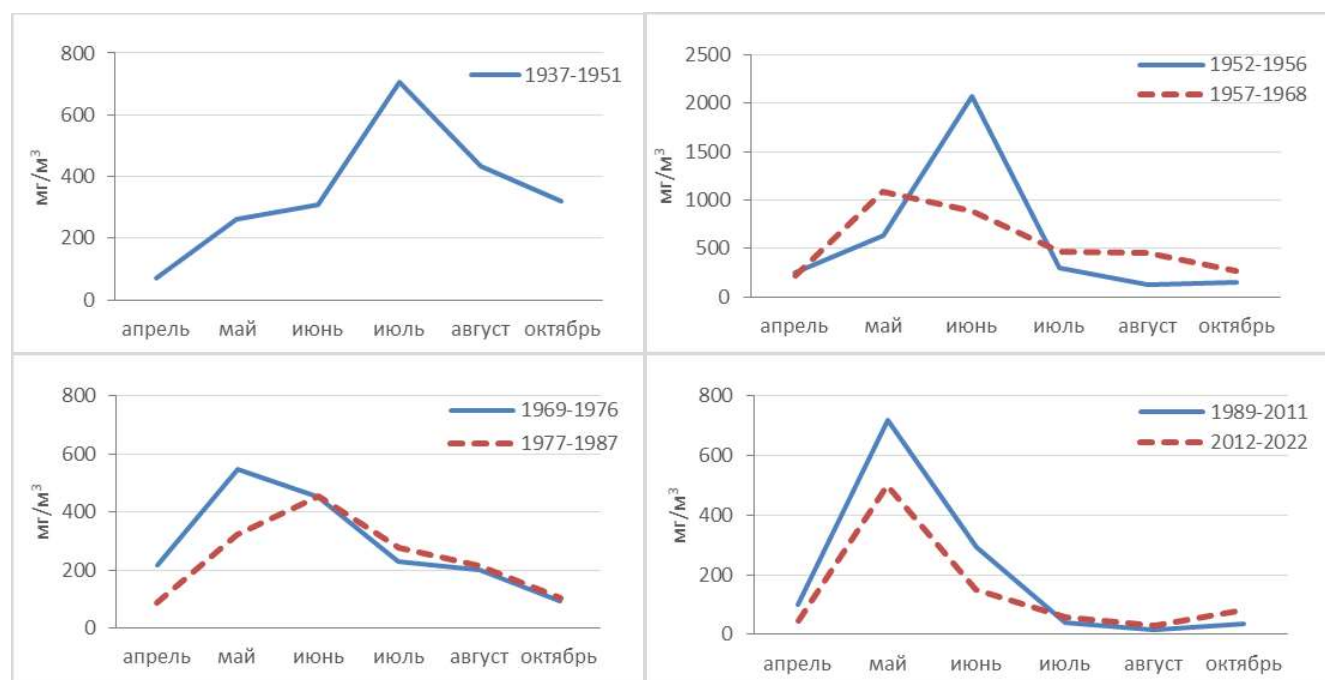
Вид	Граница солености, ‰	Оптимальная соленость, ‰
Солоноватоводные коловратки	0,1–10,0	0,1–2,0
Морские коловратки р. <i>Synchaeta</i>	0,5–12,0	8,0–11,0
<i>Calanipeda aquaedulcis</i>	1,0–13,0	4,0–7,0
<i>Acartia clausi</i> (азовская)	5,0–12,5	10,0–12,0
<i>Acartia latisetosa</i>	8,0–12,4	11,0–12,3
<i>Acartia clausi</i> (черноморская)	11,6 и выше	выше 12,5
<i>Centropages ponticus</i>	8,5–13,0	11,5–12,4
<i>Heterocope caspia</i>	0,3–10,0	0,3–3,0
<i>Podon polyphemoides</i>	6,5–12,4	11,5
<i>Diaphanosoma brachium</i>	0,1–6,0	0,5–6,0
<i>Cornigerius maeoticus</i>	1,3–9,3	4,0–8,0
<i>Leptodora kindtii</i>	0,3–2,3	0,5–6,0

В составе зоопланктонного сообщества в указанный период насчитывалось около 150 видов [5]. Постоянно встречались 74 таксона, относящиеся к 5 группам животных: инфузории, коловратки, веслоногие и ветвистоусые ракообразные, временные планктеры (меропланктон). Этот комплекс состоял из личинок различных видов моллюсков, полихет, мшанок, усонюгих и десятиногих раков, а также организмов бентогипонейстона — нескольких десятков видов полихет и ракообразных. Из желетелого планктона эпизодически появлялись только гидроидные полипы *Odessia maeotica* (Ostroumoff, 1896) и *Blackfordia virginica* Mayer, 1910, которые в силу своей малочисленности практически не влияли на структуру и функционирование традиционной азовской планктонной фауны [12].

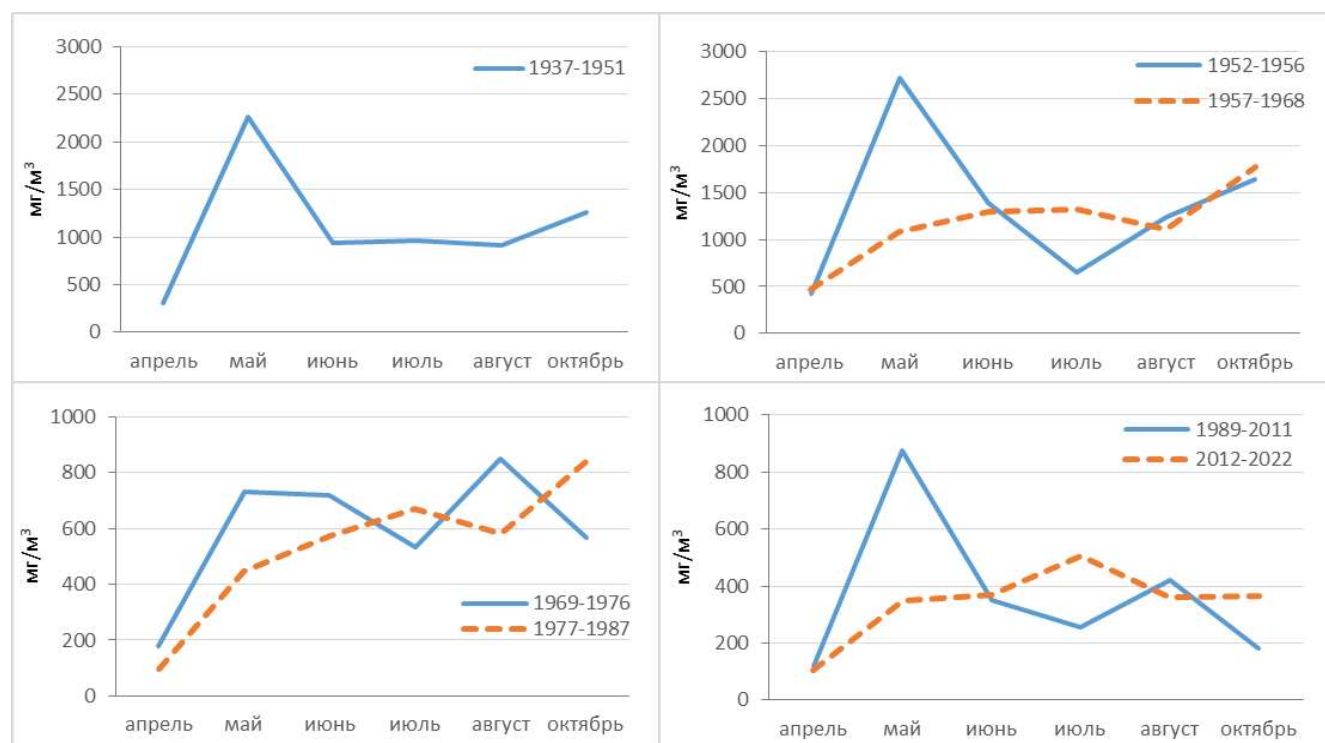
Количественные и качественные вариации облика зоопланктона, присущие для периода естественного режима Азовского моря, были связаны главным образом с сезонной динамикой развития животных. В зимний период в открытой части моря зоопланктон был очень беден и формировался за счет зимующих форм копепоид и коловраток. Весной такой состав сообщества сохранялся, но более многочисленным становился комплекс морских коловраток р. *Synchaeta*. В конце весны в водной толще в большом количестве появлялись временные планктеры, которые формировали первый максимум средней биомассой немногим более 300,0 мг/м<sup>3</sup> (рис. 2). Во второй половине лета (июль) формировался еще один, так называемый копепоидный, пик биомассы зоопланктона. Развивались все присущие этому сезону формы зоопланктона, но наиболее многочисленными и биомассообразующими являлись 4 вида копепоид, из которых 2 вида являлись представителями солоноватоводного комплекса — *Calanipeda aquaedulcis* и *Heterocope caspia* и 2 таксона относились к группе эвригаллиных животных — азовская форма *Acartia (Acartiura) clausi* и *Centropages ponticus*. Осенью с понижением температуры воды активность развития копепоид снижалась и возрастала доля холодолюбивых видов коловраток.

В Таганрогском заливе зоопланктон был обильнее и разнообразнее. Большую часть биомассы формировали представители солоноватоводного комплекса копепоид — *Calanipeda aquaedulcis*, *Heterocope caspia*, эвритермные виды р. *Eurytemora* и несколько пресноводных видов из отр. Cyclopoida. Из кладоцер развивались эвригаллиные виды — *Diaphanosoma brachium*, *Bosmina longirostris* и несколько видов р. *Moina*. В восточном, менее соленом районе залива встречались *Daphnia longispina*, *Leptodora kindtii*, *Cercopages pengoi*. Комплекс коловраток формировали пресноводные виды.

В сезонной динамике развития зоопланктона залива наблюдались два подъема биомассы (рис. 3). Первый обычно формировался в мае и был связан с активным развитием циклопоид и каляноид. В



**Рис. 2.** Многолетние изменения сезонной динамики развития зоопланктона в собственно море, мг/м<sup>3</sup>: 1937–1951 гг. — период до зарегулирования стока; 1952–1956 гг. — осолонение после зарегулирования стока; 1957–1968 гг. — распреснение после зарегулирования стока; 1969–1976 гг. — осолонение, вселение медуз; 1977–1987 гг. — распреснение и исчезновение медуз; 1989–2011 гг. — тенденция к осолонению, распреснение, вселение мнемииопсиса; 2012–2022 гг. — осолонение, развитие мнемииопсиса и медуз



**Рис. 3.** Многолетние изменения сезонной динамики развития зоопланктона в Таганрогском заливе, мг/м<sup>3</sup>: 1937–1951 гг. — период до зарегулирования стока; 1952–1956 гг. — осолонение после зарегулирования стока; 1957–1968 гг. — распреснение после зарегулирования стока; 1969–1976 гг. — осолонение, вселение медуз; 1977–1987 гг. — распреснение и исчезновение медуз; 1989–2011 гг. — тенденция к осолонению, распреснение, вселение мнемииопсиса; 2012–2022 гг. — осолонение, развитие мнемииопсиса и медуз

летний период биомасса зоопланктона была заметно ниже, в видовом составе преобладали теплолюбивые виды ветвистоусых ракообразных. Осенью за счет интенсивного развития копеподы *Calanipeda aquaedulcis* формировался второй пик биомассы.

В период с 1952 по 1956 г., в результате зарегулирования стока и наступления маловодной климатической фазы, соленость Азовского моря возросла. В собственно море она достигла 12,35 ‰, в Таганрогском заливе находилась на уровне 8,9 ‰ [6]. Судя по достаточно высокому среднегодовому значению биомассы зоопланктона (667,0 мг/м<sup>3</sup> в собственно море и 1345,0 мг/м<sup>3</sup> в заливе), следует, что в эти годы повышенный уровень солености водоема особо не лимитировал развитие аборигенных видов. В сезонной динамике развития зоопланктона первый подъем биомассы в собственно море формировался в мае. Четкого летнего копеподного максимума биомассы не отмечалось. В Таганрогском заливе характер развития зоопланктона по сезонам указанного периода был близок к таковому в годы естественного режима моря.

Длительная фаза повышенной увлажненности, установившаяся над Азовским бассейном в конце 1950–1960-х гг., стала причиной снижения солености моря до оптимальных значений. В открытой части она составила 11,58 ‰, в Таганрогском заливе — 7,18 ‰. Аборигенные виды зоопланктона в этом диапазоне солености, как и в годы естественного режима, имели обширные ареалы. Так, ареал основного биомассообразующего вида копепод *Calanipeda aquaedulcis* охватывал всю площадь Азовского моря (рис. 4).

Наибольшая численность этого вида формировалась в Таганрогском заливе и в северо-восточной части собственно моря. В этих же районах располагался ареал копеподы *Heterocope caspia*, на остальной акватории она отсутствовала. Данные о распределении видов р. *Eurytemora* в этот период отсутствуют. Из генетически морских видов копепод на всей площади водоема в этот период интенсивно развивалась *Acartia clausi*, практически полностью представленная азовской формой (табл. 3). Черноморские разновидности акарции (большая и малая) встречались единично только в районе Керченского предпроливья. Ареал *Centropages ponticus* располагался на всей акватории открытой части моря и на очень ограниченном участке западной части залива (рис. 5). В эти годы в сезонной динамике развития животных в открытом море в мае наблюдался первый максимум биомассы, которая во все последующие месяцы плавно снижалась. В Таганрогском заливе резкого весеннего подъема биомассы не наблюдалось. В течение лета, исключая август, она плавно повышалась, и в октябре формировался характерный для этого региона осенний пик. Относительно высокие значения среднегодовой биомассы зоопланктона свидетельствовали об условиях, достаточно комфортных для его существования.

В результате установления над бассейном фазы пониженной увлажненности в период с 1969 по 1976 г. в Азовском море отмечалось повышение солености. В собственно море к 1976 г. она возросла до 13,9 ‰, в Таганрогском заливе — до 11,4 ‰. Среднее за указанный период значение солености составило 12,78 и 9,47 ‰, соответственно. В эти годы впервые в сообществе азовского планктона произошли заметные структурные и функциональные изменения, в основе которых лежало появление и замена аборигенной азовской *Acartia clausi*, развитием большой и малой разновидностей черноморской *Acartia clausi*. В Таганрогском заливе эта замена составила 47 % общей численности копепод р. *Acartia*, а в открытой части моря — 80 %. Распространение в Азовском море других черноморских видов не носило такого масштабного характера. Копепода *Paracalanus parvus* (Claus, 1863), кладоцера *Penilia avirostris* Dana, 1849 и щетинко-челюстная *Parasagitta setosa* (J. Müller, 1847) появлялись только в его южной части и за ее пределы черноморские мигранты не распространялись. Исключением была только циклопоида *Oithona nana* Giesbrecht, 1892, которая, появившись в районе Керченского предпроливья, мигрировала и в другие районы собственно моря, формируя в летний период достаточно высокую численность (рис. 6).

Из представителей желетелого черноморского макропланктона в период осолонения моря появились два вида черноморских сцифоидные медузы — *Aurelia aurita* и *Rhizostoma pulmo*, питающихся зоопланктоном. Наибольшее развитие они получили в середине 1970-х гг., сформировав биомассу 13,5 млн т [13]. В массе развиваясь в июле-августе и хищничая на зоопланктоне, медузы снизили его обилие в летний период, в результате чего сезонная динамика развития сообщества в собственно море утратила летний максимум. Исчезновение пика осенней биомассы в Таганрогском заливе в основном было обусловлено

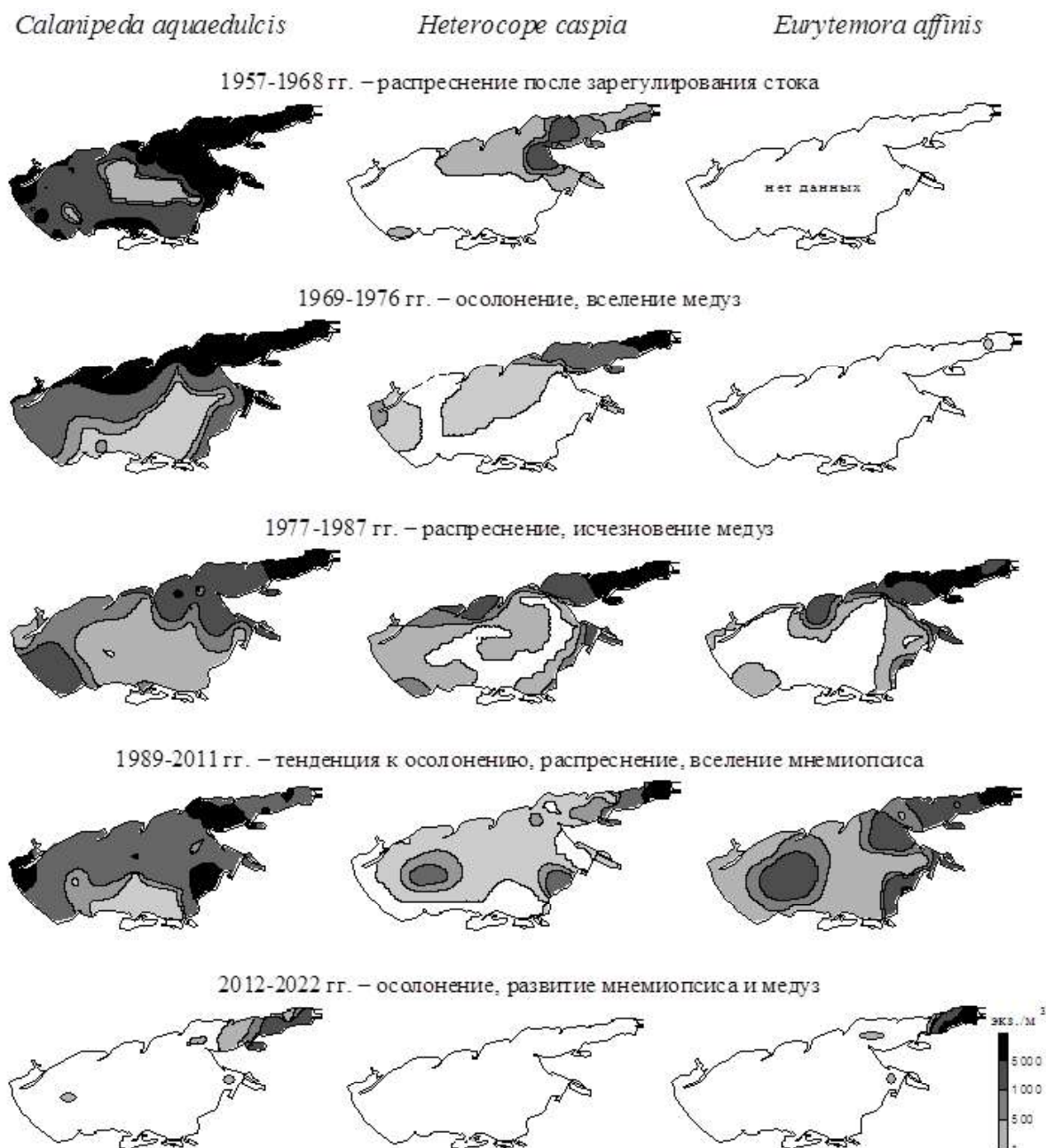


Рис. 4. Распределение основных солоноватоводных видов копепод в Азовском море по периодам, экз./м<sup>3</sup>

Таблица 3. Соотношение форм копепод р. *Acartia* в Азовском море в различные периоды, %

Вид	Таганрогский залив		Собственно море	
	1	2	1	2
Распределение после зарегулирования стока (1957–1968 гг.)				
<i>A. clausi</i> (азовская)	17,5	99	27,6	98
<i>A. clausi</i> (черноморская)	0,1	1	0,7	2
Осолонение (1969–1976 гг.)				
<i>A. clausi</i> (азовская)	16,6	53	13,9	20
<i>A. clausi</i> (черноморская)	14,6	47	53,8	80

Примечание: 1 — средняя численность, тыс. экз./м<sup>3</sup>; 2 — доля вида, %



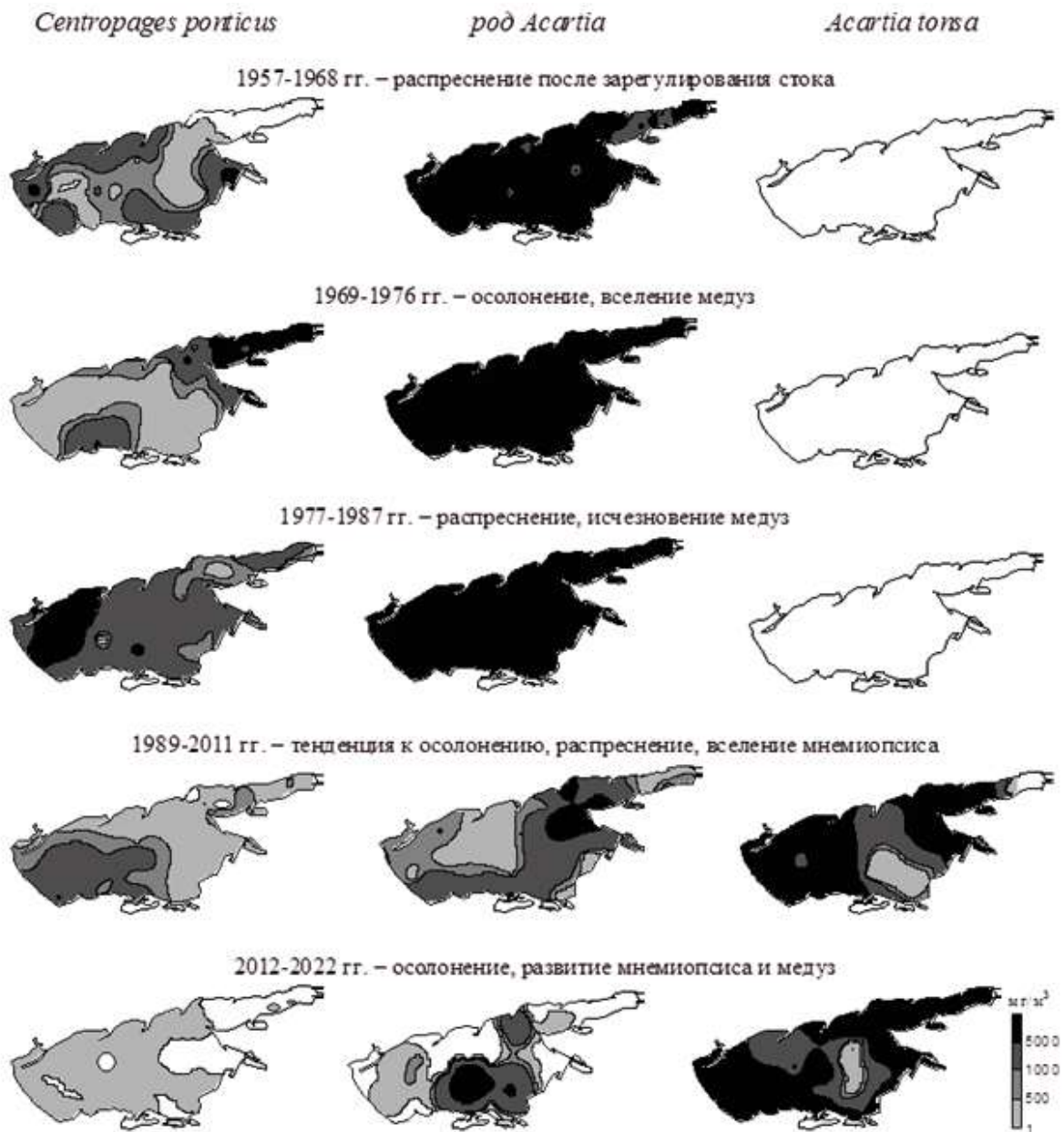


Рис. 5. Распределение основных генетически морских видов копепод в Азовском море по периодам, экз./м<sup>3</sup>

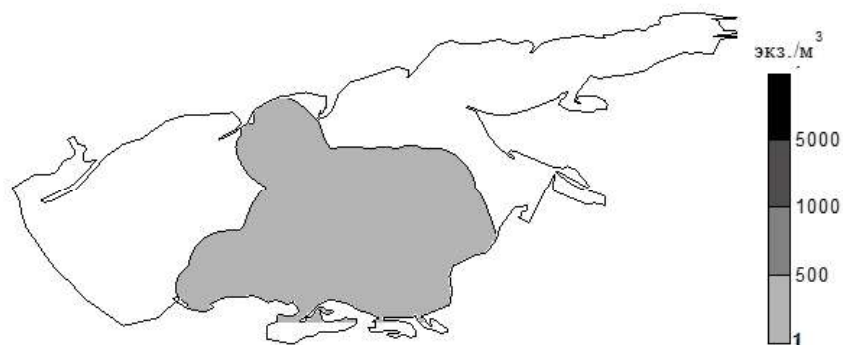


Рис. 6. Распределение циклопиды *Oithona nana* в Азовском море при осолонении в период 1969–1976 гг. (июль), экз./м<sup>3</sup>



вытеснением продуктивной калянипеды черноморской акарцией. Интегральным следствием изменения таксономической структуры зоопланктона и хищничества вселившихся медуз стало снижение среднегодовой биомассы зоопланктонного сообщества как в собственно море, так и в Таганрогском заливе в 2 раза.

Естественное многоводье в 1977–1987 гг. вызвало снижение солёности собственно моря до 11,98 ‰, Таганрогского залива — до 7,45 ‰. Медузы и пресс их хищничества на зоопланктон постепенно исчезли. В составе сообщества стал восстанавливаться солоноватоводный комплекс. Так, ареал копеподы *Heteroscope caspia* с высокой численностью значительно расширился и охватывал также западную часть залива. В открытой части моря заметно сократились площади, где она ранее отсутствовала. В эти же годы сформировался довольно обширный ареал солоноватоводного вида копепод *Eurytemora affinis*. В Таганрогском заливе она развивалась на всей акватории, формируя наибольшую численность в центральной части. В собственно море *Eurytemora affinis* отмечалась основным в мелководных районах. Черноморский вид копепод *Acartia clausi*, как и в годы повышенной солёности, формировал высокую численность на площади всего Азовского моря и имел статус доминирующего. Восстановления прежней высокой интенсивности развития азовской разновидности *Acartia* не наблюдалось. Копепода *Centropages ponticus* обитала на акватории как собственно моря, так и залива, однако интенсивность ее развития была невысокой.

Восстановление сезонной динамики развития зоопланктона с двумя четкими традиционными пиками биомассы наблюдалось только в Таганрогском заливе. В собственно море второй пик биомассы зоопланктона по-прежнему отсутствовал. Темп восстановления планктонной фауны был замедленным, о чем свидетельствует среднегодовая биомасса, которая была несколько ниже, чем при осолонении в 1970-х гг. (рис. 7).

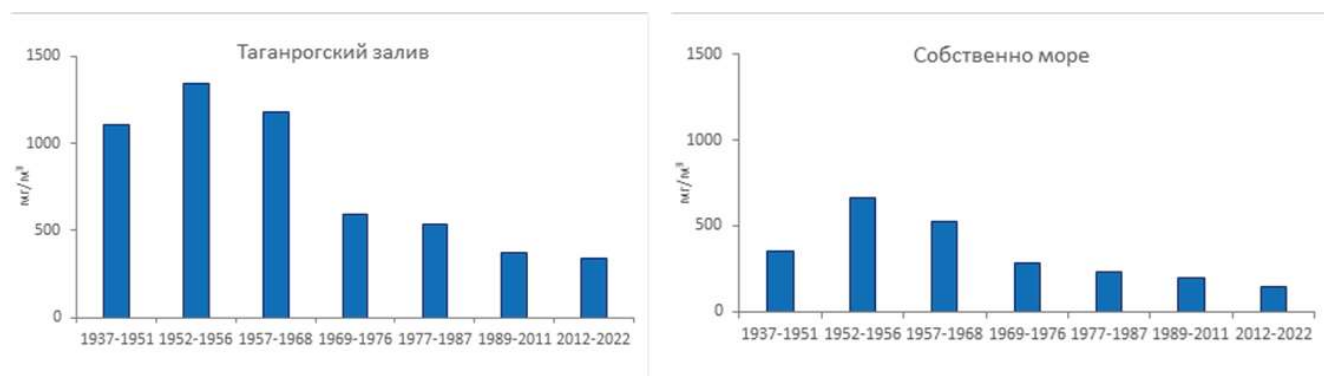


Рис. 7. Многолетние изменения среднегодовой биомассы зоопланктона в Азовском море, мг/м<sup>3</sup>

В конце 1970-х начале 1980-х гг. в Азовском море наметилась тенденция к повышению солёности, которая в конце 1990-х гг. сменилась распреснением водоема. В собственно море солёность составила 10,89 ‰, в Таганрогском заливе — 6,69 ‰. На фоне небольшого повышения солёности зоопланктон Азовского моря в 1988 г. пополнился новым видом желетелого макропланктона — гребневиком *M. leidy*, питающимся исключительно зоопланктоном. Эта ктенофора ежегодно проникает через Керченский пролив из Черного моря в Азовское и формирует временную популяцию, развитие которой длится с мая до глубокой осени. Были зарегистрированы два срока появления мнемипсиса — ранний в конце апреля – середине мая и поздний — в июне – начале июля. Наибольшего уровня развития мнемипсис достигает обычно во второй половине лета. Глубокой осенью, реже в начале зимы, этот вселенец, независимо от срока своего появления в Азовском море, исчезает.

По сравнению с медузами, мнемипсис чрезвычайно эврибионтный вид желетелых пелагических хищников с высокой интенсивностью питания, размножения и роста. С его вселением в Азовское море структура и продуктивность традиционного кормового зоопланктона сильно изменились. В основе этих изменений лежит исключительно высокая степень потребления вселенцем почти всех видов планктон-

ных животных и стадий развития, в результате чего биомасса и численность зоопланктона снижаются до предельно низких значений. Особенно активно мнемипсис потребляет науплии и копеподиты ранних стадий развития животных. Нередко популяция доминирующего черноморского вида *Acartia clausi* хоть и имеет полный набор возрастных групп животных, но он крайне малочисленный (табл. 4). В худшем случае в структуре популяции отсутствует воспроизводственный биофонд (половозрелые особи) и старшевозрастные копеподитные стадии. Такие нарушения в возрастной структуре популяций животных снижают их устойчивость, замедляют восстановление.

Результаты исследований показали, что состав копепод до вселения гребневика включал 9–12 видов, из которых 2–3 вида формировали основную часть их биомассы. С появлением вселенца этот комплекс стал насчитывать всего 1–6 таксонов, что, наряду с хищничеством мнемипсиса, также можно считать причиной изменения в летний период биомассы зоопланктона в сторону резкого снижения на 1–2 порядка (табл. 5).

**Таблица 4.** Возрастная структура доминирующего вида копепод — черноморской *Acartia clausi* в собственно море, тыс. экз./м<sup>3</sup>

Год	Возрастные группы								
	N	K-I	K-II	K-III	K-IV	K-V	самки	самцы	Всего
1980 (до вселения гребневика)	32,4	14,6	4,1	4,0	1,8	2,2	16,5	3,6	79,2
1995 (вселение гребневика)	0,13	0,08	0,18	0,05	0,07	0,02	0,12	0,05	0,7

Примечание: N — науплии, K — стадии копеподитов

**Таблица 5.** Биомасса зоопланктона в летний период в Азовском море, мг/м<sup>3</sup>

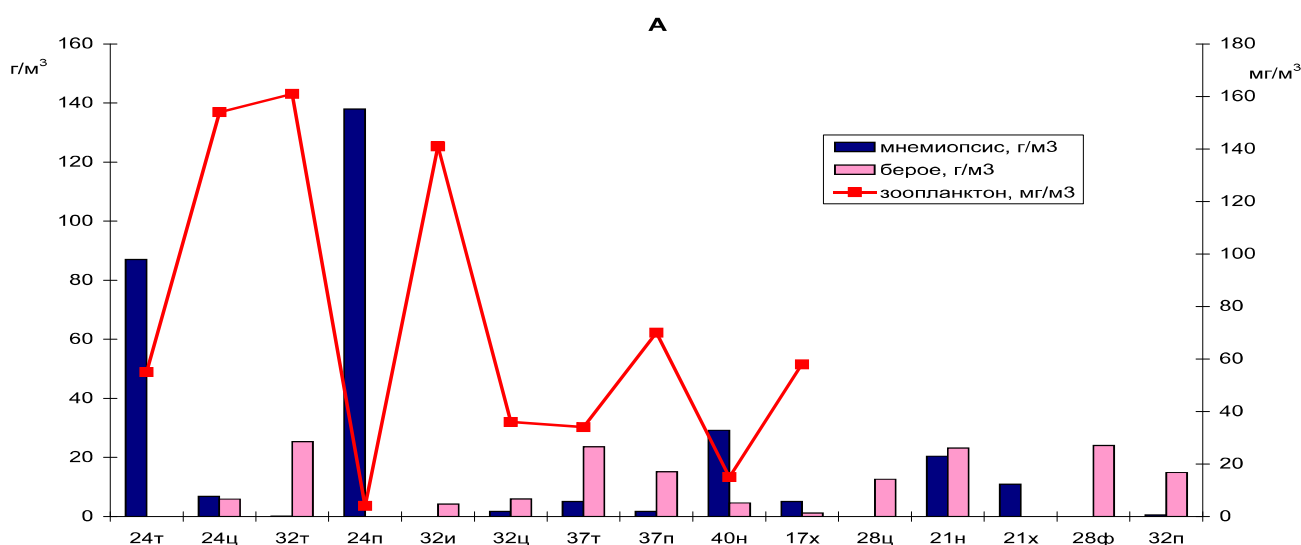
Месяц	До вселения гребневика 1977–1987 гг.	Ранний заход гребневика 1989–1991; 1995–1998 гг.	Поздний заход 1992–1994 гг.
Собственно море			
Июнь	455,0	131,7	811,5
Июль	275,0	20,0	70,5
Август	216,0	14,7	2,2
Среднее	315,3	55,5	294,7
Среднее июль–август	245,5	17,3	36,3
Таганрогский залив			
Июнь	574,0	155,0	323,3
Июль	670,0	88,0	136,0
Август	581,0	51,0	98,7
Среднее	608,3	98,0	186,0
Среднее июль–август	625,5	69,5	117,3

В сезонной динамике развития зоопланктона в собственно море стал формироваться только один максимум биомассы — весенний. При раннем заходе мнемипсиса он наблюдается строго в мае, в случае позднего появления вселенца может по времени растянуться на два месяца — май и июнь.

В 1997 г. в Черном море появился гребневик *Beroe ovata*, питающийся только мнемипсисом. Осенью 1999 г. он проник в Азовском море. Последовательность освоения этим вселенцем акватории водоема и интенсивность развития определяют адвекция черноморских вод, преобладание ветров южного и юго-западного направлений, достаточная концентрация нового вселенца в Керченском предпроливье со стороны Черного моря и высокая численность мнемипсиса в Азовском море. Решающее значение указанные факторы для этого вида гребневика, в отличие от мнемипсиса, имеют 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 берое, как и мнемипсиса, сезонным мигрантом, всякий раз возобновляющим здесь свою популяцию.

Позитивный эффект хищничества берое на мнемипсисе в Черном море проявился достаточно очевидно. С его появлением численность мнемипсиса снизилась на порядок. Этот факт можно считать причиной удлинения срока формирования стартовой концентрации мнемипсиса и снижения темпа его распространения в Азовском море в начале лета. В результате, участились случаи слабого развития популяции мнемипсиса, когда резкого снижения биомассы зоопланктона не наблюдалось. Во второй половине лета и в начале осени зоопланктон на значительной акватории собственно моря продолжал подвергаться мощному прессу хищничества мнемипсиса. Ослабление пресса наблюдалось лишь в местах появления берое и сопровождалось восстановлением и увеличением биомассы кормового зоопланктона (рис. 8).



**Рис. 8.** Изменение биомассы кормового зоопланктона и мнемипсиса в местах присутствия берое в Азовском море в августе 2010 г.

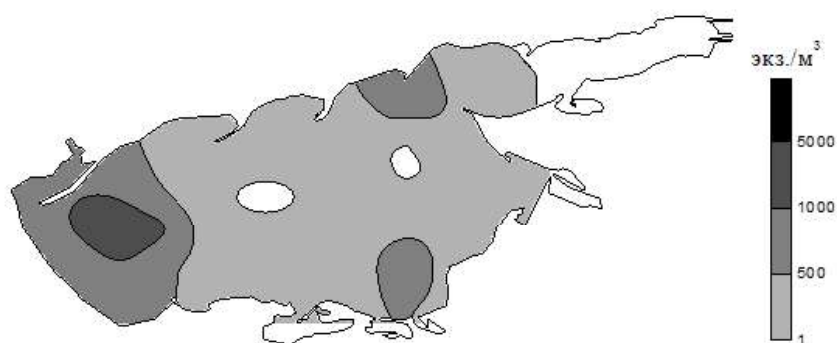
С 2011 г. зоопланктон в Азовском море развивается в условиях повторного повышения солености воды. В 2021 г. она достигла 15,0 ‰, превысив значение, характерное для 1970-х гг. Как и следовало ожидать, в составе кормового зоопланктона и в уровне его развития произошли изменения, свойственные этому сообществу при повышенном солевом режиме водоема. Так, весной 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 теперь доминирует *Acartia (Acanthacartia) tonsa* (табл. 6).

Солоноватоводные копеподы р. *Eurytemora* практически перестали встречаться, значительно реже появляется *C. aquaedulcis*. Из кладоцер более активно развивается типичный морской вид *Pleopis polyphemoides*. Участились случаи появления черноморских видов — *Paracalanus parvus*, *Penilia avirostris*, *Parasagitta setosa*, *Oikopleura dioica*, *Calanus euxnus*. Некоторые из них, в отличие от осолонения моря в 1970-х гг., развиваются как в зоне наибольшего влияния черноморских вод, так и далеко за ее пределами. Отмечено интенсивное развитие черноморского вида *Oithona davisae*. В последнее время она, существенно потеснив циклопиду *Oithona nana*, стала доминировать в Черном море. В Азовском море современный ареал *O. davisae* нередко охватывает не только всю акваторию открытой части водоема, но и значительную часть Таганрогского залива. Численность нередко сопоставима с таковой других видов копепоид (рис. 9).

Таблица 6. Соотношение форм копепод р. *Acartia* в Азовском море в разные периоды осолонения, %

Вид	Таганрогский залив		Собственно море	
	1	2	1	2
Период осолонения, 1969–1976 гг.				
<i>A. clausi</i> (черноморская)	14,6	47	53,8	80
<i>A. tonsa</i>	0	0	0	0
Период максимального осолонения, 2020–2022 гг.				
<i>A. clausi</i> (черноморская)	0,03	<0,03	0,02	<0,1
<i>A. tonsa</i>	173,4	100	3,87	100

Примечание: 1 — средняя численность, тыс. экз./м<sup>3</sup>; 2 — доля вида, %

Рис. 9. Распределение циклопиды *Oithona davisae* при максимальном осолонении Азовского моря в июле 2020–2022 гг., экз./м<sup>3</sup>

При повышении солёности Азовского моря до 13,4 ‰ с 2018 г. было зарегистрировано повторное появление и интенсивное развитие сцифоидных медуз — *Aurelia aurita* и *Rhizostoma pulmo*. В августе 2018 г. биомасса ризостомы, составлявшая 0,014 млн т, в аналогичный период 2021 г. возросла до 2,93 млн т. К хищничеству мнемииопсиса добавился сильный пресс — выедание кормового зоопланктона медузами, действующий на протяжении всего летнего периода и осенью. Таким образом, в начале лета в море активно стали хищничать медузы аурелия и мнемииопсис, а летом и осенью (с июля по октябрь) — в основном ризостома.

В последние несколько лет в Азовском море наблюдается существенное снижение биомассы мнемииопсиса во второй половине лета. При среднемноголетнем значении, равном 13,6 млн т, запас мнемииопсиса в открытой части водоема в июле–августе 2018–2021 гг. составлял всего 0,4 млн т, что следует отнести на счет хищничества берое, который интенсивно развивался в эти годы в азовских водах уже с июля. Весьма вероятной причиной могли быть также пищевая конкуренция и антагонистические взаимоотношениями всех видов желетелых. В результате, выедание зоопланктона мнемииопсисом существенно снизилось, но было достаточно высоким со стороны медуз, став причиной низкой биомассы зоопланктона летом и осенью.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В экосистеме Азовского моря зоопланктонные сообщества являются трофической основой формирования запасов многих видов рыб.

Из большого ряда факторов, которые определяют характер развития зоопланктона в Азовском море (загрязнение, температура, гидрологический и гидрохимический режимы), наиболее значительное

влияние оказывают изменение режима солености и биологическое загрязнение водоема — вселение чужеродных желетелых хищников.

Анализ и обобщение многолетних результатов исследований позволяет заключить, что аборигенные солоноватоводные виды зоопланктона формировали обширные ареалы и высокую биомассу, если соленость воды находилась в пределах, благоприятных для их развития.

Существенное превышение оптимальных значений солености Азовского моря (1969–1976 гг.) сопровождалось изменением видового состава зоопланктона и вселением черноморских медуз. Происходила замена аборигенного вида копепод — азовской *Acartia clausi* черноморской формой, снижалась интенсивность развития высокопродуктивной *Calanipeda aquaedulcis*. В водоеме появлялись и активно развивались хищные сцифоидные медузы *Aurelia aurita* и *Rhizostoma pulmo*. Интегральным следствием изменения таксономической структуры зоопланктона и хищничества вселившихся медуз было снижение среднегодовой биомассы зоопланктона в 2 раза как в собственно море, так и Таганрогском заливе. Однако, такое снижение продуктивности зоопланктона не было катастрофичным ни для самого сообщества, ни для рыбного населения.

В конце 1980-х гг. на фоне тенденции к повышению солености Азовского моря в водоеме появился хищный вид гребневиков — *Mnemiopsis leidy*, который интенсивно развивался, потребляя в больших количествах исключительно зоопланктон, что привело к существенным негативным изменениям структурной и функциональной организации сообщества. Состав копепод, включавший до вселения гребневика более десяти видов, с появлением вселенца стал насчитывать всего несколько таксонов. Летняя и среднегодовая биомасса зоопланктона снизились на 1–2 порядка, что крайне негативно сказалось на формировании запасов азовских промысловых рыб.

В последние несколько лет в связи с повышением солености до 15,0 ‰ в Азовском море повторно появились черноморские медузы — аурелия и ризостома. Хищничество этих желетелых совместно с мнемииопсисом еще более ухудшило состояние зоопланктонного сообщества. Биомасса зоопланктона на протяжении всех летних месяцев в последние годы характеризовалась очень низкими значениями.

Улучшение состояния зоопланктона в Азовском море возможно лишь при отсутствии этих хищников. Твердой гарантией исчезновения из этого водоема черноморских медуз является снижение солености до 12,0 ‰. Для мнемииопсиса такой уровень солености не может служить основным условием его исчезновения, так как именно при такой солености этот мигрант здесь появился и начал активное существование. Развитие в последние годы в Азовском море гребневика берое лишь только сдерживает распространение мнемииопсиса, несколько снижая пресс его хищничества на зоопланктон.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Новожилова А.Н. Изменения в зоопланктоне Азовского моря в условиях меняющегося режима // Труды ВНИРО. 1955. Т. 3, вып. 1. С. 199–216.
2. 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 : сб. статей. Л., 1977. С. 90–103.
3. Студеникина Е.И., Воловик С.П., Мирзоян И.А., Луц Г.И. Гребневик *Mnemiopsis leidy* в Азовском море // Океанология. 1991. Т. 31, вып. 6. С. 981–985.
4. Студеникина Е.И., Воловик С.П., Мирзоян З.А. Состояние популяции гребневика в Азовском море и его роль в экосистеме Азово-Черноморского бассейна // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна : сб. науч. трудов (1993–1995 гг.). Ростов-н/Д.: Изд-во АзНИИРХ, 1997. С. 147–154.
5. Воловик С.П. Продуктивность и проблемы управления экосистемой Азовского моря : дис... д-ра биол. наук. Ростов-н/Д., 1985. 583 с.
6. Гребневик *Mnemiopsis leidy* (A. Agassiz) в Азовском и Черном морях: биология и последствия вселения / под науч. ред. д. б. н., проф. С.П. Воловика. Ростов-н/Д., 2000. С. 189–207.
7. Методы рыбохозяйственных и природоохранных исследований в Азово-Черноморском бассейне : сб. науч.-метод. работ / под ред. С.П. Воловика и И.Г. Корпаковой. Краснодар: Изд-во АзНИИРХ, 2005. 352 с.
8. Майский В.Н. Об оценках запасов азовской тюльки // Труды ВНИРО. 1967. Вып. 5. С. 190–196.

9. Бронфман А.М., Дубинина В.Г., Макарова Г.Д. Гидрологические и гидрохимические основы продуктивности Азовского моря. М.: Пищевая промышленность, 1979. 288 с.
10. Карпевич А.Ф. Отношение беспозвоночных Азовского моря к изменению солености // Труды ВНИРО. 1955 а. Т. 31, вып. 1. С. 240–275.
11. Карпевич А.Ф. Влияние изменяющегося стока рек и режима Азовского моря на его промысловую и кормовую ихтиофауну // Труды АзНИИРХ. 1960. Т. 1, вып. 1. С. 3–113.
12. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.; Л.: Из-во АН СССР, 1960. 288 с.
13. Состояние запасов медуз в Черном и Азовском морях (по периодам до 2000 года) в условиях хозяйственной деятельности на акватории региона и прилегающих территориях. Оценка запасов медузы, карта распределения и прогноз вылова : отчет о НИР / Азовский науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва. Ростов-н/Д., 1981. 18 с.