

Водные биоресурсы и среда обитания
2019, том 2, номер 2, с. 27–35
<http://journal.azniirkh.ru>, www.azniirkh.ru
ISSN 2618-8147 print, ISSN 2619-1024 online



Aquatic Bioresources & Environment
2019, vol. 2, no. 2, pp. 27–35
<http://journal.azniirkh.ru>, www.azniirkh.ru
ISSN 2618-8147 print, ISSN 2619-1024 online

Биология и экология гидробионтов

УДК 593.73-15(262.54)

РАЗВИТИЕ ПОПУЛЯЦИЙ СЦИФОИДНЫХ МЕДУЗ *RHIZOSTOMA PULMO* И *AURELIA AURITA* В АЗОВСКОМ МОРЕ

© 2019 З. А. Мирзоян, М. Л. Мартынюк, Д. В. Хренкин, Д. Ф. Афанасьев

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

Аннотация. Сцифоидные медузы *Rhizostoma pulmo* и *Aurelia aurita* представляют типичный комплекс черноморского желетелого макропланктона, который в Азовском море развивается при сочетании нескольких условий: высокой солености и повышенной температуры воды, достаточной кормовой базы и слабой пищевой конкуренции. В 1970-е гг. все эти факторы имели место и медузы получили интенсивное развитие. В массовых количествах они осваивали почти всю акваторию водоема, включая Таганрогский залив. Самая высокая численность медуз (7,0 млрд шт.) была зарегистрирована в 1978 г., а максимальную биомассу отмечали в 1976 г. При современном осолонении Азовского моря относительно активное развитие сцифоидных медуз проходило в условиях жесткой пищевой конкуренции со стороны гребневика *Mnemiopsis leidyi*. При благоприятной солености, оптимальном температурном режиме, но крайне низкой кормовой базе медузы оказались в условиях очень слабой трофической обеспеченности, результатом чего стало менее интенсивное, чем в предыдущие годы осолонения моря, развитие животных. В 2018 г. численность составляла всего 0,01 млрд шт., биомасса находилась на уровне 0,014 млн т, что на два порядка ниже, чем при экспансии медуз в Азовском море в 1970-е гг. Проанализированы результаты экспедиционных исследований, проведенных в Азовском море для оценки состояния популяций сцифоидных медуз *Aurelia aurita* и *Rhizostoma pulmo*, в летне-осенний период 2018 г. Приведены данные по численности этих видов, биомассе, размерной структуре, распределению и характеру развития популяций при осолонении водоема в 1969–1976 гг. и при современном уровне солености Азовского моря.

Ключевые слова: *Rhizostoma pulmo*, *Aurelia aurita*, Азовское море, желетелые, макропланктон, сцифоидные медузы, численность, биомасса, зоопланктон, распределение, соленость

**DEVELOPMENT OF THE SCYPHOZOAN JELLYFISH *RHIZOSTOMA PULMO*
AND *AURELIA AURITA* POPULATIONS IN THE AZOV SEA**

Z. A. Mirzoyan, M. L. Martynyuk, D. V. Khrenkin, D. F. Afanasyev

*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: gidrobiont.az@yandex.ru*

Abstract. Scyphozoan jellyfishes *Rhizostoma pulmo* and *Aurelia aurita* make up the body of typical gelatinous macroplankton of the Black Sea, which can develop in the Azov Sea when several factors are combined: high salinity, increased water temperature, sufficient food supply, and low food competition. In the 1970s, all these factors were present, and jellyfish abundance grew rapidly. They claimed almost all area of the water body, including the Taganrog Bay, in massive quantities. The highest abundance of jellyfish (7.0 billion individuals) was observed in 1978, and the highest biomass was recorded in 1976. In the context of current salinization of the Azov Sea, relatively active development of the scyphozoan jellyfishes coincides with fierce food competition with ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. In conditions of favorable salinity and optimal temperature regime but extremely low food supply, the jellyfish found itself under restrictions of very poor food availability, which led to less active growth in abundance when compared with the previous years of salinization of the sea. In 2018, its abundance made up only 0.01 billion individuals, and its biomass equaled the level of 0.014 million tons, which is by two orders of magnitude lower than during jellyfish expansion in the Azov Sea in the 1970s. The results of expedition studies, conducted in order to assess the status of scyphozoan populations of *Rhizostoma pulmo* and *Aurelia aurita* in the Azov Sea in the summer and autumn of 2018, have been analyzed. The data on these species abundance, biomass, size composition, distribution and some aspects of their populations development are presented for the period of 1969–1976, when the Azov Sea experienced salinization, and for the current period with the present sea salinity level.

Keywords: *Rhizostoma pulmo*, *Aurelia aurita*, Azov Sea, jellyfish, macroplankton, scyphozoans, abundance, biomass, zooplankton, geographical distribution, salinity

ВВЕДЕНИЕ

В составе планктонной фауны Азовского моря в настоящее время выделяются две группы животных. Одну группу формируют аборигенные азовские виды — планктонные ракообразные, коловратки и меропланктон, являющиеся кормовой базой рыб. Вторая группа организмов представлена желетелым макропланктоном, в состав которого входят гребневики *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (Tentaculata: Bolinopsidae) и *Beroe ovata* Bruguere, 1789 (Nuda: Beroidae), два вида гидроидных полипов — *Odessia maotica* (Ostroumoff, 1896) (Hydrozoa: Moerisiidae) и *Blackfordia virginica* Mayer, 1910 (Hydrozoa: Blackfordiidae), а также два таксона сцифоидных медуз — *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) (Scyphozoa: Ulmaridae) и *Rhizostoma pulmo* (Macri, 1778) (Scyphozoa: Rhizostomatidae). Все эти виды, кроме гидроидного полипа *O. maotica*, ранней весной ежегодно проникают в Азовское море из Черного через Керченский пролив и формируют в нем временные сезонные популяции. Факторами, повышающими вероятность проникновения этих

видов в азовские воды, являются адвекции черноморских вод, преобладание ветров южного, юго-западного и юго-восточного направлений, численность желетелого планктона на акватории, прилегающей к Керченскому проливу со стороны Черного моря, и состояние кормовой базы в местах формирования стартового ареала желетелого макропланктона.

В настоящее время в Азовском море статус массовых видов на протяжении уже нескольких десятков лет имеют только гребневики-вселенцы *M. leidyi* и *B. ovata*. Биология этих инвазивных животных в условиях нового ареала и последствия их вселения для экосистемы моря достаточно подробно освещены в многочисленных публикациях [1–4].

Гидромедузы *O. maotica* и *B. virginica* в Азовском море встречаются единично: первый вид — в основном в опресненных зонах, второй — в районах с более высокой соленостью, прилегающих к Керченскому проливу.

Массовое развитие сцифоидных медуз *R. pulmo* и *A. aurita* в Азовском море было впервые зарегистри-

стрировано в начале 70-х гг. XX века при солености 12,6–12,9 ‰. В 1975–1976 гг. при солености 13,3 ‰ эти виды дали мощную вспышку численности и биомассы. С 80-х гг. XX века в результате расплеснения Азовского моря развитие сцифоидных медуз пошло на убыль. В период с 1981 по 2017 г. они встречались единично и только на отдельных станциях.

В 2018 г., впервые с 1980-х гг., в Азовском море при солености 13,4 ‰ было зарегистрировано существенное увеличение частоты встречаемости и уровня развития сцифоидных медуз. Однако при аналогичной солености моря в 70-х гг. XX века количественные показатели развития популяций медуз в море были намного выше, чем в 2018 г. Таким образом, сравнение данных по распределению, численности, биомассе и возрастной структуре популяций *Rhizostoma pulmo* и *Aurelia aurita* в прошлый и текущий периоды осолонения моря, а также анализ причин разной интенсивности развития медуз является весьма актуальной задачей.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом исследований служили пробы медуз, собранные в экспедициях, проведенных в Азовском море с целью учета запасов планктоноядных и донных рыб. В качестве орудия лова планктоноядных рыб использовали лампару с длиной по нижней подборе 142 м, по верхней — 172 м. Площадь облова лампарой водной толщи от дна до поверхности составляла 1500 м². Учет большинства донных морских рыб проводился донным тралом с раскрытием 18 м, скоростью и продолжительностью траления 1,5 м/с и 30 мин.

В 1970-е гг. лампарные экспедиции в июне и августе включали 252 станции, работы тралом осуществляли в июле на 150 станциях. В 2018 г. в лампарных съемках обследовали 75 станций, работы тралом включали 137 станций (рис. 1). Мониторинг проводился только в международных и территориальных водах РФ, без учета 5-километровой прибрежной зоны у побережья Украины.

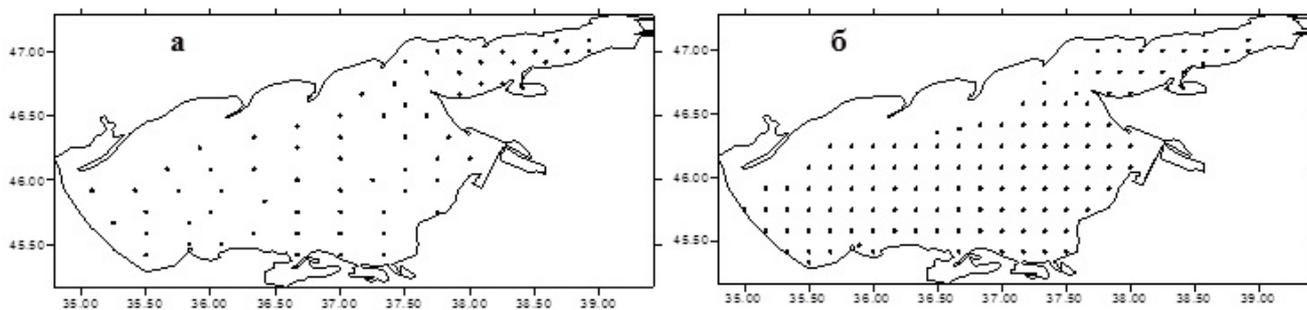


Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб сцифоидных медуз в Азовском море в 2018 г. (а — лампарная съемка в июне и августе; б — траловая съемка в июле и октябре)

Fig. 1. Location of the stations in the Azov Sea, where scyphozoan jellyfishes were sampled in 2018 (a — lampara survey in June and August; б — trawl survey in July and October)

Пробы обрабатывали сразу после поднятия орудий лова на борт судна. Медуз идентифицировали до вида, измеряли, взвешивали каждую особь и подсчитывали их количество в улове. Запас численности и биомассы рассчитывали исходя из данных по средней численности медуз в одном замете лампары или трала, площади, облавливаемой этими орудиями лова, и площади ареала медуз [5, 6].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В течение полевого сезона 2018 г. в Азовском море выявлены два вида сцифоидных медуз — *Rhizostoma pulmo* и *Aurelia aurita*.

В начале лета 2018 г. ареал *A. aurita* имел прерывистый характер и располагался в юго-западном, юго-восточном и восточном районах моря, численность составляла 1–2 экз./улов (рис. 2). Встречаемость в открытой части моря составляла 22 %.

В июле ареал *A. aurita* занимал лишь небольшую часть акватории южного и северо-восточного районов моря. Встречаемость вида снизилась до 16 %. Средняя длина и масса особей составляли 95 мм и 0,69 кг. В размерной структуре популяции преобладали особи длиной 100–200 мм. В августе эта медуза не встречалась. В октябре, при понижении температуры воды, *A. aurita* была зарегистрирована на двух станциях в центральной части моря с

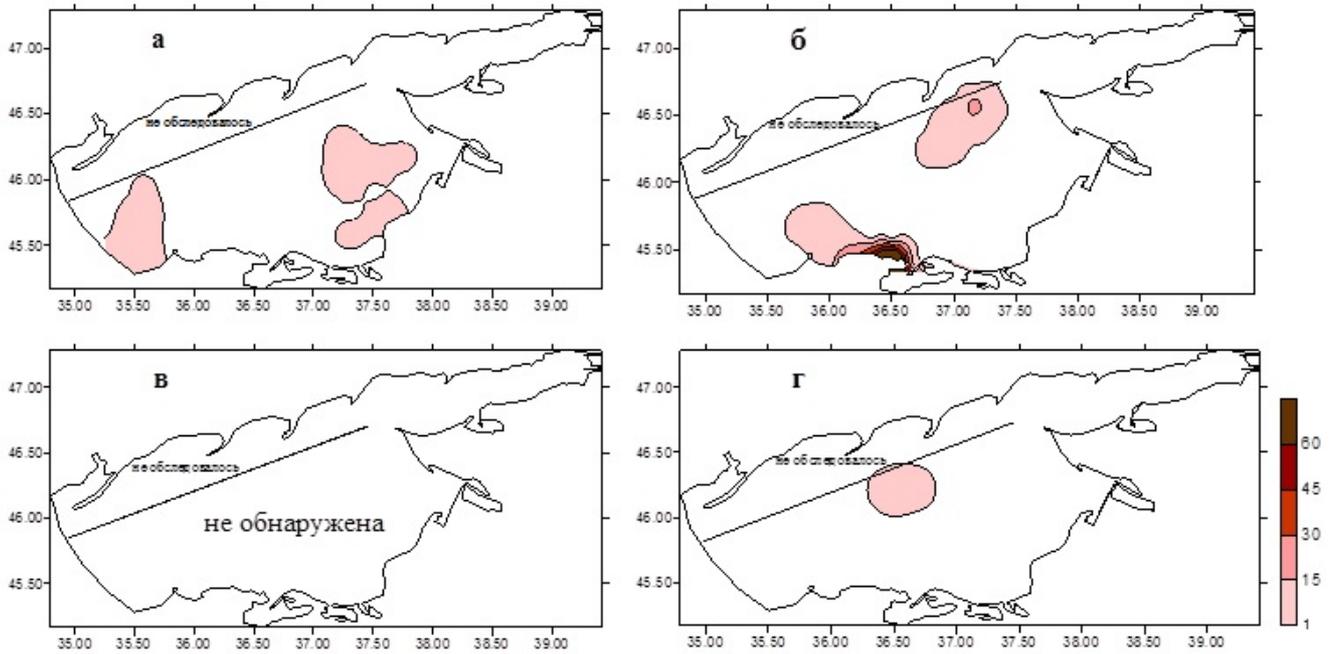


Рис. 2. Распределение медузы *Aurelia aurita* в 2018 г., экз./улов (а — июнь, б — июль, в — август, г — октябрь)

Fig. 2. Distribution of the jellyfish *Aurelia aurita* in 2018, ind./catch (a — June, б — July, в — August, г — October)

численностью 1–3 экз./улов. На одной из этих станций отмечалась только молодь длиной 80 мм, на другой — особи размером 130–190 мм и массой от 1,0 до 1,8 кг.

Медуза *R. pulmo* в Азовском море с достаточно высокой для последних лет плотностью была обнаружена в июле 2018 г. (рис. 3). Ареал занимал

западный и центральный районы моря, Керченское предпроливье и Кубанское побережье. Частота встречаемости вида в собственно море составляла 66 %, численность изменялась от 1 до 50 экз./улов, при среднем значении $3,7 \pm 1,16$ экз. Наиболее плотные скопления были зарегистрированы в Арабатском заливе при средней солености воды 14,5 ‰.

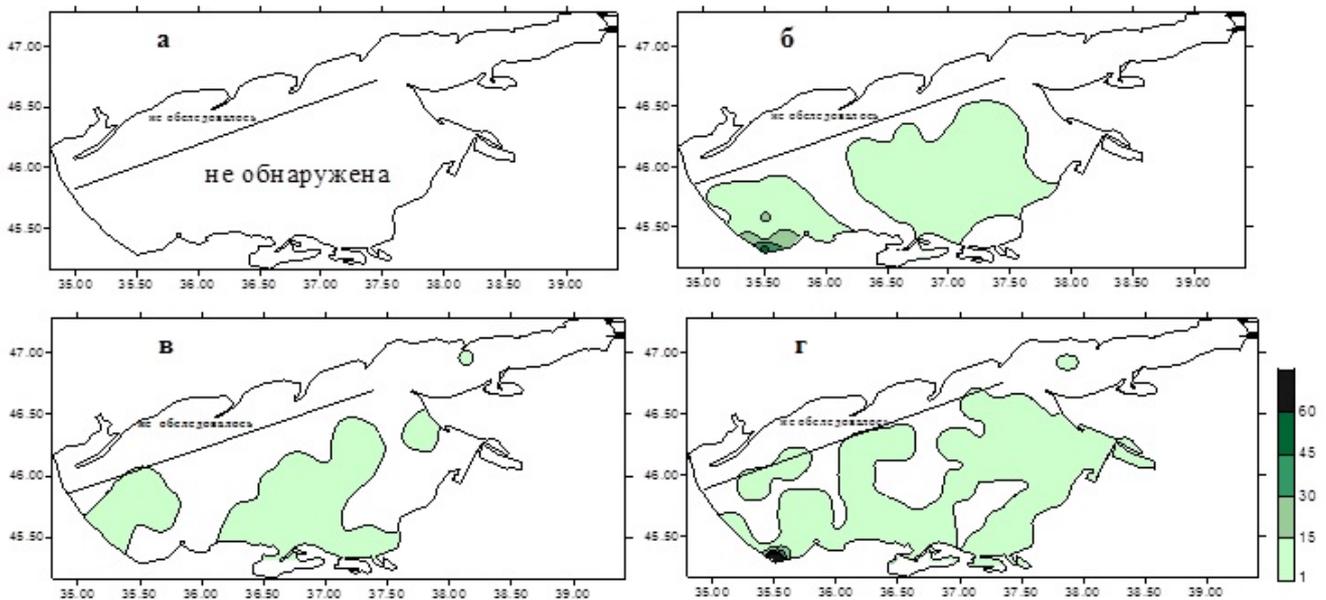


Рис. 3. Распределение медузы *Rhizostoma pulmo* в 2018 г., экз./улов (а — июнь, б — июль, в — август, г — октябрь)

Fig. 3. Distribution of the jellyfish *Rhizostoma pulmo* in 2018, ind./catch (a — June, б — July, в — August, г — October)

В августе ареал *R. pulmo* изменился: он сократился в восточном и западном районах моря и расширился в южном. Численность животных в уловах и частота встречаемости снизились. Изменяясь в пределах 1–3 экз./улов, среднее значение численности составляло $0,5 \pm 0,1$ экз. на улов, частота встречаемости находилась на уровне 16 %.

В октябре ареал этого вида и численность увеличились. Изменяясь от 1 до 154 экз./улов, среднее значение численности ризостомы состав-

ляло $4,7 \pm 2,7$ экз. Наибольшие скопления этих медуз были зарегистрированы в самой оконечности юго-западного района моря. Встречаемость возросла до 63 %.

В составе популяции *R. pulmo* как летом, так и осенью преобладали старшие возрастные группы. В августе доминировали животные размером 300–400 мм, в октябре — более 400 мм (табл. 1). Молодь медуз и особи средней длины составляли в популяции небольшую долю.

Таблица 1. Биологические показатели популяции медузы *Rhizostoma pulmo* в 2018 г.

Table 1. Biological parameters of the jellyfish *Rhizostoma pulmo* population in 2018

Месяц Month	Средняя масса особи, кг Average weight of an individual, kg	Средняя длина особи, мм Average length of an individual, mm	Размерная структура популяции, % Size composition of population, %				
			длина, мм / length, mm				
			до 100 up to 100	100–200	200–300	300–400	>400
Август August	$2,5 \pm 0,32$	$340,0 \pm 18,3$	4	4	13	50	29
Октябрь October	$3,9 \pm 0,14$	$470,0 \pm 16,0$	1	8	5	23	63

Систематические исследования численности, запаса медуз и некоторых сторон их биологии начались с 1974 г., когда оба вида в результате повышения солености появились в Азовском море и в условиях отсутствия здесь других пищевых конкурентов, кроме планктоноядных рыб, стали активно развиваться.

Как было установлено [5, 6], оба вида медуз в пелагиали моря появлялись в апреле–мае: сначала *A. aurita* размером 40–150 мм, а несколько позднее — *R. pulmo*, с диаметром купола 20–200 мм. В это время они концентрировались в наиболее соленых районах моря. Большая часть обеих популяций медуз состояла из молоди размером 40–80 мм. На основании этого был сделан вывод, что первый пик стробилизации (появление молодых медуз) приходился на раннюю весну (март–апрель) и именно он давал увеличение численности животных в начале лета. Второй, более мощный, пик стробилизации проходил в июне–июле и формировал самую высокую численность медуз в августе. В юго-восточном и северо-западном районах собственно моря в августе концентрация медуз достигала 1000–1500 экз./улов [7]. Ареал медуз численностью от 61 до 1000 экз./улов охватывал всю акваторию собственно моря и западную часть Таганрогского залива. Осенью численность медуз снижалась [5].

Проведенные исследования также показали, что среди множества факторов, определяющих характер развития сцифоидных медуз в Азовском море, основными являлись уровень его солености, температурный, гидрометеорологический режимы и наличие корма [5, 6]. В районах повышенной солености, формировавшихся, как правило, в южной части собственно моря, отмечались наиболее высокие концентрации медуз. В Таганрогском заливе такие плотности желетелых формировались только в западном районе. Температура воды, определяя интенсивность продуцирования медуз, оказывала влияние и на их видовую структуру. Холодолюбивая *A. aurita*, развивающаяся при температуре 12–15 °С, по мере прогревания водной толщи практически исчезала, и в последующие сезоны вклад этого вида в формирование общей численности и биомассы был незначительный. На месте аурелии появлялась теплолюбивая *R. pulmo*, предпочитающая температуру воды 20–25 °С. В августе на ее долю обычно приходилось 97–98 % общей численности и биомассы желетелого планктона [6].

Большую роль в пространственном распределении медуз в Азовском море играла ветровая активность — направление ветров и их длительность. Ветры северо-восточного и восточного направлений прижимали водные массы к западным берегам,

способствуя образованию мощных скоплений медуз в этом районе. Южные и юго-восточные ветры являлись предпосылкой формирования таких скоплений в северной и восточной части водоема. Влияние течений на перемещение медуз, как предполагали исследователи, не столь значительно, как ветровая деятельность. Неоднократно наблюдалось, как в гирле Таганрогского залива медузы двигались против течения [6].

Исследования питания медуз в Азовском море показали, что во все сезоны в составе пищи преобладали копеподы, иногда личинки усоногих раков и детритоподобная масса [5]. Спектр питания *A. aurita* значительно шире и разнообразнее, нежели *R. pulmo*. В пищевом комке первой встречались взрослые формы акарции, ветвистоусые ракообразные, личинки амфибалянусов, десятиногих и ракушковых раков. *R. pulmo* потребляла в основном мелкий зоопланктон (науплиальные и ювенильные стадии), некоторые виды фитопланктона. Состав корма, потребляемого обоими видами медуз, был идентичен спектру питания азовских планктофагов — тюльки, хамсы, сельди, что указывает на возможность возникновения пищевой конкуренции между этими видами рыб и желетелыми вселенцами в отдельные годы. Наши расчеты показали, что при средней биомассе 2,8 млн т медузы потребляли 42 % летней продукции зоопланктона, а при запасе 0,2 млн т — всего 7 %. Наиболее высокий уровень использования зоопланктона этими вселенцами отмечался в 1976–1978 гг., когда их биомасса достигала 6,0–13,5 млн т. Рацион популяции в эти годы на четверть превышал летнюю продукцию зоопланктона. Наблюдалась серьезная пищевая конкуренция, которая повлияла на нагул и формирование запасов хамсы и тюльки. По данным Г.И. Луца, биомасса этих видов рыб по сравнению с периодом до зарегулированного стока снизилась на 24 % [8].

Оценивая состояние кормовой базы медуз, следует сказать, что на протяжении всего периода осолонения моря в 1970-е гг. она была более чем достаточной для интенсивного развития этих желетелых вселенцев. Общая биомасса зоопланктона в летний период изменялась в пределах 214–372 мг/м³, причем 48–78 % составляли копеподы.

Первые небольшие скопления сцифоидных медуз в Азовском море были обнаружены в 1970 г., а с 1974 г., при солености немногим более 13,0 ‰, эти желетелые организмы стали постоянными компонентами планктонной фауны. Самый высокий

запас их численности (7,0 млрд шт.) был зарегистрирован в августе 1978 г., а максимальный запас биомассы (13,5 млн т) отмечался в 1976 г. (табл. 2, рис. 4).

Таблица 2. Многолетняя динамика биомассы сцифоидных медуз в Азовском море

Table 2. Long-term dynamics of scyphozoan jellyfish biomass in the Azov Sea

Годы Years	Соленость, ‰ Salinity, ‰	Биомасса, млн т сырой массы Biomass, mn t of wet weight
1974	13,13	1,98
1975	13,37	3,60
1976	14,04	13,50
1977	13,75	7,30
1978	13,17	7,00
1979	12,46	5,89
1980	12,34	3,90
1981–1987	12,38–11,25	0,01–0,37
2018	14,25	0,014

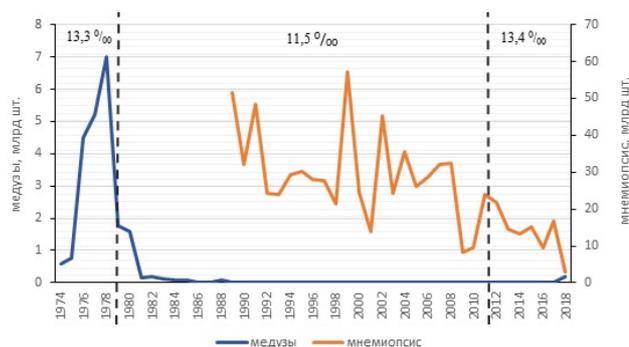


Рис. 4. Многолетняя динамика численности желетелого макропланктона в Азовском море

Fig. 4. Long-term dynamics of jellyfish macroplankton abundance in the Azov Sea

В конце 1970-х и в 1980-е гг. в результате естественного многоводья и снижения солености до 11,9 ‰ интенсивное развитие медуз в Азовском море прекратилось. При достаточной трофической обеспеченности (концентрация кормового зоопланктона в летний период находилась на уровне 216,0–455,0 мг/м³) численность медуз составляла всего 0,02–0,18 млрд шт., биомасса изменялась в пределах 0,014–0,37 млн т. Ареал медуз был менее обширным: сначала они перестали развиваться в западной части собственно моря, затем в центральном и на отдельных участках северного района. Численность животных в уловах в большинстве

случаев составляла 1–5 шт. Исключением были южная и юго-восточная части моря, где их плотность иногда достигала 14–60 экз./улов. В Таганрогский залив медузы в эти годы не заходили.

В 2018 г. интенсивность развития сцифоидных медуз в Азовском море, несмотря на высокую соленость, была значительно слабее, чем в 70-х гг.

XX века. Численность находилась на уровне 0,01 млрд шт., биомасса составляла 0,014 млн т (табл. 2, рис. 5).

Такое различие в интенсивности их развития при осолонении моря в 1970-е гг. и в настоящее время, вероятно, было связано с низкой трофической обеспеченностью медуз. Биомасса кормового зооплан-

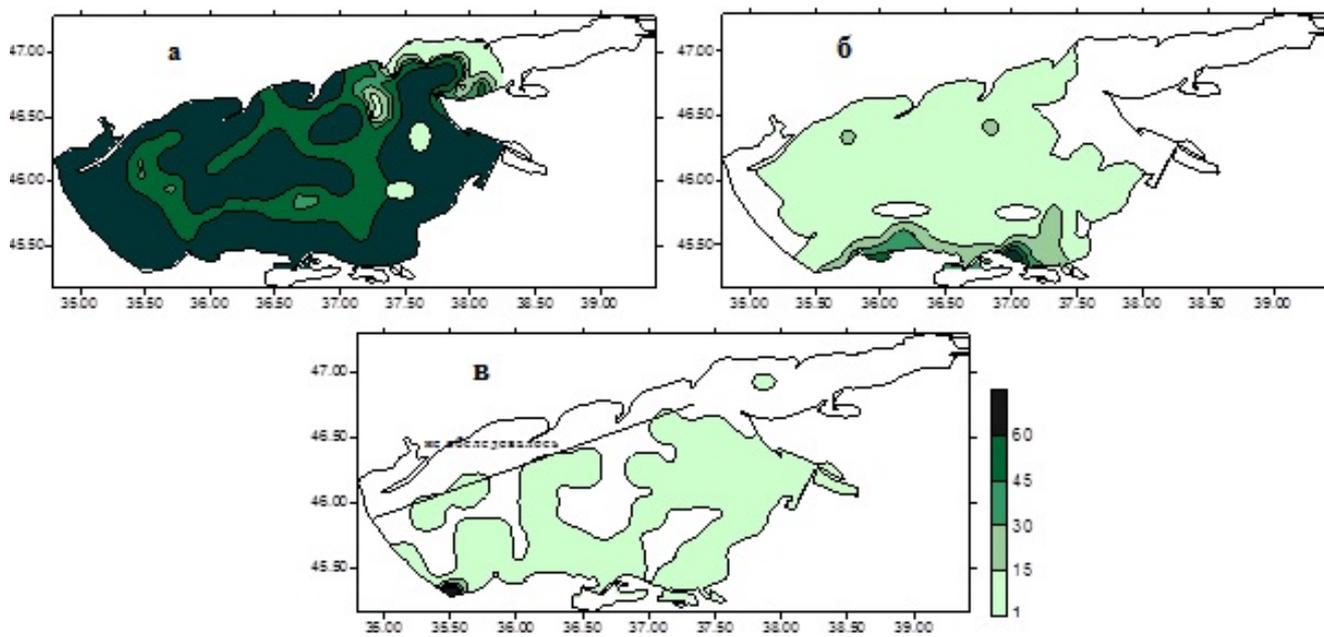


Рис. 5. Распределение медузы *Rhizostoma pulmo* при разной солености, экз./улов (а — 1976 г., 14,04 ‰; б — 1983 г., 11,53 ‰; в — 2018 г., 14,25 ‰)

Fig. 5. Distribution of *Rhizostoma pulmo* jellyfish at different salinity values, ind./catch (а — 1976, 14,04 ‰; б — 1983, 11,53 ‰; в — 2018, 14,25 ‰)

ктона в летний период 2018 г. была на порядок ниже, чем в годы предыдущего осолонения моря, и составляла всего 9–44 мг/м³. Снижение уровня развития зоопланктона произошло в результате вселения гребневика *Mnemiopsis leidyi*, являющегося весьма эффективным хищником-зоопланктофагом. С появлением мнемииопсиса в Азовском море медузы почти исчезли из планктонного сообщества и, несмотря на повышение солености в последние годы, встречались здесь единично.

Для гребневиков и сцифоидных медуз характерны антагонистические взаимоотношения и жесткая пищевая конкуренция [9, 10], которые, вероятно, не способствуют более успешному развитию популяции какого-либо одного из этих двух видов. В 2018 г., первые за многие годы, биомасса мнемииопсиса в Азовском море не превышала 2,0 млн т, что почти на порядок ниже среднееголетних значений, а в развитии сцифоидных медуз не отмечались

вспышки их численности и биомассы, которые наблюдались в середине 70-х гг. XX века при такой же высокой солености моря и достаточной кормовой базе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Летом 2018 г., впервые за несколько десятков лет, в Азовском море наблюдалось интенсивное развитие сцифоидных медуз *Aurelia aurita* и *Rhizostoma pulmo*. Их численность и биомасса составляли 0,01 млрд шт. и 0,014 млн т, что значительно меньше, чем в период осолонения 70-х гг. XX века.

Из анализа собственных данных и результатов исследований, проведенных в 70–80-х гг. XX века, можно заключить, что *A. aurita* и *R. pulmo* массово развиваются в Азовском море только при сочетании нескольких условий: высокой солености воды, повышенной температуры, слабой межвидовой пищевой конкуренции и достаточной кормовой базы. При

осолонении моря 1970-х гг. эти сцифоидные медузы были единственными массовыми представителями желетелого планктона, которые в условиях достаточной кормовой базы и слабой пищевой конкуренции со стороны других потребителей зоопланктона (тогда — планктоноядных рыб) в массовых количествах осваивали практически всю акваторию водоема.

При современном осолонении Азовского моря относительно активное развитие сцифоидных медуз, зарегистрированное в 2018 г., проходило в условиях жесткой пищевой конкуренции со стороны гребневика *Mnemiopsis leidyi*. При благоприятной солености и температурном режиме медузы *A. aurita* и *R. pulmo* оказались в условиях очень низкой трофической обеспеченности, результатом чего стало менее интенсивное, чем в период предыдущего осолонения моря, развитие этих видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность м. н. с. отдела гидробиологических исследований Е.А. Ковалеву за помощь в сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Воловик С.П., Студеникина Е.И., Мирзоян З.А., Луц Г.И. Гребневик *Mnemiopsis leidyi* в Азовском море // Океанология. 1991. Т. 31, вып. 6. С. 981–985.
2. Воловик С.П., Мирзоян З.А., Луц Г.И., Студеникина Е.И. Оценка последствий вселения *Mnemiopsis leidyi* в Азовском море // Рыбное хозяйство. 1996. № 1. С. 48–51.
3. Мирзоян З.А. Изменение структуры и продуктивности сообщества зоопланктона при вселении гребневика // Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (А. Agassiz) в Азовском и Черном морях: биология и последствия вселения / Под ред. С.П. Воловика. Ростов-н/Д.: Изд-во БКИ, 2000. С. 189–207.
4. Мирзоян З.А., Воловик С.П., Корниенко Г.Г., Дудкин С.И., Ложичевская Т.В. Биология гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Азовском море // Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (А. Agassiz) в Азовском и Черном морях: биология и последствия вселения / Под ред. С.П. Воловика. Ростов-н/Д.: Изд-во БКИ, 2000. С. 101–144.
5. 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. Ростов-н/Д.: Изд-во АЗНИИРХ, 1981. 18 с.
6. Изучить состояние запасов медуз в Азовском море (по периодам до 2000 года) в условиях планируемой

хозяйственной деятельности. Определить запасы медуз в Азовском море, составить карты пространственно-временного распределения и обосновать объемы вылова : отчет о НИР. Ростов-н/Д.: Изд-во АЗНИИРХ, 1983. 36 с.

7. Изучить состояние запасов медуз в Азовском море (по периодам до 2000 года) в условиях планируемой хозяйственной деятельности. Состояние запасов медузы в условиях планируемой хозяйственной деятельности (по периодам до 2000 г.) и предложения по их рациональному использованию : отчет о НИР. Ростов-н/Д.: Изд-во АЗНИИРХ, 1985. 39 с.
8. Луц Г.И. Условия существования, особенности формирования запасов и промысел азовской тюльки. Ростов-н/Д.: Изд-во АЗНИИРХ, 2009. 118 с.
9. Шушкина Э.А., Виноградов М.Е. Изменение планктонного сообщества открытых районов Черного моря и воздействие на него гребневика мнемипсиса (1978–1989 гг.) // Изменчивость экосистемы Черного моря (естественные и антропогенные факторы) / Под ред. М.Е. Виноградова. М.: Наука, 1991. С. 248–262.
10. Kideys A.E., Romanova Z.A. Distribution of gelatinous macrozooplankton in the southern Black Sea during 1996–1999 // Marine Biology. 2001. Vol. 139. Pp. 535–547.

REFERENCES

1. Volovik S.P., Studenikina E.I., Mirzoyan Z.A., Luts G.I. Grebnevik *Mnemiopsis leidyi* v Azovskom more [The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Sea of Azov]. *Okeanologiya* [Oceanology], 1991, vol. 31, issue 6, pp. 981–985. (In Russian).
2. Volovik S.P., Mirzoyan Z.A., Luts G.I., Studenikina E.I. Otsenka posledstviy vseleniya *Mnemiopsis leidyi* v Azovskom more [Assessment of the consequences of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* introduction in the Azov Sea]. *Rybnoe khozyaystvo* [Fisheries], 1996, no. 1, pp. 48–51. (In Russian).
3. Mirzoyan Z.A. Izmenenie struktury i produktivnosti soobshchestva zooplanktona pri vselenii grebnevika [Changes in the composition and productivity of the zooplankton community following the introduction of the ctenophore]. In: *Grebnevik Mnemiopsis leidyi (A. Agassiz) v Azovskom i Chernom moryakh: biologiya i posledstviya vseleniya* [Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) in the Azov and Black Seas: biology and consequences of introduction]. S.P. Volovik. (Ed.). Rostov-on-Don: BKI Publ., 2000, pp. 189–207. (In Russian).
4. Mirzoyan Z.A., Volovik S.P., Kornienko G.G., Dudkin S.I., Lozhichevskaya T.V. Biologiya grebnevika *Mnemiopsis leidyi* v Azovskom more [Biology of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Sea of Azov]. In: *Grebnevik Mnemiopsis leidyi (A. Agassiz) v Azovskom i Chernom moryakh: biologiya i posledstviya vseleniya*

- [*Ctenophore Mnemiopsis leidyi (A. Agassiz) in the Azov and Black Seas: biology and consequences of introduction*]. Volovik S.P. (Ed.). Rostov-on-Don: BKI Publ., 2000, pp. 101–144. (In Russian).
5. Sostoyanie zapasov meduz v Chernom i Azovskom moryakh (po periodam do 2000 goda) v usloviyakh khozyaystvennoy deyatel'nosti na akvatorii regiona i prilegayushchikh territoriyakh. Otsenka zapasov meduzu, karta raspredeleniya i prognoz vylova : otchet o NIR [The state of jellyfish stocks in the Black and Azov Seas (up to 2000, by time ranges) in the context of economic activity in the waters of the region and adjacent territories. Jellyfish stock assessment, distribution map and catch forecast: a research report]. Rostov-on-Don: AzNIIRKH Publ., 1981, 18 p. (In Russian).
 6. Izuchit' sostoyanie zapasov meduz v Azovskom more (po periodam do 2000 goda) v usloviyakh planiruemykh khozyaystvennoy deyatel'nosti. Opredelit' zapasy meduz v Azovskom more, sostavit' karty prostranstvenno-vremennogo raspredeleniya i obosnovat' ob"emy vylova : otchet o NIR [To study the state of jellyfish stocks in the Sea of Azov (up to 2000, by time ranges) in the context of planned economic activity. To assess the stocks of jellyfish in the Sea of Azov, to map its spatial and temporal distribution and to provide a rationale for the catch limits: a research report]. Rostov-on-Don: AzNIIRKH Publ., 1983, 36 p. (In Russian).
 7. Izuchit' sostoyanie zapasov meduz v Azovskom more (po periodam do 2000 goda) v usloviyakh planiruemykh khozyaystvennoy deyatel'nosti. Sostoyanie zapasov meduzu v usloviyakh planiruemykh khozyaystvennoy deyatel'nosti (po periodam do 2000 g.) i predlozheniya po ikh ratsional'nomu ispol'zovaniyu : otchet o NIR [To study the state of jellyfish stocks in the Sea of Azov (up to 2000, by time ranges) in the context of planned economic activity. Status of jellyfish stocks in the context of planned economic activity (up to 2000, by time ranges) and proposals for their rational use: a research report]. Rostov-on-Don: AzNIIRKH Publ., 1985, 39 p. (In Russian).
 8. Lutz G.I. Usloviya sushchestvovaniya, osobennosti formirovaniya i promysel azovskoy tyulki [Habitat conditions, specificities of stock formation and fishery of the Azov kilda]. Rostov-on-Don: AzNIIRKH Publ., 2009, 118 pp. (In Russian).
 9. Shushkina E.A., Vinogradov M.E. Izmenenie planktonnogo soobshchestva otkrytykh rayonov Chernogo morya i vozdeystvie na nego grebnevnika mnemiopsisa (1978–1989 gg.) [Changes in the plankton community of the open areas of the Black Sea and the impact on it of the ctenophore *Mnemiopsis* (1978–1989)]. In: *Izmenchivost' ekosistemy Chernogo morya (estestvennye i antropogennye faktory)* [Variability of the Black Sea ecosystem (natural and anthropogenic factors)]. M.E. Vinogradova. (Ed.). Moscow: Nauka [Science], 1991, pp. 248–262. (In Russian).
 10. Kideys A.E., Romanova Z.A. Distribution of gelatinous macrozooplankton in the southern Black Sea during 1996–1999. *Marine Biology*, 2001, vol. 139, pp. 535–547.

Поступила 27.03.2019

Принята к печати 25.04.2019