

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ

РЫБ И БЕСПОЗВОНОЧНЫХ
КАСПИЙСКОГО МОРЯ

ТОМ 1

РЫБЫ И МОЛЛЮСКИ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК РАН
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РАН

ПРОГРАММА ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ
ОТДЕЛЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК РАН
«ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ ОСНОВЫ УПРАВЛЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИМИ РЕСУРСАМИ»

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ РЫБ И БЕСПОЗВОНОЧНЫХ КАСПИЙСКОГО МОРЯ

Том 1. Рыбы и моллюски

Товарищество научных изданий КМК
Санкт-Петербург – Москва ❖ 2013

УДК [597.2/.5.+594.1](262.81)
ББК 28.691(961)+28.693.32(961)
О62

- О62 **Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря.** Т. 1. Рыбы и моллюски / Богуцкая Н.Г., Кияшко П.В., Насека А.М., Орлова М.И. — СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. — 543 с., ил., 56 цв. вкл.

Том открывает серию публикаций под общим названием «Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря». В данном томе приведены подробно иллюстрированные определительные таблицы всех родов и видов рыб и морских двустворчатых моллюсков Каспийского моря. Они сопровождаются необходимой информацией по таксономии, морфологии и распространению семейств, родов и видов, а также обзором их промыслового или ресурсного значения и роли в экосистемах. Для понимания специфики каспийской фауны рыб и моллюсков книгу открывают физико-географический обзор Каспийского моря, прежде всего в связи с понижением и повышением уровня, и очерк его геологической истории. Специальное внимание уделено выявлению исторических путей и основных периодов формирования фауны, в том числе, современного периода, во время которого произошло обогащение фауны моря инвазионными видами разных таксономических групп. Приведён словарь терминов, необходимых для понимания терминов из области морфологии, общей зоологии, таксономии и изучения инвазий.

Для зоологов, ихтиологов, малакологов, специалистов в области изучения и сохранения биологического разнообразия, студентов и преподавателей биологических специальностей высших учебных заведений, а также всех, интересующихся биоразнообразием Каспийского моря.

Библиогр. 1235 назв., 223 ил.

Авторы:

Н.Г. Богуцкая, П.В. Кияшко, А.М. Насека, М.И. Орлова

Редактор серии:

Н.В. Аладин

Рецензенты:

В.Н. Беляева (президент научно-образовательного фонда
«Каспийский плавучий университет», г. Астрахань),

О.А. Дирипаско (зав. отделом водных биоресурсов и экологии
Научно-исследовательского института Азовского моря, г. Бердянск, Украина),

М.В. Набоженко (старший научный сотрудник, Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону)

Работа выполнена и опубликована при поддержке программы Отделения биологических наук РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» и Министерства образования и науки РФ

© Н.Г. Богуцкая, П.В. Кияшко, А.М. Насека,
М.И. Орлова, 2013

© Зоологический институт РАН, 2013

© Т-во научных изданий КМК, издание, 2013

ISBN 978-5-87317-932-9

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
DEPARTMENT OF BIOLOGICAL SCIENCES
ZOOLOGICAL INSTITUTE

BASIC RESEARCH PROGRAMME
OF THE DEPARTMENT OF BIOLOGICAL SCIENCES, RAS
«FUNDAMENTALS OF BIOLOGICAL RESOURCES MANAGEMENT»

IDENTIFICATION KEYS FOR FISH AND INVERTEBRATES

Volume 1. Fish and Molluscs

KMK Scientific Press Ltd.
St. Petersburg – Moscow ♦ 2013

UDC [597.2/.5.+594.1](262.81)
BBC 28.691(961)+28.693.32(961)

Identification keys for fish and invertebrates. Volume 1. Fish and molluscs / Bogutskaya N.G., Kijashko P.V., Naseka A.M., Orlova M.I. — SPb.; M.: KMK Scientific Press Ltd., 2013. — 543 p., il., 56 color plates.

The volume opens up a series of publications under the common title «Keys to fish and invertebrates of the Caspian Sea». It contains identification keys, illustrated in detail, for all genera and species of fish and bivalve molluscs of the Caspian Sea. They are accompanied by the necessary information on the taxonomy, morphology and distribution of families, genera and species, as well as an overview of their fishing or resource significance and role in the ecosystem. In order to understand the specifics of the Caspian fauna of fish and molluscs, the book is open by a physical and geographical survey of the Caspian Sea with an emphasis to fluctuations of its level, and a sketch on the sea geological history. Special attention is paid to identifying the historical paths and the main periods of formation of the fauna, including the modern period, during which there was enrichment of the fauna of the sea by invasive species of different taxonomic groups. The book includes a glossary of terms needed to understand the terminology associated with morphology, general zoology, taxonomy and the study of invasions.

For biologists, ichthyologists, malacologists, researchers and conservationists, students and teachers of biological disciplines of higher educational institutions, as well as for all those interested in the biodiversity of the Caspian Sea.

Bibl. 1235, pls. 223.

Authors:

N.G. Bogutskaya, P.V. Kijashko, A.M. Naseka, M.I. Orlova

Series editor:

N.V. Aladin

Reviewers:

V.N. Belyaeva (President of Research and Education Foundation «Caspian Floating University», Astrakhan, Russia),

O.A. Diripasko (Head of the Department of Water Resources and Ecology, Research Institute of the Sea of Azov, Berdyansk, Ukraine),

M.V. Nabozhenko (senior researcher, Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, Rostov-na-Donu, Russia)

The work was completed and published with the support of the programme of the Department of Biological Sciences of the Russian Academy of Sciences «Fundamentals of Biological Resources Management» and the Ministry of Education and Science of the Russian Federation

© N.G. Bogutskaya, P.V. Kiyashko, A.M. Naseka, M.I. Orlova, 2013

© Zoological Institute RAS, 2013

© KMK Scientific Press Ltd., publishing, 2013

ISBN 978-5-87317-932-9

...Моллюски и рыбы заключают в себе немного родов,
характерных для Понто-Каспийского-Аральского бассейна,
но и эти немногие роды... не только богаты видами,
но и отличаются также роскошным развитием
индивидуальной жизни...

В.К. Совинский, 1904

ПРЕДИСЛОВИЕ

Том открывает серию публикаций под общим названием «Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря».

Каспийское море — высокопродуктивный водоём, сочетающий в себе черты континентального и морского, имеющий богатую геологическую историю. Он имеет первоочередное значение в формировании инфраструктуры прибрежных районов пяти прикаспийских государств.

Из всего многообразия видов животных, населяющих Каспийское море, в данном определителе будут описаны в первую очередь те виды, которые могут рассматриваться как часть биологических ресурсов (или *ресурсные виды*). Под термином «биологические ресурсы» обычно подразумевают совокупность организмов, которые могут быть использованы человеком прямо или косвенно для потребления, т.е. вовлечены в хозяйственную деятельность и представляют важную часть сырьевого потенциала страны (продукты питания, лекарственные препараты, сырьё для промышленности и т.п.). Многие другие виды, не являясь в прямом смысле ресурсными, также подлежат рациональному использованию и охране. Эти виды могут быть связаны с ресурсными видами через трофические и топические межвидовые взаимоотношения. Они формируют качество среды обитания или влияют на биосферный баланс в целом, обеспечивая стабильное существование экосистем, например, через биологические механизмы самоочищения природных вод, формирование почвенного плодородия, поддержание газового состава атмосферы и т.д. Обе категории видов представлены в донных и пелагических сообществах Каспийского моря и вовлечены в хозяйственную деятельность человека. Есть ещё одна категория каспийских видов — виды, имеющие эстетическое, культурное или научно-практическое значение. Они не являются в прямом смысле слова ресурсными, однако также непосредственно вовлечены в жизнедеятельность человека. Одни из них составляют основу живых сообществ рекреационно-оздоровительных и охраняемых территорий и акваторий, опреде-

ляют своеобразие памятников природы. Другие представляют научный интерес, принадлежат к редким и вымирающим группам, которые являются предметом охраны, или играют роль индикаторов для оценки антропогенной нагрузки на экосистемы Каспийского моря.

Никакая фауна, никакой комплекс видов, важных в ресурсном отношении, не могут быть предметом эксплуатации без знания их таксономической структуры и состава. В последние годы в зоологии обозначился очевидный подъём интереса к таксономическим и зоогеографическим проблемам, что, несомненно, отражает как общую тенденцию развития изучения биологического разнообразия, так и необходимость формализации сведений в целях применения различных компьютерных технологий — от создания баз данных коллекций академических институтов до моделирования распространения инвазионных видов. Накопление первичных данных о биологическом разнообразии требует постоянного обновления таксономического знания, в том числе, опубликования таксономических списков, отражающих наиболее современные и обоснованные взгляды на филогению и классификации рассматриваемых групп, и определительных ключей.

За предлагаемым читателю первым томом «Определителя» будут изданы следующие тома по отдельным группам членистоногих и других беспозвоночных животных (Cnidaria, Ctenophora, Mysida, Polychaeta, Copepoda и др.). Идея издания этой серии родилась несколько лет назад в рамках проекта по программе Отделения биологических наук РАН, направленной на изучение биологических ресурсов России. Первоначальным руководителем проекта был академик Александр Фёдорович Алимов, в то время директор Зоологического института РАН (ЗИН РАН), который инициировал подготовку «Определителя». Без продолжающейся поддержки Программы ОБН РАН издание данного тома и подготовка следующих были бы невозможны. Кроме того, мы признательны за помощь со стороны Министерства образования и науки Российской Федерации, направленной на поддержку уникальной фондовой коллекции ЗИН РАН — основы всех зоологических исследований как сотрудников Института, так и специалистов других научных организаций.

Зав. лабораторией солоноватоводной гидробиологии,
дбн, проф. *Н.В. Аладин*

Введение к 1-му тому Определителя

В географическом отношении, к Каспийскому морю мы относим собственно море, а также дельты рек и прибрежные водоёмы типа лагун, даже если они и не имеют в настоящее время связи с морем — но имели таковую в периоды высокого стояния моря. Краткий физико-географический очерк подчинён задаче подчеркнуть уникальную специфику Каспийского моря — изменчивый уровень, сложные, динамически изменяющиеся дельты впадающих в него рек и меняющуюся береговую линию. В книгу включён также краткий экскурс в геологическую историю Каспийского и Чёрного морей. Знание палеоистории этих гигантских внутренних бесприливных водоёмов позволяет понять условия и пути формирования уникальной каспийской фауны.

Большинство современных фаунистических работ опираются на списки видов, установленных с использованием ближайших по времени издания таксономических ревизий групп, представители которых составляют изучаемую фауну. Такой подход вполне оправдан при изучении небогатых по составу фаун, а также фаун небольших по площади, однородных территорий, или фаун, включающих таксоны, систематика которых детально разработана и подкреплена исчерпывающими ревизиями. К сожалению, не все, обитающие в Каспийском море таксоны животных, ревизованы в достаточной степени. Исторический обзор изучения каспийских рыб и моллюсков, составляющий отдельную главу, показывает сложное переплетение менявшихся во времени взглядов учёных относительно объёма и наименования описываемых таксонов. Поэтому для получения адекватных представлений о составе фауны каспийских рыб и моллюсков, в частности, сведений о синонимии, мы проанализировали в сравнительном плане разные — в том числе давнишние — работы, содержащие данные о таксономии и морфологических особенностях каспийских видов. Для облегчения этой задачи, в рамках определителя в историческом обзоре наряду с названиями, фигурирующими в работах XVIII — начала XX века, приведены соответствующие им таксономические названия согласно современной классификации.

Некоторые виды, зарегистрированные в море, не вошли в список, но регистрация редких находок не входила в нашу задачу. Основная цель «Определителя» — представить современный взгляд на таксономию и систематику таксонов, которые представляют интерес для промысла, а также важны для понимания функционирования экосистемы моря в целом. Рыбы, как сравнительно небольшая группа, даны без исключений. Основная часть тома даёт представление о таксономической структуре, составе и морфологических особенностях (прежде

всего, диагностических) рассматриваемых таксонов. Для каждого рода и вида приведено соответствующее валидное научное название, старший синоним (на основании которого образовано валидное научное название) со ссылкой на первоначальную публикацию. Для названий родовой группы указан грамматический род и типовой вид. Для каждого названия видовой группы приведена ссылка на первоначальную публикацию, местонахождение или распространение таксона, в ней указанное, и, если известно, типовое местонахождение согласно данным по типовым экземплярам, а также данные о номенклатурных типах (для рыб). Сокращения названий коллекций следуют Фрике и Эшмайру (Fricke, Eschmeyer, 2013). Там, где необходимо, приведены номенклатурные комментарии к валидным таксонам. Приведены ссылки на статьи Международного кодекса зоологической номенклатуры (The International Commission on Zoological Nomenclature, 1999) (МКЗН). Основной таксономической задачей было представить критический обзор мнений и высказать суждение, основанное на анализе широкого круга литературы, с особым вниманием к публикациям, которые являются хорошо обоснованными таксономическими ревизиями. Кроме того, везде, где это было возможно, мы основывали свои таксономические суждения на собственных данных, полученных при изучении новых и коллекционных материалов, в том числе, из коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН).

Определительные ключи позволяют определить объект до вида или подвида, обитающего в Каспийском море. Иллюстрации отражают основные диагностические признаки и помогают использовать ключи. Рисунки и фотографии выполнены А.М. Насекой (рыбы) и П.В. Кияшко (моллюски), за исключением немногих иллюстраций, для которых указан источник заимствования. Основные морфологические термины и понятия приведены в прикнижном словаре, а некоторые необходимые комментарии по морфологическим структурам — при описании соответствующих групп, где особенности этих структур использованы в диагнозах и определительных таблицах.

Том завершается небольшим разделом, посвящённым таксономически и зоогеографически разнородной группе инвазионных видов, или видов-вселенцев, число которых возрастает, начиная с 1920-х гг., благодаря *биологическим инвазиям* — процессам, имеющим своей причиной деятельность человека. Раздел, посвящённый инвазиям, содержит описание особенностей протекания и основных результатов этого процесса и аннотированный список массовых видов-вселенцев.

Подготовка этой книги происходила в течение многих лет на базе коллекции ЗИН РАН — преемника Зоологического музея Императорской академии наук. В главе, посвящённой истории таксономических и зоологических исследований Каспийского моря, мы постарались отразить вклад в познание фауны этого бассейна многих авторов — от Гмелина и Палласа до Ильина и Световидова, которые коллекционировали на Каспии и сборы которых до сих пор хранятся в ЗИН РАН. Обширные коллекции рыб и моллюсков позволили не только изучить исто-

рические — в том числе, типовые — экземпляры, но и уточнить области распространения многих видов.

Решение многих таксономических вопросов и оценка современного состояния ареалов видов требовало проведения полевых работ. В 2004, 2006 и 2007 г. были проведены ихтиологические экспедиции в Дагестане и Азербайджане. За помощь в организации полевых работ и сбор материала мы благодарны Гаджибеку Джамирзоеву, Шаигу Ибрагимову, Намигу Мустафаеву, Василию Сергеевичу Болдыреву, Сергеем Федоровичу Титову, Павлу Ивановичу Герасеву. Новые важные находки ряда видов, прежде всего бычковых, основаны на сборах Наталии Владимировны Черновой, поступивших в последние годы в коллекцию ЗИН РАН. Большую помощь для анализа распространения рыб оказал и созданный в лаборатории ихтиологии электронный каталог рыб пресных и солоноватых вод на базе программного продукта Artdian. Большое значение для проведения ревизии бычковых рыб имело изучение коллекции этих рыб в Институте зоологии Национальной академии наук Азербайджана, за что мы искренне благодарны Шаигу Ибрагимову и покойному Дадашу Рагимову. Типовые экземпляры ряда видов, а также сборы Виктора Пичмана (Viktor Pietschmann) из Каспийского моря, изучены в Венском музее естественной истории (Naturhistorisches Museum Wien); за поддержку этой работы мы признательны куратору коллекции рыб, директору отдела позвоночных Эрнсту Микши (Ernst Mikschi). Бесценную помощь в изучении рыб из иранской части каспийского бассейна оказал Брайан Коуд (Brian Coad; Canadian Museum of Nature, Ottawa).

Искренняя признательность всем сотрудникам библиотеки ЗИН РАН, а также Татьяне Ивановне Игошиной и Виктории Викторовне Сподаревой за помощь в работе с публикациями, в создании библиотеки первоначальных описаний и библиографии по рыбам и моллюскам. Мы высоко ценим общение с коллегами-зоологами, чьи советы и участие помогли нам в подготовке рукописи. Мы благодарны Валентине Григорьевне Сиделёвой, Леониду Александровичу Кудерскому и рецензентам за советы и рекомендации, которые были в полной мере учтены.

В течение шести лет работа была поддержана в рамках проекта Программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами».

Все авторы тома — Н.Г. Богуцкая (ЗИН РАН и Венский естественнонаучный музей), П.В. Кияшко (ЗИН РАН), А.М. Насека (ЗИН РАН и Санкт-Петербургский государственный университет) и М.И. Орлова (ЗИН РАН) — участвовали в выработке концепции и схемы изложения материала всей книги, за исключением Приложения 2. Отдельные главы подготовлены следующими авторами:

Глава 1. Физико-географический очерк (Н.Г. Богуцкая)

Глава 2. Введение в геологическую историю Каспийского моря (М.И. Орлова, Н.Г. Богуцкая)

Глава 3. История зоологических и промысловых исследований (Н.Г. Богуцкая, П.В. Кияшко, А.М. Насека)

Глава 4. Рыбы (Н.Г. Богуцкая, А.М. Насека)

Глава 5. Моллюски (П.В. Кияшко)

Глава 6. Биологические инвазии, определяющие состояние природных ресурсов Каспийского моря (М.И. Орлова)

Приложение 1. Прикнижный толковый словарь (Н.Г. Богуцкая, А.М. Насека, П.В. Кияшко, М.И. Орлова)

Приложение 2 включает список видов рыб Астраханского государственного биосферного заповедника, который составляет отдельную оригинальную часть данного Определителя. Её авторами являются сотрудники заповедника К.В. Литвинов и С.А. Подоляко, что следует учитывать при цитировании.

Н.Г. Богуцкая осуществила компоновку глав и первичное редактирование всего текста.

Глава 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

Каспийское море в настоящее время не имеет естественной связи с Мировым океаном и, по географическому определению, является самым крупным озером Земного шара (Зонн, 1999). Однако по своему размеру, характеру фауны и гидрометеорологическому режиму оно в значительной степени напоминает настоящий морской водоём, занимая глубокую депрессию земной коры.

Северная часть моря расположена в пределах обширной Прикаспийской низменности, являвшейся в период хвалынских и новокаспийских трансгрессий дном моря; западное побережье примыкает к горам Кавказа, а восточный берег — к пустынным областям Средней Азии. На юге вблизи берега проходят горные хребты Богровдаг и Эльбурс. Природные условия различных районов каспийского побережья неодинаковы, причём вытянутость бассейна по меридиану и наличие, наряду с низменностями, высоких гор в непосредственной близости от моря обуславливают значительные контрасты климата, ландшафта, геологического строения и гидрологического режима (Леонтьев и др., 1977).

Каспийское море вытянуто в меридианальном направлении и пересекает несколько климатических поясов: континентальный — на севере, умеренно тёплый — на западе, субтропический влажный — на юго-западе, пустынный — на востоке. Все это проявляется в сезонных особенностях развития синоптических процессов, погоды, величинах метеорологических элементов. Среднегодовая температура воздуха закономерно возрастает с севера на юг от $+8\text{ }^{\circ}\text{C}$ в самой северо-восточной части моря до $+17\text{ }^{\circ}\text{C}$ в юго-восточной (Самойленко, Сачков, 1963). Зимой наблюдаются не только сильные ветры, но и довольно низкая температура воздуха; её средние величины в январе–феврале достигают $-8\text{--}10\text{ }^{\circ}\text{C}$ в северной, $+3\text{--}5\text{ }^{\circ}\text{C}$ в средней и $+8\text{--}10\text{ }^{\circ}\text{C}$ (до $+12\text{ }^{\circ}\text{C}$) в южной части моря (Добровольский, Залогин, 1982).

Каспий обрамлён различными геоморфологическими типами берегов, которые хорошо согласуются с рельефом дна моря. Главная характерная особенность рельефа дна моря — обширное мелководье на севере и глубокие, разделённые подводным порогом, впадины в центре и на юге.

В целом, Каспийское море может быть охарактеризовано как глубоководный водоём с сильно развитой шельфовой зоной. Средняя глубина моря, рассчитанная по батиметрической кривой, равна 208 м. Кривая распределения объёма вод по глубине показывает, что около 60% вод находятся в пределах глубинных зон от 100 до 600 м. Глубины до 100 м занимают около 62% всей площади моря, на этих глубинах находится 25,7% от объёма всех вод, причём более 40%

из них располагаются в Северном Каспии (глубины менее 10 м) (Болгов и др., 2007).

По физико-географическим условиям и характеру рельефа дна Каспийское море делится на три части: северную, центральную и южную, называемые обычно Северный, Средний и Южный Каспий соответственно. Северная часть моря целиком расположена на шельфе. По площади водной поверхности (90,1 тыс. км²) и объёму вод она наименьшая и самая мелководная (средняя глубина 4,4 м) часть моря. Подводная морфологическая граница между северной и средней частями выделяется по Мангышлакскому порогу с глубинами в основном 10–15 м, надводная — по условной линии остров Чечень – мыс Тюб-Караган. В Среднем Каспии расположена Дербентская котловина с максимальной глубиной 788–800 м (по разным источникам). Подводный Апшеронский порог отделяет Средний Каспий от Южного. Условной поверхностной границей между средней и южной частями водоёма служит линия остров Жилой – мыс Куули. Рельеф дна и шельфовой зоны Южного Каспия осложнён многочисленными грязевыми вулканами и тектоническими поднятиями. Южный Каспий имеет площадь 148,5 тыс. км² и занимает впадину, относящуюся к области альпийской складчатости со сложным рельефом и наибольшими глубинами (максимальная — 1025 м, средняя — 344 м). Площади водной поверхности этих трёх частей моря занимают, соответственно, 27, 35 и 38% от площади всего Каспия, а объёмы водных масс — 0,6; 34,0 и 65,4% от общего объёма моря (Косарев, Леонтьев, 1969; Николаева, 1971; Касымов, 1987; Терзиев и др., 1996; Болгов и др., 2007).

Каспийское море расположено между 47°07' и 36°33' с. ш. и 45°43' и 54°03' в. д. При уровне моря на 27 м ниже уровня Мирового океана протяжённость моря вдоль меридиана составляла около 1030 км при ширине от 200 до 435 км, площадь — 393 тыс. км², объём вод — 78,6 тыс. км³, площадь водосборного бассейна — 3,5 млн. км² (Панин и др., 2005). В 1929 г. при уровне моря –26 м площадь моря была 420 тыс. км² (Косарев, Леонтьев, 1969), после понижения уровня в начале 1940-х гг. сократилась до 380 тыс. км² и достигала минимума, около 365 тыс. км², в 1976–1978 гг. при уровне –29 м; в 1994 г. уровень поднялся до –27 м, а площадь увеличилась до 390 тыс. км² (Сыдыков и др., 1995; Михайлов и др., 1998).

Физические параметры моря меняются в зависимости от его уровня. Колебания уровня Каспийского моря, как исторические, так и недавние, являются объектом большого количества исследований. Обзоры исторических сведений об изменениях уровня можно найти в ряде публикаций, из которых приводим лишь некоторые (Николаева, 1986; Рычагов, 1993, 1997; Михайлов, Повалишников, 1998; Полонский и др., 1998; Абдурахманов и др., 2002; Болгов и др., 2007). Изменение уровня моря непосредственным образом влияет на характер и распределение биотопов, особенно в зонах малых глубин и в прибрежье, изменяет расположение береговой полосы. Это нужно иметь в виду при рассмотрении исторических аспектов распространения рыб и других животных.

Обзор палеогеографии Каспийского моря в плейстоцене, который начался длительной эпохой низкого стояния моря — тюркьянской регрессией (от –50 до –300 м по данным разных авторов) — приведён, в частности, в монографии Рычагова (1997) и в книге Болгова с соавторами (2007). Следы высокого стояния моря ещё Паллас нашёл на небольших холмах, разбросанных по Прикаспийской низменности. Впоследствии на берегах моря, особенно на восточных (Мангышлаке и других), обнаружили три береговые террасы на высоте 26, 16 и 11 м над современным уровнем Каспия. Они относятся к последней стадии Хвалынского моря, то есть к периоду 10–20 тыс. лет назад. С другой стороны, имеются достоверные сведения и о подводных террасах на глубинах 4, 8, 12 и 16–20 м ниже современного уровня. На глубине 16–20 м наблюдается резкий перегиб поперечного профиля подводного склона (затопленная терраса); период такого низкого уровня моря относится к послехвалынскому времени. Позднее, в новокаспийское время, начавшееся 3–3,5 тыс. лет назад, уровень Каспийского моря, в общем, постоянно повышался, достигнув максимума в 1805 г.

За историческое время (около 2000 лет) диапазон изменения среднего уровня Каспийского моря составил 7 м: от –32 до –25 м (по Балтийской системе; далее: БС). Минимальный уровень в последние 2000 лет был во время дербентской регрессии (VI–VII века н.э.), когда он снижался до –32 м БС. За время, прошедшее после дербентской регрессии, средний уровень моря изменялся в ещё более узком диапазоне — от –30 до –25 м БС.

С 1805 по 1977 г. уровень моря непрерывно снижался, упав с начала XX века приблизительно на 3,5 м и достигнув –29,01 м. В многолетнем ходе уровня можно выделить несколько периодов: 1900–1929, 1942–1969 гг. — периоды относительно стабильного состояния (или умеренного снижения) уровня, 1930–1941 и 1970–1977 гг. — как периоды резкого снижения, а 1978–1995 г. — как период резкого повышения, когда уровень моря поднялся на 2,3 м, достигнув –26,66 м. Затем уровень медленно снизился до –27,2 м к 2001 г. и снова незначительно повысился, до –27,0 м, к 2005 г. (Полонский и др. 1998; Болгов и др., 2007). Интенсивность как понижения, так и повышения уровня моря достигала в отдельные периоды 25–35 см в год. В период с 2006 по 2010 г. уровень моря понизился на 35 см. Причинами падения уровня моря явились уменьшение водного стока Волги, объём которого, например, в 2010 г. составил 200 км³ (80% от среднего значения за период с 1961 по 2010 г.), а также повышение испаряемости воды в связи с аномально жарким летом. В связи с резким сезонным падением уровня моря, было высказано предположение, что в 2011 г. средний уровень окажется, как минимум на 15–20 см ниже, чем в 2010 г., а также было указано на большую вероятность того, что в 2012 г. уровень продолжит свое снижение (Координационный комитет..., 2010, 2011). Фактически, средний уровень моря в 2011 г. снизился по отношению к 2010 г. на 25 см и составил –27,5 м БС. Предположили, что средний уровень Каспийского моря в 2012 г. снизится по отношению к предыдущему году ещё на 13 см и составит –27,63 м БС. Эта отметка весьма показательна, так

как она на 1 метр ниже высшей отметки, достигнутой уровнем в 1995 г. после продолжавшегося 17 лет периода подъёма уровня моря (Координационный комитет..., 2012а, б).

В нашу задачу не входит рассмотрение причин изменения уровня Каспийского моря. Обзор проблемы можно найти в ряде публикаций (Берг, 1934а; Аполлов, Фёдорова, 1956; Варущенко и др., 1997; Бутаев, 1998; Абдурахманов и др., 2002; Абузяров, Красюк, 2003; Болгов и др., 2007; мн. др.). Мы хотим лишь обратить внимание читателей на существенные изменения конфигурации береговой линии и геоморфологии отдельных участков прибрежной зоны, описанные ниже, в частности, осушение заливов, превращение островов в полуострова и т.п., что важно для понимания типовых местонахождений многих видов, описанных из участков моря в годы его высокого стояния в конце XIX — начале XX века (вкл. фото 1). Например, Балханский залив (внутренний мелководный залив Красноводского залива с глубиной до 2 м) — типовое местонахождение видов *Neogobius melanostomus affinis* (Eichwald, 1831), *Atherina caspia* Eichwald, 1831 и *Syngnathus caspius* Eichwald, 1831 — в середине XX века высох и на картах обозначался как Балханский сор (шор). Но затем в результате начавшейся трансгрессии снова стал обводняться и к 2007 г. некоторые его участки достигли глубины около 1 м; последующее понижение вызвало новое обсыхание залитых зон. Ещё более заметным стало изменение конфигурации моря к северо-востоку от западных склонов плато Устюрт. Существовавшие ещё в 1930-е гг. заливы Мёртвый Култук и его юго-западное продолжение залив Кайдак (вкл. фото 1) обмелели и обсохли при достижении уровня моря отметок ниже –27–28 м БС. Исключительное научное значение имеют в связи с этим исследования Каспийской экспедиции Академии наук СССР в 1935 г. в эти заливы, собравшей уникальные, в том числе, ихтиологические данные.

Каспийское море принимает воды 130 рек с водосборной площади, примерно в 10 раз превышающей его собственную (3,5 млн. км²). Речная сеть и, соответственно, поступление стока в море весьма неравномерно распределены по побережью. В северную часть впадают только три реки — Волга, Урал, Терек, но их суммарный годовой сток даёт более 90% общего материкового стока. С запада в море впадают Сулак, Самур, Кура и более мелкие реки, в сумме дающие около 9% стока. На долю рек иранского побережья приходится примерно 1% берегового стока. На восточном побережье сейчас нет ни одного постоянного водотока в море. Хорошо выраженные пространственные различия поступления речных вод в Каспийское море — важная географическая особенность этого водоёма (Добровольский, Залогин, 1982).

Среднегодовые величины температуры воды повышаются, в общем, с севера на юг в среднем на 0,8 °С на каждый градус широты, за исключением летних месяцев, когда у восточных берегов наблюдается её некоторое понижение. Внутригодовое распределение температуры воды в море имеет свои характерные черты, наиболее заметные зимой и летом. Зимой весьма значительны широтные разли-

чия (от 0 °С в январе возле ледовой кромки до 11 °С в центральной южной части моря) температуры воды на поверхности, которые сохраняются до апреля. В мае картина резко меняется в связи с быстрым прогревом как в южной (до 20 °С), так и в северной (до 19 °С) части моря, тогда как центральная часть Среднего Каспия остаётся сравнительно холодной (11 °С). Летом различия сглаживаются (25–26 °С в августе в северной части моря и 27–28 °С в южной), но чётко прослеживается более высокая температура воды в западной половине средней части моря по сравнению с величинами температуры на тех же широтах в восточной части в те же месяцы (20–21 °С против 25 °С). Понижение температуры в сентябре начинается от вод, прилежащих к полуострову Мангышлак. Довольно большой теплозапас вод в центральных районах Среднего и Южного Каспия обуславливает здесь несколько повышенную температуру воды по сравнению с прибрежной зоной. В целом, подобная картина наблюдается и в горизонтах 20 и 50 м, но здесь температуры ниже и не превышают 20 °С и 17 °С, соответственно, даже в августе в самой южной части моря. Среднемесячные температуры воды Каспийского моря на разных горизонтах представлены на сайте Координационного комитета по гидрометеорологии и мониторингу загрязнения Каспийского моря (<http://www.caspscom.com/index.php?razd=atls&ttr=4>, по данным Косарева и Тужилкина, 1995).

Летом на малых (до 10–15 м) глубинах северной части моря наблюдается гомотермия по всей толще вод. В переходной зоне от Северного к Среднему Каспию с глубинами до 20–25 м от горизонта 15 м температура воды резко понижается ко дну (до 17–18 °С). В глубоких Среднем и Южном Каспии летом существует наиболее значительное различие величин температуры между поверхностными (+25 °С) и придонными (+6 °С) водами. На горизонтах около 20–25 м в Среднем и примерно 30–35 м в Южном Каспии температура резко понижается с глубиной, что свидетельствует о формировании и расположении здесь летнего термоклина. Под ним температура довольно плавно убывает с глубиной и её величины на одних и тех же горизонтах становятся почти одинаковыми в разных районах моря. Так, на горизонте 100 м в южной части моря она лишь на 1° выше, чем в средней. С увеличением глубины температура постепенно понижается, на горизонте 700 м близка к 5–6 °С и мало изменяется до дна (Добровольский, Залогин, 1982).

Солёность Каспийского моря в поверхностном слое лежит в диапазоне величин от 0,2–0,3 до 13,0–13,5‰. Средняя солёность в целом характеризуется значениями 12,82–12,86‰. Поле солёности испытывает пространственно-временные изменения, но их степень неодинакова в разных районах моря и от сезона к сезону. Зимой наблюдается некоторое общее увеличение солёности с северо-запада на юго-восток (Байдин, Косарев, 1986). Северная часть моря, как известно, характеризуется исключительно выраженным градиентом солёности от 0 до 3–4‰ в водах, прилежащих дельте Волги, и до 12–12,5‰ на границе со Средним Каспием. Большая часть моря (без северной части) характеризуется гораздо более однородной поверхностной солёностью, 12,5–13,5‰. Поверхностная солёность моря (без

Кара-Богаз-Гола) более 13,0‰ наблюдается в юго-восточной части — районе, наименее подверженном распресняющему влиянию рек. Изогалыны по месяцам года на разных горизонтах представлены на сайте Координационного комитета по гидрометеорологии и мониторингу загрязнения Каспийского моря (<http://www.casprcom.com/index.php?razd=atls&ttr=5>). Сравнение карт позволяет отметить хорошо выраженную межсезонную изменчивость солёности в Северном Каспии и её однородность по вертикали в течение всего года в Среднем и Южном Каспии, что, по мнению Добровольского и Залогина (1982), является весьма характерной чертой природы Каспийского моря. В западной части Среднего Каспия солёность увеличивается с глубиной, от 12,0–12,75‰ на поверхности до 12,7–12,8‰ на глубине 50 м. Напротив, в восточной части Южного Каспия на горизонтах 20 и 50 м солёность (12,8–12,9‰ и 12,7–12,9‰ соответственно) в среднем несколько меньше, чем на поверхности (12,75–13,0‰), и почти нигде и ни в какие месяцы года не превосходит 12,9‰ (13,0‰ отмечена только на горизонте 20 м в ноябре в самом юго-восточном участке). Таким образом, по Венецианской системе 1958 г. воды Каспийского моря охватывают спектр от пресных, или лимнических (до 0,5‰), через олигогалинные (0,5–5‰) до мезогалинных (5–18‰), т.е. относятся, в основном, к категории миксогалинных, или солоноватых (0,5–30‰). Мордухай-Болтовской (1960) подразделял солоноватые воды (на примере черноморско-азовского бассейна) несколько иначе: олигогалинные 0,5–3(2)‰, мейомезогалинные 3(2)–8(10)‰, плейомезогалинные 8(10) — около 15‰ и полигалинные 15–30‰.

В контексте биологических процессов, этот спектр охватывает не только собственно пресноводную, олигогалинную и мезогалинную водные массы, но и промежуточные зоны, или барьеры [хорогалиникумы (хорохалиникумы, хореогалиникумы или хореогалинные зоны)] (Хлебович, 1974, 1989): олигогалинный барьер и мезогалинный барьер, которые в Каспийском море относят к водам с солёностью 2–4‰ и 8–10‰, соответственно (Аладин, 1983, 1989; Андреева, Андреев, 2003). Таким образом, северная часть Каспийского моря демонстрирует весь переход от пресных вод к мезогалинным через два солёностных барьера, тогда как средняя и южная части весьма однородны в этом отношении.

Колебания уровня Каспийского моря сильно влияют также и на процессы в устьях рек. Так, в дельте Волги количество выходящих к морю водотоков увеличивается в периоды относительной стабилизации уровня моря и заметно уменьшается в периоды резкого его снижения. В 1930 г. число водотоков на морском крае дельты было около 500, а после падения уровня моря их число сократилось до 230. К 1960 г. число водотоков вновь увеличилось до 800, а к 1980 г. — до 1000 (Полонский и др., 1998). Наиболее важные черты реакции низких отмелей осушенных берегов, в том числе зон дельт Куры, Терека и Сулака на колебания уровня моря — формирование лагунного комплекса, расширение зоны ветровой осушки, её перемещение в сторону суши, а затем разрушение этой зоны при последующем подъёме уровня моря. Для дельт выдвижения при подъёме уровня моря ха-

рактерны затопления низких периферийных частей и волновая абразия ставшего более глубоким берегового склона, формирование кос из материала абразии и барьерно-лагунного комплекса, а также перестройка гидрографической сети (Михайлов, Михайлова, 2010).

Описанию строения (и его изменений) дельт Волги, Урала, Терека, Сулака и Куры, а также менее крупных рек бывшей Российской империи и СССР посвящено большое число работ. Ниже в описании дельт рек каспийского бассейна мы заимствуем данные из некоторых из них (Самойлов, 1952; Байдин и др., 1956; Беляев, 1963; Леонтьев и др., 1977; Коротаяев, 1989; Алексеевский и др., 1993; Михайлов, 1997а, б, 1998; Михайлов и др., 2004; Кравцова, Михайлов, 2006; Михайлов, Михайлова, 2010). Карту с отображением динамики береговой линии северо-западного берега моря, включая дельту Волги, приводит Абдурахманов с соавторами (Абдурахманов и др., 2002: рис. 10).

Гидрографическая сеть **дельты Волги** представлена очень сложной системой водотоков и водоёмов. Водотоки дельты (более 800) представлены крупными магистральными и более мелкими рукавами, протоками и ериками, банками (крупными устьевыми водотоками, прорезающими террасу у морского края дельты и сосредотачивающими сток рукавов и проток при выходе на устьевое взморье). В настоящее время основными рукавами — банками дельты в порядке их расположения с запада на восток являются следующие: Бахтемировский или Главный банк, Гандуринский, Кировский, Каралатский, Белинский, Цветковский, Карайский, Фонин, Иголкинский. Нерестовая миграция осетровых и покатная миграция их молоди происходят преимущественно по Главному банку, что связано с его большой глубиной и высоким расходом воды (Ходоревская, 2011).

Для волжской дельты было характерно регулярное заливание водами половодья огромных межукавных пространств. На устьевом взморье некоторые водотоки дельты продолжают в виде естественных бороздин или искусственно углублённых судоходных или рыбоходных каналов. Исключительно обширное и мелководное устьевое взморье является своеобразной буферной зоной между дельтой и Каспийским морем. В некоторые периоды низкого стояния уровня моря происходит полный гидравлический разрыв дельты и моря (Полонский и др., 1998).

Дельту Волги подразделяют на собственно дельту и западный и восточный районы подступных ильменей. Вершиной современной дельты Волги служит узел отделения левого дельтового рукава Бузана в 50 км выше Астрахани. За морской край дельты принята граница между надводной территорией дельты и устьевым взморьем; длина морского края дельты около 175 км. В состав устьевоего взморья Волги входит обширная отмелая область площадью около 10 тыс. км², примыкающая к морскому краю дельты. Протяжённость этой зоны до свала глубин отмелой зоны на изогипсе –30 м БС составляет 35–50 км при глубине до 1,5–2,5 м (при уровне моря –27 м БС). Плоский рельеф этой части взморья усложнён многочисленными отмелями и островами, естественными бороздинами и искус-

ственными каналами. К югу от отмелей зоны взморья на расстоянии около 180 км располагается приглубая зона моря (её граница проходит примерно по изогипсе –38 м). Общая площадь всего устьевого взморья около 37,6 тыс. км² (Полонский и др., 1998).

По данным, опубликованным в 1950–60-е гг. (Байдин и др., 1956; Байдин, 1962, 1967), дельта Волги занимала около 49 тыс. км². Собственно дельта составляла 11 тыс. км², а и устьевое взморье — 38 тыс. км². Восточная зона подступных ильменей в период понижения уровня моря существенно уменьшилась. По данным Рыбака (1973), собственно дельта составляла 8,6 тыс. км², а площадь западных подступных ильменей — 2,4 тыс. км². По сравнению с началом XX века (подробная карта приведена в приложении у Мейснера, 1915), дельта в период понижения уровня моря выдвинулась в море на 25–30 км, но стала уже на 40 км (180 против 220 км). Острова дельты — Тишковские, Белинские и другие — превратились в полуострова. Подводные банки — Чистая, Укатная, Жесткая, Новинская, Джамбайская и многие другие — сделались островами. В настоящее время расстояние между коренными берегами у вершины дельты составляет 15–17 км, а у моря — 200 км (Ходоревская, 2011).

Берега Северного Каспия окаймлены осыхающей отмелью, область глубин менее 2–3 м простирается от уреза воды на расстояние от 10 м до 70 км. На границе со Средним Каспием глубины не превышают 23–25 м. Между дельтой р. Урал и Мангышлакским заливом расположена обширная впадина под названием Уральская бороздина с глубинами 5–8 м. Дно северной части моря слабо наклонено к югу, покрыто песком и ракушечником. Устьевые участки заполнены выносами рек, которые образуют множество отмелей, поэтому рельеф дна Северного Каспия сложный. Отличительной чертой морфологического строения береговой зоны Каспия при наличии большой амплитуды колебания уровня моря является существование реликтовых форм берегов, русел и дельт рек, привязанных к уровням воды в периоды регрессий (Михайлов и др., 1986; Болгов и др., 2007).

Как и другие каспийские дельты, **дельта Урала** изменяла свои размеры в длительный период регрессии моря. Формирование современной дельты началось в XVIII в. Известны карты дельты 1772, 1834, 1862, 1927, 1945 гг., позволяющие отследить её изменения (Самойлов, 1952). Наиболее значительные изменения связаны с понижением уровня моря после 1931 г. В 1977–1995 гг. подъём уровня моря привел к обратному затоплению периферийной части дельты и зарастанию её тростником, который к 1992 г. сформировал вдоль береговой линии пояс шириной 15–30 км. В тыловой части тростникового пояса образовались окна открытой воды — лагуны — шириной 3–5 км. Сухая дельта превратилась в заболоченную. Но после 1992 г., когда подъём уровня превысил 1,7 м, тростниковый пояс начал разрушаться со стороны моря и береговая линия начала смещаться в сторону суши. В 1992–1996 гг. наступление береговой линии достигло 3–5 км. Речные русла, ранее высохшие, наполнились водой. В 1996–2001 гг., когда уровень моря начал постепенно снижаться, тростниковый пояс вновь стал расши-

ряться и распространился в лагуны, превратившиеся в узкие полосы шириной 1–2 км. Обводнённые речные русла вновь стали сухими.

Между Уралом и Эмбой тянется солончак Тентек-сор. Засолённые участки чередуются тут в виде полос, отделённых друг от друга длинными и высокими грядами (или буграми) Бэра (Шлямин, 1954). Река *Эмба* (Жем) начинает делиться на рукава примерно за 20–100 км от моря (в зависимости от уровня последнего), образуя дельту с тремя главнейшими рукавами: Кара-Узьяк, Киян и Кулок. В маловодные годы на месте дельты вне сезона половодья образуется только цепочка озёр-стариц. В XIX веке Эмба нормально впадала в море, что было исследовано ещё Н.А. Северцовым и Н.Я. Данилевским. В одной из первых лоций Каспийского моря (1884) упоминается, что лет 170 назад в устье Эмбы входили большие суда (Соколов, 1952; Шлямин, 1954). В последнее время достигает моря только весной (данные за 1940–1950-е гг.) или только в наиболее полноводные годы, иссякая в приморских сорах.

На юг от Эмбы, по направлению к полуострову Бузачи, в период высокого стояния моря располагались заливы Мёртвый Култук (залив Цесаревича, Комсомолец) и Кайдак (узкий и длинный мелководный залив — продолжение Мёртвого Култука на юго-запад, ограничивавший с востока полуостров Бузачи; его глубина доходила до 4–5 м). Солёность воды в заливах быстро возрастала в восточном и южном направлениях и в южной части залива Кайдак достигла 60‰ — почти в пять раз больше средней солёности открытой части Каспийского моря (но в пять раз меньше солёности Кара-Богаз-гола). В процессе снижения уровня воды в Каспийском море в середине XX века большая часть заливов превратилась в обширные сора (солончаки). Вода полностью ушла из залива Кайдак в 1941 г., площадь Мёртвого Култука уменьшилась с 15 тыс. км² до 500 км², глубина не превышала 1 м. Известное по ихтиологической литературе место — рыболовецкий посёлок Прорва, вблизи которого проходил фарватер для входа в залив Мёртвый Култук — оказался в 40–50 км от берега моря. К 1995 г. уровень моря повысился, Мёртвый Култук несколько увеличился, а сор Кайдак вновь отчасти заполнился водой, но ненадолго, поскольку уровень моря к настоящему времени снова упал на 1 м.

Полуостров Мангышлак, отделённый от полуострова Бузачи Мангышлакским заливом, образован рядом скалистых холмов, формирующих плато, и возвышается над уровнем моря на 150–200 м с отдельными вершинами от 300 до 500 м, но, в целом, восточный берег Среднего Каспия значительно ниже западного, далеко в море выдаются мысы и косы, между которыми располагаются небольшие заливы. Исключение составляет расположенный к югу от залива Александрбай самый большой залив Каспийского моря — Кара-Богаз-Гол, являющийся в настоящее время лагуной с исключительно высокой солёностью.

Восточный берег Южного Каспия низменный, у берега преобладают песчаные пустыни. К югу от Кара-Богаз-Гола расположены два залива — Красноводский (Туркменбаши) и Туркменский, разделённые Челекеном. Мелководный Красноводский залив, ограниченный с севера Красноводским полуостровом, вда-

ётся вглубь суши почти на 50 км. В период высокого стояния моря Челекен был островом (вкл. фото 1) — самым большим на Каспийском море. Он имел форму овала, к которому с юга и севера примыкали длинные песчаные косы, отделявшие два сравнительно глубоких залива: Керт-Яха и Кара-Гель. К югу от Челекена лежит остров Огурчинский, который отделён от Челекена проливом, ширина которого варьирует в зависимости от уровня моря. Сам остров ограничивает с запада Туркменский залив шириной около 40–60 км.

К югу от Туркменского залива, в залив Гасан-Кули (Гасан Голи) впадала река Атрек. В нижнем течении Атрек широко разливался, образуя дельту с множеством протоков и временных озёр (так называемые делилийские, аджиябские и низовые разливы). С конца XIX века вода доходит до Каспийского моря только в половодье и не каждый год, в остальное время разбирается на орошение. В 1970-е гг. для соединения низовий Атрека с морем был прорыт рыбоходный канал, соединявший нерестилища с морем (Савенкова, Асанов, 1988). В 1984, 1986, 1990 и **1991 г.** вода в низовья не поступала вообще и нереста рыбы не было (Аманниязов, Джанмурзаев, 1999).

Длина береговой линии иранского побережья от Гасан-Кули до Астары (реки и одноимённого города) около 620 км. Ширина равнинной части побережья колеблется от 1 км в центре до 50–60 км в районах крупных дельт рек Горган и Сефидруд. Южный берег моря окаймлён высоким горным хребтом Эльбурс (самая высокая точка, гора Демавенд, 5610 м). Местами горы близко подходят к морю, но большей частью находятся на расстоянии 30–50 км от берега.

В юго-восточном углу моря (на мазандеранском участке побережья) располагается узкий залив Горган (Астрабадский), вдающийся в берег на 63 км. Он отделён от моря полуостровом Мианкале (Потёмкинской косой) и островами Ашур-Аде. Уже во время экспедиций конца XIX — начала XX века (до понижения уровня моря в 1931–1977 гг.) он был весьма мелким, частично заросшим, глубиной не более 3 м. Опресняемый рекой Тарасу (Кара-су) и множеством мелких речек, он представлял собой прекрасное место для нереста и нагула молодежи многих видов полупроходных рыб. При понижении уровня моря острова Ашур-Аде соединились с полуостровом Мианкале.

Реки Иранского побережья многочисленны, но, как правило, имеют незначительную длину; наиболее крупные из них с востока на запад: Горганруд, Тарасу (Кара-су), Нека Астара, Таджан, Талар, Бабол, Хараз, Ростамруд, Галангруд, Кажур, Хейруд, Чалус, Чешмекиле, Чалкруд, Сафаруд, Полруд, Шалманруд, Сефидруд, Пасихан, Плангдарре, Шандерман, Шафаруд, Диначал, Навруд, Каргаируд, Лисар, Хавиг, Ламир, Лавандавил, Астара.

На гилянском участке иранского побережья расположена ныне лагуна, ранее залив — Энзелийский (до 1980 г. — Пехлевийский); по полному отделению от моря песчаной косой превратился, фактически, в озеро. Такие озёра-лиманы со стоячей водой, отделённые от моря мелями называют также мургаб, мурд-аби или морд-аб («мертвая вода»). На фарси Энзелийский залив называют Анзали

Мордаб. Он принимает многочисленные речки, текущие с гор; берега залива заболоченные, заросшие растительностью, вода опреснённая, в некоторых участках полностью пресная.

У Ленкорани горы приближаются к берегу на расстояние 8–10 км. Здесь хребет Эльбурс переходит в Талышские горы, отделённые от системы Малого Кавказа прогибом, занятым нижним течением реки Аракс. Ленкоранская, или Талышская, низменность вытянута вдоль берега моря, её ширина от 5 км на юге до 30 км на севере. Прежде на этой низменности у самого моря располагались многочисленные, преимущественно небольшие, пресноводные и солоноватоводные озёра, которые называли «морца», как и в Астраханской области. Бэр, посетивший Ленкорань, рассказывает (Лукина, 1984), как сильный, пенящийся прибой нагромоздил у ленкоранского берега широкий песчаный барьер; вода речек скопилась перед барьером и образовала длинный пресный водоём, имевший только в одном месте сток в море. Самые крупные реки Ленкорани — Астарачай, Ленкоранчай, Виляшчай.

Кызылагачский залив (Кызыл-Агач, залив Кирова) ещё в постплиocene занимал всю Кура-Араксинскую низменность, а в настоящее время является мелким (до 2,5 м) заливом, ограниченным от моря Куринской косой. Он подразделяется на Малый (на юге, у побережья Ленкорани) и Большой (севернее, у берегов Сальянской степи) Кызылагачские заливы, разделённые полуостровом (ранее островом) Сара. В настоящее время Малый Кызылагачский залив отгорожен от моря дамбой и опреснён, соединяется с Большим Кызылагачским заливом и Каспийским морем системой дамб и каналов.

Современная **дельта реки Куры** в южной части западного побережья Каспия сформировалась в устье реки с большим стоком наносов. Несмотря на уменьшение стока наносов в связи с созданием Мингечаурского водохранилища (в 1953 г.), выдвижение дельты продолжалось, так как падение уровня моря компенсировало сокращение стока наносов. К 1978 г. площадь дельты достигла 189 км², а длина составляла 30 км. В 1978–1995 гг. эволюция дельты определялась подъёмом уровня моря на 2,35 м: большая часть дельтового выступа была затоплена, длина дельты уменьшилась на 10 км. Вдоль прежнего русла сохранились лишь узкие острова (старые прирусловые валы). По сравнению с 1978 г. площадь дельты уменьшилась на 78 км² (41%) и составила 111 км². В 1995–2001 гг. постепенное увеличение уровня моря (к 2001 на 0,54 м) привело к новым изменениям строения дельты. Мелководные участки залитой водой дельты вновь стали зарастать тростником. Площадь дельты выросла на 25 км² и в 2001 г. достигла 136 км². Обширные понижения в пределах дельты были залиты водой, речные воды прорвались через правый берег основного рукава и повернули на юго-запад. Поток воды по бывшему юго-восточному руслу прекратился, и отмершее русло заросло тростником. В море вблизи бывшего устья из материала размыва дельты сформировалась в юго-западном направлении новая коса длиной 3 км (Кравцова, Михайлов, 2006).

По направлению к северу от дельты Куры берег становится более высоким. Группа островов, расположенных к востоку от Апшеронского полуострова (Бакинский архипелаг), есть продолжение полуострова и имеет общее с ним геологическое происхождение и структуру. Северный берег Апшерона принадлежит уже Среднему Каспию. Берега здесь низменны, в море впадает много небольших рек, в частности, так называемые яламинские речки. Самые крупные реки (с юга на север): Сумгаитчай, Гильгильчай, Дивичай (впадающая в Дивичинский лиман, представляющий собой в настоящее время замкнутую лагуну — озеро Агзыбир), Вельвеличай, Кудиялчай, Карачай, Кусарчай.

Река **Самур** впадает в Каспийское море двумя рукавами — Самур и Малый Самур, образуя на последних 20 км обширную дельту. Малый Самур, отделяющийся от главной реки в 22 км от её устья, впадает в море в 5,5 км северо-западнее основного рукава. В Малый Самур слева в 5 км от устья по каналу, прорытому в 1935 г., сбрасываются воды реки Гюльгерычай, впадавшей ранее непосредственно в Каспийское море. В 1956 г. в верхней части дельты был сооружен водораспределительный Самурский гидроузел, вода от которого по Самурско-Дербентскому каналу направляется на север, а по Самур-Апшеронскому каналу — на юг (Болгов и др., 2007). Интенсивная хозяйственная деятельность в бассейне Самура — особенно водозабор на Самурском гидроузле, приводящий к практически полному отсутствию стока в отдельные месяцы в нижнем течении, — привела к деградации режима дельты, где расположен уникальный в экологическом, эстетическом и научном отношении природный комплекс — Самурский лес (Сайпулаев и др., 2005). По данным Зонна (2004), до устья и дельтового леса Самура доходит только 9% стока реки.

В междуречье Самура и Сулака находится много небольших водотоков, впадающих (впадавших) в Каспийское море с формированием дельт: Гюльгерычай, Рубасчай, Дарвагчай, Уллучай, Артузен, Гамри-озень, Манас-озень, Шура-озень. Современная **дельта реки Сулак** начала формироваться 200 лет назад. К 1978 г. здесь существовали вторая причленённая дельта («старая») с Сулакской косой и третья причленённая дельта («новая»). Кардинальные изменения произошли в результате подъёма уровня моря и антропогенного сокращения стока наносов (с 1975 г.). В период резкого подъёма уровня моря была затоплена большая часть «старой» и «новой» дельт. Восточный берег дельты был размыт волнением, береговая линия сместилась на 1 км к западу. Под действием процессов размыва и абразии Сулакская коса стала короче на 4 км и переместилась на 1 км в западном направлении. Площадь «старой» дельты уменьшилась на 21 км². «Новая» дельта была почти полностью размыта. По обеим сторонам от устья сформировались лагуны. Площадь дельты уменьшилась за этот период с 70,6 до 46,4 км² (на 34%). В 1991–1997 гг. темп сокращения площади дельты уменьшился, но размыв восточного края «старой» и «новой» дельт продолжался, Сулакская коса выросла до 12 км и присоединилась к аграханскому берегу (Кравцова, Михайлов, 2006).

Дельта Терека, впадающего в Аграханский залив, имеет длительную и сложную историю развития. После Каргалинского прорыва в 1914 г. старые северные рукава отмерли и речной поток сконцентрировался в главном восточном русле. В 1956 г. на Тереке был создан Каралинский гидроузел для регулирования стока и водodelения между оросительными системами Старой и Новой дельт. Опасность наводнений в 1960-х гг. обусловила строительство искусственного канала через Аграханский полуостров. В 1973 г. вода прорвалась через защитную дамбу и началось формирование небольшой «новой» дельты на открытом побережье Каспия. Но это привело также к высыханию Аграханского залива. Искусственный канал был перекрыт для предотвращения неблагоприятных экологических явлений. В 1977 г. он был вновь открыт и на берегу Аграханского полуострова продолжилось формирование «новой» дельты Терека. В 1978–1991 гг., в период быстрого подъёма уровня моря, дельта существенно изменилась, Аграханский залив, прежде почти сухой и заросший тростником, вновь наполнился водой. Вдоль берегов Аграханского полуострова сформировался барьерно-лагунный комплекс, что представляет типичную реакцию низменных каспийских берегов на подъём уровня моря. На восточном берегу Аграханского полуострова «новая» дельта Терека, выдвинувшаяся к началу трансгрессии на 0,4 км, продолжила свой рост, несмотря на подъём уровня моря. К 1991 г. устье выдвинулось на 1,8 км, к 2002 г. — до 2,3 км (Кравцова, Михайлов, 2006; Болгов и др., 2007).

К северу от устья Терека расположен Кизлярский залив, который вдаётся в материк на 20 км. Залив мелкий, с глубиной до 4 м. В него впадают реки Кума, Прорва, Левый Банок, Таловка. Берег низкий, местами болотистый. Вода в заливе сильно опреснена, солёность составляет 5–7‰.

Далее к северу до дельты Волги прибрежная часть Прикаспийской низменности изобилует ильменями и небольшими мелководными заливами. Берег здесь чрезвычайно отмелый, и поэтому при сгонах и нагонах граница между морем и сушей перемещается в очень больших пределах. При сильных нагонах вода залива низменные берега на несколько десятков километров в глубь суши. При этом заполняются водой пересохшие ильмени.

Островов на Каспийском море немного, их площадь примерно 2050 км². Большая часть островов расположена в Северном Каспии (площадью более 1,8 тыс. км²). Большинство морских островов Северного Каспия являются аккумулятивными образованиями типа баров, образованных волнами на периферийных участках поднятий или морского дна (Рычагов, 1997). Из них самый крупный — остров Чечень (122 км²), который образовался, как и Пешные острова вблизи устья Урала, за счёт выхода мелководий при понижении уровня моря. В восточной части Северного Каспия расположен архипелаг Тюленьих островов, среди которых выделяются Кулалы (73 км²), Морской (65 км²) и много мелких. Множество островов, находящихся в пределах мелководного устьевоего взморья Волги, со временем сольются с её растущей дельтой за счёт выноса речных наносов (Болгов и др., 2007).

Таким образом, в биотопическом отношении Каспийское море очень разнообразно, что находит своё отражение и в многообразии таксонов и внутривидовых форм населяющих его животных.

Ниже в книге мы рассматриваем границы моря условно в пределах, включающих собственно море, а также дельты рек, лагуны, заливы и отделившиеся лагуны-озёра, подверженные, как мы хотели показать выше, значительным изменениям в связи с гидрологическими изменениями в бассейне в целом.

Глава 2. ВВЕДЕНИЕ В ГЕОЛОГИЧЕСКУЮ ИСТОРИЮ КАСПИЙСКОГО МОРЯ

Аборигенная фауна Каспийского моря необычна своей неоднородностью, как в сравнении с фауной типичных морских и пресноводных водоёмов, так и в сравнении с соседними солоноватоводными Чёрным и Азовским морями (Зенкевич, 1963; Мордухай-Болтовской, 1960; Mordukhai-Boltovskoi, 1979; и мн. др.). Поэтому в первый том Определителя мы сочли уместным включить небольшой экскурс в геологическую историю Каспийского моря и обратить внимание читателя на события, которые, предположительно, и привели к появлению в Каспийском море своеобразной и уникальной фауны рыб и моллюсков. Последняя группа особенно важна, поскольку включает организмы — руководящие формы при проведении палеонтологических, стратиграфических и геологических исследований.

В фауне беспозвоночных выделяют четыре группы, или комплекса, видов различного происхождения. Обращаем внимание, что эти группировки, как они определены ниже, не относятся к рыбам (подробнее см. раздел 4.1), но, в целом, идея сосуществования в современном Каспийском море автохтонной фауны и групп вне-каспийского происхождения, применима для всех групп каспийских животных.

Виды арктического комплекса, который называют также гляциальным или арктическим реликтовым, немногочисленны. Они включают холодноводные виды, населяющие глубоководные участки котловин Среднего и Южного Каспия. Предки видов арктического комплекса, предположительно, проникли в Каспийскую котловину во время максимального (рисского) оледенения (Segerstråle, 1966; Виноградов, 1976) из арктических морей (Романова, 1960б; Виноградов, 1976) или Балтийского моря (Segerstråle, 1966). Виды (или их предковые формы) средиземноморского комплекса предположительно заселили Каспийскую котловину в периоды, когда она соединялась с Черноморской (Эвксинской) котловиной по Кумо-Манычской впадине (Андрусов, 1918; Мордухай-Болтовской, 1960). Во все эпохи существования Каспийского моря, не исключая предположительно гиперсолёный Балаханский водоём, его опреснённые районы заселялись и первично пресноводной фауной (Андрусов, 1888; Старобогатов, 1970). В настоящее время она обычна в Северном Каспии, южных опреснённых лагунах и устьях рек.

Ядро каспийской фауны составляют виды так называемого автохтонного комплекса, который сформировался в ходе уникальной геологической истории гигантских неогеновых замкнутых и полузамкнутых водоёмов восточной части внутреннего бассейна Паратетис. Эта история характеризовалась многократны-

ми сменами гидрологических и гидрохимических условий, в частности, циклическими сменами солёности, прерыванием и восстановлением связей водоёмов, составлявших Паратетис, с морскими бассейнами и друг с другом (табл. 1–3), а также масштабными трансгрессиями и регрессиями вследствие экстраординарных климатических и тектонических событий и эрозионных циклов (Андрусов, 1918; Мордухай-Болтовской, 1960; Невеская, 1971; Dumont, 1998; и мн. др.). Автохтонный комплекс в настоящее время представлен преимущественно солоноватоводными видами и филогенетически весьма неоднороден. Его основу составляют виды немногих семейств недавнего морского происхождения, сохранивших черты, присущие морским организмам. Они относятся к группам мезо- и неолимнических видов по классификации Старобогатова (1970) (см. *Прикнижный словарь*). Кроме того, компонентом автохтонного комплекса являются древние пресноводные виды, вторично вернувшиеся к обитанию в солоноватоводных условиях, например, семейство *Cercopagidae* (*Cladocera*, *Crustacea*). Отличительная экологическая черта автохтонной фауны — сравнительная эврибионтность. Другая важная черта — незаполненность ряда экологических лицензий. Большинство аборигенных донных форм — вагильные, относимые скорее к нектону (мизиды) и некто-бентосу (бокоплавы), тогда как обитателей мягких грунтов мало. Эта особенность, в частности, могла быть причиной успеха акклиматизаций кормовых донных беспозвоночных — обитателей мягких грунтов (см. главу 6).

История становления Каспийского моря — важной части современного черноморско-каспийского региона — неразрывно связана с двумя внутренними водоёмами морского типа — Чёрным и Азовским морями и ныне полностью исчезнувшим Паннонским озером. Все вместе эти котловины входили в единый бассейн Паратетис (табл. 1) и имели общую предысторию.

Возникновение водоёмов понто-каспийской области восходит к мезозою (около 200 млн. лет назад), когда океан Тетис соединял прабассейны Атлантического и Тихого океанов в области современной южной Европы и Центральной Азии. В середине третичного периода поднятием альпийской складчатости часть океана Тетис была отделена от остального Мирового океана и расположилась параллельно ему, что и отражено в названии «Паратетис» (Laskarev, 1924). Залив Паратетис тянулся от современного бассейна Роны на западе до Аральского моря на востоке; в него входили Паннонский и Дакийский бассейны, котловины современных Чёрного и Каспийского морей. Залив Паратетис составлял единый водоём вплоть до позднего миоцена (табл. 1). Не исключено, что этот водоём уже тогда был бесприливным, то есть обладал одной из характерных черт Каспийского моря в настоящее время.

В середине миоцена (около 15 млн. лет назад) формирование Альп, Карпатских, Балканских и Кавказских гор разделило залив Паратетис на несколько изолированных бассейнов. Восточный бассейн включал в себя котловины современных Каспийского и Чёрного (Эвксинская котловина) морей. Относительно обособленно развивалась расположенная на западе Паннонская котловина, кото-

рая, тем не менее, важна при рассмотрении формирования каспийского автохтонного комплекса животных.

Сведения о палеонтологии, палеогеологии и палеогидрографии бассейнов залива Паратетис содержатся в большом числе специальных публикаций, из которых укажем лишь некоторые относительно недавние (Benson, 1976; Steiniger et al., 1985; Невеская и др., 1986, 2005; Jones, Simmons, 1996; Rögl, 1998, 1999; Müller et al., 1999; Dercourt et al., 2000; Geary et al., 2001; Vasiliev et al., 2004, 2005; Popov et al., 2004, 2006; Schulz et al., 2005; Harzhauser, Piller, 2007). Более ранние палеогеологические и палеонтологические данные были также широко использованы в публикациях, обсуждавших формирование современного состава и эволюцию фауны Каспийского моря (Мордухай-Болтовской, 1960; Зенкевич, 1963; Старобогатов, 1994; Dumont, 1998, 2000; Аладин, Плотников, 2000; Reid, Orlova, 2002; и др.).

Предполагаемая последовательность ключевых событий приведена в табл. 1–3.

Развитие водоёмов Каспийской и Эвксинской котловин в составе единого бассейна

Солёность единого раннесарматского моря была ниже океанической благодаря пресноводному стоку, однако населено оно было типично морскими организмами и начинавшей формироваться сарматской солоноватоводной фауной. Постепенно западная часть раннесарматского моря отделилась и, утратив после поднятия Карпатской цепи гор около 12 млн. лет назад связь с океаном, превратилась в солоноватоводное Паннонское озеро. Его площадь была максимальной (250 тыс. км²) 9,5 млн. лет назад, и именно здесь — раньше, чем в других бассейнах, — началось формирование солоноватоводной фауны, напоминающей современную понто-каспийскую; возможно, для ряда групп понто-каспийских форм, в частности моллюсков, паннонские формы явились предковыми (Geary et al., 2001).

Вследствие возросшего пресноводного стока средне-, а затем и позднесарматское море, так же как и паннонское, превратились в солоноватоводные озёра, что привело к вымиранию морской фауны. Позднесарматское море, продолжая опресняться, сменилось меотическим, в котором морская фауна была уже полностью замещена солоноватоводной. Однако кратковременное воссоединение в ходе трансгрессии с Мировым океаном привело к повышению солёности и восстановлению фауны морского облика. Таким образом, раннепонтическое озеро-море содержало фауну смешанного характера, включая солоноватоводную, развившуюся из иммигрантов Паннонской котловины. Эта солоноватоводная фауна, претерпев расцвет в среднепонтическое время, была столь схожа с современной, что современная автохтонная каспийская фауна иногда рассматривается как реликт понтической (Мордухай-Болтовской, 1960; Grigorovich et al., 2003).

Таблица 1

Геологическая история Эвксинской и Каспийской котловин в составе единого бассейна (по Рейду и Орловой (Reid, Orlova, 2002) с изменениями)

Геологическая эпоха	Название водоёма	Время, млн. лет назад	Солёность, ‰	Основные геологические события	Основные события в развитии фауны
Миоцен (22–5 млн. лет назад)	Каспийская, Эвксинская и Паннонская котловины составляют единый водоём				
	Раннесарматское море	15–12,5	~20		Снижение разнообразия морской фауны, развитие сарматской солоноватоводной фауны.
	Средне-сарматское море	12,5–10	17–20	Отделение Паннонского бассейна	Замещение морской фауны эндемичной сарматской солоноватоводной.
	Отделение Паннонского водоёма				
	Поздне-сарматское море	10–8,3	6–17		Процветание сарматской фауны.
	Меотическое море	8,3–6,5	6–15	Трансгрессия и восстановление связи с Мировым океаном	Продолжающееся замещение морской фауны одновременно с её инвазией через восстановившееся соединение с морем, дальнейшее видообразование и процветание сарматской фауны.
	Ранне- и Средне-понтическое море	6,5–5,8	12–15	Тектонический прогиб, трансгрессия и восстановление соединения с Паннонским бассейном	Иммиграция эндемичной паннонской фауны (предшественника современной автохтонной каспийской фауны) в объединённый бассейн и постепенное вытеснение морской и сарматской фаун.

Раздельное развитие водоёмов в Эвксинской и Каспийской котловинах

С подъёмом Кавказских гор в конце миоцена Понтическое озеро-море подразделилось на Позднепонтическое озеро-море в Эвксинской котловине и Бабаджанское озеро в Каспийской (табл. 2), а связь с Паннонским озером с конца среднего миоцена более не возобновлялась. Распад Понтического бассейна и отделение Эвксина от Каспия связывают также и с Мессинским кризисом — пересыханием Средиземного моря вследствие закрытия проливов, соединявших этот остаток океана Тетис с Атлантическим океаном, и перетекания части вод понтического бассейна через район современных проливов Босфор и Дарданеллы в средиземноморскую котловину около 5,6–5,3 млн. лет назад (Roveri et al., 2008; Krijgsman et al., 2010). Паннонское озеро, просуществовавшее до плиоцена, характеризовалось богатой фауной эндемичных солоноватоводных моллюсков, в особенности семейства *Cardiidae* (Geary et al., 2001), развивавшейся по мере исчезновения

Таблица 2
Геологическая история солоноватоводных водоёмов Паратетиса в период разделения на три обособленные котловины (поздний миоцен-плейстоцен) (по Орловой с соавторами (2004) с изменениями)

Геологическая эпоха	Эвксинская котловина					Каспийская котловина					Паннонская котловина					
	Название водоёма	Время, млн. л. назад	Солёность, ‰	Основные геологические события	Основные события в формировании фауны моллюсков	Название водоёма	Время, млн. л. назад	Солёность, ‰	Основные геологические события	Основные события в формировании фауны моллюсков	Название водоёма	Время, млн. л. назад	Солёность, ‰	Основные геологические события	Основные события в формировании фауны моллюсков	
Плиоцен	Киммерийский бассейн	5,3-2,6	5-12	Обособление Эвксинского бассейна	Дальнейшее развитие понтийской фауны, среди которой предковые формы современных каспийских автохтонов	Багдажанск бассейн	5,8-5,3	15-30	Обособление Каспийского бассейна, аридизация климата	Вымирание пресноводных и солоноватоводных видов в ходе прогрессирования осолонения.	Паннонский бассейн	5,8-4,6	5-12	Стабильное состояние	Расцвет эндемичной солоноватоводной фауны моллюсков (более 900 видов)	
								Разные гипотезы: от 300% (старобогатов, 1994) до менее 2% (Jones, Simmons, 1996)	Сокращение площади водоёма примерно в 5 раз, затолпена только южная часть Каспийской котловины	Три версии: а) гипералинная, б) пресноводная, в) отсутствие макро-беспозвоночных		4,6-3,5	пресное	Постепенное заполнение котловины терригенными наносами и исчезновение	Пресноводная фауна	
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																
Поздний миоцен																

Окончание табл. 2

Плющен	Куяльницкий (Этриский) бассейн	0,9–0,4	0–8			5–12	2,6–1,7	5–12	Прцветание солоноватоводной понтической фауны, ее миграция в Акчагальский бассейн через Кумо-Манычское соединение.	Акчагальский бассейн	2,5–2	5–2	Первая трансгрессия (прибл. +50 м ниже уровня моря), соединение с Эвксинской котловиной, затем регрессия	Единогласное мнение. В отложениях найдены немногие представители понтической фауны (например моллюски подрода <i>Pontodreissena</i>)				
	Гурийский бассейн	1,7–0,9	5–8			5–12	2–0,7	5–12	Существование понтической фауны и фауны, сходной с современной автохтонной каспийской.	Ашшеронский бассейн	2–0,7	5–12	Вторая большая трансгрессия	Иммиграция фауны каспийского типа из Гурийского бассейна и ее дальнейшее развитие в Каспийской котловине. Менее вероятно происхождение Апшеронской фауны из Акчагальской.				
Плющен	Чаудинский бассейн	0,9–0,4	0–8			5–12	0,7–0,35	5–12	Иммиграция и натурализация пресноводной фауны. Фаунистический обмен с Бакинским водоемом. Развитие лиманной фауны каспийского типа на основе понтических фаунистических элементов и каспийских автохтонов.	Бакинский бассейн	0,7–0,35	5–12	Тюрюкская регрессия, вызванная оледенением (миндель) и след за ней трансгрессия (миндель-рисс).	Процветание каспийской фауны современного типа, ее иммиграция в соседний Чаудинский бассейн.				

Поздний плейстоцен (90–10 тыс. лет назад) и Голоцен (10 тыс лет назад и до наст. времени)				
Современное Чёрное море	Древнее Чёрное море	0,007–настоящее время	1–22	0–5
2-я Средиземноморская фаза. Тектонический прогиб в районе Эгейского моря, вторжение Средиземноморских вод в котловину.				
Массовая иммиграция и натурализация средиземноморской фауны. Оттеснение фауны каспийского типа в лиманы, возможно формирование современных каспийских лиманов. Завершение формирования фауны современного облика. Продолжение естественной экспансии средиземноморских видов, антропогенные инвазии чужеродных видов различного происхождения.		Новокаспийский бассейн и современное Каспийское море		
		0,009–настоящее время		
		0–13		
		Четыре основных цикла колебаний уровня моря при максимальном стоянии вод 20 м ниже уровня моря.		
Фауна современного облика, многочисленные антропогенные инвазии видов различного происхождения.				

пресноводной фауны. Оно прошло стадию Палюдинового озера и исчезло как единый водоём вследствие заноса терригенным материалом. Современный его остаток — озеро Балатон. Водоёмы Каспийской и Эвксинской котловин в ходе трансгрессий различного генезиса возобновляли соединение по Кумо-Манычской впадине; кроме того, эпизодически, в зависимости от уровня водоёмов и тектонических явлений, происходили вторжения средиземноморских вод и медитерранизация фауны Эвксинской котловины (табл. 2, 3).

Далее описание Эвксинской котловины опускаем, оставляя перечень основных событий в таблицах 2 и 3.

Бабаджанское озеро занимало только южную и среднюю части Каспийской котловины. Оно испытывало прогрессирующее осолонение и высыхание из-за аридизации климата и сокращения речного стока; возможно, сокращение площади было связано и с тектоническим прогибом (Karlin, 1995). Бабаджанское озеро сменилось ещё меньшим по площади Балаханским, мнения о солёностном режиме которого противоречивы (табл. 2). Этот период называют также балаханским кризисом солёности. Если справедлива точка зрения об исключительно высокой солёности воды Балаханского водоёма, то пережить этот период, по всей видимости, могли только действительно эвригалинные морские формы и/или прибрежные виды, которые оказались ограничены в своём распространении только распреснёнными участками, прилегавшими к устьям рек. Бессточное Балаханское палеозеро просуществовало около 2,1 млн. лет (Чумаков, 2000); его сменил обширный Акчагыльский водоём, имевший соединение с Куяльницким водоёмом по Кумо-Манычской впадине. Причиной произошедшей трансгрессии было общее повышение уровня Мирового океана. Фауна беспозвоночных Акчагыльского бассейна была сходна с морской, но определённо не относилась ни к меотическому, ни к понтическому типу, а также была, по-видимому, несхожа и с куяльницкой. Последующие плейстоценовые водоёмы — Апшеронское, Бакинское, Хазарское и Хвалынское озёра — как и Акчагыльское, были солоноватоводными и характеризовались сильными флуктуациями уровня. Фауна моллюсков автохтонного каспийского типа идентифицируется с апшеронского времени. Своё происхождение она, очевидно, ведёт из Эвксинской котловины, благодаря возобновлению соединений между бассейнами во время плиоценовых и плейстоценовых трансгрессий (табл. 2, 3) в постбалаханское время с последующим видообразованием иммигрантов в Каспийской котловине (Архангельский, Страхов, 1938; Мордухай-Болтовской, 1960; Старобогатов, 1994).

Заключение

Водоёмы Понто-Каспийской солоноватоводной области за время своей истории прошли несколько циклов от бассейнов морского (иногда гипергалинного) характера до пресноводно-олигогалинных, обладающих широким градиентом солёности и других факторов. Эта история может быть охарактеризована прежде

всего как *совместная и одновременно асинхронная*, поскольку отдельные водоёмы в один и тот же период времени имели существенно различающиеся условия среды, в частности, колебания солёности в них не совпадали. Отличительная особенность этой истории — периодический обмен фаунами между разнородными по своим условиям водоёмами. Изменчивые условия формирования на фоне периодических палеоинвазий (массовых расселений, или дисперсий) — причина приобретения фауной этих водоёмов (прежде всего, Каспийского моря) специфических черт и гетерогенности.

Совместная геологическая история перекликается и с современными особенностями формирования фауны Каспия под влиянием антропогенного расселения видов, главным образом из соседнего черноморско-азовского бассейна (см. главу 6).

Глава 3. ИСТОРИЯ ЗООЛОГИЧЕСКИХ И ПРОМЫСЛОВЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ (развитие представлений о фауне рыб и моллюсков)

Краткий исторический обзор первых описательных сведений о каспийском бассейне (до 1768 г.)

Каспийское море с давних времен вызывало к себе повышенный интерес жителей различных стран, в том числе и славянских. Арабские, персидские и армянские летописи рассказывают о морских походах русских вдоль побережья Ирана ещё в конце IX — начале X века. Всемирно известный путешественник тверской купец Афанасий Никитин во второй половине XV века при путешествии в Персию и Индию побывал в городах Дербенте, Шемахе и Баку. Промысловые богатства Волги и Каспийского моря были настолько привлекательными, что русские выходили для лова рыбы за пределы средневековых границ своего государства, осваивая низовья Волги ещё до того, как они стали принадлежать России. После завоевания Иваном Грозным Казани в 1552 г. и Астрахани (Аджитерхан, Аджи Дархан) в 1554–1556 гг. у русских появилась возможность беспрепятственно ловить рыбу в Волге от Казани до моря. В Астрахани при Петре I была учреждена «Рыбная контора», а все «астраханские рыбные ловли», под которыми подразумевались северо-западные речные и морские воды каспийского бассейна, были переданы Астраханскому городскому обществу (Струбалина, 1990). Во главе «Рыбной конторы» стояли директора из купечества, которые назначали ревизоров для общего контроля и руководства промыслами. Впоследствии, в 1762 г., Екатерина II отдала астраханские рыбные и тюленьи промыслы в содержание купечеству с условием, чтобы они, как и при Петре I, никогда не принадлежали одному лицу.

С начала XVIII века Россия начала искать новые водные пути для расширения международной торговли. В 1714 г. Пётр I заинтересовался сообщением Ходжи Нефиса о том, что существует возможность восстановления прежнего течения Аму-Дарьи по Узбою, которая впадала некогда в Каспийское море, что сделало бы путь в Индию и Иран много короче. Занимались Петра I и проекты соединения Каспийского моря с Чёрным через Азовское; работы длились три года и не были завершены. В 1715 г. по приказу царя экспедицией, которой руководил Александр Бекович-Черкасский (Девлет-Гирей-мурза), были начаты регулярные исследования Каспийского моря. В 1716 и 1718 гг. Александр Иванович Кожин произвёл съёмку значительной части восточного берега. В 1719 г. Фёдор Иванович Соймонов был командирован для описания Каспийского моря и устья Волги, а по представлении журналов и карт Петру I, вновь отправлен в Астрахань для дальней-

шей описи Каспийского моря до Астрабада. К 1721 г. опись западного и южного берегов Каспийского моря была закончена и в том же году была составлена карта, которую Пётр I отправил в Парижскую академию наук. Саймонов продолжал гидрографические исследования побережий Каспийского моря до 1726 г. Во второй половине XVIII века были предприняты экспедиции, позволившие уточнить очертания побережья моря, и в 1796 г. была издана Генеральная карта Каспийского моря (Берг, 1946; Струбалина, 1990).

Первые научные экспедиции 1768–1888 гг.

Для познания геологии и биологии моря большое значение имели обширные исследования, организованные Императорской академией наук и художеств по повелению императрицы Екатерины II (Богданов, 1875). Были организованы пять экспедиций, каждая из которых была поручена одному из учёных — академику Самуилу Готлибу Гмелину (Samuel Gottlieb Gmelin) из Тюбингена, адъютанту Академии Иоганну Антону (Ивану Антоновичу) Гюльденштедту (Гильденштедту) (Johann Anton Gldenstdt) из Риги, академику Петру Симону Палласу (Peter Simon Pallas) из Берлина, ботанику Санкт-Петербургского медицинского сада Иоганну Петру Фальку (Johann Peter (Pehr) Falck) из Швеции и адъютанту Академии Ивану Ивановичу Лепёхину. Все пять экспедиций выехали из Петербурга в июне 1768 г.

В 1768–1774 гг. экспедиция Гмелина совершила путешествие в бассейн Дона и на Кавказ, побывав на берегах Каспийского моря. Гмелин отправился 5 июня 1770 г. из Астрахани в Персию. За два года (до 10 апреля 1772 г.) он побывал в Дербенте, Баку, Шемахе, Сальянах, Энзели, Реште и других местах до Баболя и Сари на востоке. В июле 1773 г. во время второго путешествия на Каспийское море, в котором его сопровождал Карл Иванович Габлицл (Carl Hblizl), он посетил острова Кулалы и Святой (архипелаг Тюленьих островов), мыс Тюб-Караган, заливы Александрбай и Кара-Бугаз-Гол, остров Челекен (иначе Нефтяной; с середины XX века из-за падения уровня моря — полуостров), южный берег Каспийского моря (Mlikovsky, 2008). Умер Гмелин в плену у хайтыцкого хана (кайтагского уцмيا) Эмир-Гамзы от малярии и истощения недалеко от Дербента; похоронен у села Каякент (вкл. фото 2). Хан освободил остальных членов экспедиции, которые сохранили путевые записки и тетради Гмелина и передали их в Академию наук. Результаты экспедиций Гмелин обобщил в своем сочинении «Путешествие по России для исследования трёх царств естества», три из четырёх томов которого изданы посмертно (Gmelin, 1770, 1774a, b, 1784). Гмелин впервые описал организацию рыболовства в волго-каспийском районе.

Паллас возглавил экспедицию в Забайкалье, а также в Башкирию, на Урал, в районы Поволжья и Прикаспийской низменности. Приведённые им сведения о северном побережье Каспия были основаны на личных наблюдениях (в период с 24 по 31 августа (по старому стилю) 1769 г., когда он сделал небольшую экскурсию

из Гурьева в дельту Урала и на взморье), а также на данных, полученных сопровождавшими его студентом Никитой Петровичем Соколовым и Иваном Быковым (побывавшими в период с 1769 по 1773 г. на море к западу от Урала и от Кизляра до Астрахани) (Богданов, 1875; Pallas, 1771, 1773a, b, 1776a, b). Многие новые названия таксонов рыб опубликованы позже в «Zoographia Rosso-Asiatica» (Pallas, 1814). Паллас первый обратил внимание на сходство фауны Чёрного и Каспийского морей. Он объяснял это сходство тем, что некогда эти моря были соединены. Ему же принадлежит очень смелая по тому времени гипотеза о морском происхождении обширных равнин, окружающих Каспийское море (Шлямин, 1954).

Гмелин и Паллас в своих сочинениях излагали, в основном, обширные материалы краеведческого характера. Наряду с этим, ими упомянуты виды встречаемых животных и растений с указаниями мест их нахождения. Для некоторых (преимущественно новых) видов были даны пространные, но не всегда точные морфологические описания. Неоднократно упоминая о бедности животного населения Каспийского моря, они всё же отмечали его рыбное богатство (скорее всего подразумевая продуктивность, а не разнообразие). В работах Гмелина из рыб упомянуты *Cyprinus rutilus* [*Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758)]¹, *Cyprinus nasus* [*Chondrostoma nasus* (Linnaeus, 1758)], *Cyprinus persa* [название *Cyprinus persa* Gmelin, 1774 непригодно, поскольку не содержит описания или ссылки, дано лишь указание локальности «Persa; in lacubus ad Cyrum»]; это название стало пригодным впоследствии у Палласа: *Cyprinus persa* Pallas, 1814 = *Vimba persa* (Pallas, 1814)], *Aspius barbatus* [*Aspius aspius taeniatus* (Eichwald, 1831)], *Cyprinus jesses* [*Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758)], *Cyprinus tinca* [*Tinca tinca* (Linnaeus, 1758)], *Salmo fario* [форель, или ручьевая форма кумжы], *Accipenser ruthenus* [*Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758], «белуга» [*Acipenser huso* Linnaeus, 1758], «сом» [*Silurus glanis* (Linnaeus, 1758)], *Perca nilotica* [?].

Из моллюсков Гмелин указывает *Cardium edule* Linnaeus, 1758 [*Cerastoderma* sp.]; *C. rusticum* Linnaeus, 1758 [*Cerastoderma* sp.]; *C. trilaterum* Gmelin, 1774 [*Didacna trigonoides* (Pallas, 1771)]; *Tellina fragilis* Linnaeus, 1758 [?; ошибочное определение, *Gastrana fragilis* (Linnaeus, 1758) распространена на Атлантическом побережье Европы, в Средиземном, Эгейском, Мраморном, Чёрном и Азовском морях; в Каспийском море не встречается; Grimm (1876) полагал, что это неверно определённая *Adacna vitrea* Eichwald, 1829]; *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 [*Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771)]; «разные мелкие ракушки»: *Chama* [?], *Helix* [?]. Вид *Cardium trilaterum* был описан для науки впервые, но действительного (валидного) статуса это название не получило, поскольку тремя годами ранее Паллас описал этого же моллюска как *Cardium trigonoides* Pallas, 1771.

¹ Здесь и далее, после названий видов, опубликованных в работах XVIII–XIX вв., ныне относимых к другим родам, невалидных или ошибочных, в квадратных скобках даны современные названия таксонов. В случаях, когда ошибочные определения без морфологических описаний или неточные описания и отсутствие рисунков не позволяют понять, с каким именно животным имел дело автор, указано современное родовое название или символ [?].

Паллас описал пять новых видов рыб из бассейна Каспийского моря (нигде более не встречающихся): *Cyprinus chalybatus* Pallas, 1814 [*Luciobarbus capito* (Gueldenstaedt, 1773)], *Cyprinus mystaceus* Pallas, 1814 [partim: *Luciobarbus capito* (Gueldenstaedt, 1773), partim: *Luciobarbus mursa* (Gueldenstaedt, 1773)], *Cyprinus clupeoides* Pallas, 1776 [*Alburnus chalcoides* (Gueldenstaedt, 1772)], *Cyprinus persa* [*Vimba persa* (Pallas, 1814)], *Gobius macrocephalus* [*Benthophilus macrocephalus* (Pallas, 1787)]; в его трудах описаны как новые также некоторые виды, более широко распространённые, но с указанием на обитание и в этом бассейне: *Acipenser stellatus* Pallas, 1771, *Acipenser helops* Pallas, 1814 [новое название для *Acipenser stellatus* Pallas, 1771], *Cyprinus gibbosus* Pallas, 1814 [*Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758)], *Cyprinus sapa* [*Ballerus sapa* (Pallas, 1814)], *Salmo spurius* Pallas, 1814 [*Salmo trutta* Linnaeus, 1758], *Salmo taimen* [*Hucho taimen* (Pallas, 1773)], *Gobius fluviatilis* Pallas, 1814 [partim: *Neogobius pallasi* (Berg, 1916)].

Из моллюсков Палласом упоминаются 7 видов: *Cardium edule* Linnaeus, 1758 [*Cerastoderma* sp.]; *Cardium rusticum* Linnaeus, 1758 [*Cerastoderma* sp.]; *Cardium trigonoides* Pallas, 1771 [*Didacna trigonoides* Pallas, 1771]; *Mya edentula* Pallas, 1771 [?]¹; *Mytilus polymorphus* Pallas, 1771 [*Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771)]; *Nerita pupa* Linnaeus, 1758 [?; ошибочное определение], *Venus gallina* Linnaeus, 1758 [?; ошибочное определение, *Chamelea gallina* (Linnaeus, 1758), хотя и обитает в Средиземном море, в Каспийском море не встречается]. Учитывая неточность описаний и ошибки в определении, более или менее достоверными в работах Гмелина и Палласа можно считать сведения об обитании в Каспийском море четырёх или пяти видов моллюсков (один или два вида церастодерм, *Didacna trigonoides*, *Dreissena polymorpha* и *Hypanis plicata*).

Гюльденштедт (в его отряде было также четверо студентов, рисовальщик и чучельник) предпринял выезды на Кавказ в 1770 г. Он побывал на Тереке, в Тифлисе, где пробыл довольно долго в разъездах по Кахетии, Осетии и Имеретии. Описал (Gueldenstaedt, 1772, 1773, 1781) ряд речных и проходных видов рыб каспийского бассейна: *Acipenser schypa* Gueldenstaedt, 1772 [? *Acipenser nudiventris* Lovetsky, 1828], *Cyprinus capoeta* [*Capoeta capoeta* (Gueldenstaedt, 1773)], *Cyprinus fundulus* Gueldenstaedt, 1787, [*Capoeta capoeta* (Gueldenstaedt, 1773)], *Cyprinus*

¹ Эйхвальд сначала (Eichwald, 1829) указал этот вид для Каспийского моря как *Glycymeris edentula* Pall. Позднее (Eichwald, 1838), установив для каспийских моллюсков, отнесённых им ранее (Eichwald, 1829) к роду *Glycymeris* Da Costa, 1778, отдельный род *Adacna*, он не включил в него вид *G. edentula*; однако в описании к *Adacna plicata* (Eichwald, 1829) указал, что данный вид, по его мнению, является *Mya edentula* «Haec, ni fallor, est *Mya edentula* Pall.» (Eichwald, 1838: 172). Логвиненко и Старобогатов (1967, 1968), вопреки принципу приоритета, указали *Mya edentula* как синоним *Hypanis plicata plicata* (Eichwald, 1829) [*Hypanis plicata* (Eichwald, 1829)], и со знаком «?» указали «*Adacna edentula* Pall. sensu Eichwald, 1838» в качестве синонима *Adacna angusticostata polymorpha* (Logvinenko et Starobogotov, 1967) [*Adacna polymorpha* Logvinenko et Starobogotov, 1967]. Однако в последующей работе (Eichwald, 1838) название «*Adacna edentula* Pall.» нигде не фигурирует. В настоящий момент положение таксона *Mya edentula* в системе двустворчатых моллюсков не определено.

mursa [*Luciobarbus mursa* (Gueldenstaedt, 1773)], *Cyprinus capito* [*Luciobarbus capito* (Gueldenstaedt, 1773)], *Cyprinus chalcoides* [*Alburnus chalcoides* (Gueldenstaedt, 1772)], *Salmo leucichthys* [*Stenodus leucichthys* (Gueldenstaedt, 1772)].

Первые обстоятельные исследования собственно каспийской фауны принадлежат Карлу Эдуарду (Эдуарду Ивановичу) Эйхвальду (Karl Eduard von Eichwald). В 1825 г. Эйхвальд, бывший тогда профессором зоологии Казанского университета, был командирован для исследования Каспийского моря и Кавказа. Получив в своё распоряжение казённый корвет «Геркулес», он провёл на море свыше трёх месяцев. Из Астрахани Эйхвальд отправился морем к мысу Тюб-Караган, обследовал Мангышлак, перебрался на западный берег (в Тарки, Дербент и Баку) и снова на восточный, где обследовал Балханский залив, остров Челекен, старое устье Аму-Дарьи, посетил Астрабад, Мазандеран, Гилян. Через Баку и Тифлис в сентябре 1826 г. он возвратился в Казань (Eichwald, 1834; Grimm, 1876; Плахотник, 1996). Эйхвальду удалось собрать богатые коллекции по палеонтологии и этнографии, менее значительные — по рецентным каспийским животным. Зоологические материалы экспедиции и построенные на них теоретические обобщения, касающиеся геологического прошлого бассейна и истории каспийской фауны, изложены Эйхвальдом в нескольких работах, вышедших в 1829–1855 гг. (Eichwald, 1829, 1830, 1831, 1838, 1841, 1855). Из водных позвоночных Эйхвальд описал несколько новых видов рыб, в том числе, валидных до настоящего времени: *Clupea caspia* [*Alosa caspia* (Eichwald, 1838)], *Cyprinus taeniatus* [*Aspius aspius taeniatus* (Eichwald, 1831)], *Cobitis caspia* [*Sabanejewia caspia* (Eichwald, 1838)], *Atherina presbyter* var. *caspia* [*Atherina caspia* Eichwald, 1838], *Syngnathus caspius* Eichwald, 1838, *Gobius caspius* [*Neogobius caspius* (Eichwald, 1831)], *Gobius affinis* [*Neogobius melanostomus affinis* (Eichwald, 1831)], *Gobius sulcatus* Eichwald, 1831 [*Neogobius melanostomus affinis* (Eichwald, 1831)], а также выделил род *Benthophilus* Eichwald, 1831.

В отношении изучения моллюсков его наследие более основательно. На основе литературных и собственных данных Эйхвальд (Eichwald, 1829) опубликовал список моллюсков, включающий, среди прочих, восемнадцать видов, область распространения которых в той или иной степени связана с Каспийским морем. Для четырёх из них: *Teredo nivalis* Linnaeus, 1758, *Solen siliqua* Linnaeus, 1758 [*Ensis siliqua* (Linnaeus, 1758)], *Venus gallina* sensu Pallas, 1771 [?] и *Paludina vivipara* Lamarck sensu C. Pfeiffer, 1828 [*Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758)] указано распространение «Европа» или «европейские моря». В XIX веке это не исключало возможности обитания в Каспийском море, хотя в настоящее время известно, что там большинства указанных видов нет (*V. viviparus* проникает в опреснённые участки Северного Каспия). Остальные четырнадцать ископаемых и рецентных видов (табл. 4) включают семь, упоминавшихся ранее в работах Гмелина (Gmelin 1774b, 1784) и Палласа (Pallas, 1776a), и семь, описанных Эйхвальдом впервые (пять из которых сохранили валидный статус до настоящего времени) (Eichwald, 1829). Позднее, в работе, посвященной непосредственно фауне Каспийского

Таблица 4

Виды моллюсков, указанные Эйхвальдом (Eichwald, 1829) из Каспийского моря,
в том числе, новые

№	Виды по: Eichwald, 1829	Рецентные виды согласно «Catalogue of the continental mollusks of Russia and adjacent territories» (Kantor et al., 2010) и фактам, установленным при подготовке данного Определителя
1	<i>Cardium edule</i> Eichwald, 1829 (non Linnaeus, 1758)*	<i>Cerastoderma rhomboides</i> (Lamarck, 1819)
2	<i>Cardium rusticum</i> Eichwald, 1829 (non Linnaeus, 1758)*	<i>Cerastoderma glaucum</i> (Poiret, 1789)
3	<i>Cardium trigonoides</i> Pallas, 1771*	<i>Didacna trigonoides</i> Pallas, 1771
4	<i>Cardium crassum</i> Eichwald, 1829 (non Gmelin, 1791)	<i>Didacna baeri</i> (Grimm, 1877)
5	<i>Cardium protractum</i> Eichwald, 1829	<i>Didacna protracta</i> (Eichwald, 1829)
6	<i>Mytilus polymorphus</i> Pallas, 1771*	<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas, 1771)
7	<i>Glycymeris edentula</i> "Pall." Eichwald, 1829 (non <i>Mya edentula</i> Pallas, 1771)*†	?
8	<i>Glycymeris plicata</i> Eichwald, 1829†	<i>Hypanis plicata</i> (Eichwald, 1829)
9	<i>Glycymeris laeviuscula</i> Eichwald, 1829†	<i>Adacna laeviuscula</i> (Eichwald, 1829)
10	<i>Glycymeris vitrea</i> Eichwald, 1829†	<i>Adacna vitrea vitrea</i> (Eichwald, 1829)
11	<i>Corbula caspia</i> Eichwald, 1829	<i>Adacna caspia caspia</i> (Eichwald, 1829)
12	<i>Nerita fluviatilis</i> Linnaeus, 1758	<i>Theodoxus fluviatilis</i> (Linnaeus, 1758)
13	<i>Tellina fragilis</i> Gmelin, 1774 (non Linnaeus, 1758)*†	?
14	<i>Venus tricuspis</i> Eichwald, 1829	Ископаемый вид

Примечание. * — виды, указанные Эйхвальдом по литературным источникам (Gmelin, 1774; 1784; Pallas, 1771). † — виды, которые Эйхвальд считал ископаемыми.

моря, им (Eichwald, 1838) впервые, наряду с двустворчатыми, приведены более или менее подробные описания брюхоногих моллюсков. Для каспийских кардиид были установлены новые роды: *Didacna* Eichwald, 1838 [для *Cardium trigonoides* и *C. crassum* Eichwald, 1829 (non Gmelin, 1791)], *Adacna* Eichwald, 1838 (для видов рода *Glycymeris* sensu Eichwald, 1829) и *Monodacna* Eichwald, 1838 (для *Corbula caspia* Eichwald, 1829). Помимо известных ранее видов были описаны двенадцать новых видов и три указаны впервые для бассейна Каспийского моря. Среди новых видов часть являются ископаемыми, а часть младшими синонимами. Согласно «Каталогу континентальных моллюсков России и прилежащих территорий» (Kantor et al., 2010), опирающемся на результаты таксономических исследований моллюсков, проведённых во второй половине XX — начале XXI века, а также фактам, установленным при подготовке данного Определителя, из тринадцати новых видов, описанных Эйхвальдом (Eichwald, 1838), валидными являются десять (6 рецентных, 4 ископаемых) (табл. 5).

Таблица 5

Виды моллюсков, указанные Эйхвальдом (Eichwald, 1838) из Каспийского моря,
в том числе, новые

№	Виды по: Eichwald (1838)	Рецентные виды согласно «Catalogue of the continental mollusks of Russia and adjacent territories» (Kantor et al., 2010) и фактам, установленным при подготовке данного Определителя
1	<i>Paludina variabilis</i> Eichwald, 1838 †	<i>Turricaspia variabilis</i> (Eichwald, 1838)
2	<i>Paludina triton</i> Eichwald, 1838	<i>Turricaspia triton</i> (Eichwald, 1838)
3	<i>Paludina exigua</i> Eichwald, 1838 †	<i>Pseudamnicola exigua</i> (Eichwald, 1838)
4	<i>Paludina pusilla</i> Eichwald, 1838	<i>Caspiohydrobia eichwaldiana</i> (Golikov et Starobogatov, 1966)
5	<i>Rissoa caspia</i> Eichwald, 1838 †	<i>Turricaspia caspia</i> (Eichwald, 1838)
6	<i>Rissoa conus</i> Eichwald, 1838 †	<i>Turricaspia conus conus</i> (Eichwald, 1838)
7	<i>Rissoa dimidiata</i> Eichwald, 1838 †	<i>Pyrgula dimidiata</i> (Eichwald, 1838)
8	<i>Neritina liturata</i> Eichwald, 1838	<i>Theodoxus pallasii</i> Lindholm, 1924
9	<i>Bullina usturtensis</i> Eichwald, 1838 †	Ископаемый вид
10	<i>Crassatella caspia</i> Eichwald, 1838 †	Ископаемый вид
11	<i>Mastra caragana</i> Eichwald, 1838 †	Ископаемый вид
12	<i>Cyclas usturtensis</i> Eichwald, 1838 †	? <i>Sphaerium</i> sp. Ископаемый вид
13	<i>Cyrena orientalis</i> Lamarck, 1818	<i>Corbicula fluminea</i> (Müller, 1774)
14	<i>Cyrena fuscata</i> Lamarck, 1818 †	<i>Corbicula fluminea</i> (Müller, 1774)
15	<i>Donax priscus</i> Eichwald, 1838 †	Ископаемый вид

Примечание. † — виды, которые Эйхвальд считал ископаемыми.

Позже Эйхвальд (Eichwald, 1841, 1855) расширяет сведения о видовом составе каспийских моллюсков за счёт новых ископаемых (*Monodacna intermedia* Eichwald, 1841, *M. propinqua* Eichwald, 1841, *Pholas usturtensis* Eichwald, 1855) и рецентных видов: *Dreissena caspia* Eichwald, 1855, *Cardium ornatum* Eichwald, 1855 [*Cerastoderma glaucum* (Poiret, 1789)], *Paludina spica* Eichwald, 1855 [*Turricaspia spica* (Eichwald, 1855)]. Кроме того, он дополняет своё описание *Rissoa caspia* [*Turricaspia caspia* (Eichwald, 1838)]. Раковины взрослых особей *Cardium protractum* Eichwald, 1829 повторно описываются Эйхвальдом в роде *Adacna* [*Adacna protracta* Eichwald, 1841 = *Didacna protracta* (Eichwald, 1829)]¹, а раковины ювенильных *C. protractum* — как новый вид *Monodacna catillus* Eichwald, 1841 [который, таким образом, является синонимом вида *Didacna protracta* (Eichwald, 1829)], а также впервые для Каспийского моря указывается *Dreissena rostriformis* (Deshayes, 1838).

¹ Тожественность описаний *Cardium protractum* Eichwald, 1829 и *Adacna protracta* Eichwald, 1841 впервые установлена при подготовке данного Определителя; таким образом, согласно статье 23 МКЗН, правильное написание вида *Didacna protracta* (Eichwald, 1829), а не *Didacna protracta* (Eichwald, 1841), как указано в «Каталоге континентальных моллюсков России и прилежащих территорий» (Kantor et al., 2010).

Следует отметить, что Эйхвальд собирал малакологические материалы преимущественно на мелководье и на берегу, поэтому, как правило, имел дело с пустыми раковинами моллюсков. Обилием моллюсков, находимых «постоянно мёртвыми», он обосновал свой вывод о том, что каспийская фауна, некогда разнообразная, ныне обеднена за счёт вымирания животных вследствие возрастающего осолонения моря (Eichwald, 1838, 1841; Гримм, 1876).

Примерно в одно время с работами Эйхвальда в России и за рубежом были опубликованы несколько монографий других авторов, включающих сведения о каспийских моллюсках. Так, Эдуард Петрович Менетрие (Менетриэ, Édouard Ménétries) в каталоге (Ménétries, 1832) приводит двух каспийских моллюсков *Glycymeris laeviuscula* Eichwald, 1829 [*Adacna laeviuscula* (Eichwald, 1829)] и *Hypanis plicata* Pander [*Hypanis plicata* (Eichwald, 1829)]. Иван Андреевич Криницкий в списке наземных, пресноводных и морских моллюсков Российской империи (Krynicky, 1837) относительно каспийских видов в основном придерживается определений Эйхвальда и указывает ряд новых таксонов, впоследствии сведённых Старобогатовым (1968) в синонимы. Это род *Amphidesma* Krynicky, 1837 и вид *Amphidesma caspia* Krynicky, 1837 (non *Corbula caspia* Eichwald, 1829) [*Adacna vitrea glabra* (Ostroumoff, 1905)], к которому Криницкий сводил в синонимы *Hypanis plicata* Pander, in Ménétries, 1832 и *Glycymeris plicata* Eichwald, 1829, виды *Paludina eichwaldi* Krynicky, 1837 (non auctorum) [*Turricaspia variabilis* (Eichwald, 1838)] и *Cardium eichwaldi* Krynicky, 1837, замещающее название для *Cardium crassum* Eichwald, 1829 (non Gmelin, 1791) [*Didacna baeri* (Grimm, 1877)].

Жан Луи Родольф Агассис (Агассиц; Jean Louis Rodolphe Agassiz), по-видимому, не зная предшествующих работ Эйхвальда, заново описывает двух каспийских кардий (Agassiz, 1842–1845) и относит их к роду *Pholadomya* Sowerby, 1823: *Ph. caspica* Agassiz, 1842 [*Adacna laeviuscula* (Eichwald, 1829)], *Ph. crispa* Agassiz, 1842 [*Hypanis plicata* (Eichwald, 1829)].

В 1829 г. на Каспийском море в устье Волги побывал Александр фон Гумбольдт (Friedrich Wilhelm Heinrich Alexander Freiherr von Humboldt), который в течение восьми дней занимался «определением уровня Каспийского моря и собиранием морских продуктов» (Зонн, 2005: 71).

Три экспедиции на Каспийское море предпринял из Оренбурга Григорий Силыч Карелин. В 1832 г. работала экспедиция по исследованию северо-восточной части моря. По инициативе Карелина у восточного берега залива Кайдак в 1834 г. был построен форт Ново-Александровский (в урочище Кызыл-Таш) (впоследствии переведённый на западный берег Мангышлака). В 1836 г. Карелин возглавлял экспедицию на судне «Св. Гавриил» по обследованию восточных и юго-восточных берегов Каспия. Карелин собрал огромные коллекции, которые не были обработаны, и почти ничего не опубликовал (Богданов, 1875).

Экспедиции Карелина по времени (1834 г.) совпали с путешествием химика-фармацевта и геолога Карла Христиана Трауготта Фридемана (Фердинанда Ивановича) Гёбеля (Carl Christian Traugott Friedemann Göbel), который произвёл

определение химического состава волжских и донских вод, вод Каспийского, Чёрного и Азовского морей. Кроме прочего, он побывал в Гурьеве, откуда берегом моря проехал в Астрахань. Зоологические наблюдения и сборы в этой экспедиции осуществлял Карл Карлович Клаус (Karl Ernst Claus). Их совместная работа была издана в Дерпте (Göbel, 1837, 1838). Сборы Гёбеля и Клауса по рыбам попали в Зоологический кабинет Императорского Санкт-Петербургского университета и, позже (в 1863–1865 гг.), часть их была передана в Зоологический музей Императорской академии наук (ныне ЗИН РАН, 31 номер хранения, в том числе, лектотип редкого вида *Benthophilus granulatus* Kessler, 1877). В честь Гёбеля назван бычок *Ponticola goebelii* (Kessler, 1874).

Начало специальных научных исследований каспийского рыболовства связано с обращением одного из астраханских почётных граждан, рыбопромышленника Ф.Г. Голикова, в Русское Географическое общество, основанное в 1845 г. Экспедицию сначала назначили на 1847 г., её руководителем был определён академик Карл Максимович Бэр (Карл Эрнст фон Бэр, Karl Ernst von Baer). Непосредственным помощником Бэра был определён ботаник по образованию Николай Яковлевич Данилевский. Однако только в 1851 г. Министерство земледелия и государственных имуществ, которое ведало организацией исследований природных ресурсов и рыболовством, с участием Русского Географического общества учредило многолетнюю научно-промысловую экспедицию на территории Российской империи. Экспедиции была поставлена цель определить рыбные богатства России и получить материалы, которые позволили бы организовать более бережное использование наиболее ценных видов — прежде всего, осетровых в волго-каспийском бассейне и судака в азовском. Отсутствие чёткого представления о биологии и условиях обитания рыб в водоёмах России не позволяло обоснованно вводить меры регулирования рыболовства в тех водоёмах, в которых уже тогда чувствовалась в этом необходимость. 21 февраля 1852 г. Николай I приказал министру государственных имуществ Павлу Дмитриевичу Киселёву послать экспедицию на Волгу и Каспийское море, и весной в Географическом обществе была сформирована комиссия для выработки её плана. Обследование рыболовства на Волге и в Каспийском море в техническом, статистическом и естественно-историческом отношениях — такова была официальная задача экспедиции. 23 марта 1853 г. был издан указ о назначении Каспийской экспедиции сроком на три года. 13 мая вице-президент объявил об отправке экспедиции, и 14 июня 1853 г. экспедиция Бэра выехала из Петербурга. Её участниками были: в качестве статистика — ботаник Н.Я. Данилевский, известный своими работами в области демографии, статистики, агрономии, географии, климатологии, гидрографии; в качестве техника — выпускник Дерптского университета со степенью кандидата сельского хозяйства А.Я. Шульц, принимавший участие вместе с Бэром в исследовании Чудского озера и изучении состояния рыболовства в Финляндии и Швеции; в качестве рисовальщика-препаратора — К.И. Никитин. Позже, в начале 1854 г., в качестве помощника естествоиспытателя к ним присоединился московский ботаник

Н.М. Семёнов, уволившийся в конце того же года, и прикомандированный министром государственных имуществ П.Д. Киселёвым к экспедиции его советник В.И. Иславин. Вместо Семёнова на семь месяцев 1855 г. был прикомандирован учитель биологии Астраханской гимназии Карл Иванович Вейдеман. Здесь и далее информация об экспедициях Бэра и Данилевского заимствована из опубликованных работ и заметок участников экспедиции (Бэр, 1860а, б, 1950, 1984[1852]; Данилевский, 1860а, б, в, 1863, 1867, 1984[1855]), а также из ряда последующих публикаций (Семёнов, 1885; Троицкий, 1961; Лукина, 1984).

С 14 июня 1853 г. по март 1857 г. Бэр совместно с Данилевским совершил четыре научных путешествия на берега Каспийского моря в рамках единой комплексной экспедиции. Начав свою работу из Нижнего Новгорода, учёные обследовали Каму, берега Волги, озёра Баскунчак и Эльтон и, спускаясь вниз по Волге к Астрахани, знакомились с жизнью рыболовецких станов, организацией рыболовства и другими сторонами работы промыслов. Исследователи посетили восточное и западное побережья Каспия, полуостров Мангышлак, были на островах Кулалы, Морской, Святой. За время экспедиции они наблюдали подлёдный лов, весенний лов рыбы, весенний ход сельди, обнаружили основные места нереста осетровых рыб.

В целом, во время Каспийской экспедиции 1853–1857 гг. были собраны обширные геологические, зоологические, палеонтологические и краниологические коллекции, поступившие в музеи Академии (Лукина, 1984). Значительные по тем временам коллекции, в частности, рыб от Бэра, Данилевского и Вейдемана получил Зоологический музей; в ЗИН РАН до сих пор хранится более 40 номеров из этих сборов. Однако коллекция по беспозвоночным не была обработана и впоследствии погибла: «подверглась участи многих коллекций, т.е. исчезла бесследно, сгнивши, кажется, где-то в подвале, не дождавшись обработки» (Гримм, 1876: 11). Это высказывание Гримма верно лишь отчасти. Местонахождение большинства собранных Бэром каспийских моллюсков в настоящее время точно не известно и, скорее всего, они по большей мере утрачены. Однако, в процессе подготовки данного определителя в ЗИН РАН были обнаружены не каталогизированные раковины каспийских двустворчатых моллюсков (преимущественно *Didacna trigonoides*) без подробных этикеток, но со старыми рукописными пометками «Коллекция Бэра». Кроме того, часть каспийских материалов приобрел у Бэра зоолог Виктор Александрович Годлевский (Wiktor Godlewski) и предоставил для обработки биологу и палеонтологу, доценту Дерптского университета Владиславу Дыбовскому (Władysław Dybowski) — младшему брату знаменитого зоолога Бенедикта Дыбовского, с которым Годлевский провёл 11 лет в ссылке и на поселении в Сибири и на Дальнем Востоке. Результаты этой работы легли в основу крупной сводки «Die Gastropoden — Fauna des Kaspischen Meers» (Dybowski, 1888). Подробнее об этом см. ниже раздел, посвященный статье Дыбовского.

Основные результаты каспийских исследований 1854–1857 гг. Бэр изложил в письмах, опубликованных под общим названием «Kaspische Studien» (Baer, 1855),

а также в книге «Рыболовство в Каспийском море и его притоках», которое является вторым томом 9-томного издания «Исследования о состоянии рыболовства в России» (Бэр, 1860б). Собственно фаунистических данных по моллюскам в этих трудах не много. Бэр указывает находки в живом состоянии тех видов из родов *Cardium* Linnaeus, 1758 и *Adacna*, которые Эйхвальд считал вымершими; отмечает более крупные размеры пустых раковин, находящихся на берегу, по сравнению с живыми моллюсками, извлекаемыми из моря (в дальнейшем эта зависимость была опровергнута исследованиями Гримма (1876)); дополняет сведения об ископаемых двустворчатых, встречающихся по берегам Каспия, находками раковин представителей родов *Venus* Linnaeus, 1758 и *Lutraria* Lamarck, 1799.

Более весомым результатом экспедиции Бэра и Данилевского был Устав каспийских рыбных и тюленых промыслов, утверждённый правительством в 1865 г. Устав, в основном, касался вопросов по организации промысла в Волго-Каспийском рыболовном районе. Причиной неурядиц в рыбном промысле и частых перемен в законодательстве, как пишет Бэр, было «неимение учёных исследований о жизни рыб в Каспийском море и его притоках, об условиях, действующих на их размножение и уничтожение, и об отношениях, в которых находятся эти условия к способам лова, ныне существующим, и к постановлениям, относительно их изданным» (Бэр, 1860б: 9).

В 1860–1862 гг. на северном и северо-восточном побережье Каспийского моря побывал Николай Алексеевич Северцов — основоположник зоогеографии, ботаник, этнограф и путешественник. В эти годы Северцов работал на Урале в качестве члена комитета по устройству Уральского казачьего войска. В течение двух лет он имел возможность производить общегеографические исследования реки Урал, низовьев Волги и, частично, Арало-Каспийской низменности, собирать коллекции. Изучая береговую линию северной части Каспийского моря, Северцов установил изменение её со времён Палласа, вызванное понижением уровня моря. Результатом этих работ явилась «Карта отступления Каспийского моря при устьях реки Урала за годы 1772, 1834 и 1862», составленная совместно с топографом Алексеевым и опубликованная, наряду с несколькими другими картами Северцова, лишь через 30 лет в книге Николая Андреевича Бородин «Уральское казачье войско» (Бородин, 1891). Кроме того Северцов (1863) опубликовал работу «Жизнь красной рыбы в уральских водах и её значение для порядка уральских рыболовов», в которой подробно описал весеннюю севрюжью плавню 1861 г. и внёс предложения по охране севрюги во время нереста и по улучшению приёмов рыболовства.

В 1862 г. профессор зоологии Миланского университета Филиппо де Филиппи (Filippo de Filippi) совершил путешествие по Каспийскому морю, объехав северную, прикаспийскую, часть Персии и Закавказья (Муганскую степь) до Тифлиса. В описании его путешествия (De Filippi, 1863, 1865) приведено много зоологических наблюдений. Он описал следующие виды рыб из бассейна Каспийского моря: *Barbus cyri* De Filippi, 1865, *Barbus miliaris* De Filippi, 1863 [Lu-

ciobarbus mursa Gueldenstaedt, 1773], *Capoeta sevangi* De Filippi, 1865, *Abramis microlepis* [*Acanthalburnus microlepis* (De Filippi, 1863)], *Alburnus eichwaldii* [*Alburnoides eichwaldii* (De Filippi, 1863)], *Squalius turcicus* De Filippi, 1865 [*Squalius orientalis* Nordmann, 1840], *Cobitis aurata* [*Sabanejewia aurata* (De Filippi, 1863)], *Gobius nasalis* [*Proterorhinus nasalis* (De Filippi, 1863)].

В шестидесятых годах XIX века на Каспийском море состоялась экспедиция капитан-лейтенанта Николая Алексеевича Ивашинцева. Ивашинцову принадлежит идея разделения моря на три части: «Море как бы самой природой разделено на три отдельных бассейна; северный — к северу от линии между островом Чечень и Тюб-Караганом, средний — между этой нижней и другою, идущей от Апшерона к Красноводскому заливу, и нижний — древнее Гирканское море. Эти части различны между собой не только по характеру и виду берегов, но и во многих других отношениях» (цит. по: Зонн, 2005). В этой экспедиции работал и активно коллекционировал зоологический материал лейтенант Александр Фёдорович Ульский; в ЗИН РАН хранятся его сборы бычковых рыб от Челекена.

В 1867 г., в течение полугода, и в 1868 г. на восточном побережье Каспийского моря работал Эммануил Данилович Пельцам, направленный Казанским университетом. В 1869 г. Каспийское море посетил профессор Александр Онуфриевич Ковалевский. Он пробыл всего несколько дней в Петровске (Махачкале) и Баку, но собрал большую коллекцию морских червей и ракообразных. Он же выдвинул гипотезу о соединении Акчагыльского бассейна с нынешним Белым морем, объясняя этим наличие в Каспийском море тюленя, кумжи и белорыбицы (Зонн, 2005).

Приблизительно с 1867 г. в окрестностях Астрахани занимался энтомологическими и ихтиологическими наблюдениями Василий Евграфович Яковлев, опубликовавший ряд отдельных заметок. Собранных им моллюсков он передавал для изучения Гримму. Яковлевым описан, наверное, самый известный из всех сугубо каспийских видов — вобла, *Leuciscus rutilus caspicus* [*Rutilus caspicus* (Yakovlev, 1870)], а также волжский подуст *Chondrostoma variable* Yakovlev, 1870 (Яковлев, 1870, 1873).

В 1874–1885 гг. Санкт-Петербургским обществом естествоиспытателей была организована обширная Арало-Каспийская экспедиция. Изучением каспийской фауны в её составе занимался Оскар Андреевич Гримм, в то время консерватор Зоологического кабинета и приват-доцент кафедры зоологии Санкт-Петербургского университета. В 1874 и 1876 г. он исследовал среднюю и, главным образом, южную части Каспийского моря в «зоологическом отношении», определял температуру и солёность воды, зоны распространения гидробионтов до глубины около 300 метров, собрал обширные коллекции (Гримм, 1876, 1877).

Ихтиологические сборы экспедиций Гримма были обработаны Карлом Фёдоровичем Кесслером, который, помимо многих других выдающихся сочинений, опубликовал две работы, заложившие основу систематики рыб арало-пonto-кас-

пийского бассейна (Кесслер, 1870б, 1874, 1877). Среди описанных им более 85 видов рыб, следующие новые виды (преимущественно по сборам Гёбеля, Вейдемана, Гримма) из бассейна Каспийского моря считаются валидными (или их статус требует изучения): *Clupeonella grimmi* Kessler, 1877, *Barbus ciscaucasicus* Kessler, 1877, *Barbus goktschaicus* Kessler, 1877, *Alburnus filippi* Kessler, 1877, *Alburnus hohenackeri* Kessler, 1877, *Chondrostoma oxyrhynchum* Kessler, 1877, *Chondrostoma cyri* Kessler, 1877, *Cobitis hohenackeri* Kessler, 1877, *Oxynoemacheilus brandti* (Kessler, 1877), *Salmo ischchan* Kessler, 1877, *Salmo ischchan gegarkuni* Kessler, 1877, *Salmo caspius* Kessler, 1877, *Benthophilus baeri* Kessler, 1877, *Benthophilus ctenolepidus* Kessler, 1877, *Benthophilus granulosus* Kessler, 1877, *Benthophilus grimmi* Kessler, 1877, *Benthophilus leptcephalus* Kessler, 1877, *Benthophilus leptorhynchus* Kessler, 1877, *Benthophilus spinosus* Kessler, 1877, *Caspiosoma caspium* (Kessler, 1877), *Knipowitschia longicaudata* (Kessler, 1877), *Mesogobius nigrionotatus* (Kessler, 1877), *Chasar bathybius* (Kessler, 1877), *Ponticola cyrius* (Kessler, 1874), *Ponticola goebelii* (Kessler, 1874), *Babka macrophthalma* (Kessler, 1877), *Ponticola syrman eurystomus* (Kessler, 1877), *Proterorhinus semipellucidus* (Kessler, 1877). Ранее Кесслер (1870а) описал каспийскую миногу *Caspiomyzon wagneri* (Kessler, 1870). Именно Кесслер разработал первую экологическую классификацию рыб, разделив их на группы: морские, солоноватоводные, разнородные, проходные, полупроходные и пресноводные. Экземпляры рыб, собранные Гриммом в 1875 и 1876 г. и обработанные Кесслером, в том числе, типовые экземпляры новых видов, хранились в Зоологическом кабинете Императорского Санкт-Петербургского университета (Яценко, 1895), который был впоследствии расформирован, а коллекция разделена между кафедрой зоологии позвоночных и кафедрой ихтиологии и гидробиологии тогда уже Ленинградского государственного университета; до настоящего времени сохранилась лишь небольшая часть коллекции на кафедре ихтиологии и гидробиологии. Часть материалов Гримма была передана из Зоологического кабинета в Зоологический музей (ныне ЗИН РАН), где хранится до настоящего времени (около 50 номеров хранения).

Коллекции по беспозвоночным Гримм обрабатывал самостоятельно. В его работах (Гримм, 1876, 1877) приводятся 32 вида двусторчатых и брюхоногих моллюсков с подробными морфологическими описаниями, обсуждением вариантов изменчивости, указанием особенностей географического и глубинного распространения. Двадцать четыре вида указаны впервые для средней и южной частей моря. Шесть таксонов были описаны для науки впервые (табл. 6).

Гримм, суммируя свои многосторонние наблюдения над каспийскими моллюсками не только в прибрежных, но и в глубоководных областях моря, впервые более или менее обоснованно приходит к заключению о самобытности и высокой степени эндемизма каспийских моллюсков. Из его заключений следует, что из 15 видов кардиид, встречающихся в каспийских водах, только один вид *Cardium edule* Linnaeus, 1758 с его разновидностями должен быть отнесён к формам «пришлым». Все же остальные виды кардиид принадлежат к «эндемическим формам

Таблица 6

Виды моллюсков, указанные Гриммом (1876, 1877) из Каспийского моря,
в том числе, новые

№	Виды по: Гримм, 1876, 1877	Рецензные виды согласно «Catalogue of the continental mollusks of Russia and adjacent territories» (Kantor et al., 2010) и фактам, установленным при подготовке данного Определителя
1	<i>Cardium caspium</i> Grimm, 1876 (non <i>Corbula caspia</i> Eichwald, 1829)	<i>Adacna caspia filatovae</i> (Logvinenko et Starobogatov, 1967)
2	<i>Cardium crassum</i> Grimm, 1876 (non <i>Cardium crassum</i> Eichwald, 1829, non <i>Cardium crassum</i> Gmelin, 1791)	<i>Didacna baeri</i> (Grimm, 1877)
3	<i>Adacna edentula</i> "Pall." Grimm, 1877 (non <i>Mya edentula</i> Pallas, 1771)	<i>Adacna semipellucida</i> (Logvinenko et Starobogatov, 1967)
4	<i>Anodonta ponderosa</i> C. Pfeiffer, 1825	<i>Colletopterum ponderosum ponderosum</i> (C. Pfeiffer, 1825)
5	<i>Dreissena caspia</i> Eichwald, 1855	<i>Dreissena caspia</i> Eichwald, 1855
6	<i>Dreissena rostriformis</i> (Deshayes, 1838)	<i>Dreissena rostriformis</i> (Deshayes, 1838)
7	<i>Cardium pyramidatum</i> Grimm, 1877	<i>Didacna pyramidata</i> (Grimm, 1877)
8	<i>Cardium Baeri</i> Grimm, 1877	<i>Didacna baeri</i> (Grimm, 1877)
9	<i>Cardium longipes</i> Grimm, 1877	<i>Didacna longipes</i> (Grimm, 1877)
10	<i>Cardium Barbot-de-Marnii</i> Grimm, 1877	<i>Didacna barbotdemarnii</i> (Grimm, 1877)
11	<i>Cardium catillus</i> Grimm, 1877 (non <i>Monodacna catillus</i> Eichwald, 1841)	<i>Didacna protracta</i> (Eichwald, 1829)
12	<i>Cardium pseudocardium</i> Deshayes, 1838	? ошибочное определение <i>Adacna pontica</i> (Eichwald, 1838) [= <i>Cardium pseudocardium</i> Deshayes, 1838] в Каспийском море не встречается
13	<i>Cardium pseudocatillus</i> «Abich» Grimm, 1877 (non Barbot de Marny, 1869)	<i>Adacna albida</i> (Logvinenko et Starobogatov, 1967)
14	<i>Dreissena brardi</i> var. <i>caspia</i> Grimm, 1877	<i>Dreissena rostriformis grimmeri</i> (Andrusov, 1890)
15	<i>Adacna colorata</i> (Eichwald, 1829)	<i>Adacna colorata</i> (Eichwald, 1829)
16	<i>Neritina schultzei</i> Grimm, 1877	<i>Theodoxus schultzei</i> (Grimm, 1877)
17	<i>Hydrobia dimidiata</i> (Eichwald, 1838)	<i>Pyrgula dimidiata</i> (Eichwald, 1838)
18	<i>Hydrobia caspia</i> (Eichwald, 1838)	<i>Turricaspia caspia</i> (Eichwald, 1838)
19	<i>Hydrobia spica</i> (Eichwald, 1855)	<i>Turricaspia spica</i> (Eichwald, 1855)
20	<i>Eulima conus</i> (Eichwald, 1838)	<i>Turricaspia conus conus</i> (Eichwald, 1838)
21	<i>Bithynia eichwaldi</i> Krynicki, 1837 non auct.	<i>Turricaspia variabilis</i> (Eichwald, 1838)
22	<i>Rissoa dimidiata</i> Eichwald, 1838	<i>Pyrgula dimidiata</i> (Eichwald, 1838)
23	<i>Lithoglyphus caspius</i> Grimm, 1876 (non Krynicki, 1837)	<i>Pseudamnicola brusiniana</i> (W. Dybowski, 1888)
24	<i>Planorbis micromphalus</i> Grimm, 1876 (non Fuchs, 1870)	<i>Anisus eichwaldi</i> (Grimm in W. Dybowski, 1888)

разной древности» (Гримм, 1877). Анализируя глубинное распространение моллюсков, Гримм (1877: 97) выделил три яруса: верхний (0–20 саж. = 0–37,0 м¹), нижний (20–150 саж. = 37,0–277,9 м.) и средний, «покрывающий собой сходящиеся концы верхнего и нижнего» (15–60 саж. = 27,8–111,2 м) и обратил внимание на сходство видового состава моллюсков каждого яруса с известными на тот момент фаунами трёх геологических эпох в развитии каспийского бассейна.

В нижнем ярусе обитают *Dreissena rostriformis*, *D. rostriformis grimmeri* (Andrusov, 1890), *Didacna parallela* (Bogatschev, 1932), *D. protracta*, *Anisus eichwaldi* (Grimm, in Dybowski, 1888), известные с нижнемиоценового времени в сарматском бассейне. Средний ярус содержит животных, встречающихся в позднеплиоценовых отложениях понто-арало-каспийского бассейна: *Dreissena caspia* (Eichwald, 1855), *Adacna caspia filatovae* (Logvinenko et Starobogatov, 1967) и некоторые другие виды рода *Adacna*. Верхний ярус характеризуется видами «пришлыми» и «вновь развившимися» в новейшее время: *Dreissena polymorpha*, *Cerastoderma rhomboides* (Lamarck, 1819), *Didacna longipes* (Grimm, 1877), *Theodoxus pallasi* Lindholm, 1924 (Гримм, 1877). Основываясь на этих сопоставлениях, Гримм экстраполировал полученные им данные о температуре, солёности и грунтах на разной глубине, для характеристики «условий жизни» в каспийском бассейне разных геологических эпох (Гримм, 1877).

В 1879 г. Гримм подал записку в Петербургское общество естествоиспытателей, в которой указал на то, что для исследования состава фауны Каспийского моря и биологии промысловых рыб нужны парусное судно и станция для наблюдений в течение 1–2 лет на Четырёхбугорном острове или на Бирючьей косе. По его мнению, крайне необходимы были наблюдения за температурой и солёностью на разных глубинах по всей акватории моря, содержанием в воде газов, исследования по влиянию речных стоков на солёность морской воды и др.

В 1888 г. вышла в свет работа В. Дыбовского (Dybowski, 1888), специально посвящённая брюхоногим моллюскам Каспийского моря. В основу этой крупной сводки легло изучение раковин, купленных Годлевским у Бэра, а также собственные заметки В. Дыбовского, произведённые им во время беглого осмотра коллекций, собранных Бэром и Ульским. Рукопись была закончена в 1876 г., после чего В. Дыбовский (как частное лицо) обратился в Императорскую Санкт-Петербургскую академию наук с просьбой опубликовать её в «Memoires de l'Academie...». Получив отказ ввиду того, что в данный момент готовится публикация Гримма по результатам обработки каспийских моллюсков (собранных Арало-Каспийской экспедицией), В. Дыбовский «положил рукопись в архив» (Dybowski, 1888: 2). Однако публикация двух тетрадей «Каспийского моря и его фауны» Гримма (1876, 1877) показала, что материалы Бэра, просмотренные и обработанные В. Дыбовским в отношении брюхоногих моллюсков, намного богаче,

¹ Пересчёт сажень в метры произведён нами исходя из длины английской морской сажени, составлявшей до стандартизации 1958 г. 1,853 метра (185,3 см = 6,08 английских футов = 1/1000 морской мили) и широко применявшейся в морском деле для измерения глубины.

чем те, что удалось собрать Гримму. Тем не менее, как указывает В. Дыбовский во вступительной части своей работы, обязательства перед семьёй Бэра не позволили ему сразу опубликовать свои материалы. И только упоминание Гриммом об утрате коллекций Бэра, послужило толчком к повторной подготовке и, в конечном счёте, к опубликованию рукописи. По данным В. Дыбовского, каспийские гастроподы принадлежат к 26 видам (из которых только одиннадцать были известны ранее), относящимся к 9 родам, два из которых были установлены впервые (табл. 7). Впервые даны детальные сравнительно-морфологические описания двух родов — *Caspia* Dybowski, 1888 (семь новых видов) и *Clessinia* Dybowski, 1888 (три вида, один из которых новый). Необходимо подчеркнуть, что труд В. Дыбовского явился первым специальным сравнительно-морфологическим исследованием каспийских гастропод, включающим подробные конхологические диагнозы новых таксонов, описания вариантов изменчивости, таксономические комментарии, обобщающий анализ фауны, детальные изображения раковин и радулы, определительные ключи видов для каждого рода. Последующее издание такого плана, касающееся каспийских гастропод, было подготовлено только 80 лет спустя Борисом Михайловичем Логвиненко и Ярославом Игоревичем Старобогатовым (Логвиненко, Старобогатов, 1968). Ввиду исторической значимости работы В. Дыбовского как первого полноценного определителя моллюсков Каспийского моря, а также её важности для правильного толкования синонимии каспийских гастропод, уместно привести в настоящем очерке полный перечень видов, опубликованных В. Дыбовским, с указанием синонимии и комбинаций названий, использованных предшествующими авторами sensu Dybowski, 1888, а также их современных таксономических названий (табл. 7).

Одновременно с В. Дыбовским, в 1888 г. магистр (впоследствии доктор геологии и выдающийся русский палеонтолог) Николай Иванович Андрусов, суммируя работы предшествующих зоологов, опубликовал список (каталог) фауны Каспийского моря (Андрусов, 1888). На основе этого списка (насчитывающего 187 видов) он дал краткий фаунистический анализ и обзор геологической истории моря. Из моллюсков им приведено 45 видов (19 брюхоногих и 26 двустворчатых моллюсков). Брюхоногие моллюски даны Андрусовым полностью согласно вышеупомянутой работе В. Дыбовского (Dybowski, 1888), а двустворчатые — согласно работам Гримма (1876, 1877) с некоторыми изменениями. В частности, все кардииды отнесены Андрусовым к одному роду *Cardium*. На этом моменте следует остановиться подробнее.

К концу XIX века существовало несколько точек зрения относительно систематики солоноватоводных каспийских моллюсков семейства Cardiidae. Одни авторы (Eichwald, 1829; Agassiz, 1842–1845; Middendorff, 1849), опираясь на строение сифонов, разделяли их по нескольким родам, принадлежащим разным семействам: *Cardium* (семейство Cardia [Cardiidae]), *Pholadomya*, *Glycymeris* Da Costa, 1778 (семейство Myacea [отряд Myoida]). Другие (Eichwald, 1838, 1841, 1855; Vest, 1875; Гримм, 1876, 1877) на основе признаков раковины распределяли

каспийских кардий по нескольким родам (*Cardium*, *Didacna*, *Adacna*, *Monodacna*) семейства Cardiidae. При этом границы между родами разные авторы проводили по-разному. В третьем случае, все каспийские кардии помещались либо в один род (*Didacna* или *Monodacna*), либо в два рода (*Adacna* и *Limnocardium* Stoliczka, 1871), равноценные роду *Cardium*, включающему настоящих морских (не солоноватоводных) моллюсков (Hörnes, 1886; Hilber, 1892 — цит. по: Andrusoff, 1903; Stoliczka, 1870). Наконец, собственно точка зрения Андрусова (1888), предложенная без каких-либо обоснований, — отнесение всех каспийских кардий к роду *Cardium*.

Таблица 7

Виды моллюсков, указанные Дыбовским (Dybowski, 1888) из Каспийского моря, в том числе, новые

№	Виды по: Dybowski (1888)	Рецентные виды согласно «Catalogue of the continental mollusks of Russia and adjacent territories» (Kantor et al., 2010)
1	<i>Micromelania caspia</i> (Eichwald, 1838) <i>Rissoa caspia</i> Eichwald, 1838, 1841, 1855 <i>Hydrobia caspia</i> Martens, 1874; Гримм, 1876, 1877	<i>Turricaspia caspia</i> (Eichwald, 1838)
2	<i>Micromelania grimmi</i> Dybowski, 1888 <i>Eulima conus</i> Гримм, 1876, 1877	<i>Pyrgula grimmi</i> (W. Dybowski, 1888)
3	<i>Micromelania spica</i> (Eichwald, 1855) <i>Paludina spica</i> Eichwald, 1855 <i>Hydrobia spica</i> Martens, 1874; Гримм, 1876	<i>Turricaspia spica</i> (Eichwald, 1855) <i>Turricaspia andrussowi</i> (B. Dybowski et Grochmalicki, 1915) [= <i>Hydrobia spica</i> (Eichwald, 1855) sensu Гримм, 1876 partim]
4	<i>Micromelania dimidiata</i> (Eichwald, 1838)	<i>Pyrgula dimidiata</i> (Eichwald, 1838)
5	<i>Micromelania elegantula</i> Dybowski, 1888	<i>Turricaspia elegantula</i> (W. Dybowski, 1888)
6	<i>Micromelania turricula</i> Dybowski, 1888	<i>Turricaspia turricula</i> (W. Dybowski, 1888)
7	<i>Caspia baerii</i> Dybowski, 1888	<i>Caspia baerii</i> W. Dybowski, 1888
8	<i>Caspia pallasii</i> Dybowski, 1888	<i>Pyrgula pallasii</i> (W. Dybowski, 1888)
9	<i>Caspia gmelinii</i> Dybowski, 1888	<i>Caspia gmelinii</i> W. Dybowski, 1888
10	<i>Caspia ulskii</i> Dybowski, 1888	<i>Pyrgula ulskii</i> (W. Dybowski, 1888)
11	<i>Caspia grimmi</i> Dybowski, 1888	<i>Turricaspia trivialis</i> (Logvinenko et Starobogatov, 1968)
12	<i>Caspia orthii</i> Dybowski, 1888	<i>Pyrgula cincta</i> (Abich, 1859)
13	<i>Caspia kowalewskii</i> Dybowski, 1888	<i>Pyrgula kowalewskii</i> (W. Dybowski, 1888)
14	<i>Clessinia variabilis</i> (Eichwald, 1838) <i>Paludina baltica</i> Eichwald, 1834 <i>Paludina variabilis</i> Eichwald, 1838, 1841; Issel, 1865	<i>Turricaspia variabilis</i> (Eichwald, 1838)
15	<i>Clessinia triton</i> (Eichwald, 1838) <i>Paludina triton</i> Eichwald, 1838, 1841 <i>Bythinia triton</i> Issel, 1865	<i>Turricaspia triton</i> (Eichwald, 1838)
16	<i>Clessinia martensii</i> Dybowski, 1888	<i>Turricaspia martensii</i> (W. Dybowski, 1888)

Окончание табл. 7

№	Виды по: Dybowski (1888)	Рецентные виды согласно «Catalogue of the continental mollusks of Russia and adjacent territories» (Kantor et al., 2010)
17	<i>Nematurella eichwaldi</i> Krynicki, 1837 <i>Bithynia eichwaldi</i> Krynicki, 1837; Martens, 1874; ГРИММ, 1876, 1877	<i>Turricaspia variabilis</i> (Eichwald, 1838)
18	<i>Nematurella conus</i> (Eichwald, 1838) <i>Rissoa conus</i> Eichwald, 1838, 1841 <i>Eulima</i> sp. Martens, 1874; ГРИММ, 1876, 1877	<i>Turricaspia conus conus</i> (Eichwald, 1838)
19	<i>Nematurella sieversii</i> Clessin in W. Dybowski, 1888	? <i>Pyrgula lencoranica</i> Logvinenko et Starobogotov, 1968 [= <i>Turricaspia sieversi</i> sensu Kolesnikov, 1947, non Clessin in W. Dybowski, 1888]
20	<i>Lithoglyphus caspius</i> Krynicki, 1837 <i>Lithoglyphus caspius</i> Krynicki, 1837; Martens, 1874; ГРИММ, 1876, 1877 <i>Lithoglyphus naticoides</i> Siemaszko, 1847 <i>Paludina exigua</i> Eichwald, 1841	<i>Pseudamnicola sphaerion</i> (Mousson, 1863)
21	<i>Planorbis eichwaldi</i> Grimm, 1876 <i>Planorbis eichwaldi</i> ГРИММ, 1875 (путевые заметки [Reisebericht]) <i>Planorbis micromphalus</i> ГРИММ, 1876, 1877	<i>Anisus eichwaldi</i> (Grimm in W. Dybowski, 1888)
22	<i>Zagrabica brusiniana</i> W. Dybowski, 1888	<i>Pseudamnicola brusiniana</i> (W. Dybowski, 1888)
23	<i>Hydrobia pusilla</i> Eichwald, 1838 <i>Paludina pusilla</i> Eichwald, 1838, 1841 <i>Litorinella acuta</i> Eichwald, 1855 <i>Hydrobia stagnalis</i> Martens, 1874; ГРИММ, 1876, 1877	<i>Caspihydrobia eichwaldiana</i> (Golikov et Starobogotov, 1966)
24	<i>Hydrobia grimmeri</i> Clessin in W. Dybowski, 1888 <i>Hydrobia stagnalis</i> ГРИММ, 1876	<i>Caspihydrobia grimmeri</i> (Clessin in W. Dybowski, 1888)
25	<i>Neritina liturata</i> Eichwald, 1838 <i>Nerita pupa</i> Pallas, 1776 <i>Neritina liturata</i> Eichwald, 1838, 1841, 1855; Martens, 1874; ГРИММ, 1876, 1877	<i>Theodoxus pallasi</i> Lindholm, 1924
26	<i>Neritina schultzei</i> Grimm, 1877	<i>Theodoxus schultzei</i> (Grimm, 1877)

В 1903 г. Андрусов изменил свои взгляды и в первой части подготавливавшейся (но не опубликованной в полном объеме) монографии солоноватоводных кардиид уже различал в каспийской малакофауне виды из родов *Cardium*, *Didacna*, *Adacna* и *Monodacna* (Andrusoff, 1903, 1910).

Отдельного упоминания заслуживают исследования залива Кара-Богаз-Гол. До середины XIX века эта часть моря оставалась загадкой для учёных. Было неясно, какое значение он имеет как для всего моря, так и для отдельных его районов. Первым исследователем, проникшим в залив (в 1715 г.) и составившим более или менее правдоподобную его карту, был Бекович-Черкасский. Однако описа-

ния этого похода были утеряны, а сама карта была обнаружена только в 1952 г. (Дзенс-Литовский, 1967). Новая попытка исследования залива была предпринята в 1726 г. Соймоновым, однако войти в залив ему не удалось, так как существовала легенда о наличии в заливе пучины, засасывающей корабли — «люди были в таком страхе, что ...всяк чаял смерти быть неизбежной. В сём бедственном случае проехали мимо залива Карабугазский» (G.F. Müller, 1763 — цит. по: Дзенс-Литовский, 1967: 29). В 1825 г. попытка войти в залив не удалась также Эйхвальду. Лишь в 1836 г. Карелин несколькими лодками проник в залив и за 4 дня проплыл 53 км вдоль южного и 43 км вдоль северного берегов. Однако в этой экспедиции ввиду отсутствия «специального оборудования» никаких исследований и коллекционирования не проводилось (Дзенс-Литовский, 1967: 29–30).

Началом исследования залива можно считать 1847 г., когда лейтенант флота Иван Матвеевич Жеребцов на пароходе «Волга» сделал промеры глубин вдоль его береговой линии. Кроме того Жеребцов в своих отчётах отметил, что вода в заливе «густая, вкусом едко-солёная и рыба жить там не может» (цит. по: Дзенс-Литовский, 1967: 31). В 1864 г. экспедиция капитана Ивашинцева составила первую подробную карту залива, изучила скорость течения в проливе. Уже в то время залив рассматривался в качестве регулятора солёности и уровня Каспийского моря. «Не будь Кара-Богазы, уровень воды в Каспии повысился бы и увеличилось бы количество растворённых в ней солей — соображение настолько всем понятное, что устройство дамбы в Карабогазском проливе уже давно предлагается как самое верное средство к повышению уровня Каспия и углублению затруднительной для судоходства его мелкой северной части», — указывалось в материалах работы экспедиции по исследованию залива (цит. по: Струбакина, 1990: 32).

Однако сведения о заливе оставались крайне неопределёнными, в том числе, о его влиянии на физико-географические и биологические «условия Каспия». Для решения этой задачи в 1894 г. была снаряжена экспедиция на средства Министерства земледелия под руководством Андрусова, которой удалось получить новые данные о флоре и фауне водоёма; живой рыбы в заливе не нашли. Летом 1897 г. была подготовлена ещё одна экспедиция под руководством Андрусова, открывшая уникальнейшее месторождение чистой самосадочной глауберовой соли, образование которой в природе в столь больших размерах до сих пор ещё нигде не наблюдалось. Следует отметить, что именно Андрусов (1888), на основании обработки обширного собранного им материала по моллюскам Каспийского моря, заложил основы современных представлений о колебаниях уровня моря, установив факт существования трёх послеапшеронских бассейнов: бакинского, хазарского и хвалынского.

Рыбопромысловые и фаунистические исследования 1887–1904 гг.

С ростом рыболовства исключительно экспедиционные исследования водоёма не могли дать ответ на ряд важнейших вопросов, в том числе на тот, как же

следует управлять рыбным хозяйством. Нужно было постоянное, планомерное изучение, и прежде всего, Волго-Каспийского рыболовного района. Это понимали и астраханские рыбопромышленники.

В 1887 г. при Астраханском Управлении рыбных и тюленьих промыслов под руководством ихтиолога Николая Аркадьевича Варпаховского была создана небольшая библиотека, состоявшая из изданий по рыбному промыслу, ихтиологии, зоологии, химии, бактериологии и медицине, а также заложен ихтиологический музей. Для него на деньги астраханских рыбопромышленников в 1888 г. были приобретены чучела, модели судов и фотографический альбом волжского рыболовства. В 1889 г. при библиотеке и музее организовали небольшую химическую и бактериологическую лаборатории. Деньги на организацию этих лабораторий были выделены Комитетом каспийско-волжских промыслов из суммы общественного сбора с рыбопромышленников. Так было положено начало морской рыбохозяйственной станции в Астрахани, первой в России. В 1891 г. для лабораторий, музея и библиотеки было нанято специальное помещение — дом Воробьёва. В 1897 г. Санитарно-бактериологическая лаборатория и музей получили новое помещение в доме Агабабовского училища и официальное название «Ихтиологический институт» (Лепилов, 1997). Именно 1897 г. считается годом рождения Каспийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства (КаспНИРХа).

Ихтиологический институт вёл разнообразные исследования — по природе рыбного яда, качеству и составу воды в Волге и её рукавах между Енотаевском и морем, опыты по очистке тюленьего жира, по изучению свойств вязиги и свежей и солёной чешуи для изготовления клея. Ихтиологический институт занимался и вопросами, не связанными непосредственно с рыбным делом. Поэтому, когда в 1903 г. была создана Астраханская городская санитарная лаборатория, вплотную встал вопрос о преобразовании бывшей Санитарно-бактериологической лаборатории в чисто ихтиологическую лабораторию или станцию. С 1904 г. «Институт» снова превратился в «Ихтиологическую лабораторию при Управлении каспийско-волжскими рыбными и тюленьими промыслами», но теперь уже не только по названию, но и по направлению своей деятельности.

Летом 1895 г. в северной части Каспийского моря совершил «экскурсию с зоологической целью» техник рыболовства Уральского войска, член Императорского общества рыбоводства и рыболовства Николай Андреевич Бородин. Цель экскурсии официально определена была так: «Собрать материал для выяснения условий жизни в летнее время мелкой (т.е. молодой) красной рыбы в море, в каких видах требовалось провести зоологические и гидрографические исследования в тех частях северной части Каспия, где можно было предположить местопребывание молоди красной рыбы (рода *Acipenser*)» (Бородин, 1897: 2). Бородин, вслед за Данилевским, различал весенний и осенний ходы, что предвосхитило сформулированные позже Бергом (1934б) представления о яровых и озимых формах у проходных рыб. Подметил и специально изучил Бородин также и отличия

между двумя «разновидностями» осетров, которые встречались в Урале. Свои выводы он, вероятно, основывал как на информации от рыбаков, так и на собственных наблюдениях, которые входили в сферу его обязанностей как техника рыболовства Уральского войска (вкл. фото 4).

В распоряжение членов экскурсии был предоставлен принадлежавший Уральскому казачьему войску паровой крейсер «Уралец» с его командой. Обращает на себя внимание то, как тщательно и точно обозначил Бородин места сбора ихтиологического материала (вкл. фото 5).

Бородин (1897) описал новый вид осетра, *Acipenser persicus* Borodin, 1897, приведя чёткий диагноз, включающий основные отличительные признаки персидского осетра, прежде всего форму рыла и хвостового плавника. Впоследствии, повторяя описание (Borodin, 1927), он полемизирует с Бергом, который считал *A. persicus* синонимом русского осетра, *A. gueldenstaedtii* Brandt et Ratzeburg, 1833, подчёркивая, помимо морфологических различий, большие различия в жизненном цикле, образе жизни и географическом распространении обоих видов. Так, Бородин совершенно правильно указывал, что яровой *A. gueldenstaedtii* поднимается по Уралу для икрометания в апреле и откладывает икру в начале мая, тогда как *A. persicus* поднимается в мае и мечет икру в июне; *A. persicus* в среднем крупнее, чем *A. gueldenstaedtii*, более многочислен в южной части Каспийского моря, около берегов Персии, но сравнительно редок в Урале и неизвестен в Волге. Бородин писал, что рыболовы различают оба вида без колебаний, что справедливо и в настоящее время. Подтверждение факта миграции во все крупные реки Северного Каспия, помимо русского осетра, нерестящегося при весенних температурах воды, осетра персидского, размножающегося летом при значительно более высоких температурах воды, было сделано почти через 100 лет после описания Бородина (Артюхин, 1979, 1983, 1988). Подтвердилось и мнение Бородина о том, что персидский осётр использует, в основном, яровой вариант миграции, и было показано, что озимые группы его малочисленны не только в коротких реках на юге каспийского бассейна, но и в северных равнинных реках большей протяжённости. О вкладе Бородина в развитие систематики рыб имеется отдельная публикация (Богущая, Игошина, 2009).

Летом 1896 г. в Астрахани побывал Александр Михайлович Никольский, знакомясь с положением в рыболовстве на астраханских промыслах. Он экспериментально исследовал проблему влияния нефти на жизнь рыб. На следующий год он ездил в Астрахань с целью изучения рыболовства на Каспийском море. Итогом этой поездки явилась небольшая книга «Астраханские морские ловцы» (Никольский, 1898), в которой дано статистико-экономическое описание астраханских морских промыслов. Не переставал интересоваться исследованием фауны Каспийского моря и Гримм, который пригласил для сбора и изучения рыб шведского ихтиолога Эйнара Лённаберга (Axel Johann Einar Lönnberg), впоследствии выдающегося зоолога, директора Шведского королевского музея естественной истории (NRM). Лённаберг в апреле 1899 г. совершил поездку в Астрахань и Дагестан,

посетив основные промыслы, и собрал большую коллекцию, которая до сих пор хранится в коллекции NRM в Стокгольме (Lönnberg, 1900a, b) (сведения об экземплярах Лённберга доступны на сайте <http://artedi.nrm.se/nrmfish/>).

В организации исследований биоресурсов морских и пресных вод российской империи, в частности, Каспийского моря, важную роль играло Императорское российское общество рыбоводства и рыболовства, основанное в 1881 г., в котором ключевые позиции занимал Гримм. В уставе Общества на первый план было поставлено «способствование изучению рыб и других представителей фауны». На заседаниях общества и в печати, прежде всего, в Вестнике рыбопромышленности, велись жёсткие дискуссии о состоянии рыболовства в низовьях Волги. Неоднократно заявлялось о необходимости организации экспедиции по изучению Каспийского моря. Вопрос об этом исследовании непосредственно был поднят в 1900 г. фирмой «Братья Сапожниковы», совместно с другими астраханскими рыбопромышленниками, обратившимися в Общество с заявлением о необходимости снаряжения экспедиции в интересах астраханского рыболовства. Одновременно с этим и Географическое общество сообщило о желательности такой экспедиции министру земледелия и государственных имуществ.¹ Однако начало экспедиции было отложено на весну 1904 г. (подробнее об организации и проведении этой экспедиции см. Bogutskaya et al., 2008). Начальство над экспедицией было поручено Николаю Михайловичу Книповичу.

Экспедиция 1904 г. получила официальное название «экспедиции для исследования сельдей и сельдяного промысла в Каспийском море». Специально следует отметить, что это была первая на Каспийском море экспедиция в современном понимании этого слова; она имела чётко поставленные цели и задачи, подчинённые единому плану; в ней участвовало несколько исследователей равного профессионального уровня. По словам Световидова (1953), эта экспедиция разделила исследование Каспийского моря на два периода — до Книповича и после. Опыт, накопленный при проведении Мурманской научно-промысловой экспедиции, указывал Книповичу на необходимость выполнения в море целого комплекса исследований, включая океанографические.

Таким образом, цель экспедиции была двоякая: с одной стороны, предполагалось произвести общее исследование природы Каспия, с другой, исследовать, насколько возможно в течение короткого периода, биологию каспийских сельдей. Большая часть работ проходила на пароходе «Геок-Тепе» (вкл. фото 6), предоставленном Морским министерством, и временно заменявших его пароходе «Красноводск» (в Астрабадском заливе) и паровом катере «Проворный» (близ Баку), а также на пароходе «Стража» (перед устьями Волги и в дельте) и пароходе «Крейсер». На судах работали Николай Михайлович Книпович, Сергей Александрович Митропольский (ассистент Книповича, впоследствии заведующий Астра-

¹ Здесь и ниже мы основываемся на сведениях из публикаций, непосредственно отражавших организацию и проведение экспедиции (Арнольд, 1904; Бородин, 1904а, б; Гейнеман, 1904; Книпович, 1904а, б, в, г, 1906; Лебединцев, 1904а, б, в; Смирнов, 1907) без отдельных ссылок.

ханской Ихтиологической лабораторией), Арсений Арсеньевич Лебединцев, Александр Германович Генкель и Василий Николаевич Кононов (вкл. фото 7). Старшим штурманом-капитаном «Геок-Тепе» был Александр Константинович Игумнов, командиром судна — Дмитрий Егорович Нидермиллер.

Следует отметить роль Российского Императорского флота в организации и проведении научных (особенно экспедиционных) исследований. Морское ведомство России оказало решающее влияние на организацию научных изысканий. Повышенный интерес к обсуждаемому региону определялся стратегическими интересами России. Кроме того, армия и флот поддерживали гидробиологические и ихтиологические изыскания, так как они были заинтересованы в довольствии войск свежей, солёной и сушёной рыбой. Целый ряд биологических проблем (биология корабельных червей, организмов обрастания, малярийного комара, оценка эпидемиологической обстановки) имел большое значение для русского флота. Уже 1-й съезд русских естествоиспытателей и врачей в 1868 г. обратился в Морское Министерство с ходатайством о бесплатном предоставлении «стола и места» естествоиспытателям на военных судах, отправляющихся в плавание. Это ходатайство встретило «просвещённое понимание» со стороны Главнокомандующего над Флотом Великого Князя Константина. Великий Князь, реформатор русского флота, отличавшийся «крайне благосклонным отношением к нуждам науки», не только разрешил такое участие, но и «повелел проводить сбор коллекций на судах, плавающих по служебной надобности». Сбор коллекций вменялся в обязанность судовым врачам или офицерам-добровольцам, для чего Императорская академия наук должна была разработать соответствующую инструкцию. При этом естествоиспытатели получали от Морского министерства «содержание соответственно их чину», хотя многие отказывались от него, «почитая работу наилучшей наградой» (цит. по: Игнатьев, 2006). Все отечественные гидробиологические экспедиции вплоть до 1904 г. проводились на судах Каспийской флотилии. Что касается парохода «Геок-Тепе», то он входил в состав Бакинской флотилии с 1863 г., имел водоизмещение 1100 тонн и вооружение из 47-мм орудий и пулеметов (Алиев, 2003).

Первый рейс «Геок-Тепе», с 28 февраля (11 марта) по 21 марта (3 апреля) был из Баку к окраинам больших глубин южной части, оттуда в среднюю часть с заходом в Апшеронский пролив, в область глубин средней части, в Петровск, на Мангышлак, на север вдоль льдов, обратно к Мангышлаку, в Петровск и снова в Баку. Второй рейс, с 2(15) по 4(17) апреля, из-за непогоды был коротким, но на катере «Проворный» Книпович, Генкель и Митропольский смогли посетить промысел Мартиросова на Шиховой косе и наблюдать лов сельди. Лов, как и везде на побережье, производился на неводных тонях, расположенных вокруг оборудованных промыслов, представляющих собой пункты приёмки и обработки рыбы. Третий рейс, с 7(20) апреля по 20 апреля (3 мая) был длинным, в юго-восточный угол моря и Астрабадский залив (залив Горган). В Астрабадском заливе члены экспедиции совершили трёхдневный рейс на пароходе «Красноводск». Четвёртый

рейс с 1(14) по 5(18) мая был посвящён изучению юго-западной части моря, «Геок-Тепе» прошёл к устьям Куры, к входу в Кызылагачский залив (Кызылагач, Кызыл-Агач), в Ленкорань, Астарту и в область больших глубин южной части моря. Пятый рейс продолжался с 7(20) мая по 29 мая (11 июня). «Геок-Тепе» прошёл из Баку вдоль западного побережья до приблизительно 42° с.ш., затем пересёк море в направлении на мыс Песчаный, прошёл в Тюб-Караганский залив и вернулся к западному берегу у Петровска и поднялся на север к 12-футовому рейду. «Геок-Тепе» оставался здесь на якоре пока Книпович и Лебединцев съездили в Астрахань и провели ряд работ на пароходе «Стража» в низовьях Волги. Затем «Геок-Тепе» пошёл в северо-восточную часть моря, к Мангышлаку, вернулся к Петровску и вдоль западного берега поднялся до широты Дербента, пересёк море до Красноводска и вернулся в Баку. Дополнительные работы в низовьях Волги и перед её устьями были произведены также Книповичем и Митропольским на пароходе «Стража» с 4(17) по 6(19) июня (Bogutskaya et al., 2008: fig. 9).

Береговые станции, как часть работы Каспийской экспедиции, были организованы в следующих пунктах: 1) на мысе Буйнак южнее Петровска (на этой станции наблюдателем был Бородин), 2) в Белиджи близ Дербента (перенесённая затем ко входу в Аграханский залив на промысел Лопатинский на полуострове Уч) (наблюдатель — Евгений Константинович Суворов), 3) в Килязи, 4) на промысле Оранжевой в западной части Волжской дельты (наблюдатель — Иван Николаевич Арнольд), 5) на промыслах Беззубикова у Синего Морца (в восточной части Волжской дельты) (наблюдатель — В.Ю. Голынец) и 6) в селе Никольском у Тюб-Караганского залива на Мангышлаке (поблизости от форта Александровского) (наблюдатели — Арнольд и Николай Александрович Смирнов).

В результате экспедиции были получены весьма обширные данные, позволившие заключить, что «гидрологические условия — первооснова биологических явлений водоёма... Продуктивность водоёма ограничена определёнными рамками и решающую роль играет именно совокупность гидрологических условий» (Книпович, 1907). Основные результаты экспедиции, как считали сами участники экспедиции на момент окончания работ (Лебединцев, 1904в; Книпович, 1907; Арнольд, 1907; Суворов, 1907), можно обобщить следующим образом:

1. Граница животной жизни в планктоне проходит на глубине 350–400 м. Причиной этому является, по-видимому, низкое содержание кислорода на глубинах, а не присутствие сероводорода, который обнаружен лишь в самых глубоких слоях (более 600 м) южной котловины.

2. Впервые выявлены особенности вертикального распределения планктона и бентоса разных таксономических групп беспозвоночных.

3. Сделан большой вклад в изучение таксономии, внутривидовой структуры, распространения и биологии сельдей. Показано, что падение волжской сельдяной промышленности — результат истребительного, непомерного промысла.

Помимо гидрографических, гидрологических и гидробиологических сведений, были собраны значительные коллекции разных групп животных. Богатая

коллекция по ракообразным, как придонным, так и пелагическим, была передана лучшему в то время специалисту по ракообразным Георгу Сарсу (Georg Ossian Sars) в Христианию (Осло); сельдей обрабатывали Суворов, Бородин и Арнольд, мальков сельдей Митропольский, остальные рыбы были обработаны Львом Семёновичем (Симоновичем) Бергом. Другие группы также раздали специалистам.

Что касается каспийских сельдей, которые были основным предметом исследований, то, в целом, был сделан значительный вклад в изучение их таксономии, внутривидовой структуры, распространения и биологии; были получены чёткие данные о распространении и нересте пузанка *Alosa caspia* и каспийской морской сельди в море, подразделение их на локальные стада и формы или подвида (Бородин, 1904в, г, 1906, 1908б; Суворов, 1907, 1908; Бородин, Суворов, 1908; Borodin, 1905). Морская каспийская сельдь и была описана как новый вид Бородиным (1904а) под научным названием *Clupea caspiopontica* var. *braschnikowi* (сейчас *Alosa braschnikowi*; о номенклатуре см. Богущая, Насека, 2004). Весь комплекс подвидов (или форм) морской каспийской сельди, которые, возможно, следует считать отдельными видами (см. раздел 4.7) называют «бразжниковскими сельдями». Бородин описал и астрабадскую, или белоголовую, сельдь, *A. braschnikowi grimmi* (под названием *Clupea caspiopontica* var. *grimmi*) (Бородин, 1904а). Бородин использовал для описанных им таксонов (вариететов) одно и то же видовое название — *caspio-pontica*, что указывает на то, что он считал их близкими формами (вариететами одного вида), в отличие от тех сельдей, которых он полагал отдельными «хорошими» видами, например, *Alosa kessleri* (Kessler, 1887) и *A. caspia*. Бородин (1904в) тщательно обобщил диагностические признаки, использованные им для идентификации изученных экземпляров сельдей — форма и цвет глаз, число жаберных тычинок, наличие и размер зубов на челюстях и на нёбе, характер пигментации на голове. Эти признаки до сих пор остаются основными при определении видов рода *Alosa*. Помимо сельдей, Бородин описал и новый вид килек (тюлек) — *Clupea engrauliformis* (сейчас в роде *Clupeonella*) (Бородин, 1906).

Значительная коллекция рыб поступила в Зоологический музей Императорской академии наук. Два новых таксона видовой категории из сельдей описаны по материалам экспедиции (Суворов, 1907; Ильин, 1927г): *Alosa caspia persica* (Pjlin, 1927), *Alosa curensis* Suvorov, 1907. Что касается других групп рыб, то сборы экспедиции также не потеряли своей значимости и до настоящего времени. Уникальный эндемичный монотипический род и вид *Anatirostrum profundorum* Berg, 1927 был описан Бергом (1927) по материалам экспедиции. Других экземпляров этого вида в коллекции ЗИН РАН нет. Были пойманы экземпляры пугловки *Benthophilus ctenolepidus* — ранее описанного вида, но очень редкого (экземпляров этого вида мало в коллекции до сих пор); это же можно сказать и о *Benthophilus leptcephalus*. Кроме того, экспедицией были добыты экземпляры описанных впоследствии видов *Benthophilus mahmudbejovi* Ragimov, 1976, *Benthophilus leo-*

bergius Berg, 1949, *Benthophilus pinchuki* Ragimov, 1982 (см. соответствующие видовые очерки). Всего из сборов экспедиции 1904 г. в Зоологический музей поступило около 200 номеров хранения.

Малакологические исследования Каспийского моря в обозреваемый период активно не проводились. Накапливавшийся с начала 1890-х гг. преимущественно стараниями Андрусова и Варпаховского коллекционный материал специально не обрабатывался. Однако ярким событием для изучения фауны Каспийского моря явилась капитальная (более 700 с.) монография выдающегося русского зоолога, карцинолога, доктора зоологии Владимира Константиновича Совинского «Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна, рассматриваемой с точки зрения самостоятельной зоогеографической провинции», изданная в 1904 г. В монографии достаточно подробно проанализировано географическое распространение видов и сделаны обобщающие суждения относительно соотношений пришлых («колонистов», по Совинскому (1904)) и автохтонных видов. Однако в разных разделах книги имеются разночтения в количестве этих видов, как для отдельных частей акватории, так и для всего бассейна в целом. Для моллюсков Каспийского моря приведены в общем адекватные для того времени данные (22 вида *Bivalvia*, 27 видов *Gastropoda*), почерпнутые из трудов Андрусова (Андрусов, 1888, 1893, 1897; Andrusoff, 1903), Гримма (1876, 1877) и В. Дыбовского (Dybowski, 1888). Кроме того, Совинский в конспективной форме изложил заключения, приводимые Гриммом (1876, 1877) и В. Дыбовским (Dybowski, 1888), касающиеся соотношения эндемичных и неэндемичных видов в каспийской малакофауне и вопросов её происхождения. По сравнению с современными представлениями, приведённый Совинским перечень моллюсков имеет ряд неточностей. В частности, ошибочно упомянут (вслед за Гриммом (1876, 1877)) для Каспийского моря вид *Monodacna pseudocardium* [*Adacna pontica* (Eichwald, 1838) (= *Cardium pseudocardium* Deshayes, 1838)], который в Каспийском море не встречается, моллюски рода *Dreissena* отнесены к роду *Dreissensia* sensu Andrusov, 1893. На последнем факте следует остановиться подробнее, так как после работы Андрусова (1893) никто не освещал вопрос об истории возникновения различных написаний названия рода, объединяющего дрейссен. Современный читатель, не знакомый с трудом Андрусова (1893), может не понять, почему малакологи XIX века использовали столь разные написания рода, принимаемого ныне как *Dreissena*: *Dreisena*, *Dreisseina*, *Dreissencia*, *Dreissenia*, *Dreissensa*, *Dreissensia*, *Dreissina*, *Dreistena*, *Dreysseina*, *Dreyssensia*, *Dreyssentia* и *Driessensia*. Первый представитель рода дрейссен был описан Палласом как *Mytilus polymorphus* Pallas, 1771. Позднее Россмесслер (Emil Adolf Roßmäßler, или Rossmässler) (Rossmässler, 1835) показал, что раковины, описанные Палласом, отличаются от других *Mytilus* и предложил для них новое название *Tichogona*. Однако немного раньше Бенеден (Pierre-Joseph van Beneden) (Van Beneden, 1834) выделил палласовские раковины в особый род, однако новое название этого рода — *Dreissena* — он впервые опубликовал в

1835 г. (Van Beneden, 1835). Это родовое название, данное в честь некоего аптекаря из бельгийского города Маасейка (Maaseik), после исследований Грея (John Edward Gray) (Gray, in Turton, 1840) было признано валидным в силу приоритета. При этом этимологическая составляющая названия спровоцировала множественность его написаний, образованных, в частности, от разных вариантов написания фамилии Dreissen. Все эти написания являются либо неоправданной поправкой, либо неправильным последующим написанием (ст. 33.1.–33.3. МКЗН). Так, в 1893 г. Андрусов изменил написание на *Dreissensia*: «Мы принимаем вместе с Локаром (Locard, 1882a), Девальком (Dewalque, 1886, 1887–1888, 1890) и Брусиной (Brusina, 1892b) правописание *Dreissensia*, так как бельгийскими учёными выяснено достаточно ясно, что аптекарь в Маасейке, в честь которого Бенеден назвал *Mytilus polymorphus* Pall., писался Dreissens'ом» (Андрусов, 1964[1893]: 146). Несмотря на приведённую аргументацию, название *Dreissensia* Andrusov, 1893 является неоправданной поправкой, т.е. младшим объективным синонимом названия в его первоначальном написании (*Dreissena*) (ст. 33.2.3 МКЗН).

Ихтиологическая лаборатория при Управлении каспийско-волжскими рыбными и тюленьими промыслами

Как было отмечено выше, юридически «Ихтиологическая лаборатория при Управлении каспийско-волжскими рыбными и тюленьими промыслами», которая стала заниматься чисто ихтиологическими исследованиями, была создана в 1904 г. 1 мая 1905 г. на должность лаборанта-биолога и заведующего всей Лабораторией был назначен Николай Александрович Смирнов, работавший ранее смотрителем за рыболовством. В 1905 г. Смирнов начал изучать аханьный лов, приступил к работам по исследованию биологии тюленя, ахтубинского рыболовства. Осенью 1905 г. в Астрахань приезжал Бородин, ставший к этому времени старшим специалистом по рыбоводству при Департаменте земледелия. При знакомстве с деятельностью лаборатории он наметил основные задачи, которыми должен был в дальнейшем заниматься её коллектив. Они заключались в том, чтобы химическое отделение лаборатории приспособить для гидролого-химических исследований, биологическое — для ихтиобиологических в широком смысле слова. В апреле 1906 г. Смирнов получил новое назначение и уехал из Астрахани. Заведующим Ихтиологической лабораторией был назначен Митропольский, который организовал регулярные «экскурсии» для исследования ильменей в различных частях дельты. В рейсах Митропольского принимали участие Л.К. Мавроди (занимался определением местных рыб), смотрители А.В. Сергеев, И.Н. Лопатин и Н.Н. Лейтман, студенты Санкт-Петербургского университета Н.Н. Лебедев (изучал ракообразных) и Ю.В. Кемниц (коллекционировал водные растения), хранитель Астраханского Петровского музея П.М. Новиков (коллекционировал водных насекомых и их личинок) и любитель В.М. Серов. Работа лаборатории в 1906–

1907 г. активизировалась, чему в немалой степени способствовало внимание к ней Гримма, которым была утверждена программа исследований. Работа на водоёмах продолжалась и в зимнее время, а с апреля 1907 г. начались систематические экспедиции на нерестилища на моторном непалубном катере «Дельта». В исследованиях 1907 г. принимал участие Суворов, участник экспедиции Книповича 1904 г. Он занимался систематикой сельдей. С 1907 г. по заданию рыбопромышленников были начаты специальные исследования по биологии миноги в целях правильной организации её промысла. С участием Ивана Фёдоровича Правдина было помечено и выпущено в воду свыше 2 тыс. экз. миноги. Несколько позже, с середины августа 1911 г., изучение миноги проводилось Фёдором Фёдоровичем Каврайским. К 1911 г. Лаборатория уже располагала многими экземплярами меченых миног, пойманных в верховых участках. В 1912 г. исследовали осенний и весенний ход миноги, определили места её нереста у Саратова (Каврайский, 1913а, б; Правдин, 1913а, б).

В 1909 г. Ихтиологическая лаборатория издала первый том своих трудов, состоявший из двух выпусков. В 1910 г. по особому проекту Митропольского было построено специальное, первое на Каспии, научно-исследовательское паровое судно «Почин». С постройкой научного судна начались более серьёзные работы по изучению фауны, хода рыбы, мест икрометания и других вопросов, связанных с биологией рыб. В начале 1911 г. заведующий Лабораторией Митропольский был переведён в Нижний Новгород на место смотрителя за рыболовством. Дела на некоторое время принял у него лаборант-биолог Александр Николаевич Державин, но он сразу же был командирован в Санкт-Петербург для занятий в Зоологическом музее Академии наук. Вскоре Державин (1912, 1914) опубликовал ряд работ по реликтовой каспийской фауне в Волге. Исследования были произведены в районе Саратова, Казани, устья Камы. Впервые был дан список каспийских видов, придающих речной фауне своеобразный характер. В дальнейшем вся научная и научно-практическая деятельность Державина была связана с фауной Каспия, с её расселением в Волгу и за пределы каспийского бассейна. В 1912 г. Державин создал Бакинскую ихтиологическую лабораторию, которой он руководил 15 лет по изучению фауны высших ракообразных и рыб Каспия. Он основал, организовал и направлял работу шести рыбоводных заводов и пунктов по искусственному оплодотворению и подращиванию молоди осетра, севрюги, лосося и кутума.

Возвращаясь к работе Ихтиологической лаборатории (заведующим в то время был Каврайский), нужно отметить её вклад в исследование каспийских сельдей от южной границы Шамхальских вод до Астрахани параллельно с экспедицией Книповича (1912–1913), которая работала в бакинском районе. Результаты этих и других исследований были опубликованы во втором томе Трудов Ихтиологической лаборатории, который вышел семью выпусками в 1912 и 1913 г.; третий том, состоящий также из семи выпусков, выходил на протяжении шести лет, с 1912 по 1918 г.

Каспийские экспедиции 1912–1915 годов

Экспедиции, проведённые в 1912, 1913 и 1914–1915 гг. под руководством Книповича, объединяют под названием «Каспийская экспедиция 1912–1915 годов» (Берг, 1924). Работы Книповича 1912–1913 гг. продолжили начатые им исследования по распределению планктона, бентоса и ихтиофауны в средней и северной частях моря, с особым вниманием к распространению, питанию и миграциям сельди в связи с организацией их промысла (Книпович, 1921). Особо важными были работы 1914–1915 гг. В рамках этой экспедиции был собран огромный материал по гидрологии бассейна, фауне, флоре и промыслам. Фактически, эта экспедиция продолжила начинания Книповича, заложенные в 1904 г. и направленные на комплексное изучение моря. Часть материалов и некоторые результаты их обработки были опубликованы в виде капитального труда, который, по словам Книповича (1921: xv), представлял собой «первую попытку дать общую картину физической географии величайшего из озёр земного шара». В ихтиологическом отношении проведённые работы позволили выйти на новый уровень обобщений о составе и распределении фауны в море. Так, по данным этой и предыдущих экспедиций, а также с использованием данных, опубликованных Кесслером, Берг, Киселевич и Суворов составили таблицу-список рыб, встречающихся в Каспийском море и в его основных притоках. Исключительную важность имеют до сих пор данные о вертикальном распространении отдельных видов рыб — впоследствии ни одна экспедиция не публиковала столь подробных первичных данных о глубинах и локальностях находок, как это сделано Книповичем (1921). Многие находки уникальны, в особенности поимки глубоководных бычков. Самая глубоководная находка — *Anatirostrum profundorum* на станции в южной части моря с глубины 540–600 м. Обширные сборы по рыбам попали в Зоологический музей (ЗИН РАН, около 100 коллекционных номеров). Астраханская Ихтиологическая лаборатория приняла активное участие в экспедиции Книповича, занимаясь, прежде всего, исследованием дельты Волги. В те же годы, 1914–1915, работала и Астраханская научно-промысловая экспедиция под руководством Владимира Ивановича Мейснера; в Трудах этой экспедиции издал часть своих капитальных работ о каспийско-волжских сельдях Киселевич (1918, 1923а). Эти и другие его работы (Киселевич, 1914а, б, 1923б, 1937) заложили основы современного знания о сельдях Северного Каспия. Правдин, работая на станции, опубликовал в «Описании некоторых форм русской плотвы» (Правдин, 1915) схему промеров воблы, применимую к измерению всех рыб семейства Cyprinidae, в основном и для ряда других семейств (Правдин, 1966 и др.), что имело огромное значение для последующей унификации исследований по морфологии рыб.

Обзор менее значительных работ, проведённых на Каспийском море до 1917 г., можно найти в обзоре Берга (1924). Сам Берг (1913, 1914, 1915, 1916, 1927, 1932, 1933а, б, 1948, 1949а, б), обрабатывая материалы каспийских экспе-

диций, описал (помимо упомянутых выше видов): *Caspialosa caspia aestuarina* Berg, 1932 [*Alosa caspia aestuarina* Berg, 1932], *Caspialosa braschnikowi autumnalis* Berg, 1915 [*Alosa braschnikowi autumnalis* Berg, 1915], *Barbus brachycephalus caspius* Berg, 1914 [*Luciobarbus brachycephalus caspius* (Berg, 1914)], *Acipenser stellatus stellatus natio cyrensis* Berg, 1932 [*Acipenser stellatus* Pallas, 1771], *Knipowitschia iljini* Berg, 1931, *Benthophilus grimmii* var. *kessleri* Berg, 1927 [*Benthophilus kessleri* Berg, 1927], *Rutilus rutilus caspicus natio kurensis* Berg, 1932 [*Rutilus caspicus* Yakovlev, 1870], *Benthophilus stellatus leobergius* Berg, 1949 [*Benthophilus leobergius* Berg, 1949], *Clupeonella leucocephala* Berg, 1913 [*Alosa braschnikowi braschnikowi* (Borodin, 1904)], *Gobius fluviatilis pallasii* Berg, 1916 [*Neogobius pallasii* (Berg, 1916)], *Caspialosa caspia knipowitschi natio saraica* Berg, 1948 [*Alosa caspia knipowitschi* (Iljin, 1927)], *Clupeonella sphaerocephala* Berg, 1913 [*Alosa sphaerocephala* (Berg, 1913)], *Clupeonella suworowi* Berg, 1913 [статус неясен], *Blicca bjoerkna transcaucasica* Berg, 1916, *Clupeonella caspia volgensis* Berg, 1913 [*Alosa volgensis* (Berg, 1913)].

Новую форму сельди по результатам этой экспедиции описал Борис Сергеевич Ильин (1927г): *Alosa caspia knipowitschi* (Iljin, 1927). Он участвовал в экспедиции 1914–1915 гг. на шхуне «Або»; часть сборов была передана в Зоологический музей академии (до сих пор хранится 10 номеров).

Исследования 1917–1940 гг.

Таким образом, перед Октябрьской революцией и Гражданской войной Астраханская ихтиологическая лаборатория имела подробное географическое представление о нижней части Волги, её дельте и предустьевом пространстве, об особенностях водной среды, ихтиофауны и процессов производства рыбной продукции. Очень важна была работа по изучению личинок волжских рыб Василия Ивановича Казанского (1915, 1928), который впервые использовал характер пигментация личинок рыб в филогенетическом контексте.

В начале 1930 г. Астраханская станция была переименована в Волго-Каспийскую научную рыбохозяйственную станцию. Помимо её, к концу 1920-х годов уже действовали Дагестанская (в Махачкале), Туркменская (в Красноводске) научные рыбохозяйственные станции и Азербайджанская научно-промысловая станция в Баку. В 1928 г. была создана Ассоциация каспийских станций. В 1931 г. была создана и присоединилась к Ассоциации каспийских станций Гурьевская научная рыбохозяйственная станция.

В исследованиях сырьевой базы Каспийского моря в послереволюционный период большое значение имела третья Каспийская сельдяная экспедиция 1930 г. (Михайловская, 1941), впоследствии реорганизованная во Всекаспийскую научную рыбохозяйственную экспедицию 1931–1939 гг. Она ставила своей целью получить общую картину рыбного хозяйства по всему Каспийскому морю, в частности, проанализировать запасы рыб, способы лова и обработки, эффек-

тивность рыбного промысла и рыбной промышленности (Чугунов, 1932). В работе экспедиции принимали участие сотрудники рыбохозяйственных станций, организованных на Каспийском море в первые десятилетия XX века в Астрахани, Баку, Махачкале, Гурьеве, Баутине, Красноводске. В 1931–1932 гг. были проведены исследования по всем основным промысловым группам и видам рыб: сельдям, килькам, вобле, осетровым, судаку, сазану, лещу, сому, кутуму. Исследовались также жерех, щука, лосось, бычки, а из нерыбных объектов промысла — тюлени и раки. В результате работ экспедиции было изучено распределение сельдей в разных районах моря, установлены пути миграций основных их видов, выяснена зависимость миграций рыб от температурных условий, изучен «расовый» состав отдельных видов сельдей, выявлены их солоноватоводные формы, ранее почти не затронутые промыслом (Чугунов, 1932). В 1934–1935 гг. Советом по изучению производительных сил Академии наук СССР была организована экспедиция (фактически, две экспедиции) в заливах Каспийского моря Комсомолец (Мёртвый Култук) и Кайдак под руководством П.А. Православлева (под общим руководством Ф.Ю. Левинсон-Лессинга). Сборы рыб в этой экспедиции (Берг, 1938) обрабатывали Световидов (1936, 1937, 1938, 1952) и Ильин (1936, 1938). Был описан новый подвид пузанка, нерестующего в воде повышенной солёности (*Caspialosa capia salina* Svetovidov, 1936).

Большим событием была океанографическая съёмка моря, выполненная под руководством Семёна Владимировича Бруевича. Работа проводилась на трёх судах с 1933 по 1935 г. Позднее при Академии наук СССР была создана особая «Каспийская комиссия», возглавлявшаяся Книповичем, которая занималась продолжением всестороннего изучения Каспийского моря.

В дальнейшем ихтиологические исследования на Каспийском море ещё более расширились. К тому времени была создана научно-промысловая разведка, которая, располагая большим количеством судов, вела наблюдения в море на протяжении всего вегетационного периода и обеспечивала сбор материалов о миграциях и распределении промысловых рыб. По этим материалам был составлен и опубликован «Атлас карт распределения промысловых рыб в Северном Каспии» (Бердичевский, 1940).

Следует специально отметить большой вклад сотрудников лаборатории икры и мальков ВНИРО, которой с 1929 по 1948 г. руководил Теодор Саулович Расс, в изучение мест нереста, морфологических особенностей, видовой специфики, развития, пространственного и временного распространения икры, личинок и молоди, прежде всего, сельдёвых, бычковых и кефалевых рыб (Перцева, 1938, 1939, 1940; Расс, 1938; Расс, Халдинова, 1939; Казанова, Халдинова, 1940; Сомова, 1940; Французов, 1941; Казанова, 1951; Перцева-Остроумова, 1951а, б, 1963). Определительные ключи и описания, сделанные на материалах экспедиций и съёмок 1932–1940 гг., сохраняют своё значение до сих пор.

К началу 1940-х гг. фауна рыб Каспийского моря в таксономическом плане уже была изучена с достаточной полнотой; исключение составляли лишь не-

который виды пуголовок, описанные много позже замечательным знатоком этой группы бычковых Дадашем Бахманом оглы Рагимовым (Рагимов, 1976а, б, 1977, 1978, 1982, 1985а, б; Пинчук, Рагимов, 1979, 1985). Рагимов передал в ЗИН РАН часть своих сборов пуголовок из Института зоологии Национальной академии наук Азербайджана (18 номеров хранения).

Мы не ставили задачи осветить рыбохозяйственные исследования в послевоенный период — информацию об этом можно найти в специальных публикациях (Андреев, Казанчеев, 1968; Бердичевский и др., 1982; Беляева и др., 1989; Струбалина, 1990; Иванов, Мажник, 1997; Лепилов, 1997; Рыбохозяйственные исследования..., 1998, 2000, 2001, 2002, 2003, 2004, 2005, 2006; Зонн, 2004, 2005; и мн. др.).

Глава 4. РЫБЫ КАСПИЙСКОГО МОРЯ

4.1. Комментарии к классификации таксонов высокого ранга бесчелюстных и рыб

Слово «рыбы» не является названием какого-либо формального таксона. Обычно в практике русского языка к «рыбам» относят обитающих в воде, дышащих жабрами животных, обладающих плавниками и челюстями. Последний признак важно подчеркнуть, поскольку традиция русского языка различает «рыб» и «рыбообразных» (например, Берг, 1940а). Термин «круглоротые» часто считают синонимом «рыбообразных», относя к последним кроме миног и миксин (собственно «круглоротых») и ископаемые группы бесчелюстных.

Слово «рыбообразные» давно не используется в научной практике в качестве названия формального таксона или группы таксонов. В настоящее время эту группу называют «бесчелюстные» (agnathans по-английски). Это название ранее относили к таксону ранга надкласса, Agnatha, но в последнее время обоснована точка зрения, что бесчелюстные формально не являются таксоном, т.е. монофилетической группой. Бесчелюстные объединяют 7 надклассов (Nelson, 2006; Нельсон, 2009), филогенетические отношения между которыми являются предметом дискуссий — Myxiniomorphi, Petromyzontomorphi, Conodonts, Pteraspidoformi, Anaspida, Thelodonti и Osteotracomorphi. Представителей этих семи надклассов традиционно разделяли на две неформальные группы, Cyclostomata (круглоротые: ныне живущие представители миног и миксин) и Ostracodermi (ископаемые панцирные бесчелюстные).

Для миног мы используем название бесчелюстные, а не круглоротые, чтобы избежать объединения миног и миксин, не связанных непосредственным родством, в противопоставлении другим таксонам бесчелюстных.

Название «рыбы», таким образом, относится нами к надклассу челюстноротых (Gnathostomata), исключая четвероногих (Tetrapoda): в рамках наиболее распространённой — филогенетической — методологии, рыбы являются парафилиетической, а не монофилетической группой, т.е. не могут считаться истинным таксоном. Следует иметь в виду, что название «fish» в литературе на английском языке часто относят не к этой группе (собственно рыбам), а к совокупности бесчелюстных и челюстноротых «не четвероногих».

Классификация Gnathostomata до классов в настоящее время (Nelson, 2006; Нельсон, 2009) имеет следующий вид:

НАДКЛАСС GNATHOSTOMATA — челюстноротые

Града Placodermiomorphi

Класс Placodermi

Града Chondrichthiomorphi

Класс Chondrichthyes — хрящевые рыбы (14 рецентных отрядов)

Града Teleostomi — высшие рыбы

Класс Acanthodii

Класс Actinopterygii — лучеперые рыбы

Подкласс Cladistia (1 рецентный отряд, Polypteriformes)

Подкласс Chondrostei — хрящевые ганоиды (1 рецентный отряд, Acipenseriformes)

Подкласс Neopterygii — новоперые рыбы (42 рецентных отряда)

Класс Sarcopterygii

Подкласс Coelacanthimorpha

Подкласс [не имеет названия] Porolepidimorpha + Dipnoi (2 рецентных отряда)

Подкласс Rhizodontimorpha

Подкласс Osteolepidomorpha

Подкласс Tetrapoda

4.2. Аборигенная фауна рыб современного бассейна Каспийского моря (включая бассейны рек до верховий и связанные с ними озёра)

Аборигенная фауна бассейна Каспийского моря с бассейнами впадающих в него или впадавших в недавнем прошлом рек включает 162 вида и подвида (в том числе, спорного статуса) 60–62 родов (из них 4–6 эндемичных) из 19 семейств; 100 видов и подвигов (62%) эндемичны, т.е. распространены только в этом бассейне.

Наиболее многочисленно семейство Cyprinidae (27 родов), затем Gobiidae (12–13 родов); остальные семейства не многочисленны (1–3 рода).

Список семейств и родов в составе фауны бассейна Каспийского моря

Petromyzontidae: *Caspiomyzon* Berg, 1906 (эндемик), *Eudontomyzon* Regan, 1911, *Lampetra* Bonnaterre, 1788

Acipenseridae: *Acipenser* Linnaeus, 1758

Clupeidae: *Alosa* Linck, 1790, *Clupeonella* Kessler, 1877

Cyprinidae: *Rhodeus* Agassiz, 1832, *Barbus* Cuvier, 1816, *Capoeta* Valenciennes, 1842, *Luciobarbus* Heckel, 1843, *Carassius* Jarocki, 1822, *Cyprinus* Linnaeus, 1758, *Gobio* Cuvier, 1816, *Romanogobio* Bănărescu, 1961, *Abramis* Cuvier, 1816, *Acanthablurnus* Berg, 1916, *Alburnoides* Jeitteles, 1861, *Alburnus* Rafinesque, 1820, *Aspius*

Agassiz, 1832, *Ballerus* Heckel, 1843, *Blicca* Heckel, 1843, *Chondrostoma* Agassiz, 1832, *Leucalburnus* Berg, 1916 (эндемик; возможно синоним родового названия *Telestes* Bonaparte, 1840), *Leucaspilus* Heckel et Kner, 1858, *Leuciscus* Cuvier, 1816, *Phoxinus* Rafinesque, 1820, *Pseudophoxinus* Bleeker, 1860, *Rutilus* Rafinesque, 1820, *Scardinius* Bonaparte, 1837, *Squalius* Bonaparte, 1837, *Vimba* Fitzinger, 1873, *Pelecus* Agassiz, 1835, *Tinca* Cuvier, 1816

Cobitidae: *Cobitis* Linnaeus, 1758, *Misgurnus* La Cepède, 1803, *Sabanejewia* Vladikov, 1929

Nemacheilidae: *Barbatula* Linck, 1790, *Oxynoemacheilus* Bănărescu et Nalbant, 1966, *Paracobitis* Bleeker, 1863

Siluridae: *Silurus* Linnaeus, 1758

Esocidae: *Esox* Linnaeus, 1758

Osmeridae: *Osmerus* Linnaeus, 1758

Coregonidae: *Coregonus* Linnaeus, 1758, *Stenodus* Richardson, 1836

Thymallidae: *Thymallus* Cuvier, 1829

Salmonidae: *Hucho* Günther, 1866, *Salmo* Linnaeus, 1758

Lotidae: *Lota* Oken, 1817

Atherinidae: *Atherina* Linnaeus, 1758

Gasterosteidae: *Pungitius* Coste, 1848

Syngnathidae: *Syngnathus* Linnaeus, 1758

Cottidae: *Cottus* Linnaeus, 1758

Percidae: *Gymnocephalus* Bloch, 1793, *Perca* Linnaeus, 1758, *Sander* Oken, 1817

Gobiidae: *Anatirostrum* Iljin, 1930 (эндемик), *Babka* Iljin, 1927, *Benthophiloides* Beling et Iljin, 1927 (включая *Asra* Iljin, 1941), *Benthophilus* Eichwald, 1831, *Caspiosoma* Iljin, 1927, *Chasar* Vasilieva, 1996 (эндемик; возможно, синоним *Ponticola*, по мнению ряда авторов), *Hyrcanogobius* Iljin, 1928 (эндемик; синоним рода *Knipowitschia* по мнению некоторых авторов), *Knipowitschia* Iljin, 1927, *Mesogobius* Bleeker, 1874, *Neogobius* Iljin, 1927, *Ponticola* Iljin, 1927, *Proterorhinus* Smitt, 1899.

4.3. Фауна рыб, обитающих и встречающихся в Каспийском море и дельтах рек

Аборигенная фауна рыб Каспийского моря и прилежащих участков дельт и распреснённых заливов и лагун (виды постоянно встречающиеся, мигрирующие или изредка заходящие) включает 119 видов и подвидов (в том числе, спорного статуса) 52 родов из 15 семейств (табл. 8).

По числу видов наиболее многочисленно семейство Gobiidae (35 видов 12 родов), затем Cyprinidae (33 вида и подвида 22 родов) и Clupeidae (21 вид и подвид, в том числе, спорного статуса, 2 родов); остальные семейства представлены заметно меньшим числом видов (от 1 до 6 видов).

По числу аборигенных видов и подвидов рыб — 119 — Каспийское море уступает Чёрному морю, в котором обитает 176 аборигенных видов и подвидов

рыб 56 семейств (Световидов, 1964; Васильева, 2007). В Азовском море меньше аборигенных видов и подвидов (111), чем в Каспийском, но больше семейств (38) (Дирипаско и др., 2001, 2011).

Если исключить из подсчёта 29 сугубо речных видов, встречающихся преимущественно в дельтах и лишь изредка в распреснённых прибрежных участках моря, — *Rhodeus* sp., *Barbus cyri* De Filippi, 1865, *Capoeta* cf. *gracilis* (Keyserling, 1861), *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758), *Gobio volgensis* Vasil'eva, Mendel, Vasil'ev, Lusk & Lusková, 2008, *Romanogobio albipinnatus* (Lukasch, 1933), *Ballerus ballerus* (Linnaeus, 1758), *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758), *Alburnus filippii* Kessler, 1877, *Alburnus hohenackeri* Kessler, 1877, *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843), *Chondrostoma variabile* Yakovlev, 1870, *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758), *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), *Squalius cephalus* (Linnaeus, 1758), *Squalius orientalis* (Nordman, 1840), *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758), *Cobitis keyvani* Mousavi-Sabet, Yerli, Vatandoust, Özeren et Moradkhani, 2012, *Cobitis melanoleuca* Nichols, 1925, *Cobitis taenia* Linnaeus, 1758, *Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758), *Sabanejewia aurata* (De Filippi, 1863), *Sabanejewia caspia* (Eichwald, 1838), *Sabanejewia caucasica* (Berg, 1906), *Esox lucius* Linnaeus, 1758, *Lota lota* (Linnaeus, 1758), *Gymnocephalus cernua* (Linnaeus, 1758), *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758, *Proterorhinus semipellucidus* (Kessler, 1877) — то число видов и подвидов, обитающих собственно в море, уменьшится до 90. В то же время сравнительная бедность каспийской ихтиофауны в значительной степени компенсируется большой численностью отдельных видов и форм.

На основе анализа распространения рыб не было обнаружено существенных отличий между фаунами Среднего и Южного Каспия, что послужило основанием объединения этих областей моря в один экорегион, наряду с выделением в отдельный экорегион Северного Каспия и дельт его рек (Насека, Богущая, 2007).

Если анализировать только аборигенные виды, то, как видно из табл. 8, 81 вид и подвид постоянно обитают или изредка регистрируются в Северном Каспии, а в Среднем и Южном — 70. Семнадцать видов и подвидов обитают (или зарегистрированы) только в Северном Каспии; это исключительно речные пресноводные и полупроходные виды, связанные в своём распространении с дельтами рек, прежде всего, Волги. Напротив, 35 аборигенных видов и подвидов распространены только в Среднем и Южном Каспии; это преимущественно морские и морские-эстуарные формы, но 11 видов — преимущественно пресноводные.

Ихтиофауна Каспийского моря характеризуется высокой степенью эндемизма. Из 52 родов три (четыре, если сохранять род *Asra*, которого синонимизируют с родом *Benthophiloides*, что принято в этой книге) являются эндемиками собственно Каспийского моря (без бассейнов рек): *Anatirostrum*, *Hyrcanogobius*, *Chasar*. Эндемиком бассейна Каспийского моря (с реками) является род *Caspiomyzon*. На видовом и подвидовом уровне (в том числе, виды и подвиды спорного статуса) эндемиками бассейна Каспийского моря (с дельтами рек) являются 76 видов и подвидов (63% общего числа аборигенных таксонов видового ранга),

к которым можно добавить три возможно эндемичных вида, распространение которых не в полной мере ясно, что увеличит долю эндемичных таксонов видového ранга до 66%.

Если исключить из подсчёта приведённые выше сугубо речные виды, лишь изредка или случайно встречающиеся в море, то число эндемиков составит 69 (77% от постоянно обитающих в море видов и подвидов). Из них только два таксона спорного статуса, *Alosa (caspi) salina* (Svetovidov, 1936) и *Alosa (caspi) aestuarina* (Berg, 1932), возможно, являются эндемиками Северного Каспия; нельзя, однако, исключить, что они совершают (совершали в историческом прошлом) миграции в более южные районы моря. Сорок четыре эндемичных вида и подвида обитают (или зарегистрированы) как в средней и южной, так и в северной части моря, а 25 — только в средней и южной. Эндемичными являются все сельдьевые и почти все бычковые (табл. 8). Приведённые цифры значительно отличаются от подсчётов, сделанных разными авторами раньше, поскольку статус многих форм был изменён в последнее время, что рассмотрено в соответствующих видовых очерках.

Таблица 8

Список таксонов рыб, встречающихся (зарегистрированных в недавнее время) в Каспийском море, включая дельты и устья рек, эстуарии и лагуны, аборигенных и интродуцированных (натурализовавшихся и поддерживаемых аквакультурой; без неудавшихся неподдерживаемых акклиматизаций)

Таксон	Экологическая группа	Всё Каспийское море	Северный Каспий	Средний и Южный Каспий
PETROMYZONTIDAE		+	+	+
<i>Caspiomyzon</i> Berg, 1906		e	+	+
<i>Caspiomyzon wagneri</i> (Kessler, 1870)	anadr	e	+	+
ACIPENSERIDAE		+	+	+
<i>Acipenser</i> Linnaeus, 1758		+	+	+
<i>A. gueldenstaedtii</i> Brandt et Ratzeburg, 1833	anadr	+	+	+
<i>A. huso</i> Linnaeus, 1758	anadr	+	+	+
<i>A. nudiventris</i> Lovetsky, 1828	anadr	+	+	+
<i>A. persicus</i> Borodin, 1897	anadr	?e	+	+
<i>A. ruthenus</i> Linnaeus, 1758	fluv&semi-anadr1	+	+	+
<i>A. stellatus</i> Pallas, 1771	anadr	+	+	+
*ANGUILLIDAE		i	?	i
<i>*Anguilla</i> Schrank, 1798		i	?	i
<i>*A. anguilla</i> (Linnaeus, 1758)	katadr	i	?	i
CLUPEIDAE		+	+	+
Alosinae		+	+	+
<i>Alosa</i> Linck, 1790		+	+	+

Продолжение табл. 8

Таксон	Экологическая группа	Всё Каспийское море	Северный Каспий	Средний и Южный Каспий
<i>A. (braschnikowi) agrachanica</i> (Mikhailovskaya, 1932)	marine	e	+	+
<i>A. (braschnikowi) autumnalis</i> ¹ (Berg, 1915)	marine	e	—	e
<i>A. (braschnikowi) braschnikowi</i> (Borodin, 1904)	marine	e	+	+
<i>A. (braschnikowi) grimmi</i> (Borodin, 1904)	marine	e	—	e
<i>A. (braschnikowi) kisselevitshi</i> (Bulgakov, 1926)	marine	e	—	e
<i>A. (braschnikowi) nirchi</i> (Morozov, 1928)	marine	e	—	e
<i>A. (braschnikowi) orientalis</i> (Mikhailovskaya, 1941)	marine	e	—	e
<i>A. (braschnikowi) sarensis</i> (Mikhailovskaya, 1941)	marine	e	—	e
<i>A. (caspia) aestuarina</i> (Berg, 1932)	semi-anadr2	e	e	—
<i>A. (caspia) caspia</i> (Eichwald, 1838)	marine	e	+	+
<i>A. (caspia) knipowitschi</i> (Iljin, 1927)	semi-anadr2	e	—	e
<i>A. (caspia) persica</i> (Iljin, 1927)	marine	e	—	e
<i>A. (caspia) salina</i> (Svetovidov, 1936)	marine	e	?e	?
<i>A. curensis</i> (Suvorov, 1907)	marine	e	—	e
<i>A. kessleri</i> (Grimm, 1887)	anadr	e	+	+
<i>A. saposchnikowii</i> (Grimm, 1885)	marine	e	+	+
<i>A. sphaerocephala</i> (Berg, 1913)	marine	e	+	+
<i>A. volgensis</i> (Berg, 1913)	anadr	e	+	+
Clupeinae		+	+	+
<i>Clupeonella</i> Kessler, 1877		+	+	+
<i>C. caspia</i> Svetovidov, 1941	marine&semi-anadr2	e	+	+
<i>C. engrauliformis</i> (Borodin, 1904)	marine	e	+	+
<i>C. grimmi</i> Kessler, 1877	marine	e	—	e
CYPRINIDAE		+	+	+
Acheilognathinae		+	—	+
<i>Rhodeus</i> Agassiz, 1832		+	—	+
<i>Rhodeus</i> sp.	fluv	e	—	e
Barbinae		+	+	+
<i>Barbus</i> Cuvier, 1816		+	—	+
<i>B. cyri</i> De Filippi, 1865	fluv	e	—	e
<i>Capoeta</i> Valenciennes, 1842		+	—	+
<i>C. cf. gracilis</i> (Keyserling, 1861)	fluv	?e	—	?e
<i>Luciobarbus</i> Heckel, 1843		+	+	+

¹ Здесь и ниже мы используем способ записи Майра для названия таксона, для которого неясно, является ли он подвидом (формой) или полным видом.

Продолжение табл. 8

Таксон	Экологическая группа	Всё Каспийское море	Северный Каспий	Средний и Южный Каспий
<i>L. brachycephalus caspius</i> (Berg, 1914)	fluv&anadr	e	+	+
<i>L. capito capito</i> (Gueldenstaedt, 1773)	fluv&anadr	e	+	+
*Cultrinae		i	—	i
*Hemiculter Bleeker, 1859		i	—	i
*H. leucisculus (Basilewsky, 1855)	fluv	i	—	i
Cyprininae		+	+	+
Carassius Jarocki, 1822		+	+	i
<i>C. carassius</i> (Linnaeus, 1758)	fluv	+	+	+
*C. gibelio (Bloch, 1782)	fluv	?i	?i	i
Cyprinus Linnaeus, 1758		+	+	+
<i>C. carpio</i> Linnaeus, 1758	fluv&semi-anadr1	+	+	+
Gobioninae		+	+	+
Gobio Cuvier, 1816		+	+	+
<i>G. volgensis</i> Vasil'eva, Mendel, Vasil'ev, Lusk et Lusková, 2008	fluv	?e	?e	—
*Pseudorasbora Bleeker, 1859		i	i	i
*P. parva (Temminck et Schlegel, 1846)	fluv	i	i	i
Romanogobio Bănărescu, 1961		+	+	+
<i>R. albipinnatus</i> (Lukasch, 1933)	fluv	e	e	—
*Hypophthalmichthyinae		i	i	i
*Aristichthys Oshima, 1919		i	i	i
*A. nobilis (Richardson, 1845)	fluv&anadr	i	i	i
*Hypophthalmichthys Bleeker, 1859		i	i	i
*H. molitrix (Valenciennes, 1844)	fluv&anadr	i	i	i
Leuciscinae		+	+	+
ABRAMIDINI		+	+	+
Abramis Cuvier, 1816		+	+	+
<i>A. brama</i> (Linnaeus, 1758)	fluv&semi-anadr1	+	+	+
Ballerus Heckel, 1843		+	+	+
<i>B. ballerus</i> (Linnaeus, 1758)	fluv	+	+	—
<i>B. sapa sapa</i> (Pallas, 1814)	fluv&semi-anadr1	+	+	—
<i>B. sapa bergi</i> Belyayev, 1929	anadr	e	—	e
Blicca Heckel, 1843		+	+	+
<i>B. bjoerkna bjoerkna</i> (Linnaeus, 1758)	fluv&semi-anadr1	+	+	—
<i>B. bjoerkna transcaucasica</i> Berg, 1916	fluv&semi-anadr1	e	—	e
Vimba Fitzinger, 1873		+	+	+
<i>V. persa</i> (Pallas, 1814)	anadr	e	+	+
ALBURNINI		+	+	+
Alburnus Rafinesque, 1820		+	+	+
<i>A. alburnus</i> (Linnaeus, 1758)	fluv	+	+	—
<i>A. chalcoides</i> (Gueldenstaedt, 1772)	anadr	e	+	+

Продолжение табл. 8

Таксон	Экологическая группа	Всё Каспийское море	Северный Каспий	Средний и Южный Каспий
<i>A. filippii</i> Kessler, 1877	fluv	e	—	e
<i>A. hohenackeri</i> Kessler, 1877	fluv	+	+	+
<i>Leucaspilus</i> Heckel et Kner, 1858		+	+	+
<i>L. delineatus</i> (Heckel, 1843)	fluv	+	+	+
LEUCISCINI		+	+	+
<i>Aspius</i> Agassiz, 1832		+	+	+
<i>A. aspius aspius</i> (Linnaeus, 1758)	fluv&semi-anadr1	+	+	—
<i>A. aspius taeniatus</i> (Eichwald, 1831)	anadr	e	?+	?e
<i>Chondrostoma</i> Agassiz, 1832		+	+	—
<i>Ch. variable</i> Yakovlev, 1870	fluv	+	+	—
<i>Leuciscus</i> Cuvier, 1816		+	+	—
<i>L. idus</i> (Linnaeus, 1758)	fluv	+	+	—
<i>Rutilus</i> Rafinesque, 1820		+	+	+
<i>R. caspicus</i> (Jakovlev, 1870)	semi-anadr1	e	+	+
<i>R. kutum</i> (Kamensky, 1901)	semi-anadr1&anadr	e	+	+
<i>R. rutilus</i> (Linnaeus, 1758)	fluv	+	+	—
<i>Scardinius</i> Bonaparte, 1837		+	+	+
<i>S. erythrophthalmus</i> (Linnaeus, 1758)	fluv&semi-anadr1	+	+	+
<i>Squalius</i> Bonaparte, 1837		+	+	+
<i>S. cephalus</i> (Linnaeus, 1758)	fluv	+	+	—
<i>S. orientalis</i> (Nordman, 1840)	fluv	+	—	+
Pelecinae		+	+	+
<i>Pelecus</i> Agassiz, 1835		+	+	+
<i>P. cultratus</i> (Linnaeus, 1758)	fluv&semi-anadr1	+	+	+
*<i>Squaliobarbinae</i>		i	i	i
*<i>Ctenopharyngodon</i> Steindachner, 1866		i	i	i
* <i>C. idella</i> (Valenciennes, 1844)	fluv&anadr	i	i	i
*<i>Mylopharyngodon</i> Peters, 1881		i	—	i
* <i>M. piceus</i> (Richardson, 1846)	fluv&anadr	i	—	i
Tincinae		+	+	+
<i>Tinca</i> Cuvier, 1816		+	+	+
<i>T. tinca</i> (Linnaeus, 1758)	fluv	+	+	+
COBITIDAE		+	+	+
<i>Cobitis</i> Linnaeus, 1758		+	+	+
<i>C. amphilekta</i> Vasil'eva et Vasil'ev, 2012	marine&estuarine	e	+	+
<i>C. keyvani</i> Mousavi-Sabet, Yerli, Vatan-doust, Özeren et Moradkhani, 2012	fluv	e	—	+
<i>C. melanoleuca</i> Nichols, 1925	fluv	+	+	—
<i>C. taenia</i> Linnaeus, 1758	fluv	+	+	—
<i>Misgurnus</i> La Cèpède, 1803		+	+	—

Продолжение табл. 8

Таксон	Экологическая группа	Всё Каспийское море	Северный Каспий	Средний и Южный Каспий
<i>M. fossilis</i> (Linnaeus, 1758)	fluv	+	+	—
<i>Sabanejewia</i> Vladikov, 1929		+	—	+
<i>S. aurata</i> (De Filippi, 1863)	fluv	e	—	e
<i>S. caspia</i> (Eichwald, 1838)	fluv	e	—	e
<i>S. caucasica</i> (Berg, 1906)	fluv	?+	—	?+
SILURIDAE		+	+	+
<i>Silurus</i> Linnaeus, 1758		+	+	+
<i>S. glanis</i> Linnaeus, 1758	fluv&semi-anadr1	+	+	+
COREGONIDAE		+	+	+
<i>Stenodus</i> Richardson, 1836		+	+	+
<i>S. leucichthys</i> (Gueldenstaedt, 1772)	anadr	e	+	+
SALMONIDAE		+	+	+
<i>Salmo</i> Linnaeus, 1758		+	+	+
<i>S. caspius</i> Kessler, 1877	fluv&anadr	e	—	e
<i>S. ciscaucasicus</i> Dorofeyeva, 1967	fluv&anadr	e	+	+
ESOCIDAE		+	+	+
<i>Esox</i> Linnaeus, 1758		+	+	+
<i>E. lucius</i> Linnaeus, 1758	fluv	+	+	+
LOTIDAE		+	+	+
<i>Lota</i> Oken, 1817		+	+	+
<i>L. lota</i> (Linnaeus, 1758)	fluv	+	+	+
*MUGILIDAE		i	i	i
*<i>Chelon</i> Röse, 1793		i	i	i
* <i>Ch. auratus</i> (Risso, 1810)	marine	i	i	i
* <i>Ch. saliens</i> (Risso, 1810)	marine	i	?i	i
ATHERINIDAE		+	+	+
<i>Atherina</i> Linnaeus, 1758		+	+	+
<i>Ath. caspia</i> Eichwald, 1831	estuarine&marine	e	+	+
*POECILIIDAE		i	i	i
*<i>Gambusia</i> Poey, 1854		i	i	i
* <i>G. holbrooki</i> Girard, 1859	fluv	i	i	i
GASTEROSTEIDAE		+	+	+
*<i>Gasterosteus</i> Linnaeus, 1758		i	i	i
* <i>G. aculeatus</i> Linnaeus, 1758	fluv&estuarine&marine	i	i	i
<i>Pungitius</i> Coste, 1848		+	+	+
<i>P. platygaster</i> (Kessler, 1859)	fluv&estuarine	+	+	+
SYNGNATHIDAE		+	+	+
<i>Syngnathus</i> Linnaeus, 1758		+	+	+
<i>S. caspius</i> Eichwald, 1831	estuarine&marine	e	+	+

Продолжение табл. 8

Таксон	Экологическая группа	Всё Каспийское море	Северный Каспий	Средний и Южный Каспий
PERCIDAE		+	+	+
Percinae		+	+	+
<i>Gymnocephalus</i> Bloch, 1793		+	+	—
<i>G. cernua</i> (Linnaeus, 1758)	fluv	+	+	—
<i>Perca</i> Linnaeus, 1758		+	+	+
<i>P. fluviatilis</i> Linnaeus, 1758	fluv	+	+	+
Luciopercinae		+	+	+
<i>Sander</i> Oken, 1817		+	+	+
<i>S. lucioperca</i> (Linnaeus, 1758)	fluv&semi-anadr1	+	+	+
<i>S. marinus</i> (Cuvier, 1828)	marine	+	—	+
<i>S. volgensis</i> (Gmelin, 1788)	fluv&semi-anadr1	+	+	—
GOBIIDAE		+	+	+
Benthophilinae		+	+	+
BENTHOPHILINI		+	+	+
<i>Anatirostrum</i> Iljin, 1930		e	—	e
<i>A. profundorum</i> (Berg, 1927)	marine	e	—	e
<i>Benthophiloides</i> Beling et Iljin, 1927		+	—	+
<i>B. braueri</i> Beling et Iljin, 1927	marine&estuarine	+	—	+
<i>B. turcomanus</i> (Iljin, 1941)	marine	e	—	e
<i>Benthophilus</i> Eichwald, 1831		+	+	+
<i>B. abdurahmanovi</i> Ragimov, 1978	estuarine&marine	e	+	+
<i>B. baeri</i> Kessler, 1877	marine	e	+	+
<i>B. casachicus</i> Ragimov, 1978	marine	e	?+	+
<i>B. ctenolepidus</i> Kessler, 1877	marine	e	—	e
<i>B. granulatus</i> Kessler, 1877	marine&estuarine	e	+	+
<i>B. grimmi</i> Kessler, 1877	marine	e	—	e
<i>B. kessleri</i> Berg, 1927	marine	e	—	e
<i>B. leobergius</i> Berg, 1949	marine	e	+	+
<i>B. leptcephalus</i> Kessler, 1877	marine	e	—	e
<i>B. leptorhynchus</i> Kessler, 1877	marine	e	—	e
<i>B. macrocephalus</i> (Pallas, 1787)	marine&estuarine	e	+	+
<i>B. mahmudbejovi</i> Ragimov, 1976	marine&estuarine	e	+	+
<i>B. pinchuki</i> Ragimov, 1982	marine	e	—	e
<i>B. ragimovi</i> Boldyrev et Bogutskaya, 2004	marine	e	—	e
<i>B. spinosus</i> Kessler, 1877	marine	e	+	+
<i>B. svetovidovi</i> Pinchuk et Ragimov, 1979	marine	e	—	e
<i>Caspiosoma</i> Iljin, 1927		+	+	+
<i>C. caspium</i> (Kessler, 1877)	marine&estuarine	+	+	+
NEOGOBIIINI		+	+	+
<i>Neogobius</i> Iljin, 1927		+	+	+

Продолжение табл. 8

Таксон	Экологическая группа	Всё Каспийское море	Северный Каспий	Средний и Южный Каспий
<i>N. caspius</i> (Eichwald, 1831)	marine	e	+	+
<i>N. melanostomus affinis</i> (Eichwald, 1831)	marine&estuarine&fluv	e	+	+
<i>N. pallasi</i> (Berg, 1916)	marine&estuarine&fluv	e	+	+
PONTICOLINI		+	+	+
Babka Iljin, 1927		+	+	+
<i>B. macrophthalmia</i> (Kessler, 1877)	marine	e	+	+
Chasar Vasilieva, 1996		e	+	+
<i>Ch. bathybius</i> (Kessler, 1877)	marine	e	+	+
Mesogobius Bleeker, 1874		+	+	+
<i>M. nonultimus</i> (Iljin, 1936)	marine	e	+	+
Ponticola Iljin, 1927		+	+	+
<i>P. goebelii</i> (Kessler, 1874)	marine	e	?+	+
<i>P. gorlap</i> (Iljin, 1949)	marine&estuarine&fluv	e	+	+
<i>P. syrman eurystomus</i> (Kessler, 1877)	marine&estuarine	e	+	+
Proterorhinus Smitt, 1899		+	+	+
<i>P. nasalis</i> (De Filippi, 1863)	marine	e	+	+
<i>P. semipellucidus</i> (Kessler, 1877)	fluv&estuarine	e		e
Incertae sedis		+	+	+
Hyracanogobius Iljin, 1928		e	+	+
<i>H. bergi</i> Iljin, 1928	marine&estuarine	e	+	+
Knipowitschia Iljin, 1927		+	+	+
<i>K. caucasica</i> (Berg, 1916)	marine&estuarine&fluv	+	+	+
<i>K. iljini</i> Berg, 1931	marine	e	?+	+
<i>K. longicaudata</i> (Kessler, 1877)	marine&estuarine&fluv	+	+	+

Условные обозначения: e — эндемик бассейна Каспийского моря; + — обитает или отмечен; — — не обитает/не зарегистрирован; i — интродуцированный (неаборигенный) вид (только виды, которые натурализовались в море или регистрируются в последнее время благодаря аквакультуре); экологические группы видов: anadr — проходной анадромный [= трофически солоноватоводный генеративно-пресноводный; ложно-проходной по классификации Владимирова (1957)], katadr — проходной катадромный, fluv — речной, marine — морской солоноватоводный, estuarine — дельтовый/прибрежный, semi-anadr1 — полупроходной пресноводный; semi-anadr2 — полупроходной морской; ? — данные нуждаются в уточнении. Объяснения терминологии даны в тексте.

Формирование ихтиофауны Каспийского моря происходило как в периоды связи с Понтическим бассейном, так и в периоды изоляции (см. главу 2). Более древние представители собственно понто-каспийской ихтиофауны формировались, по-видимому, в период существования первого обширного сравнительно

распреснённого бассейна Восточного Паратетиса — сарматского, сменившего баден-конкский бассейн с океанической солёностью в позднем среднем миоцене около 12 млн. лет назад (Popov et al., 2004). К ним мы относим сельдёвых (бывший подрод *Caspialosa* рода *Alosa*, род *Clupeonella*) и бычковых (роды *Hyracanogobius*, *Neogobius*, *Chasar*, *Ponticola*, *Mesogobius*, *Proterorhinus*, *Caspiosoma*, *Benthophilus*, *Anatirostrum*). Именно эти роды являются эндемиками современных бассейнов Чёрного и Каспийского морей и содержат наибольшее число видов и внутривидовых форм (табл. 8).

Наибольшее число эндемичных таксонов встречается в Среднем и Южном Каспии. Все эндемичные таксоны относятся к экологической группе солоноватоводных рыб, которых многие авторы считают условно эвригалинными. Однако для большинства из них солёностный оптимум (для взрослых форм вне периода размножения) не превышает 13‰. Часть видов этой группы может совершать регулярные миграции в пресные воды.

Экологические особенности рыб солоноватых морей положены в основу их **экологической** (называемой также **биологической**) **классификации**. Кесслер (1877) различал следующие категории: морские, солоноватоводные, разнородные, проходные, полупроходные и пресноводные. Составленная Кесслером (1877) таблица в отдельном столбце содержала для каждого вида арало-каспийско-понтийской области название одной из упомянутых категорий. Как видно, Кесслер использовал два основных критерия — солёность и наличие (и степень проявления) миграции между средами с разной солёностью. Выделяемые Кесслером (описанные к тому времени) 59 видов рыб, указываемые для Каспийского моря собственно (без рек) были отнесены им к четырём первым категориям; интересно, что в категорию *морские* попали только два вида — *Clupeonella grimmi* (эндемик Каспийского моря) и *Clupea delicatula* (современные *Clupeonella cultriventris* + *C. caspia*); критерием, видимо, служило то, что этот вид в понимании Кесслера обитает в Чёрном море, которое он считал настоящим морем в отличие от солоноватоводных «озёр» Каспийского и Аральского). Отнесение *C. grimmi* в категорию *морских*, является, видимо, упущением, поскольку все остальные виды (25), обитающие в пелагиали или бентали, в том числе, на больших глубинах Каспийского моря, отнесены Кесслером к категории *солоноватоводных*. Из этого можно сделать вывод, что основным критерием для Кесслера для различения *морских* и *солоноватоводных* была солёность воды, при которой обитает вид хотя бы на части своего ареала. Следует иметь в виду, что, судя по контексту, воду Чёрного моря (18–22,5‰) Кесслер считал «солёной», а не солоноватой. Так же считали и Световидов (1952), и Владимиров (1957), относившие не мигрирующие в пресные воды виды Чёрного моря к категории *морских* в отличие от аналогичных *солоноватоводных* видов Каспийского и Аральского морей.

Таким образом, для Каспийского моря, в котором все виды, обитающие в нём постоянно, формально являются *солоноватоводными* по классификации Кесслера (1877), предложенная схема не позволяет различать условно морские (солонова-

товодные, но обитающие в *море* с точки зрения геоморфологии котловины водоёма) и прибрежные (дельтовые, лагунные и эстуарные) формы, т.е. обитающие при сравнительно более низких солёностях воды на небольших глубинах. Следует отметить, что некоторые авторы, тем не менее, использовали термин *морские* для эндемичных каспийских пелагических видов, например, *Alosa braschnikowi* (с восьмью формами), *A. curensis*, *A. saposchnikowii*, *A. sphaerocephala* (Суворов, 1948: 466). По-видимому, Суворов в этом случае основывал своё мнение не на солёности, а на геоморфологии водоёма. Казанчеев (1981: 40), не обсуждая специально этой проблемы, находит компромисс — он выделяет группу *морских солоноватоводных* видов для тех каспийских видов сельдёвых, которые не заходят в прибрежное мелководье и не входят в устья рек. Мы несколько модифицировали схему Кесслера, принимая точку зрения Казанчеева на необходимость сохранения категории *морские* для видов, которые обитают в открытом море (солоноватом, в случае Каспийского моря-озера) на сравнительно больших глубинах (или над большими глубинами в случае пелагических форм) и выделяя дополнительную категорию *эстуарных (прибрежно-дельтовых)* рыб и заменяя категорию «разноводные» на перечисление тех формальных категорий, к которым относится конкретный вид на всём своём ареале, например «речной и полупроходной» или «речной, прибрежно-дельтовый, и морской».

Ещё больше неопределённости в дефинициях *проходной* и *полупроходной* у авторов, которые заложили основы этой терминологии. Владимиров (1957) специально рассматривал критерии отличий проходных и полупроходных. По Кесслеру (1877), к *проходным* относятся те рыбы, из которых одни постоянно живут в морях или солоноватых озёрах (Аральское, Каспийское море) и только временно заходят в реки, преимущественно для икрометания, а другие всю жизнь проводят в реках или пресноводных озёрах и только для икрометания уходят в море (из рыб последней группы в ихтиофауне южных морей Российской империи Кесслером отмечен только речной угорь). Смирнов (1912), полностью принимая биологические категории рыб, установленные Кесслером, предложил вместе с тем более мелкие подразделения. Так, категорию проходных рыб он делит на две группы: 1) проходные коренно-водные, ограничивающие своё пребывание в реках коренными, текучими водами и 2) проходные придаточно-водные, регулярно заходящие из коренных вод реки в придаточные. Смирнов (1912) предложил различать в жизненном цикле рыб два основных периода — трофический и генеративный, что получило развитие у Мейснера (1933) и впоследствии было поддержано Шмидтом (1936) и Суворовым (1948). Мейснер разделил проходных рыб на три группы: А. *трофически морские*: а) *генеративно-солоноватоводные* и б) *генеративно-пресноводные*; Б. *трофически солоноватоводные генеративно-морские*; В. *трофически пресноводные генеративно-морские*. Фактически, Мейснер адаптировал подход Мика (Meek, 1916), который выделил и дал название двум подкатегориям проходных рыб — *анадромным* (группа А Мейснера) и *катадромным* (группы Б и В Мейснера). Как справедливо замечает Владимиров

(1957), формулировки Мейснера позволяют ошибочно относить многих полупроходных и морских рыб (в смысле Кесслера) к категории проходных. Кроме того, обращает на себя внимание то, что в классификации Мейснера вообще нет группы *трофически солоноватоводных генеративно-пресноводных*, куда нужно было бы отнести всех каспийских (и бывших аральских) проходных рыб.

Майерс (Myers, 1949b) принимает кесслеровские определения проходных (для последних он вводит термин диадромные [diadromous]), но в его классификации нет места для полупроходных рыб, которые, несомненно, представляют собой характерную группу и заслуживают быть выделенными. Владимиров (1957) приводит примеры того, как один и тот же вид попадает у разных авторов в разные категории. Воблу Мейснер (1933) и Монастырский (1949, 1953) относят к проходным рыбам, а Кесслер (1877) и Никольский (1954) — к полупроходным. Кефалей Мейснер (1933) и Тихий и Виктор (1940) относят к проходным, а Ильин (1949а), как и Кесслер (1877), — к морским. Большеглазого пузанка Мейснер (1933) относит к проходным рыбам, Суворов (1948) — к морским, а Световидов (1952) — к солоноватоводным.

Владимиров (1957) предлагает различать две подкатегории категории *проходных* в зависимости от того, где происходит нагул — в полносолёной или солоноватоводной среде: проходные генеративно-пресноводные рыбы делятся им на истинно-проходных и ложно-проходных. К истинно-проходным относятся виды, освоившие для нагула истинные моря, а к ложно-проходным относятся рыбы, освоившие для нагула только большие солоноватоводные озёра-«моря». Таким образом, все проходные рыбы Каспийского моря являются *ложно-проходными* по терминологии Владимирова.

Группа полупроходных рыб была выделена Кесслером (1877) для рыб, которые «частью находятся на постоянном пребывании в реках и в пресноводных озёрах, частью имеют жительство в солоноватых водах, или в устьях рек, но в последнем случае во время нереста вдаются в самые реки, хотя и не предпринимают по ним таких дальних странствий, как рыбы проходные». Владимиров (1957) предлагает расширить и в то же время несколько уточнить границы группы полупроходных рыб, разделив её на две подгруппы: 1) *полупроходные пресноводные* — регулярно нагуливающиеся на опреснённых предустьевых участках моря, в солоноватых водах заливов и лиманов и избегающие полносолёных вод моря, а для размножения идущие в пресные воды главным образом низовий рек (но иногда поднимающиеся довольно высоко) и их поймы; 2) *полупроходные морские* — регулярно нагуливающиеся в полносолёных водах моря, а для размножения идущие в пресные или солоноватые воды эстуариев, лиманов, заливов. Применительно к рыбам Каспийского моря определение *полупроходных пресноводных* вполне закономерно; однако, эта группа, в свою очередь, делится на две: виды, не выходящие за пределы области около 5‰, и такие как вобла, лещ, обыкновенный судак, которые нагуливаются в районах моря с солёностью воды до 10–11‰. Определение *полупроходных морских* для Каспийского моря может быть

уточнено следующим образом — «регулярно нагуливающиеся в воде солёностью около 12–13‰, характерной для большей части моря, а для размножения идущие в пресные или слабосоленоватые воды эстуариев, лиманов, заливов».

Распределение видов по экологическим категориям приведено в табл. 8. Как показано выше, отнесение к той или иной категории не могло быть сделано без некоторой доли условности, что подчёркивал ещё Кесслер (1877: 313); некоторые виды в разных частях бассейна демонстрируют разные жизненные модусы, что обсуждали многие авторы, в том числе, Владимиров (1957) и Дёмин (1962).

Конкретные биологические особенности видов и их распространение рассмотрены несколько подробнее в видовых очерках.

Всего типично морских (морских солоноватоводных) — 39 видов и подвидов (из которых три — спорного статуса); все они — эндемики Каспийского моря, за исключением *Sander marinus* (Cuvier, 1828), что, впрочем, требует подтверждения, поскольку филогенетические отношения морских судаков из Чёрного и Каспийского морей изучены не были. Аборигенных морских солоноватоводных рыб, имеющих непосредственное филогенетическое родство с видами, обитающими при океанической солёности, в Каспийском море мало — только каспийская атерина *Atherina caspia* Eichwald, 1831 и пухлощёкая рыба-игла *Syngnathus caspius* Eichwald, 1831, близкие типичным представителям средиземноморской ихтиофауны. Филогенетические отношения видов рода *Alosa*, распространённого до северо-восточной части Атлантического океана, пока не изучены, но имеющиеся данные говорят в пользу отказа от синонимизации каспийских и черноморских видов. Как видно, эта экологическая группа является наиболее многочисленной: 16 видов и подвидов Clupeidae, 1 вид Percidae и 22 вида Gobiidae. К этой группе близки 8 морских-эстуарных видов и 3 эстуарно-морских; данные определения в большой степени условны и границы между группами нечёткие, но их выделение позволяет формализовать объективно существующий спектр биотопических предпочтений, проявляемых этими видами. Подавляющее большинство видов и подвидов, объединённых в эти три группы (47 из 50) — эндемики Каспийского моря. Следует отметить, что многие из этих видов толерантны повышенной солёности и исторически обитали и даже нерестились в заливах Мёртвый Култук и Кайдак. Например, нерест *Alosa (caspia salina)* был отмечен в заливе Мёртвый Култук при солёности до 32,2‰, а личинки этого вида встречались при солёности до 45,6‰ (Световидов, 1936). *Alosa braschnikowi* была зарегистрирована в заливе Кайдак в воде солёностью 47,7‰ (Световидов, 1952). *Neogobius melanostomus affinis* (Eichwald, 1831) встречался при минерализации до 40‰ (Расс, 1939), а эмбриональное развитие в экспериментальных условиях протекало нормально при солёности 4,2–19,5‰. (Меньшикова, 1954). Личинок и мальков *Proterorhinus nasalis* вылавливали в юго-восточной части Северного Каспия и в Мёртвом Култуке при солёности 24–31‰ (Казанова, 1951). Каспийский песочник *Neogobius pallasii* (Berg, 1916) отмечен при солёности до 46‰ (южная часть залива Кайдак) (Световидов, 1937; Ильин, 1938; Расс, 1939), а верхняя граница солё-

ности для выживания его икры при температуре воды 27 °С — 29‰ (Халдинова, 1951).

В распределении морской ихтиофауны Каспийского моря ярко выражена вертикальная зональность, что было полно освещено ещё Книповичем (1921). Установлено, что основная масса рыб держится до глубины 50–75 м, где физические и химические показатели воды наиболее благоприятны для жизнедеятельности гидробионтов. Преимущественно, однако, сельди обитают на глубинах до 100 м, анчоусовидная и большеглазая кильки — до 150 м, бычковые — до 200–300 м. Морские пелагические и сравнительно глубоководные (43 вида и подвида, из которых 42 — эндемичны): шесть подвигов *Alosa braschnikowi* (Borodin, 1904), три подвида *Alosa caspia* (Eichwald, 1838), *Alosa curensis* (Suvorov, 1907), *Alosa saposchnikowii* (Grimm, 1885), *Alosa sphaerocephala* (Berg, 1913), три вида рода *Clupeonella*, *Atherina caspia*, *Syngnathus caspius*, *Sander marinus*, *Anatirostrum profundorum* (Berg, 1927), *Benthophiloides turcomanus* (Iljin, 1941), 12 видов рода *Benthophilus*, виды рода *Mesogobius*, *Chasar bathybius* (Kessler, 1877), *Knipowitschia iljini* Berg, 1931, *Neogobius caspius* (Eichwald, 1831), *Ponticola goebelii* (Kessler, 1874).

В отличие от Чёрного моря, где число видов рыб пресноводного происхождения составляет немногим более 20%, значительная часть видов и подвигов Каспийского моря имеют пресноводное происхождение. Большая часть преимущественно речных видов (табл. 8) принадлежит к семействам Cyprinidae и Cobitidae, которые являются первично пресноводными семействами («primary division families») по терминологии Майерса (Myers, 1938, 1949a, 1951) (т.е. семействами, все или подавляющее большинство представителей которых, как в настоящее время, так и в историческом прошлом, совершенно не адаптированы к обитанию (или даже кратковременному пребыванию) в солёной воде). Помимо Cyprinidae и Cobitidae, к группе первично пресноводных семейств относят Siluridae, Esocidae, Coregonidae, а также — хотя и на основании иных критериев — Petromyzontidae и Salmonidae. Большая часть видов, имеющих полупроходные и проходные (анадромные) формы, относятся к первично пресноводным семействам. Acipenseridae, по-видимому, также следует отнести к первой группе или выделить в особую категорию, поскольку их эволюционное развитие было тесно связано с солоноватоводной средой обитания (Артюхин, 2008). Clupeidae, Lotidae, Atherinidae, Gasterosteidae, Syngnathidae, Percidae и Gobiidae, напротив, относятся к вторично пресноводным семействам, поскольку предположительно являются таксонами недавнего морского происхождения (содержат виды, обитающие как в солёной воде, так и чисто пресноводные).

Приведённые данные по географическому распространению видов и приуроченности к водным массам определённой солёности хорошо подтверждают сделанные ранее на других группах животных наблюдения о приблизительном совпадении границы Северного и Среднего Каспия и изогалины 11–12‰ — барьерной солёности IIIa по А.Г. Тарасову (личн. сообщ.), которая маркирует юж-

ную (так называемую «морскую») границу зоны смешения волжских и средне-южнокаспийских вод (Пахомова, Затучная, 1966; Косарев, 1975). А.Г. Тарасов (личн. сообщ.) использует термин «средне-южнокаспийские эндемы» для стено-галинных солоноватоводных видов, ограниченных с севера в своём распространении в Каспийском море солёностью около 11‰, отмечая, что термин «средне-южнокаспийские» виды ему впервые встретился в автореферате Чесунова (1979).

Развивая эти выводы применительно к рыбам, можно говорить о том, что Каспийским морем собственно является только Средний и Южный Каспий, а Северный Каспий — лишь сравнительно молодой, изменчивый во времени и пространстве эстуарий реки Волги, колонизация которого происходила как пресноводными, так и морскими солоноватоводными видами, которые оказались способны к адаптации в мелководных, изменчивых в отношении солёности и температуры, условиях. Именно со Средним и Южным Каспием связана адаптивная диверсификация Clupeidae и Gobiidae — наиболее многочисленных групп морских солоноватоводных каспийских рыб. Группы видов, относимых к *Alosa*, *Clupeonella*, Benthophilinae, в полной мере соответствуют определению «пучков видов» (species flocks) по Гринвуду (Greenwood, 1984) — географически обособленных монофилетических таксонов, характеризующихся ярко выраженной радиацией.

4.4. Сравнение фаун рыб Каспийского и Чёрного морей

Как уже отмечено выше, таксономические представления существенно изменились за последние годы. Очевидно, что новые данные по филогении и таксономии рыб рассматриваемых бассейнов позволяют по новому подойти к оценке происхождения и взаимоотношения их фаун. Специальные комментарии сделаны ниже в видовых очерках; здесь же мы вынесли на обсуждение лишь наиболее показательные изменения в группах, виды которых долгое время считались идентичными в Каспийском и Чёрном морях.

Petromyzontidae. *Caspiomyzon* — единственный эндемичный род каспийского бассейна, статус которого не оспаривается. Нет никаких данных, указывающих на существование в прошлом какой-либо близкой формы в бассейне Чёрного моря, хотя паразитическая минога (отсутствующая в настоящее время) там, по-видимому, обитала [см. Kottelat et al. (2005), Naseka, Diripasko (2008)].

Acipenseridae. Большинство авторов не разделяют идею о существовании разных видов или подвидов в бассейнах Каспийского и Чёрного морей (см. Артюхин, 2008). Однако есть и другие мнения. Например, *Acipenser persicus* и *A. colchicus* Marti, 1940 рассматриваются в статусе отдельных видов (Kottelat, Freyhof, 2007). Русский осётр *A. gueldenstaedtii* из Каспийского моря может заслуживать выделения, по крайней мере, на уровне подвида от азовского *A. gueldenstaedtii tanaicus* Marti, 1940 и западно-черноморского *A. gueldenstaedtii danubicus* (описанного как *A. gueldenstaedtii colchicus natio danubica* Movchan, 1967) (Подушка,

2003). Бабушкин (1953) подчёркивал самостоятельность каспийско-волжской белуги от понто-азовских форм, которая обусловлена не влиянием возрастной изменчивости, а действительным наличием больших морфометрических различий, что отмечали и Чугунов и Чугунова (1964). Мовчан (1970) описал подвид черноморской севрюги, *A. stellatus ponticus* Movchan, 1970. Эти таксономические точки зрения по большей части игнорировались, а в настоящее время и не могут быть проверены, поскольку естественные популяции деградировали или модифицированы интродукциями и гибридным рыборазведением. Однако имеющихся данных достаточно для того, чтобы считать каспийские и черноморские популяции видов осетровых, по крайней мере, эволюционно значимыми единицами (ESUs).

Clupeidae. В течение долгого времени все виды, подвиды и «формы» рода *Alosa* (или в выделявшемся роде *Caspialosa* Berg, 1915) считали принадлежащими трём видам — *A. caspia* (пузанки), *A. braschnikowi* (морские сельди) и *A. kessleri* (проходные сельди) (см. Световидов, 1952). Затем черноморские таксоны отделили в качестве самостоятельных видов [обзор проблемы см. Богуцкая, Насека (2004) и Kottelat, Freyhof (2007)] — *A. immaculata* Bennett, 1835 [как *A. kessleri pontica* у Световидова (1952)], *A. maeotica* (Grimm, 1901) [(как *A. brashnikov maeotica* у Световидова (1952)], *A. tanaica* (Grimm, 1901) [(как *A. caspia tanaica* у Световидова (1952)] с подвидами *Alosa tanaica etemi* Battalgi, 1941, *Alosa tanaica nordmanni* Antipa, 1904 и *Alosa tanaica palaeostomi* (Sadowsky, 1934) спорного статуса. Соответствующие парные группы видов — пузанки, морские сельди и проходные сельди — в Каспийском море значительно более разнообразны (табл. 8). Применение филогенетических методов исследования, по всей видимости, заставит по-новому взглянуть и на давно известные (Световидов, 1952) морфологические и биологические отличия с переоценкой статуса каспийских таксонов (Панин и др., 2005).

Род *Clupeonella* в Каспийском море включает три вида, два из которых — *C. engrauliformes* и *C. grimmi* — не имеют рецентных «парных» видов в черноморском бассейне. Они обитают преимущественно в пелагиали над большими глубинами в Среднем и Южном Каспии. Третий вид, *C. caspia*, а также *C. tsarchalensis* Borodin, 1986, первоначально описанный из реликтового озера Чархал в междуречье Волги и Урала и затем обнаруженный в разливах Волги у Саратова (Бородин, 1905), долго считались синонимами черноморского *C. cultriventris* (Nordmann, 1840), как и локальные пресноводные черноморские тюльки *C. abrau* Malyatskiy, 1928 и *C. muhlisi* Neu, 1934, или его подвидами (Световидов, 1952; Казанчеев, 1981; и мн. др). При всём разнообразии мнений о статусе этих форм, исключительный исследовательский интерес имеет изучение филогении всего рода, особенно в контексте приобретения адаптаций к обитанию в слабосоленоватых и пресных водах.

Cyprinidae. В отношении карповых рыб, наиболее существенное отличие каспийской фауны заключается в присутствии в Каспийском море двух видов рода *Luciobarbus*, отсутствующего в бассейне Чёрного моря. Этот род содер-

жит более 30 видов, распространённых на Пиренейском полуострове, в Северной Африке и Передней Азии на восток до бассейна Аральского моря. Два другие анадромные вида образуют пары с черноморскими — *Rutilus kutum* и *R. frisii* (Nordmann, 1840), *Vimba persa* и *Vimba vimba* (Linnaeus, 1758) и ранее обычно синонимизировались. Было показано, что несмотря на возможный неоднократный обмен генами между *R. kutum* и *R. frisii* примерно 250–450 тыс. и 270–480 тыс. лет назад, кутум и вырезуб дивергировали и сохраняли рефугиальные популяции с более раннего времени (Kotlik et al., 2008), что, наряду с морфологическими отличиями, позволяет придать им видовой статус. Сходные данные были получены и для *Vimba* (Hänfling et al., 2009), которые поддерживают обособление каспийского рыбца как отдельного вида *V. persa*.

Проходная каспийская шема *A. chalcoides* (возможно, конспецифичная аральской *A. chalcoides aralensis* Berg, 1924) не имеет единственного парного вида в черноморско-азовском бассейне, поскольку шемаи там представлены большим набором разнообразных (морфологически и биологически) видов, восстановленных из синонимии или описанных сравнительно недавно (Freyhof, Kottelat, 2007a, b; Kottelat, Freyhof, 2007): *A. danubicus* Antipa, 1909, *A. derjugini* Berg, 1923, *A. istanbulensis* Battalgi, 1941, *A. leobergi* Freyhof et Kottelat, 2007, *A. mandrensis* Drensky, 1943, *A. mentoides* Kessler, 1859, *A. sarmaticus* Freyhof et Kottelat, 2007, *A. schischkovi* Drensky, 1943 и *A. vistonius* Freyhof et Kottelat, 2007. Обширный род *Alburnus* (около 30 видов) ещё не был изучен в полном объёме, чтобы можно было судить о филогенетических связях его видов. Однако обращает на себя внимание сравнительная бедность каспийского бассейна видами этого рода в сравнении с черноморским бассейном и вне-каспийской Передней Азией.

Atherinidae и Syngnathidae. Зенкевич (1963) предполагал, что два морских вида, атерина и рыба-игла (названные им *Atherina mochon pontica* и *Syngnathus nigrolineatus*), имели непосредственное средиземноморско-атлантическое происхождение и проникли в Каспийское море из Чёрного относительно недавно, во время хвалынской трансгрессии около 50,000 лет назад. Согласно другой гипотезе (Тарасов, 2001), основанной на данных по морфологии, образу жизни и паразитофауне, возраст дивергенции черноморских и каспийских *Atherina* и *Syngnathus* оценивается в 5,5–6,0 млн. лет. Эта гипотеза, таким образом, предполагает, что предки каспийских видов этих родов населяли ещё Понтический бассейн (N_p) и пережили балаханский кризис солёности. Нельзя исключить и разный возраст дивергенции в родах *Atherina* и *Syngnathus*, причём виды последнего, возможно, дивергировали сравнительно раньше.

Gobiidae. К роду *Benthophilus* относится 20 видов, из которых 16 обитает только в Каспийском море (Boldyrev, Bogutskaya, 2004, 2007). На основании морфологических признаков и особенностей распространения они делятся на четыре группы. Первая включает 5 видов (*B. leptorhynchus*, *B. grimmi*, *B. svetovidovi*, *B. kessleri* и *B. granulatus*), вторая, самая обширная, — 9 (*B. mahmudbejovi*, *B. durrelli* Boldyrev et Bogutskaya, 2004, *B. abdurahmanovi*, *B. magistri*, *B. leobergius*,

B. stellatus (Sauvage, 1874), *B. nudus* Iljin, 1927, *B. macrocephalus* и *B. casachicus*), третья — 4 (*B. ctenolepidus*, *B. leptcephalus*, *B. ragimovi* и *B. pinchuki*) и четвёртая — только 2 вида (*B. spinosus* и *B. baeri*). Определение поляризации ряда признаков в контексте сравнения с близкими группами бычковых из подсемейства Benthophilinae (см. ниже в разделе Gobiidae) показывает, что анцестральным (исходным) строением покровных окостенений на теле является такое, при котором отсутствует дифференциация на разные типы окостенений, а сами окостенения подобны ктеноидным чешуям, погруженным в кожу, со свободным задним краем с развитыми ктениями. Специализация заключается в последовательной дифференциации на бугорки и гранулки с последующей редукцией и тех и других или с последующим увеличением бугорков до крупных жучек. Если эта гипотеза справедлива, то первая группа видов является предковой по отношению ко второй, от которой, в свою очередь, произошли более специализированные третья и четвёртая группы. Как видно, все виды первой (предполагаемой) предковой группы распространены только в Каспийском море, причём четыре вида известны только из Среднего и Южного Каспия на глубинах до 200 м (*B. leptorhynchus*, *B. svetovidovi*, *B. grimmi*) или из прибрежных вод (*B. kessleri*). Только вторая группа включает виды, распространённые и в Каспийском, и в Чёрном море, причём виды именно этой группы демонстрируют наиболее выраженные адаптации к обитанию в прибрежных водах пониженной солёности вплоть до пресной. Три каспийские вида имеют «пару» (фенотипически близкий вид) в черноморском бассейне — *B. mahmudbejovi* и *B. durrelli*, *B. abdurahmanovi* и *B. magistri*, *B. leobergius* и *B. stellatus*. Черноморский *B. nudus* также близок последней паре. Виды третьей и четвёртой групп распространены только в Каспийском море и, подобно первой группе, определённо приурочены к большим глубинам (30–300 м) Среднего и Южного Каспия.

Эти данные позволяют выдвинуть две противоположные филогенетические гипотезы, объясняющие современное распространение видов рода *Benthophilus*. Первая — происхождение черноморской и каспийской линий благодаря викариантным событиям позднего миоцена; вторая — гораздо более позднее, плиоцено-голоценовое, расселение каспийских форм в черноморский бассейн с последующей диверсификацией. Гипотезы принципиально различаются в том, как они объясняют причину малого числа видов *Benthophilus* в черноморском бассейне и то, почему эти виды представлены только умеренно специализированными формами, обитающими в мелководных распреснённых водоёмах и реках. Первая, викариантная, модель предполагает вымирание понтических *Benthophilus* до или в течение плейстоценовых климатических и гидрологических изменений Чёрного моря, вызвавших драматические трансформации всей фауны этого моря. Выжило только небольшое число видов, которые адаптировались к обитанию в эстуарных районах и реках; сейчас это число включает 4–5 видов. Дисперсионная модель, напротив, не предполагает присутствия *Benthophilus* в черноморском бассейне в постмиоценовое время, а относит появление видов этого рода в Чёрном море

к относительно недавнему периоду крупных трансгрессий, когда устанавливались соединения каспийского и черноморского бассейнов, например, в позднем плиоцене (связи между акчагыльским и куяльницким бассейнами) или во время плейстоценовой апшеронской трансгрессии. Обе гипотезы объединяет предположение, что каспийская линия *Benthophilus* существовала не прерывалась с миоцена, около 7,1–5,8 млн. лет назад, и пережила комплексный процесс видообразования в каспийском бассейне, пройдя сложный путь диверсификации и адаптации к специфическим условиям солоноватого водоёма при всех изменениях окружающей среды, включая бабаджанский и балаханский регрессионные эпизоды. Нильсон и Степиен (Nielson, Stepien, 2009a) в своём молекулярно-филогнетическом исследовании оценивают возраст ноды «триба Neogobiini (*Neogobius*) + триба Benthophilini (*Benthophilus* + *Caspiosoma*)» как 9,18 млн. лет.

Публикация Нильсона и Степиен (Nielson, Stepien, 2009a) явилась первым подробным филогенетическим исследованием черноморско-каспийских бычков («neogobiins») и пуголовок («benthophilins»). Полученные данные чётко обосновали выделение подсемейства Benthophilinae в новом объёме (триба Benthophilina для *Benthophilus* и *Benthophiloides* была выделена ещё Ильиным (Beling, Ijlin, 1927; Ильин; 1927a), который позднее (Ijlin, 1930) придал ей ранг подсемейства Benthophilinae) как монофилетического таксона с ясной внутренней структурой. Согласно Нильсону и Степиен (Nielson, Stepien, 2009a), подсемейство Benthophilinae включает три трибы: Neogobiini (*Neogobius*), Ponticolini (*Mesogobius*, *Proterorhinus*, *Babka* и *Ponticola*) и Benthophilini (*Benthophilus*, *Caspiosoma*). В рамках Ponticolini, *Proterorhinus* и *Mesogobius* образуют кладу, сестринскую по отношению к кладе *Ponticola* + *Babka*. На основании этой схемы и рассчитанных возрастов, Нильсон и Степиен (Nielson, Stepien, 2009a) предлагают следующий эволюционный сценарий. Они полагают, что черноморский и каспийский бассейны (восточная часть залива Паратетис) были населены сарматской фауной бычков, включавшей две большие клады, которые дивергировали не менее 40 млн. лет назад; эти клады соответствуют выделенным ранее на основании морфологических отличий «поперечным бычкам» (gobiine-benthophilines) и «песчаным бычкам» (pomatoschistines). В рассматриваемом бассейне группа поперечных бычков включает *Mesogobius*, *Neogobius*, *Proterorhinus*, *Chasar*, *Anatirostrum*, *Benthophiloides*, *Benthophilus* и *Caspiosoma*, а группа песчаных бычков — *Knipowitschia* и *Hyracanogobius*. Сарматская фауна была отделена от атлантическо-средиземноморской по мере образования залива Паратетис в течение позднего миоцена; только частичное заполнение средиземноморской котловины водами Паратетис в раннем плиоцене позволило некоторым сарматским бычкам распространиться на запад. Непосредственно в понто-каспийском бассейне соединение и разъединение суббассейнов и изменчивость условий среды способствовали эволюции таксонов и интенсивному видообразованию в группе Benthophilinae, возникшей в результате этих событий. Дивергенция Ponticolini и Neogobiini + Benthophilini датируется возрастом 10 млн. лет, расхождение *Benthophilus* и *Caspiosoma* и интенсивная

диверсификация Ponticolini и Neogobiini совпадают с первичным разобщением черноморского и каспийского бассейнов около 5 млн. лет назад и динамическими эпизодами регрессии в обеих впадинах. Помимо этих событий, идентифицированы несколько относительно недавних радиаций, имевших место 1–2 млн. лет назад в группе Ponticolini в течение плейстоценовых циклов оледенений, а также дивергенций, имеющих плейстоценовый возраст, например между *Neogobius melanostomus melanostomus* в Чёрном море и *N. melanostomus affinis* в Каспийском. Как видно, эволюционный сценарий Ponticolini и Neogobiini, как и рассмотренный выше для *Benthophilus*, указывает на сравнительную древность Benthophilinae и подчёркивает эндемизм подсемейства как группы, непосредственно связанной с палеоисторией Восточного Паратетиса.

4.5. Интродукции и инвазии рыб в Каспийское море.

Акклиматизированные (неаборигенные) виды и их современный статус

В данном обзоре интродуцированными (неаборигенными) видами признаются только те, которые попали в бассейн за последние сто пятьдесят — двести лет в результате прямых или косвенных действий человека. Повсеместно в тексте книги неаборигенные таксоны отмечены значком «*».

В 1902 г. по инициативе астраханского рыбопромышленника К.П. Воробьёва из Чёрного моря попытались переселить черноморскую речную камбалу-гlossу *Platichthys flesus luscus* (Pallas, 1814) (семейство Pleuronectidae), кефалей *Chelon auratus* (Risso, 1810) [ранее *Liza aurata*] и *Chelon saliens* (Risso, 1810) [ранее *Liza saliens*] (семейство Mugilidae) и скумбрию *Scomber scombrus* Linnaeus, 1758 (семейство Scombridae). С места лова у Анапы и Геленджика рыбу доставляли в прорезях железнодорожным путём. Всего в Каспий около Петровска (Махачкалы) выпустили около 150 экз. камбалы (в два приёма) и 600 экз. кефали (26 октября). В 1904 г. была поймана одна камбала; были и последующие регистрации, но натурализации не произошло. Кефалей после выпуска в море не вылавливали (Каврайский, 1912; Суворов, 1912).

В 1930-е гг. работы возобновились вселением кефалей, камбалы и хамсы (*Engraulis encrasicolus* Linnaeus, 1758) (Щуколюков, 1937; Карпевич, 1975). По инициативе Александрова и Ильина в Каспийское море было выпущено 3 млн. экз. молоди сингиля и остроноса, которые натурализовались с 1935 г. и стали промысловыми объектами (Мейснер, 1936; Щуколюков, 1937). С 1964 г. активно проводилась акклиматизация так называемых китайских растительноядных рыб — пёстрого и белого толстолобиков, белого амура.

Как видно из табл. 9, в бассейне Каспийского моря зарегистрировано 49 видов и подвигов, экзотических (неаборигенных) для бассейна. Они относятся к 36 родам, из которых 24 являются новыми для бассейна, и 21 семейству, из которых 14 являются новыми для бассейна. Список может быть неполон, кроме того, ряд находок нуждаются в идентификации.

Таблица 9

Список неаборигенных видов (натурализовавшихся и ненаатурализовавшихся),
в том числе, единичные интродукции и недостоверные указания

Таксон	Русское название	Бассейн Каспийского моря	Каспийское море и дельты рек
Acipenseridae	осетровые	n	n
* <i>Acipenser baerii baicalensis</i> Nikolsky, 1896	байкальский осётр	i	i
* <i>Acipenser baerii chatys</i> Drjagin, 1948	якутский осётр, ленский осётр	i	i
*Polyodontidae	веслоносые	i	i
* <i>Polyodon spathula</i> (Walbaum, 1792)	веслонос	i	i
*Anguillidae	угревые	i	i
* <i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus, 1758)	речной угорь	i	i
Cyprinidae	карповые	n	n
Barbinae		n	n
* <i>Capoeta heratensis</i> Keyserling, 1861	закаспийская храмуля	i	
*Cultrinae		i	i
* <i>Hemiculter leucisculus</i> (Basilewsky, 1855)	корейская востробрюшка	i	i
Cyprininae		n	n
* <i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758)	китайский карась	i	
Gobioninae	пескарёвые	n	n
* <i>Gobio</i> cf. <i>gobio</i>	пескарь (обыкновенный?)	i	
* <i>Pseudorasbora parva</i> (Temminck et Schlegel, 1846)	амурский чебачок	i	
Hypophthalmichthyinae		i	i
* <i>Aristichthys nobilis</i> (Richardson, 1845)	пёстрый толстолобик	i	i
* <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844)	белый толстолобик	i	i
*Squaliobarbinae		i	i
* <i>Ctenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844)	белый амур	i	i
* <i>Mylopharyngodon piceus</i> (Richardson, 1846)	чёрный амур	i	i
*Catostomidae	чукучановые	i	
* <i>Ictiobus bubalus</i> (Rafinesque, 1818)	малоротый буффало	i	
* <i>Ictiobus cyprinellus</i> (Valenciennes, 1844)	большеротый буффало	i	
* <i>Ictiobus niger</i> (Rafinesque, 1820)	чёрный буффало	i	

Продолжение табл. 9

Таксон	Русское название	Бассейн Каспийского моря	Каспийское море и дельты рек
*Ictaluridae	икталуровые	i	
<i>*Ictalurus punctatus</i> (Rafinesque, 1818)	канальный сомик	i	
Coregonidae	сиговые	n	n
<i>*Coregonus baunti</i> Mukhomediyaarov, 1948	баунтовский сиг	i	
<i>*Coregonus</i> cf. <i>lavaretus</i>	сиг	i	
<i>*Coregonus lutokka</i> Kottelat, Bogutskaya et Freyhof, 2005	сиг-лудога	i	
<i>*Coregonus maraenoides</i> Polyakov, 1874	чудской сиг	i	
<i>*Coregonus peled</i> (Gmelin, 1789)	песядь	i	
Salmonidae	лососёвые	n	n
<i>*Oncorhynchus gorbuscha</i> (Walbaum, 1792)	горбуша	i	i
<i>*Oncorhynchus keta</i> (Walbaum, 1792)	кета	i	i
<i>*Oncorhynchus kisutch</i> (Walbaum, 1792)	кижуч		i
<i>*Oncorhynchus (Rhabdofario) mykiss</i> (Walbaum, 1792)	микижа	i	i
<i>*Salmo salar</i> Linnaeus, 1758	атлантический лосось	i	i
*Mugilidae	кефалевые	i	i
<i>*Chelon auratus</i> (Risso, 1810)	сингиль	i	i
<i>*Chelon saliens</i> (Risso, 1810)	малая кефаль, остронос	i	i
<i>*Chelon haematocheilus</i> (Temminck et Schlegel, 1845)	пиленгас	i	
*Poeciliidae	гамбузивые	i	i
<i>*Gambusia affinis</i> (Baird et Girard, 1853)	миссисипская гамбузия	i	i
<i>*Gambusia holbrooki</i> Girard, 1859	гамбузия Хольбрука	i	i
<i>*Poecilia reticulata</i> Peters, 1859	гуппи	i	
Gasterosteidae	колюшковые	n	n
<i>*Gasterosteus aculeatus</i> Linnaeus, 1758	трехиглая колюшка	i	i
<i>*Pungitius pungitius</i> (Linnaeus, 1758)	девятииглая колюшка	i	
Syngnathidae	игловые	n	n
<i>*Syngnathus abaster</i> Risso, 1827	средиземноморская рыба-игла	i	
*Odontobutidae	головёшковые	i	
<i>*Perccottus glenii</i> Dybowski, 1877	ротан-головёшка	i	
Gobiidae	бычковые	n	n
<i>*Babka gymnotrachelus</i> (Kessler, 1857)	черноморский бычок-гонец	i	
<i>*Benthophilus durrelli</i> Boldyrev et Bogutskaya, 2004	донская пуголовка	i	
<i>*Neogobius fluviatilis</i> (Pallas, 1814)	черноморский бычок-песочник	i	

Продолжение табл. 9

Таксон	Русское название	Бассейн Каспийского моря	Каспийское море и дельты рек
* <i>Neogobius melanostomus melanostomus</i> (Pallas, 1814)	черноморский бычок-кругляк	i	
* <i>Proterorhinus</i> sp.	донской бычок-цуцик	i	
* Channidae	змееголовые	i	i
* <i>Channa argus</i> (Cantor, 1842)	змееголов	i	i
* Scophthalmidae	калкановые	i	i
* <i>Psetta maeotica</i> (Pallas, 1814)	азовский калкан	i	i
* Scombridae	скумбриевые	i	i
* <i>Scomber scombrus</i> Linnaeus, 1758	скумбрия	i	i
* Mullidae	барабулевые	i	i
* <i>Mullus barbatus</i> Linnaeus, 1758	барабулька	i	i
* Engraulidae	анчоусовые	i	i
* <i>Engraulis encrasicolus</i> (Linnaeus, 1758)	анчоус, хамса	i	i
* Moronidae	мороновые	i	i
* <i>Morone saxatilis</i> (Walbaum, 1792)	каменный окунь	i	i
* Pleuronectidae	камбаловые	i	i
* <i>Platichthys flesus</i> (Linnaeus, 1758)	речная камбала	i	i

Условные обозначения: n — аборигенный (нативный) вид, i — неаборигенный вид.

Собственно в Каспийском море с дельтами впадающих в него рек зарегистрировано 23 неаборигенных вида (и подвида) 18 родов 14 семейств. Натурализовались немногие: амурский чебачок, востробрюшка, сингиль, остронос, гамбузия, трёхиглая колюшка. Некоторые интродуцированные виды, возможно, не натурализовались, но сравнительно многочисленны в бассейне за счёт искусственного разведения, например, белый и пёстрый толстолобики, белый амур. Эти виды описаны ниже в соответствующих разделах и приведены в определительных ключах семейств и видов.

Среди видов, которые не натурализовались и интродукции которых в море не поддерживаются за счёт искусственного разведения, можно упомянуть следующие.

Веслонос *Polyodon spathula* (Walbaum, 1792) является объектом аквакультуры в техногенных и открытых водоёмах, в том числе в Астраханской области. Данных о выпуске или случайном попадании веслоноса в море или дельту Волги мы не знаем.

Хамса *Engraulis engrasicolus* (Linnaeus, 1758). После интродукции в начале 1930-х гг. упоминаний о находках вида в море нет.

Кета *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792). Работа по интродукции тихоокеанских лососей была начата в 1962 г. и продолжалась до середины 1980-х гг. Оплодотворённая икра осенней кеты с рыбозаводов Сахалина доставлялась на Самурский рыбозавод в Дагестане. В 1962–1966 гг. было доставлено

7,5 млн. оплодотворенной икры. Доинкубация проводилась в галечном грунте в родниковых речках системы Кара-Су и на Самурском заводе в Азербайджане. Частично подрощенных личинок (около 6 млн. экз.) выпускали в море. Исследования показали, что кета хорошо росла, созревала и заходила на нерест в небольшие реки Дагестана (учтено более 5 тыс. экз.) (Магомедов, 1969, 1970; Иванов, 2000; Панин и др., 2005). Данные о поимках в настоящее время в литературе отсутствуют.

Работы по акклиматизации **горбуши** *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) и **кижуча** (*Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792) велись одновременно с кетой в 1975–1978 гг. (Магомедов, 1970). Естественный нерест отмечен не был и натурализации не произошло ни в СССР, ни в Иране (Holčík, Razavi, 1992; Иванов, 2000).

Атлантический лосось *Salmo salar* (Linnaeus, 1758) также упоминается среди видов, с которым велись работы по акклиматизации (Иванов, 2000; Мамаев, 2002); Иванов указывает, что в море было выпущено 450 тыс. экз. молоди сёмги массой около 50 г. В море вид никогда не отмечался.

Стальноголовый лосось *Oncorhynchus mykiss gairdnerii* (Richardson, 1836) был интродуцирован в Азербайджане, но безрезультатно. Разводился на Щёкинском и Закатальском заводах в Азербайджане (Иванов, 2000; Панин и др., 2005). В Иране интродукции и аквакультура стальноголового лосося и/или его формы — радужной форели — ведутся с 1966 г. В некоторых реках каспийского побережья образовались самовоспроизводящиеся популяции. Отмечен в Энзелийской лагуне (Kiabi et al., 1999); считается, что это результат ухода из садков (Coad, 2012).

Нельма *Stenodus nelma* (Pallas, 1776). В 1965 г. на Кизанский рыбозавод завезли икру, из которой было получено около 300 тыс. экз. молоди, которую выпустили в Волгу. В последующие годы возврата не наблюдалось, хотя, как в то время планировали отличать нельму от аборигенной белорыбицы, не совсем ясно (Панин и др., 2005).

Европейский угорь *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) впервые зарегистрирован в Каспийском море в начале 1960-х гг., куда попал, скорее всего, в результате расселения вниз по Волге экземпляров, интродуцированных в бассейне Верхней Волги (например, в озере Селигер). Последние достоверные сведения о поимке угря в СССР относятся к началу 1980-х гг. (Панин и др., 2005). Регулярно регистрируется у берегов Ирана (Holčík, Oláh, 1992; Kiabi et al., 1999; Abbasi et al., 1999) (см. видовой очерк).

Барабулька *Mullus barbatus* (Linnaeus, 1758). Эта рыба попала в бассейн вместе с хамсой. Никаких данных о её обитании в Каспийском море в настоящее время нет (Панин и др., 2005).

Есть упоминания о безрезультативной попытке акклиматизации в 1979 г. в дельте Волги **пиленгаса** *Chelon haematocheilus* (Temminck et Schlegel, 1845) (Иванов, 2000). Имеются также указания, что были попытки вселения в Каспийское море и **полосатого окуня** *Morone saxatilis* (Walbaum, 1792) (Панин и др., 2005).

В Астраханской области, в экспериментальных прудах и аквариумах выращивают красную тилапию — высокопродуктивный гибрид между мозамбикской

и нильской тилапиями. В естественных водоёмах астраханской области тилапии жить не могут из-за низких температур в зимний период (Иванов, Комарова, 2008). Данных о разведении тилапий в бассейне Каспийского моря в Иране нет (Coad, 2012).

Виды индийских карповых *Cirrhinus mrigala* (Hamilton, 1822), *Labeo rohita* (Hamilton, 1822) и *Catla catla* (Hamilton, 1822) являются объектами рыборазведения в Иране в бассейне Каспийского моря и могут считаться потенциальными непреднамеренными интродуцентами в естественные водоёмы (Gilkolaei, 2007, цит. по: Coad, 2012).

4.6. Рыболовство и рыбные ресурсы

Этому вопросу посвящена обширнейшая литература, охватывающая более чем 200-летний период наблюдений и исследований (см. главу 3). В этой главе мы кратко коснёмся лишь интересной проблемы смены промысловых приоритетов в течение времени, а также деградации общего состояния рыбных ресурсов. Обзор промыслового значения видов отдельных семейств или групп видов дан в соответствующих разделах главы 4, приведённых ниже.

Основными объектами промысла со времён Золотой Орды были только ценные виды рыб — «красная рыба» (осетровые), а также белорыбица и лосось — «прочие ж все рыбы выкидывают яко негодную тварь, предоставляя ловить тем людям, которые не имеют чем ловить красную рыбу» (Ровинский. Хозяйственное описание Астраханской и Казанской губерний, 1809, цит. по: Суворов, 1948). Частиковых рыб — леща, сазана, жерева, сома — в астраханских водах начали усиленно ловить только с 1820–1830-х гг. Среди них судак долгое время занимал первое место.

В 1840-е гг. стали ловить сельдей, но сначала они шли только на вытапливание жира. Посол сельдей в Астраханской губернии начался только после пропаганды Бэра (1856), хотя ещё и раньше Пётр I боролся с предубеждением о вредности сельди (Киселевич, 1918). В 1850-х гг. начали ловить воблу. В последнюю четверть XX века лов сельдей и воблы достиг максимального уровня. Уже в 1879 г. было выловлено в речных водах почти 177 млн. штук сельдей; быстро возрастая, улов достиг в 1885 г. почти 323,5 млн. штук, но затем стал быстро падать — до 7,7 млн. штук в 1900 г. Уловы сельди в Волге затем снова увеличились и достигли 434 млн. штук сельдей и пузанка вместе (около 9 млн. пудов, т.е. около 147,5 тыс. тонн). В последнюю четверть XX века в волжском районе произошло ещё одно изменение: развился значительный лов целого ряда малоценных рыб — густеры, синца, белоглазки, чехони и других.

Сходные тенденции прослеживались и в других регионах моря, имея, естественно, свою специфику в водах, принадлежащих Уральскому казачьему войску, в водах Терского казачьего войска, в реке Эмбе.

Промысел на Куре уже в середине XIX века давал около 1 млн. пудов, а в начале 1890-х гг. — более 2 млн. пудов различной частиковой рыбы и осетровых,

особенно севрюги, преимущественно икряной. Насколько ценен был куринский промысел, видно из того, что за наиболее важный рыболовный участок — Банковский — арендная плата в казну доходила в начале 1910-х гг. до 937880 рублей в год. Книпович (1923: 70) восклицал: «Если можно было с выгодой нанимать участок за такую арендную плату, то сколько же рыбы и на какую сумму надо было выловить!» Большие промыслы существовали с давних пор и на персидских реках, впадающих в Каспийское море, особенно на реке Сефидруд, которые принадлежали, а впоследствии арендовались российскими рыбопромышленниками Лианозовыми и их наследниками (Недошивин, Ильин, 1929).

В годы после революции и Гражданской войны сохранялись высокие уловы, однако они были очевидным переломом и после них последовало снижение, несмотря на увеличение усилий лова. В 1934 г. были запрещены распорные невода в море, в 1936 г. — крючковые снасти, а в 1938 г. — аханы. Усилился вылов хищных (щуки, окуня) и малоценных (карася, линя, густеры и др.) рыб (Иванов, Комарова, 2008).

В 1930-е гг. начался промысел кильки. Книпович (1923) и раньше писал об огромном её количестве и о том, что продукция, приготовленная из неё по способу изготовления настоящей балтийской кильки, имеет прекрасный вкус. Ловили каспийскую обыкновенную кильку мелкочейными неводами длиной от 90 до 170 м. В 1940–1945 гг. её уловы составляли около 9 тыс. тонн, тогда как общий вылов рыбы составлял 330–350 тыс. тонн.

В 1930-е гг. фауна моря обогатилась также успешной интродукцией кефалей (Марти, 1940, 1941; Дмитриев, 1946; Бабаян, 1957; Прибатов, Терещенко, 1951), но она в настоящее время, насколько можно судить по литературным данным, приносит пользу прежде всего Ирану, поскольку как сингиль, так и остронос образуют промысловые концентрации преимущественно в южной части моря. Кроме того, в Иране хорошо развито заводское разведение кефалей с последующим выпуском в море (Coad, 2012).

Принципиальные изменения в рыбном хозяйстве бассейна произошли во второй половине XX века. В 1950-е гг. начались исследования по лову килек с использованием электросвета, сначала конусными сетями, а в дальнейшем — рыбонасосами. В результате анчоусовидная килька, обладающая наиболее выраженным фототаксисом, стала самым массовым объектом промысла, доля которого составляла более 60% от общего вылова рыбы в Каспийском море.

Послевоенные годы характеризовались гидростроительством на реках и безвозвратным изъятием воды из них на заполнение водохранилищ и орошение. В 1959 г. была построена Волжская ГЭС в районе Волгограда, отрезавшая более 80% нерестилищ осетровых рыб, в том числе почти все нерестилища белуги, а также полностью — белорыбицы. Большой части своих мест нереста лишилась также минога и всех — волжская многотычинковая сельдь. Сотрудникам ВНИРО и КаспНИРХ с большим трудом удалось доказать недопустимость строительства в районе села Замьяны Нижне-Волжской ГЭС, которая полностью ликвидировала бы

естественное воспроизводство ряда видов проходных рыб. Зарегулирование стока рек Терек и Кура привело почти к полному прекращению в них естественного воспроизводства проходных рыб. Водоизъятие из реки Атрек снизило её сток в море, а затем он прекратился почти полностью, что совпало с понижением уровня моря.

Ухудшению условий воспроизводства рыбных запасов способствовала начавшаяся с 1930-х гг. регрессия Каспийского моря, вследствие которой его уровень снизился к 1977 г. на 3 м. При этом только за счёт безвозвратного изъятия воды на образование водохранилищ и мелиорацию он понизился на 1 м (Болгов и др., 2007). Само по себе изменение уровня моря, по-видимому, незначительно повлияло на биоразнообразие и рыбные ресурсы. В периоды понижения уровня моря сокращаются площади нереста и нагула полупроходных карповых рыб. В период повышения уровня моря нерестовые и нагульные площади этих видов увеличиваются. Это вызывает некоторое увеличение численности карповых (многих видов), а также хищных видов (судака, щуки, сома). Эти изменения не носят принципиального характера и вполне укладываются в пределы естественных колебаний численности видов. По мнению Панина с соавторами (2005), в ещё меньшей степени изменения уровня моря сказались на морских видах — сельдёвых и бычковых. Колебания уровня вызывают незначительные смещения мест их нагула и нереста, не вызывая серьёзных изменений в численности и структуре популяций. Что касается сельдёвых, то с этим мнением можно согласиться лишь отчасти, поскольку осушение заливов Мёртвый Култук и Кайдак, привело, по-видимому, к исчезновению *Alosa (caspia) salina* (Svetovidov, 1936), размножавшейся в восточной части Северного Каспия, преимущественно в заливе Мёртвый Култук, который перестал существовать при понижении уровня моря. Кроме того, в целом не известно, как повлияло локальное изменение солёности воды на местах нереста отдельных видов/подвидов сельдей, места размножения которых были значительно дифференцированы по уровню солёности. Недавними исследованиями показано, что последний подъём уровня моря благоприятно сказался, например, на воспроизводстве большеглазого пузанка (Андрианова, Барабанов, 2012).

Конкретных данных о влиянии изменения уровня моря на отдельные виды осетровых найти не удалось. Возможно, могут несколько меняться пути их морских миграций или места нагула. В большей степени нерест осетровых зависит от водности рек в конкретный год. В результате многолетних исследований доказана зависимость успешности естественного воспроизводства осетровых от уровня паводковых вод и расхода воды в реке за год. Количество скатившихся личинок в многоводные годы может достигать 600 млн. экз. и превышать скат в маловодные годы в десятки раз (Беляева и др., 1989).

Существующее и потенциальное воздействие перелова и загрязнений на рыбное население Каспийского моря является предметом обсуждения во многих публикациях (например, Беляева и др., 1989; Kosarev, Yablonskaya, 1994; Иванов, 2000, 2001a; Иванов, Сокольский, 2000; Катунин и др., 2000; Касымов, Аскеров, 2001; Абдусаматов и др., 2004в; Панин и др., 2005; Митина и др., 2007; Иванов,

Комарова, 2008; Судаков и др., 2009; Амплеева, Ложниченко, 2010), к которым мы и отсылаем читателя. Информация о состоянии отдельных видов дана в соответствующих очерках.

4.7. Определительные таблицы и таксономические очерки

ТИП CHORDATA — ХОРДОВЫЕ

Подтип CRANIATA — ЧЕРЕПНЫЕ

Таблица для определения семейств
рыб как аборигенных, так и интродуцированных
(натурализовавшихся и поддерживаемых аквакультурой;
без исторических неудавшихся акклиматизаций)

1. Тело удлинённое, змеевидное. Чешуи нет. Парных плавников (грудных или брюшных) нет. Рот в виде воронки (рис. 1). За головой на боках тела с каждой стороны по 7 жаберных отверстий (рис. 2). Обособленных челюстей нет
..... класс **Petromyzontida**, отряд **Petromyzontiformes**,
семейство **Petromyzontidae**.



Рис. 1.

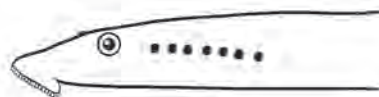


Рис. 2.

- Тело может иметь любую форму, покрыто костными жучками, чешуёй или голое. Парные плавники (только грудные или грудные и брюшные) есть. Рот не в виде воронки, имеются верхняя и нижняя челюсти (рис. 3). Жаберные щели прикрыты жаберной крышкой, с каждой стороны тела имеется одно жаберное отверстие (рис. 3). [Класс **Actinopterygii**]..... 2.

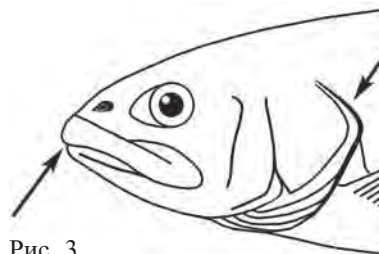


Рис. 3.

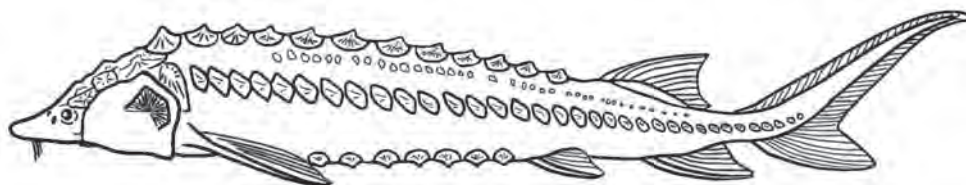


Рис. 4. Схема по Antipa, 1909: fig. 99.

2. Тело покрыто пятью рядами костных жучек (рис. 4). Имеется хорошо развитый рострум (рис. 5); на нижней поверхности рострума *перед* ртом две пары усиков (рис. 20а–д). Хвостовой плавник эцицеркальный (рис. 6а). Значительная часть скелета хрящевая подкласс **Chondrostei**, отряд **Acipenseriformes**, семейство **Acipenseridae**.

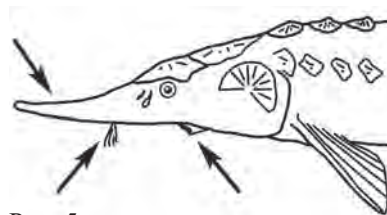


Рис. 5.

- Костных жучек нет; тело покрыто чешуей, костными шипиками или голое. Рострума нет; если есть удлинённое рыло, то усиков перед ртом нет. Хвостовой плавник гомо- или изоцеркальный (рис. 6б, в). Значительная часть скелета костная. [Подкласс **Neopterygii**, надотряд **Teleostei**].....3.

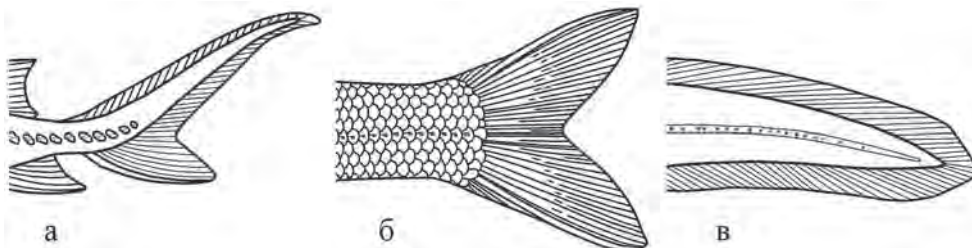


Рис. 6. а — эцицеркальный хвостовой плавник; б — гомоцеркальный хвостовой плавник; в — изоцеркальный хвостовой плавник.

3. Брюшных плавников нет (рис. 7а, б).....4.
 — Брюшные плавники есть (рис. 8а–г) 5.
 4. Тело змеевидное, покрыто мелкой чешуей. Спинной и анальный плавники длинные, сливаются с хвостовым плавником. Рыло не длинное (рис. 7а)..... отряд **Anguilliformes**, семейство **Anguillidae**.
 — Тело не змеевидное, покрыто костяными кольцами (поясками). Спинной плавник не соприкасается с хвостовым плавником. Рыло сильно удлинённое (рис. 7б).....отряд **Syngnathiformes**, семейство **Syngnathidae**.
 5. Брюшной плавник югулярный (рис. 8а) отряд **Gadiformes**, семейство **Lotidae**.

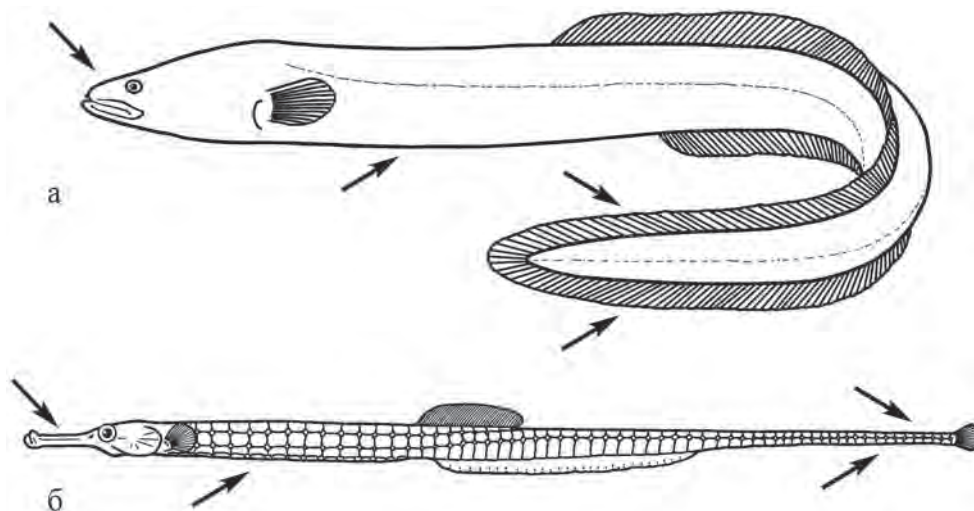


Рис. 7.

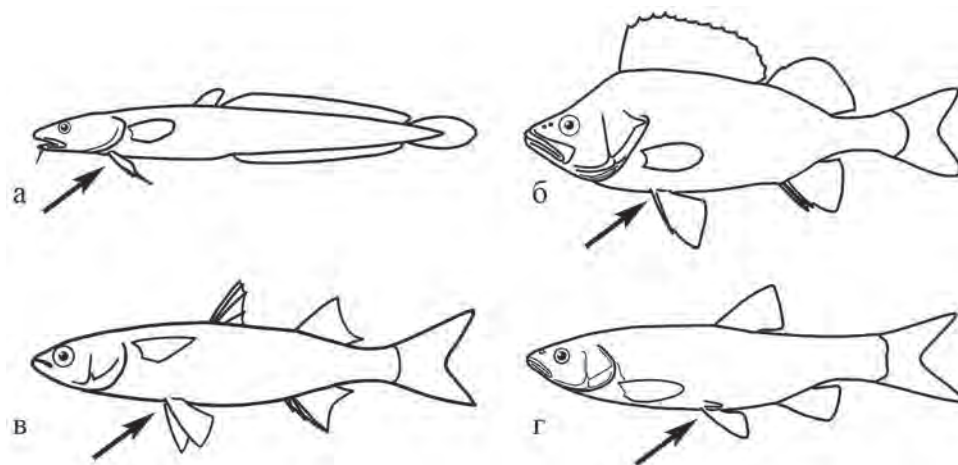


Рис. 8. а — югулярный брюшной плавник; б — торакальный брюшной плавник; в — субабдоминальный брюшной плавник; г — абдоминальный брюшной плавник.

- Брюшной плавник торакальный, субабдоминальный или абдоминальный (рис. 8б–г).....6.
- 6. Первый спинной плавник представлен обособленными свободными колючками (рис. 9а).....отряд **Gasterosteiformes**, семейство **Gasterosteidae**.
- Все лучи спинного плавника (или спинных плавников, если их два) соединены перепонкой (рис. 9б).....7.
- 7. Спинных плавников два, сближенных или разделённых; если спинной плавник один, то он состоит из двух частей: передней, где несколько нечленистых (часто

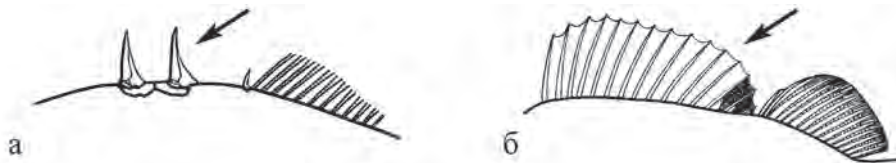


Рис. 9.

- колючих) лучей, и задней — с членистыми и ветвистыми лучами (рис. 8а–в, 9б) 8.
- Спинной плавник один, не подразделённый на две части (рис. 8г) 11.
8. Брюшной плавник субабдоминальный (рис. 8в) или абдоминальный (рис. 8г). Парные брюшные плавники не срастаются (свободные) (рис. 10а). Лучи в первом спинном плавнике не преобразованы в твёрдые колючки 9.
- Брюшной плавник торакальный (рис. 8б). Парные брюшные плавники свободные или срастаются в брюшную присоску (рис. 10б). Лучи в первом спинном плавнике часто преобразованы в жёсткие колючки. [Отряд **Perciformes**] 10.
9. Голова сжата с боков, её дорсальная поверхность не покрыта чешуёй (рис. 11а) отряд **Atheriniformes**, семейство **Atherinidae**.

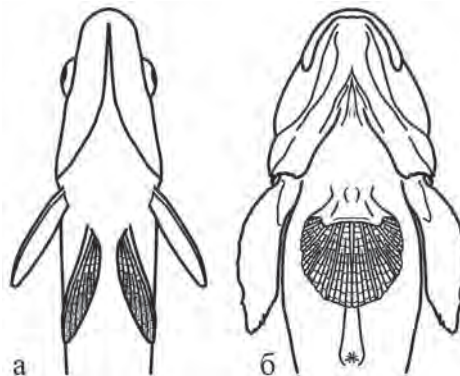


Рис. 10.

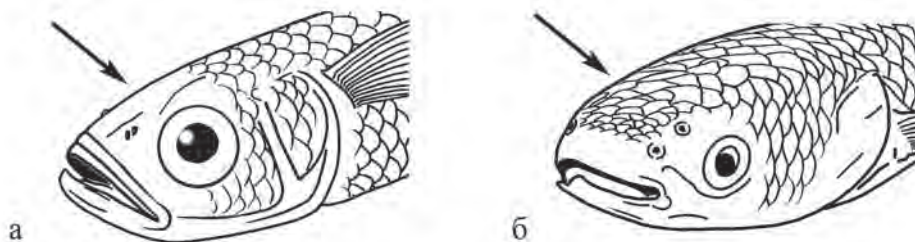


Рис. 11.

- Дорсальная поверхность головы сильно уплощена, покрыта чешуёй (рис. 11б) отряд **Mugiliformes**, семейство **Mugilidae**.
10. Лучи первого спинного плавника в виде сильных колючек. Брюшные плавники свободные (рис. 10а) семейство **Percidae**.

— Лучи первого спинного плавника не образуют сильных колючек. Брюшные плавники сращены с образованием присоски (рис. 106)... семейство **Gobiidae**.

11. Спинной и анальный плавники сильно отодвинуты к хвостовому плавнику ...
..... отряд **Esociformes**, семейство **Esocidae** (рис. 12).

— Спинной и анальный плавники не отодвинуты к хвостовому плавнику 12.

12. Жировой плавник есть (рис. 13а, б). [Отряд **Salmoniformes**] 13.

— Жирового плавника нет 14.

13. Чешуя крупная, менее 110 в боковой линии. Зубов на верхнечелюстной кости нет (рис. 14а).
Пятен на теле и голове нет (рис. 13а), окраска серебристая; молодые без каких-либо пестрин
..... семейство **Coregoninae**.

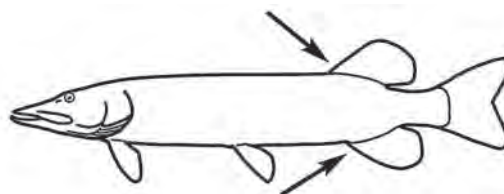
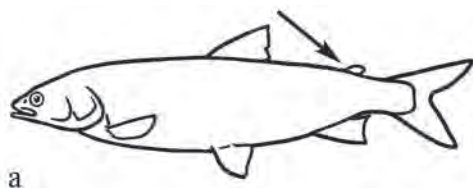
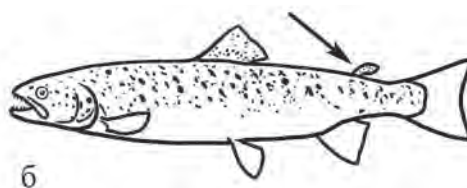


Рис. 12.

— Чешуя мелкая, более 110 в боковой линии. Зубы на верхнечелюстной кости имеются (рис. 14б). На голове и теле округлые пятна (рис. 13б), окраска взрослых насыщенная с коричневыми или бронзовыми тонами; молодь с поперечными пятнами-пестринами семейство **Salmonidae**.

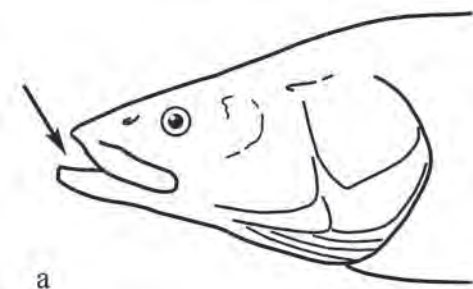


а

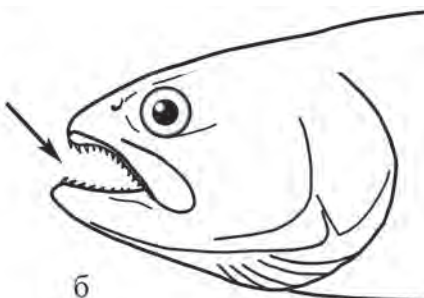


б

Рис. 13.



а



б

Рис. 14.

14. Анальный плавник длинный, с 70–90 лучами (рис. 15). Тело голое ...
..... семейство **Siluridae**.

— В анальном плавнике заметно менее 70 лучей. Чешуя есть, иногда очень мелкая 15.

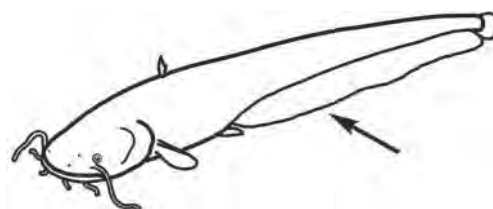


Рис. 15.

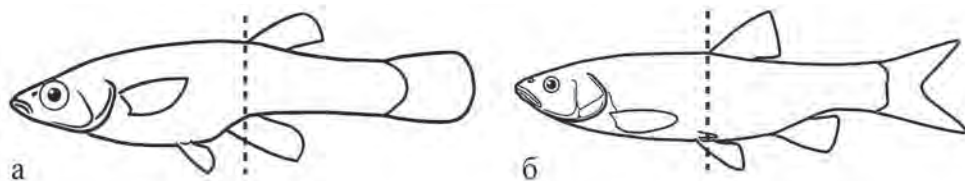


Рис. 16.

15. Анальный плавник расположен близко к брюшному, начало его основания заметно впереди вертикали начала основания спинного плавника (рис. 16а).

У самцов анальный плавник модифицирован в совокупительный орган (гоноподий) (рис. 17). Яйцеживородящие..... семейство ***Poeciliidae**.

- Начало основания анального плавника позади вертикали начала основания спинного плавника (рис. 16б). У самцов анальный плавник не модифицирован в совокупительный орган. Яйцекладущие.....16.

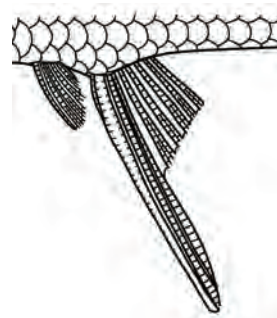


Рис. 17.

16. Челюсти с зубами. Боковой линии на теле нет (прободённые чешуи отсутствуют, рис. 29).....отряд **Clupeiformes**, семейство **Clupeidae**.
- Зубов на челюстях нет. Боковая линия на теле имеется (может быть полная, укороченная или прерванная, рис. 41, 42а). [Отряд **Cypriniformes**].....17.
17. Усиков нет или есть не более двух пар (рис. 18а, б).....семейство **Cyprinidae**.
- Усиков не менее трёх пар (рис. 18в).....семейство **Cobitidae**.

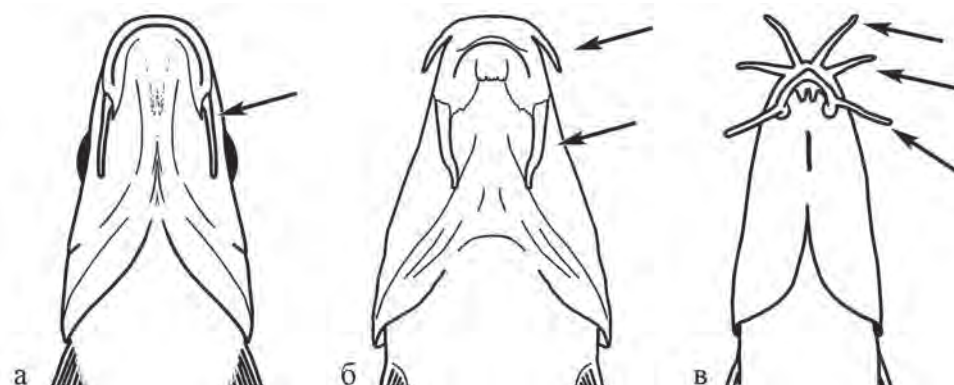


Рис. 18.

Надкласс PETROMYZONTOMORPHI — ПЕТРОМИЗОНТОМОРФЫ**Класс PETROMYZONTIDA — МИНОГИ****Отряд PETROMYZONTIFORMES (Hyperoartii) — миногообразные**

Единственный современный отряд класса и надкласса. Костной ткани нет. Нервные волокна не миелинизированы. Два полукружных канала. Жабры покрыты энтодермой и расположены внутри от жаберных дуг. Наружные жаберные отверстия в виде пор, семь пар; скелет жаберных дуг срастается с неврокранием. Челюсти как производные жаберных дуг отсутствуют. Имеются роговые зубы на ротовой воронке и языке. Парные плавники отсутствуют. Имеются один или два спинных плавника. Тело голое, угреподобное.

Раздельнополые; яйца некрупные, с небольшим содержанием желтка. Личиночная стадия (пескоройка) претерпевает радикальный метаморфоз. Нерестятся один раз в жизни; все особи всех видов погибают вскоре после нереста.

Взрослые особи одних видов миногообразных питаются (так называемые паразитические миноги), других — нет (так называемые непаразитические миноги). Большинство паразитических миног истинно анадромны, небольшое число видов ведут оседлый речной или потамодромный образ жизни. Все непаразитические миноги — исключительно речные пресноводные формы (их часто называют ручьевыми миногами). По типу питания паразитические миноги являются скорее хищниками — они питаются, присасываясь и прогрызая кожу рыб и, возможно, очень редко других водных животных. Некоторые авторы считают, что паразитические морские миноги являются гематофагами, но содержимое кишечника разных видов указывает на то, что они захватывают чешую, мышцы и части других внутренних органов (Holčík, 1986; Naseka, Diripasko, 2008). Обе биологические формы встречаются у близкородственных видов. Полагают, что непаразитические виды произошли от паразитических.

Три семейства (из них два — только в южном полушарии), около 40 современных видов (Renaud, 1997, 2011; Gill et al., 2003; Kullander, Fernholm, 2003).

Семейство PETROMYZONTIDAE — миноговые, северные миноги

У взрослых рот круглый, присасывательный, усаженный по внешнему краю кожистой бахромой (fimbriae) и выростами (papillae). Число бахромок и выростов имеет таксономическое значение. Исключительно важное значение имеют также число, форма и расположение роговых зубов в ротовой воронке. Роговые зубы расположены на верхнечелюстной и нижнечелюстной пластинках, на поверхности ротовой воронки («губные зубы» и «краевые зубы») и на языке (с возрастом могут стираться); язычные зубы располагаются на трёх пластинках (или лопастях): передней непарной (поперечной) и двух задних (или боковых). Виды семейства Petromyzontidae отличаются наличием трёх или четырёх внутренних боковых зубов на каждой стороне ротовой воронки (пять или более

в других семействах), соприкосновением или слиянием спинных плавников у взрослых особей (раздельные в других семействах) (Gill et al., 2003). Имеются велярные щупальца. У самок ко времени нереста развивается складка, аналогичная анальному плавнику рыб. Видоспецифичным во многих случаях является число миомеров. Использование этого признака в ряде случаев помогает определить видовую принадлежность личинок миног — пескороек, которые существенным образом отличаются от взрослых миног. У пескороек рот не круглый, прикрытый кожным «капюшоном», лишённый роговых зубов; жаберные отверстия располагаются в борозде, глаза скрыты под кожей, плавники плохо развиты, имеется светочувствительный орган на хвостовом отделе. Пескоройки ведут малоподвижный образ жизни, зарывшись в ил или заиленный песок, и питаются посредством фильтрации мелких организмов (водорослей и простейших) с помощью мясистых щупалец, расположенных на ротовом капюшоне. После нескольких лет (до 14, но обычно 7 или меньше) личинки-пескоройки трансформируются (претерпевают метаморфоз), превращаясь во взрослых особей, имеющих большие глаза, роговые зубы и хорошо выраженные спинные плавники. Во время метаморфоза длина тела личинки уменьшается, поэтому взрослые особи непаразитических видов (т.е. не питающихся во взрослом состоянии) всегда короче, чем их пескоройки. Взрослые особи паразитических видов питаются и растут до времени нереста.

Распространены в холодных зонах северного полушария, обычно севернее 30° с.ш. Два подсемейства (*Petromyzontinae* и *Lampetrinae*), восемь родов, не менее 36 видов. В бассейнах Средиземного, Чёрного и Каспийского морей обитают представители только подсемейства *Lampetrinae*.

Подсемейство *Lampetrinae* — лампетрины

Велярные щупальца у большинства видов бугорчатые (гладкие у миног других подсемейств); 60–70 туловищных миомеров у большинства видов (обычно меньше 60 или более 70 у миног других подсемейств).

Шесть родов. Согласно кладограмме Гилла с соавторами (Gill et al., 2003), *Caspiomyzon* является сестринской группой по отношению к другим пяти родам (*Tetrapleurodon* Creaser et Hubbs, 1922, *Entosphenus* Gill, 1862, *Eudontomyzon* Regan, 1911, *Lampetra* Bonnaterre, 1788, *Lethenteron* Creaser et Hubbs, 1922), которые включают как евроазиатские, так и американские виды, что может указывать на относительную древность рода *Caspiomyzon*.

В Каспийском море один вид монотипического рода *Caspiomyzon*.

Определительная таблица родов *Lampetrinae* черноморско-каспийского бассейна

1. На месте верхнечелюстной пластины один зуб. Губные зубы (передние, задние и внешние латеральные) крупные, многочисленные, расположенные правиль-

- ными радиальными рядами (рис. 1, вкл. фото 8а).....
 **Caspiomyzon** (один вид *C. wagneri*).
 — Верхнечелюстная пластина удлинённая в поперечном направлении, без
 центрального зуба. Губные зубы (передние, задние и внешние латеральные)
 мелкие, обычно немногочисленные, никогда не располагаются правильными
 радиальными рядами (вкл. фото 8б). В Каспийском море не встречаются.....
 *Eudontomyzon*, *Lampetra*, *Lethenteron*.

***Caspiomyzon* Berg, 1906 — каспийские миноги**

Caspiomyzon Berg, 1906a: 173 (м. род; типовой вид: *Petromyzon wagneri* Kessler, 1870 по монотипии).

Agnathomyzon Грацианов, 1907a: 18 (м. род; типовой вид: *Petromyzon wagneri* Kessler, 1870 по монотипии).

Haploglossa Грацианов, 1907a: 18 (ж. род; как подрод рода *Agnathomyzon*; объективно невалиден, поскольку является младшим омонимом названия *Haploglossa* Kraatz, 1858 в Coleoptera; типовой вид: *Agnathomyzon (Haploglossa) caspicus* Gratzianov, 1907 по монотипии).

Два спинных плавника. Диаметр ротовой воронки меньше толщины тела. Все зубы невысокие, тупые; верхнечелюстная пластина небольшая, узкая; нижнечелюстная пластина с 4–6, обычно пятью, зубами, которые могут быть двураздельны на вершине; поперечная язычная пластина прямая, на ней обычно 8 небольших зубов одинакового размера; губные зубы крупные, расположенные близко друг к другу, покрывая всю поверхность ротовой воронки правильными радиальными рядами (Renaud, 2011).

Монотипический род. Следует отметить, что распространение рода *Caspiomyzon* ограничено бассейном Каспийского моря и какие-либо филогенетически близкие к нему формы в бассейне Чёрного моря отсутствуют. Интересно, что *Caspiomyzon wagneri*, будучи анадромной паразитической формой, которая питается во взрослом состоянии, не имеет «парного» речного непаразитического вида. Распространённый в бассейне верхней Волги непаразитический вид *Lampetra planeri* (ручьевая минога) является парным видом паразитическому виду *Lampetra fluviatilis* из бассейна северо-восточной части Атлантического океана. Ручьевая минога могла проникнуть в Волгу из бассейна Балтийского моря в сравнительно недавнее время (Берг, 1948). Кроме того, в бассейне Оки распространён непаразитический вид *Eudontomyzon mariae*, который не обнаруживает морфологической близости с каспийской миногой и отстоит относительно далеко на молекулярном филогенетическом древе (Lang et al., 2009). В бассейне Чёрного моря когда-то обитал проходной вид паразитической миноги [см. обзор проблемы (Kottelat et al., 2005)], но экземпляров в коллекциях не сохранилось, а имеющиеся краткие описания не позволяют сделать никаких заключений о его таксономической принадлежности. В Азовском море недавно обнаружен экземпляр проходной миноги, который по морфологическим признакам весьма близок (но не

идентичен) типичной *L. fluviatilis* (Naseka, Diripasko, 2008). Таким образом, род *Caspiomyzon* не имеет близкородственной формы в бассейне Чёрного моря, что, в целом, не характерно для эндемичных каспийских таксонов.

***Caspiomyzon wagneri* (Kessler, 1870) — каспийская минога**

Petromyzon wagneri Кесслер, 1870а: 207, табл. 3 (рис. 4, 5) [р. Волга от Твери до Астрахани, реки Ока и Кама; синтипы: NMW 61053 (1), SMNS 2398 (1), ЗИН № 2407 (5)].

Agnathomyzon (Haploglossa) caspicus Грацианов, 1907а: 18 (р. Кура у Евлаха, р. Волга у Казани, Москва-река; синтипы неизвестны).

Эндемик бассейна Каспийского моря. Проходной (анадромный) вид. В море встречается повсеместно, но точных данных о распространении по глубинам нет. На нерест входит в Волгу, Урал, Куру, Терек, реки Ирана. До строительства плотин гидроэлектростанций поднималась в Волге до Твери, в Каме — до Чусовой, в Оке — до Москвы-реки, в Тереке — до устья Баксана, в Куре — до Мцхеты; по Уралу прежде поднималась до Оренбурга (Правдин, 1913а, б; Навозов, 1912; Гинзбург, 1969, 1970). Встречается ли сейчас выше плотины Волжской ГЭС — не ясно; в Куйбышевском водохранилище не отмечается (Семёнов, 2010), единичные особи указываются для Волгоградского и Саратовского водохранилищ (Яковлев, 2004а). Осенняя нерестовая миграция продолжается до января; после зимовки нерестится в мае–июне на каменистых, галечных участках рек с сильным течением. После метаморфоза скатывается в море, где живёт, видимо, около полутора лет, после чего (осенью следующего за нерестом года) возвращается в реку на нерест. О питании каспийской миноги в море почти ничего не известно. Большинство авторов (обзор проблемы см. Holčík, 1986) склонны считать, что каспийская минога, имея тупые зубы, не может паразитировать на рыбах; в кишечнике её находили остатки водорослей, детрит. Однако имеются непосредственные наблюдения, указывающие на питание на рыбах (Никитина, Сальников, 2000). В период нерестовой миграции в низовьях Волги в кишечнике миноги преобладают сине-зелёные водоросли; факт находки в большом количестве паразитического рачка *Crinozoma* может указывать на питание бокоплавами *Monoporeia affinis* (Lindström, 1855) во время морского периода жизни (Никитина, Сальников, 2000). В реке не питается.

Природоохранный статус. В Красной Книге РФ (Данилов-Данильян, 2001) каспийская минога отнесена к категории 2 («вид, численность которого сокращается»). По мнению Иванова (Иванов, 2001б), каспийская минога в России находится на грани исчезновения. МСОП (IUCN, 2001): вид, находящийся в состоянии близком к угрожаемому (Near Threatened; NT¹) (Freyhof, Kottelat, 2008а). В Иране по критериям МСОП статус каспийской миноги оценивается как NT (Kiabi et al., 1999; Mostafavi, 2007 — цит. по: Coad, 2012).

¹ Здесь и далее категории Международного союза охраны природы (МСОП) даны согласно «Категориям и критериям Красного списка МСОП» (IUCN, 2001; IUCN Standards and Petitions Subcommittee, 2010).

Экономическое значение и роль в экосистеме. Мясо каспийской миноги обладает прекрасными вкусовыми качествами и большим (31–34%) содержанием жира в начале миграции (Казанчеев, 1956). В прошлом минога занимала видное место в каспийском рыболовстве. С 1900 по 1915 г. средние уловы миноги на Нижней Волге составляли 2478 т. Но уже с 1914 г. уловы начали постепенно снижаться. До 1942 г. средние уловы составляли 565 т, а с 1943 по 1957 г. — 45 т. С 1966 по 1987 г. средние уловы миноги в районе посёлка Никольский были на уровне 0,8 тонн. В 1992 г. было заготовлено 5,6 тонн миноги (Никитина, 1995, 1998). Однако остаётся необходимость организации искусственного разведения миноги и охранно-регулирующие мероприятия по естественному размножению в современных условиях рек Каспийского моря. В 1989–91 гг. были проведены опыты по заготовке и длительному выдерживанию производителей, получению зрелых половых продуктов, оплодотворению икры и её инкубации в аппаратах Вейса; довести инкубацию удалось до стадии обособления переднего отдела зародыша (Никитина, Сальников, 1996; Никитина, 1998). В Иране численность каспийской миноги остаётся сравнительно высокой, местное население не потребляет её в пищу по религиозным соображениям. Во время нерестового хода в реках Горган, Бабо́ль и Сардаб в течение часа может быть выловлено до нескольких сотен килограммов каспийской миноги (Ghasempouri, 1993 — цит. по: Coad, 2012).

Надкласс GNATHOSTOMATA — ЧЕЛЮСТНОРОТЫЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ

Имеются хрящевая и костная ткани. Три полукружных канала. Жабры покрыты эктодермой и расположены снаружи от жаберных дуг. Наружные жаберные отверстия в виде щелей, могут быть прикрыты складкой или жаберной крышкой; скелет жаберных дуг не срастается с неврокранием. Имеются челюсти, произошедшие от жаберных дуг. Обычно имеются парные конечности. У низших челюстноротых (рыб) обычно имеется чешуя разнообразного строения. Нервные волокна миелинизированы.

К челюстноротым относятся три современных класса — *Chondrichthyes*, *Actinopterygii* и *Sarcopterygii*; два последних класса объединяют в группу *Teleostomi*, конечноротые (Нельсон, 2009). Низшие челюстноротые (все *Chondrichthyes*, *Actinopterygii* и часть *Sarcopterygii*) — постоянно живущие в воде животные, дышащие жабрами и передвигающиеся с помощью плавников — в русском языке традиционно объединяются словом «рыбы». Однако к «рыбам» могут относить и бесчелюстных — миног и миксин. Всего известно около 28 500 видов современных видов челюстноротых рыб. Все виды челюстноротых рыб, обитающие в Каспийском море, относятся к классу *Actinopterygii*.

Класс ACTINOPTERYGII — ЛУЧЕПЁРЫЕ РЫБЫ

Чешуя ганоидная, циклоидная или ктеноидная (у многих таксонов чешуя отсутствует). Парные и непарные плавники поддерживаются многочисленными параллельными эндоскелетными лучами и относительно бедны внутренней мускулатурой; движением плавников управляют преимущественно мышцы, расположенные в стенке тела. Радиалии грудного плавника прикрепляются к скапулоракоиду. Межкрышечная кость и лучи жаберной перепонки обычно есть. Внутренних ноздрей (хоан) нет; ноздри расположены относительно высоко на голове.

Три подкласса, 44 отряда, 453–560 семейств, около 4 300 родов и 27 000 видов (Нельсон, 2009).

Подкласс CHONDROSTEI — хрящекостные, хрящевые ганоиды

Хвостовой плавник гетероцеркальный. Число лучей в непарных плавниках больше, чем число птеригиофоров. Покровные кости черепа многочисленны, хорошо развиты. Межкрышечная кость отсутствует. Предчелюстная и верхнечелюстная кости жёстко прикреплены к наружной крыловидной кости и покровной нёбной кости. Брызгальце обычно есть.

Современные таксоны в одном отряде, двух семействах; пять-шесть родов, не менее 27 видов.

Отряд ACIPENSERIFORMES — осетрообразные

Рот нижний, в виде поперечной щели или полукруглый. Эндоскелет в значительной степени хрящевой; хондральные окостенения развиты слабо; хорда в течение всей жизни нерасчленённая, тел позвонков нет. Предкрышечная и межкрышечная кости редуцированы или отсутствуют. Рёбра нижние, хорошо развитые, обычно окостеневшие. В кишечнике имеется спиральный клапан. В сердце есть артериальный конус.

Современных представителей относят к двум семействам с шестью родами (Grande, Bemis, 1996; Bemis et al., 1997; Артюхин, 2000, 2008). Дивергенция основных клад в отряде Acipenseriformes датируется возрастом около 200 млн. лет, т.е. не позднее ранней юры (Artyukhin, 2006; Peng et al., 2007).

Семейство ACIPENSERIDAE — осетровые

Крышечная кость редуцирована, лучей жаберной перепонки нет; жаберная крышка состоит главным образом из подкрышечной кости. Эндокраний с широким рострумом конической или лопатовидной формы. На нижней стороне рострума впереди рта две пары усиков. У взрослых на челюстях зубов нет; зачаточные зубы есть на нёбе. На теле пять рядов костных жучек — спинной, два боковых и два брюшных (последние у старых особей иногда исчезают); между рядами жу-

чек обычно есть мелкие костные зёрнышки и пластинки. Первый луч грудного плавника превращён в колючку, образованную слившимися лучами.

Acipenseridae дивергировали от *Polyodontidae*, близкого рецентного семейства, в юре около 200–135 млн. лет назад (Birstein, DeSalle, 1998). Два подсемейства — *Acipenserinae* и *Scaphirhynchinae* (Артюхин, 2008). Некоторые авторы сближают лопатоносов и осетров в подсемейство *Acipenserinae* (с трибами *Acipenserini* и *Scaphirhynchini*), а белуг выделяют в отдельное подсемейство *Husinae* (Findeis, 1997; Bemis et al., 1997; Нельсон, 2009). Обособление *Husinae* от *Acipenserinae* не подтверждается ни морфологическими (Артюхин, 2008; Hilton et al., 2011), ни молекулярно-генетическими (Birstein et al., 1997; Ludwig et al., 2000; Krieger et al., 2008), ни кариологическими (Vasil'eva et al., 2009) данными.

Анадромные и пресноводные; северная Евразия и Северная Америка. Три рода, около 25 видов. В Каспийском море только подсемейство *Acipenserinae*.

Подсемейство *Acipenserinae* — аципензерины

Брызгальце есть; роstrum субконический (у второго подсемейства, *Scaphirhynchinae*, брызгальце отсутствует, роstrum лопатовидный, плоский и очень широкий).

Северная Америка и Евразия к северу от Гималайских гор. Один род, около 22 видов. В Каспийском море 6 видов.

Acipenser Linnaeus, 1758 — осетры

Acipenser Linnaeus, 1758: 237 (м. род; типовой вид: *Acipenser sturio* Linnaeus, 1758 по линнеевской тавтономии).

Sturio Rafinesque Schmaltz, 1810: 41, 58 (м. род; типовой вид: *Sturio vulgaris* Rafinesque, 1810 по монотипии).

Huso Brandt, Ratzeburg, 1833: 3 (м. род; как «Husones», группа видов в роде *Acipenser*; типовой вид: *Acipenser huso* Linnaeus, 1758 по абсолютной тавтономии).

Antaceus Heckel, in Fitzinger, Heckel, 1837: 293 (м. род; типовой вид: *Acipenser schypa* Gueldenstaedt, 1772 по монотипии).

Lioniscus Fitzinger, Heckel, 1837: 370 (м. род; как *Lionisci* — группа в роде *Acipenser*; типовой вид: *Acipenser glaber* Fitzinger, in Fitzinger et Heckel, 1837 по монотипии).

Sinosturio Jaekel, 1929: 25 (м. род; типовой вид: *Acipenser dabryanus* Duméril, 1869 по первоначальному обозначению).

Gladostomus Holly, 1936: 31 (м. род; как подрод рода *Acipenser*; типовой вид: *Acipenser stellatus* Pallas, 1771 по монотипии).

Parasinosturio Артюхин, 2008: 90 (м. род; как подрод рода *Acipenser*; типовой вид: *Acipenser medirostris* Ayres, 1854).

Род *Acipenser* включает и виды рода *Huso*, который здесь отнесен в синонимы рода *Acipenser* согласно мнению многих авторов, анализировавших как морфологические, так и молекулярно-генетические и кариологические данные. Они доказывают, что род *Acipenser* монофилетичен только при условии включения в него видов рода *Huso* в традиционном понимании, т.е. обосновывают отсутствие

базальной дивергенции между *Acipenser* и *Huso*, которая давала бы основание для таксономического выделения последнего (Артюхин, 2008; Васильев и др., 2009; Artyukhin, 1995, 2006; Birstein et al., 1997; Ludwig et al., 2000; De la Herrán et al., 2001; Krieger et al., 2008; Vasil'ev et al., 2010; Hilton et al., 2011). Кроме того, показано, что род *Huso* полифилетичен, т.е. *H. huso* и *H. dauricus* (Georgi, 1775) располагаются в разных кладах в роде *Acipenser* (Васильев и др., 2009; Krieger et al., 2008; Vasil'eva et al., 2009). Набор исследованных видов различается в разных работах, но, в целом, большинство авторов приходят к выводу о близости *H. huso* к *Acipenser nudiiventris*, *A. ruthenus* и *A. baerii* (Артюхин, 2008; Artyukhin, 1995, 2006; Birstein, DeSalle, 1998; Pourkazemi et al., 2000; De la Herrán et al., 2001; Krieger et al., 2008).

Морфологические данные группируют оба вида рода *Huso* с *A. ruthenus*, *A. schrenckii* и *A. nudiiventris* по наличию следующих синапоморфий: первая жучка спинного ряда самая крупная; очень мелкие, и чрезвычайно густо сидящие на коже костные зубчики с одной или несколькими вершинами; усики уплощенные; крупные грудные плавники с мощным костным лучем (Артюхин, 2008). По данным из другой работы (Hilton et al., 2011), *Huso huso* кластеризуется с *A. baerii* и *A. ruthenus* по наличию хорошо развитых выростов на вентральных ростральных костях (слабых, сглаженных у других изученных видов) и далее с *A. ruthenus* по наличию слабого расширения в средней части *dermopalatinum* (против чрезвычайно сильного расширения у *A. baerii*). Наличие общей предковой формы для стерляди, шипа, амурского осетра и *Huso* позволило сделать вывод об относительно позднем возникновении белуги в пределах малохромосомной группы осетров (Артюхин, 2008). В недавних публикациях белуга уже включена в род *Acipenser* (Васильева и др., 2010; Vasil'ev et al., 2010; Васильева, Грунина, 2011).

Кариотип представлен сложным комплексом из большого числа хромосом, включая очень мелкие микрохромосомы, как, например, у *A. huso*, *A. nudiiventris* и *A. stellatus* с диплоидным набором хромосом около 120. Часть видов рода являются тетраплоидами, с набором хромосом около 240, например, *A. gueldenstaedtii*. Анализ особенностей хромосомного набора с 120 хромосомами (Birstein, Vasiliev, 1987), семейств сателлитной ДНК (De la Herrán et al., 2001) и расчёт скорости эволюции митохондриальной и ядерной ДНК (Krieger, Fuerst, 2002) позволили сделать авторам вывод об очень низкой — по сравнению с костистыми рыбами и млекопитающими — скорости эволюции генетического материала, что, в целом, совпадает и с мнением, основанным на анализе морфологических признаков (Gardiner, 1984).

Жаберные тычинки палочковидные. Хвостовой стебель не приплюснут, ряды жучек идут, не сливаясь, до самого конца тела. Хвостовой нити нет. У взрослых особей жаберные перепонки сращены с межжаберным промежутком или соединяются между собой с образованием свободной складки. Рострум конусовидный, мечевидный или короткий, мягкий, сравнительно гибкий из-за недоразвития ряда покровных окостенений; усики конические, в разрезе округлой формы, или упло-

щены с боков. Другие диагностические признаки приведены выше в диагнозе подсемейства *Acipenserinae*.

Восемнадцать–двадцать анадромных и пресноводных видов в северной Евразии и Северной Америке. Видовой статус некоторых номинальных таксонов является предметом дискуссий.

В Каспийском море традиционно выделяют пять аборигенных видов осетров и белугу, однако таксономическая картина может быть более сложной как из-за наличия так называемых криптических видов (Birstein et al., 2005), так и из-за недостаточной морфологической изученности многих форм, которые, в силу современного состояния популяций осетровых, уже и не могут быть изучены. Подавляющее большинство авторов считает, что все эти виды распространены и в бассейне Чёрного моря (шип был также аборигеном бассейна Аральского моря). Однако Коттла и Фрайхоф (Kottelat, Freyhof, 2007) выделяют *Acipenser colchicus* в качестве отдельного вида.

Определительная таблица видов рода *Acipenser*

1. Жаберные перепонки сращены между собой, но не прирастают к межжаберному промежутку, образуя под ним свободную складку. Рот большой, полулунный (рис. 19а).....***A. huso***.
- Жаберные перепонки приращены к межжаберному промежутку, не образуя под ним складки. Рот сравнительно небольшой, поперечный (рис. 19б–г)....2.
2. Основание усиков располагается заметно ближе к вершине рыла, чем к краю рта (рис. 19б).....3.
- Основание усиков располагается ближе к краю рта, чем к вершине рыла, или примерно на середине расстояния от вершины рыла до рта (рис. 19в–д).....4.
3. Окраска вентральной стороны тела желтоватая, спина золотисто-коричневая. Рыло короткое, тупое и закруглённое. В спинном ряду 9–18 (в среднем более 12) жучек. В боковом ряду 27–50 (в среднем 37 и более) жучек.....***A. gueldenstaedtii***.
- Окраска вентральной стороны тела белая, спина от серовато-синей до чёрной. Рыло несколько удлинённое, загибается вниз. В спинном ряду 5–15 (в среднем около 10–11) жучек. В боковом ряду 2–45 (в среднем 30 и менее) жучек.....***A. persicus***.
4. Усики уплощённые, овальные в сечении. Костные пластинки на коже между рядами жучек очень мелкие, могут быть плохо заметны или отсутствуют (рис. 20а). Первая спинная жучка крупнее последующей, по крайней мере, у неполовозрелых особей. Боковых жучек обычно более 50 5.
- Усики конические, круглые в сечении. Костные пластинки на коже между рядами жучек относительно крупные (рис. 20б). Первая спинная жучка мельче последующей, по крайней мере, у половозрелых особей. Боковых жучек обычно менее 50 6.

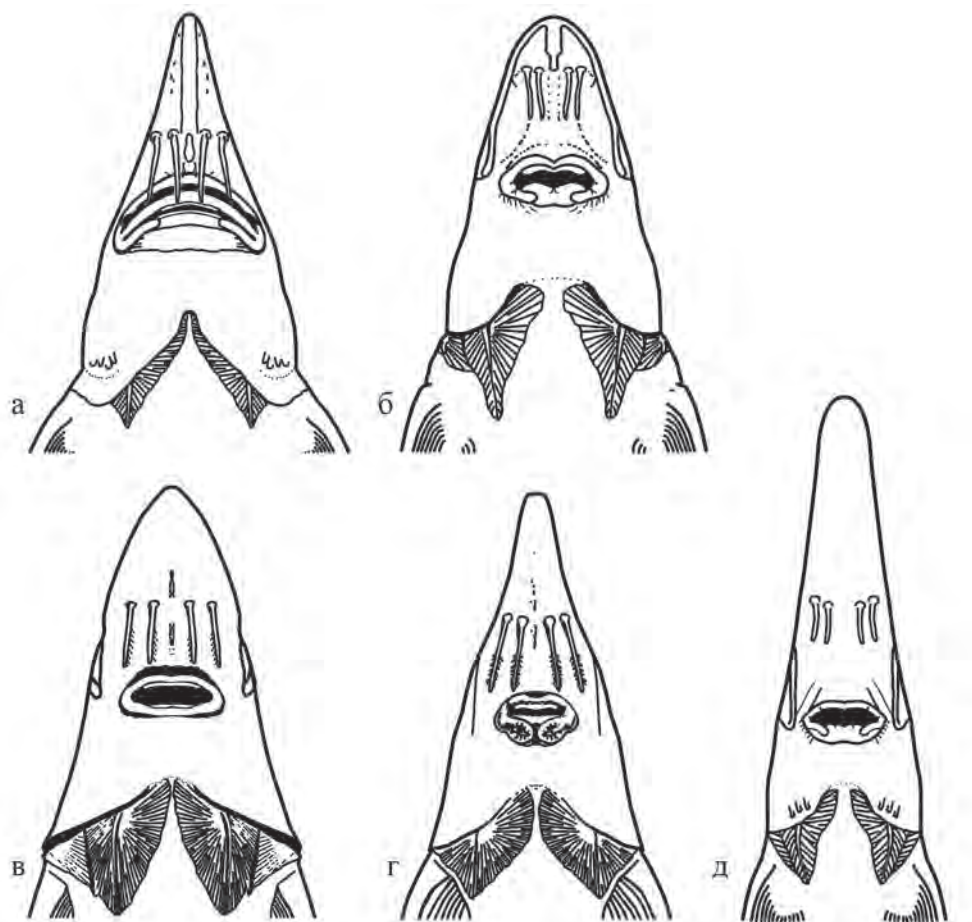


Рис. 19. Голова, вид снизу (схемы на основании Antipa, 1909: fig. 90b, 92a, 95a, 99b и 120b). а — *A. huso*; б — *A. gueldenstaedtii*; в — *A. nudiventris*; г — *A. ruthenus*; д — *A. stellatus*.

5. Нижняя губа сплошная, посередине не прервана (рис. 19в). Жаберных тычинок на первой дуге 24–42..... ***A. nudiventris*.**
 — Нижняя губа посередине прервана (рис. 19г). Жаберных тычинок на первой дуге 15–22..... ***A. ruthenus*.**
6. Жаберные тычинки веерообразные, с несколькими вершинками. Длина рыла менее 60% длины головы. Усики длинные, могут достигать края рта ***A. baerii****.
 — Жаберные тычинки простые, неразделённые, с конической вершиной. Длина рыла более 60% длины головы. Усики короткие, заметно не достигают края рта (рис. 19д)..... ***A. stellatus*.**

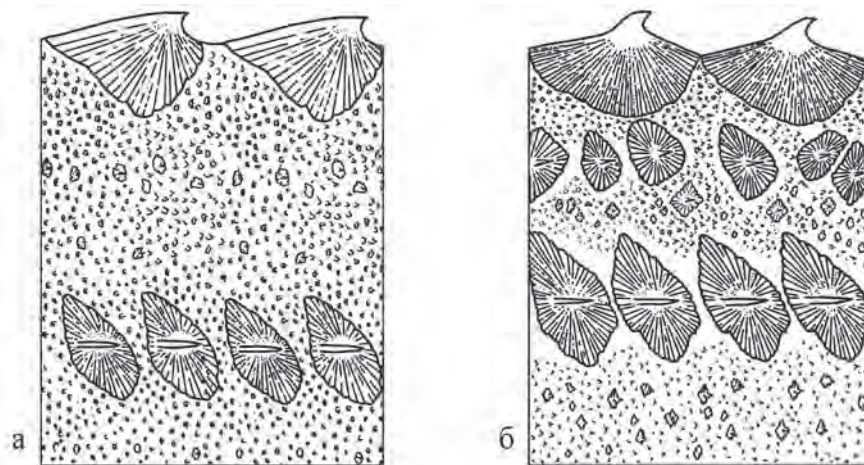


Рис. 20. а — *A. nudiiventris*; б — *A. persicus*.

****Acipenser baerii* Brandt, 1869 — сибирский осётр**

Acipenser baerii Brandt, 1869a: 115 (системы рек Обь и Лена) [также Brandt (1869b), см. Богуцкая, Насека (2004)].

Интродуцировали в Каспийское море (Карпевич, Луконина, 1971, 1972; Mc-Neil, 1979), натурализации не произошло. Возможно, именно гибридизацией сибирского и русского осетров можно объяснить обнаружение гаплотипов митохондриального гена *cytb* сибирского осетра в популяциях русского осетра в Каспийском море (Birstein, Ruban, 2004; Birstein et al., 2005).

***Acipenser gueldenstaedtii* Brandt et Ratzeburg, 1833 — русский осётр**

Acipenser gueldenstaedtii Brandt, Ratzeburg, 1833: 13, pl. 3 (fig. 2, 2a–e) [partim: реки Каспийского моря: Волга, Урал, Терек, Кура и др., Азовского и Чёрного морей: Дунай, Дон, Днепр (исключая: оз. Байкал: Ангара, Селенга, Баргузин; реки Нерченского края); типовые экземпляры неизвестны].

Проходная рыба. В море держится повсеместно до глубины 40–50 м. Наиболее плотные нагульные скопления образует в глубоководном районе северной части моря (Коноплева и др., 2007). На нерест идёт преимущественно в Волгу и Урал, в меньшей степени в Терек. В Волге русский осётр поднимался до Ржева, входил в Шексну, заходил в Каму и Оку до Калуги, в Урале доходил до Оренбурга (Берг, 1948; Кириков, 1966; Соколов, Цепкин, 1971б, 1996). Нерестится во время гидрологической весны, и популяции были представлены, в основном, озимой формой, осуществлявшей миграцию на большие расстояния вверх по течению. В Урале преобладали производители яровой расы (Vlasenko et al., 1989a; Артюхин, 2000; Vecsei, 2001).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): «вид, находящийся в критическом состоянии» (Critically Endangered, CR): A2bcde (Kottelat et al., 2009b). В Приложении II CITES (<http://www.cites.org/eng/app/2012/E-20120403.pdf>). Чис-

ленность русского осетра в Каспийском море снизилась с 60–113 млн. экз. (1968–1978 гг.) до 38 млн. экз. (1991 г.) и 21–29 млн. экз. в начале XXI века (Журавлева, 2012). Главной причиной снижения численности русского осетра считают нелегальный промысел на местах нагула (Ходоревская и др., 2008).

***Acipenser huso* Linnaeus, 1758 — белуга**

Acipenser huso Linnaeus, 1758: 238 (р. Дунай, реки Российской империи; типовые экземпляры неизвестны).

Номенклатурный комментарий. Форстер (Forster, 1767: 354) в специальном исследовании фауны низовьев Волги упоминает белугу под альтернативными названиями «*Acipenser beluga* или *A. albula*», что делает оба названия непригодными в номенклатурном смысле. Некоторые авторы выделяли белугу из бассейнов Чёрного, Азовского и Каспийского морей в отдельные подвиды: *H. huso ponticus* Salnikov et Malyatski, 1934, *H. huso maeoticus* Salnikov et Malyatski, 1934 и *H. huso caspicus* Babushkin, 1942 соответственно, что неверно в номенклатурном отношении, поскольку не зафиксирован номинативный подвид, т.е. не выделен неотип *A. huso* (*A. huso huso* при наличии подвидов) и не определено, таким образом, его типовое местонахождение.

Проходная рыба. В море встречается повсеместно; держится и передвигается на глубине 40–60 м от поверхности воды, зимой до 180 м; косяков обычно не образует. Белуга волжского происхождения мигрирует на юг в туркестанские, иранские и азербайджанские воды для нагула. На нерест заходила во все реки от Урала до Горгана, но главной нерестовой рекой была Волга. Исторические данные о протяжённости нерестовой миграции белуги приведены Соколовым и Цепкиным (1971а, 1996). В Волге доходила до устья Шоши, в Урале — до Оренбурга, в Куре — до Тбилиси, в Тереке — до Моздока. Нерестится во время гидрологической весны, и популяции были представлены, в основном, озимой формой, осуществлявшей миграцию на большие расстояния вверх по течению. В отличие от других осетровых — преимущественных бентофагов, белуга — хищник.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): «вид, находящийся в критическом состоянии» (CR): A2bcd (Kottelat et al., 2009a). В Приложении II CITES (<http://www.cites.org/eng/app/2012/E-20120403.pdf>); рекомендовано включение в Приложение I CITES (Vecsei et al., 2002b). Естественное воспроизводство вида сохранилось в Волге и Урале. В настоящее время уловы не превышают 0,17 тыс. т; поддержание популяций происходит преимущественно за счёт искусственного осетроводства на всех рыбоводных заводах прикаспийских государств. Процент рыб от промышленного осетроводства в речных уловах превышает 99%. Объёмы ежегодного выпуска молоди белуги достигали в России 18 млн. экз., в Азербайджане — 1,5 млн. экз., в Казахстане — 3,0 млн. экз., в Иране — 1,5 млн. экз. В настоящее время объёмы выращивания молоди белуги на рыбоводных заводах всех прикаспийских государств резко сократились и в целом по бассейну не превышают 2,6 млн. экз. (Ходоревская, 2011).

***Acipenser nudiventris* Lovetsky, 1828 — шип**

Acipenser nudiventris Ловецкий, 1828: 78, табл. 6 (рис. 2) (Аральское море; типовые экземпляры неизвестны).

Acipenser schypa Eichwald, 1831: 66 (Каспийское море; типовые экземпляры неизвестны).

Acipenser nudiventris derjavini Борзенко, 1950: 18 (Каспийское море; синтипы — 123 экз. общей длиной 110–221 см — не сохранились).

Номенклатурный комментарий. Название, данное Ловецким (1828) для вида из бассейна Аральского моря, позволяет однозначно отнести его к виду, которого в настоящее время в научной литературе называют «шипом», поскольку других видов рода *Acipenser* в бассейне Аральского моря нет. Однако народное название «шип» или «шипа» широко применялось рыбаками для обозначения гибридных экземпляров осетровых, что могло найти отражение в том, что существует ряд ранних научных названий, основанных на этом народном названии (приводим только те, которые имеют отношение к каспийскому шипу):

Acipenser schypa Gueldenstaedt, 1772: 533 (Каспийское море) — считается непригодным как опубликованное в не-биномиальном виде (Kottelat, 1997);

Acipenser schypa Bonnaterre, 1788: 16 («Северное море», что, по-видимому, ошибка, поскольку в описании вида автор ссылается на работу Гюльденштедта (Gueldenstaedt, 1772); для этого вида обозначен неотип (NRM 8946) (Kottelat, 1997), который является белугой (не шипом) в современном понимании (*A. huso*);

Acipenser schypa Gmelin, 1789: 1484 — название объективно непригодно как младший омоним названия *Acipenser schypa* Bonnaterre, 1788; основано на указании на *Acipenser schypa* Gueldenstaedt, 1772 и *Acipenser kostera* Gmelin, 1774; для этого вида обозначен (Kottelat, 1997) неотип (NRM 8946) (Босфор), который является белугой (не шипом) в современном понимании (*A. huso*);

Acipenser schypa Eichwald, 1831: 66 («Каспийское море... входит в Волгу и Куру») — название объективно непригодно как младший омоним названия *Acipenser schypa* Bonnaterre, 1788; считается синонимом *Acipenser nudiventris* Lovetsky, 1828 (Svetovidov, 1973a; и др.);

Acipenser schipa Lovetzky, 1834: 260, табл. 17 (рис. 3–4); сам автор отличает этого осетра, называемого им народным названием «осетровый шип», от описываемого ниже *A. nudiventris*; возможно, название относится к гибридным экземплярам.

Проходная рыба. Отличается от всех проходных осетровых тем, что ведёт «полуречной» образ жизни (Державин, 1947); молодь может задерживаться в реке до 2–8 лет, часть самцов впервые созревают в реке (Аветисов, 2006). Некоторые авторы полагали, что существовала жилая форма шипа (Казанчеев, 1981; Митрофанов и др., 1986). В море держится преимущественно в средней и южной части, в Северном Каспии редок. Спектр питания состоит преимущественно из гаммарид, корофид, личинок хирономид и ручейников, а также рыбы. На нерест идёт преимущественно в Куру, в Урал, редко в реки иранского побережья и в Волгу.

В Каспийском море нерестится во время гидрологического лета (при температуре воды 15–25 °С), и популяции были представлены, в основном, яровой формой, осуществлявшей миграцию на сравнительно небольшие расстояния вверх по течению (Аветисов, 2006; Vecsei et al., 2002a).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): «вид, находящийся в критическом состоянии» (CR): A2cde (Kottelat et al., 2009c). В Каспийском море представлен небольшой популяцией р. Урал и остатками популяции р. Куры (Аветисов, 2006). По мнению Иванова (2001б), шип в России находится на грани исчезновения. По критериям МСОП, в Иране статус шипа также оценивается как CR (Kiabi et al., 1999; Moghim, 2004 — цит. по: Coad, 2012). В Приложении II CITES (<http://www.cites.org/eng/app/2012/E-20120403.pdf>). В настоящее время промысел шипа ведет только Иран и уловы не превышают 9 т. Ежегодный выпуск молоди шипа Казахстаном составляет 0,33 млн. экз., Ираном — 0,39 млн. экз. (Ходоревская, 2011).

Acipenser persicus Borodin, 1897 — персидский осётр

Acipenser persicus Бородин, 1897: 18, рис. [р. Урал, северная часть Каспийского моря, р. Кура; число синтипов не известно, по крайней мере два — один из Куры (приведена фотография), второй, по-видимому, из Волги (приведён рисунок чучела; местонахождение этого экземпляра нам неизвестно) (рис. 21)].

Acipenser güldenstädti — Беляев, 1932: 68 (частью: куринский осётр); Державин, 1934: 97 (Сефидруд, Бабуль, Паларуд).

Наиболее близок русскому осетру, с которым его синонимизируют или выделяют в отдельный подвид или вид (Берг, 1961; Магерамов, Телеев, 1969; Лукьяненко и др., 1974; Песериди, 1986; Дубинин, Котляревская, 1989; Артюхин, 2008; и мн. др.). Обзор мнений о таксономическом статусе персидского осетра см. публикации (Подушка, 2003; Vlasenko et al., 1989b). Возраст дивергенции русского и персидского осетров оценивают в 1 млн. лет (Pourkazemi et al., 2000).

Эндемик бассейна Каспийского моря (если считать колхидского осетра черноморского бассейна отдельным видом). Проходная рыба. В море держится преимущественно в приглубой зоне северной части, а также в средней и южной части моря, совершает нагульные и зимовальные миграции. Основными кормовыми объектами, как и у русского осетра, являются моллюски и рыбы (кильки, сельди, атерины, бычки). Обзор современного распределения персидского осетра сделан



Рис. 21. Синтип *Acipenser persicus* (из: Бородин, 1897).

Ходоровской с соавторами (2007б). На нерест идёт преимущественно в Куру и реки иранского побережья. Однако обосновано, что персидский осётр, по крайней мере, раньше, заходил на нерест и в Терек, и Волгу, и в Урал (откуда вид и был описан). В отличие от русского осетра в популяции преобладают яровые (позднеяровые) производители, мигрирующие в реки в конце весны. Нерестится преимущественно в коротких горных реках с быстрым течением (Артюхин, 1979, 2008; Артюхин, Заркуа, 1986; Путилина, 1989; Ходоровская, 2011; Vecsei, Artyukhin, 2001).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): «вид, находящийся в критическом состоянии» (CR): A2cde (Kottelat et al., 2009d). По критериям МСОП, в Иране статус персидского осетра оценивается как «уязвимый» (Vulnerable, VU) (Kiabi et al., 1999; Mostafavi, 2007 — цит. по: Coad, 2012). В Приложении II CITES (<http://www.cites.org/eng/app/2012/E-20120403.pdf>).

Acipenser ruthenus Linnaeus, 1758 — стерлядь

Acipenser ruthenus Linnaeus, 1758: 237 (Ruthenia, интродуцирован в озере Малерн, Швеция; синтип: NRM 96).

Acipenser gmelini Fitzinger, in Fitzinger, Heckel, 1837: 276, Pls. 25 (fig. 2), 30 (figs. 17–18) (Азовское или Каспийское море; голотип: местонахождение неизвестно, в NMW нет).

? *Acipenser koster* Gmelin, 1789: 1486 (Каспийское море; типовые экземпляры неизвестны).

Acipenser (Sterletus) lovetzkyi Duméril, 1870: 254 [Россия; синтипы: MNHN 0000-5171 (2)].

Стерлядь — типично речная рыба, которая в отличие от проходных осетровых рыб не совершает длительных протяжённых миграций. Изредка стерлядь встречается в реках в предустьевых опреснённых пространствах моря, где солёность не очень высокая и колеблется в пределах от 2 до 7,7‰. Ловилась перед устьями Волги и даже вдоль западного берега Среднего Каспия (Белогуров, 1937; Казанчеев, 1981; Аскеров и др., 2001). Отдельные экземпляры ловились на входе в Куру, а один экземпляр был зарегистрирован в прибрежье у Астары (Берг, 1948). Имеет полупроходную форму, совершавшую нерестовые миграции из нижней части дельты Волги и приустьевого пространства в верхние участки дельты (Соколов, Цепкин, 1971а; Беляева и др., 1989). Нижневолжская стерлядь представляет собой популяцию высокого ранга, включающую три популяции более низкого ранга, связанные популяционным континуумом (Калмыков, 2005; Калмыков и др., 2010).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): «уязвимый вид» (VU): A2cde (Kottelat et al., 2009e). В Приложении II CITES (<http://www.cites.org/eng/app/2012/E-20120403.pdf>). Формирование запасов нижневолжской стерляди до 2003 г. осуществлялось только за счёт естественного нереста. С 2003 г. Россия начала промышленное воспроизводство на рыболовных заводах; объём выращивания составляет 0,3–0,5 млн. экз. молоди ежегодно (Ходоровская, 2011).

***Acipenser stellatus* Pallas, 1771 — севрюга**

Acipenser stellatus Pallas, 1771: 460 (Волга у Симбирска, Урал до Гурьева; типовые экземпляры неизвестны).

Acipenser seuruga Gueldenstaedt, 1772: 533 (Каспийское море; типовые экземпляры неизвестны).

Acipenser ratzeburgii Brandt, in Brandt, Ratzeburg, 1833: 351, 352, Pl. 1a (fig. 3) (Каспийское море у устья Эмбы; голотип: ЗИН № 11760).

Acipenser stellatus stellatus natio cyrensis Берг, 1932: 65 (название непригодно как инфраподвидовое (ст. 45.5 МКЗН); река Кура).

Проходная рыба. Среди проходных видов осетровых севрюга самый теплолюбивый вид. Зимует на пастбищах в средней и южной частях моря на глубинах от 30 до 130 м (Ходоревская, 2011). На нерест идёт в реки от Урала до Сулака. Обзор данных об историческом распространении севрюги сделан Соколовым и Цепкиным (1969, 1996). Нерестится во время гидрологического лета, и популяции были представлены, в основном, яровой формой, осуществлявшей миграцию на сравнительно небольшие расстояния вверх по течению, однако раньше отмечались и более протяжённые миграции (в Волге до Рыбинска и по Оке до Муром). В Урале нерестилища имеются в дельте и выше её на расстоянии 200–250 км. В Тереке нерестилища находились в дельте и в нижней части среднего течения. Севрюга в Каспийском море представлена двумя формами: северокаспийской *A. stellatus* Pallas и южнокаспийской, описанной как *Acipenser stellatus stellatus natio cyrensis* (название непригодно, см. выше); с точки зрения зоологической номенклатуры это название непригодно как инфраподвидовое (см. статью 45.5 МКЗН). При отсутствии значительных внешнеморфологических отличий южнокаспийская севрюга характеризуется более поздним созреванием, замедленным темпом роста и меньшей плодовитостью (Борзенко, 1932; Беляева и др., 1989; Vecsei et al., 2007).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): «вид, находящийся в критическом состоянии» (CR): A2cde (Qiwei, 2009). По критериям МСОП, в Иране статус севрюги оценивается как VU (Kiabi et al., 1999; Mostafavi, 2007 — цит. по: Coad, 2012). В Приложении II CITES (<http://www.cites.org/eng/app/2012/E-20120403.pdf>). Естественный нерест сохранился в Волге, Урале и, возможно, Сефидруде и Таларе. Ежегодный выпуск молоди с осетровых рыбо-разводных заводов России от 3 до 20,0 млн. экз., Казахстана — от 2,5 до 4,1 млн. экз., Азербайджана — от 2,5 до 6,8 млн. экз., Исламской Республикой Иран — от 0,2 до 1,3 млн. экз. (Ходоревская, 2011).

Экономическое значение осетровых и роль в экосистеме. На эту тему существует обширнейшая литература. Состояние ресурсов осетровых волго-каспийского бассейна проанализировано, например, Павловым и Рубаном (2005). Изменение структуры популяций волжских осетровых, включая соотношение полов, возрастной состав и соотношение сезонных рас, под влиянием гидростро-

ительства и промысла рассмотрено Ходоревской с соавторами (2007а). Последний из известных нам обзоров состояния и эффективности нерестилищ в Волге сделан Ходоревской (2011), которая показала, что после строительства плотины Волжской ГЭС (1958 г.) площадь нерестилищ осетровых сократилась почти в 10 раз (до 4 км²), но, тем не менее, с нерестовых гряд Волги в среднем ежегодно (в 2003–2007 г.) скатывалось 213,8 млн. личинок осетровых, что составляет в промысловом возврате 863 т (в том числе, белуги — 81 т, осетра — 343, севрюги — 397 и стерляди — 42 т). Ниже мы ограничиваем изложение выдержками из наиболее недавних обзоров (Лепилина и др., 2010; Ходоревская, 2011).

История добычи осетровых на Каспии имеет несколько этапов, среди которых наиболее значимыми с точки зрения биологии осетров, являются перенесение основного промысла из рек в море, а затем запрет морского лова и сосредоточение лова в устьях рек. В середине 1930-х гг. уловы осетровых на Каспии достигли 20 тыс. т в год. Во время Великой Отечественной войны рыболовство на Каспии практически прекратилось, но к 1950 г. увеличилось почти до 15 тыс. т в год. После этого в течение десяти лет уловы неизменно снижались, несмотря на увеличение рыбопромысловой нагрузки. Именно в это время были возведены основные плотины, преградившие миграционные пути, построены осетровые заводы и введены меры по охране запасов осетровых рыб. С начала 1960-х гг. уловы стабильно увеличивались в течение почти 20 лет и достигали почти 27 тыс. т в год. После 1980 г. наступил резкий спад в уловах. Сказались как усиленный вылов в предыдущие годы, так и сокращение поголовья половозрелых рыб в результате уменьшения естественного воспроизводства из-за потери нерестилищ. К началу 1990-х гг. уловы сократились почти вдвое и продолжали снижаться. Данные по уловам после 1990 г. нуждаются в некоторой корректировке, так как в это время была нарушена единая система учёта и значительно усилился браконьерный вылов. По некоторым данным, нелегальный вылов осетровых в настоящее время составляет до 50% от общего улова и даже больше. В последние годы уловы осетровых не превышают нескольких тыс. т в год. Такая ситуация приводит к повышенному вниманию как учёных, так и мирового сообщества к проблемам увеличения численности осетровых в Каспийском море, так как именно здесь сосредоточены их основные запасы (до 85% от мировых).

В настоящее время существует два основных типа мер охраны осетровых в каспийском бассейне, используемые как в прошлом, так и в настоящее время: 1) ограничения вылова; 2) искусственное разведение и выпуск молоди в природные воды.

Ограничения по вылову касаются двух принципиально разных типов лова осетровых — морского и речного промысла. Запрет на морской лов приводит к прекращению вылова неполовозрелых особей во время нагула в море. Запрет на лов жаберными сетями сельдевых и карповых на предустьевых пространствах приводит к такому же результату. Эти два запрета направлены на охрану половозрелых и неполовозрелых особей на местах нагула. Введение этих мер в начале

1960-х гг. дало немедленный положительный эффект и привело к заметному увеличению численности всех видов осетровых в каспийском бассейне.

Ограничения на вылов в реках является охраной нерестящейся части популяции, что ведет к более успешному естественному воспроизводству. Эти ограничения распространяются на места, сроки лова и количество вылавливаемых особей. Большинство этих мер было введено в Советском Союзе в начале 1960-х гг. В результате количество осетровых заметно увеличилось. Основной эффект сказался через 10–15 лет, что равняется среднему периоду созревания осетровых в Каспии.

К сожалению, большинство установленных в то время правил добычи осетровых в настоящее время не соблюдается, включая и запрет на морской лов осетровых. Искусственное разведение на заводах и выпуск молоди в море считается многими экспертами одним из основных путей сохранения осетровых в Каспии. В настоящее время производственные мощности 10 осетровых рыбоводных заводов Волго-Каспийского бассейна составляют около 60 млн. экз. молоди в год. Трудно реально оценить положительный эффект от этих действий по сравнению с 500 млн. личинок от естественного размножения.

Особняком стоит стерлядь, которая обитает преимущественно в реках. Она — ценнейший представитель ихтиофауны внутренних водоёмов России, в прошлом важнейший объект отечественного красноловья. Уловы на Нижней Волге достигали 1 тыс. т, а к началу XIX века катастрофически снизились (Дубинин и др., 2001). Иванов и Комарова (2008) указывают, что в дельте Волги численность стерляди снизилась в 2 раза за период с 1997 по 2001 г.

Существует мнение (Карпинский, 2010), что в палеоисторическом контексте роль осетровых в формировании фауны бентоса Каспийского моря была исключительно высока. Этот автор выдвинул гипотезу, что в результате выедания осетровыми постоянно освобождалось пространство для поселения новой молоди донных видов беспозвоночных, что резко снижало и даже снимало внутривидовую конкуренцию за территорию, в отсутствие которой у видов не было стимулов к освоению новых площадей, в связи с чем не происходило формирование глубоководных видов.

Подкласс NEOPTERYGII — новопёрые рыбы

Число плавниковых лучей равно числу поддерживающих их элементов (птеригофоров) в спинных и анальных плавниках. Предчелюстная кость имеет внутренний отросток, выстилающий переднюю стенку носовой ямки. Имеется дополнительная кость, развитая как окостенение части гиомандибулярного хряща. Сперматозоид у большинства видов без акросомы. Обосновано выделение Neopterygii как монофилетической группы (Нельсон, 2009).

Отдел **TELEOSTEI — КОСТИСТЫЕ**,
или конечнокостные, рыбы

Пэттерсон и Розен (Patterson, Rosen, 1977) определили Teleostei как группу таксонов, имеющих удлинённые уральные невральные дуги (т.е. уроневрании), непарные базибранхиальные зубные пластины и подвижные предчелюстные кости. Кроме того, урогиалия костистых рыб является отдельным элементом, образованным как непарное окостенение сухожилия стерногиоидной мышцы (Arratia, Schultze, 1990). В отделе Teleostei Нельсон (2009) выделяет четыре последовательные подотдела — Osteoglossomorpha, Elopomorpha, Ostarioclupeomorpha (= Otocephala) и Euteleostei; в Каспийском море встречаются представители трёх последних подотделов.

Teleostei включают наибольшее число видов и являются наиболее разнообразной группой из всех позвоночных, включая приблизительно 27 000 современных видов (40 отрядов, примерно 450 семейств и около 4 300 родов).

*Подотдел **ELOPOMORPHA — ЭЛОПОМОРФЫ**

Личинка — лептоцефал (лентовидная, совершенно отличная от взрослых особей), претерпевает метаморфоз при переходе к дефинитивному состоянию. Плавательный пузырь не соединяется с полостью органа слуха. Лучей жаберной перепонки обычно 15 и более.

*Отряд **ANGUILLIFORMES — угреобразные**

Брюшной плавник и его скелет отсутствуют. Спинной и анальный плавники сливаются с хвостовым плавником. Чешуя отсутствует; если имеется, циклоидная и погружённая в кожу. Тело очень удлинённое. Жаберное отверстие узкое; жаберный отдел удлинённый и жабры смещены назад. Жаберные тычинки отсутствуют. Заднеушная, глазнично-клиновидная кости, мезокоракоид, заднеподъязычная кость, задневисочная кость, постклейтрум, надчелюстная кость и экстраскапула и окостеневшая дополнительная кость отсутствуют. Гиомандибула срастается с квадратной костью.

*Семейство **ANGUILLIDAE — угрёвые, угри пресноводные**

Тело длинное, покрыто мелкой чешуёй. Жаберное отверстие небольшое, серповидное. Грудной плавник хорошо развит. Спинной плавник начинается далеко позади за вертикалью концов грудных плавников. Каналы боковой линии развиты и на теле, и на голове; боковая линия на теле полная.

Один род, 15 видов. Тропические и бореальные моря, за исключением восточной части Тихого океана и южной части Атлантического океана (Нельсон, 2009). Обычно катадромные. Взрослые угри живут в пресной воде или в эстуариях. Они перестают питаться во время наступления половой зрелости, когда мигрируют из

пресных вод в моря. Лептоцефалы возвращаются в прибрежную зону, претерпевают метаморфоз и входят в пресные воды на стадии «стеклянного угря».

****Anguilla* Schrank, 1798 — европейские угри**

Anguilla Schrank, 1798: 304 (ж. род; типовой вид: *Muraena anguilla* Linnaeus, 1758 по монотипии).

Чешуя мелкая, погружённая в кожу. Боковая линия слабо заметна. В спинном плавнике 243–275 лучей, в анальном — 243–275. Позвонков 110–120.

Единственный род семейства; диагноз соответствует диагнозу последнего.

****Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) — речной угорь**

Muraena anguilla Linnaeus, 1758: 245 (Европа; типовые экземпляры неизвестны).

Североамериканский *Anguilla rostrata* (Lesueur, 1817) и европейский пресноводные угри нерестятся в Саргассовом море. Таксономические взаимоотношения этих двух видов неясны, и некоторые авторы относят их к одному виду.

Намеренно интродуцирован или случайно попадает в водоёмы бассейна Волги благодаря аквакультуре и, возможно, проникает по Волго-Донскому каналу из бассейна Чёрного моря. Известны находки в Азербайджане (Абдурахманов и др., 1968). Время от времени угря регистрируют в Иране: вдоль всего побережья, но чаще в Энзелийской лагуне и её каналах (Holčík, Razavi, 1992; Holčík, Oláh, 1992; Kiabi et al., 1999; Firouz, 2005), до 40–60 экз. в год (Holčík, Razavi, 1992). Обзор находок угря в Иране см. Coad (2012).

Экономическое значение и роль в экосистеме. Угорь хозяйственного значения в Каспийском море не имеет, поскольку его численность здесь слишком незначительна. Чаще попадает у иранских берегов, но там в пищу не употребляется по религиозным соображениям.

Надотряд CLUPEOMORPHA — КЛЮПЕОМОРФЫ

Личинка не по типу лептоцефала; радикального метаморфоза при переходе к дефинитивному состоянию, характерному для взрослых особей, не происходит. Имеется связь внутреннего уха с плавательным пузырем (отофизное соединение), включающее пару передних выростов плавательного пузыря, которые входят в череп через боковые затылочные кости и протягиваются в переднеушных и, часто, в крыловидно-ушных костях в пределах боковой стенки черепной коробки для соединения с овальным мешочком внутреннего уха. Лучей жаберной перепонки обычно менее 7. У большинства видов есть ряд срединных килевых чешуй вдоль брюха впереди и позади брюшного плавника. Воздушный проток тянется от плавательного пузыря и открывается в кишечник около желудка или непосредственно в желудок; челюсти не выдвигаются; надчелюстных костей обычно две.

Пять семейств, 84 рода, до 380 видов, около 80 из которых обитают или заходят в пресные воды.

Отряд CLUPEIFORMES — сельдеобразные

Личинка не типа лептоцефала. Имеется *recessus lateralis* (неизвестный в других группах рыб элемент соединения плавательного пузыря с внутренним ухом, при котором сейсмочувствительные каналы сливаются с образованием полости в слуховой области невробранхия). Зубы на парасфеноиде отсутствуют. Теменные кости разделены верхней затылочной костью. Длинные и иногда очень многочисленные жаберные тычинки, служащие цедильным аппаратом. Пять семейств, 84 родов, более 360 видов.

Подотряд Clupeoidei — сельдевидные

Первая уронеуралия сращена с телом первого преурального позвонка (у всех других клупеоморф она расположена впереди от редуцированного тела первого урального позвонка, который срастается со второй гипуралией). Желток сегментирован.

Семейство CLUPEIDAE — сельдёвые

Боковая линия на теле отсутствует, развита лишь в самой передней части в виде короткого канала с порами на первых 2–5 чешуях сразу за головой. Каналы системы боковой линии на голове с многочисленными более мелкими каналами, расположенными в кожных покровах на многих костях черепа, жаберной крышки, челюстей, а также на чешуях за головой; у некоторых видов (*Alosa*) достигают сильного развития. Открытопузырные, воздушный проток открывается в желудок. Задний конец плавательного пузыря продолжен в канал, открывающийся наружу между анальным и мочевым отверстиями или заканчивающийся слепо. Спинной плавник посередине тела. Брюшной плавник абдоминальный. Брюхо закруглённое или сжатое с боков, обычно есть брюшные килевые чешуи. Чешуя циклоидная. Жирового плавника нет.

Шесть подсемейств, 56–58 родов и около 200 видов. Морские, временно входящие в солоноватые или пресные воды, истинно солоноватоводные (черноморские и каспийские) и пресноводные, изредка заходящие в солоноватые воды.

Все виды сельдёвых, обитающие в Каспийском море, являются эндемиками бассейна.

Комментарии к некоторым признакам, положенным в основу различения таксонов Clupeidae

Измерение сельдёвых родов *Alosa* и *Clupeonella* производилось Световидовым (1952) по схеме, предложенной Бергом (1913: 8–9), с некоторым изменением, а необходимые относительные величины выражены в процентах длины головы

или длины тела до конца средних лучей хвостового плавника. Отклонение от схемы Берга, принятой позднее Правдиным (1966 и др.), заключается в следующем. За передний конец тела Световидов (1952: 97) принимал — во всех случаях — передний конец *нижней челюсти* при закрытом рте, тогда как в схеме Берга за передний конец тела принимается наиболее выступающая челюсть: либо вершина нижней челюсти (*если она при закрытом рте длиннее верхней*), либо вершина верхней челюсти. Кроме того, длина тела до конца средних лучей хвостового плавника названа «длиной по Смитту» (Световидов, 1952: 97), хотя формально таковой не является: у Световидова под концом рыла понимается передний конец *нижней* челюсти, а измерение длины, предложенное Смиттом (Smitt, 1886), проводится от переднего конца *верхней* челюсти. Длина головы измерялась Световидовым (1952: 98) без кожной перепонки, т.е. только до края крышечной кости, а межглазничный промежуток — без кожных покровов над глазом, т.е. также только по краям костной глазницы. При подсчёте жаберных тычинок принимались во внимание (Световидов, 1952: 99) и зачаточные тычинки на концах жаберной дуги, причём подсчёт производился у экземпляров не ранее весны года следующего за годом рождения, поскольку число тычинок увеличивается по мере роста в первый год жизни. Число позвонков приводится вместе с уростилем.

Определительная таблица подсемейств семейства Clupeidae

1. Верхняя челюсть с заметной медиальной вырезкой (рис. 22а). Сочленение нижней челюсти с черепом за вертикалью заднего края глаза. Удлиненных двух последних лучей анального плавника нет (рис. 23а). При основании лопастей хвостового плавника есть удлиненные чешуи (рис. 24а)..... **Alosinae.**



Рис. 22. Из Whitehead, 1985.

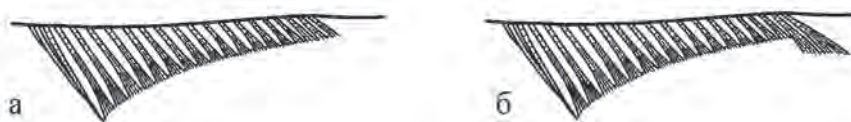


Рис. 23.

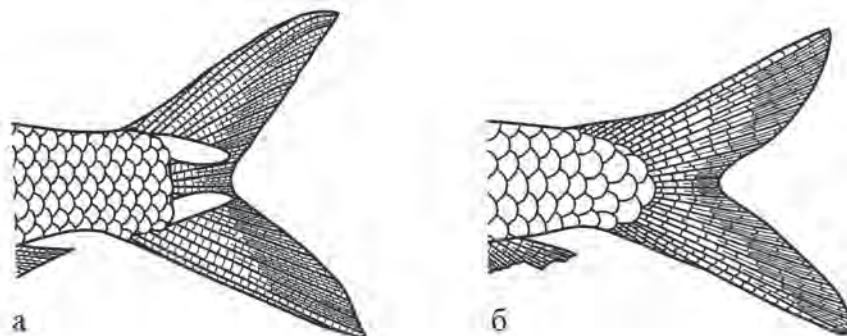


Рис. 24.

- Верхняя челюсть без медиальной вырезки (рис. 22б). Сочленение нижней челюсти с черепом впереди вертикали заднего края глаза или под ней. Последние два луча анального плавника удлинённые и образуют лопасть (рис. 23б). Удлинённых чешуй при основании лопастей хвостового плавника нет (рис. 24б) ..
..... **Clupeinae.**

Подсемейство Alosinae — алозины

См. определительную таблицу выше.

Морские или солоноватоводные, обычно нерестящиеся в реках, с выраженной анадромной миграцией (Whitehead, 1985). Семь родов, не менее 30–35 видов, из которых почти половина относится к роду *Alosa*. В Каспийском море только виды рода *Alosa*.

Alosa Linck, 1790 — алозы

Alosa Linck, 1790: 35 [ж. род; типовый вид: *Clupea alausa* Linnaeus, 1758 = *Alausa vulgaris* Valenciennes, 1847 по последующему обозначению (Desmarest, 1856: 306)].

Caspialosa Berg, 1915: 4 (ж. род; типовый вид: *Clupea caspia* Eichwald, 1838 по первоначальному обозначению).

Сильно развитое жировое веко, прикрывающее сзади и спереди большую часть глаза. На крышечной кости ясные радиальные бороздки. Рот большой: сочленение нижней челюсти с черепом располагается позади вертикали заднего края глаза; задний конец верхнечелюстной кости простирается до вертикали середины глаза или почти достигает вертикали заднего края глаза. Нижняя и верхняя челюсть на одном уровне или иногда одна из них лишь немного выдаются вперёд. Зубы на предчелюстных, верхнечелюстных, нижнечелюстных и нёбных костях и на языке обычно есть. С каждой стороны тела по тёмному пятну за жаберной крышкой сверху, иногда за ними ряд из нескольких пятен, у некоторых, кроме того, под этим рядом есть второй и изредка третий из меньшего числа пятен.

У видов, выделявшегося ранее рода или подрода *Caspialosa* зубы на нёбных костях есть, но некоторых очень слабые, почти незаметные. За жаберной крыш-

кой сверху обычно тёмное пятно, у некоторых сзади него на боках тела по ряду тёмных пятен. Икринки на течении, в реке, держатся во взвешенном состоянии, а в спокойной воде лежат на дне, с большим или относительно малым (у пузанков) околожелтковым пространством. Максимальный размер 160–400 мм SL.

Остальные признаки как у подсемейства Alosinae в определительной таблице, приведённой выше.

Виды, относимые к роду *Alosa* (Световидов, 1964; Svetovidov, 1964, 1973b; Whitehead, 1985; Hoestland, 1991; Богущая, Насека, 2004; Kottelat, Freyhof, 2007), разделяли ранее на три рода, *Pomolobus* (североамериканские виды *A. aestivalis*, *A. pseudoharengus*, *A. mediocris* и *A. chrysochloris*), *Alosa* (европейские *A. alosa*, *A. fallax* и *A. sapidissima*, и американский *A. alabamae*) и *Caspialosa* (Regan, 1917; Берг, 1948; Световидов, 1952; Grande, 1985; и др.). Световидов (Svetovidov, 1964) обосновал сохранение в роде *Alosa* двух подродов, *Alosa* и *Pomolobus*, что подтверждается современными молекулярно-генетическими данными (Bentzen et al., 1993; Faria et al., 2006). Однако виды черноморско-каспийского региона продолжают считать отдельной биогеографической и морфологической совокупностью, заслуживающей подродового статуса (Baglinière, 2000; Bobori et al., 2001). Единственное молекулярно-генетическое исследование филогении *Alosa* (Faria et al., 2006) убедительно продемонстрировало парафилию *Alosa* при условии исключения из него *Caspialosa*, но авторы не располагали материалами по видам из Каспийского моря.

Род распространён только в северном полушарии: 16 видов в Атлантическом океане и его морях, включая Каспийское, Чёрное и Азовское, и впадающие в них реки, а также озеро Волви в Греции (Baglinière, 2000). Солоноватоводные или проходные рыбы, последние могут образовывать пресноводные формы.

В Каспийском море пять видов, из которых каспийский пузанок и бражниковская сельдь с несколькими подвидами, статус которых нуждается в уточнении; всего около 20 номинальных таксонов видовой группы. Следует отметить, что после Световидова (1952) каких-либо таксономических исследований каспийских сельдей и пузанков не проводилось, поэтому в настоящее время суждения о видовом статусе (или отсутствии такового) многих номинальных таксонов не могут быть обоснованы. Ниже мы опираемся на соответствующие формальные первоначальные описания этих таксонов и данные Световидова (1952) об их морфологических отличиях. Таксономический статус этих «форм», обычно приводимых как подвиды (например, Световидов, 1952; Казанчеев, 1963, 1975, 1981; Ветчинин, 1984, 1988; Иванов, 2000; Иванов, Комарова, 2008), нуждается в методологическом переосмыслении; подвидами они в строгом смысле этого термина не являются (если подвид определять как совокупность обособленных популяций вида), что подчёркивал ещё Световидов (1952: 221).

Все виды рода *Alosa* зимуют в Южном и, в меньшей степени, в Среднем Каспии. Икрометание весеннее, порционное. Икра полупелагическая.

Определительная таблица видов рода *Alosa*

1. Тело сельдеобразное: низкое и не сжатое с боков; голова относительно низкая, не клиновидная в нижней части (рис. 25а). 2.
- Тело пузанкообразное: высокое и сжатое с боков; голова относительно высокая, клиновидно сжатая в нижней части (рис. 25б)..... 5.
2. Жаберных тычинок не более 47 (рис. 26а); тычинки короче, равны или немного длиннее жаберных лепестков 3.
- Жаберных тычинок не менее 57 (рис. 26б); тычинки обычно заметно длиннее жаберных лепестков 4.
3. Зубы хорошо развиты. Длина половозрелых особей в среднем 20 см и более *A. braschnikowi*.
- Зубы развиты слабо, в виде мелких зубчиков. Длина половозрелых особей 11–14 см *A. curensis*.
4. Жаберных тычинок 59–92, обычно 60–80. Тычинки как толстые, обычно частично обломанные на концах или у основания, так и тонкие, не обломанные (рис. 26б)..... *A. kessleri*.
- Жаберных тычинок не менее 90, обычно 110–130. Тычинки тонкие и длинные, обычно длиннее жаберных лепестков, целые (не обломанные) (рис. 26в)..... *A. volgensis*.
5. Жаберных тычинок на первой дуге не менее 50; тычинки тонкие и длинные, значительно длиннее жаберных лепестков, с необломанными концами, образующими на нижней половине дуги выпуклую линию (рис. 27а). Зубы раз-

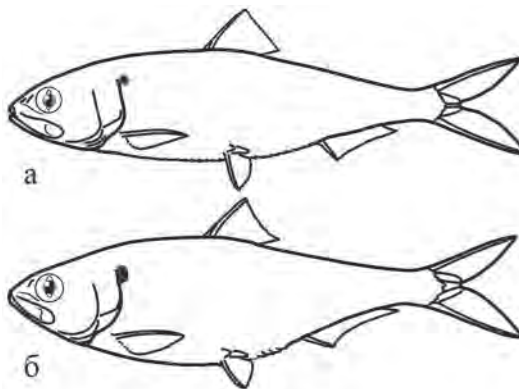


Рис. 25.

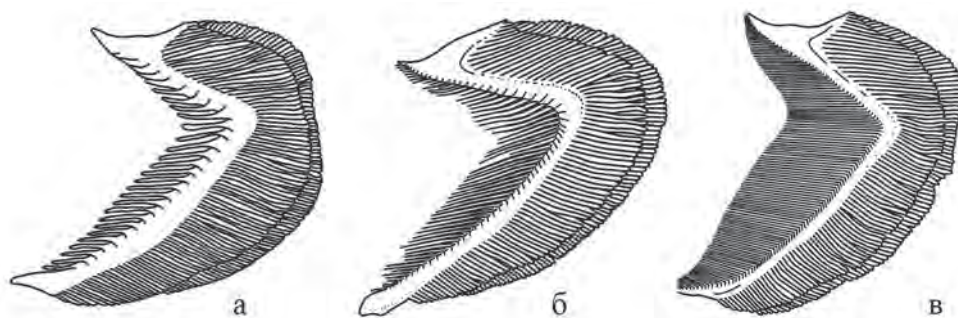


Рис. 26.

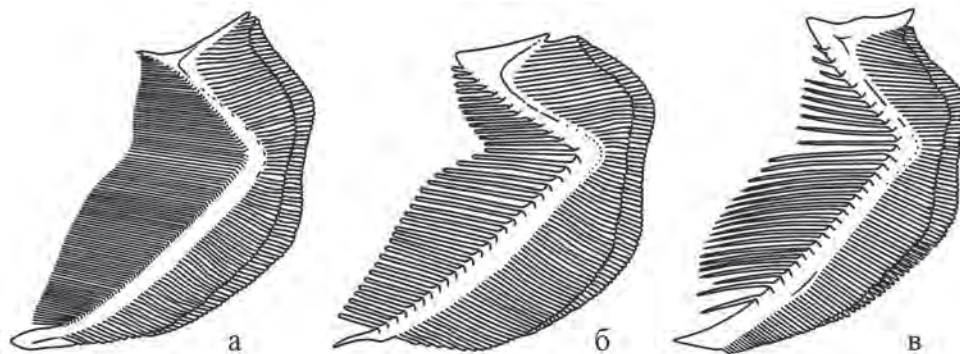


Рис. 27.

виты очень слабо, на нижней челюсти иногда совершенно незаметные на ощупь

..... *A. caspia*.

- Жаберных тычинок на первой дуге не более 45; тычинки толстые и короткие, равны или немного длиннее жаберных лепестков (рис. 27б, в). Зубы хорошо развитые

- 6. Верхний и нижний профили головы прямые. Нижняя челюсть выдаётся вперёд, нижний край нижней челюсти прямой (рис. 28а)

..... *A. saposchnikowii*.

- Верхний и нижний профили головы закруглённые, в особенности перед глазами. Челюсти одинаковой длины, нижний край нижней челюсти полулунной формы (рис. 28б)

..... *A. sphaerocephala*.

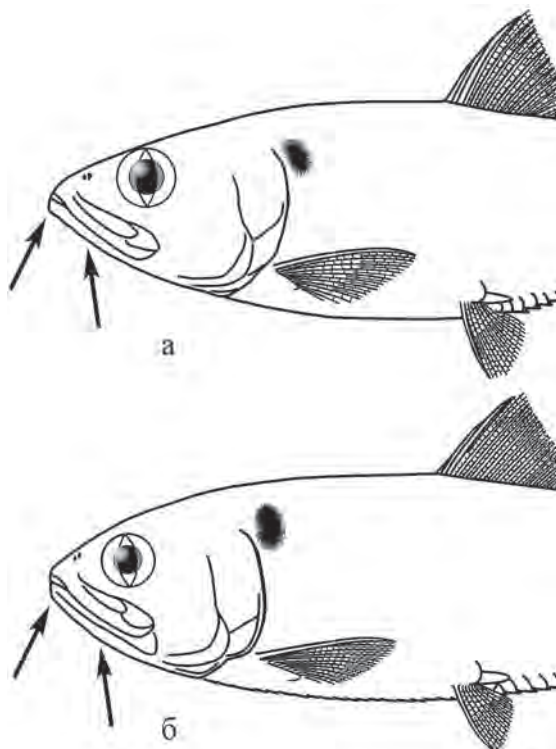


Рис. 28.

Каспийские морские сельди

Alosa braschnikowi (Borodin, 1904) sensu lato — каспийская морская сельдь, бражниковская сельдь, долгинская сельдь

Clupea caspio-pontica var. *braschnikowi* Бородин, 1904в: 180, рис. 2, табл. 1, 3 [Каспийское море у форта Александровск (Форт-Шевченко); лектотип (Световидов, 1952: 258): экземпляр длиной 280 мм из ЗИН №13051].

Номенклатурный комментарий. Написание названия различается в разных местах первоначального описания: *braschnicowii* на с. 180 и *braschnikowi* в подписях к рис. 2 и к табл. 1 и 3. Формально первым ревизирующим, выбравшим правильное первоначальное написание, *braschnikowi*, является, по-видимому, Эшмайр (Eschmeyer, 1998). Берг (1913) «исправил» написание на *brashnikovii*, что закрепилось в литературе (Берг, 1948; Световидов, 1952; Svetovidov, 1973b; Whitehead, 1985; и др.), но является неправильным последующим написанием (см. ст. 33.3 и 33.5 МКЗН); иногда в литературе как *braschnikowii* (Решетников и др., 1997; Решетников, 1998).

Статус номинальных таксонов, включенных в определительную таблицу и список, приведенные ниже, в последние более 60 лет не изучался. Световидов (1952) подчёркивал условный характер придания им статуса подвидов вида *A. braschnikowi*. Смирнов (1952) не обнаружил хиатусов по морфометрическим признакам между подвидами (формами) бражниковских сельдей и сделал вывод, что оснований считать их отдельными таксономическими единицами нет. К этой группе морфологически близок и «забытый» в настоящее время вид *A. curensis*, статус которого также неясен. Современных данных по сельдям из иранских вод также нет (см. Coad, 2012). Солоноватоводные, непроходные сельди.

Определительная таблица видов (форм) группы *Alosa braschnikowi* (каспийские морские сельди) (из Световидова, 1952, с изменениями)

1. Жаберных тычинок не более 31, обычно до 26. Длина грудного плавника, в среднем, 13–14% длины тела. На конце нижней челюсти часто более или менее развитое мозолистое утолщение. Окраска бледная, спереди белёсая 2.
- Жаберных тычинок не менее 20, обычно 25 более. Длина грудного плавника, в среднем, 14–15% длины тела. Нижняя челюсть без мозолистого утолщения на конце. Окраска тёмная, не белёсая 3.
2. Нижняя челюсть у взрослых всегда с мозолистым утолщением на конце. Жаберных тычинок 18–27, первая тычинка далеко отстоит от основания языка, тычинки толстые, тупые, часто искривлённые и разветвлённые на концах. Обычно у юго-восточных берегов южной части Каспийского моря, единично и у западных и вдоль обоих берегов средней части*A. (braschnikowi) grimmi*¹.

¹ Здесь и ниже мы используем способ записи Майра (1968) для названия таксона, для которого неясно, является ли он подвидом (формой) или отдельным видом.

- Мозолистое утолщение на конце нижней челюсти едва развитое или отсутствует. Жаберных тычинок 21–31, первая жаберная тычинка расположена ближе к основанию языка, тычинки толстые, прямые, без вздутий и не разветвлённые на концах. Восточная половина Каспийского моря в районе зал. Красноводского и Кендырли **A. (*braschnikowi*) *nirchi*.**
- 3. Жаберных тычинок 20–37, наичаще 25–33, тычинки прямые и заострённые или изогнутые, разветвлённые и притуплённые или обломанные на концах. Нижняя челюсть обычно выдается вперёд по отношению к верхней челюсти 4.
- Жаберных тычинок 24–49, наичаще 28–40, тычинки обычно прямые, не разветвлённые, и заострённые на концах. Нижняя челюсть одинаковой длины с верхней или слегка выдаётся вперёд 5.
- 4. Грудные плавники очень длинные, их длина всегда более 16% (в среднем около 18%) длины тела. Хвостовой стебель короткий, расстояние от заднего конца основания анального плавника до начала хвостового плавника не более 7% (в среднем около 6%) длины тела. Глаз большой, диаметр глаза не менее 19% (в среднем около 21%) длины головы. У обоих берегов южной части Каспийского моря, единично у западных берегов средней части моря **A. (*braschnikowi*) *autumnalis*.**
- Грудные плавники короткие, их длина не более 18% (в среднем около 15–16%) длины тела. Хвостовой стебель длинный, расстояние от заднего конца основания анального плавника до начала хвостового плавника не менее 6% (в среднем около 7%) длины тела. Глаз небольшой, диаметр глаза не более 21% (в среднем около 18%) длины головы 13.
- 5. Нижняя челюсть обычно сильно выдаётся вперёд, реже равна верхней. Голова большая, длина головы не менее 25% (в среднем около 26%) длины тела. В восточной половине южной части Каспийского моря, единично вдоль восточных берегов средней и у западных южной части моря **A. (*braschnikowi*) *orientalis*.**
- Нижняя челюсть не сильно выдаётся вперёд, часто равна верхней. Голова средних размеров, длина головы не более 26% (в среднем около 25%) длины тела. В западной половине южной части Каспийского моря, единично вдоль западных берегов средней и у восточных берегов южной части моря **A. (*braschnikowi*) *sarensis*.**
- 6. Жаберных тычинок 30–49, наичаще 34–42. Нижняя челюсть равна или немного короче верхней, редко слегка выдаётся вперёд. Тело высокое, высота тела в среднем около 26% его длины. Голова высокая и притуплённая спереди. Позвонков обычно 43–50. Южная часть Каспийского моря, преимущественно в его юго-западном углу, единично и в западной его половине и вдоль восточных берегов в средней части **A. (*braschnikowi*) *kisselevitshi*.**
- Жаберных тычинок 24–48, наичаще 28–42. Нижняя челюсть одинаковой длины с верхней или немного выдаётся вперёд. Голова низкая. Позвонков обычно 50–53. Нерест в северной части Каспийского моря 7.

7. Голова короткая, её длина не более 25% (в среднем около 24%) длины тела. Рыло притуплённое. Грудной плавник короткий, его длина не более 15% (в среднем около 14%) длины тела. Тело высокое, его высота в среднем около 26% длины тела, спина широкая. Западная половина Каспийского моря, зимой у восточных берегов южной части, весной наиболее обычна у западных берегов..... ***A. (braschnikowi) agrachanica***.
- Голова длинная, её длина не менее 23% (в среднем около 25%) длины тела. Рыло заострённое. Грудной плавник длинный, его длина не менее 14% (в среднем около 15%) длины тела. Тело прогонистое, его высота в среднем около 20% длины тела, спина узкая. По всему Каспийскому морю, весной у обоих берегов средней и северной части ***A. (braschnikowi) braschnikowi***.

Упрощённая схема для различения бражниковских сельдей

(из: Whitehead, 1985)

A. (braschnikowi) agrachanica: жаберных тычинок 20–46 (в среднем 33); западный Каспий, юго-восточная часть зимой;

A. (braschnikowi) autumnalis: жаберных тычинок 21–37 (обычно 26–33); южный Каспий;

A. (braschnikowi) braschnikowi: жаберных тычинок 27–47 (в среднем 34); весь Каспий, нерест в северной части;

A. (braschnikowi) curensis: жаберных тычинок 32–38 (в среднем 34); юго-западный Каспий;

A. (braschnikowi) grimmi: жаберных тычинок 18–27 (в среднем 22); восточный берег Южного Каспия;

A. (braschnikowi) kisselevitshi: жаберных тычинок 30–49 (обычно 34–42); Южный Каспий, преимущественно юго-запад;

A. (braschnikowi) nirchi: жаберных тычинок 20–30 (в среднем 25); восточный Каспий;

A. (braschnikowi) orientalis: жаберных тычинок 24–34 (в среднем 28); юго-восточный Каспий;

A. (braschnikowi) sarensis: жаберных тычинок 23–32 (в среднем 27); юго-западный Каспий.

***Alosa (braschnikowi) braschnikowi* (Borodin, 1904) — долгинская сельдь**

Clupea caspio-pontica var. *braschnikowi* Бородин, 1904в: 180, рис. 2, табл. 1, 3 (Каспийское море у форта Александровск) (см. выше).

Caspialosa caspia nigra Киселевич, 1923а: 115 [partim: Мёртвый Култук, см. Световидов (1952: 218)].

Эндемик бассейна Каспийского моря. Наиболее широко распространённая форма этого вида. Весенняя миграция из южной части моря начинается весной, когда долгинская сельдь приближается к берегам и движется в Северный Каспий вдоль западных и восточных берегов Среднего Каспия. Особенности миграции

зависят от конкретной гидрологической обстановки. Нерестилась (данные до 1952 г.) в заливах Сарыташ и Кочак, но главным образом на мелководье к северу от полуострова Бузачи перед входом в залив Мёртвый Култук, также у северо-восточных берегов в районе Буинские острова — Прорва — Жилая коса — остров Камынин и к западу от устья Урала до Забурунья и Джамбая¹. В период понижения уровня моря район островов Кулалы и Долгий и восточные мелководья уже не могли быть использованы для нереста, поэтому косяки долгинской сельди стали направляться севернее: между северной оконечностью острова Кулалы и свалами волжского предустьевое пространства (Казанчеев, 1981). Питается рыбой (в основном, килькой) и ракообразными.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен. Приведённые ниже таксоны спорного статуса группы морских сельдей в списке МСОП также отсутствуют.

***Alosa (braschnikowi) agrachanica* (Mikhailovskaya, 1932) —
аграханская сельдь**

Caspialosa brashnikovi morpha *elata* Берг, 1913: 24, 26 [против устья р. Сулак, Аграханский залив; название непригодно как инфраподвидовое (как «morpha», см. ст. 45.6.2 МКЗН); синтипы (?): ЗИН № 17334, 17336].

Caspialosa brashnikovi agrachanica Михайловская, в Мейснер, 1932: 52 (Каспийское море у островов Тюлений и Чечень; синтипы неизвестны).

Caspialosa brashnikovi agrachanica — Михайловская, 1941: 559.

Номенклатурный комментарий. 1. Световидов (1952: 263) указал, что Мейснер (1932) в своей публикации использовал неопубликованные данные А.А. Михайловской и поэтому за этим таксоном «следует оставить имя Михайловской». Однако название пригодно из публикации 1932 г. (Мейснер, 1932), а не из последующей публикации Михайловской (1941); об авторстве в подобных случаях см. ст. 50.1.1. МКЗН (если «...лицо, иное чем автор работы, ответственно как за название или номенклатурный акт, так и за удовлетворение критериев пригодности, иных чем опубликование, то это лицо и считается автором названия»). 2. Световидов (1952: 263) выбрал «типом» этого таксона экземпляр ЗИН № 7334 (Сулак, 18 мая 1912); однако нет никаких свидетельств того, что этот экземпляр являлся синтипом — обозначение лектотипа таким образом невалидно (ст. 74.2 МКЗН); это действие не является и валидным обозначением неотипа (ст. 75.7), поскольку не соблюдены условия ст. 75.3 МКЗН.

Эндемик бассейна Каспийского моря. Солоноватоводная, непроходная сельдь. По данным до 1952 г., встречалась почти по всему морю, кроме восточной половины средней и северной частей и опреснённого пространства перед дельтой

¹ Если нет ссылок, здесь и везде далее для видов (подвидов) подсемейства Alosinae информация заимствована из работ авторов, различавших эти формы (Суворов, 1908; Берг, 1913; Киселевич, 1923а, 1937; Булгаков, 1926, 1927; Мейснер, 1932; Световидов, 1937, 1952; Михайловская, 1941; Тарасевич, 1946а; Танасийчук, 1951).

Волги. Наиболее обычна и многочисленна в зимнее время у восточных берегов южной части моря и весной на местах нереста и на пути к ним у западных берегов северной и средней частей. Места икрометания с восточной и западной стороны острова Тюленьего, на Вестовом осередке — свале Дарги и в прилегающих к этим местам районах. Хищник, питается преимущественно килькой.

***Alosa (braschnikowi) autumnalis* (Berg, 1915) — большеглазая сельдь**

Caspialosa brashnikovi autumnalis Берг, 1915: 5, табл. 1: фиг. 2, табл. 2: фиг. 3 (Каспийское море у о. Челекен, Красноводска, Ленкорани, Кызылагачский залив, против устья Самура, у острова Тюлений).

Номенклатурный комментарий. 1. Световидов (1952: 270) указал, что син-типы не сохранились, но, тем не менее, выделил «тип» (ЗИН № 31749, длиной 26,9 см, восточное побережье южной части Каспийского моря у Гасан-Кули, 8 апреля 1948 г.). Этот акт не является валидным обозначением неотипа (ст. 75.7 МКЗН), поскольку не соблюдены условия статей 75.3.1, 75.3.4 и 75.3.5 МКЗН.

Эндемик бассейна Каспийского моря. По данным до 1952 г.: южная часть Каспийского моря, как у западных, так и у восточных берегов (на север до южной оконечности острова Огурчинского, единично до Кена-уса между мысом Куули и заливом Кара-Богаз-Гол); вдоль западных берегов единично заходит до устьев Самура и острова Тюленьего. Икрометание у восточных (взморье у Гасан-Кули–Чикишляр) и западных (мыс Бяндован–селение Норд-Остов Култук) берегов южной части моря. Питается рыбой (в основном, бычками) и ракообразными.

***Alosa curensis* (Suvorov, 1907) — куринская сельдь, полосчатая сельдь**

Clupea (Alosa) curensis Суворов, 1907: 162, рис. 4 [Каспийское море против устья Куры и близ Кызылагачского залива; лектотип (Световидов, 1952: 279): ЗИН № 13984, длина 17,6 см].

Световидов (1952) сохраняет этот таксон в статусе вида, указывая на слабую изученность. Приводимые им и в более ранней работе (Тарасевич, 1946а) признаки позволяют отличить этот вид от других бражниковских сельдей: самый мелкий размер среди всех малотычинковых сельдей, сравнительно крупная голова и высокое тело (что приближает этот вид к пузанкам) и общая бледная окраска тела (бока и брюхо белые) при тёмной полосе на спине и полосочках над глазом, около глаза и по нижней челюсти. Эндемик бассейна Каспийского моря. По данным до 1952 г.: западное побережье Южного Каспия в районе устья Куры, Куринской косы, Кызылагачского залива, острова Сара, у Ленкорани и Карадага.

***Alosa (braschnikowi) grimmi* (Borodin, 1904) — белоголовая сельдь, астрабадская сельдь, сельдь-гонiec, желтоспинка**

Clupea caspio-pontica var. *grimmi* Бородин, 1904в: 180 [Каспийское море у Ашур-Аде; 6 синтипов сохранились; лектотип (Световидов, 1952: 277, рис. 48 — жаберная дуга): из № 13045, длина 34 см].

Clupeonella leucosephala Берг, 1913: 27, табл. 14 (фиг. 1, 1а, 2) [Сумгаит, Гюргенчай; синтипы: ЗИН №№ 13045(6), 13715(2), 32501(1)].

Эндемик бассейна Каспийского моря. По данным до 1952 г.: южная часть Каспийского моря, преимущественно у его юго-восточных берегов, на север до залива Кара-Богаз-Гол и полуострова Мангышлак на востоке и Апшеронского полуострова и Белиджи на западе. Икрометание у восточных берегов — на банке Михайлова (на восток от северной оконечности острова Огурчинского), у пролива Кара-дашлы и южнее, в Горганском (Астрабадском) заливе. Питается, главным образом, кильками *Clupeonella engrauliformis* и *C. caspia*, а также атериной, бычками, ракообразными и моллюсками (Ветчанин, 1984, 1988). В Азербайджане продолжают отличать белоголовую сельдь, учитывая её отдельно от долгинской и саринской сельдей (Аскеров и др., 2001; Кулиев, Зарбалиева, 2001).

***Alosa (braschnikowi) kisselevitshi* (Bulgakov, 1926) — гасанкулинская сельдь, сельдь Киселевича**

Caspialosa kisselevitshi Булгаков, 1926: 35, 37, табл. 1–6 [Каспийское море у Гасан-Кули; первоначальное описание сделано по 62 экз., выловленным на глубине 4 сажени у промыслов против Гасан-Кули 3–4 версты от берега; нахождение типовой серии неизвестно — автор указал, что голотип («штандартный экземпляр») хранился в кабинете зоологии позвоночных животных Среднеазиатского государственного университета в Ташкенте (ныне Национального университета республики Узбекистан), а часть особей — в Астраханской ихтиологической лаборатории].

Номенклатурный комментарий. Название в первоначальной публикации дано как *kisselevitshi* везде в тексте и в таблицах, но *kisselevitschi* в подписи к рисунку; у Морозова (1928: 73) и Михайловской (1941: 561) *kisselevitschi*. В последующей литературе встречается необоснованное изменение названия на *kisselewitschi*.

Эндемик бассейна Каспийского моря. По данным до 1952 г.: места нереста и зимовки располагались в юго-восточном углу моря против Гасан-Кули — Чикишляра и несколько севернее (до Белого Бугра). Вдоль восточных берегов на север заходила до Бекташа и залива Кара-Богаз-Гол, в западной половине моря отмечена у Астары и острова Сара и несколько севернее. Нерест от Гасан-Кули до Чикишляра. Питается рыбой и ракообразными.

***Alosa (braschnikowi) nirchi* (Morozov, 1928) — красноводская сельдь**

Caspialosa nirchi Морозов, 1928: 73 (Красноводский залив; синтипы неизвестны).

Caspialosa brashnikovi kenderlensis Бадамшин, 1938: 37 (залив Кендырли; синтипы неизвестны, описание составлено на большом числе экземпляров: основные признаки приведены для более чем 80).

Номенклатурный комментарий. Световидов (1952: 275) указал, что синтипы *Caspialosa nirchi* не сохранились, но, тем не менее, выделил «тип» (ЗИН № 31780, длиной 38,6 см, восточное побережье южной части Каспийского моря против Северной Челекенской косы, 29 апреля 1938 г.). Это действие сходно с выделением

неотипа, но таковым не является (ст. 75.7 МКЗН), поскольку не соблюдены условия (ст. 75.3.1, 75.3.4 и 75.3.5 МКЗН) валидного обозначения неотипа.

Эндемик бассейна Каспийского моря. По данным до 1952 г., обитала у юго-восточных берегов преимущественно в заливах Красноводском и Кендырли; зимой мигрировала на юг до банки Ульского.

***Alosa (braschnikowi) orientalis* (Mikhailovskaya, 1941) — восточная сельдь, обжорка**

Caspialosa brashnikovi orientalis Михайловская, 1941: 560 (восточное побережье южной части Каспийского моря от Астрабадского залива на север до залива Кендырли; не известно, сохранились ли синтипы, описание сделано по «1291–1905 экз. длиной 16–38 см»).

Номенклатурный комментарий. Световидов (1952: 269), указав, что синтипы не сохранились, тем не менее, выделил «тип» (ЗИН № 32187, длиной 32,2 см, восточный берег южной части Каспийского моря против Кара-Дашлы, 26 апреля 1939 г.) из той же локальности, из которой происходила часть синтипов Михайловской. Это действие сходно с выделением неотипа, но таковым не является (ст. 75.7 МКЗН), поскольку не соблюдены условия (ст. 75.3.1, 75.3.4 и 75.3.5 МКЗН) валидного обозначения неотипа.

Эндемик бассейна Каспийского моря. По данным до 1952 г. была приурочена, в основном, к восточному побережью южной части моря, на север до мыса Куули (к северу от Красноводского залива) и, вероятно, несколько далее. Отмечена в районе Бакинского архипелага. Нерест от Красноводского залива до Горганского (Астрабадского), в том числе в Красноводском заливе у полуострова Дарджа, от острова Челекена до пролива Кара-дашлы, у о. Огуречный, Чикишляра и Гасан-Кули. В связи с характером основной пищи (бычки, креветки) держится больше в придонных слоях воды.

***Alosa (braschnikowi) sarensis* (Mikhailovskaya, 1941) — саринская сельдь, майская сельдь**

Caspialosa brashnikovi sarensis Михайловская, 1941: 560 (западное побережье средней и южной частей Каспийского м.; нерест у мыса Бяндован, Норд-Остова Култука, Зюд-Остова Култука, Куринской косы, о. Жилого; описание сделано по «1908–1912 экз. длиной 16–42 см»).

? *Caspialosa brashnikovi derzhavini* Тарасевич, 19466: 49 (Апшеронский полуостров; синтипы неизвестны).

Номенклатурный комментарий. Световидов (1952: 266) указал, что синтипы *C. brashnikovi sarensis* не сохранились, но, тем не менее, выделил «тип» (ЗИН № 32184, длиной 33,1 см, остров Сара, 25 апреля 1939 г., колл. Световидов) из той же локальности, из которой происходили синтипы Михайловской (1941). Это действие сходно с выделением неотипа, но таковым не является (ст. 75.7 МКЗН), поскольку не соблюдены условия (ст. 75.3.1, 75.3.4 и 75.3.5 МКЗН) валидного обозначения неотипа.

Эндемик бассейна Каспийского моря. По данным до 1952 г. основные места обитания саринской сельди были у западного побережья южной части моря, откуда вдоль западных берегов она проникала на север до южных дагестанских промыслов. В восточной половине южной части моря отмечена к юго-западу от Гасан-Кули. Нерест у ленкоранского побережья, острова Сара, Куринской косы, Зюд- и Норд-Остового Култука, мыса Бяндован, у ряда островов к северу — Бабурьего, Свиного, Дуванного и других, у острова Жилого. Хищник, потребляет, в основном, килек и бычков. В Азербайджане продолжают отличать саринскую сельдь, учитывая её отдельно от долгинской и белоголовой сельдей (Аскеров и др., 2001; Кулиев, Зарбалиева, 2001).

Каспийские пузанки

Alosa caspia (Eichwald, 1838) sensu lato — каспийский пузанок

Морфологические особенности и таксономические отношения форм, первоначально описанных как *Clupea caspia* Eichwald, 1838, *Clupea tanaica* Grimm, 1901, *Alosa nordmanni* Antipa, 1904, *Caspialosa caspia* var. *persica* Iljin, 1927, *Caspialosa knipowitschi* Iljin, 1927, *Caspialosa tanaica palaeostomi* Sadovski, 1934, *Alosa bulgarica* Drensky, 1934, *Caspialosa caspia salina* Svetovidov, 1936 и *Alosa caspia vis-tonica* Economidis et Sinis, 1986, требуют специального изучения. Мы принимаем точку зрения М. Коттла (Kottelat, 1997) о предварительном разделении групп подвидов пузанка по крайней мере на два отдельных вида — *Alosa caspia* (Eichwald, 1838) (Каспийское море) и *Alosa tanaica* (Grimm, 1901) (Чёрное и Азовское моря).

Статус номинальных таксонов, включенных в определительную таблицу и список, приведенные ниже, не изучен. Световидов (1952) подчёркивал условный характер придания им статуса подвидов вида *A. caspia*. В литературе республик СССР и впоследствии подвиды фигурируют под обиходными (народными) названиями в качестве форм или разновидностей.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): вид, вызывающий наименьшие опасения (Least Concern, LC) (Freyhof, Kottelat, 2008b). Приведённые ниже таксоны спорного статуса (подвиды) группы каспийского пузанка в списке МСОП отсутствуют.

Определительная таблица видов (форм) группы *Alosa caspia* (каспийские пузанки)

1. Жаберных тычинок 70–180, обычно 100–160, тычинки длинные, тонкие и густые. Западная половина Каспийского моря.....2.
- Жаберных тычинок 50–120, обычно 80–100, тычинки короткие, грубые и редкие. Восточная половина Каспийского моря.....7.
2. Жаберных тычинок 70–150, обычно 100–140. Позвонков 47–52, обычно 49–51. Голова сравнительно небольшая: длина 25%–28%, в среднем около 26%, длины тела, высота 18–22% длины тела. Тело сравнительно невысокое. Грудные плав-

- ники короткие, 15–18%, длины тела. Преимущественно в западной половине Каспийского моря, зимой в южной части и в восточной половине моря.....
.....*A. (caspia) caspia.*
- Жаберных тычинок 120–180, обычно 130–160. Позвонков 43–49, обычно 47–48. Голова большая: её длина 25–30%, в среднем около 28%, длины тела, высота головы 21–25% длины тела. Тело сравнительно высокое. Грудные плавники длинные, 16–19%. Южная часть Каспийского моря, преимущественно в западной половине, осенью единично вдоль западного берега средней части
.....*A. (caspia) knipowitschi.*
3. Жаберных тычинок 60–120, наичаще 80–100. Позвонков 48–52, наичаще 49–51. Голова сравнительно небольшая, её длина 24–26% длины тела. Высота головы 17–21% длины тела. Тело сравнительно невысокое. Грудные плавники сравнительно короткие, 15–17% длины тела. Восточная половина Каспийского моря, весной и летом в восточной половине северной части моря
.....*A. (caspia) salina.*
- Жаберных тычинок 50–110, наичаще 60–90. Позвонков 45–51, наичаще 47–49. Голова большая, 25–27% длины тела. Высота головы 19–20% длины тела. Тело очень высокое. Грудные плавники длинные, 16–18% длины тела. Южная часть Каспийского моря, преимущественно в восточной половине
.....*A. (caspia) persica.*

***Alosa (caspia) caspia* (Eichwald, 1838) — среднекаспийский пузанок**

Clupea caspia Eichwald, 1838: 134 (Каспийское море; синтипы неизвестны).

Эндемик бассейна Каспийского моря. Наиболее широко распространённая форма каспийских пузанков. Встречается почти по всему морю, за исключением самых северо-восточных районов Северного Каспия. По данным до 1952 г., икрометание происходило почти ко всему мелководью северной части моря от Аграханского залива до урало-эмбенского района, наиболее интенсивно в предустьевом пространстве Волги между течениями Главной и Белинской банок и восточнее в районе Жесткого и Новинского осередков, иногда к юго-западу от предустьевого пространства в районе Лагани. В небольшом количестве нерестился в дельте Волги (Казанова, Халдинова, 1940). В годы с низкими паводками поднимался и выше дельты, доходя до Волгограда и даже Ярославля, входил в Каму (ЗИН № 32875). Единичные особи встречались в низовьях Эмбы и в Урале. В настоящее время основными местами нереста в Северном Каспии являются районы Сетного и Очиркина осередков и острова Малый Жемчужный в западном предустьевом пространстве и район острова Укатный — в восточном. Питается исключительно зоопланктоном (Шубина, 2001).

***Alosa (caspia) aestuarina* (Berg, 1932) — ильменный, или северокаспийский, пузанок**

Caspialosa caspia aestuarina Берг, 1932: 88, фиг. 94 (подстепные ильмени, дельта р. Волга; синтипы неизвестны).

Световидов (1952) считал эту форму почти неотличимой от *A. (caspia) caspia*, однако указывал некоторые особенности, в частности отсутствие пятен (у взрослых экземпляров типичной *A. caspia* появляется пятно за жаберной крышкой и, иногда, 3–7 пятен на боку тела). По данным Казановой и Халдиновой (1940), у ильменного пузанка меньшая величина оплодотворённых икринок и иной характер их оболочек: оболочка плотная (против очень тонкой у типичного пузанка), мутная, инкрустированная частицами ила (против прозрачной и неинкрустированной). Основные места нереста ильменного пузанка были сосредоточены в западных подстепных ильменях. Икра и личинки именно ильменного были наиболее многочисленны в дельте Волги и отсутствовали в предустьевом пространстве, в отличие от типичного каспийского (среднекаспийского) пузанка (Казанова, Халдинова, 1940). Шубина (2001) указывает среднекаспийского и северокаспийского пузанков как «две разновидности, отличающиеся с достаточной степенью достоверности».

***Alosa (caspia) knipowitschi* (Pljin, 1927) — пехлевийский, или энзелийский, пузанок**

Caspialosa knipowitschi Ильин, 1927г: 69, фиг. [Каспийское море: от Энзели (Пехлевийский залив); сборы Каспийской экспедиции, датированные апрелем, июнем, июлем и августом 1915 г., все экземпляры из Энзелийского (Пехлевийского) залива, по-видимому, являются синтипами (ЗИН №№ 25602, 31891–97); на рис. 99 Берг (1948) изобразил как «тип» экземпляр «длиной 250 мм», собранный «28 IV 1915», что не соответствует датам, указанным в каталоге, но может являться переводом в новый стиль даты 15.04.1915 (№ 31892) — указание «тип», по всей видимости, как обычно у Берга, означает типичное строение или типичную форму (в сравнении с приведённой ниже *natio saraica*); этот экземпляр (стандартной длиной 212 мм из № 31892) обозначен лектотипом Световидовым (1952: 238).

Caspialosa caspia knipowitschi natio saraica Берг, 1948: 144 (у острова Сара) (новое замещающее название для *Caspialosa caspia knipowitschi natio sarensis* Meisner, 1936; название непригодно как инфраподвидовое, ст. 45.5 МКЗН).

Эндемик бассейна Каспийского моря. Полупроходная форма. Размножается в пресной и слегка солоноватой воде. По данным до 1952 г., распространение очень узкое, в пределах южной части Каспийского моря, преимущественно в западной его половине, в районе Энзелийского залива, Астары и Бакинского архипелага и у северных берегов Апшеронского полуострова, откуда вдоль западных берегов моря заходит до Худата. На восток вдоль южных берегов осенью и зимой в небольшом количестве заходит до Астрабадского (Горганского) залива. К северу от Астары выделяли *natio saraica*. Икрометание типичной формы подвида в Пехлевийском заливе и, возможно, в устье реки Чемхалы (к востоку от Сефидруда), а *natio saraica* нерестовала у острова Сара и частично, возможно, в устье реки Кумбашилки.

***Alosa (caspia) persica* (Pjlin, 1927) — астрабадский пузанок**

Caspialosa caspia var. *persica* Ильин, 1927г: 72 (Каспийское море: Астрабадский залив у Ашур-Аде).

Номенклатурный комментарий. Световидов (1952: 241) указал, что син-типы не сохранились, но, тем не менее, выделил «тип» (ЗИН № 16413, длиной 147,5 мм, к северу от Ашура (Ашур-Аде), 25 апреля 1904 г., колл. Каспийской экспедиции) из той же локальности, из которой происходили синтипы Ильина. Это действие сходно с выделением неотипа, но таковым не является (ст. 75.7 МКЗН), поскольку не соблюдены условия (ст. 75.3.1, 75.3.4 и 75.3.5 МКЗН) валидного обозначения неотипа.

Эндемик бассейна Каспийского моря. По данным до 1952 г. распространение очень узкое, встречался только в южной части Каспийского моря, преимущественно в восточной его половине в районе Горганского (Астрабадского) залива. Весной, летом и осенью вдоль восточных берегов заходил на север до Красноводского залива. Вдоль южных берегов на запад доходил, возможно, до Энзелийского залива. Икрометание в Горганском заливе.

***Alosa (caspia) salina* (Svetovidov, 1936) — северо-восточный каспийский пузанок**

Caspialosa caspia salina Световидов, 1936: 51 [северо-восточная часть Каспийского моря у Прорвы, острова Дурнева, в заливах Мёртвый Култук и Кайдак; первоначальное описание сделано по около 100 экз., собранным в мае–июне 1935 г. в заливе Мёртвый Култук и на мелководье перед входом в этот залив; лектотип (Световидов, 1952: 249): ЗИН № 25823, длина 208 мм, Мёртвый Култук в 10 км к западу от мыса Кызыл-Каир, 8 июня 1935 г.].

Caspialosa caspia kaidakensis Казанчеев, 1936: 26 (залив Кайдак; нахождение синтипов (107 экз.) неизвестно).

Номенклатурный комментарий. Берг (1948: 142) считал именно первое название старшим синонимом, указывая, что оно было опубликовано в апреле 1936 г. — раньше названия Казанчеева, опубликованного «летом 1936 г.».

Эндемик бассейна Каспийского моря. Встречался в восточной половине Каспийского моря. По данным до 1952 г., был наиболее многочислен весной на местах нереста, которые до обмеления были расположены в восточной половине северной части моря — на мелководье перед входом в залив Мёртвый Култук между островом Дурнева и мысом Кызыл-Каир к северу от полуострова Бузачи, в самом заливе Мёртвый Култук у мыса Кызыл-Каир и, по-видимому, в районе от Прорвы до Жилой Косы.

***Alosa saposchnikowii* (Grimm, 1885) — большеглазый пузанок**

Clupea saposchnikowii Гримм, 1885: 2 (дельта р. Волга; синтипы неизвестны); в литературе часто используют неправильное последующее написание *saposchnikovi* (Берг, 1913, 1948; Berg, 1932; Whitehead, 1985; и др.).

Caspialosa caspia nigra Киселевич, 1923: 115 [partim: ЗИН № 15938 (Северный Каспий, против Джамбая), см. Световидов (1952: 218)].

Номенклатурный комментарий. 1. Первоначальному описанию этого вида с обоснованием даты посвящена отдельная публикация (Bogutskaya, Kerzhner, 2007). Раньше первоначальное описание относили к другой публикации (Гримм, 1887). 2. По рукописной пометке Берга на карточке каталога ЗИН РАН Световидов (1952: 223) выделил «тип» из числа «экземпляров Гримма» (ЗИН № 15921, длина 173 мм, Оранжевый промысел, май 1885). Поскольку система записи в каталоге ЗИН РАН (в то время Музей Императорской академии наук) не позволяет различить дату сбора и дату поступления в коллекцию, этот экземпляр может не быть синтипом, поскольку первоначальное описание было сделано 5 мая 1885 (т.е. на основании сборов, очевидно сделанных ранее этой даты).

Эндемик бассейна Каспийского моря. Встречается по всему морю, вблизи как западных, так и восточных берегов, никогда не заходит в реки, хотя и предпочитает сильно опреснённую воду. В холодные зимы держится в южной части моря над глубинами от 400 до 600 м; в умеренные зимы образует скопления в Среднем Каспии над глубинами 200–250 м. Весной мигрирует на север вдоль западных и восточных берегов. Основные миграционные пути расположены вдоль свалов волжского прустьевого пространства, у полуострова Мангышлак и острова Кулалы, откуда косяки передвигаются на восток и северо-восток к полуострову Бузачи и в приуральские воды. По данным до 1952 г., икрометание проходило в двух изолированных местах в северной части моря по обе стороны от дельты Волги. Сходное распространение производителей во время нереста наблюдается и в настоящее время (Андрианова, Барабанов, 2012). Единично заходил в нижнюю часть дельты (Казанчеев, 1981; Андрианова, 2001).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен. Являлся второстепенным в промысловом отношении видом; в период трансгрессии моря в Северном Каспии, где расположены основные нерестилища сельдей, произошло значительное расширение распреснённой зоны с благоприятными для нереста большеглазого пузанка условиями, в результате чего его численность возросла (Малкин, Андрианова, 2008; Андрианова, Барабанов, 2012).

***Alosa sphaerocephala* (Berg, 1913) — аграханский, круглоголовый пузанок**

Clupeonella sphaerocephala Берг, 1913: 13, табл. рис. 12 (рис. 1) [синтипы из Аграханского залива, мыса Турали и о. Тюленьего; лектотип (Световидов, 1952: 227): ЗИН № 15928, длиной 190 мм, близ о. Тюленьего, 25–26 мая 1912)].

Эндемик бассейна Каспийского моря. Повсеместно в Северном Каспии, весной наиболее обычен у восточных берегов, а летом вдоль северных. Единично встречался у западных берегов Среднего Каспия, в заливах Кендырли и Мёртвый Култук. В большом количестве встречался в Аграханском заливе, но после опреснения туда не заходит. По данным до 1952 г., нерест происходил в восточной по-

ловине Северного Каспия от Трехбратинской косы до полуострова Бузачи и от пролива Прорва до Бурунчука и южнее, до залива Сарыташ.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

Каспийские проходные сельди

Alosa kessleri (Grimm, 1887) — черноспинка

Clupea kessleri Гримм, 1887: 85, табл. [Каспийское море; реки Волга и Урал; Берг (1913: 32) считал, что экземпляр, полученный от Гримма (ЗИН № 15925, 455 мм, Оранжевый промысел, 1885) является синтипом и обозначил его «типом» (лектотипом)].

? *Caspialosa volgensis bergi* Танасийчук, 1938: 33 [затоны по Волге; местонахождение всех синтипов неизвестно, но Берг (1948: 134) полагал, что «типом» является экземпляр ЗИН № 29212 из Волги у с. Никольского, 18.06.1938, колл. Н. Танасийчук]; дискуссию о таксономическом положении этого таксона см. Световидов (1952: 301)].

Этот вид обычно рассматривался как подвид того же вида, что и *Alosa volgensis* — *Alosa pontica kessleri* и *A. pontica volgensis* (Hoestland, 1991) или *Alosa* (или *Caspialosa*) *kessleri kessleri* и *Alosa* (или *Caspialosa*) *kessleri volgensis* (Берг, 1948; Световидов, 1952; Whitehead, 1985; Решетников, 1998; и др.). Однако имеющиеся морфологические и биологические отличия, а также факт симпатрии не позволяют рассматривать их иначе, чем в статусе отдельных видов (Kottelat, 1997; Богущкая, Насека, 2004; Kottelat, Freyhof, 2007; Naseka, Bogutskaya, 2009).

Эндемик бассейна Каспийского моря. Проходная рыба. В море встречается повсеместно, но держится преимущественно у западных берегов; в водах восточного побережья встречается редко. Зимует в южной части у иранских берегов. Для икрометания идёт в Волгу и в очень небольшом количестве в Урал. До зарегулирования, в Волгу поднималась очень высоко (до Нижнего Новгорода), заходила в Каму с Вяткой и Оку. Нерестилища были, в основном, от Волгограда до устья Камы и по Каме до Чистополя. После постройки плотины Волгоградской ГЭС нерестилища располагаются между сёлами Чёрный Яр и Светлый Яр (280–450 км выше Астрахани) (Французов, 1941; Беляева и др., 1989). Хищник.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008c).

Alosa volgensis (Berg, 1913) — волжская многотычинковая сельдь, волжская сельдь

Clupeonella caspia volgensis Берг, 1913: 34, табл. рис. 5 (рис. 1, 2, 3), табл. (западное побережье средней части Каспийского моря близ устья Сулака, Гюргенчай, на широте Буйнака, Мамед-кала, также указания на публикации Яковлева, Арнольди, Гримма, Суворова, Бородина).

Номенклатурный комментарий. 1. Берг (1913: 34) ссылается на письмо Мейснера, который предложил название *Clupea caspia* var. *volgensis*. Однако очевидно, что автором описания является Берг, который основывает его на сведениях из большого числа публикаций других авторов (Яковлева, Арнольди, Гримма, Суворова, Бородина). Об авторстве см. ст. 50.1. МКЗН. 2. Экземпляры, непосред-

ственно изученные Бергом, не сохранились (Световидов, 1952: 292), но к синтипам относятся также экземпляры, на которых основаны описания из публикаций, на которые сделаны указания (ст. 12.1 МКЗН). Из этих экземпляров обозначен лектотип: (Световидов, 1952: 292): ЗИН № 15926, Подовская тоня у Чёрного Яра, устье Волги, 1885, Гримм — этот экземпляр, среди прочих, отнесён Гриммом (1887) к «продолговатой разности» вида *Clupea caspia* (non Eichwald), на которую ссылается Берг.

Этот вид обычно рассматривался как подвид того же вида, что и *Alosa kessleri* — *Alosa pontica volgensis* и *A. pontica kessleri* (Hoestland, 1991) или *Alosa* (или *Caspialosa*) *kessleri volgensis* и *Alosa* (или *Caspialosa*) *kessleri kessleri* (Берг, 1948; Световидов, 1952; Whitehead, 1985; Решетников, 1998; и др.). О видовом статусе см. *Alosa kessleri*.

Эндемик бассейна Каспийского моря. Проходной вид. Зимует в Южном Каспии. Во время миграций в море встречается повсеместно от южных до северных берегов как на западе, так и на востоке. На нерест идёт в Волгу, значительно меньше — в Урал, единично — в низовья Терека (пойменные озёра). В Волге поднималась до Саратова и Самары, небольшое количество доходило до Нижнего Новгорода. По данным Н.И. Французова за 1937 г. основные места нереста волжской сельди находились между Сталинградом и истоком Ахтубы, с центром в районе с. Никольского (Казанова, Холдинова, 1940; Французов, 1941). После постройки плотины Волгоградской ГЭС некоторое количество перебрасывалось рыбободьёмником в Волгоградское водохранилище. В Урале доходила до села Котельниково. В иранских водах не зарегистрирована (Coad, 2012). Питается, главным образом, ракообразными, а также мелкой рыбой.

Природоохранный статус. Красная книга РФ (Данилов-Данильян, 2001): категория 2 — сокращающийся в численности подвид каспийской проходной сельди. МСОП (IUCN, 2001): Endangered B2ab(iii,v) (Freyhof, Kottelat, 2008d). По мнению Иванова (2001б), волжская сельдь находится на грани исчезновения. Мнение Водовской (2001) более резкое — она полагает, что волжская сельдь уже исчезла.

Экономическое значение алозин и роль в экосистеме. Сельди — одни из самых многочисленных рыб Каспия, до 1960-х гг. они составляли основу «громадного промысла» (Книпович, 1921: 56) в этом водоёме. Именно сельдяной промысел определял направление начального этапа развития каспийского морского рыболовства с середины XIX века. С развитием морского лова значение речного начала постепенно снижаться. К концу 1890-х гг. морской промысел сельди стал основным, обеспечивая в отдельные годы до 90% всего улова сельдей. До 1890 г. каспийская добыча сельди определялась исключительно уловами в северной части моря. С 1891 г. промысел вёлся в водах Дагестана, а через 5 лет — южнее вдоль западного и восточного берегов. Важным моментом явились формирование неводного промысла сельди у западного побережья Среднего Каспия и активное использование дрифтерного лова в открытом море со специальных механизиро-

ванных судов. В 1896 г. на побережье работало 11 промыслов, в 1900 г. 45, а в 1903 г. их насчитывалось уже более 150. Быстро развившийся кавказский промысел сельди составил конкуренцию астраханскому. Разгоревшаяся на этой почве борьба, в которой астраханские промышленники, требуя закрытия кавказского промысла и прикрывая личную заинтересованность заботами об охране запасов, обвиняли его в массовом вылове мелкой, незрелой сельди, потребовала вмешательства со стороны государства. Для разрешения конфликта на Каспий дважды (в 1904 и 1912–1913 гг.) были снаряжены специальные сельдяные экспедиции под руководством Н.М. Книповича (см. главу 3). Было выявлено, что промысел у западного берега эксплуатирует отнюдь не молодь, а главным образом ходовую, зрелую сельдь и пузанка. Для этого района были введены особые правила рыболовства. К началу Первой Мировой войны сельдяной промысел охватил почти всё побережье Каспийского моря. Максимальные уловы превышали 300 тыс. т, составляя в среднем около 110 тыс. т.

Основу сельдяного промысла в 1940–1960 гг. составляли два вида сельдей — волжская многотычинковая и каспийский пузанок (от 70 до 90% всего улова сельдей), и до 30% уловов мог составлять большеглазый пузанок. Помимо сельдей, в орудия лова попадало большое количество молоди ценных промысловых рыб, что негативно отразилось на их запасах. В 1965 г. морской промысел сельдей был прекращен, исследовательский лов (закидными неводами и ставными сетями) осуществляется лишь на семи контрольных тонях на западном побережье Среднего Каспия у дагестанского берега. Значительный урон запасам сельдей нанёс килечный лов ставными неводами, который интенсивно осуществлялся в течение 30 лет (1929–1960) и сопровождался массовым выловом молоди промысловых рыб, преимущественно сельдей. Нередко довольно большие уловы килечных ставных неводов состояли почти полностью из молоди сельдей (Мейснер, 1932). Впоследствии для ловли килек употребляли насосы и конусные сети, а также использовали электросветовой лов, при котором тоже наблюдался прилов молоди сельдей, но в меньшем количестве, чем в ставных килечных неводах. Уменьшение численности сельдей, а затем фактическое прекращение их промысла в определённой мере повлияло и на организацию исследований. Даже в последнее время оценки состояния их запасов основываются, прежде всего, на сравнении с информацией, полученной в годы интенсивного промысла. После десятилетней депрессии с 1968 г. наблюдалось увеличение численности каспийских сельдей. В 2–3 раза возросли исследовательские уловы на 100 сетей в Северном Каспии. Улов сельдей на один замет морского закидного невода в Азербайджане в 1969–1978 гг. увеличился по сравнению с периодом 1966–1968 гг. в 2,5 раза и приблизился к показателю 1940–1950-х гг. В популяции сельдей отмечается увеличение количества рыб старших возрастных групп. Площадь нерестового ареала долгинской сельди достигла границ 1937 г. (Кушнаренко, 2003). К сожалению, авторы, работающие в области промысловой ихтиологии, часто не приводят латинских названий рыб и не проводят идентификации каспийских пу-

занков и морских сельдей до подвидов, поименованных, например, у Световидова (1952).

Иванов (2000) отмечает, что промысловое значение в конце XX века имели только сельдь-черноспинка, долгинская сельдь и каспийский пузанок. По данным Панина с соавторами (2005), из всего разнообразия только долгинская сельдь и некоторые формы пузанков сохранили промысловое значение, и их численность даже увеличилась. По данным Адриановой и Баранова (2012), популяция большеглазого пузанка находится в благополучном состоянии и её биомасса сохраняется на относительно стабильном уровне. Эти авторы считают, что каспийские сельди, массовый промысел которых не ведётся уже почти 50 лет, составляют стратегический резерв биопродукции Каспийского моря.

Что касается проходных сельдей, то раньше основу уловов в море всегда составляла волжская сельдь, доля черноспинки не превышала 2–3%. В настоящее время относительное количество черноспинки в общем улове каспийских сельдей в море не изменилось, но произошло снижение её абсолютной численности и улова. Вылов черноспинки в 2003 г. составил 4,66 тонны (Седов и др., 2004). Численность же волжской сельди упала катастрофически (Иванов, 2001б; Водовская, 2001; Панин и др., 2005). Причина исчезновения волжской многотычинковой сельди пока не выяснена. В начале 1930-х гг. она являлась основой сельдёвого промысла на Каспии с уловами до 7 тыс. т. в год. Начиная с 1964 г., т.е. через 5 лет после перекрытия Волги у Волгограда, количество нерестящейся волжской сельди сократилось до 0,2%, а к середине 1970-х гг. уловы упали до 10 тонн в год и продолжали сокращаться до полного их прекращения. Возможно, основными факторами стали зарегулирование Волги плотинами и усиленный промысел на протяжении многих лет. Однако эти же факторы действуют и в отношении черноспинки, но её состояние не является столь катастрофическим. Считают, что из всех промысловых рыб Каспийского моря волжская сельдь наиболее резко отреагировала на изменение условий обитания (Водовская, 2001).

Подсемейство *Clupeinae* — клюпеины

См. определительную таблицу подсемейств сельдёвых выше.

Преимущественно морские, также солоноватоводные, обычно нерестящиеся в море (Whitehead, 1985). Шестнадцать родов, не менее 70–75 видов.

Clupeonella Kessler, 1877 — кильки, тюльки

Clupeonella Кесслер, 1877: 187 (ж. род; типовой вид: *Clupeonella grimmi* Kessler, 1877 по монотипии).

Отсутствие *bulla pteroticum* (костного свода на дне *fossa praeepiotica*) отличают *Clupeonella* от всех родов подсемейства *Clupeinae* за исключением *Sprattus* Girgensohn, 1846 (Whitehead, 1985) (представители последнего в Каспийском море отсутствуют). Жировые веки зачаточные или почти отсутствуют. Радиальных бороздок на крышечной кости нет. Рот небольшой: сочленение нижней че-

люсти с черепом позади вертикали переднего края глаза, не достигая вертикали середины глаза; задний конец верхнечелюстной кости только немного позади вертикали переднего края глаза. Нижняя челюсть выдаётся вперёд. Зубов на челюстных и нёбных костях и на сошнике нет. Пятен на теле нет. Икринки пелагические, с очень большой жировой каплей и большим околожелтковым пространством. Небольшие рыбы длиной менее 200 мм SL.

Остальные признаки как у подсемейства Clupeinae в определительной таблице, приведённой выше. От трёх до пяти видов в черноморско-каспийском бассейне. В Каспийском море три вида.

Определительная таблица видов рода *Clupeonella*

1. Задний конец грудного плавника закруглённый (рис. 29а). Голова длинная и узкая. Ширина межглазничного промежутка не более 16% длины тела. Жаберных тычинок обычно менее 50 *C. grimmeri*.
- Задний конец грудного плавника заострённый (рис. 29б, в). Голова короткая и широкая, ширина межглазничного промежутка не менее 16% длины тела. Жаберных тычинок обычно более 50 2.
2. Тело сильно сжатое с боков, высокое (высота тела более 20% длины тела). Брюхо заострённое, брюшные шипы хорошо развиты (рис. 29б). Жаберных тычинок 50–63 *C. caspia*.
- Тело вальковатое, низкое (высота тела менее 20% длины тела). Брюхо закруглённое, брюшные шипы слабо развиты (рис. 29в). Жаберных тычинок 55–68 *C. engrauliformis*.

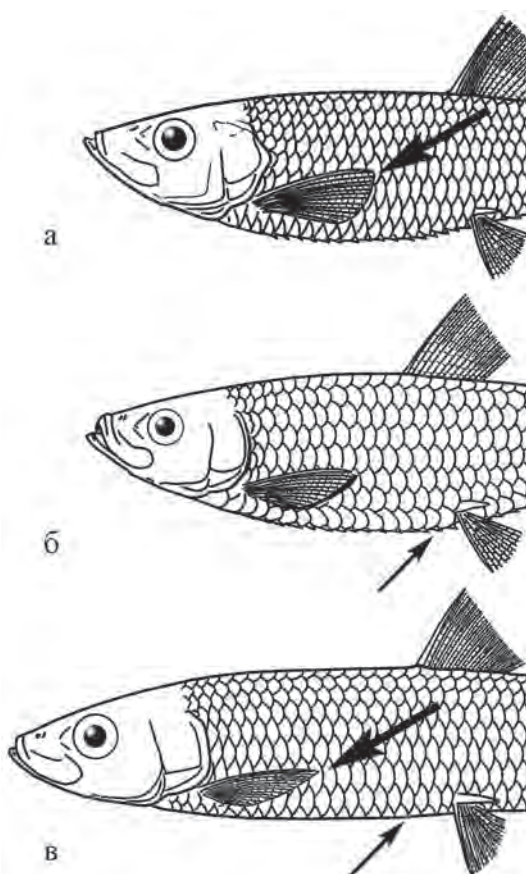


Рис. 29.

***Clupeonella caspia* Svetovidov, 1941 — каспийская килька**

Clupeonella delicatula caspia Световидов, 1941: 806 [всё Каспийское море, «как в самых осолонённых частях его, так и в пресной воде»; лектотип (Световидов, 1952: 199): ЗИН № 15883, Астрахань, Оранжевый промысел, апрель 1885 г., Гримм].

В старой литературе черноморско-азовская и каспийская тюльки (кильки) обычно объединялись в один вид под названием *Clupeonella delicatula* (Nordmann, 1840) (Берг, 1948; Световидов, 1952, 1964; и др.). Затем обратили внимание (Svetovidov, 1973b) на то, что название *Clupea delicatula* Nordmann, 1840 является младшим омонимом названия *Clupea delicatula* Bennett, 1832, и справедливо изменили название на *cultriventris* Nordmann, 1840 (этот вид описан из Чёрного моря). Черноморско-азовскую тюльку, каспийскую кильку и чархальскую кильку традиционно рассматривали как подвиды, *C. cultriventris cultriventris*, *C. cultriventris caspia* и *C. cultriventris tscharchalensis* (Borodin, 1896), соответственно (Световидов, 1952; Казанчеев, 1981; и мн. др.). Последующее изменение их статуса до видового обосновано как имеющимися — давно известными — морфологическими различиями, так и общими методологическими критериями филогенетической концепции вида (Kottelat, Freyhof, 2007). Следует отметить, что данные изоферментного анализа не подтверждают видового статуса трёх указанных форм тюлек (Карабанов, 2009). Этот вопрос определенно требует дальнейшего исследования, в том числе, с использованием разнообразных генетических маркеров и с переосмыслением таксономических выводов в отношении молодых быстро дивергировавших таксонов. По Световидову (1952), *C. caspia* отличается от *C. cultriventris* короткими грудными и брюшными плавниками (их длина 15–19 и 8–13% длины тела против 18–21 и 12–14% соответственно) и более низким телом (высота тела 18–24%, в среднем 21%, длины тела против 21–27%, в среднем 24%). От *C. tscharchalensis* каспийский морской вид отличается большим числом жаберных тычинок (51–62 против 41–50), а также более низким телом (высота тела 18–24%, в среднем 21%, длины тела против 22–29%, в среднем 27%) и изогнутым верхним профилем спины (против почти прямого).

Эндемик бассейна Каспийского моря. Морской, изредка полупроходной вид. Распространена по всему морю, но придерживается преимущественно области мелководий, не заходя на глубины свыше 100 м. Эвригалинная рыба: встречалась как в совершенно опреснённых зонах моря, так и в зонах большой солёности (бывший залив Кайдак). Зимует в Среднем и Южном Каспии, в основном южнее широты залива Кара-Богаз-Гол (на глубине 20–100 м), а также в Северном Каспии (молодь). Сравнительно холодолюбивая рыба — отмечена в воде с температурой до 2,5 °C. Миграция в Северный Каспий проходит как вдоль западного, так и вдоль восточного берега. Нерестится как в западном, так и в восточном районе волжского предустьевого пространства. Входит в Волгу, Урал и Терек, но выше дельты поднимается очень редко. Икрометание происходит почти повсеместно в Северном Каспии, а также на небольших глубинах у берегов средней и южной частей моря.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008d).

***Clupeonella engrauliformis* (Borodin, 1904) — анчоусовидная килька**

Clupea engrauliformis Бородин, 1904б: 335 [Каспийское море, Буйнак; лектотип (Световидов, 1952: 205): ЗИН № 13860, 124 мм, Буйнак, 11.04.1904; паралектотип: NMW 1108].

Эндемик бассейна Каспийского моря. Морской вид. Выделяются три совокупности анчоусовидной кильки, приуроченные к разным районам моря: восточной части Среднего Каспия, восточной части Южного Каспия и западной части Южного Каспия (Устарбекова, 2011). Зимует главным образом в Южном Каспии и в юго-восточной части Среднего Каспия; летом и осенью встречается также в глубоководных районах Северного Каспия, на границах со Средним. Никогда не встречается в районах моря, где солёность ниже 8‰, но в сильно осолонённых заливах моря также не регистрировалась. В реки и в область прибрежного мелководья не заходит, избегая глубин менее 10 м. Обитает и размножается в основном в зоне каспийского кругового течения на глубине от 50 до 100 м (Приходько, 1965). Теплолюбивая рыба; держится в тех районах моря и слоях воды, где температура не опускается ниже 5 °С (Казанчеев, 1981).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Clupeonella grimmi* Kessler, 1877 — большеглазая килька**

Clupeonella grimmi Кесслер, 1877: 187 [средняя часть Каспийского моря, глубина 80–250 сажень; лектотип (Световидов, 1952: 2000): ЗИН № 10934, Каспийское море, 41°6' с.ш. 0°26' в.д. [от Баку], 90 саж., 1876, Гримм].

Эндемик бассейна Каспийского моря. Морской вид. Обитает в Южном и Среднем Каспии. Глубоководный вид, отличающийся стенобионтностью, стенотермностью и стеногалинностью (Седов, Парицкий, 2001). В Северном Каспии, а также в реках большеглазой кильки нет. Из всех каспийских килек наиболее глубоководная форма. Никогда не встречается в зоне глубин менее 20 м; основная часть стада этой кильки держится над глубинами от 70 до 250 м, где солёность сравнительно высока и постоянна — более 12‰. Зимует в Среднем и Южном Каспии на глубине от 50 до 130 м и более. В западной половине моря более многочисленна, чем в восточной. Весной часть косяков мигрирует на север, доходя до широты Мангышлака (Казанчеев, 1981; Седов, Парицкий, 2001).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

Экономическое значение клупеин и роль в экосистеме. Три вида килек (*Clupeonella engrauliformes*, *C. grimmi*, *C. caspia*) являются морскими видами и важными объектами промысла. По численности кильки — самые массовые рыбы Каспия. Биомасса трёх видов килек составляет до 50% от общей биомассы рыб Каспийского моря. Как самые массовые виды, кильки играют огромную роль в пищевых цепях, являясь кормовыми объектами многих хищных видов рыб, рыбо-ядных птиц и тюленя.

Широкое промышленное освоение запасов килек началось после 1950-х гг. Сначала добыча быстро росла, что было связано с введением в практику спосо-

ба лова на свет. Уловы достигли своего максимума в начале 1970-х гг. — более 400 тыс. т в год (Панин и др., 2005). После этого в течение почти 20 лет уловы постоянно падали. Начиная с 1995 г. уловы опять несколько выросли, в основном за счёт увеличения уловов Россией и Ираном. Однако это увеличение оказалось кратковременным, так как уже в 2000 г. уловы снова снизились и в последующие годы продолжали падать (Седов и др., 2004). По мнению Ходоревской (2011), запасы каспийской (обыкновенной) кильки недоиспользуются ввиду отсутствия соответствующих способов и орудий лова, с помощью которых можно было бы регулировать видовой состав современного промысла.

Многие авторы видят причину уменьшения уловов кильки в появлении в Каспийском море гребневика *Mnemiopsis leidyi*. Этот новый непреднамеренно интродуцированный вид может быть причиной сокращения кормовой базы килек и выедании их икры и мальков. Обыкновенная килька в Каспийском море представлена северокаспийским и южнокаспийским стадами (Седов, Парицкий, 2001). На фоне неблагоприятной ситуации с анчоусовидной и большеглазой килькой запасы обыкновенной кильки в последние годы остаются стабильными, что объясняется особенностью её экологии: воспроизводство северокаспийского стада проходит в Северном Каспии в весенний период, при фактическом отсутствии гребневика, а южнокаспийского стада — в Южном Каспии в наиболее холодный период (январь–февраль), когда биомасса мнемииопсиса и его кормовая активность остаются на низком сезонном уровне (Седов и др., 2004).

Полагают, что мнемииопсис является не единственной причиной сокращения уловов глубоководных килек (Панин и др., 2005). Отмечается значительное сокращение их возрастного и размерного ряда, что является прямым свидетельством перелова. Данные по упитанности свидетельствуют о нормальном, неугнетенном питании. Кроме того, исследования свидетельствуют о передислокации стад килек в море — они покинули районы с глубинами менее 100 м, которые до этого активно облавливались промыслом, особенно в районе туркменского шельфа (Панин и др., 2005).

В относительно недавнем прошлом, весной 2001 года, на всей акватории Среднего Каспия и в западной части Южного Каспия (с «ядром» юго-западнее мыса Ракушечный) отмечалась массовая гибель анчоусовидной и большеглазой килек. По оценкам специалистов КаспНИРХ, погибло около 166 тыс. т килек (Катунин и др., 2002; Седов и др., 2002). Картина распространения погибших особей (наличие эпицентра), их видовая принадлежность (преимущественно глубоководная анчоусовидная килька) и клиническая картина (наличие пузырьков газа в мышечной ткани) свидетельствуют о вероятной катастрофической причине смертности в отличие от предложенных ранее хронических причин — неспецифического политоксикоза и недостатка корма. Катунин с соавторами (2002) предлагают в качестве возможной причины гидровулканическую деятельность в Дербентской котловине в Среднем Каспии. Аналогичное явление произошло 13 июля 2004 г. — у восточного берега Среднего Каспия во время активного апвеллинга

специалистами КАСПНИРХа был зафиксирован массовый замор кильки и повышенная мутность придонных слоёв воды, совпавшие по времени и в пространстве с разломом земной коры, на котором в сотнях километров от района исследования 11 июля 2004 г. произошло землетрясение (Люшвин и др., 2006).

Надотряд OSTARIOPHYSI — КОСТНОПУЗЫРНЫЕ

Основная клиновидная кость и покровная нёбная кость отсутствуют. Глазнично-клиновидная кость и мезокоракоид обычно имеются. Плавательный пузырь обычно подразделён на меньшую по размеру переднюю камеру, которая частично или полностью покрыта серебристой перитонеальной туникой, и большую по размеру заднюю. На различных частях тела (например, в области рта или на нижней поверхности парных плавников) обычно имеются очень маленькие одноклеточные роговые выросты, называемые «unculi» (известны только у Ostariophysi). Многоклеточные роговые бугорки с кератинизированными колпачками (называемые нерестовыми бугорками или жемчужной сыпью) хорошо развиты у большинства видов (преимущественно у самцов). Верхняя челюсть выдвижная у многих видов. Брюшной плавник, если есть, абдоминальный. Рыбы этой группы обладают реакцией испуга, которая проявляется через выделение специального «вещества испуга» — феромон, выделяемый булавовидными клетками эпидермиса, химический состав которого сходен или идентичен у всех Ostariophysi.

Пять отрядов, 68 семейств, более 1 100 родов, более 8 000 видов.

Серия OTOPHYSI — отофизы

Ярко выраженная модификация первых четырёх или пяти позвонков: подвижные косточки соединяют плавательный пузырь с внутренним ухом для передачи звука. Эти косточки известны как веберовские косточки, а вместе с их связками и ассоциированными позвонками называются веберовым аппаратом. У Otophysi также наблюдается уникальная аутапоморфия — сращение второй гипуралии с телом последнего (комплексного) позвонка, несущего уростиль

В Каспийском море встречаются представители двух из четырёх отрядов этой серии.

Отряд CYPRINIFORMES — карпообразные

Имеется кинэтмод (кость, соединённая связками с восходящими отростками предчелюстных костей и этмодным отделом неврокrania). Верхняя челюсть обычно выдвижная. Рот (челюсти и нёбо) всегда без зубов. Зубы, анкилозированные с костью, располагаются только на пятой цератобранхиалии (нижнеглоточной кости), которая значительно увеличена; эти зубы, называемые глоточными, противостоят крупному заднему отростку основной затылочной кости (через который проходит спинная аорта) в большей степени, чем верхним глоточным элементам; при этом отросток основной затылочной кости, на который оказывают

давление зубы, обычно покрыт подушечкой — жерновком (плотным роговым у Cyprinidae). Голова почти всегда без чешуй. Три луча жаберной перепонки.

Шесть семейств, более 325 родов, более 3 300 видов. Отсутствуют в Австралии и Южной Америке.

Надсемейство CYPRINOIDEA — карпоподобные

Семейство CYPRINIDAE — карповые

Семейство Cyprinidae является самым большим семейством пресноводных рыб и, вероятно, самым большим семейством позвоночных (по числу видов к нему приближается только семейство Gobiidae). Самые ранние ископаемые, точно идентифицируемые как Cyprinidae, известны из эоцена в Азии; самые ранние находки из Европы и Северной Америки имеют олигоценый возраст.

Монофилия всех номинальных подсемейств не доказана, а их взаимоотношения являются предметом дискуссий. Молекулярно-генетические данные (Chen, Mayden, 2009) подтвердили монофилию 10 групп родов, семь из которых считались ранее подсемействами, им придали ранг семейств: Acheilognathidae, Cultridae, Cyprinidae, Leptobarbidae, Gobionidae, Leuciscidae, Psilorhynchidae, Rasboridae, Tanichthyidae, Tincidae. К сожалению, материал цитируемой работы не охватывает многих групп родов спорного статуса, что не позволяет пока применить предложенную схему в реальной классификации. Кроме того, известные морфологические данные не позволяют однозначно диагностировать все выделенные клады, а некоторые роды вообще не могут быть однозначно отнесены ни к одному из подсемейств. Ниже мы принимаем отчасти оригинальную схему выделения подсемейств (Богущая, 1990а, б; Богущая, Насека, 2004), обоснованную собственными морфологическими данными.

Верхняя челюсть обычно окаймлена только предчелюстной костью (т.е. верхнечелюстная кость полностью или почти полностью вытеснена из участия в образовании края рта). Глоточный отросток основной затылочной кости хорошо развит, с обычно крупной задней частью для крепления мышц, отводящих нижнеглоточную кость (пятую цератобранхиалию), несущую зубы, и хорошо выраженной жевательной площадкой, к которой прилегает крупный жерновок. Глоточные зубы в один, два или три ряда; в ряду никогда не бывает более восьми зубов. Губы обычно тонкие, без складок или папилл. Усики имеются или отсутствуют. Утолщенный, иногда колючковидный, неветвистый луч в спинном и анальном плавниках имеется или отсутствуют. Самый крупный отолит — астериск.

Пресноводные, изредка в солоноватой воде; Северная Америка (от северной Канады до южной Мексики), Африка и Евразия. Не менее 220 родов, более 2 500 видов.

В Каспийском море (в принятых условных границах) обитают или зарегистрированы 37 аборигенных и интродуцированных видов (три из них представлены двумя подвидами) 28 родов (один род спорного статуса) в десяти подсемействах.

**Комментарии к некоторым признакам,
положенным в основу различения таксонов Cyprinidae**

Число лучей в спинном и анальном плавниках. Число неветвистых лучей в спинном и анальном плавниках варьирует незначительно и никогда не бывает менее трёх у нормальных (не уродливых) экземпляров. Встречающиеся в литературе данные о двух неветвистых лучах (см., например, очерк *Vimba persa* ниже) связаны, по всей видимости, с тем, что авторы не просчитывали один или два передних мелких луча, часто скрытых в коже (рис. 30). Следует отметить, что субъективный подход «подсчитывать то, что вижу», т.е. исключать из под-

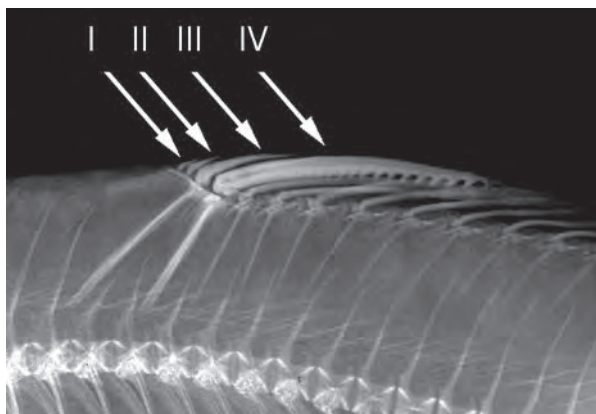


Рис. 30.

счёта лучи, скрытые в коже (Правдин, 1966), в большинстве случаев в современной литературе не применяется, поскольку объективно существующее состояние счётного признака (фен) не может зависеть от технических возможностей исследователя. На необходимость подсчитывать «зачаточные» лучи указывал и Берг (1949а: 479).

Подсчёт числа ветвистых лучей в спинном и анальном плавнике также имеет ме-

тодическую особенность. В ранней литературе (иногда и до сих пор) последние два ветвистых луча, расположенные над одним проксимальным птеригиофором, просчитывали как один. Возможно, это связано с тем, что последние два луча считали «одним лучём, расщеплённым до основания», до того, как было проведено морфологическое изучение строения плавников, и показано, что задние лучи (рис. 31) совершенно независимы и опираются на отдельные дистальные птеригиофоры. Многие — но не все — авторы стали считать оба эти луча отдельно, на что обычно специально указывали. Если в публикациях нет ремарки о методе подсчёта ветвистых лучей спинного и анального плавников, определить, сколько действительно лучей у изученного экземпляра, не представляется возможным. Чтобы избежать подобной ситуации, было предложено обозначать число ветвистых лучей с использованием « $\frac{1}{2}$ », что не означает половины луча, но указывает на то, что были просчитаны оба сближенных луча, например, $16\frac{1}{2}$ означает 17 лучей (см. также Kottelat, Freyhof, 2007). В данном определителе принята именно эта система обозначения.

Боковая линия. Сейсмосенсорный канал, проходящий вдоль боков тела, называют боковой линией. В наиболее типичном случае, когда канал боковой ли-

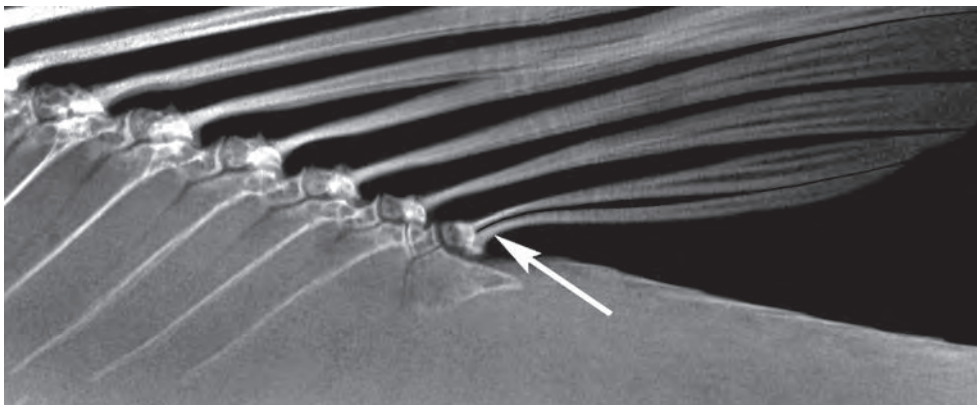


Рис. 31.

нии проходит вдоль всего тела (прободает все чешуи, как, например, у большинства представителей Cyprinidae) от головы до заднего конца хвостового стебля, такая боковая линия называется полной. В идеальном случае, полная боковая линия прободает все без исключения чешуи, однако такое состояние встречается не всегда. Канал может отсутствовать на одной-двух чешуях вдоль боковой линии или на самой последней чешуйке. Формально, подсчёт числа чешуй боковой линии (важного диагностического признака) включает только число прободённых чешуй, т.е. чешуи бокового ряда, не имеющие канала, из подсчёта исключаются. Чем больше чешуй не прободены, тем более короткой (неполной) и прерывистой (фрагментированной) становится боковая линия. В этом случае подсчитывают как число чешуй боковой линии, так и число чешуй в боковом ряду (вдоль боковой линии или, при её значительной редукции, вдоль средней линии тела).

Описанный способ подсчёта числа чешуй *полной* боковой линии является подсчётом *общего* числа чешуй боковой линии вдоль всего тела включая хвостовой стебель до самого конца, т.е. до той точки, которая традиционно (Правдин, 1966; и др.) считалась «концом тела без С» или длиной тела *l*. Этот метод подсчёта чешуй боковой линии, как нам кажется, является основным (если не единственным) методом, который использовался в отечественной литературе. Однако сравнительно давно в западно-европейской и американской литературе [часто ссылаясь на работу Хаббса и Лаглера (Hubbs, Lagler, 1958)] подсчёт числа чешуй боковой линии ведётся не до конца чешуйного покрова (т.е. до конца *l*), а до конца стандартной длины (SL), т.е. до заднего конца гипуралий (без учёта чешуй, заходящих на основания лучей хвостового плавника). Соотношение края гипуралий и чешуй изображено на рис. 32. Часто, чтобы избежать недоразумений, число чешуй боковой линии приводят как « $a-b+c-d$ » (например, $43-45+2-3$), где *a* и *b* — число прободённых чешуй до заднего конца гипуралий, а *c* и *d* — число прободённых чешуй

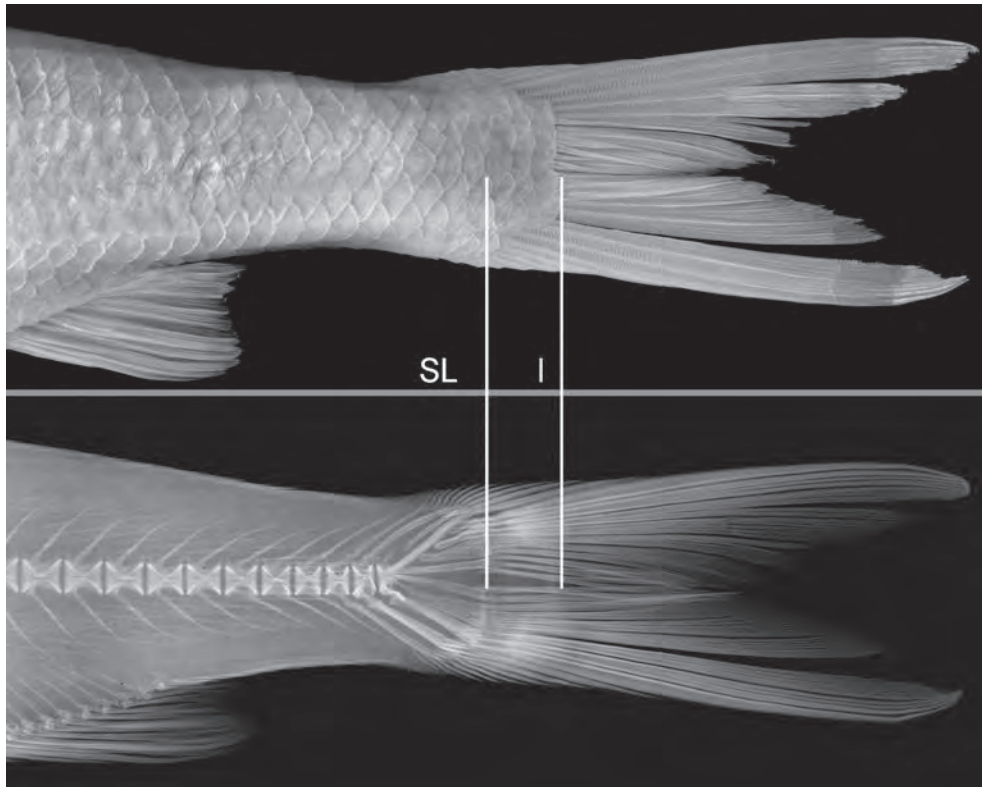


Рис. 32. Вертикальные линии отмечают конец заднего конца гипуралий (SL) и конец чешуйного покрова, до которого измеряется длина тела без С (I). Разница между общим числом чешуй боковой линии и числом чешуй боковой линии до конца SL равна трём.

сзади от этой линии (см., например, Kottelat, Freyhof, 2007). Однако остаётся неясным, различают ли авторы задние прободённые и непрободённые чешуи. В данном определителе приводится *общее* число чешуй боковой линии.

Сейсмосенсорные каналы на голове. Терминология каналов и их участков на голове рыб достаточно разнообразна. В данной работе приняты названия каналов, используемые в работах по сейсмосенсорной системе карповых рыб (Богущая, 1988б, 1991; Illick, 1956): надглазничный канал, подглазничный канал, предкрышечно-нижнечелюстной канал и надвисочный канал (рис. 33).

Число позвонков. Отделы и подотделы позвоночника изображены на рис. 34. Общее число позвонков (Т) включает все позвонки от первого веберовского до последнего комплексного (плеуростиля). Число позвонков в туловищном отделе (А) включает веберовские, истинные туловищные и переходные позвонки. Веберовские позвонки всегда просчитываются как четыре, даже если второй и третий позвонки слиты. К переходным позвонкам (а2 на схеме) относятся последние ту-

ловищные позвонки, у которых парапофизы срастаются с телом позвонка и не имеют сочленения с рёбрами, а гемальная дуга несёт укороченный гемальный отросток. В сложных случаях определения границ между истинными туловищными и переходными, переходными и хвостовыми позвонками приняты следующие формальные морфологические определения: первый переходный позвонок — позвонок, к телу которого хоть с одной из сторон прирастает парапофиз, не имеющий сочленения с ребром; первый хвостовой позвонок — позвонок с замкнутой гемальной дугой и гемальным остистым отростком, развитым подобно следующему хвостовому позвонку. Число предорсальных позвонков (a1 на схеме) включает все туловищные позвонки, расположенные перед первым птериigioфором спинного плавника. Число позвонков в хвостовом отделе (C; включая плеуростиль) может содержать преанальные хвостовые позвонки (c1), т.е. хвостовые позвонки,

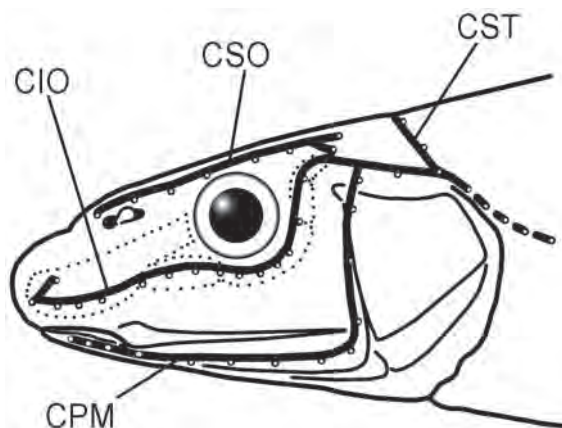


Рис. 33. Схема каналов сейсмодатчика карповых рыб: CSO — надглазничный канал, CIO — подглазничный канал, CPM — предкрышечно-нижнечелюстной канал, CST — надвисочный канал.

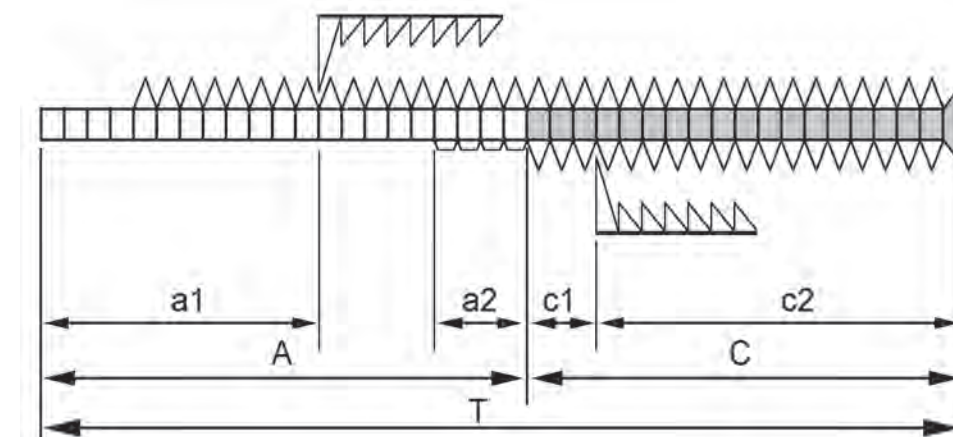


Рис. 34. Схема строения и деления позвоночника на отделы и подотделы (Naseka, 1996). T, общее число позвонков; A, туловищные позвонки (включая веберовские); a1, предорсальные позвонки (включая веберовские); a2, промежуточные позвонки; C, хвостовые позвонки; c1, преанальные хвостовые позвонки; c2, постанальные хвостовые позвонки.

расположенные перед первым птериigioфором анального плавника; соответственно, последующие позвонки являются постанальными (с2), т.е. хвостовыми позвонками, расположенными сзади от первого птериigioфора анального плавника. Расположение первого птериigioфора анального плавника не является индикатором начала хвостового отдела в ряде групп карповых рыб, например, Barbinae и Gobioninae (Naseka, 1996).

Определительная таблица подсемейств и родов семейства Cyprinidae
(неаборигенные таксоны отмечены знаком «*»)

1. Усиков нет или одна пара 2.
- Две пары усиков. Если усиков нет, то спинной плавник очень длинный, в нём не менее $14\frac{1}{2}$ ветвистых лучей(подсемейства Cyprininae и Barbinae) 24.
2. Одна пара усиков 3.
- Усиков нет.....5.
3. Тело низкое, удлинённое. Ветвистых лучей анального плавника $6\frac{1}{2}$. Чешуй в боковой линии не более 45. Рот нижний
..... (подсемейство Gobioninae, частью) 4.
- Тело высокое, уплощённое с боков. Ветвистых лучей анального плавника $7\frac{1}{2}$. Чешуй в боковой линии более 50. Рот конечный
..... подсемейство Tincinae, **Tinca** (один вид *T. tinca*).
4. Рыло удлинённое, усик короткий. Расстояние от анального отверстия до начала основания анального плавника меньше половины расстояния между брюшным и анальным плавниками (рис. 35а). Туловищных позвонков больше, чем хвостовых (рис. 36а)..... **Gobio** (один вид *G. volgensis*).
- Рыло притуплено, усик длинный. Расстояние от анального отверстия до начала основания анального плавника больше половины расстояния между брюшным и анальным плавниками (рис. 35а). Туловищных позвонков меньше, чем хвостовых (рис. 36б)**Romanogobio** (один вид *R. albipinnatus*).
5. Последний неветвистый луч спинного плавника значительно утолщён (рис. 37а), без зазубрин..... подсем. *Cultrinae, **Hemiculter** (один вид *H. leucisculus*).
- Утолщённого луча в спинном плавнике нет (рис. 37б).....6.
6. Расстояние от начала анального плавника до основания хвостового плавника равно или меньше расстояния от начала анального плавника до начала основания брюшного плавника (рис. 38а)(подсем. *Squaliobarbinae) 7.

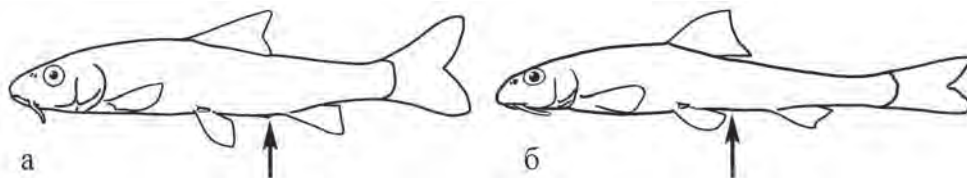


Рис. 35. Положение анального отверстия: а — *Gobio volgensis*; б — *Romanogobio albipinnatus*.

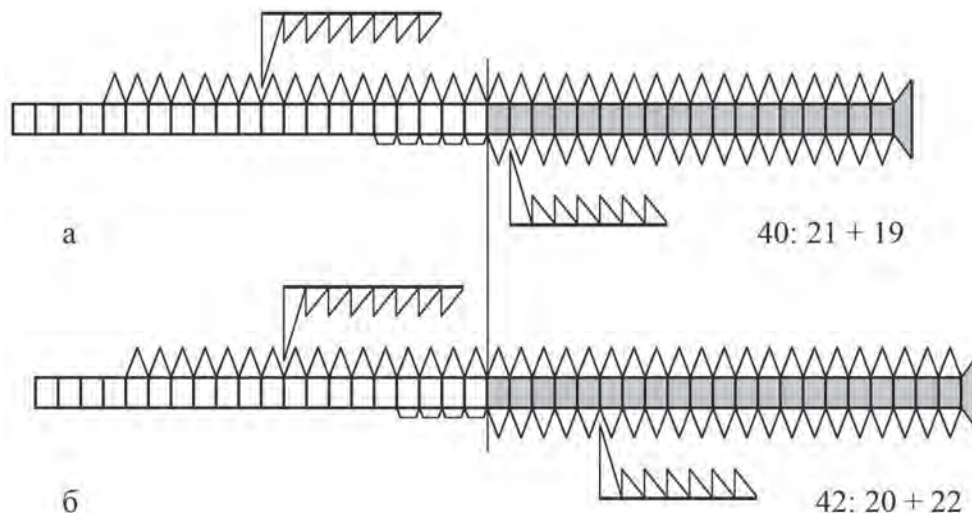


Рис. 36. Схема строения позвоночника и типичная формула позвоночника (Т:А+С): а — *Gobio volgensis*; б — *Romanogobio albipinnatus*.

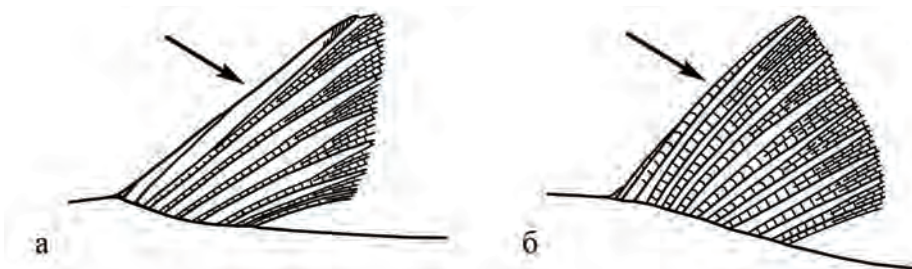


Рис. 37.

- Расстояние от начала анального плавника до основания хвостового плавника больше расстояния от начала анального плавника до основания брюшного плавника (рис. 38б).....8.
- 7. В боковой линии 40–47 чешуй. Глоточные зубы двурядные; в коротком ряду два зуба. Венчики зубов сжаты с боков, жевательная поверхность сильно зазубрена (рис. 39а). Окраска тела светлая.....**Ctenopharyngodon* (один вид *C. idella*).
- В боковой линии 39–43 чешуи. Глоточные зубы чаще однорядные; если двурядные, то в коротком ряду только один зуб. Венчики зубов сильно расширены, жевательная поверхность не зазубрена (рис. 39б). Общая окраска тела очень тёмная.....**Mylopharyngodon* (один вид *M. piceus*).
- 8. Жаберные перепонки не приращены к межжаберному промежутку 9.
(подсем. *Нуропhtalmichthyinae)
- Жаберные перепонки приращены к межжаберному промежутку 10.

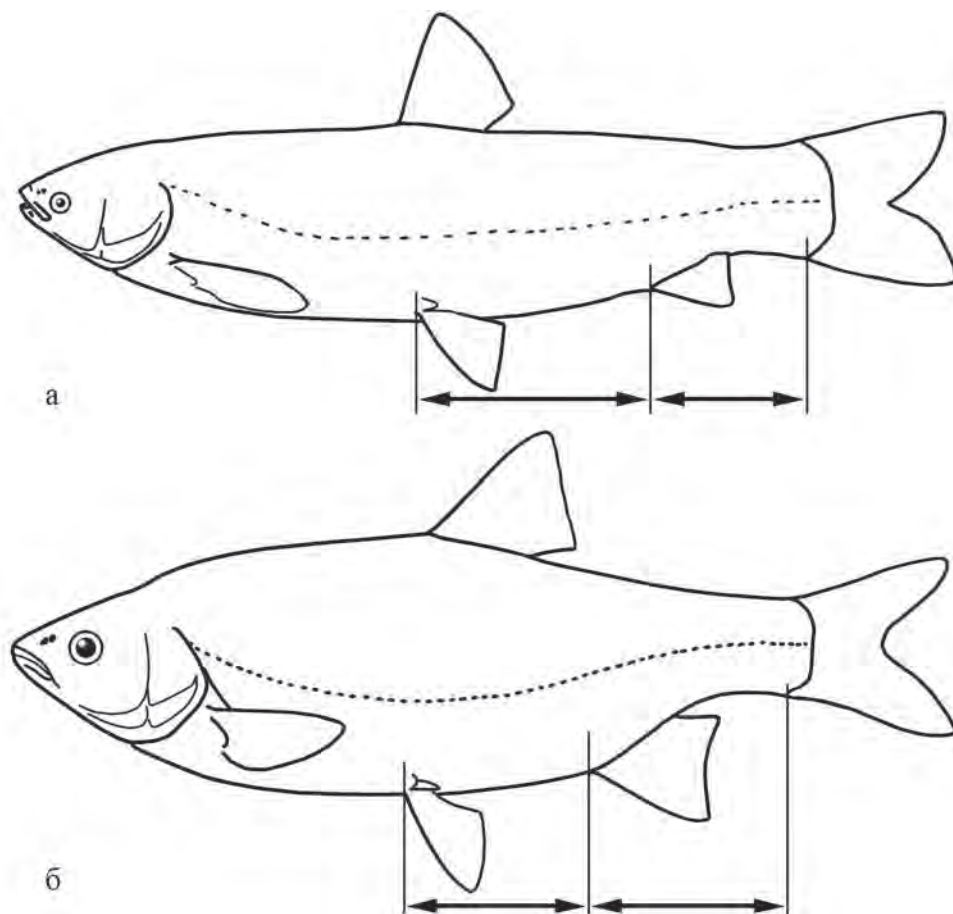


Рис. 38.

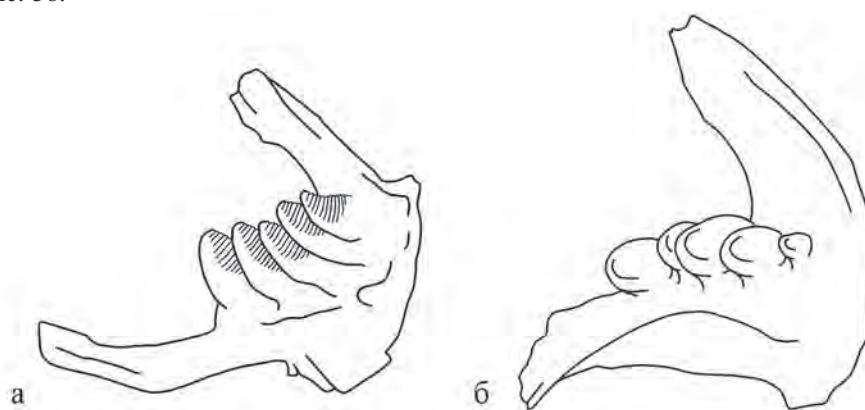


Рис. 39.

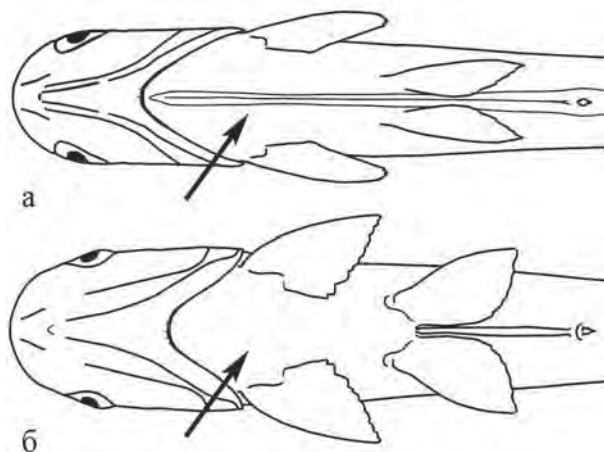
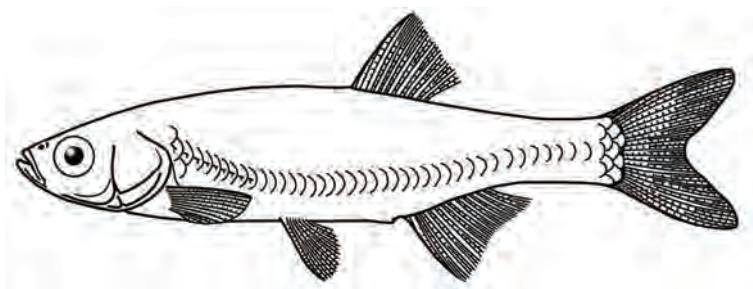


Рис. 40.

9. Непокрытый чешуёй киль на брюхе проходит от горла до анального отверстия (рис. 40а)..... **Hypophthalmichthys* (один вид *H. molitrix*).
- Непокрытый чешуёй киль на брюхе проходит от основания брюшных плавников до анального отверстия (рис. 40б) **Aristichthys* (один вид *A. nobilis*).
10. Боковая линия неполная (рис. 41, 42а), 1–19 прободённых чешуй или прободённых чешуй нет..... 11.
- Боковая линия полная, только последние 1–3 чешуи могут быть непрободёнными 12.
11. Чешуй в боковом ряду 39–46. Ветвистых лучей анального плавника $10\frac{1}{2}$ – $12\frac{1}{2}$. Рот конечный или полуверхний. У самок яйцеклада нет (рис. 41) *Leucaspis* (один вид *L. delineatus*).
- Чешуй в боковом ряду 32–37. Ветвистых лучей анального плавника $8\frac{1}{2}$ – $10\frac{1}{2}$. Рот маленький, полунижний. У самок в нерестовый период развит удлинённый яйцеклад (рис. 42б).....
..... подсемейство Acheilognathinae, *Rhodeus* (один вид *Rhodeus* sp.).

Рис. 41. *Leucaspis delineatus*, на рисунке 9 чешуй в неполной боковой линии.

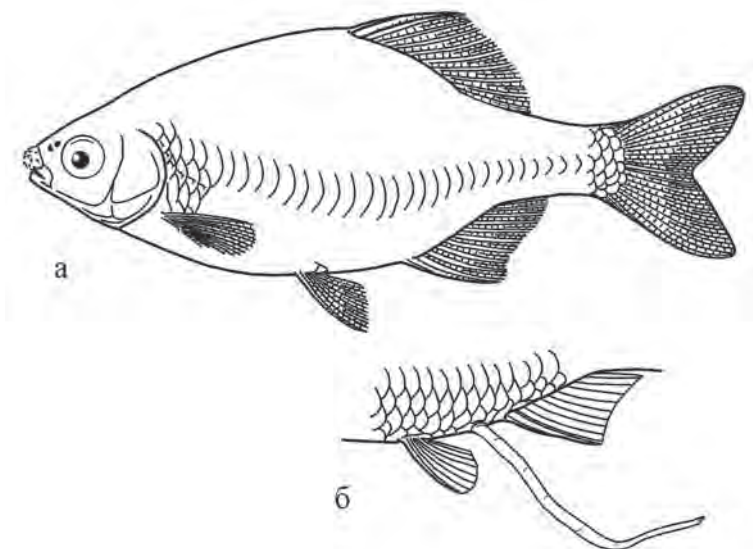


Рис. 42. а — самец *Rhodeus*, на рисунке б чешуй в неполной боковой линии; б — самка с яйцекладом.

12. Начало анального плавника заметно впереди от вертикали начала основания спинного плавника. Боковая линия делает заметный изгиб книзу за грудными плавниками (рис. 43а) подсемейство *Pelecinae*, ***Pelecus*** (один вид *P. cultratus*).
- Начало анального плавника позади вертикали начала основания спинного плавника. Боковая линия идёт плавно, без заметного изгиба за грудными плавниками (рис. 43б) 13.
13. Рот верхний. Ветвистых лучей анального плавника $6\frac{1}{2}$
 ... (подсем. *Gobioninae*, частью) ****Pseudorasbora*** (один вид, *P. parva*) (рис. 44).
- Рот конечный, полунижний или нижний. Ветвистых лучей анального плавника $8\frac{1}{2}$ и более 14.
14. Глоточные зубы однорядные (рис. 45а) 15.
- Глоточные зубы двурядные (рис. 45б) 19.
15. Ветвистых лучей анального плавника $8\frac{1}{2}$ – $13\frac{1}{2}$ 16.
- Ветвистых лучей анального плавника $15\frac{1}{2}$ – $44\frac{1}{2}$ 17.
16. Рот конечный или полунижний. Нижняя челюсть без роговой обкладки (рис. 46а). Глоточные зубы не сжаты с боков ***Rutilus*** (три вида).
- Рот нижний. Край нижней челюсти несёт роговую обкладку (рис. 46б). Глоточные зубы сильно сжаты с боков ***Chondrostoma*** (один вид *Ch. variabile*).
17. Тело невысокое. Ветвистых лучей анального плавника $15\frac{1}{2}$ – $19\frac{1}{2}$. Начало основания спинного плавника располагается над основанием брюшного плавника (рис. 47а) ***Vimba*** (один вид *V. persa*).

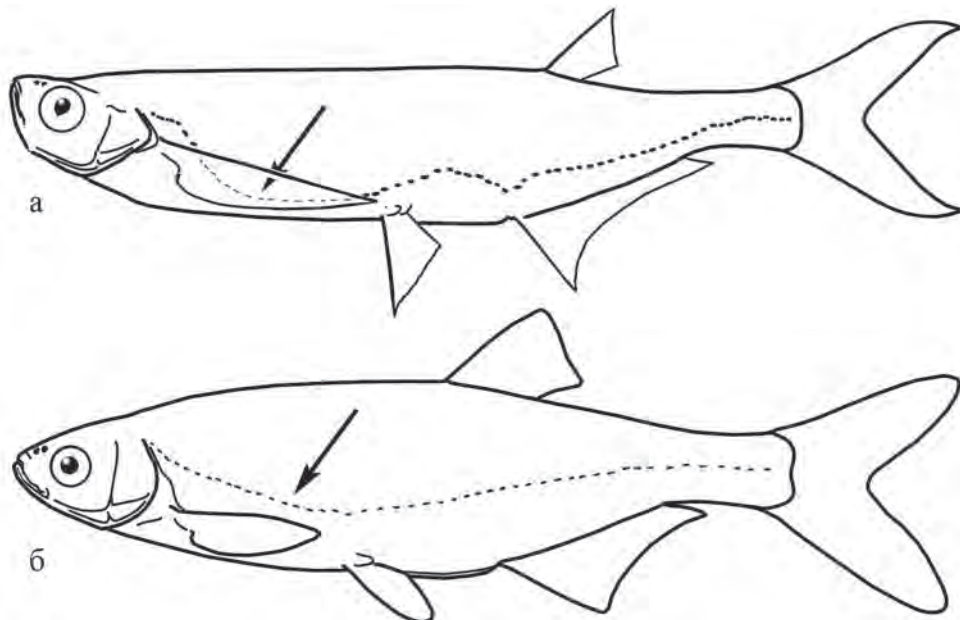


Рис. 43.

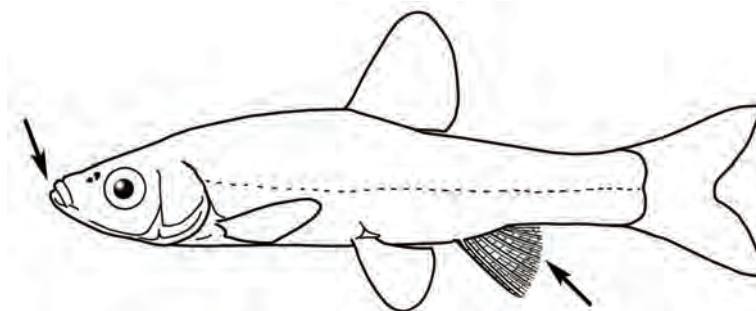


Рис. 44.

- Тело высокое. Ветвистых лучей анального плавника $22\frac{1}{2}$ – $44\frac{1}{2}$. Начало основания спинного плавника сзади от вертикали конца основания брюшного плавника (рис. 47б) 18.
- 18. В анальном плавнике не больше $22\frac{1}{2}$ – $28\frac{1}{2}$ ветвистых лучей. Общее число позвонков 43–45; хвостовой отдел обычно равен туловищному отделу или один из отделов на 1–2 позвонка больше другого (рис. 48а) *Abramis* (один вид *A. brama*).
- В анальном плавнике $34\frac{1}{2}$ – $44\frac{1}{2}$ ветвистых луча. Общее число позвонков 46–49; хвостовой отдел на 3–7 позвонков длиннее туловищного отдела (рис. 48б) *Ballerus* (два вида).

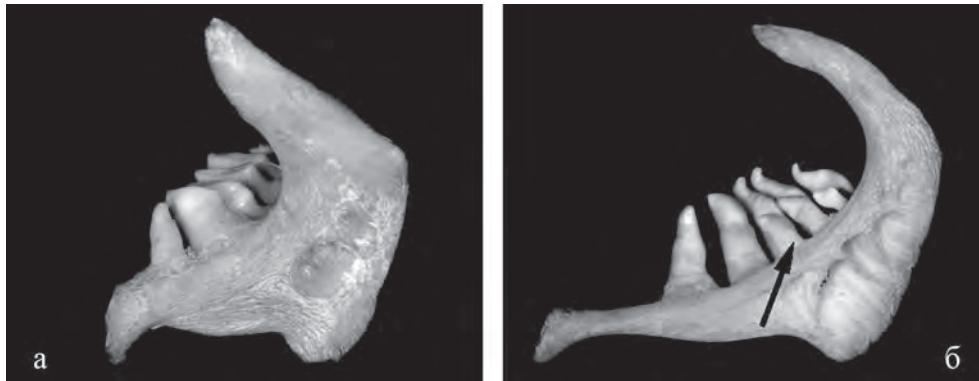


Рис. 45. Стрелкой показан второй (короткий) ряд зубов.

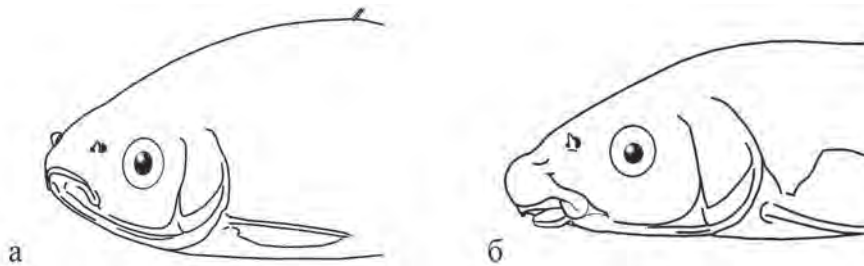


Рис. 46.

19. В анальном плавнике $12\frac{1}{2}$ – $24\frac{1}{2}$ ветвистых луча. На брюхе острый киль, полностью или частично бесчешуйный 20.
- В анальном плавнике $8\frac{1}{2}$ – $11\frac{1}{2}$ ветвистых лучей. На брюхе нет киля, полностью или частично бесчешуйного (если киль есть, то полностью покрыт чешуёй) 21.
20. Тело высокое, наибольшая высота тела содержится в стандартной длине не более трёх раз..... **Blicca** (один вид *B. bjoerkna*).
- Тело невысокое, наибольшая высота тела содержится в стандартной длине тела более трёх раз **Alburnus** (четыре вида).
21. Общее число чешуй боковой линии 36–45, обычно 37–43. Рот конечный или полуверхний, обращённый вверх (ротовая щель ориентирована почти вертикально). Спинной плавник сдвинут назад, начало его основания находится значительно позади вертикали конца основания брюшного плавника (рис. 49а).. **Scardinius**, один вид *S. erythrophthalmus*.
- Общее число чешуй боковой линии 42–105, обычно более 43. Рот конечный, косой. Начало основания спинного плавника находится над основанием брюшного плавника (рис. 49б)..... 22.
22. Край анального плавника закруглён (рис. 50а) **Squalius** (два вида).

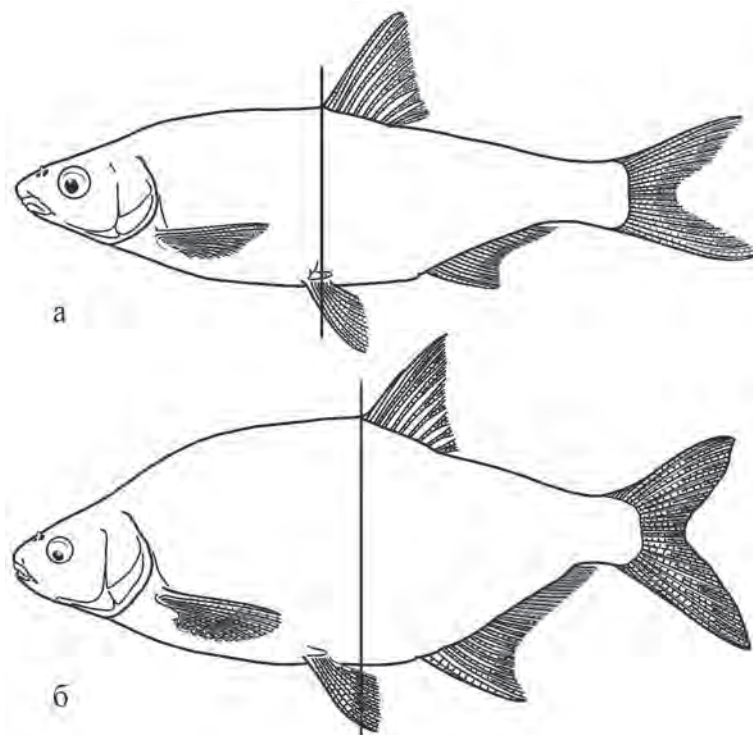


Рис. 47.

- Край анального плавника усеченный или выемчатый (рис. 50б) 23.
- 23. Общее число чешуй боковой линии 62–105. Рот большой; нижняя челюсть заметно выдаётся вперёд, с бугорком у симфиза, который заходит в вырезку верхней челюсти (рис. 51). На брюхе за брюшными плавниками очешуенный киль..... *Aspius* (один вид *A. aspius*).
- В боковой линии не более 62 чешуй, обычно менее 60. Рот небольшой; нижняя челюсть не выдаётся вперёд по отношению к верхней; бугорка на симфизе нижней челюсти нет. Очешуенного киля на брюхе нет.....
..... *Leuciscus* (один вид).
- 24. Спинной плавник длинный, в нём более $14\frac{1}{2}$ ветвистых лучей. Последний неветвистый луч анального плавника сильно утолщён (рис. 52а).....
.....(подсемейство Cyprininae) 25.
- Спинной плавник короткий, в нём не более $14\frac{1}{2}$ ветвистых лучей. Последний неветвистый луч анального плавника не утолщён (рис. 52б)
.....(подсемейство Barbinae).....26.
- 25. Усиков две пары, глоточные зубы трёхрядные.. *Cyprinus* (один вид *C. carpio*).
- Усиков нет, глоточные зубы однорядные *Carassius* (два вида).

26. Нижняя губа приострѐнная, с роговой обкладкой (рис. 53а) *Capoeta* (один вид *C. cf. gracilis*).
 — Нижняя губа мягкая, без роговой обкладки 34.
 27. Нижняя губа утолщённая, с более или менее выраженной срединной лопастью (рис. 53б) *Barbus* (один вид *B. cyri*).
 — Нижняя губа узкая, не утолщённая, широко прерванная посередине (рис. 53в).
 *Luciobarbus* (два вида).

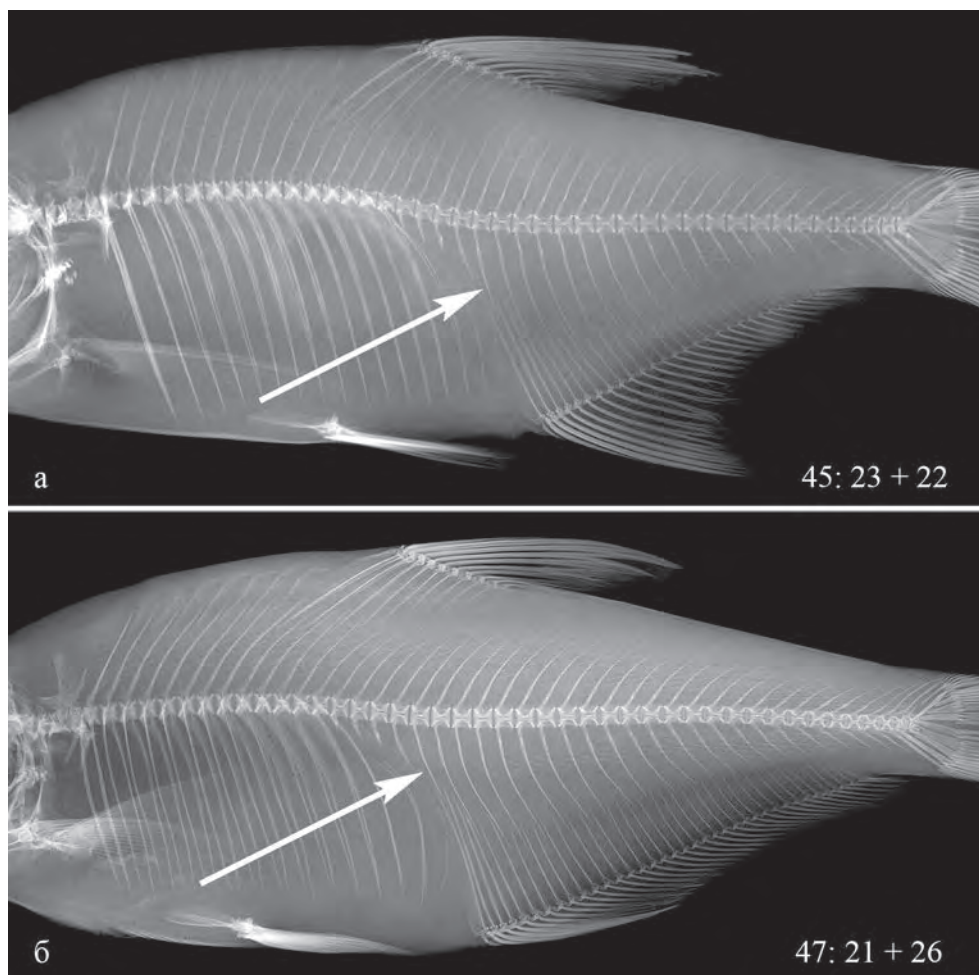


Рис. 48. Стрелка указывает границу туловищного и хвостового отделов. Формула $T:A+C$.

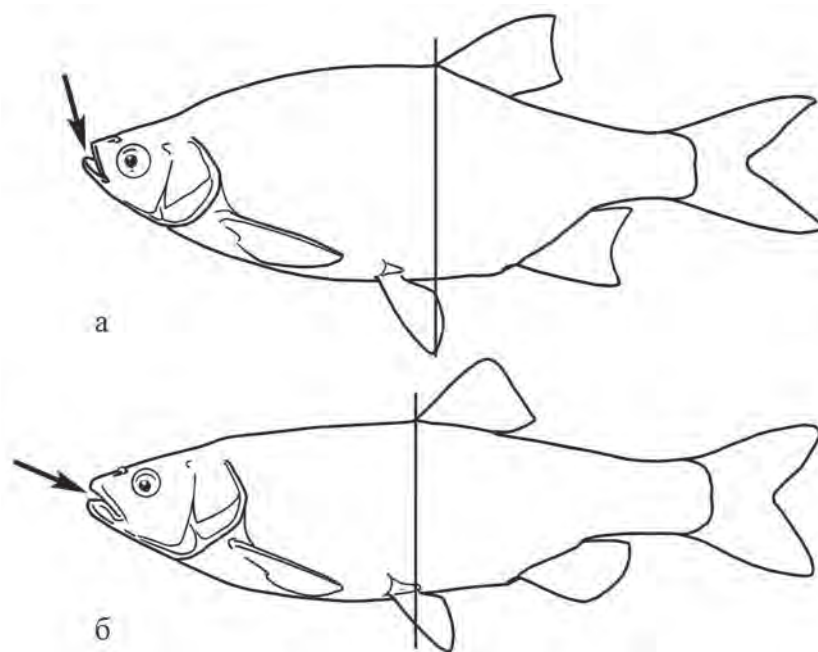


Рис. 49.

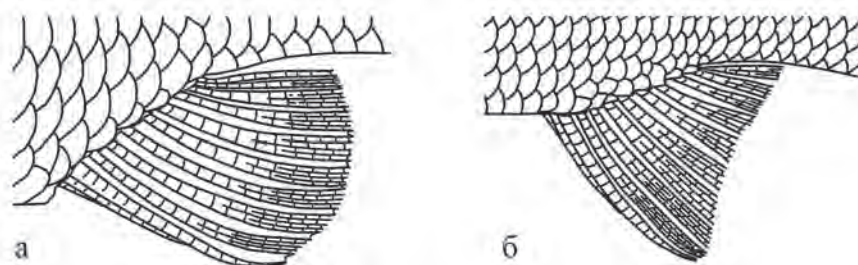


Рис. 50.

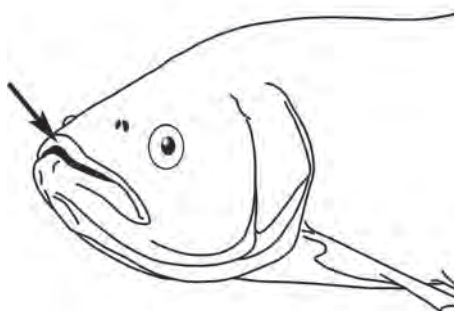


Рис. 51.

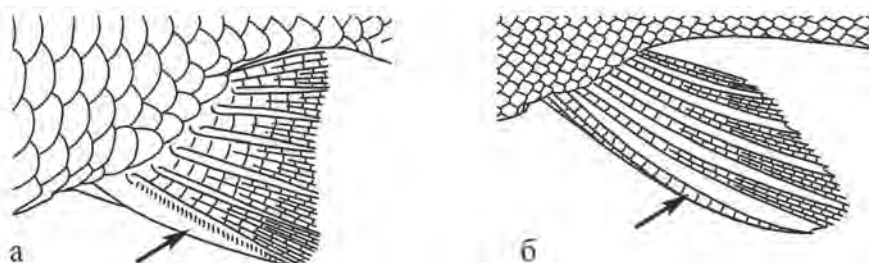


Рис. 52.

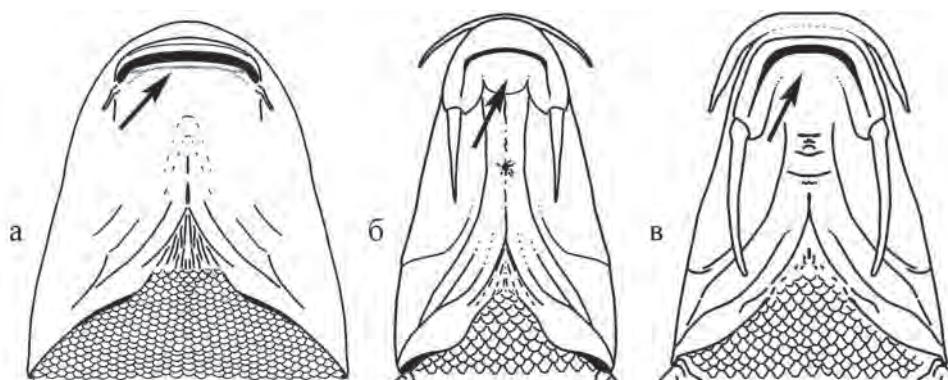


Рис. 53.

Подсемейство Acheilognathinae — ахейлогнатины

У самок имеется яйцеклад (икринки обычно откладываются в мантийную полость двустворчатых моллюсков). Евразия (включая Японию, отсутствуют в Центральной Азии).

До 6 родов, в Каспийском море — один.

Rhodeus Agassiz, 1832 — горчаки

Rhodeus Agassiz, 1832: 134 (м. род; типовой вид: *Cyprinus amarus* Bloch, 1782 по моно-типии).

Рыбы небольшого размера с сильно уплощённым с боков, высоким телом. Чешуя крупная, обычно не более 45 в боковом ряду. Боковая линия короткая, развита только на первых нескольких (не более 10) чешуях. Зубы однорядные, 5-5. Рот небольшой, полунижний. Усиков нет. Позвонков мало, общее число позвонков 32–38 (Bogutskaya, Komlev, 2001). Брюшина тёмная. Половой диморфизм хорошо выражен: самцы крупнее самок, ярко окрашены в нерестовый период и имеют крупные нерестовые бугорки, сгруппированные на рыле в две парные «подушки»; самки с яйцекладом.

Не менее 18 видов в Европе, западной Азии и восточной Азии (в Сибири нет); в бассейне Каспийского моря один или два вида.

***Rhodeus* sp. — южно-каспийский обыкновенный горчак**

Rhodeus sp. — Van Damme et al., 2007: 81; Naseka, Bogutskaya, 2009: 303.

Морфологические данные указывают на то, что южнокаспийский горчак заслуживает выделения в вид, отдельный от европейского обыкновенного горчака *Rhodeus amarus* [*Cyprinus amarus* Bloch, 1782: 52, pl. 8 (fig. 3) (озеро Мюгельзее у Кёпеника, Берлин)]. Молекулярно-генетическое изучение европейских горчаков (Bohlen et al., 2006), подтвердившее видовой статус *Rh. amarus*, *Rh. sericeus* (Pallas, 1776), *Rh. colchicus* Bogutskaya et Komlev, 2001 и *Rh. meridionalis* Karaman, 1924, не включало материал из бассейна Южного Каспия.

Эндемик бассейна Каспийского моря. Речной вид. Распространён в бассейне Южного Каспия — в средней и нижней Куре с притоками, в реках Ленкорани и далее на восток до реки Горган включительно (в Атреке отсутствует); есть в Энзелийской лагуне (Державин, 1934; Абдурахманов, 1962; Holčík, Oláh, 1992; Coad, 2012).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

Подсемейство *Varbinae* — барбины

Тело удлинённое, толстое или уплощённое с боков. Расщеп (увеличенных чешуй вдоль основания анального плавника) нет. Последний неветвистый луч спинного плавника мягкий членистый или утолщён, со слившимися члениками (кроме вершины), зазубрен по заднему краю или гладкий. Утолщённого колючковидного луча в анальном плавнике нет (в отличие от *Cyprininae* с колючковидным зазубренным лучом в анальном плавнике). Обычно 7½ или 8½ ветвистых лучей в спинном плавнике (в отличие от длинного спинного плавника у *Cyprininae*). Обычно 5½ ветвистых лучей в анальном плавнике. Две пары усиков, передняя (ростральная) и задняя (максиллярная) (в отличие от одной пары у *Gobioninae*). Надглазничный сейсмочувствительный канал соединяется с подглазничным. Верхняя обонятельная кость с удлинённым медиальным отростком по переднему краю (для прикрепления связок от кинэтомойда). Зубы трёхрядные; обычно пять глоточных зубов в основном ряду. Брюшина не пигментирована. Анальное отверстие располагается у основания анального плавника (в отличие от внешнеморфологически сходных *Gobioninae*, у которых анальное отверстие может располагаться на некотором расстоянии от начала основания анального плавника). Расстояние между началом основания спинного и началом основания анального плавника небольшое (доля числа позвонков между первыми птеригофорами спинного и анального плавников не превышает 25% общего числа позвонков). Предорсальных позвонков много в абсолютном (13–16) и относительном исчислении (более 25% общего числа позвонков). Преанальные хвостовые позвонки есть, но брюшная полость продлевается под ними и оканчивается на уровне основания анального плавника. Клейтрум с вырезкой по переднему краю.

***Barbus* Cuvier, 1816 — усачи**

Barbus Cuvier, 1816: 192 (м. род; типовой вид: *Cyprinus barbus* Linnaeus, 1758 по абсолютной тавтонимии). Об авторстве названия рода *Barbus* (Cuvier, 1816, не Cloquet, 1817 или Cuvier et Cloquet, 1816) см. Богуцкая, Насека (2004).

Около 30–50 лет назад род *Barbus* считался самым большим в семействе карповых в Палеарктике и, возможно, во всей Евразии. Однако многие виды из Индии, Восточной и Юго-Восточной Азии были выделены в отдельные роды, в том числе *Spinibarbus* Oshima, 1919, *Percocypris* Chu, 1935, *Puntius* Hamilton, 1822, *Barbodes* Bleeker, 1859, *Acrossocheilus* Oshima, 1919, *Sinocyclocheilus* Fang, 1936 и *Tor* Gray, 1834. Семь видов из Западной Азии выделили в отдельные роды: *Carasobarbus* Karaman, 1971, *Kosswigobarbus* Karaman, 1971 и *Mesopotamichthys* Karaman, 1971 (Bănărescu, 1997; Ekmekci, Bănărescu, 1998). Сомнительно отнесение к *Barbus* африканских диплоидных «мелких барбусов» и гексаплоидных «крупных барбусов», которые составляют совершенно отдельную филогенетическую ветвь в подсемействе (Durand et al., 2002). В настоящее время к роду относят только виды, населяющие Европу, Азию на восток до Ирана и бассейна Аральского моря, и Северо-Восточную Африку (Howes, 1987; Doadrio, 1990; Ráb, Collares-Pereira, 1995; Berrebi et al., 1996; Bănărescu, Bogutskaya, 2003). На основании обширных морфологических и генетических данных (Лёвин, 2004; Doadrio, 1990; Machordom, Doadrio, 2001a,b; Bănărescu, Bogutskaya, 2003) в роде выделяли два подрода: *Barbus* s. str. (syn. *Pseudobarbus* Bielz, 1853) и *Luciobarbus* (syn. *Aspiobarbus* Berg, 1932, *Bertinius* Fang, 1942, *Bertinichthys* Whitley, 1953 и *Messinobarbus* Bianco, 1998), статус которых повышен до родового (Богуцкая, Насека, 2004) (см. *Luciobarbus*).

Тело удлинённое, толстое или уплощённое с боков. Последний неветвистый луч спинного плавника мягкий членистый или утолщён, со слившимися члениками (кроме вершины), зазубрен по заднему краю или гладкий. Утолщённого колючковидного луча в анальном плавнике нет. Характерно сочетание 8½ ветвистых лучей в спинном плавнике и 5½ ветвистых лучей в анальном плавнике. Рот нижний, но не поперечный. Бугорчатая нижняя губа с более или менее хорошо развитой срединной лопастью, отделённой от подбородка бороздой или складкой. Нижняя челюсть без роговой обкладки. Две пары усиков, ростральная и максиллярная.

Около 26–28 видов в Европе и юго-западной Азии; в бассейне Каспийского моря два вида, *B. cyri* De Filippi, 1865 и терский усач *B. ciscaucasicus* Kessler, 1877.

***Barbus cyri* De Filippi, 1865 — куринский усач**

Barbus cyri De Filippi, 1865: 358 [река Кура у Тифлиса; голотип: MZUT 690 (Tortonese, 1961)].

Многие авторы считают куринского усача синонимом вида *Barbus lacerta* Heckel, 1843 (описанного из реки Куейк у Алеппо [Халеба]) или его подвидом,

Barbus lacerta cyri. Обзор мнений и список синонимов приведены у Коуда (Coad, 2012).

Речная пресноводная рыба, бентофаг. Эндемик бассейна (в реках южного берега Каспийского моря от Куры до Атрека включительно). Включен в список условно, поскольку указания на находки в море требуют подтверждения.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

Capoeta Valenciennes, 1842 — храмули

Capoeta Valenciennes, in Cuvier, Valenciennes, 1842: 278 (ж. род; типовой вид: *Cyprinus capoeta* Gueldenstaedt, 1773 по абсолютной тавтономии).

В настоящее время принято выделение отдельного рода *Capoeta* (Krupp, Schneider, 1989; Coad, Krupp, 1994; Bănărescu, 1999; и др.). Азиатские виды храмуль, в том числе из черноморского и каспийского бассейнов, ранее обычно относили к африканскому роду *Varicorhinus* (Берг, 1914, 1949а; и др.).

Тело удлинённое, толстое или уплощённое с боков. Рот нижний, поперечный. Нижняя челюсть с острой роговой обкладкой. Усики отсутствуют или есть, одна или две пары. Последний неветвистый луч спинного плавника утолщён, зазубрен по заднему краю. Утолщённого колючковидного луча в анальном плавнике нет. Глоточные зубы трёхрядные, обычно четыре зуба в длинном ряду (в отличие от пяти у *Barbus* и *Luciobarbus*). Кишечник очень длинный (в 7–10 раз длиннее длины тела), образует петли. Брюшина чёрная.

Не менее 20 видов в юго-западной Азии, в том числе в бассейне Чёрного и Каспийского морей. В бассейне Каспийского моря два вида (один вид, по видимому, не имеет пригодного научного названия).

***Capoeta cf. gracilis* (Gueldenstaedt, 1773) — ленкоранская храмуля**

Cyprinus capoeta Gueldenstaedt, 1773: 508, pl. 8 (fig. 1, 2), tabl. (Каспийское море; Кура с притоками у Тифлиса; синтипы неизвестны).

Cyprinus fundulus Gueldenstaedt, 1773: 508 (Кура у Тифлиса; синтипы неизвестны).

Традиционно (Берг, 1914 и др.; Абдурахманов, 1962) в советской литературе выделяли подвида *Capoeta capoeta gracilis* (Keyserling, 1861) — ленкоранская храмуля, в ареал которого включали бассейн Каспийского моря от рек к югу от Куры до Атрека. Ареал номинативного подвида ограничивали бассейном Куры. Однако вид *gracilis* (*Scaphiodon gracilis* Keyserling, 1861: 9, 12, табл. 4) описан из Исфагана в центральном Иране, и идентификация ленкоранской храмули как *gracilis* Keyserling, 1861 не была обоснована какими-либо данными. Бэнэреску (Bănărescu, 1999), который придерживался концепции политипического вида (вида с большим числом подвидов), выделял ленкоранскую храмулю как *Capoeta capoeta* aff. *gracilis* — неназванный подвид неясного статуса, считая, однако, что в Сефидруде обитает именно *C. capoeta gracilis*. Куринская и ленкоранская храмули различаются формой края спинного плавника, степенью развития утолщённого луча спинного плавника (Bănărescu, 1999; Coad, 2012) и, наиболее суще-

ственно, числом позвонков (Лёвин и др., 2005), что служит аргументом в пользу придания видового статуса ленкоранской храмуле [таким названием, в этом случае, может стать *Capoeta fundulus* (Gueldenstaedt, 1773), но потребуются выделение неотипа].

Куринская храмуля в Каспийском море не отмечена. Ленкоранская храмуля — также речная рыба, но встречается в Энзелийской лагуне и в заливе Горган (Державин, 1934; Bianco, Bănărescu, 1982; Holčík, Oláh, 1992; Abdoli, 2000).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Luciobarbus* Heckel, 1843 — шуковидные усачи**

Luciobarbus Heckel, 1843: 1019 [м. род; типовой вид: *Luciobarbus esocinus* Heckel, 1843 по последующему обозначению (Jordan, 1919: 211)].

О разделении традиционного объёма рода *Barbus* см. выше. Представителями рода *Barbus* sensu stricto в бассейне Каспийского моря являются *B. cyri* и терский усач *B. ciscaucasicus* Kessler, 1877, а видами рода *Luciobarbus* — *L. mursa* (Gueldenstaedt, 1773), *L. brachycephalus* (Kessler, 1972) и *L. capito* (Gueldenstaedt, 1773).

Две пары усиков; обычно четыре глоточные зуба в основном ряду, гладкая и узкая нижняя губа без срединной лопасти.

Определительная таблица видов рода *Luciobarbus*

1. Ветвистых лучей спинного плавника $7\frac{1}{2}$. Общее число чешуй боковой линии 62–92, обычно более 65. Преддорсальное расстояние заметно меньше постдорсального расстояния (рис. 54а).....***L. brachycephalus caspius*.**
- Ветвистых лучей спинного плавника $8\frac{1}{2}$, редко $7\frac{1}{2}$. Общее число чешуй боковой линии 53–72, обычно 60–65. Преддорсальное расстояние больше постдорсального расстояния (рис. 54б).....***L. capito capito*.**

***Luciobarbus brachycephalus caspius* (Berg, 1914) — каспийский короткоголовый усач**

Barbus brachycephalus caspius Берг, 1914: 612, рис. 119 [южная и западная части Каспийского моря; Кура, Терек, Волга, Урал; синтипы: ЗИН №№ 2982(8), 3895(10), 9108(1), 9109(2), 9117–18(11, 1), 9124(8), 10619 (утрачен)].

Barbus obtusirostris Яковлев, 1870: 102 (младший ономим названия *Barbus obtusirostris* Valenciennes, 1842; дельта Волги; синтипы неизвестны).

Номинативный подвиж, *L. brachycephalus brachycephalus* Kessler, 1982, описан из Сыр-Дарьи (Кесслер, 1872: 52, табл. рис. 7 (рис. 9–11). Таксономические отношения двух подвигов требуют изучения.

Подвид каспийский короткоголовый усач — эндемик бассейна Каспийского моря. Проходная рыба. Распространён в южной и западной частях моря, откуда для размножения входит в Терек, Куру, Ленкоранчай, Сефидруд, Горган. До постройки Мингечаурской ГЭС поднимался в Куру до нижнего течения Алазани. Единичные экземпляры известны из Волги, Терека, Самура. В море держится

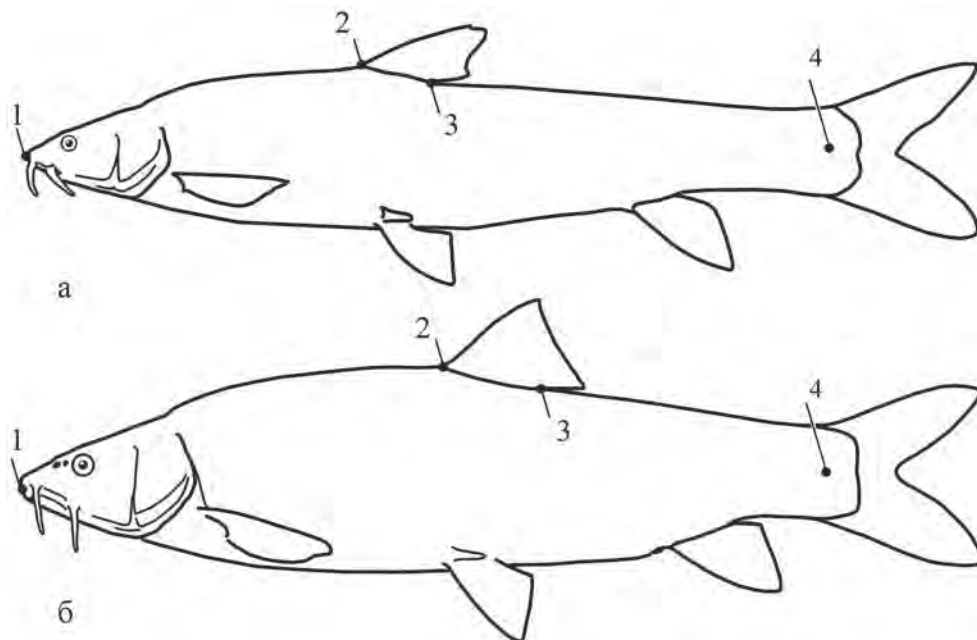


Рис. 54. а — расстояние 1–2 меньше расстояния 3–4; б — расстояние 1–2 больше расстояния 3–4.

преимущественно в прибрежных зонах на глубинах от 13 до 25 м (Яковлев, 1870; Державин, 1934, 1949; Казанчиев, 1981; Аскеров и др., 2001; Bănărescu, Bogutskaya, 2003).

Природоохранный статус. По мнению Иванова (2001б), каспийский усач находится на грани исчезновения. МСОП (IUCN, 2001): «уязвимый» (VU) A2cd для *Luciobarbus brachycephalus sensu lato*, в том числе и из Каспийского моря (Freyhof, Kottelat, 2008е). В Иране отнесён к категории CR согласно критериям МСОП (Kiabi et al., 1999).

***Luciobarbus capito capito* (Gueldenstaedt, 1773) — усач булат-маи**

Cyprinus capito Gueldenstaedt, 1773: 519 (р. Кура; синтипы неизвестны).

Cyprinus bulatmai Hablizl, 1783: 6 (Энзели) [это название появилось также у Гмелина (Gmelin, 1784: 135)].

Cyprinus chalybeus Walbaum, 1792: 24 (указание на *Cyprinus bulatmai* Hablizl).

Cyprinus chalybatus Pallas, 1814: 292 (Энзели).

Cyprinus mystaceus Pallas, 1814 (partim: Тифлис).

Barbus capito var. *tiflissica* Каменский, 1899: (Кура у Тифлиса).

Barbus bilkewitschi Булгаков, 1923: 236, рис. (Атрек).

Barbus capito serratus Соколинский, 1927: 173 (Южный Каспий).

Barbus capito capito nation *platycephalus* Абдурахманов, 1960: 801 [название непригодно как инфраподвидовое (ст. 45.5 МКЗН); Банковский промысел на Куре].

Подвид — эндемик бассейна Каспийского моря. Обитает в южной и средней части Каспия. Входит во все реки западного побережья от Терека до Куры и Ленкоранчая и во все реки иранского побережья до Атрека. Наряду с проходными особями имеются рыбы, проводящие всю жизнь в реках (Казанчеев, 1981; Karimpour, 1998; Bianco, Bănărescu, 1982; Holčík, Oláh, 1992; Bănărescu, Bogutskaya, 2003). Книпович (1921) указывает этот вид с глубин 9,15–14,2 м в иранской части моря.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): «уязвимый» (VU) A2cd для *Luciobarbus capito* sensu lato, в том числе и из Каспийского моря (Freyhof, Kottelat, 2008f). В Иране отнесён к категории «нуждающийся в охране» (Kiabi et al., 1999).

***Подсемейство Cultrinae — культрины**

Отличается от подсемейства Leuciscinae, к которому близко, наличием соединения надглазничного сейсмочувствительного канала с подглазничным (Богущая, 1988б), присутствием утолщённого колючковидного незазубренного луча в спинном плавнике, трёхрядными глоточными зубами. У всех Cultrinae имеется киль на брюхе. Икринки пелагические.

***Hemiculter Bleeker, 1860 — востробрюшки**

Hemiculter Bleeker, 1860a¹: 432 [м. род; типовый вид: *Culter leucisculus* Basilewsky, 1855 по последующей монотипии (Bleeker, 1860b: 282)].

Рыбы небольшого размера с удлинённым, сильно уплощённым с боков телом. Боковая линия сильно изогнута (между средней линией брюха и боковой линией 1–3 чешуйки). Бесчешуйный киль на брюхе от основания грудного плавника до анального отверстия.

***Hemiculter leucisculus (Basilewsky, 1855) — корейская востробрюшка**

Culter leucisculus Basilewsky, 1855: 238 (реки, впадающие в залив Tschili [Po-Hai; залив Бохай]).

Синонимию и её обоснование см. Васильева, Козлова (1988).

Впервые этот вид в Каспийском море зарегистрирован в Энзелийской лагуне (Holčík, Razavi, 1992), где стал довольно многочислен. Найден в ирригационных каналах вдоль каспийского берега в Иране (Jolodar, Abdoli, 2004). Интродуцирован в Иран непреднамеренно, вероятно, с партиями китайских растительноядных рыб из республик Центральной Азии бывшего СССР и/или из Румынии в 1967 г. (Coad, 2012).

Подсемейство Cyprininae — ципринины

Последний неветвистый луч спинного и анального плавников утолщён, жёсткий, колючковидный, зазубренный по заднему краю. Спинной плавник длинный,

¹ Уточнение дат опубликования работ Блекера сделаны М. Коттла (Kottelat, 2011); ранее эта публикация была датирована 1859 г. (Богущая, Насека, 2004).

с $14\frac{1}{2}$ – $22\frac{1}{2}$ ветвистыми лучами. Анальный плавник короткий, с $5\frac{1}{2}$ – $8\frac{1}{2}$ ветвистыми лучами. Надглазничный канал соединяется с подглазничным. Передний край клейтрума с вырезкой. Верхняя обонятельная кость с медиальным (непарным) отростком, к которому крепится связка от кинэктоида. Претктоид парный. Ямка для прикрепления мышц, отводящих крышечную кость (*fossa dilatatoris operculi*) имеет широкое отверстие в своей передней стенке, ведущее в глазницу; через это отверстие проходит часть мышцы *m. dilatator operculi*, крепящаяся к нижней поверхности лобной кости (в отличие от *Leuciscinae*, *Gobioninae*, *Tincinae*, *Pelecinae* и *Hypophthalmichthyinae*, у которых *fossa dilatatoris operculi* располагается только на крыше черепа — без отверстия, а *m. dilatator operculi* крепится только с дорсальной поверхности лобной и клиновидно-ушной костей).

***Carassius Jarocki*, 1822 — караси**

Carassius Jarocki, 1822: 71 (м. род; типовой вид: *Cyprinus carassius* Linnaeus, 1758 по первоначальному обозначению).

Тело укороченное, сильно сжатое с боков. Рот небольшой, конечный. Усиков нет (в отличие от *Cyprinus* с двумя парами усиков); если усик имеется, то это, возможно, результат отдалённой гибридизации с сазаном (Берг, 1949б). Глоточные зубы однорядные, 4-4 (в отличие от *Cyprinus* с трёхрядными зубами). Последний неветвистый луч спинного и анального плавников утолщён, жёсткий, колючковидный, зазубренный по заднему краю. Спинной плавник длинный, в нём $14\frac{1}{2}$ – $22\frac{1}{2}$ ветвистых луча. Кости дорсальной и латеральной поверхностей черепа не скульптурированы.

Определительная таблица видов рода *Carassius*

1. Жаберных тычинок на первой жаберной дуге не более 26–33. Край спинного плавника заметно выгнут (закруглён); вырезка хвостового плавника неглубокая, сглаженная (рис. 55а).....
..... ***Carassius carassius*.**
- Жаберных тычинок на первой жаберной дуге 35–52. Край спинного плавника слегка или заметно вогнут (вырезан); вырезка хвостового плавника треугольной формы, сравнительно глубокая (рис. 55б).....
..... ****Carassius gibelio*.**

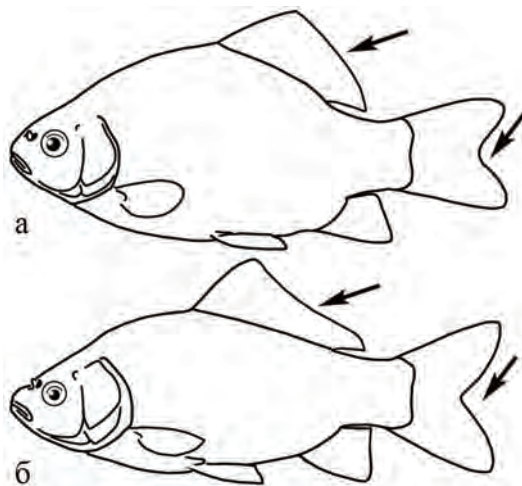


Рис. 55.

Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) — обыкновенный карась, золотой карасьCyprinus carassius* Linnaeus, 1758: 321 (пруды Европы; синтипы неизвестны).

Помимо признаков, указанных в ключах, золотой карась отличается от серебряного карася (см. ниже) следующими признаками: чешуя заметно радиально скульптурирована (рис. 56а) (vs. не скульптурирована у *C. gibelio*, рис. 56б), обычно 6½ ветвистых лучей в анальном плавнике (vs. всегда 5½), общее число позвонков 31–34, обычно 32–33 (vs. 28–31, обычно 29–30), 18–30 зубчиков на нечленистой части последнего неветвистого (утолщённого) луча спинного плавника (рис. 57а) (vs. обычно 9–15, рис. 57б; эти отличия наиболее заметны при сравнении одноразмерных экземпляров), брюшина светлая (vs. тёмная), тёмное

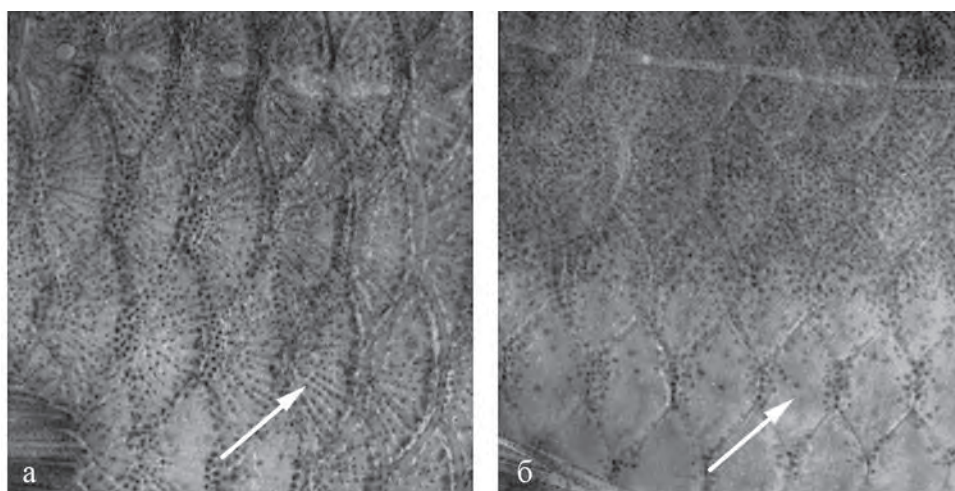


Рис. 56.

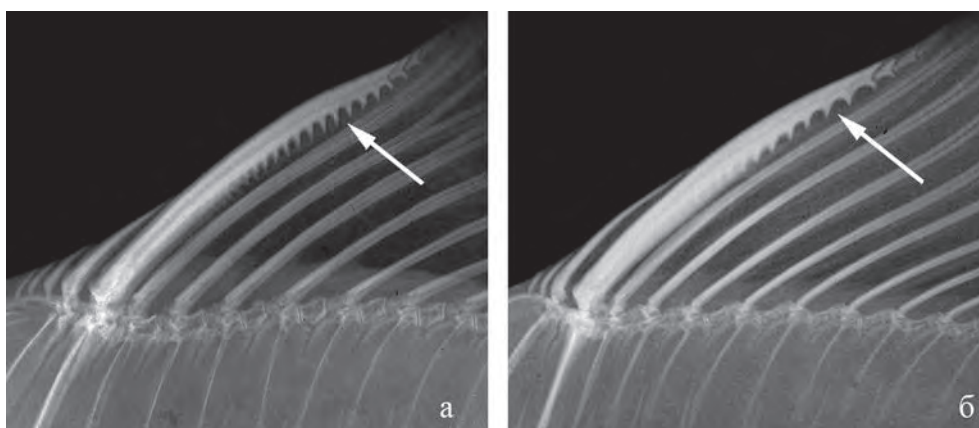


Рис. 57.

пятно у основания хвостового плавника у молоди и изредка у взрослых особей (vs. нет пятна) (по Szczerbowski, 2002, с изменениями).

Золотой карась — пресноводная оседлая рыба, обитающая в рассматриваемом регионе в нижнем течении Волги, Урала, Терека; южнее не встречается. По всей видимости, аборигенный вид, и указания на «карася» *C. carassius* в дельте Волги (Кайзер, 1915; Чугунов, 1928; Берг, 1949а; Казанчеев, 1963) следует относить именно к этому виду. По данным Кизиной (1986), в конце 1950-х — начале 1960-х гг. в контрольных уловах встречался только золотой карась. Повышение уровня Каспия способствовало образованию новых подтопленных водоёмов в дельте Волги, благодаря чему область обитания этого вида здесь расширилась (Кушнаренко, 2003). У калмыцкого берега золотой карась является очень редким видом (Петрушкиева и др., 2002, 2004).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (но численность сокращается) (Freyhof, Kottelat, 2008g).

****Carassius gibelio* (Bloch, 1782) — серебряный карась**

Cyprinus gibelio Bloch, 1782: 71, pl. 12 (Курляндия, Померания, Силезия, Пруссия и другие земли).

Валидное научное название серебряного карася может стать предметом дискуссии и обращения в Международную комиссию по зоологической номенклатуре, поскольку предполагаемые синтипы вида *Cyprinus gibelio* Bloch, 1782 являются экземплярами обыкновенного карася, *Cyprinus carassius* Linnaeus, 1758 (Kalous et al., 2004).

Сравнение с золотым карасем см. выше.

Ранние сведения о серебряном карасе в дельте Волги ограничиваются указанием, что он там встречается (Берг, 1949а; Казанчеев, 1963). В конце 1950-х — начале 1960-х гг. в контрольных уловах в дельте Волги встречался только золотой карась (Тряпицына, 1965; Кизина, 1986). Казанчеев (1981) уже включает серебряного карася в список видов Каспийского моря, но приводит очень ограниченную информацию: «обнаружен только в дельте Волги и в низовьях Терека». По-видимому, серебряный карась — непреднамеренный интродуцент в низовьях Волги, где, как и везде, он обладает очень высоким потенциалом натурализации и саморасселения. В 1970-е годы повсеместно произошло увеличение в уловах доли серебряного карася, как в волжском, так и в терском районах (Кушнаренко, 2003; Абдусаматов и др., 2004б; Петрушкиева и др., 2002, 2004). В этот период из-за маловодья авандельта Волги превратилась в мелководный, малопроточный водоём. С конца 1970-х гг. начался период повышения уровня моря, что привело к рассредоточению карасей на подтопленных участках мелководий. В дальнейшем наблюдалось активное освоение карасями, в основном серебряным, всех водоёмов дельты и Волго-Ахтубинской поймы (Кушнаренко, 2003).

***Cyprinus* Linnaeus, 1758 — карпы**

Cyprinus Linnaeus, 1758: 320 [м. род; типовой вид: *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 по последующему обозначению (Guichenot, 1835: 8)].

Крупные рыбы с уплощённым с боков телом, крупной головой с закруглённым рылом и сильно выдвижным ртом. Усиков две пары. Глоточные зубы крупные, расположенные в три ряда (обычно 1.1.3-3.1.1). Спинной плавник длинный, с $14\frac{1}{2}$ – $23\frac{1}{2}$ ветвистыми лучами. Последний неветвистый луч спинного и анального плавников утолщён, жёсткий, колючковидный, зазубренный по заднему краю. Кишечный канал длинный. Кости дорсальной и латеральной поверхностей черепа заметно скульптурированы.

***Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 — сазан**

Cyprinus carpio Linnaeus, 1758: 320 [Европа; указания на ранние работы, в том числе Гроновиуса (Gronovius, 1736), из коллекции которого сохранился синтип BMNH 1853.11.12.139 (кожа), см. Wheeler (1958)].

Cyprinus carpio var. *caspicus* Walbaum, 1792: 17 (устья Волги и Дона; синотипы неизвестны).

Cyprinus carpio fluviatilis Правдин, 1945: 11 (затоны Волги у Саратова).

Сазан широко распространен в бассейне Каспийского моря, имеет речную и полупроходную формы. Встречается не только в пресноводных водоёмах, но и в солоноватоводных зонах моря с глубинами от 4,5 до 10–30 м и солёностью 3,1–10,7‰. Обычно выделяют две экологические формы северокаспийского и терского сазана: полупроходную, обитающую в море перед устьями рек и размножающуюся в дельтах и разливах Терека, Волги, Урала, и туводную, постоянно обитающую в низовьях рек и размножающуюся тут же (Дёмин, 1962; Неловкин, 1963; Казанчеев, 1981; Кушнаренко, 2003; Сулейманов, 2004). Изменение гидрологического режима Волги после зарегулирования её стока повлияло на популяции полупроходного сазана, снизив его численность и уменьшив зону распространения. С повышением уровня моря условия размножения сазана в авандельте Волги снова резко ухудшились (Кушнаренко, 2003).

Кроме аборигенного сазана, в бассейне Каспийского моря в естественных водоёмах встречается карп, разводимый в рыбоводных хозяйствах (об истории одомашнивания карпа см., например, Balon, 1974, 1995a, b). Это затрудняет оценку таксономического статуса естественных популяций, поскольку в СССР широко культивировали амурского сазана, *Cyprinus rubrofasciatus* La Cepède, 1803 (в отечественной литературе как *C. carpio haematopterus*) (см. Kottelat, 2001a, b). Его обособленность от европейско-среднеазиатского сазана подтверждается молекулярными данными (Gross, Kohlmann, 2004). В иранской литературе для водоёмов побережья Каспийского моря и самого моря указывают как аборигенного *C. carpio*, так и интродуцированного (Abdoli, 2000; Abdoli, Naderi, 2009).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): уязвимый (VU): A2ce (Freyhof, Kottelat, 2008h).

Подсемейство Gobioninae — gobiонины

Тело обычно удлинённое, веретеновидное. Рот обычно полунижний или нижний. Характерно сочетание $7\frac{1}{2}$ ветвистых лучей в спинном плавнике и $6\frac{1}{2}$ ветвистых лучей в анальном плавнике. Колючих неветвистых лучей в плавниках обычно нет. В отличие от большинства других групп палеарктических карповых, анальное отверстие располагается на некотором расстоянии от начала основания анального плавника, т.е. сдвинуто в сторону брюшного плавника, и расстояние от анального отверстия до анального плавника может достигать 80% расстояния между брюшным и анальным плавниками. Расстояние между началом основания спинного и началом основания анального плавника относительно большое (доля числа позвонков между первыми птериigioфорами спинного и анального плавника составляет 27–47% общего числа позвонков против 20–25 у других карповых). Предорсальных позвонков мало в абсолютном (9–12) и относительном исчислении (менее 20% общего числа позвонков). Есть преанальные хвостовые позвонки, и брюшная полость оканчивается на уровне первого хвостового позвонка. Одна пара максиллярных усиков. Надглазничный сейсмический канал соединяется с подглазничным каналом (рис. 33; исключение составляют формы с вторичным разобщением каналов вследствие общей редукции каналов сейсмической системы). Передняя часть верхней обонятельной кости несёт удлинённый вперёд медиальный отросток, к которому крепится связка от кинэптоида.

Евразия. Распространение всех родов, за исключением *Gobio* и *Romanogobio*, ограничено восточной Азией (включая Японию).

***Gobio* Cuvier, 1816 — пескари**

Gobio Cuvier, 1816: 193 (м. род; типовый вид: *Cyprinus gobio* Linnaeus, 1758 по монотипии).

Тело невысокое, брюшной профиль слабо выгнут. Хвостовой стебель недлинный (его высота около $\frac{1}{2}$ его длины). Голова слегка или заметно сжата с боков. Рот нижний, большой, подковообразный. Усик относительно короткий (1–1,5 диаметра глаза), обычно не достигает вертикали заднего края глаза. Глоточные зубы двурядные, как правило, 3.5–5.3. Анальное отверстие обычно располагается близко от основания анального плавника. Горло голое или очешуенное в большей или меньшей степени. Чешуя среднего размера, 38–51 в полной боковой линии. Спинные чешуи передней части тела не несут эпителиальных гребней, подобно тому, что наблюдается у *Romanogobio* в каспийском бассейне. Общее число позвонков 37–43; туловищных позвонков больше, чем хвостовых, на 2–4 позвонка; мало преанальных хвостовых позвонков — это состояние отражает сравнительно близкое положение анального отверстия к основанию анального плавника.

О современной таксономии и систематике пескарей рода *Gobio* см. обзорные публикации (Богущая, Насека, 2004; Kottelat, Freyhof, 2007). В бассейне Каспий-

ского моря обитают два аборигенных вида: *Gobio volgensis* Vasil'eva, Mendel, Vasil'ev, Lusk et Lusková, 2008 и *Gobio holurus* Fowler, 1976. В дельтах рек зарегистрирован один вид.

***Gobio volgensis* Vasil'eva, Mendel, Vasil'ev, Lusk et Lusková, 2008 — волжский пескарь**

Gobio volgensis Vasil'eva, Mendel, Vasil'ev, Lusk, Lusková, in Mendel et al., 2008: 1073, Supplementary Fig. SM_2 (Москва-река у Старой Рузы).

Пресноводная рыба. Возможно, эндемик бассейна Каспийского моря. Встречается в дельтах Волги и Урала; зарегистрирован в пределах Астраханского заповедника (Казанчеев, 1981; Кизина, Коблицкая, 1999; и др.) как *G. gobio*. Собственно в море волжский пескарь не отмечен.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, 2010a).

****Pseudorasbora* Bleeker, 1860 — псевдорасборы**

Pseudorasbora Bleeker, 1860a: 435 [ж. род; типовой вид: *Leuciscus pusillus* Temminck et Schlegel, 1846 по последующей монотипии (Bleeker, 1860b: 261)].

Тело удлинённое, заметно сжатое с боков. Голова, в отличие от туловища, уплощена дорсовентрально, её высота почти равна ширине. Верхний и нижний профили одинаково выгнуты. Хвостовой стебель высокий и длинный. Глаз сравнительно крупный; в отличие от других родов *Gobioninae*, он расположен на средней линии тела, заметно ниже уровня крыши черепа. Рот небольшой, верхний. Ротовая щель ориентирована почти вертикально. Край нижней челюсти покрыт роговым чехликом. Губы тонкие, нижняя широко прервана посередине. Усик отсутствует. Глоточные зубы однорядные, 5-5. Анальное отверстие располагается у основания анального плавника или несколько сдвинуто вперёд (на одну-две чешуи). Горло полностью очешуено. Чешуя крупная, 33–44 в полной боковой линии (или в боковом ряду, если боковая линия неполная). Каналы сейсмосенсорной системы на голове редуцированы (укорочены, фрагментированы). Позвонков мало — 33–38, чаще около 36; туловищных позвонков всегда заметно больше, чем хвостовых (в среднем на 3 позвонка).

Четыре вида в Восточной Азии; один вид непреднамеренно интродуцирован и повсеместно расселился и натурализовался в Европе и Азии за пределами естественно ареала.

****Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) — амурский чебачок**

Leuciscus parvus Temminck, Schlegel, 1846: 215, pl. 102 (fig. 3, 3a, 3b) (Япония)

Зарегистрирован в Куме в 1981 г. (Иванов, Комарова, 2008). Обычен в каналах оросительной системы в низовьях Кумы (данные А.М. Насеки, 2004). Непреднамеренно интродуцирован в Иране и в настоящее время многочислен в ирригационных каналах, лагунах и заливах всего каспийского побережья,

в частности, у Горгана, в эстуарии Сефидруда и прилежащих водах и в Энзелийской лагуне (Coad, Abdoli, 1993; Abbasi et al., 1999; Jolodar, Abdoli, 2004; Coad, 2012).

***Romanogobio Bănărescu, 1961* — румынские пескарки**

Romanogobio Bănărescu, 1961: 332 (м. род; как подрод рода *Gobio*; типовой вид: *Gobio kesslerii* Dybowski, 1862 по первоначальному обозначению).

Тело невысокое, брюшной профиль прямой. Хвостовой стебель длинный, как правило, низкий (его высота около $\frac{1}{3}$ его длины). Голова слабо сжата с боков. Рот нижний, большой, подковообразный. Усик, как правило, длинный (его длина 1,5–4 диаметра глаза), заходит за вертикаль середины глаза, часто доходит до края предкрышки. Глоточные зубы двурядные, как правило, 3.5–5.3. Анальное отверстие заметно сдвинуто вперёд от основания анального плавника, расположено примерно на половине расстояния между брюшным и анальным плавниками. Горло голое. Чешуя среднего размера, 39–46 в полной боковой линии. Свободная часть спинных чешуй обычно несёт на своей поверхности эпителиальные гребни (отсутствуют только у *R. pentatrichus* Naseka et Bogutskaya, 1998 из бассейна Кубани), которые различаются величиной и числом; в большинстве случаев имеется один центральный гребень и одна-две пары гребней, расположенных с обеих сторон от центрального. Общее число позвонков 39–44; туловищных позвонков меньше, чем хвостовых, на 1–4 позвонка (т.е. хвостовой отдел позвоночника длиннее, чем туловищный); сравнительно много, до 5, преанальных хвостовых позвонков (это связано с далёким положением анального отверстия по отношению к основанию анального плавника).

Статус подрода был повышен до родового (Naseka, 1996), что подтверждено последующими морфологическими и молекулярно-генетическими данными. О современной таксономии и систематике пескарей рода *Romanogobio* см. обзорные публикации (Богущая, Насека, 2004; Kottelat, Freyhof, 2007).

Около 16 видов в Европе и восточной Азии. В бассейне Каспийского моря обитают три вида: *Romanogobio albipinnatus* (Lukasch, 1933), *Romanogobio ciscaucasicus* (Berg, 1932) (от Кумы до Самура) и *Romanogobio macropterus* (Kamensky, 1901) (Кура). В дельте Волги зарегистрирован один вид.

***Romanogobio albipinnatus* (Lukasch, 1933) — белопёрый пескарь**

Gobio albipinnatus Лукаш, 1933: 57, рис. 12, табл. (реки Вятка, Кильмезь, Аджимка, Буя, Воя, Шошма в бассейне р. Волги).

Пресноводная рыба. Эндемик бассейна Каспийского моря (Волга, Урал, возможно, Эмба). Зарегистрирован в пределах Астраханского заповедника (Кизина, Коблицкая, 1999; данные А.М. Насеки по сборам А.Ф. Коблицкой). Собственно в море белопёрый пескарь не отмечен.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008i).

***Подсемейство Hypophthalmichthyinae — хипофтальмихтиины**

Таксономический ранг этой группы является предметом дискуссий; в литературе как триба Hypophthalmichthyini (Богущая, 1988а, 1990а, б; Богущая, Насека, 2004), подсемейство Hypophthalmichthyinae или в составе подсемейства Leuciscinae (Kottelat, Freyhof, 2007).

Тело сильно сжатое с боков, голова относительно крупная. Глаз расположен очень низко. Ротовая щель почти вертикальная. Спинной плавник очень короткий, в нём обычно $7\frac{1}{2}$ ветвистых лучей, анальный плавник удлинённый, в нём $10\frac{1}{2}$ – $15\frac{1}{2}$ ветвистых лучей; в плавниках нет колючковидных или утолщённых лучей. Жаберные перепонки соединены между собой и не приращены к межжаберному промежутку. Чешуя очень мелкая, 85–130 в боковой линии. Глоточные зубы однорядные, обычно 4–4. Жаберные тычинки тонкие, очень длинные и многочисленные. Имеется наджаберный орган, образованный на нёбе видоизменёнными верхними элементами жаберных дуг. Последние подглазничные кости в виде трубочек, полностью лишены пластин. Глоточная кость прободена несколькими отверстиями. Надглазничный сейсмосенсорный канал не соединяется ни с подглазничным, ни с надвисочным каналом (рис. 61а).

****Aristichthys* Oshima, 1919 — пёстрые толстолобики**

Aristichthys Oshima, 1919: 246 (м. род; типовой вид: *Leuciscus nobilis* Richardson, 1845 по монотипии).

Aristichthys синонимизирован с *Hypophthalmichthys* Bleeker, 1860 (Howes, 1981 и многие последующие авторы), но часто как отдельный род (Богущая, 1990а, б; Богущая, Насека, 1997; Решетников, 1998; Masuda et al., 1984; Chen et al., 1998; Brylińska, 2000; и др.). С точки зрения филогенетических отношений, клада *Hypophthalmichthys* (два вида) + *Aristichthys* (один вид) хорошо обособлена и демонстрирует ясную дихотомию, что позволяет трактовать их как два рода в составе одного надродового таксона.

По ряду признаков близок к *Hypophthalmichthys*, описанному ниже. Основные отличия от последнего: непокрытый чешуёй киль только от брюшных плавников до анального плавника; жаберные тычинки свободные, их количество меньше, чем у *Hypophthalmichthys*; жевательная поверхность глоточных зубов без заметных борозд; вентральная поверхность наджаберного органа с четырьмя слабо выраженными валиками.

Монотипический род.

****Aristichthys nobilis* (Richardson, 1845) — пёстрый толстолобик**

Leuciscus nobilis Richardson, 1845: 140, pl. 63 (fig. 3) [Кантон [Гуанчжоу], Китай; голотип BMNH 1968.3.11.4. (Whitehead, 1970)].

Начиная с 1964 г. и особенно широкомасштабно в 1970–1980 гг. подросшая молодь пёстрого толстолобика выпускалась в дельты Волги, Урала, Куры, Терека, в водохранилища Волго-Донского канала, во внутренние водоёмы Дагестана вместе с белым толстолобиком. Из нерестово-выростных хозяйств дельты Волги

с 1964 по 1977 г. было выпущено 10 млн. экз. белого и пёстрого толстолобика (без указания по видам) (Иванов, 2000). Нерест наблюдался в нижней Волге на участке реки от села Чёрный Яр до села Каменный Яр (Белоцерковский, 1984). На этом основании сделали вывод, что натурализация произошла (Иванов, 2000). В 1966 г. в Аракумские водоёмы было вселено 1275 экз. двухлеток пёстрого толстолобика, отмечен его нерест в Тереке (Магомедов, 1981). Как и у белого толстолобика, возможно существование небольших самовоспроизводящихся популяций, например, в Тереке (Абдусамадов, 1986; Абдусамадов и др., 2004а). Преимущественно зоопланктофаг.

****Hypophthalmichthys* Bleeker, 1860 — толстолобики**

Hypophthalmichthys Bleeker, 1860: 433 [м. род; типовой вид: *Leuciscus molitrix* Valenciennes, 1842 по последующему обозначению (Bleeker, 1863, in Bleeker, 1863–1864: 28)].

После публикации Хауса (Howes, 1981) некоторые авторы (например, Kottelat, 1997) объединяют *Hypophthalmichthys* с *Aristichthys* (см. выше).

Глаз расположен очень низко, его нижний край лежит ниже уровня угла рта. На брюхе от горла до анального плавника киль, непокрытый чешуёй. Глоточные зубы однорядные, обычно 4-4; их жевательная поверхность широкая, с медиальной бороздой и мелкими поперечными бороздками. Жаберные тычинки (общим числом более 500–600) с возрастом срастаются между собой перемычками, образующими своеобразную сетку. Наджаберный орган покрыт узкими складками, проходящими по всей его поверхности. Общее число позвонков обычно 40 (21+19).

Два вида с естественным ареалом в восточной Азии. Широко интродуцированы за пределы естественного ареала, объекты аквакультуры. В Каспийском море один вид.

****Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) — белый толстолобик**

Leuciscus molitrix Valenciennes, in Cuvier, Valenciennes, 1844: 360 (Китай; типовые экземпляры неизвестны).

Начиная с 1964 г. и особенно широкомасштабно в 1970–1980 гг. подрошенная молодь выпускалась в дельты Волги, Урала, Куры, Терека, в водохранилища Волго-Донского канала, во внутренние водоёмы Дагестана. Из нерестово-вырастных хозяйств дельты Волги с 1964 по 1977 г. было выпущено 10 млн. экз. белого и пёстрого толстолобика (без указания по видам) (Иванов, 2000). Нерест наблюдался в нижней Волге на участке реки от села Чёрный Яр до села Каменный Яр (Белоцерковский, 1984). Это дало основания полагать, что натурализация произошла (Иванов, 2000). Однако численность остаётся на низком уровне. Возможно существование небольших самовоспроизводящихся популяций, но, по мнению Панина с соавторами (2005), достоверных данных, подтверждающих это, нет. Нерест и развитие молоди отмечены в дельте Волги в недавнее время (см. Приложение Рыбы Астраханского заповедника).

Подсемейство Leuciscinae — леуцисины

Усики нет. Утолщённых колючеобразных лучей в анальном плавнике нет, в спинном нет у большинства таксонов (есть в пяти-шести родах). Надглазничный сейсмочувствительный канал никогда не соединяется с подглазничным (рис. 61). Предкрышечно-нижнечелюстной канал соединяется с подглазничным через отросток крышечной кости (рис. 61, *ор*) (плезиоморфная черта; в отличие от близкого подсемейства Pseudaspininae, ранее рассматривавшегося в статусе трибы Pseudaspinini, которое характеризуется разрывом между этими каналами и отсутствием канала на отростке крышечной кости). Верхняя обонятельная кость с вырезкой по переднему краю, ограниченной боковыми отростками, к которым крепится раздвоенная связка от кинэтомойда. Претомойд непарный.

Сложная, возможно, не монофилетическая группа. Выделено несколько триб (Богущая, 1988а, 1990а, б). Северная Америка и Евразия (за исключением Индии и Юго-Восточной Азии). В Каспийском море встречаются виды только трёх триб.

Триба Abramidini***Abramis* Cuvier, 1816 — лещи**

Abramis Cuvier, 1816: 194 [м. род; типовый вид: *Cyprinus brama* Linnaeus, 1758 по последующему обозначению (Jordan, 1917: 99)].

Группу из четырёх видов (лещ, синец, белоглазка, густера) традиционно разделяли (Берг, 1949а; и мн. др.) на два рода — первые три вида относили к *Abramis*, а последний — к *Blicca*. Однако ряд авторов включают их в один род *Abramis* (Шутов, 1969; Щербуха, 1973; Kottelat, 1997; Hänfling, Brandl, 2000; Brylińska, 2000; и др.). В то же время, отличия синца и белоглазки, как от леща, так и от густеры по ряду признаков, служили основанием для их сегрегации как подрода (Щербуха, 1973) или отдельного рода (Fitzinger, 1873; Hensel, 1978; Богущая, Насека, 2004; Kottelat, Freyhof, 2007). Паразитологические данные (Wierzbicka, 1977) и филогенетические построения, основанные на молекулярно-генетических данных (Durand et al., 2002), говорят в пользу выделения отдельных родов *Abramis*, *Blicca* и *Ballerus* при выделении *Vimba*. Данные из первых филогенетических работ (Briolay et al., 1998; Hänfling, Brandl, 2000; Cunha et al., 2002; Durand et al., 2002) можно было трактовать и в пользу объединения *Abramis*, *Blicca*, *Vimba* и *Ballerus*, как это было сделано и на основании морфологических данных (Howes, 1981). Однако более обстоятельные исследования (Perea et al., 2010) подтвердили обоснованность обособления *Abramis*, *Blicca*, *Vimba* и *Ballerus* на родовом уровне.

Тело высокое, сильно сжатое с боков. На брюхе за брюшными плавниками киль, непокрытый чешуёй. Перед спинным плавником свободная от чешуй полоска. Спинной плавник короткий, в нём обычно 9½ ветвистых лучей. Анальный плавник длинный, в нём 22½–30½ ветвистых лучей. Чешуя средних размеров, 48–60 в боковой линии. Глоточные зубы однорядные, обычно 5–5. Рот полунижний, небольшой, но чрезвычайно сильно выдвижной. Общее число позвонков

обычно 43–45 (21–22 позвонка в туловищном отделе и 22–23 в хвостовом, наиболее обычные формулы позвоночника 22+22, 22+23 и 21+22, рис. 48а). Надглазничный сейсмочувствительный канал удлинён назад, но не соединяется с надвисочным каналом.

Монотипический род.

***Abramis brama* (Linnaeus, 1758) — лещ**

Cyprinus brama Linnaeus, 1758: 326 [озёра Европы; название основано на литературных источниках, в том числе каталоге Гроновиуса (Gronovius, 1736), из коллекции которого сохранился синтип BMNH 1853.11.12.147 (кожа) (см. Wheeler, 1958)].

Abramis brama orientalis Берг, 1949а: 774 [Аральское м. у Муйнака, оз. Ясхан по Узбекистану; как замещающее название для *Abramis brama bergi* Grib et Vernidub, 1935 (младшего омонима названия *Abramis sapa bergi* Belyaev, 1930)].

Некоторые авторы выделяют подвид *A. brama orientalis*. Берг (1949а) и последующие авторы относили к ареалу подвида *orientalis* бассейн Каспийского и Аральского морей. Согласно Бергу, каспийский лещ имеет больше жаберных тычинок, меньше позвонков и чешуй боковой линии, чем типичный лещ из бассейна Балтийского моря. Кожара и Мироновский (1988) на основании фенетического анализа большого числа выборок по всему ареалу *A. brama sensu lato* выделили 8 групп популяций, но не придали им таксономического статуса. Кожара и Изюмов (1991) обосновали отнесение каспийского леща к номинативному подвиду, оставив название *orientalis* за лещом из бассейна Аральского моря. Многие авторы подвидов не выделяют (Решетников и др., 1997; Kottelat, Freyhof, 2007).

Лещ Каспийского моря — полупроходная рыба. В море держится в зоне слабосоленоватых или пресных вод, включая заливы Энзелийский и Горган в Иране. Для икрометания идёт в Волгу, Урал, Терек, Куру, реки Ленкоранского района, крупные реки иранского побережья до Атрека (Державин, 1934; Кожин, 1957; Казанчев, 1981; Holčík, Oláh, 1992; Abbasi et al., 1999). Область распространения леща в Северном Каспии несколько меньше по сравнению с водами — около 36 тыс. км². Далеко в море взрослый лещ не выходит и обитает вблизи дельты в районах моря с глубинами 3–4 м. Распространение леща тесным образом связано с солёностью воды. Оптимальная для обитания леща солёность воды — 4–6‰. В водах с более высокой солёностью он встречается редко. Летальной для спермы и икры является солёность 7‰ (Терещенко, 1917; Дементьева, 1952; Танасийчук, Воинов, 1956; Сидорова, 1971, 1989; Кушнаренко, Сибирцев, 1978). В годы, когда Северный Каспий в половодье слабо пополнялся пресным стоком, в восточном районе Северного Каспия, куда пресный сток почти не доходил, лещ не встречался (Кушнаренко, 2003). Терский лещ нагуливается по всему притерскому району до глубин 6 м и солёности 6,7‰, но южнее устья Сулака не продвигается (Дёмин, 1962). В водоёмах Волго-Ахтубинской поймы, в нижнем течении Урала и его дельте, а также в низовьях Куры обитает туводный лещ.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008j).

***Ballerus* Heckel, 1843 — синцы**

Ballerus Heckel, 1843: 1033 (м. род; типовой вид: *Cyprinus ballerus* Linnaeus, 1758 по монотипии).

О выделении рода см. *Abramis*.

Тело высокое, сильно сжатое с боков. На брюхе за брюшными плавниками киль, непокрытый чешуёй. Перед спинным плавником свободная от чешуи полоска. Спинной плавник короткий, в нём обычно $8\frac{1}{2}$ или $9\frac{1}{2}$ ветвистых лучей. Анальный плавник длинный, в нём $34\frac{1}{2}$ – $44\frac{1}{2}$ ветвистых лучей. Глоточные зубы однорядные, обычно 5-5. Общее число позвонков 46–49; в отличие от *Abramis*, хвостовой отдел заметно длиннее туловищного, в нём 25–27 позвонков (20–22 позвонка в туловищном отделе).

Два вида в Европе и западной Азии; оба встречаются в бассейне Каспийского моря.

Определительная таблица видов рода *Ballerus*

1. Рот конечный (рис. 58а). Чешуя относительно мелкая, общее число чешуй боковой линии 65–75.....***B. ballerus*.**
- Рот полунижний (рис. 58б). Чешуя среднего размера, общее число чешуй боковой линии 48–57.....***B. sapo*.**

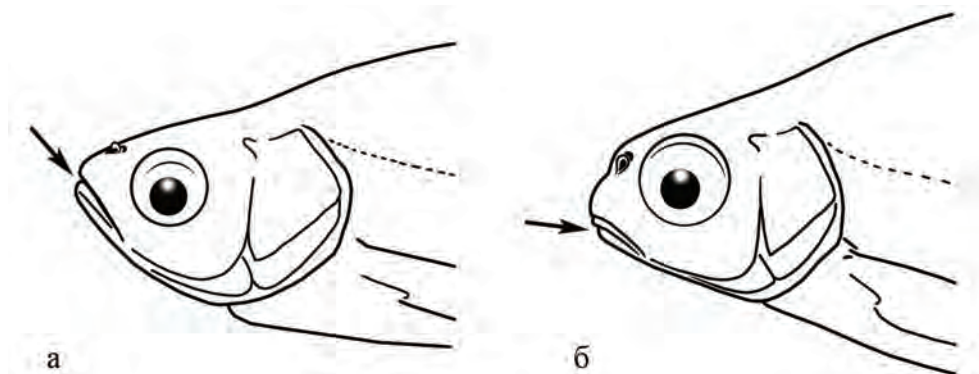


Рис. 58.

***Ballerus ballerus* (Linnaeus, 1758) — синец**

Cyprinus ballerus Linnaeus, 1758: 326 (озёра Европы; синтип неизвестен).

Преимущественно речная рыба; полупроходная популяция малочисленна. Есть в Волге, Урале и в опреснённой зоне Северного Каспия до глубины 3–4 м; в Тереке, Кура и других реках не встречается (Казанчев, 1981). В море распространён до изобаты 7 м и изогалины 4‰. К началу 2000-х гг. область нагула годовиков синца в северной части Каспийского моря уменьшилась из-за общего падения численности вида (Никитин, 2006).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, 2010b).

***Ballerus sapa sapa* (Pallas, 1814) — обыкновенная белоглазка**

Cyprinus brama minor Forster, 1767: 356 [низовья Волги; голотип или синтипы неизвестны; nomen oblitum — насколько известно, не использовалось с 1899 г. (см. ст. 23.9 МКЗН)].

Cyprinus sapa Pallas, 1814: 328 (притоки р. Волга: Сура, Самара, Кинель; голотип или синтипы неизвестны).

Обитает в Волге, Урале, Тереке, а также в опреснённой зоне Северного Каспия. В литературе начала и середины XX века белоглазку относили к полупроходным рыбам (Дёмин, 1962). Она нагуливалась в опреснённых зонах моря, прилежащих устьям рек, и заходила в дельтовые водоёмы или разливы низовий только для икрометания. В годы понижения уровня моря и уменьшения стока рек много белоглазки оставалось в реке, и в опреснённой зоне Северного Каспия она встречалась в небольшом количестве, преимущественно в области мелководий между устьями Волги и Урала (Казанчев, 1981).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (без подвигов) (Freyhof, Kottelat, 2008k).

***Ballerus sapa bergi* (Belyayev, 1929) — южнокаспийская белоглазка**

Abramis sapa bergi Беляев, 1929: 87 (Кура; местонахождение синтипов неизвестно).

Южнокаспийскую белоглазку некоторые авторы выделяют в отдельный подвид. По ограниченным данным, она незначительно отличается от номинативного подвида несколько большим числом чешуй в боковой линии, меньшим числом ветвистых лучей в анальном плавнике, более длинным рылом, более длинным заглазничным расстоянием, меньшим диаметром глаза, менее высоким телом, более низким спинным плавником (Беляев, 1929; Берг, 1949а; и др.).

Подобно южнокаспийскому жереху-хашаму, южнокаспийская белоглазка отличается от номинативного подвида, распространённого в Волге, Урале, Тереке и прилежащих областях Северного Каспия, тем, что является проходной, а не полупроходной рыбой (Абдурахманов, 1962; Казанчев, 1981; Аскеров и др., 2001). Указывают, что она обитает вдоль всего западного и южного берега Каспийского моря и входит во все крупные реки этого района (Куру, Ленкоранчай, Сефидруд) для икрометания (Беляев, 1929; Державин, 1934; Аскеров и др., 2001). Однако современных данных по Ирану нет — в последние годы каспийская белоглазка не была зарегистрирована нигде — ни в Энзелийской лагуне, ни в Сефидруде (Holčík, Oláh, 1992; Coad, 2012). Для Куры, однако, считается промысловой рыбой (Аскеров и др., 2001).

***Blicca* Heckel, 1843 — густёры**

Blicca Heckel, 1843: 1032 (ж. род; типовой вид: *Cyprinus blicca* Bloch, 1782 по монотипии).

Тело умеренно удлинённое или относительно высокое, сжатое с боков. На брюхе за брюшными плавниками киль, непокрытый чешуёй. Анальный плавник

длинный, в нём $15\frac{1}{2}$ – $22\frac{1}{2}$ ветвистых лучей. Чешуя средних размеров, 48–64 в боковой линии. Глоточные зубы однорядные, обычно 5-5. Рот нижний, полулунный. Рыло более или менее вытянутое, выдающееся над верхней губой. Общее число позвонков обычно 40 или 41 (наиболее обычные формулы позвоночника 21+19, 21+20 и 20+20). Надглазничный сейсмочувствительный канал удлинён назад и соединяется с надвисочным каналом (рис. 61б).

Определительная таблица подвидов вида *B. bjoerkna*

1. В анальном плавнике $19\frac{1}{2}$ – $23\frac{1}{2}$, чаще $21\frac{1}{2}$ – $22\frac{1}{2}$, ветвистых лучей. Общее число чешуй боковой линии 43–51, чаще 45–49. Жаберных тычинок 13–21, чаще 16–18..... *B. bjoerkna bjoerkna*.
- В анальном плавнике $16\frac{1}{2}$ – $22\frac{1}{2}$, чаще $18\frac{1}{2}$ – $20\frac{1}{2}$, ветвистых лучей. Общее число чешуй боковой линии 40–48, чаще 41–45. Жаберных тычинок 12–18, чаще 14–15..... *B. bjoerkna transcaucasica*.

Blicca bjoerkna bjoerkna (Linnaeus, 1758) — обыкновенная густера

Cyprinus bjoerkna Linnaeus, 1758: 326 (озёра Швеции; синтипы неизвестны).

Cyprinus gibbosus Pallas, 1814: 324 (Сура и Волга; синтипы неизвестны).

Густера — пресноводная рыба, обитающая также в слабосоленоватых зонах моря, примыкающих к устьям рек. До начала падения уровня Каспийского моря густера обладала признаками полупроходной рыбы: большую часть годового цикла проводила в опреснённых зонах, прилежащих дельтам и устьям рек, а весной производители мигрировали к нерестилищам, расположенным преимущественно в средней части дельты (в Волге) и в притерских разливах (в Тереке) (Дёмин, 1962; Казанчеев, 1981).

При понижении уровня моря и уменьшении стока рек густера в большей степени, чем это было раньше, оказалась привязана к водоёмам речной системы, в частности к дельте и авандельте Волги, где область её распространения изменяется в связи с динамикой прибрежной, наиболее опреснённой зоны (Кушнаренко, 2003).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (без подвидов) (Freyhof, Kottelat, 2008l).

Blicca bjoerkna transcaucasica Berg, 1916 — закавказская густера

Blicca bjoerkna transcaucasica Берг, 1916: 306 [низовья Куры, Аракс от низовьев до Джульфы, до речки Ленкорани; изученные экземпляры (синтипы) в публикации не указаны, однако есть все основания считать, что описание основано на известных к тому времени Бергу экземплярах из коллекции ЗИН (№№ 2896, 9135, 9145, 9146) из бассейна Куры, Геоктапинки и Кумбаши; определённо, к синтипам можно отнести 1 экз. из № 15517 — Аракс у Джульфы (17.06.1911, колл. Сатунин), поскольку Джульфа специально отмечена Бергом как типовое местонахождение подвида].

Blicca bjoerkna derjavini Дадибян, 1970: 740 [река Севджур (приток Аракса) в Армении; синтипы (часть) хранятся в ЗИН РАН № 38804: канал у совхоза Егегнут, Еджилад-

зански р-н, Армянская ССР в системе реки Севджур, притока Аракса, 23.05.1968, колл. М.Г. Дадибян)].

Требуется ревизия подвида *transcaucasica*. По данным некоторых авторов (Абдурахманов, 1962; Эланидзе, 1983), отличия закавказской густеры от номинального подвида весьма значительны (см. определительную таблицу).

Подвид *B. bjoerkna transcaucasica* — эндемик бассейна Каспийского моря (южной его части). Закавказская густера известна из низовий всех рек южного берега Каспия от Куры до Атрека, а также из Энзелийского залива и распреснённых участков побережья (Державин, 1934; Holčík, Oláh, 1992; Abbasi et al., 1999; Kiabi et al., 1999; Abdoli, 2000; Abdoli, Naderi, 2009; Pourkazemi et al., 2010).

***Vimba* Fitzinger, 1873 — рыбки**

Vimba Fitzinger, 1873: 152 (ж. род; типовой вид: *Cyprinus vimba* Linnaeus, 1758, по абсолютной тавтономии).

Тело умеренно удлинённое или относительно высокое, сжатое с боков. На брюхе за брюшными плавниками киль, непокрытый чешуёй. На спине за спинным плавником киль, покрытый чешуёй (отсутствует у *V. melanops*). Перед спинным плавником свободная от чешуй полоска. Спинной плавник короткий, в нём обычно 8½ или 9½ ветвистых лучей. Анальный плавник длинный, в нём 15½–22½ ветвистых луча. Чешуя средних размеров, 48–64 в боковой линии. Глоточные зубы однорядные, обычно 5–5. Рот нижний, полулуный. Рыло более или менее вытянутое, выдающееся над верхней губой. Общее число позвонков обычно 43–45 (22–23 позвонка в туловищном отделе и 20–22 в хвостовом). Надглазничный сейсмочувствительный канал удлинён назад и соединяется с надвисочным каналом (рис. 61б).

***Vimba persa* (Pallas, 1814) — каспийский рыбец**

(вкл. фото 9)

Cyprinus persa Gmelin, 1774b: 241 (Персия, озёра по Куре; nomen nudum, непригодно).

Cyprinus persa Pallas, 1814: 310 (озёра по Куре; голотип или синтипы неизвестны).

Каспийского рыба часто выделяли как подвид обыкновенно рыба *V. vimba persa* (например, Берг, 1949а; Бэнэреску и др., 1970; Lelek, 1987; Coad, 1995; Bogutskaya, 1997; Богущкая, Насека, 2004) на основании морфологических отличий. В частности, каспийский рыбец отличается от *Vimba vimba* (Linnaeus, 1758) более крупной чешуёй: 46–55 в боковой линии, наичаще 48–51 (против 50–65, наичаще 54–60, в зависимости от бассейна). Молекулярно-генетические данные также дают основание для придания каспийскому рыбу видового статуса (Hänfling et al., 2009). Берг (1949а: 797) указывал для каспийского рыба два неветвистых луча в спинном плавнике; мы не обнаружили этого ни у одного из 126 изученных экземпляров. По всей видимости, самый небольшой первый луч не был просчитан Бергом (и Глебовым, на которого ссылается Берг) (см. также комментарий к описанию семейства Cyprinidae выше).

Проходная рыба. В море обитает преимущественно у западного и южного побережий — вдоль азербайджанского побережья был многочислен в Аграханском, Большом и Малом Кызылагачском заливах, заходил в реки Терек, Самур, Кусарчай, Кура, Виляшчай, Кумбашинка, Ленкоранчай. В Иране каспийский рыбец известен из многих рек от Астары до Горганского залива. В Волгу заходят единичные особи, в Урале совсем не встречается (Державин, 1934; Кожин, 1957; Казанчеев, 1981; Аскеров и др., 2001; Holčík, Oláh, 1992; Abbasi et al., 1999; Kiabi et al., 1999; Abdoli, 2000; Abdoli, Naderi, 2009). Кайзер (1915), однако, отмечал весьма выраженный нерестовый ход в Волге. В море известен с глубины 54 м зимой и 10 м летом в воде с солёностью 8,4–11,2‰ (Сулейманов, 2004).

Природоохранный статус. По мнению Иванова (2001б), каспийский рыбец находится на грани исчезновения. МСОП (IUCN, 2001): статус *V. persa* отдельно от *V. vimba* оценен не был. В Иране отнесён к категории «вид, находящийся в состоянии близком к угрожаемому» (NT) согласно критериям МСОП (Kiabi et al., 1999; Mostafavi, 2007 — цит. по: Coad, 2012). В Азербайджане в 1994 г. было выловлено 109 экз. (Кулиев, Зарбалиева, 2001). По данным исследовательских уловов каспийский рыбец был отмечен в 2003 г. вблизи устья Куры (до 4 экз. на траление) (Сулейманов, 2004).

Триба Alburnini

Alburnus Rafinesque, 1820 — уклейки

Alburnus Rafinesque, 1820: 236 (м. род; типовой вид: *Cyprinus alburnus* Linnaeus, 1758 по абсолютной тавтономии).

Chalcalburnus Берг, 1932: 45 (м. род; типовой вид: *Cyprinus chalcoides* Gueldenstaedt, 1772 по первоначальному обозначению).

Отсутствие чётких морфологических границ между родами *Alburnus*, *Chalcalburnus* и *Alburnoides* было отмечено рядом авторов и высказано предположение, что их следует синонимизировать (Bianco, 1980; Krupp, 1985; Coad, 1991). Действительно, эти три рода разделяют ряд редких для Leuciscinae специализаций, в частности, примерное равенство туловищного и хвостового отделов позвоночника, что послужило основой для их объединения (Bogutskaya et al., 2001). Однако генетические данные показывают отсутствие близкой филогенетической связи между *Alburnus*+*Chalcalburnus* и *Alburnoides* (Hänfling, Brandl, 2000; Cunha et al., 2002; Perea et al., 2010).

Тело умеренно удлинённое, сжатое с боков. На брюхе за брюшными плавниками киль, непокрытый или частично покрытый чешуёй, более или менее острый. Спинной плавник короткий, в нём обычно 7½ или 8½ ветвистых лучей. Начало спинного плавника позади вертикали основания брюшных плавников, у некоторых видов заметно позади (на середине расстояния между спинным и анальным плавниками). Анальный плавник более или менее длинный, в нём 9½–22½ ветвистых луча. Чешуя плотно сидящая или тонкая, легко опадающая, круп-

ная или средних размеров, 35–85 в боковой линии. Глоточные зубы гладкие или слегка зазубренные, двурядные, обычно 2.5–5.2. Рот конечный или полуверхний, завороченный. Общее число позвонков обычно 39–43 (21–23 позвонка в туловищном отделе и 19–21 в хвостовом).

Не менее 30 видов в Европе и западной Азии; в бассейне Каспийского моря 4 вида.

Определительная таблица видов рода *Alburnus*

1. Брюшной киль между анальным отверстием и основанием брюшного плавника отчасти покрыт чешуёй, голый от анального отверстия не более чем до половины длины кия (рис. 59а). Общее число чешуй боковой линии 57–74. Задний конец плавательного пузыря заострён. Максимальная общая длина 30–50 см.....*A. chalcoides*.
- Брюшной киль между анальным отверстием и основанием брюшного плавника полностью голый или покрыт чешуёй только у основания брюшного плавника (рис. 59б), редко до половины длины кия. Общее число чешуй боковой линии 38–60. Задний конец плавательного пузыря закруглён. Максимальная общая длина 10–22 см.....2.
2. Ветвистых лучей анального плавника $14\frac{1}{2}$ – $21\frac{1}{2}$, обычно $17\frac{1}{2}$ – $20\frac{1}{2}$ *A. alburnus*.
- Ветвистых лучей анального плавника $9\frac{1}{2}$ – $18\frac{1}{2}$, обычно $10\frac{1}{2}$ – $16\frac{1}{2}$ 3.
3. Обычно $8\frac{1}{2}$ ветвистых лучей спинного плавника. Общее число жаберных тычинок 16–25. Общее число позвонков 38–40 (обычно 20+19, 20+18, 20+20). Яркой тёмной полосы на боку тела нет (вкл. фото 11).....*A. hohenackeri*.
- Обычно $7\frac{1}{2}$ ветвистых лучей спинного плавника. Общее число жаберных тычинок 12–17. Общее число позвонков 40–42 (обычно 21+20, 21+21, 20+21). На боку тела от глаза до конца хвостового стебля яркая тёмная полоса (вкл. фото 12)*A. filippii*.



Рис. 59.

***Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) — укля, уклейка**

Cyprinus alburnus Linnaeus, 1758: 325 (пресные воды Европы; типовые экземпляры неизвестны).

Показано (Богущая, 1998), что младшим синонимом *Alburnus alburnus* является название, предложенное для уклейки из междуречья Волги и Урала: *Alburnus charusini* Герценштейн, в Зограф, Каврайский, 1889: 50 (Камыш-Самарские озёра в устье р. Малый Узень). Это название было ранее распространено на обе формы кавказской уклейки (см. ниже, *A. hohenackeri*) — северокавказскую и закавказскую, которых включали в один таксон и давали ему видовое (или подвидовое в случае включения в один вид с *Alburnus alburnus*) название *charusini* (Петров, 1926; Берг, 1932, 1949а; Державин, 1949; Абдурахманов, 1962; Petrov, 1930; и мн. др.).

Пресноводная рыба. В дельте Волги отмечена, в основном, в средней и верхней части; зарегистрирована в пределах Астраханского заповедника (Казанчеев, 1981; Кизина, Коблицкая, 1999). Собственно в море укля не отмечена.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (без подвидов).

***Alburnus chalcoides* (Gueldenstaedt, 1772) — каспийская шема (вкл. фото 10)**

Cyprinus chalcoides Gueldenstaedt, 1772: 540, табл. рис. 16 (реки юга России; голотип или синтипы неизвестны).

Cyprinus clupeoides Pallas, 1776b: 704 (Каспийское море, Терек и Кура; голотип или синтипы неизвестны) [как *clupoides* у Вальбаума (Walbaum, 1792: 32)].

Leuciscus albuloides Valenciennes, in Cuvier, Valenciennes, 1844: 298 (реки Персии; голотип или синтипы неизвестны).

Alburnus longissimus Варпаховский, 1892: 154 (река Геоктапинка, Ленкоранский район; синтипы: ЗИН №№ 8653, 8654; BMNH 1891.10.7.28).

Alburnus latissimus Каменский, 1901: 120 (устье Куры; голотип 273 мм, местонахождение неизвестно).

Chalcalburnus chalcoides iranicus Световидов, 1945: 144 (речка вблизи города Шахе, бассейн реки Талар; синтипы: ЗИН №№ 31221, 31222).

Каспийская шема рассматривалась ранее в качестве номинативного подвида полиморфного вида с большим черноморско-каспийско-аральским ареалом (например, Берг, 1949а, и др.). Оснований для выделения нескольких подвидов в бассейне Каспийского моря нет (Coad, 2012). *Alburnus chalcoides*, возможно, конспецифичен аральской шемае *A. chalcoides aralensis* Berg, 1924. Многие географические группы популяций или подвиды шемаи черноморского бассейна получили статус видов — *A. danubicus* Antipa, 1909, *A. derjugini* Berg, 1923, *A. istanbulensis* Battalgil, 1941, *A. leobergi* Freyhof et Kottelat, 2007, *A. mandrensis* Drensky, 1943, *A. mentoides* Kessler, 1859, *A. sarmaticus* Freyhof et Kottelat, 2007, *A. schischkovi* Drensky, 1943, *A. vistonius* Freyhof et Kottelat, 2007) [см. Freyhof, Kottelat (2007a, b) и Kottelat, Freyhof (2007)].

Проходная рыба (Дёмин, 1962). Каспийская шема населяет преимущественно юго-западную часть моря, в Северном Каспии встречаясь очень редко. Выдер-

живаает солёность до 10–11%, а на нерест идёт в реки, главным образом в Куру, Терек, Ленкоранчай, реки иранского побережья (ранее — до Атрека). В Волгу и Урал заходят единичные экземпляры, раньше по Волге поднималась до Казани. После зарегулирования рек образовала жилые формы в ряде водохранилищ, в частности, в Мингечаурском (Державин, 1934; Кожин, 1957; Световидов, 1945; Holčík, Oláh, 1992; Kiabi et al., 1999; Abdoli, 2000; Abdoli, Naderi, 2009).

Природоохранный статус. По мнению Иванова (2001б), каспийская шема находится на грани исчезновения. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008m). В Иране отнесена к категории NT (вид, находящийся в состоянии близком к угрожаемому), согласно критериям МСОП (Kiabi et al., 1999; Mostafavi, 2007 — цит. по: Coad, 2012).

***Alburnus filippii* Kessler, 1877 — куринская уклейка**

Alburnus filippii Кесслер, 1877: 153 [Кура у Тифлиса; синтипы: ЗИН №№ 2914(2), 2925(13), 2926(1), 54012 (16; из № 2926) и BMNH 1897.7.5:33; лектотип, № 2926, выбран Богущкой в 1996 г., но тогда не опубликован (Coad, 2012)].

Номенклатурный комментарий. Лектотип ЗИН №2926 (SL 75,3 мм) обозначен здесь для фиксации таксономической принадлежности названия и избежания номенклатурной путаницы, которая могла бы возникнуть в связи с употреблением названия *Alburnus eichwaldii* De Filippi, 1836 (сейчас в роде *Alburnoides*). Два синтипа *A. eichwaldii*, хранящиеся в Венском естественно-научном музее, NMW 55516, принадлежат к виду *A. filippii* (вкл. фото 11).

Эндемик бассейна Каспийского моря. Обитает в реках от Куры до Сефидруда включительно. Известна из низовий последнего и из Энзелийской лагуны (Holčík, Oláh, 1992; Abbasi et al., 1999; Kiabi et al., 1999; Abdoli, Naderi, 2009). Карта распространения этого вида в Иране с точками находок приведена Коудом (Coad, 2012).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Alburnus hohenackeri* Kessler, 1877 — кавказская уклейка (вкл. фото 12)**

Alburnus hohenackeri Кесслер, 1877: 156 (Карабах; голотип: ЗИН № 2839).

Alburnus alasanicus Каменский, 1901: 104 [Алазань у Напорири; два синтипа длиной 99,5 и 98 мм, хранились в Кавказском музее в Тифлисе (Тбилиси), № 155 (Радде, 1899: 319)].

Alburnus hohenackeri var. *latifrons* Каменский, 1901: 111 (Сунжа; два синтипы длиной до 117 мм, хранились в Кавказском музее в Тифлисе (Тбилиси), № 158a (Радде, 1899: 319)].

Alburnus lucidus var. *macropterus* Каменский, 1901: 113 [Алазань у Напорири; голотип длиной 95 мм, хранился в Кавказском музее в Тифлисе (Тбилиси), № 156с (Радде, 1899: 319)].

Alburnus alburnus charusini natio *dagestanicus* Петров, 1926: 146 (название непригодно как инфраподвидовое, ст. 45.5 МКЗН; кавказское побережье Каспийского моря).

Alburnus alburnus charusini natio *elata* Петров, 1926: 153 (название непригодно как инфраподвидовое; река Прорва в низовьях Терека, Сулак, Дивичинский лиман).

Alburnus striatus Петров, 1926: 155 [Кызылагачский залив, Астрабадский залив (залив Горган); известный синтип: ЗИН № 24393 (у острова Сара в Кызылагачском зал.)].

Alburnus alburnus natio dagestanicus Petrov, 1930: 142 (новая комбинация для названия *dagestanicus*, название здесь пригодно; кавказское побережье Каспийского моря).

Речная рыба, эндемичный вид каспийского бассейна; встречается во всех реках от Кумы на юг до Сефидруда и далее на восток до Атрека включительно. Отмечен в Кызылагачском заливе, Энзелийской лагуне и заливе Горган (Петров, 1926; Державин, 1934; Holčík, Oláh, 1992; Kiabi et al., 1999; Abbasi et al., 1999; Abdoli, Naderi, 2009).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008n).

***Leucaspius* Heckel et Kner, 1858 — верховки**

Leucaspius Heckel, Kner, 1858: 145 (м. род; типовой вид: *Leucaspius abruptus* Heckel et Kner, 1858 по монотипии).

Тело умеренно высокое, сжатое с боков. Спинной плавник короткий, в нём обычно $8\frac{1}{2}$ или $9\frac{1}{2}$ ветвистых лучей, начинается несколько позади вертикали основания брюшного плавника. Анальный плавник немного удлинённый, в нём обычно $10\frac{1}{2}$ – $13\frac{1}{2}$ ветвистых лучей. Чешуя легко опадающая, средних размеров, 38–52 в боковом ряду. Боковая линия отсутствует или неполная, оканчивается на первых 2–15 (редко до 19) чешуях. Глоточные зубы двурядные или однорядные (до полной редукции зубов короткого ряда), в длинном ряду 5 или 4 зуба. Общее число позвонков наичаще 39 или 40; туловищный отдел равен хвостовому (20+20) или только немного длиннее последнего (20+19).

***Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843) — обыкновенная верховка**

Squalius delineatus Heckel, 1843: 1041 (у Вены, Моравия; синтипы: NMW 49738, 50794, 50796).

Leucaspius delineatus delineatus natio caucasicus Берг, 1949а: 612 [название непригодно как инфраподвидовое, см. ст. 45.5 МКЗН; описание основано на ЗИН №№ 2897, 2998 из Закавказья и данных Троицкого для лиманов Кубани, рек Бейсуг и Челбасы, экземпляре, собранном Пробатовым из Подкумка у Суворовской (в коллекции ЗИН отсутствует); кроме того, Берг указывает распространение в низовьях Куры и в Кумбашинке Ленкоранского района].

По данным Берга (1949а), форма *L. delineatus delineatus natio caucasicus*, описанная из Закавказья, отличается меньшим, в среднем, числом ветвистых лучей в спинном плавнике. По данным Абдурахманова (1962), морфологические отличия кавказской верховки от номинативного подвида весьма существенны и по ряду других признаков, в частности, по числу ветвистых лучей анального плавника. Название *Leucaspius delineatus delineatus natio caucasicus* непригодно с позиций зоологической номенклатуры, но его впоследствии использовали в качестве подвидового, по крайней мере, один раз (Arnold, Längert, 1995 — цит. по: Coad, 2012), что делает название пригодным (см. статьи 10.2 и 45.5.1 МКЗН). Возмож-

но, были и более ранние употребления этого названия в подвидовом статусе, поэтому, пока мы воздерживаемся от указания авторов таксона *caucasicus*. Таксономический статус кавказской верховки требует изучения, в частности, сравнения западно-предкавказских и восточно-закавказских форм, которые обе, формально, относятся к подвиду *caucasicus*.

Известна из низовьев Куры, залива имени Кирова и водоёмов Ленкорани (Кулиев, 1989). В Иране есть в низовьях Сефидруда и в Энзелийской лагуне (Coad, 2012).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008o).

Триба Leuciscini

Объединяет трибы Leuciscini и Aspinini, которые рассматривались ранее отдельно (Богущкая, 1988а, 1990а, б).

Aspius Agassiz, 1832 — жерехи

Aspius Agassiz, 1832: 132 (м. род; типовой вид: *Cyprinus aspius* Linnaeus, 1758 по абсолютной тавтономии).

Таксономический комментарий. Парафилетический род; молекулярно-генетические данные указывают на необходимость объединения *Aspius* с родом *Leuciscus* Cuvier, 1816 (Perea et al., 2010).

Крупная рыба с несколько удлинённым уплощённым с боков телом. На брюхе за основанием брюшных плавников киль, покрытый чешуёй. Чешуя мелкая, 60–105 в боковой линии. Спинной плавник короткий, в нём $7\frac{1}{2}$ – $9\frac{1}{2}$ ветвистых лучей. Анальный плавник удлинённый, в нём $12\frac{1}{2}$ или $13\frac{1}{2}$ ветвистых лучей (против $7\frac{1}{2}$ – $9\frac{1}{2}$ у *Leuciscus* и *Squalius*). Край обоих плавников с заметной вырезкой. Рот большой, конечный; симфиз нижних челюстей образует бугорок, входящий в выемку верхней челюсти. Верхняя челюсть слабо выдвижная. Нижняя челюсть с прямым нижним краем, очень длинная (60–65% длины основания черепа против 40–50% у *Leuciscus*). Глоточные зубы гладкие, крючковидные, двурядные, обычно 3.5–5.3. В отличие от *Leuciscus*, третья и четвёртая подглазничные кости очень крупные, широкие, а пятая, если есть, в виде трубочки с очень небольшой пластиной (в отличие от *Squalius* с расширенной пятой подглазничной костью). Позвонков много, 47–52 (против обычно 40–45 у *Leuciscus* и *Squalius*).

Если род *Aspius* не объединять с *Leuciscus*, он включает два вида в Европе и западной Азии. В Каспийском море один вид с двумя подвидами, статус которых требует специального изучения.

Определительная таблица подвидов *A. aspius*

1. Губы без красного пигмента. Общее число чешуй боковой линии 64–76. В анальном плавнике обычно $12\frac{1}{2}$ ветвистых лучей. Общее число позвонков чаще 49 *A. aspius aspius*.

- Губы красные. Общее число чешуй боковой линии 62–105, обычно более 70. В анальном плавнике обычно $13\frac{1}{2}$ ветвистых лучей. Общее число позвонков чаще 50–51 *A. aspius taeniatus*.

***Aspius aspius aspius* (Linnaeus, 1758) — обыкновенный жерех**

Cyprinus aspius Linnaeus, 1758: 325 (озёра Швеции; типовые экземпляры неизвестны).

Полупроходная рыба Северного Каспия, в море встречается в водах с солёностью до 11‰. В реки входит осенью, зимует и нерестится вскоре после вскрытия льда. Образует жилую пресноводную форму. На нерест заходит в Волгу, Урал, Терек. Нерестилища жереха в Урале расположены в 70–150 км от устья. В Волге нерестилища имеются как в дельте, так и значительно выше. Терские нерестилища были расположены в дельте. Нерестилищами служат русловые участки рек (Казанчеев, 1981; Иванов, Комарова, 2008). Жерех — дневной хищник, питается в основном молодью рыб.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (без подвигов) (Freyhof, Kottelat, 2008p).

***Aspius aspius taeniatus* (Eichwald, 1831) — жерех-хашам,
южнокаспийский жерех**

Cyprinus taeniatus Eichwald, 1831: 102 (Кура у Мингечаура; типовые экземпляры неизвестны).

Aspius erythrostomus Кесслер, 1877: 143 (Каспийское море и река Кура, Аральское море и низовья Аму-Дарьи; синтипы не указаны, но Кесслер ссылается на экземпляры из Каспийского моря, привезённые Гриммом, местонахождение этих экземпляров неизвестно, в ЗИН отсутствуют).

Aspius transcaucasicus Варпаховский, 1895: 29 [Ленкоранчай, озеро Буссадагны (Бусадагна); синтипы: ЗИН №№ 10488, 10497, 10498].

Номинативный и южнокаспийский подвиды хорошо различаются по модальным значениям счётных признаков, указанных в ключе, пигментацией и образом жизни; возможно, последний заслуживает выделения на видовом уровне.

Проходная рыба. Обитает в южной части Каспийского моря, но иногда встречается и значительно севернее — до устья Терека. Входит в Куру и другие реки, впадающие в Южный Каспий. По Куру в настоящее время поднимается до плотины Варваринской ГЭС. Жилые формы хашама имеются во всех озёрах и водохранилищах бассейна Куры. Входит также в реки Ленкоранского района Азербайджана, Сефидруд и многие другие реки южного берега моря. В Северном Каспии хашам отмечен в Аграханском заливе, Аракумских и Нижнетерских водоёмах. В промысловых уловах у берегов России в Дагестане и в Азербайджане хашам был отмечен в небольших количествах. В море держится преимущественно в верхних слоях воды в области малых глубин, до 30–40 м. Хищник (Книпович, 1921; Шихшабеков, 1979; Казанчеев, 1981; Кулиев, 2002; Kiabi et al., 1999; Rezaei et al., 2012).

Природоохранный статус. Недостаток данных (Data Deficient, DD) в Иране (Kiabi et al., 1999).

***Chondrostoma* Agassiz, 1832 — подусты**

Chondrostoma Agassiz, 1832: 132 (сп. род; типовый вид: *Cyprinus nasus* Linnaeus, 1758 по монотипии).

Тело невысокое, уплощённое с боков. Рот нижний, поперечный, с роговой обкладкой на нижней челюсти (нижней губы нет); в связи с этим форма костей челюстей своеобразна (см. Богуцкая, 1990а, б). Глоточные зубы однорядные, уплощённые с боков, с узкой коронкой с режущим краем; число зубов от 5 до 7, в равном количестве на правой и левой глоточных костях или на левой их на один зуб больше, например, 7-6). Спинной и анальный плавники не удлинены, не более 10½ ветвистых лучей в спинном и не более 12½ ветвистых лучей — в анальном. В спинном плавнике обычно 4 или 5 неветвистых лучей. Перитонеум чёрный. Кишечный тракт очень длинный, уложен в плотные петли.

Ранее в род включали более 30 видов из Европы и западной Азии; многие виды Иберийского полуострова, в том числе недавно описанные отнесли к новым родам *Achondrostoma* Robalo, Almada, Levy et Doadrio, 2007, *Iberochondrostoma* Robalo, Almada, Levy et Doadrio, 2007, *Protochondrostoma* Robalo, Almada, Levy et Doadrio, 2007 и *Pseudochondrostoma* Robalo, Almada, Levy et Doadrio, 2007, что уменьшило число видов рода до 21.

В реках бассейна Каспийского моря обитают три вида — *Ch. cyri* Kessler, 1877 (куринский подуст), *Ch. oxyrhynchum* Kessler, 1877 (терский подуст) и *Ch. variable* Yakovlev, 1870. Только последний вид условно включён в список рыб, встречающихся в море.

***Chondrostoma variable* Yakovlev, 1870 — волжский подуст**

Chondrostoma variabilis Яковлев, 1870: 107, рис. 3 (устье р. Волга; типовые экземпляры неизвестны).

Этот вид отмечали в дельте Волги (Кизина, Коблицкая, 1999; Иванов, Комарова, 2008; неопубл. данные А.М. Насеки по сборам А.Ф. Коблицкой). В Астраханском заповеднике с 2006 по 2010 г. не регистрировался (см. Приложение 2).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008q).

***Leuciscus* Cuvier, 1816 — ельцы**

Leuciscus Cuvier, 1816: 194 (м. род; типовый вид: *Cyprinus leuciscus* Linnaeus, 1758 по абсолютной тавтономии).

Род, базовый для понимания филогении Leuciscinae (Богуцкая, 1990а, б), традиционно включал до 50 видов, которые группировали (Берг, 1912, 1949а; Bănărescu, 1964; и мн. др.) в четыре подрода: *Leuciscus*, *Idus* Heckel, 1843, *Squalius* Bonaparte, 1837 и *Telestes* Bonaparte, 1837. Позже (Bianco, 1983, 1986; Bi-

anco, Recchia, 1983, Bianco, Knezevic, 1987) рассматривали их лишь как группы видов без формального таксономического статуса. Затем (Bogutskaya, 1994, 1996; Bogutskaya, Zupančič, 1999) было показано, что группа видов «*L. cephalus complex*» sensu Bianco, 1983 включает в себя две отдельные ветви видов, «*L. cephalus–L. lepidus species group*» (Bogutskaya, 1994) и «*L. borysthenticus species group*» (Bogutskaya, 1996), которые были восстановлены как роды *Squalius* и *Petroleiscus* (Bogutskaya, 2002). Затем на основании генетических методов (Ketmaier et al., 1998) был восстановлен род *Telestes*. Таким образом, фактически был повышен статус подродов, но один подрод был разделен на две части. В целом эта схема подтверждается и новыми морфологическими и молекулярными данными (Kottelat, Freyhof, 2007; Perea et al., 2010). Кроме того, молекулярные данные обосновывают синонимизацию *Leuciscus* и *Aspius* (Perea et al., 2010), что пока не отражено в данной книге, поскольку требует подтверждения с использованием морфологических данных, подобно объединению рода *Huso* и рода *Acipenser* (см. выше Acipenseridae).

Наиболее типичные признаки (все — плезиоморфии) следующие: плоточные зубы наичаще 3.5-5.3 (против 2.5-5.2 у *Squalius*), четвёртая и пятая подглазничные кости не расширены; край анального плавника с вырезкой (не выгнут или прямой, как у *Squalius*); число позвонков 40 и более (против 36–39 у *Petroleiscus*). Трудно дать универсальный морфологический диагноз рода, который пока следует считать плезионом; многие виды рода *Squalius* обнаруживают с ним более или менее близкое сходство.

Около 20 видов, северная Евразия. В бассейне Каспийского моря два вида (в море в принимаемых границах — один вид).

Определительная таблица видов рода *Leuciscus*

[*Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758) приведён для сравнения]

1. Общее число чешуй боковой линии 47–53.....*L. leuciscus*.
- Общее число чешуй боковой линии 55–62.....*L. idus*.

Leuciscus idus (Linnaeus, 1758) — язь

Cyprinus idus Linnaeus, 1758: 324 (пресные воды Европы; типовые экземпляры неизвестны).

Пресноводная рыба. В дельте Волги этот вид отмечен, в основном, в средней и верхней части; зарегистрирован в пределах Астраханского заповедника (Казанчеев, 1981; Кизина, Коблицкая, 1999; см. также Приложение 2). Собственно в море язь не отмечен.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008r).

Rutilus Rafinesque, 1820 — плотвы

Rutilus Rafinesque, 1820: 240 (м. род; типовой вид: *Cyprinus rutilus* Linnaeus, 1758 по первоначальному обозначению).

Глоточные зубы однорядные, обычно 6-5 или 5-5. Чешуя плотно сидящая, налегающая, от крупной до сравнительно мелкой, от 33 до 68 в полной боковой линии. Жаберные тычинки короткие, немногочисленные (менее 17). Спинной плавник начинается над основанием брюшных (в отличие от *Scardinius* с более задним положением спинного плавника). В отличие от большинства *Leuciscinae* (кроме *Chondrostoma*), в спинном плавнике 3–5, обычно 4, неветвистых луча (передние могут быть скрыты в коже). Задняя часть глоточного отростка основной затылочной кости расширена в горизонтальной плоскости (уплощена дорсо-вентрально) и мышцы, отводящие нижнеглоточную кость, крепятся к отростку снизу, а не сбоку. Площадка для жерновка крупная, овальной формы, заметно вогнута (Bogutskaya, Iliadou, 2006).

Около 20 видов; Европа и западная Азия.

Определительная таблица видов рода *Rutilus*

1. Общее число чешуй боковой линии 50–63. Общее число позвонков 42–44, туловищных позвонков 25 или 26. Нерестовые бугорки на верхней поверхности головы очень крупные, заострённые на вершине (вкл. фото 14)..... ***R. kutum*.**
- Общее число чешуй боковой линии 42–47. Общее число позвонков 39–42, туловищных позвонков 22–24. Нерестовые бугорки на верхней поверхности головы некрупные, с тупой вершиной 2.
2. Радужная оболочка глаза, брюшной и анальный плавники обычно без красного или оранжевого пигмента. Рот полунижний или нижний: вершина рта ниже уровня нижнего края глаза (рис. 60а)..... ***R. caspicus*.**
- Радужная оболочка глаза, брюшной и анальный плавники всегда с красным или оранжевым пигментом. Рот конечный или почти конечный: вершина рта выше уровня нижнего края глаза (рис. 60б)..... ***R. rutilus*.**

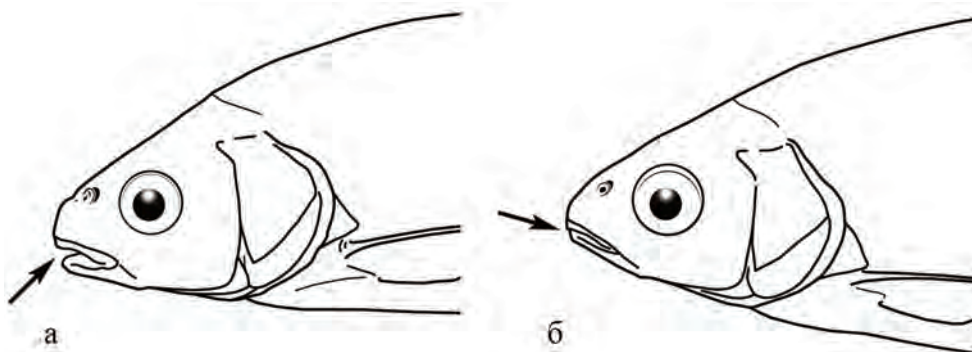


Рис. 60.

***Rutilus caspicus* (Yakovlev, 1870) — вобла (вкл. фото 13)**

Leuciscus rutilus caspicus Яковлев, 1870: 103, рис. 2 (Каспийское море, Волга; синтипы неизвестны).

Rutilus rutilus caspicus natio *knipowitschi* Правдин, 1927: 82 (Астрабадский залив; название непригодно как инфраподвидовое, ст. 45.5 МКЗН; синтипы неизвестны).

Rutilus rutilus caspicus natio *kurensis* Берг, 1932: 323 (Кура; название непригодно как инфраподвидовое, ст. 45.5 МКЗН; синтипы неизвестны).

Rutilus rutilus caspicus natio *geoktshaicus* Барач, 1941: 142 (бассейн Куры: река Карасу (Геокчай) у села Мурадханы; название непригодно как инфраподвидовое, ст. 45.5 МКЗН; синтипы неизвестны).

Обычно рассматривают как подвид плотвы, *Rutilus rutilus caspicus*, или синонимизируют с *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) (Holčík, Skořepa, 1971; Мовчан, Смірнов, 1981; Мироновский, Касьянов, 1986; Ruban, Libosvsky, 1987; и мн. др.). Имеющиеся морфологические и биологические отличия (Гримм, 1896; Касьянов и др., 1982, 1990; Мироновский, Касьянов, 1986, 1987; Касьянов, 1987, 1989; Касьянов, Изюмов, 1990; и др.), а также факт симпатрии, дают основание рассматривать плотву и воблу в статусе отдельных видов, что принято рядом авторов. Вобла и плотва (популяции из низовьев Волги и Урала) различаются признаками, упомянутыми в определительном ключе, а также числом ветвистых лучей спинного плавника (по нашим данным, у воблы среднее значение величины этого признака примерно на 0,5 меньше, чем у плотвы), рядом краниометрических признаков, в частности, шириной нейрокраниума во всех отделах и шириной жевательной площадки заднего отростка основной затылочной кости (величины всех этих признаков статистически достоверно больше у воблы), числом позвонков (общее число позвонков у обоих видов 39–42, но у воблы заметно преобладает 41 и формула 23+18, а у плотвы — одинаково часто 40 и 41 с преобладанием формулы 23+17).

Вобле посвящена обширная литература, которую мы здесь не цитируем. Приведённая ниже информация заимствована из обзорных публикаций (Дементьева, Монастырский, 1939; Казанчеева, 1981; Кушнаренко, 2005; Иванов, Комарова, 2008). Полупроходная стайная рыба. Обитает по всему Каспийскому морю, преимущественно в прибрежной зоне и почти по всему Северному Каспию. Северокаспийская вобла — наиболее распространённая форма. Область её распространения охватывает почти весь Северный Каспий от Терека до Урала. Держится преимущественно в мелководной (до 6 м) и слабо осолонённой (до 7–8‰) зоне. Для икрометания идёт в дельты Волги и Урала и в небольшом количестве — в дельту Терека. В Волге вобла проходит через всю дельту и южную часть водоёмов Волго-Ахтубинской поймы. Небольшая часть рыбы доходит до Енотаевска, а единичные экземпляры — почти до Волгограда. В Урале вобла поднимается и выше дельты, но не далее 120 км от устья. Азербайджанская (куринская) вобла (по сравнению с северокаспийской воблой имеет более высокое тело, короткую голову и меньший диаметр глаза) распространена вдоль всего западного побережья Южного Каспия; более эвригалинная форма, встречается от пресноводных участков до вод с солёностью 12–13‰. Более устойчива к повышенной солёности, нежели лещ — летальной для спермы и икры плотвы яв-

ляется солёность 10‰ (против 7‰ у леща) (Танасийчук, Воноков, 1956). Азербайджанская вобла размножается, в основном, в Малом Кызылагачском заливе. Туркменская (юго-восточная) вобла имеет по сравнению с другими формами наименьшую длину головы, высоту тела и наименьшие размеры плавников. Она обитает в юго-восточной части Каспийского моря до Красноводского залива и несколько севернее. Летом туркменская вобла нагуливается в прибрежной зоне до глубин 15 м от Кара-Богаз-Гола до устья реки Атрек и далее к югу. Зимой область распространения туркменской воблы сужается. Нерестится на разливах низовьев Атрека.

Как и у всех полупроходных рыб, нерестящихся на заливаемых полях и в ильменях, численность и распространение воблы зависят от уровня режима моря и водности впадающих в море рек. Так, некогда вобла заходила в Эмбу, которая при понижении уровня моря потеряла с ним связь. Атрек в настоящее время часто не достигает моря, и нерестовые биотопы воблы оказываются утраченными.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008s).

***Rutilus kutum* (Kamensky, 1901) — кутум (вкл. фото 14)**

Cyprinus kutum Gmelin, 1774b: 223 (nomen nudum, непригодно).

Leuciscus frisii caspius Lönnberg, 1900: 15 (дельта р. Волга; голотип: NRM 9537).

Leuciscus frisii var. *kutum* Каменский, в Радде, 1899: 317 (Божий промысел, Ленкорань; nomen nudum; экземпляры Кавказского музея №№133 и 133а–е)

Leuciscus frisii var. *kutum* Каменский, 1901: 23 (бассейн Каспийского моря).

Номенклатурный комментарий. Публикация Лённберга (Lönnberg, 1900) была известна Бергу, и он справедливо считал *L. frisii caspius* Lönnberg, 1900 и *L. frisii* var. *kutum* Kamensky, 1901 синонимами (Берг, 1912: 47). Тем не менее, следуя Грацианову (1907б) вопреки принципу приоритета, Берг сохранил за кутумом подвидовое название Каменского. Ранее было высказано мнение, что, в случае восстановления видового статуса кутума, следует сохранить употребление младшего синонима *kutum* (Bogutskaya, 1997; Kottelat, 1997).

Помимо упомянутых в ключе признаков, внешнеморфологически отличается от двух других видов рода — *R. rutilus* и *R. caspicus* — вальковатым (округлым в сечении) телом, удлинённым задним концом задней камеры плавательного пузыря (более или менее явственно заострённым против закруглённого) и более крупным размером взрослых особей.

Эндемик бассейна Каспийского моря. В отличие от вырезуба, кутум почти не образует жилых пресноводных популяций. Основная область распространения кутума — Средний и Южный Каспий от устья реки Терек до залива Горган. В Северном Каспии встречается редко, в Волгу и Урал заходят единичные особи. Имеется информация, что летом 2009 г. было поймано 42 экз. кутума в реке Урал в 60 километрах от моря, в черте Махамбетского района Казахстана (<http://www.automan.kz/351815-kutumu-stalo-tesno-v-krasnoj-knige.html>). Мало кутума заходит

и в Куру. Раньше основной нерестовой рекой в Азербайджане была Кумбашинка, но она потеряла своё значение из-за загрязнения и изменения гидрологического режима. На пути в Кумбашинку — в Малом Кызылагачском заливе создан пресный водоём, где теперь и происходит нерест кутума. Различают полупроходного кутума, который в период нерестового хода не заходит выше опреснённых морских заливов и низовий рек; этот кутум нерестится на подводной растительности. Сравнительно небольшая часть кутума была представлена проходной формой, которая поднималась по Куру до Мингечаура, а в других реках — до области горных участков и нерестилась на каменистых и галечных грунтах. Зона моря вдоль западного побережья Среднего и Южного Каспия является главным местом обитания кутума в течение всего года. Основные весенние скопления наблюдаются в юго-западной части моря, прилегающей к Кызылагачскому заливу и Энзелийской лагуне на глубинах от 9 до 24 м. Летом и осенью нагуливающийся кутум уходит довольно далеко от своих нерестилищ. У восточного побережья моря, хотя и в небольшом количестве, кутум постоянно обитает в районе Красноводского залива и бухты Карши, на участке вблизи устья Атрека. Питается преимущественно моллюсками (Мамедов, Беяев, 1932; Кожин, 1957; Казанчеев, 1981; Аскеров и др., 2001; Holčík, Oláh, 1992; Holčík, 1995; Абдусаматов и др., 2002). Библиографию публикаций о кутуме см. Мухтаров, Подушка (2009).

Природоохранный статус. Был включён в Красную Книгу России в категории 2 — сокращающийся в численности подвид вырезуба (*R. frisii*). Впоследствии исключён (Приказ МПР РФ от 09.09.2004 № 635), поскольку сравнительно благополучное состояние популяций не соответствовало критериям Красной Книги. МСОП (IUCN, 2001): LC (в составе *Rutilus frisii*) (Freyhof, Kottelat, 2008t). Интенсивно разводят в Иране (Holčík, 1995; Coad, 2012) и Азербайджане (Каримов, 2011).

***Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) — обыкновенная плотва**

Cyprinus rutilus Linnaeus, 1758: 324 (озёра Европы; возможный синтип: LSL 44 (кожа правой половины тела, см. Wheeler, 1985 и <http://www.linnean.org/specimen-collections/Linnaean+insects+fish+and+shells>).

Leuciscus rutilus var. *fluviatilis* Яковлев, 1873: 334, рис. 3 (дельта Волги; синтипы неизвестны).

Пресноводная рыба. В дельте Волги отмечена, в основном, в средней и верхней части, но есть и в авандельте; постоянно регистрируется в пределах Астраханского заповедника (Казанчеев, 1981; Кизина, Коблицкая, 1999). Собственно в море обыкновенная плотва не отмечена (Иванов, Комарова, 2008).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008u).

***Scardinius* Bonaparte, 1837 — краснопёрки**

Scardinius Bonaparte, 1837: fasc. 19, punctata 96 (м. род.; как подрод рода *Leuciscus*; типовый вид: *Leuciscus scardafa* Bonaparte, 1837 по первоначальному обозначению).

Тело умеренно высокое. Голова небольшая, меньше высоты тела. Чешуя крупная, плотно сидящая; боковая линия полная, 35–42 чешуй. Глоточные зубы двурядные, 3.5–5.3 (против однорядных 5–5 у *Rutilus*); верхние края их сжаты с боков и зазубрены. Рот конечный или полуверхний, обращенный вверх (ротовая щель ориентирована почти вертикально). Спинной плавник расположен позади вертикали основания брюшного, в нем $8\frac{1}{2}$ – $10\frac{1}{2}$ ветвистых. В анальном плавнике $10\frac{1}{2}$ – $12\frac{1}{2}$ ветвистых лучей. На брюхе, за брюшными плавниками, киль, покрытый чешуей. Задняя часть глоточного отростка основной затылочной кости уплощена с боков, площадка для жерновка небольшая, сердцевидной формы (в отличие от *Rutilus* с расширенной в горизонтальной плоскости задней частью глоточного отростка и крупной, овальной формы, вогнутой площадкой для жерновка).

Около 10 видов; Европа и Западная Азия. В Каспийском море один вид.

***Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758) — обыкновенная краснопёрка**

Cyprinus erythrophthalmus Linnaeus, 1758: 324 (Северная Европа; синтипы неизвестны).

Краснопёрка — пресноводная рыба. В море встречается только перед устьями рек в совершенно пресной воде. Обитает во всех реках, впадающих в Каспийское море. Много краснопёрки встречается в дельте Волги, особенно в её нижней части, в култушной зоне и в авандельте. В маловодные годы (с объёмом половодья 70–90 км³) ареал краснопёрки в Северном Каспии ограничивается изогалиной 2‰, в многоводные (120–140 км³) — 1‰. Область распространения краснопёрки в дельте Волги, как и всех туводных неполупроходных рыб сильно зависит от уровня моря и водности стока Волги. После зарегулирования волжского стока (1950–1960 гг.) краснопёрка широко освоила сильно заросшую мелководную и слабопроточную култушную зону, а также авандельту. Начавшийся в конце 1970-х гг. подъём уровня Каспийского моря способствовал увеличению её ареала — начиная от подтопленных участков приостровных мелководий и вплоть до свала глубин (Тряпицына, 1975; Кизина, 2003). Дальнейший процесс повышения уровня моря, продолжавшийся в 1980–1990 гг. способствовал увеличению глубин в авандельте, увеличению проточности, вымыванию водной растительности, что сократило область обитания краснопёрки, предпочитающей слабопроточные, сильно зарастаемые участки мелководной авандельты, до узкой приустьевой полосы (Кушнаренко, 2003). Есть в Энзелийской лагуне (Holčík, Oláh, 1992).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008v).

***Squalius* Bonaparte, 1837 — голавли**

Squalius Bonaparte, 1837: fasc.19, puntata 96 [м. род.; как подрод рода *Leuciscus*; типовый вид: *Leuciscus squalus* Bonaparte, 1837, по последующему обозначению (Jordan, 1919: 187)].

От рода *Leuciscus* отличается следующими признаками: задний край анального плавника закруглённый, реже почти прямой; зубы наичаще 2.5–5.2; четвёртая и

пятая подглазничные кости расширены и, в наиболее типичном случае, покрывают почти всю поверхность между краем *fossa dilatatoris operculi* и передним краем предкрышечной кости (Bogutskaya, 2002).

О восстановлении рода *Squalius*, который ранее обычно рассматривался как подрод рода *Leuciscus*, см. *Leuciscus*. Более 30 видов в Европе и западной Азии (Bogutskaya, Zupančič, 2010; Özuluğ, Freyhof, 2011).

В Каспийском море два вида (один из них — спорного статуса).

1. Общее число чешуй боковой линии 42–48, обычно 44. Глоточные зубы слабо зазубрены, часто сглажены ***S. cephalus*.**
- Общее число чешуй боковой линии 40–46, обычно 41–43. Глоточные зубы сильно зазубрены ***S. orientalis*.**

По нашим данным, *S. cephalus* из Волги и *S. orientalis* из Азербайджана и Ирана различаются также по числу позвонков: у *S. cephalus* из Волги общее число позвонков 42–45, обычно 43 или 44 (24 или 25 туловищных и 18 или 19 хвостовых); у *S. orientalis* из Азербайджана и Ирана — 39–43, наичаще 40–42 (23 или 24 туловищных и 17 или 19 хвостовых).

***Squalius cephalus* (Linnaeus, 1758) — голавль**

Cyprinus cephalus Linnaeus, 1758: 322 (южная Европа; синтипы неизвестны).

Голавль в дельте Волги встречается очень редко, только в протоках. Туводный вид. В Астраханском заповеднике поимка взрослых особей зарегистрирована в 1947 г. и в 1950–60-е гг. Нерест впервые отмечен в 1960 г. (Кизина, Коблицкая, 1999).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008w).

***Squalius orientalis* (Nordman, 1840) — восточный голавль**

Leuciscus orientalis Nordmann, 1840: 484 (Абхазия).

? *Squalius turcicus* De Filippi, 1865: 359 (Аракс у Эрзрума; синтипы неизвестны).

? *Squalius agdamicus* Каменский, 1901: 49 (река Агдам в бассейне Куры).

Ряд инфраподвидовых таксонов (названия непригодны в смысле МКЗН) описал Барач (1934). Видовой статус кавказского голавля и его ареал требуют детального изучения; до настоящего времени ревизия форм, традиционно относимых к *cephalus* и *orientalis*, не сделана (см. обзор Özuluğ, Freyhof, 2011). Обычно рассматривался как подвид *Squalius* (или *Leuciscus*) *cephalus orientalis* (Берг, 1949a; Bianco, Bănărescu, 1982; Sanjur et al., 2003; и мн. др.), позднее — как вид (Turan et al., 2009; Bogutskaya, Zupančič, 2010). Однако комплекс *cephalus sensu lato* в большей своей части распался, с восстановлением или описанием большого числа самостоятельных видов (см. обзоры Kottelat, Freyhof, 2007; Bogutskaya, Zupančič, 2010; Özuluğ, Freyhof, 2011). Иногда *orientalis*, *agdamicus* и *turcicus* считают отдельными видами (Doadrio, Carmona, 2006).

Восточный голавль — сугубо речная рыба. Отмечен в бассейнах всех рек моря за исключением восточного берега. Вдоль южного берега Каспийского моря регистрировался только в Энзелийской лагуне (Holčík, Oláh, 1992).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

Подсемейство *Pelecinae* — пелецины

Тело удлинённое, сильно уплощённое с боков. Дорсальный профиль головы и спины почти прямой. Рот верхний; ротовая щель почти вертикальная. На брюхе от горла до анального отверстия острый киль, не покрытый чешуёй. Рот верхний, ротовая щель почти вертикальная. Чешуя мелкая, легко опадающая. Боковая линия изогнута зигзагообразно, в ней от 90 до 120 чешуй. Спинной плавник отнесён назад (27–30 преддорсальных позвонков) и расположен над анальным. Анальный плавник длинный, в нём $23\frac{1}{2}$ – $31\frac{1}{2}$ ветвистый луч. Грудной плавник длинный, конец его доходит до основания брюшных плавников, и он расположен выше, чем у *Leuciscinae* — верхний конец его основания находится на уровне поствентрального угла крышечной кости. Глоточные зубы двурядные, 2.5–5.2. Сейсмочувствительные каналы на голове имеют уникальное строение (рис. 61в): надглазничный канал раздвоен и соединяется с каналом боковой линии посредством короткого участка надвисочного канала, который отсутствует в центральной части затылка, т.е. соединения систем каналов правой и левой сторон головы не происходит (Богущая, 1988б). Общее число позвонков 50–52 (26+25, 25+26, 26+24, 26+26 или 25+25). Начало спинного плавника заметно позади начала анального плавника — над шестым-седьмым хвостовым позвонком, т.е. преддорсальный отдел позвоночника длиннее, чем туловищный отдел (уникальная черта среди евразийских карповых).

Монотипическое подсемейство.

Pelecus Agassiz, 1835 — чехони

Pelecus Agassiz, 1835: 39 (м. род; типовой вид: *Cyprinus cultratus* Linnaeus, 1758 по монотипии).

Диагноз см. подсемейство.

Pelecus cultratus (Linnaeus, 1758) — чехонь

Cyprinus cultratus Linnaeus, 1758: 326 (Балтийское м.).

Чехонь — пресноводная рыба, приспособившаяся в бассейне Каспия к обитанию в слабоосолонённых зонах моря. В низовьях рек (в основном Волги и Терека) образует жилую и полупроходную формы; последняя совершает миграции, охватывающие предустьевые зоны и дельтовые участки моря. В Северном Каспии встречается при солёности 3–4‰, редко до 9–10‰ (Дёмин, 1962; Казанчиев, 1981; Иванов, Комарова, 2008). У иранских берегов редка; указывается для Энзелийской лагуны и прилежащих участков моря (Abbasi et al., 1999; Kiabi et al., 1999; Abdoli, 2000).

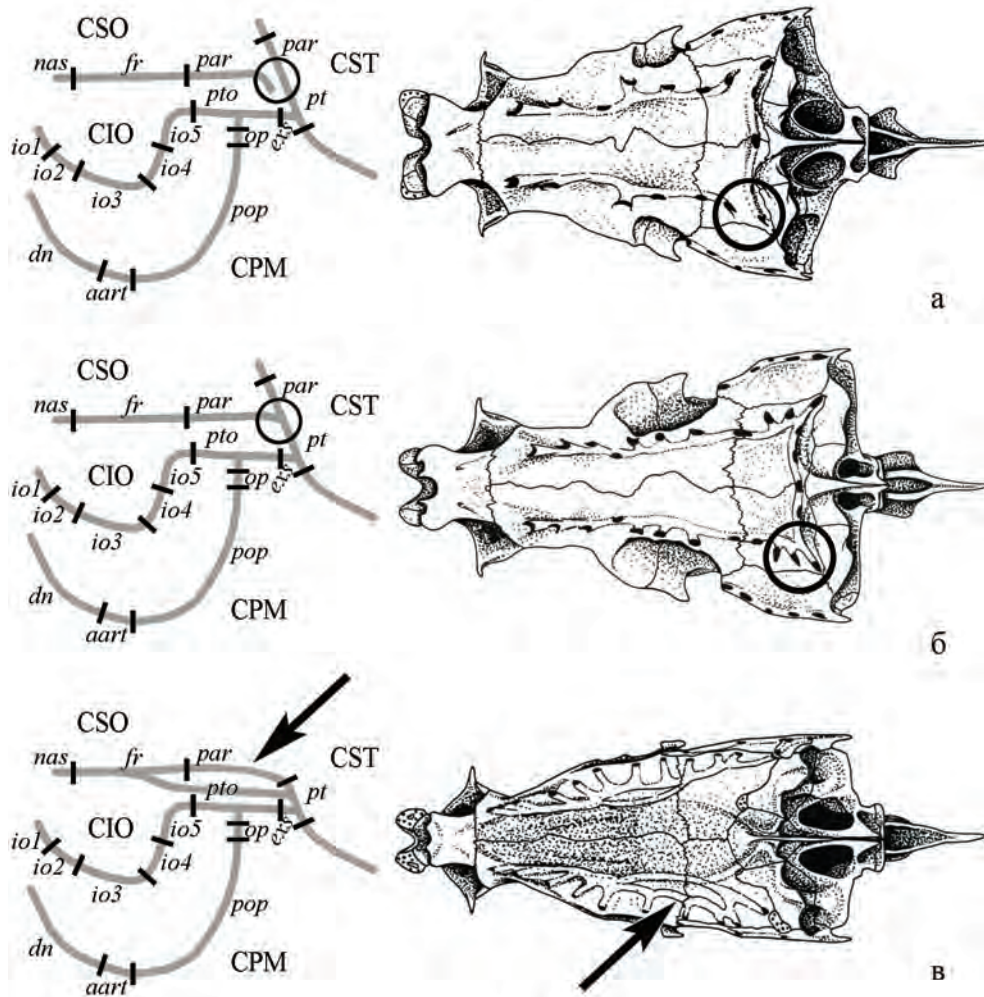


Рис. 61. Схема каналов сейсмосенсорной системы подсемейства Leuciscinae: отсутствие соединения надглазничного и подглазничного каналов и соединение предкрышечно-нижнечелюстного канала с подглазничным через отросток крышечной кости; а — отсутствие соединения надглазничного и надвисочного каналов (на примере *Squalius*); б — соединение надглазничного и надвисочного каналов (на примере *Vimba*); в — соединение надглазничного и надвисочного каналов при редукции всей центральной части последнего и раздвоении надглазничного; каналы и поры несёт только наружная ветвь (*Pelecus*). Кости: aart — угловая сочленовная; dn — зубная; exs — экстракапула; fr — лобная; io — подглазничная; nas — носовая; op — крышечная; par — височная; pop — предкрышечная; pt — задневисочная; pto — крыловидноушная. Сокращения названий каналов как на рис. 40.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008х).

***Подсемейство Squaliobarbinae — сквалиобарбины**

Это подсемейство выделено для группы из трёх родов: *Ctenopharyngodon*, *Mylopharyngodon* и *Squaliobarbus*, обособленность которой от Cyprininae + Barbiinae была впервые показана Хаусом (Howes, 1981); в ряде публикаций (Hosoya, 2002а; Богуцкая, Насека, 2004) это подсемейство названо Ctenopharyngodoninae (это название является младшим синонимом Squaliobarbinae).

***Ctenopharyngodon Steindachner, 1866 — белые амурь**

Ctenopharyngodon Steindachner, 1866: 782 (м. род; типовой вид: *Ctenopharyngodon laticeps* Steindachner, 1866 по монотипии).

Тело удлинённое, толстое; голова широкая. Глаза крупные, широко расставлены. Рот широкий, конечный. Усиков нет. Спинной и анальный плавники короткие, в спинном обычно $7\frac{1}{2}$ ветвистых лучей, в анальном — $8\frac{1}{2}$. Чешуя крупная; в боковой линии 40–47 чешуй. На первой жаберной дуге 14–19 коротких тычинок. Глоточные зубы двурядные или однорядные, 1.4–4.1 или 4–5, с сильно сжатой коронкой. Поверхность коронки имеет продольное углубление и поперечную исчерченность. Спина и брюхо светлые.

Естественный ареал в Восточной Азии. Монотипический род.

***Ctenopharyngodon idella (Valenciennes, 1844) — белый амур**

Leuciscus idella Valenciennes, in Cuvier, Valenciennes, 1844: 362 (Китай).

Первое вселение состоялось в 1955 г. в дельте Волги. Впоследствии этот вид разводился на многих рыболовных хозяйствах региона, в бассейнах Урала, Волги, Терека и Куры. Из этих хозяйств неоднократно проводились как плановые, так и неплановые выпуски белого амура в естественные водоёмы. В начале 1960-х гг. зарегистрировано естественное воспроизводство этого вида, после чего он регулярно отмечается в основном в дельте Волги. Меньше этого вида у западных и южных берегов. Изредка отмечается в р. Урал. Возможно, белый амур создал немногочисленную самовоспроизводящуюся популяцию; есть данные о нересте в Волге и Тереке (Магомедов, 1981; Иванов, 2000; Магомаев, 2003; Панин и др., 2005; Иванов, Комарова, 2008).

***Mylopharyngodon Peters, 1881 — чёрные амурь**

Mylopharyngodon Peters, 1881: 925 (м. род; типовой вид: *Leuciscus aethiops* Basilewsky, 1855 по монотипии).

Тело удлинённое, толстое. Рот конечный или слегка полунижний, губы тонкие. Спинной и анальный плавники короткие, в обоих обычно $8\frac{1}{2}$ ветвистых лучей. На первой жаберной дуге 14–23 короткие тычинки. Чешуя крупная; общее число че-

шуй боковой линии 39–43. Глоточные зубы мощные, раздавливающего типа, одно- или двурядные, 1.4–4.1 или 4–5. Спина почти чёрная, брюхо несколько светлее.

Естественный ареал в Восточной Азии. Монотипический род.

****Mylopharyngodon piceus* (Richardson, 1846) — чёрный амур**

Leuciscus piceus Richardson, 1846: 298 (Кантон [Гуанчжоу], Китай).

Для российской (и ранее советской) части Каспийского моря не указан (Казанчеев, 1981; Иванов, Комарова, 2008). У иранского берега регистрируется в последнее время постоянно; известны достоверные поимки в прибрежных водах у Энзелийской лагуны (Abbasi, 2003; Coad, 2012). Чёрного амура разводят в рыбноводных хозяйствах в провинции Гилян.

Подсемейство *Tincinae* — тинцины

Монотипическое.

Отличается от всех родов карповых очень мелкой, погружённой в кожу удлинённой чешуёй, слизистой кожей, тёмной равномерной окраской с преобладанием зелёно-коричневых или бронзовых тонов, отсоединением (отслоением) каналов сейсмочувствительной системы от большинства костей черепа (Богущая, 1986), а также однорядными зубами, коротким усиком в углу рта.

***Tinca* Cuvier, 1816 — лини**

Tinca Cuvier, 1816: 193 (ж. род; типовой вид: *Cyprinus tinca* Linnaeus, 1758 по монотипии).

Диагноз как у подсемейства. Монотипический род.

***Tinca tinca* (Linnaeus, 1758) — линь**

Cyprinus tinca Linnaeus, 1758: 321 (пруды и озёра Европы; типовые экземпляры неизвестны).

Линь — пресноводная рыба, типичный представитель лимнофильного комплекса. Он предпочитает малопроточные, хорошо прогреваемые водоёмы, заросшие водной растительностью. В Северном Каспии отмечен только перед устьями Волги. Основным местом его обитания является авандельта. Повышение уровня моря способствует уменьшению области распространения линя в дельте Волги. В солоноватой воде не встречается (Казанчеев, 1981; Ветлугина, 1992; Кушнаренко, 2003). В Иране известен из заросших распреснённых эстуариев, в частности, из Энзелийской лагуны (Coad, 2012).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008y).

Экономическое значение карповых и роль в экосистеме. В список рыб семейства Cyprinidae, встречающихся в промысловых уловах в Каспийском море, его заливах и дельтах рек, входят рыбы 18 видов 15 родов: усачи *Luciobarbus brachycephalus caspius* (Berg, 1914) и *L. capito capito* (Gueldenstaedt, 1773), кара-

си *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) и *C. gibelio* (Bloch, 1782), сазан *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758, неаборигенные толстолобики *Aristichthys nobilis* (Richardson, 1845) и *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844), лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), шемая *Alburnus chalcoides* (Gueldenstaedt, 1772), два подвида жереха *Aspius aspius aspius* (Linnaeus, 1758) и *A. aspius taeniatus* (Eichwald, 1831), белоглазка *Ballerus sapa* (Pallas, 1814), два подвида густеры *Blicca bjoerkna bjoerkna* (Linnaeus, 1758) и *B. bjoerkna transcaucasica* Berg, 1916, вобла *Rutilus caspicus* (Yakovlev, 1870), кутум *Rutilus kutum* (Kamensky, 1901), краснопёрка *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758), каспийский рыбец *Vimba persa* (Pallas, 1814), чехонь *Pelecus cultratus* (Linnaeus, 1758) и линь *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758).

В историческом аспекте, карповые (за исключением, пожалуй, только воблы) никогда не играли такой значительной роли в каспийском промысле, как осетровые или сельдьевые. Однако некоторые виды, не столь многочисленные, всегда являлись ценными промысловыми объектами. В гастрономическом отношении, наибольшую ценность имели проходные рыбы преимущественно южной части моря (жерех-хашам, каспийский усач, шемая, каспийский рыбец).

В связи с зарегулированностью стока рек, которая нарушила условия естественного воспроизводства, и увеличением антропогенного воздействия, уловы жереха-хашама резко снизились (от 1 тыс. т в последние годы сократились до 0,25 тыс. т) (Аскеров и др., 2001). Полагают, что в изменившихся экологических условиях восстановление и увеличение численности жереха возможны лишь путём искусственного разведения (на Варваринском рыбном заводе разработаны биотехнические нормативы разведения). Уловы каспийского усача в 1950–1970 гг. колебались в пределах от 0,2 до 3,6 тыс. центнеров, но в последние 30–40 лет его уловы резко сократились и сейчас он ловится лишь единичными экземплярами. Жерех-хашам предложен для внесения в Красную Книгу Азербайджана. Методы заводского разведения не разработаны. Промысловые уловы обыкновенного жереха в западно-каспийском районе также неуклонно снижаются и составляют не более 0,3% общего улова пресноводных рыб. Для жереха-хашама велика доля неучтённого вылова, обусловленная его высокой стоимостью на рынке (Абдусаматов и др., 2004б).

Каспийская шемая после зарегулирования Волги исчезла из Нижней Камы и Средней Волги, в Самарской области не встречается с начала 1960-х гг. (Евланов и др., 1998; Козловский, 2001). В Азербайджане куринская шемая всегда считалась ценным промысловым видом, и её уловы достигали 348 центнеров (Аскеров и др., 2001). Однако в последние годы в связи с антропогенным воздействием и переловом они резко сократились и не превышают 30 центнеров. На Варваринском рыбозаводе были разработаны методы искусственного разведения. Есть указания, что завод занимается разведением шемаи (Аскеров и др., 2001). Промысловое значение каспийского рыбца всегда было невелико в отношении количества, но местное население высоко ценило эту рыбу за вкусовые качества. В 1980-е гг. уловы рыбца не превышали 100 тонн в год (Кулиев, 1988, 2002). В Энзелийской лагуне в 1990–1991 гг. выловили 823 кг рыбца (8400 экз.) (Holčík, Oláh, 1992).

Среди полупроходных рыб ключевое значение всегда имели вобла и лещ, в особенности в северокаспийском районе. Период после зарегулирования Волги можно считать неблагоприятным для воспроизводства полупроходных видов рыб. Однако в многоводные годы численность поколений этих рыб повышалась и в отдельные годы (начало 1970-х гг.) уловы воблы достигали 22–24 тыс. тонн, леща 25–31,2 тыс. тонн (Кушнаренко, 2003). Снижение речного стока и падение уровня Каспийского моря до отметки –28,9 м в 1977 г. привели к значительному ухудшению экологических условий в северокаспийском районе. Вобла и лещ одинаково прореагировали на ухудшение условий воспроизводства; уловы их к середине 1980-х гг. заметно уменьшились. В 1980–1990-е гг. при увеличившейся водности Волги и росте уровня моря условия воспроизводства полупроходных рыб улучшились. Наиболее значительно возросла численность леща, вылов которого в 1990-е гг. достиг 20–22 тыс. тонн. Вылов воблы в начале 1990-х гг. увеличился до 21 тыс. тонн, но затем стал постепенно снижаться и в 1998 г. он составил всего лишь 5,8 тыс. тонн. Уменьшение численности воблы связывают со значительным снижением кормовой базы (биомассы солоноватоводных моллюсков) в конце XX века (Кушнаренко, 2003). Уловы сазана в Волго-Каспийском районе за период с 1932 по 1960 г. колебались в довольно широких пределах, превышая в отдельные годы (1949, 1950) 19 тыс. тонн. Значительное снижение добычи было отмечено с конца 1950-х гг. и было обусловлено его массовой гибелью в результате заболевания в 1956–1959 гг. В период после зарегулирования Волги они продолжали снижаться, что было обусловлено ухудшением условий воспроизводства. На величину вылова сазана большое влияние оказал интенсивный промысел, организация лова в авандельте и гидрометеорологического условия. В 1970-80-е гг., при усилении его промысла в авандельте, уловы несколько увеличились и колебались в пределах 3–10 тыс. тонн. В период повышения уровня моря (1990-е гг.) при увеличении глубин в авандельте они вновь уменьшились до 2–3 тыс. тонн. По данным Ю. Кузнецова на сайте КаспНИРХ (<http://www.kaspiirh.ru/news/2013/02/06/261/>), в настоящее время промысловые запасы воблы и сазана находятся на низком уровне, и их состояние характеризуется как депрессивное, леща — в удовлетворительном состоянии, линя и «прочих» пресноводных рыб — как стабильные, с тенденцией к увеличению.

Популяции кутума в первой половине 2000-х гг. находятся в сравнительно благополучном состоянии. Рост численности и биомассы вида обусловлены как трофо-экологической пластичностью вида, так и оптимизацией условий окружающей среды (потепление, улучшение качества воды и т.д.), а также возросшим уровнем его искусственного воспроизводства (Абдусаматов и др., 2004б).

Численность и уловы мелких пресноводных видов рыб не испытывают столь значительных колебаний. Тем не менее, добыча их в северокаспийском районе не оставалась постоянной. Максимальный вылов зафиксирован в первой половине 1930-х гг. В последующие годы вплоть до 1960-х гг. вылов этой группы рыб был достаточно высоким и колебался в пределах 15,0–29,0 тыс. т. Однако стати-

стика уловов этих видов рыб всегда была неудовлетворительной и не отражала в полной мере истинную величину добычи. В эту группу рыб, особенно в период морского лова, включали не только краснопёрку, линя, густеру, окуня, синца, белоглазку, чехонь и др., но и полупроходных рыб непромыслового размера (мелкий лещ, судак, вобла), численность которых в тот период была высока. После зарегулирования морского промысла (1961 г.) уловы мелких пресноводных видов несколько уменьшились, однако оставались относительно стабильными до начала 1990-х гг. В период значительного снижения уровня моря добыча их, в отличие от полупроходных, сохранялась высокой. Это было обусловлено весьма благоприятными условиями промысла в связи с уменьшением глубин в авандельте. В период повышения уровня Каспийского моря (1980–1990-е гг.) и вследствие этого увеличения глубин в основной промысловой зоне — авандельте — условия промысла мелких видов пресноводных мало мигрирующих рыб значительно усложнились в связи с рассредоточением их по ареалу. Вылов мелких пресноводных рыб в 1990-е гг. вновь несколько уменьшился.

Таким образом, на протяжении многолетней истории промысла в Северном Каспии, начиная с 1930-х гг., основу численности и уловов составляли полупроходные рыбы, среди которых доминировали вобла и лещ. Значение этих рыб в общей добыче было особенно велико в 1930–1940-е гг. В это время вылов их составлял 83–85% и достигал в среднем 194,7 тыс. тонн. В последующие годы относительное значение этой группы рыб уменьшилось, возросла доля речных мирных (краснопёрка, линь, густера) и хищных рыб (сом, щука). Однако в абсолютном выражении вылов полупроходных рыб всегда был выше, и лишь в период понижения уровня моря в середине 1970-х — начале 1980-х гг. уловы их значительно сократились и составляли менее половины общей добычи. В начале 1990-х гг. с увеличением водности Волги и ростом уровня Каспийского моря, значение полупроходных рыб вновь возросло до 68,9% (Кушнаренко, 2003).

Надсемейство Cobitoidea — вьюноподобные

Шесть семейств, не менее 100 родов, более 850 видов.

Семейство COBITIDAE — вьюновые

Тело удлинённое, округлое или уплощённое с боков; максимальная и минимальная высота тела различаются незначительно. Рот полунижний. От трёх до шести пар усиков (истинных усиков и усиковидных придатков на нижней губе). Чешуя мелкая, циклоидная, погруженная в кожу, иногда отсутствует. Боковой линии нет или есть только несколько прободённых чешуй над основанием брюшного плавника. Нижняя губа подразделена на две части: переднюю, которая обычно короткая и иногда подразделённая на лопасти, и заднюю, более длинную, часто подразделённую на два и более усикоподобных выроста. Зубы однорядные. Под глазом имеется складной шип, который складывается в углубление под или перед глазом. Передняя часть плавательного пузыря заключена в костную капсу-

лу, образованную элементами веберова аппарата и прилежащими рёбрами, а задняя часть пузыря может быть уменьшена в размерах или полностью редуцирована. Каспийские виды имеют одну пару роstralных усиков и округлый или прямо усечённый хвостовой плавник. Филогения этой группы рыб хорошо изучена (Sawada, 1982; Šlechtová et al., 2007, 2008; Tang et al., 2006; Chen et al., 2009).

Ранее некоторые авторы принимали объём Cobitidae (Cobitidae auctorum) широко, с выделением Botiinae, Cobitinae и Nemacheilinae в качестве подсемейств, т.е. сближая Nemacheilinae с Cobitidae, а не с Balitoridae (Homalopteridae auctorum) (Wu et al., 1981; Chen, Zhu, 1984). На каком-то этапе отсутствие обоснованных заключений о филогенетических связях всех групп Cobitidae и Balitoridae заставляло вернуться к их объединению в одном семействе (Nosoya, 2002b). Однако к настоящему времени обширные молекулярно-генетические данные обосновывают выделение отдельных семейств Botiidae, Vaillantellidae, Cobitidae, Nemacheilidae и Balitoridae (Šlechtová et al., 2007).

Приблизительно 20 родов; всего не менее 130 видов. Пресные, изредка солоноватые воды Евразии и Африки (только Марокко).

Определительная таблица родов Cobitidae

1. Подглазничный шип скрыт в коже. На нижней губе две пары длинных усиковидных придатков (рис. 62a) **Misgurnus** (один вид *M. fossilis*).
- Подглазничный шип хорошо развит. На нижней губе одна пара коротких придатков (рис. 62б) или они отсутствуют 2.
2. В хвостовом плавнике 7+7 ветвистых лучей (рис. 63a). У самцов у основания грудного плавника имеется *lamina circularis* (рис. 64, 66). Пигментация в виде пяти зон: одной спинной срединной и четырёх продольных на боку (рис. 64, фото 15) **Cobitis** (три вида).
- В хвостовом плавнике 6+6 ветвистых лучей (рис. 63б). У самцов в грудном плавнике нет *laminae circularis*. Пигментация без чёткой организации в полосы или в виде трёх продольных зон или линий (рис. 65a, б; фото 16) **Sabanejewia** (три вида).

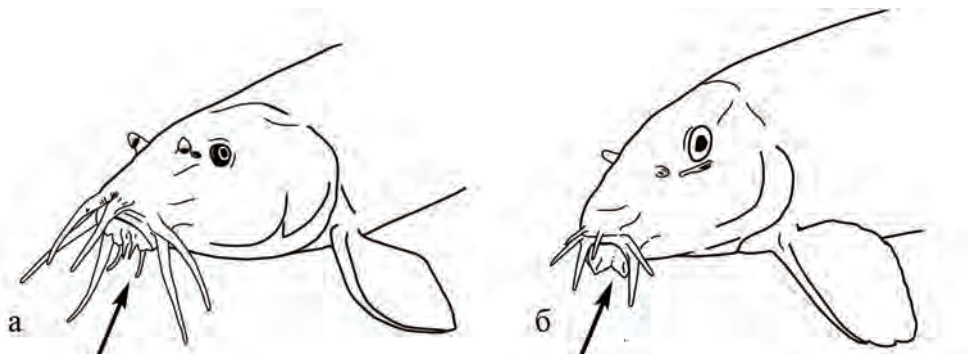


Рис. 62.

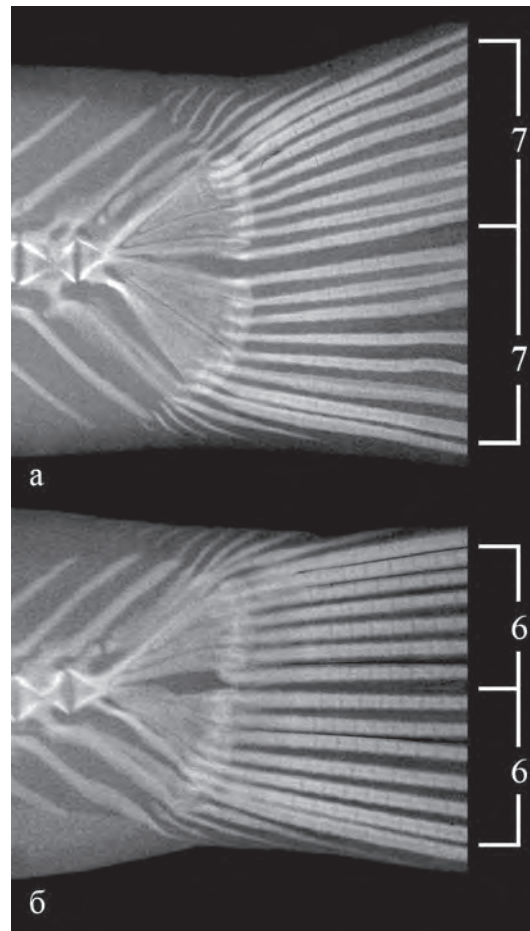


Рис. 63.

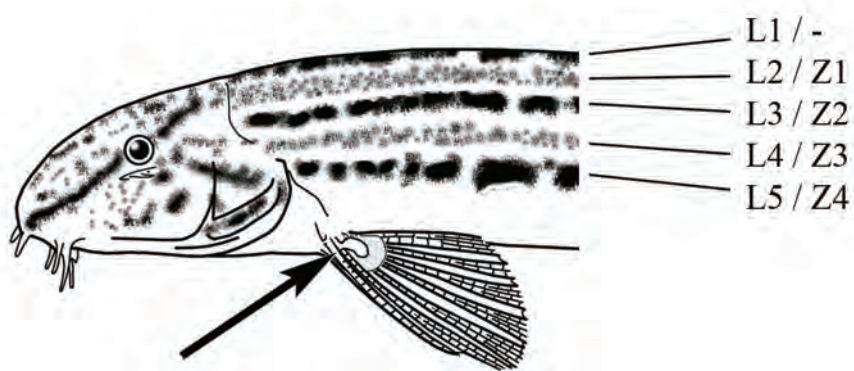


Рис. 64. *Cobitis*, зоны пигментации: L1–L5 (Takeda, Fujie, 1945), Z1–Z4 (Gambetta, 1934). Стрелка указывает положение *lamina circularis*.

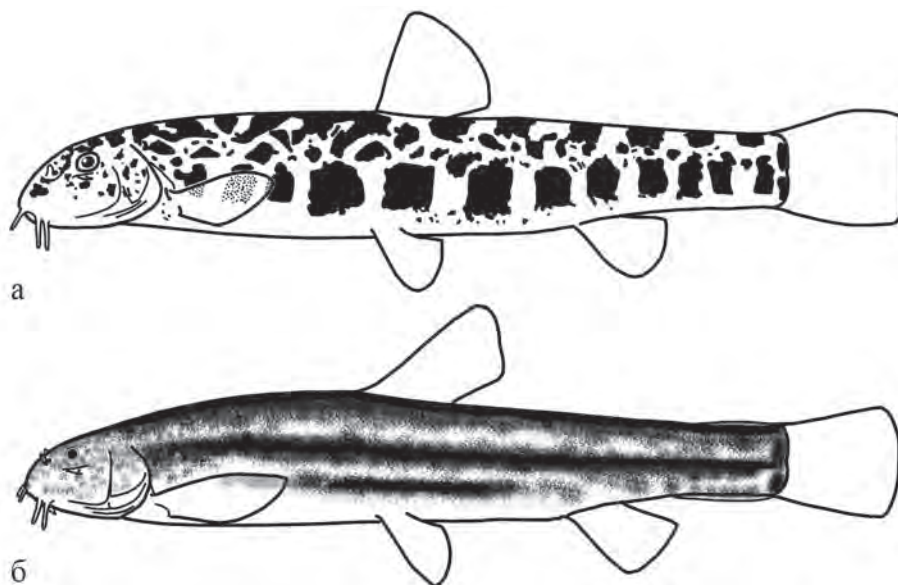


Рис. 65.

***Cobitis* Linnaeus, 1758 — щиповки**

Cobitis Linnaeus, 1758: 303 [ж. род; типовой вид: *Cobitis taenia* Linnaeus, 1758 по последующему обозначению (Opinion 1500, 1988: 178)].

Тело удлинённое, уплощённое с боков. Обычно имеется двураздельный складной шип под глазом (у некоторых видов может быть скрыт в коже). Рот окаймлён одной парой истинных усиков и двумя парами коротких усиковидных придатков на нижней губе. Чешуя очень мелкая (около 200 в боковом ряду), малозаметная, но покрывает всё тело. Боковая линия слабо развита (канальцы незамкнуты) или отсутствует. Край хвостового плавника закруглённый или прямой. Свободная (задняя) камера плавательного пузыря небольшая, но хорошо заметна. У самцов имеется *lamina circularis* (огран Канестрини); вздутый по бокам тела впереди от спинного и брюшных плавников нет. В хвостовом плавнике 14 ветвистых лучей. Некоторые виды/видовые комплексы рода являются хрестоматийным примером полиплоидизации, существования би/унисексуальных комплексов и геногенетических форм (Васильева, Васильев, 1998; Васильев и др., 1999; Vasilev, Vasil'eva, 1996; Bohlen, 2001; Janko et al., 2003; Vasil'ev et al., 2011).

Объём рода за последние 60 лет увеличился в 10 раз. Если в середине XX столетия в пределах номинативного подрода признавался единственный транспалеарктический вид *C. taenia* (Берг 1949а), то в настоящее время только в Европе насчитывается не менее 23 видов. Дивергенция *Cobitis* и *Sabanejewia* произошла около 12–13 млн. лет назад (Ludwig et al., 2001).

**Комментарии к некоторым признакам,
положенным в основу различения видов рода *Cobitis***

Характер пигментации (наличие и величина полос и пятен разной величины) имеет большое диагностическое значение в этом роде. Традиционно выделяют четыре (Gambetta, 1934) или пять (Takeda, Fujie, 1945) зон, или линий, пигментации (рис. 64). Отличие между этими схемами заключается лишь в том, что в схеме Луизы Гамбетты ряд пятен вдоль средней линии спины (непарный) не учтён, и, соответственно, первая зона Гамбетты (Z1) является второй зоной (L2) в схеме Такеды и Фуджи, и т.д.

У самцов на внутренней поверхности брюшного плавника (у его основания) располагаются одна или две пластинки, образованные расширением оснований верхних гемитрихий первых двух лучей плавника — так называемые *laminae circularis* или органы Канестрини (Canestrini's scales или Canestrini's organs). Соответственно, выделяют две группы видов — bicanestrinia и monocanestrinia. Все каспийские виды принадлежат группе monocanestrinia — у них имеется одна *lamina circularis*, образованная верхним гемитрихией второго луча брюшного плавника (рис. 64, 66).

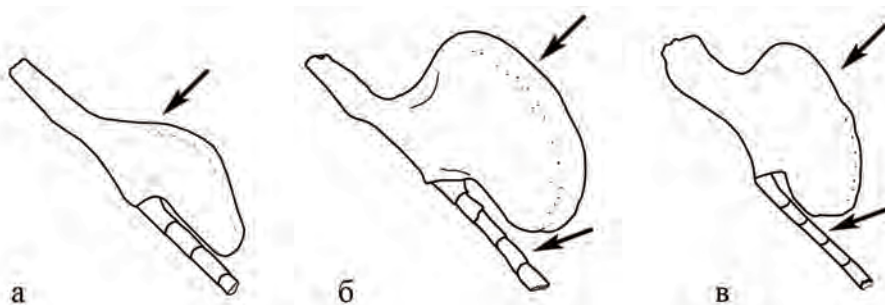


Рис. 66. *Lamina circularis*: а — *Cobitis melanoleuca*, б — *C. amphilekta*, в — *C. keyvani*.

Определительная таблица видов рода *Cobitis*

- 1 У основания хвостового плавника два тёмных пятна (нижнее может быть более бледным, чем верхнее) (рис. 67а, вкл. фото 15б), которые могут быть слиты. *Lamina circularis* у самцов бутылковидной формы (удлинённая) (рис. 66а) ***C. melanoleuca*.**
- У основания хвостового плавника одно тёмное пятно (в верхней части основания) (рис. 67б, в; вкл. фото 15а, в). *Lamina circularis* у самцов секирообразная (расширенная, с закруглённым краем) (рис. 66б, в) **2.**
2. Пятно у основания хвостового плавника маленькое, нечётких очертаний, может отсутствовать. На хвостовом стебле развиты дорсальный и вентральный кожные гребни (рис. 67б) ***C. amphilekta*.**

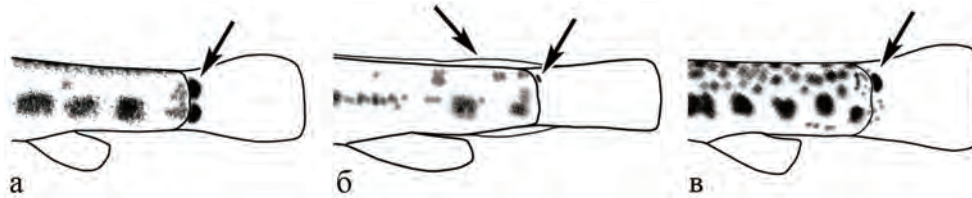


Рис. 67. а — *Cobitis melanoleuca*, б — *C. amphilekta* (по Васильева, Васильев, 2012: рис. 2), в — на примере *C. keyvani*.

- Пятно у основания хвостового плавника чёткое, округлое или полулунное (рис. 67в, вкл. фото 15а, в). На хвостовом стебле кожных гребней нет или преимущественно развит только вентральный (рис. 67а, в).....3.
- 2. *Lamina circularis* у самцов обычно достигает 4-го или 5-го сегмента несущего луча (рис. 66б). Вторая зона Гамбетты состоит из округлых, относительно крупных пятен. Четвёртая зона Гамбетты состоит из одинаково крупных высоких пятен, их число обычно не превышает 16–18 (вкл. фото 15а).....*C. taenia*.
- *Lamina circularis* обычно простирается не далее 3-го сегмента несущего луча (рис. 66в). Вторая зона Гамбетты состоит из мелких (менее высоких, чем у *C. taenia*) чётковидных пятен. Четвёртая зона Гамбетты состоит из пятен разной высоты: до вертикали начала спинного плавника они мельче, чем в задней половине тела (часто высота передних пятен в 2 раза меньше высоты задних пятен); число пятен 14–25 (вкл. фото 15в).....*C. keyvani*.

***Cobitis amphilekta* Vasil'eva et Vasil'ev, 2012 — хвалынская щиповка**

Cobitis amphilekta Васильева, Васильев, 2012: 177 [западный берег Южного Каспия у посёлка Порт Ильич (Нараманабад); голотип: Зоологический музей МГУ Р-22794].

Согласно приведённой авторами (Васильева, Васильев, 2012) синонимии, этот вид в восточной части Северного Каспия ранее неправильно идентифицировали как *Sabanejewia caspia* (Eichwald, 1838) (относя к роду *Cobitis*) (Световидов, 1937; Берг, 1949а; Казанчеев, 1981), у западного побережья Южного Каспия — как *Cobitis taenia* Linnaeus, 1758 (Державин, 1934; Берг, 1949а; Казанчеев, 1963, 1981) или *Cobitis satunini* (Gladkov, 1935) [как *Cobitis taenia satunini* (Абдурахманов, 1962; Касымов, 1972)].

По данным первоначального описания (Васильева, Васильев, 2012), ареал вида можно охарактеризовать только на основе коллекционных сборов 1935–1937 гг., которые известны из двух далеко отстоящих друг от друга областей: Кызылагачского залива и реки Кумбашинки, впадающей в Малый Кызылагачский залив (Западный берег Южного Каспия), и из юго-восточной части Северного Каспия у полуострова Бузачи (островов Долгих, Дурнева) и восточнее — в Прорве и у мыса Кизил-Каир; последние локальности обсохли во время регрессии моря.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Cobitis keyvani* Mousavi-Sabet, Yerli, Vatandoust, Özeren et Moradkhani, 2012**

Cobitis keyvani Mousavi-Sabet et al., 2012a: 8 (ручей Кесельян [Keselian] в бассейне реки Талар, бассейн Каспийского моря, провинция Мазандаран, Иран, 36°11'74" с.ш. 53°00'92" в.д.; голотип: GUIC¹ CC1389MA).

В иранской литературе традиционно упоминалась как *C. taenia* (например, Abdoli, Naderi, 2009), однако было отмечено, что южный берег Каспийского моря не входит в ареал этого вида (Kottelat, Freyhof, 2007). До ревизии иранских щиповок некоторые авторы воздерживались от точной идентификации и упоминали *Cobitis* sp. (например, Mousavi-Sabet et al., 2011a). Недавно были описаны два новых вида, которых ранее неправильно идентифицировали как *C. taenia* — *C. keyvani* и *C. faridpaki* Mousavi-Sabet, Vasil'eva, Vatandoust et Vasil'ev, 2011. Вид *C. faridpaki* мы не рассматриваем, поскольку он пока, насколько можно судить по опубликованным данным по иранским '*C. taenia*' (Mousavi-Sabet et al., 2011b; Coad, 2012; Mousavi-Sabet et al., 2012b), в лагунах и заливах отмечен не был. Однако этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Cobitis keyvani легко отличим от *C. faridpaki* сравнительно крупными (больше продольного диаметра глаза) округлыми или овальными пятнами (от 14 до 24) четвёртой зоны Гамбетты, которые могут сливаться в широкую полосу (против мелких — менее диаметра глаза — 25–30 пятен, сливающихся в виде чётков).

В бассейне Каспийского моря в Иране встречается повсеместно от Астары до залива Горган; зарегистрирована в Энзелийской лагуне (о распространении *C. keyvani* см. Coad, 2012).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Cobitis melanoleuca* Nichols, 1925 — сибирская щиповка**

Cobitis taenia melanoleuca Nichols, 1925: 3 (Чин-су в провинции Шанси, Китай; голотип: AMNH 8403).

Полиморфный вид с большим ареалом. Экологически пластичный вид: обитает в руслах больших рек, в притоках, горных речках, крупных и мелких озёрах, прудах, водохранилищах. Встречается в солоноватых морских заливах Северного Каспия, держится как на мелководье, на участках с песчаным, песчано-каменистым или илистым дном, так и в удалённых от берегов более глубоководных биотопах (Васильева, 1984, 1998; Васильева, Васильев, 2012).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008z).

***Cobitis taenia* Linnaeus, 1758 — обыкновенная щиповка**

Cobitis taenia Linnaeus, 1758: 303 [Европа; возможный синтип в Музее университета Упсалы, ZMUU 205 (Lönnberg, 1896)].

¹ GUIC — Collection of the Ichthyology Museum, Department of Fisheries, Faculty of Natural Resources, the University of Guilan, провинция Гилян, Иран.

Полиморфный вид с большим ареалом. Повсеместно в бассейне Волги (Васильева, 1984, 1998; Васильева, Васильев, 2012) вплоть до дельты: круглогодично регистрируется во всех зонах Астраханского заповедника (см. Приложение 2). Неизвестно, выходит ли за пределы дельты, поскольку в этом районе обычно не различали *C. taenia* и *C. melanoleuca* (см. Приложение 2).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, 2011a).

***Misgurnus* La Cèpède, 1803 — вьюны**

Misgurnus La Cèpède, 1803: 16 (м. род; типовой вид: *Cobitis fossilis* Linnaeus, 1758 по монотипии).

Чешуя сравнительно крупная, хорошо заметная. Рот окаймлён одной или двумя парами истинных усиков и двумя парами длинных усиковидных придатков на нижней губе. Хвостовой плавник закруглён. Подглазничный шип скрыт в коже.

***Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758) — вьюн**

Cobitis fossilis Linnaeus, 1758: 303 [Европа; синтипы: BMNH 1853.11.12.121, из коллекции Гроновиуса (Gronovius, 1736), 1, кожа (Wheeler, 1958); NRM 69 (1) (Fernholm, Wheeler, 1983)].

Речная рыба. Изредка встречается в дельте Волги.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, 2010c).

***Sabanejewia* Vladykov, 1929 — щиповки Сабанеева**

Sabanejewia Vladykov, 1929: 86 (ж. род; типовой вид: *Cobitis balcanica* Karaman, 1922 по первоначальному обозначению).

Сильный подглазничный шип. Нижняя губа с развитыми лопастями. Чешуя сравнительно крупная, налегающая или неналегающая. У самцов нет органа Канестрини (*lamina circularis*). У взрослых самцов перед спинным и брюшными плавниками развито вздутие с обеих сторон тела. В хвостовом плавнике 12 ветвистых лучей (Васильева, 1995; Vladykov, 1929; Nalbant, 1963, 1994; Perdices, Doadrio, 1997, 2001).

Около 15 видов в Европе и западной Азии (Perdices et al., 2003).

Определительная таблица видов рода *Sabanejewia*

1. Крупные тёмные пятна вдоль боков тела (рис. 65а)..... ***S. aurata*.**
- Крупных пятен вдоль боков тела нет 2.
2. Узкая сплошная тёмная полоска вдоль боков тела. Крупных пятен на спине нет (рис. 65б). Передняя ветвь подглазничного шипа заметно короче, чем задняя ветвь ***S. caspia*.**
- Мраморная пигментация на боках тела не образует полосы; крупные тёмные пятна на спине, которые могут иногда сливаться (вкл. фото 16). Ветви подглазничного шипа одинаковой длины ***S. caucasica*.**

***Sabanejewia aurata* (De Filippi, 1863) — золотистая щиповка,
иранская щиповка**

Cobitis aurata De Filippi, 1863: 391 [у Сартшема (Sartschem) в Иране; по всей видимости, это Sarcham-e Sofla (37°07' N, 47°54' E) в бассейне реки Qezel Owzan в бассейне Каспийского моря в Иране, см. Coad, 2012; лектотип MZUT 674 (Tortonese, 1961).

Cobitis hohenackeri Кесслер, 1877: 177 [Кура; синтипы ЗИН № 2854 (5)].

Видовой статус бывших подвидов *S. aurata* обоснован данными по молекулярной филогении (Perdices et al., 2003).

Таким образом, ареал собственно иранской щиповки *S. aurata*, ограничен бассейном южной части Каспийского моря. Не ясно, встречается ли она в прилежащих реках Азербайджана. Не изучен статус аральской щиповки, обычно считавшейся подвидом иранской — *Cobitis aurata aralensis* Kessler, 1877. В Иране *S. aurata* распространена в реках Каспийского моря; есть в Энзелийской лагуне (Holčík, Oláh, 1992).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Sabanejewia caspia* (Eichwald, 1838) — каспийская щиповка**

Cobitis caspia Eichwald, 1838: 133 (залив у Ленкорани: «in sinu mardofiensis prope castellum Lencoranicum»); синтипы неизвестны).

Бассейн южного берега Каспийского моря от Куры до Баболя, включая Энзелийскую лагуну (Васильева, 1995; Holčík, Oláh, 1992; Abbasi et al., 1999; Abdoli, 2000; Jolodar, Abdoli, 2004). Экземпляры, определённые как *Cobitis caspia*, из северо-восточной части Каспийского моря — у острова Дурнева в заливе Мёртвый Култук (Световидов, 1937) — по-видимому, относятся к виду *Cobitis amphilekta* (см. выше).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Sabanejewia caucasica* (Berg, 1906) — предкавказская щиповка (вкл. фото 16)**

Cobitis caucasica Berg, 1906b: 37, рис. (долина Заагдан: верховья р. Белая, бассейн р. Кубань; лектотип ЗИН № 8560 (Eschmeyer, 1998).

Согласно молекулярно-филогенетическим данным (Perdices et al., 2003), экземпляры из Кумы, определённые как *Sabanejewia caucasica*, чрезвычайно близки или конспецифичны виду *S. aurata*. Есть указания на находки предкавказской щиповки в Энзелийской лагуне и низовьях рек от Сефидруда до Баболя (Abdoli, 2000; Kottelat, Freyhof, 2007), однако коллекционные экземпляры, которые могли бы подтвердить идентификацию, неизвестны (Coad, 2012).

Природоохранный статус. В Красной книге России, в категории 3 — редкий, слабоизученный вид, распространённый на ограниченной территории. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008aa).

Экономическое значение выюновых и роль в экосистеме. Промыслового значения не имеют. Имеют большое научно-познавательное значение — щиповки

рода *Cobitis* являются моделью эволюционно-генетических исследований ввиду их уникальной для евразийских видов структуры и биологии размножения, проявляющихся в наличии ди-, три- и тетраплоидных гибридных биотипов, асексуальности и гиногенезе.

Отряд SILURIFORMES — сомообразные

Дополнительная кость, подкрышечная кость, основная подъязычная кость и межмышечные кости отсутствуют; теменные кости, возможно, имеются, но сращены с верхней затылочной костью. Жировой плавник обычно есть. В начале спинного и грудного плавников часто имеются ложные колючки (колючковидные лучи). В спинном плавнике две колючки — первая очень короткая, формирующая запирающий механизм для второй колючки, которая обычно и упоминается как единственная колючка при описаниях. Тело голое или покрыто костными пластинами. До четырёх пар усиков на голове: одна носовая пара, одна максиллярная (верхнечелюстная) и две на подбородке (т.е., на нижней челюсти) (носовой и подбородочный усики могут отсутствовать). Верхнечелюстная кость без зубов, рудиментарна (поддерживает усик). Глаз обычно маленький.

Двадцать пять семейств, более 450 родов, около 3 000 видов.

В Каспийском море один вид одного семейства.

Семейство SILURIDAE — сомовые

Спинной плавник без колючки. Жировой плавник отсутствует. Брюшной плавник маленький, иногда отсутствует. Анальный плавник длинный, в плавнике 41–110 лучей. Носовой усик отсутствует; имеется одна или две пары усиков на нижней челюсти, которые обычно удлинены.

Как минимум, 11 родов и 100 видов. Только два вида, оба из большого рода *Silurus*, обитают в Европе и Западной Азии.

Silurus Linnaeus, 1758 — обыкновенные сомы

Silurus Linnaeus, 1758: 304 (м. род; типовой вид: *Silurus glanis* Linnaeus, 1758 по линеивской тавтономии).

Тело удлинённое, толстое, круглое в сечении в передней части и уплощённое с боков в задней. Голова заметно уплощена дорсо-вентрально. Длинный анальный плавник сливается с хвостовым. Грудной плавник с мощной зазубренной колючкой. Две или три пары усиков. Максиллярный (верхнечелюстной) усик очень хорошо развит, его длина может превосходить длину головы. Рот большой, конечный или полунижний. Зубы на челюстях и своде ротовой полости есть. Глаз очень маленький. Чешуи нет, тело голое. Жаберные перепонки не соединены между собой. Лучей жаберной перепонки 12–15.

Около пяти видов, все в Евразии. В Каспийском море один вид.

***Silurus glanis* Linnaeus, 1758 — европейский обыкновенный сом**

Silurus glanis Linnaeus, 1758: 304 [Восток; озёра Европы; синтипы: BMNH 1853.11.12.168, коллекция Гроновиуса (Gronovius, 1736), см. Wheeler (1958)] (1), NRM 59 (1) (Ferraris, 2007)].

Сомы относят как к речным (туводным) видам (Кушнаренко, 2003), так и к полупроходным (Казанчеев, 1981; Аскеров и др., 2001). Он широко распространён во всех опреснённых районах Каспийского моря. Особенно многочислен в дельтах Волги и Урала, а также по всему опреснённому пространству Северного Каспия. Встречается в Тереке, где держится главным образом в прирусловых озёрах низовий реки. Обитает в Куринском районе, где преимущественно населяет нижний участок течения Куры и её придаточные водоёмы; обычен на юг от устья Куры на глубине до 15–20 м. Встречается у южных берегов моря, многочислен в Пехлевиюмском и Горганском заливах, лагунах и низовьях иранских рек (Holčík, Oláh, 1992; Abdoli, Naderi, 2009). В море близ устьев рек, но в некоторых местах, например по Азербайджанскому побережью, выходит за пределы опресняемых пространств (Казанчеев, 1981). С зарегулированием стока Волги основной зоной обитания сома стала авандельта, где он нашёл более благоприятные условия для нагула и нереста, не зависящие от половодья (Кушнаренко, 2003).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008ab).

Экономическое значение сомовых и роль в экосистеме. Сом *Silurus glanis* является самым крупным видом из сомообразных (и самым крупным видом Каспийского моря после белуги), который обычно достигает длины 3 м (максимальная рекордная длина — 5 м и вес — 330 кг). Вылов сома в Северном Каспии до начала 1950-х гг. был невелик, что было обусловлено, главным образом, тем, что в те годы не существовало его специализированного промысла. С развитием промысла в авандельте вентерями вылов его увеличился. Но наибольший улов сома приходится на период 1960–1970-х гг. В эти годы хищные сом и щука освоили обширную мелководную авандельту, гидрологический режим которой меньше связан с половодьем, а кормовая база более стабильна. Добыча сома в середине 1970-х гг. достигла максимальной величины 14,6 тыс. т. С увеличением уровня моря ареал сома расширился за счёт освоения вновь залитых площадей в дельте Волги. Полагают, что в волжском районе во время трансгрессии моря происходило увеличение численности популяций сома, чему способствовали репродуктивные качества вида — раннее созревание, многовозрастная структура, стабильные условия воспроизводства (Родионова, 1994). В куринском районе уловы сома в конце 1990-х гг. резко сократились (Аскеров и др., 2001).

Подотдел **EUTELEOSTEI — ЭВТЕЛЕОСТЕИ,**
НАСТОЯЩИЕ КОСТИСТЫЕ РЫБЫ

Надотряд **PROTACANTHOPTERYGII — ПРОТАКАНТОПТЕРИГИИ**

Четыре отряда, 12 семейств, не менее 95 родов, примерно 400 видов.

Отряд **SALMONIFORMES — лососеобразные**

Имеется глубокий задний миодом для глазной мускулатуры, которая, проходя назад, крепится к мышцам туловища. Жировой плавник есть. Мезокоракоид есть. Жаберные перепонки заходят далеко вперед, не приращены к истмусу; лучей жаберной перепонки — 7–20. Брюшная аксиллярная лопасть есть. Три последних позвонка загибаются вверх. Пилорических придатков — 11–210. Позвонков 50–75. Кариотип тетраплоидный. У молоди большинства видов имеются специфические вертикальные пятна (пестрины; *part marks*). Пресноводные и анадромные; северное полушарие. Три семейства, 10–13 родов, около 70 видов.

Семейство **COREGONIDAE — сиговые**

В отечественной литературе долгое время принимали систему Берга (1940) с выделением Salmonidae (включая Coregonidae auctorum) и Thymallidae (Берг, 1948; Берг и др., 1949; Линдберг, 1971). В ряде работ, напротив, была обоснована близость Thymallinae и Salmoninae по отношению к Coregoninae (Kendall, Behnke, 1984; Sanford, 1990; Wilson, Williams, 1992; Stearley, Smith, 1993), и в работе Сэнфорда (Sanford, 1990) выделены только два семейства, Coregonidae и Salmonidae. Нельсон (Nelson, 1994, 2006) сохраняет, однако, статус подсемейства для всех трёх групп в рамках Salmonidae, что принято и Эшмайром (Eschmeyer, 2012). Однако выделение семейства Coregonidae как сестринской группы семейства Salmonidae (включая Thymallinae) хорошо обосновано (Johnson, Patterson, 1996). Статус сиговых как семейства Coregonidae был впервые детально обоснован Пирожниковым с соавторами (1975) и в современной отечественной литературе для всех трёх групп — сиговых, хариусовых и лососёвых — чаще сохраняют статус семейства (Решетников, 1988; Решетников, 1998; Богуцкая, Насека, 2004; и мн. др.).

В спинном плавнике менее 16 лучей (отличие от Thymallidae). Отличия от Salmonidae: чешуя крупная, менее 80 в боковой линии мелкая (vs. мелкая, более 110 в боковой линии); зубы на верхнечелюстной кости отсутствуют (vs. имеются); верхнепредкрышечная кость отсутствует (vs. имеется); глазнично-клиновидная кость имеется (vs. отсутствует).

В Каспийском море только один вид рода *Stenodus*. Вид (или виды) рода *Coregonus* Linnaeus, 1758 интродуцировали в водохранилищах на реках каспийского стока в Иране (Griffiths et al., 1972 — цит. по: Coad, 2012; Armantrout, 1980; Abdoli, 2000; Coad, 2012).

Выделение отдельного от *Coregonus* рода *Stenodus* не подтверждается генетическими данными (Сендек, 2000); морфологические отличия приведены в определительной таблице ниже.

Отличия родов *Stenodus* и *Coregonus*

1. Жаберных тычинок на первой жаберной дуге меньше 30. Рот большой. Сочленение нижней челюсти с черепом лежит за вертикалью заднего края глаза.
..... ***Stenodus*** (один вид *S. leucichthys*).
- Жаберных тычинок на первой жаберной дуге больше 30. Рот небольшой. Сочленение нижней челюсти с черепом лежит впереди от или на вертикали заднего края глаза *Coregonus*.

Stenodus Richardson, 1836 — нельмы

Stenodus Richardson, 1836: 521 (м. род; типовой вид: *Salmo mackenzii* Richardson, 1823 по монотипии).

Тело удлинённое, веретенообразное. Голова усечённая, несколько сжатая с боков. Верхнечелюстная кость не доходит до заднего края глаза. Рот большой. На челюстных костях, нёбе, сошнике и языке имеются мелкие зубы. Жаберных тычинок 17–27. Пилорические придатки очень многочисленные, 190–193. Чешуя крупная; в боковой линии от 88 до 120 чешуй.

Stenodus leucichthys (Gueldenstaedt, 1772) — белорыбица

Salmo leucichthys Gueldenstaedt, 1772: 533, tabl. (Каспийское море, река Волга; синтипы неизвестны).

Сибирскую нельму обычно выделяют в отдельный подви́д, *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773) или обособляют в ранге вида (Kottelat, Freyhof, 2007). Традиционно считают, что предковая форма проходной волжской белорыбицы проникла в бассейн Каспийского моря в период соединения бассейнов Северного Ледовитого океана и Каспия и впоследствии дивергировала от сибирской нельмы в результате изоляции. Пирожников (1937) предполагал существование Центрально-Сибирского плейстоценового бассейна, который был одним из основных центров формирования пресноводных популяций ряда морских рыб и первичным очагом их расселения путем активных миграций в различных направлениях по древним системам палеорек. Подлесный (1941) полагал, что белорыбица проникла в Каспий из бассейна Северной Двины через камско-вычегодское соединение рек Северной и Южной Кельтмы.

Белорыбица — эндемик бассейна Каспийского моря, в летний период обитает в средней и южной частях моря на глубинах до 50 м, в осенне-зимний период нагуливается и в Северном Каспии (Васильченко, 2002). В водах Ирана редка; известны пять экземпляров, пойманных в море к востоку от Энзелийской лагуны в период с 1984 по 1990 г. (Coad, 2012). До зарегулирования стока Волги белорыбица поднималась на нерест в её притоки Оку, Суру, Каму и впадающие в по-

следнюю реки Вятку, Вишеру и Белую, откуда заходила в Уфу. Заходила ранее и в Терек, единичные рыбы шли на нерест в Урал (Летичевский, 1963, 1972, 1975). По данным Казанчеева (1981), ни в Куру, ни в Терек, ни в другие южные реки, не заходила. Хищник; питается преимущественно килькой, бычками, атериной и молодью рыб.

Природоохранный статус. В Красной Книге РФ популяция реки Урал отнесена к категории 1 (вид, находящийся под угрозой исчезновения). По мнению Иванова (2001б), белорыбица (в целом) в России находится на грани исчезновения. Численность очень низкая; например, в 1998 г. для рыбоводных целей было добыто только 11 особей (Михайлова и др., 2001). По наблюдениям, регулярно ловится браконьерами под плотиной Волгоградской ГЭС (данные до 2012 г. включительно).

МСОП (IUCN, 2001): Extinct in the Wild (Freyhof, Kottelat, 2008ac); основные аргументы для такой оценки — полная утрата естественных нерестилищ и отсутствие в естественном ареале «диких» экземпляров или потомков второго поколения от ре-интродуцированных особей. Это, однако, довольно трудно обосновать фактическими данными. Действительно, эффективность естественного нереста белорыбицы в предплотинной зоне Волгоградской ГЭС невелика (Летичевский, 1983; Дубинин и др., 2000; Кряжев, 2001). Но по материалам наблюдений известно (Васильченко, 2002), что во время нерестового хода в 2000–2001 гг. были зарегистрированы 6–7-летние мигранты, т.е. рыбы поколения 1994 г., в котором молодь рыбоводными предприятиями не выпускалась (Кряжев, 2001).

Экономическое значение сиговых и роль в экосистеме. Белорыбица *Stenodus leucichthys* (Gueldenstaedt, 1772) — одна из самых быстрорастущих и жирных рыб бассейна Каспийского моря: средняя масса в период нерестовой миграции составляет около 7–8 кг при длине 90–95 см; жирность рыб в море и дельте Волги достигает до 26% (Летичевский, 1963). Промысел белорыбицы проводился в период её хода на нерест в Волгу зимой в Северном Каспии и авандельте Волги (подлёдный лов беличьими сетями), а также в осенне-весенний период в дельте речными закидными неводами. Максимальные уловы, по данным Летичевского (1963) и Кряжева (2001), отмечались в 1937–1939 гг. — до 1,33 тыс. т. Зарегулирование стока Волги и постройка плотин лишили белорыбицу естественных нерестилищ. Мигрирующие вверх по реке на нерест производители вынуждены с зимы до следующей осени находиться в предплотинной зоне Волгоградской ГЭС и начинают там нереститься с наступлением температуры 6–5 °С (Летичевский, Дубинин, 1975). Нерест идет преимущественно на искусственных щебенчатых нерестилищах, созданных в 1970-х гг. по инициативе М.А. Летичевского (Васильченко, 2002). Эмбриогенез проходит в условиях нестабильного гидролого-гидрохимического режима: колебания уровня воды на нерестилищах составляют более 3 м. За этот период большая часть эмбрионов погибает в основном вследствие заносов, выедания рыбами и бокоплавами и в отдельные годы — от воздействия токсикан-

тов. В связи с этим считали, что эффективность естественного нереста белорыбцы в предплотинной зоне Волгоградской ГЭС была невелика (Летичевский, 1983; Дубинин и др., 2000; Кряжев, 2001; Васильченко, 2002).

Семейство SALMONIDAE — лососёвые

Об объёме семейства см. Coregonidae.

В спинном плавнике менее 16 лучей (отличие от Thymallidae). Отличия от Coregonidae: чешуя мелкая, более 110 в боковой линии (vs. крупная, менее 80 в боковой линии); зубы на верхнечелюстной кости имеются (vs. отсутствуют); верхнепредкрышечная кость имеется (vs. отсутствует); глазнично-клиновидная кость отсутствует (vs. имеется).

Семь родов, не менее 30 видов (много больше, если авторы разделяют поли-типические виды на отдельные виды).

В Каспийском море два аборигенных вида. Натурализации интродуцированных видов рода *Oncorhynchus* не произошло (см. раздел 4.5 выше).

Определительная таблица родов семейства Salmonidae

(**Oncorhynchus* приведён для сравнения)

1. Хвостовой плавник с тёмными пятнами, по крайней мере, на верхней лопасти. На боку розовая или красноватая полоса, по крайней мере, во время нерестового сезона. Маленькие тёмные пятна на крышке редки или отсутствуют.....**Oncorhynchus*.
- Хвостовой плавник без пятен. На боку розовой или красноватой полосы не бывает. На крышке несколько крупных тёмных пятен *Salmo*.

Salmo Linnaeus, 1758 — атлантические лососи

Salmo Linnaeus, 1758: 308 [м. род; типовой вид: *Salmo salar* Linnaeus, 1758 по последующему обозначению (Desmarest, 1856)].

Рот большой, косой, конечный. Сочленение нижней челюсти позади вертикали заднего края глаза. Верхнечелюстная кость длинная, у взрослых достигает вертикали заднего края глаза или далее; часть её, образующая край челюсти, более или менее изогнута книзу. Зубы у взрослых хорошо развитые, у молодых слабые, но более развитые, чем у Coregonidae. Сошник удлинённый, его рукоятка у молодых всегда с зубами, у взрослых иногда без зубов. Заглазничные кости далеко не доходят до предкрышечной. На переднем конце нижней челюсти у половозрелых самцов соединительнотканый крючок, входящий в выемку между передними концами предчелюстных костей. Эндокраний спереди раздвоен. Верхняя часть эндокrania от рыла до верхней затылочной кости с высоким килем. Теменная часть эндокrania сверху с парой больших отверстий, ведущих в полость черепа. В анальном плавнике 7½–10½ ветвистых лучей. Чешуя умеренно мелкая, 100–150 в боковой линии. Икринки крупные.

Большой род со сложной внутренней структурой, относительно которой мнения авторов принципиально расходятся. О европейских видах (в том числе спорного статуса) см. Kottelat, Freyhof, 2007. Северная Америка и Евразия.

В Каспийском море два аборигенных вида спорного таксономического статуса. В 1970–1979 гг. в Каспийском море было выпущено около 450 тысяч штук молоди сёмги *Salmo salar* Linnaeus, 1758, но последующих поимок не зарегистрировано (Иванов, Комарова, 2008).

Определительная таблица аборигенных таксонов рода *Salmo*

(по данным Дорофеевой, 1967)

1. Высота тела 15–20% длины. Высота головы 59–65% длины головы. Межглазничное расстояние 30–42% длины головы *S. ciscaucasicus*.
- Высота тела 21–26% длины. Высота головы 68–75% длины головы. Межглазничное расстояние 37–48% длины головы *S. caspius*.

Salmo caspius Kessler, 1877 — каспийский лосось, каспийская кумжа

Salmo caspius Кесслер, 1877: 62, рис. II, 15 (устье Куры, Божий промысел).

Обычно рассматривается как подви́д *S. trutta caspius* и объединяется с предкавказской кумжей (см. ниже).

Эндемик бассейна Каспийского моря. Проходная рыба. Нагуливается в море, на нерест шла в реки Южного Каспия, преимущественно в Куру. Была известна из многих рек иранского побережья до Горгана включительно (Недошивин, Ильин, 1929; Кожин, 1957; Armantrout, 1980; Holčík, Oláh, 1992; Kiabi et al., 1999; Abdoli, Naderi, 2009). Утратила все естественные нерестилища в Ку́ре (располагавшиеся на расстоянии около 1000 км от устья) с постройкой Мингечаурской (Мингячевирской) и Варваринской ГЭС (1954–55 гг.). Впоследствии доходила до Варваринской плотины (600 км от устья), где условия для нереста и развития молоди неблагоприятны. В море обитает, придерживаясь западных и южных берегов, и не выходит за пределы 40–50 метровой изобаты, но совершает миграции довольно большой протяжённости (Аскеров и др., 2001).

Природоохранный статус. Коуд (Coad, 2000), используя 18 критериев, оценил статус каспийской кумжи как одного из четырёх видов пресноводных рыб Ирана, находящихся в наиболее угрожаемом состоянии. В Иране *S. caspius* признан видом категории CR по критериям МСОП (Kiabi et al., 1999; Jalali, Amiri, 2009). В Азербайджане этот вид относится к рангу исчезающих (Кулиев, Касимов, 2004). Фактически, на основании того, что основу уловов составляют особи искусственного разведения (Кулиев, Касимов, 2004; Coad, 2012), может быть поднят вопрос о том, существует ли вообще естественное воспроизводство этого вида, т.е. не является ли он «исчезнувшим в дикой природе» (Extinct in the Wild, EW).

***Salmo ciscaucasicus* Dorofeyeva, 1967 — предкавказская кумжа,
терский лосось (вкл. фото 17)**

Salmo trutta ciscaucasicus Дорофеева, 1967: 15 (река Кейранчай, Дагестан; голотип ЗИН № 26244, вкл. фото 17).

Название *Salmo spurius* Pallas, 1814 обычно считали синонимом *S. trutta caspius*, но связывали с терским лососем. Выделение лектотипа для *Salmo spurius* Pallas, 1814 (ЗИН № 40749) из Финского залива Балтийского моря сделало это видовое название синонимом *Salmo trutta* Linnaeus, 1758 (подробнее см. Bogutskaya, Dorofeyeva, 2007).

Отличается от *S. caspius* удлинённым низким телом и низкой головой, меньшим межглазничным расстоянием, меньшей длиной тела у взрослых и некоторыми остеологическими признаками. Кроме того, предкавказскую кумжу отличает ряд биологических особенностей, в частности, преобладание рыб, заходящих в реку в IV стадии зрелости и нерестящихся в тот же год (лохов) и повторный нерест (в отличие от *S. caspius* с преобладанием рыб, заходящих в реку в II–III стадии зрелости и нерестящихся на следующий год один раз в жизни) (Дорофеева, 1967).

Эндемик бассейна Каспийского моря. Проходная рыба. Нагуливалась в море, на нерест шла в реки северного и западного берега Северного Каспия от Волги до яламинских речек в северном Азербайджане. В Волгу в первой половине XX века заходили единичные экземпляры; поднималась высоко, заходила в Каму (нерестилища были известны из реки Уфы) (Державин, 1939). До зарегулирования стока Терека терская кумжа нерестилась во всех горных притоках этой реки. После сооружения плотины у станицы Котляревской лососёвые нерестилища сохранились только в бассейне Баксана — левого притока Терека. Позднее, в связи с постройкой плотины в нижнем течении Терека у станицы Карагалинской, и эти нерестилища потеряли своё значение. Самурская популяция перестала существовать с 1960 г. (Казанчеев, 1981; Иванов, 2000; Иванов, Комарова, 2008). Ходоревская (2011) указывает, что кумжа в настоящее время не встречается в российском секторе моря.

Природоохранный статус. В Красной Книге РФ этот вид отнесён к категории 1 (как «находящаяся под угрозой исчезновения проходная форма каспийского подвида кумжи»). По мнению Иванова (2001б), вид (оценка дана «каспийской кумже» в целом) находится на грани исчезновения. МСОП (IUCN, 2001): LC (Kottelat, Freyhof, 2007); эта оценка, однако, относится к виду в целом, который включает и жилые формы (форель), и проходную форму предкавказской кумжи. Если же анадромную (морскую) предкавказскую кумжу рассматривать отдельно, то, возможно, она заслуживает статуса «Extinct in the Wild» (Kottelat, Freyhof, 2007). По мнению Казанчеева (1981) и Иванова (2000), сохранить проходную предкавказскую кумжу можно было только путём искусственного разведения.

Экономическое значение лососёвых и роль в экосистеме. Каспийский лосось по своим вкусовым качествам является исключительным деликатесом. До зарегулирования Куры (до 1950-х гг.) его уловы ежегодно доходили до 0,5 тыс. т или 3,5–4,0 тысяч особей. Разведение каспийского лосося началось на Куре в 1901 г., но практическое развитие получило в 1920-е гг. (Державин, 1941). Позже в целях компенсации потерь естественных нерестилищ из-за постройки плотин и регулированием стока рек, в Азербайджане в 1954–1956 гг. были построены и введены в эксплуатацию два рыбоводных завода: Чайкендский и Чухур-Кабалинский. Эти рыбоводные заводы ежегодно выпускали до 0,6 млн. двухлеток лосося. Это позволило возобновить его промысел и довести уловы лосося в Куре в 1978–1979 гг. до 10–16 тонн. К началу XXI века численность куринаго лосося снова упала, и с 2001 г. АзербНИРХ проводит исследования по усовершенствованию биотехники искусственного разведения, в том числе и с подращиванием и содержанием производителей в морских садках (Кулиев, Касимов, 2004). Разведением занимался также рыбоводный завод в Иране — Шахид-Богунер, мощностью 100 тыс. экз. в год. Но в настоящее время запасы куринаго лосося находятся на катастрофически низком уровне, что связано, кроме прочего, с незаконными выловами в море (Иванов, 2000; Аскеров и др., 2001; Иванов, Комарова, 2008). Иранские авторы указывают уменьшение уловов с 13 тонн в 1995 г. до менее чем 3 тонн в 2005 г., причём основу уловов составляют особи искусственного разведения (Coad, 2012).

Отряд ESOCIFORMES — щукообразные

Верхнечелюстная кость без зубов, но участвует в образовании края рта. Жирового плавника нет. Спинной и анальный плавники расположены в задней части тела. Пилорических придатков нет. Мезокоракоида нет.

Четыре рода и, по меньшей мере, 10 видов.

Семейство ESOCIDAE — щуковые

Рыло выдаётся вперёд. Хвостовой плавник с вырезкой. Боковая линия полная. Лучей жаберной перепонки 10–20. Носовые кости есть.

Один род *Esox*, 5 видов. Пресноводные; северное полушарие.

Esox Linnaeus, 1758 — щуки

Esox Linnaeus, 1758: 313 [м. род; типовой вид: *Esox lucius* Linnaeus, 1758 по последующему обозначению (Jordan, Gilbert, 1883: 352)].

Тело удлинённое, рот большой, рыло сильно вытянуто. Жирового плавника нет. Брюшные плавники расположены низко, на брюхе. Спинной плавник отнесен назад и расположен над анальным. Хвостовой плавник с большой выемкой. Чешуя мелкая. У взрослых боковая линия сплошная, у молоди неполная или совсем отсутствует. Жаберные перепонки свободны; они не соединяются друг с другом и

не прирастают к межжаберному промежутку. Щёки покрыты чешуёй, но крышечная кость — только в верхней части. Зубы очень сильные.

В Каспийском море один вид.

***Esox lucius* Linnaeus, 1758 — обыкновенная щука**

Esox lucius Linnaeus, 1758: 314 [Европа; указания на ранние работы, в том числе Гроновиуса (Gronovius, 1736), из коллекции которого сохранился синтип BMNH 1853.11.12.114 (кожа), см. Wheeler (1958)].

Пресноводная (туводная) рыба, не совершающая дальних миграций. Обычна в Волге, встречается в Урале, в нижнем течении Куры и Терека, в реках, впадающих в залив Горган и Энзелийский залив, в самих этих заливах, а также в лагуне Amirkelaye. Предпочитает стоячие или слабо проточные водоёмы придаточной системы рек. В море встречается только близ устьев в опреснённой зоне, хотя известны случаи поимки единичных экземпляров вдали от выноса пресной воды. В дельте Волги щука обычна как в нижней зоне, так и в авандельте (Державин, 1934; Казанчеев, 1981; Кушнаренко, 2003; Holčík, Oláh, 1992; Coad, 2012). Хищник.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008ad).

Экономическое значение щук и роль в экосистеме. Щука — важный объект промысла и, в особенности, спортивного рыболовства. Наибольший вылов щуки в Астраханской области достигал 10,1–10,6 тыс. т в 1955–1956 гг., а наименьший — в 1981 г. — 2,9 тыс. т. В 2000-е гг. её уловы составляли около 5 тыс. т (Ермилова, 2005). По данным Ю. Кузнецова на сайте КаспНИРХ (<http://www.kaspiirh.ru/news/2013/02/06/261/>), промысловые запасы щуки в северокаспийском бассейне в настоящее время находятся в удовлетворительном состоянии.

Neoteleostei — неотелеостей, или новые костистые рыбы

Восемь надотрядов — Stenopterygii, Ateleopodomorpha, Cyclosquamata, Scopelomorpha, Lamprymorpha, Polymixiomorpha, Paracanthopterygii и Acanthopterygii.

ACANTHOMORPHA — колючепёрые рыбы

Клада для включения всех высших костистых, многие таксоны которых имеют истинные колючки в спинном, анальном и грудном плавниках (Rosen, 1973).

Отряд GADIFORMES — трескообразные

Брюшной плавник, когда имеется, расположен под грудным плавником или даже впереди от него (торакальный или югулярный). Настоящих колючек в плавниках нет. У большинства видов длинные спинной и анальный плавники. Чешуя обычно циклоидная, редко ктеноидная. Предчелюстная кость образует весь край верхней челюсти, выдвижная у некоторых таксонов. Наружная крыловидная кость без зубов; глазнично-клиновидная кость и основная клиновидная кость отсутствуют. Лучей жаберной перепонки — 6–8. Редукция в заднем отделе позво-

ночника, приводящая к тому, что число задних птериigioфоров спинного и анального плавников превосходит число хвостовых позвонков. Закрытопузырные.

Девять семейств, 75 родов, более 560 видов. Морские; только один вид обитает исключительно в пресной воде.

Семейство LOTIDAE — налимовые

Подбородочный усик всегда имеется, но на рыле усиков нет. Один или два спинных плавника и один анальный плавник. Хвостовой плавник закруглённый. Икринка с жировой каплей.

Северный Ледовитый, Атлантический и Тихий океаны. Три рода. *Lota lota*, налим, обитающий в северных районах Евразии и Северной Америки, является единственным полностью пресноводным представителем отряда.

Lota Oken, 1817 — налимы

Lota Oken, 1817: 2-я колонка 1-й страницы листа «1183» [ж. род; типовой вид: *Gadus lota* Linnaeus, 1758 по последующему обозначению (Bory de Saint-Vincent, 1826: 510)].

Тело удлинённое, в задней половине сжатое с боков. Голова уплощена дорсовентрально, на подбородке один усик. Два спинных плавника: первый — короткий (7–16 лучей), второй — длинный (60–95 лучей). Анальный плавник длинный (58–86 лучей), почти доходящий до хвостового. Чешуя очень мелкая, циклоидная, заходящая на жаберные крышки и основания плавников. Боковая линия хорошо развита. Икринки и личинки пелагические.

Монотипический род.

Lota lota (Linnaeus, 1758) — налим

Gadus lota Linnaeus, 1758: 255 [озёра Европы; возможные синтипы (так называемые линнеевские экземпляры): LSL 37, 38 (2, кожа левой стороны тела) в Коллекции Линнея в Лондонском Линнеевском обществе, см. Wheeler, 1985; http://www.linnean-online.org/view/fish/lota_lota.html].

Пресноводная рыба, но может выдерживать солёность до 6‰; по-видимому, может выходить в опреснённые предустьевые пространства (Берг, 1949б; Казанчеев, 1981). В дельте Волги редок (Коблицкая, 1964; см. Приложение 2). Из прибрежья Южного Каспия в Азербайджане указан один известный экземпляр (Абдурахманов, 1962). Отмечен в низовьях Сefидрудa (Державин, 1934). Хищник и бентофаг.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008aе). Однако в Каспийском море, несомненно, заслуживает специального внимания как находящийся на краю ареала. Тюльпанов (1967) связывал распространение и адаптацию налива к обитанию в пресной воде с Центрально-Сибирским плейстоценовым бассейном, существование которого предполагал Пирожников (1937). Этот бассейн был одним из основных центров формирования пресноводных популяций ряда морских рыб и первичным очагом их расселе-

ния путём активных миграций в различных направлениях по древним системам палеорек.

Экономическое значение налимовых и роль в экосистеме. Единственный вид семейства в Каспийском море настолько редок и никакого значения не имеет.

***Отряд Mugiliformes — кефалеобразные**

***Семейство MUGILIDAE — кефалевые**

Широко разобшенные колючий (с четырьмя колючками) и мягкий (с 8–10 лучами) спинные плавники. Анальный плавник с 2 или 3 колючими и 7–11 мягкими лучами. Грудной плавник расположен высоко на теле. Брюшной плавник субабдоминальный, с одной колючкой и пятью ветвистыми мягкими лучами. Боковая линия отсутствуют или очень слабо развита. Чешуя у взрослых ктеноидная. Имеет ротовой и жаберный фильтровальные механизмы, образованные жаберными тычинками и глоточным аппаратом. Желудок обычно мускулистый и кишечник исключительно длинный. Позвонков 24–26.

Не менее 17 родов, около 75 видов (Harrison, 2003a). Прибрежные морские и солоноватоводные (изредка пресноводные); все тропические и умеренные моря.

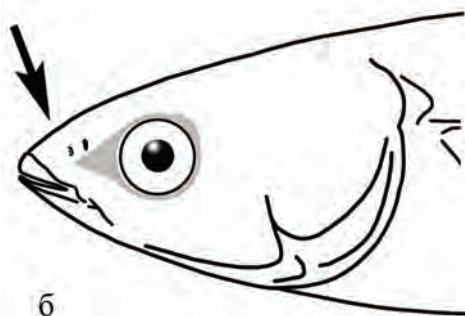
В Каспийском море только интродуцированные виды (см. раздел 4.5 выше).

Определительная таблица видов кефалей, натурализовавшихся в Каспийском море (с **Mugil cephalus* для сравнения)

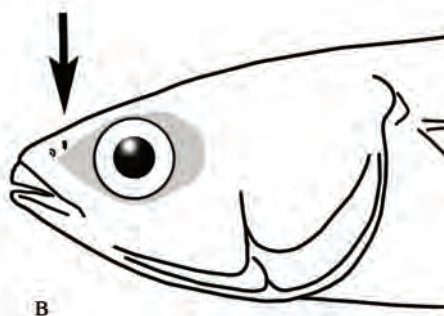
1. Жировое веко хорошо развито, покрывает большую часть глаза, достигая зрачка (рис. 68а).....**Mugil cephalus*.
- Жировое веко слабо развито, далеко не доходит до зрачка (рис. 68б, в) ..2.
2. Рыло заострённое (рис. 68б). Чешуя на рыле начинается от передних ноздрей. На предорсальных чешуях 2–7 продольных бороздок. Пилорических



а



б



в

Рис. 68.

- придатков 6–9: 3–5 коротких и 3–4 длинных. Чешуй боковой линии обычно 50–52..... **Chelon saliens*.
- Рыло не заострённое (рис. 68в). Чешуя на рыле начинается от задних ноздрей. На преддорсальных чешуях одна продольная бороздка или бороздок нет. Пилорических придатков 6–11, равной длины, или длина постепенно увеличивается от вентральных к дорсальным. Чешуй боковой линии обычно 42–48..... **Chelon auratus*.

****Chelon* Röse, 1793 — кефали-хелоны**

Chelon Röse, 1793: 118 [м. род; типовой вид: *Mugil chelo* Cuvier, 1829, младший синоним вида *Chelon labrosus* (Risso, 1827), по последующему обозначению (Jordan, 1917); об авторстве — Röse, 1793 или Artedi, in Röse, 1793 — см. Богуцкая, Насека (2004)].

Liza Jordan, Swain, 1884: 261 [ж. род; как подрод рода *Mugil*; типовой вид: *Mugil capito* Cuvier, 1829, младший синоним вида *Liza ramada* (Risso, 1827), по первоначальному обозначению].

Обычно *Liza* рассматривали как отдельный род (Harrison, Howes, 1991; Thomson, 1997; Harrison, 2003a, 2003b), реже синонимизировали с *Chelon* Röse, 1793 (Schultz, 1946; Senou et al., 1996; Nakabo, 2002; и др.). Томсон (Thomson, 1997) выделял род *Liza* на основании того, что все виды этого рода не имеют орнаментации губ, характерной для *Chelon*. Обзор мнений в пользу объединения *Chelon* и *Liza* сделан в работе по молекулярной филогении Mugilidae (Heras et al., 2009), однако *Liza* до сих пор сохраняет статус отдельного рода в онлайн-овом Каталоге рыб (Eschmeyer, 2012). Новые обширные молекулярные данные (Durand et al., 2012) обоснованно демонстрируют группировку *Chelon labrosus* (типового вида рода *Chelon*) с *Liza ramada* (типовым видом рода *Liza*), *L. aurata*, *L. saliens* и другими видами, относимыми к роду *Liza* из Атлантики, Средиземного моря и вод у Южной Африки, в отдельную монофилетическую кладу (Durand et al., 2012: Fig. 3). Индо-тихоокеанские виды родов *Chelon* и *Liza* и *Paramugil parmatus* (Cantor, 1849) образуют отдельную кладу (Durand et al., 2012: Fig. 3, 5A). Эти данные однозначно указывают на необходимость синонимизации родовых названий *Chelon* и *Liza* (первое — старший синоним).

Жировое веко отсутствует или, если есть, то в виде узкого кольца вокруг глаза у экземпляров всех возрастов (не увеличивается с увеличением размеров). Зубы на челюстях обычно есть, щетинко- или ресничковидные. Симфиз нижних челюстей располагается под прямым или тупым углом к телу кости. Верхнечелюстная кость изогнута над надчелюстной костью, часто S-образная. Наджаберный орган двураздельный. Пилорических придатков 2–14, чаще более 5. Аксилярная чешуйка над основанием грудного плавника слабо развита или отсутствует.

****Chelon auratus* (Risso, 1810) — сингиль**

Mugil auratus Risso, 1810: 344 (Ницца, Франция).

Молодь и сеголетки были перевезены в Каспийское море из Чёрного моря в 1930–31 гг. (Baltz, 1991). В южной части Каспийского моря регистрировались уже в 1933 г. (Щуколюков, 1937; Дмитриев, 1946), в северо-восточной — в 1935 г. (Световидов, 1937). Период акклиматизации занял 30–35 лет, и вид полностью натурализовался ко второй половине 1960-х гг. (Марти, 1940, 1941; Хорошко, 1982). В настоящее время сингиль распространён по всему морю, но в опреснённой северной части редок. В реки никогда не заходит. Нерестится в июле–октябре над глубинами 300–600 м в удалении от берега. Плотных скоплений обычно не образует. Совершает кормовые и нерестовые миграции из Южного Каспия в Средний. В конце апреля и в мае появляется у западного побережья (дагестанского сектора) Среднего Каспия, концентрируясь в районе островов Тюлений и Чечень, и к концу мая — в более северной части, в районе Сулак—Лопатино. Во время нагула образует скопления на мелководье в местах расположения детритных полей. Осенью после нереста отходит к местам зимовки на юг (Перцева-Остроумова, 1951б; Седов и др., 2004; Шихшабеков и др., 2005, 2006, 2008, 2009; Адуева, 2012). Детритофаг; взрослые особи потребляют обрастания (перифитон) камней в море и ил в лагунах (Ильин, 1949а).

Природоохранный статус. Отсутствует (интродуцированный вид).

****Chelon saliens* (Risso, 1810) — остронос**

Mugil saliens Risso, 1810: 345 (Ницца, Франция).

Интродуцирован одновременно с сингилем. В отличие от сингиля держится в большей степени вдали от берегов. В конце апреля и в мае появляется у западного побережья (Дагестанского сектора) Среднего Каспия, а уже к концу мая — в более северной части, в районе Сулак-Лопатино. Нерестится на расстоянии 40–90 км от берега, над глубинами до 780 м (Перцева-Остроумова, 1951). Осенью после нереста отходит к местам зимовки на юг (Шихшабеков и др., 2008, 2009). Детритофаг, взрослые особи питаются верхней плёнкой лагунного ила и обрастаниями камней в море, но потребляют также червей, ракообразных и мелких моллюсков (Ильин, 1949а).

Природоохранный статус. Отсутствует (интродуцированный вид).

****Mugil* Linnaeus, 1758 — серые кефали**

Mugil Linnaeus, 1758: 316 (м. род; типовой вид: *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758 по моно-типии).

Жировое веко хорошо развито, достигает зрачка у взрослых экземпляров. Тело толстое, голова значительно уплощена. Рот поперечный, короткий при виде сбоку. Зубов на челюстях нет. Симфиз нижних челюстей располагается под острым углом к телу кости. Верхнечелюстная кость прямая. Наджаберный орган не подразделён на части. Два пилорических придатка. Аксилярная чешуйка над основанием грудного плавника длинная, заострённая.

В морях повсеместно, 17 видов; в бассейне Каспийского моря один интродуцированный вид.

**Mugil cephalus* Linnaeus, 1758 — лобан

Mugil cephalus Linnaeus, 1758: 316 [Атлантический океан и реки; возможные синтипы (линнеевские экземпляры): NRM 43(1), 44(2), 143(1) (информацию и фотографии см. <http://artedi.nrm.se/nrmfish>)].

В литературе есть упоминания о вселении в Каспийское море лобана в 1902 г. без последующих поимок (Дмитриев, 1946; Baltz, 1991). Некоторые авторы считают, что конкретных данных, подтверждающих интродукцию, нет (Панин и др., 2005). Однако в литературе встречается предположение о том, что лобан прижился в Каспийском море, в основном, в южной его части, основанное на нахождении крупных экземпляров жителями Ирана в 1960-е гг. (Прибатов, Терещенко, 1951). Лобан указан для юго-восточной части Каспия в Иране и в более поздние годы (Kiabi et al., 1999). Нельзя исключить попадания отдельных экземпляров этого вида в море из рыбоводных хозяйств в Иране: лобана разводят в Сари и в лагуне Гомишан (провинция Голестан) в низовьях Атрека и Горгана (см. обзор Coad, 2012). Детритофаг.

Природоохранный статус. Отсутствует (интродуцированный вид).

Экономическое значение кефалевых и роль в экосистеме. Несмотря на то, что промысел кефалей в Каспийском ведётся с 1936–1937 гг., отсутствие надежных орудий лова и трудности добычи этой рыбы не позволили достичь больших уловов как в Дагестане, так и в Азербайджане. Вылов кефалей в 1980-е гг. достигал 300 т в год. Промысел сдерживается отсутствием селективного способа лова в море (Иванов, 2000; Аскеров и др., 2001; Абдусамадов, 2001). Промысел кефалей в Иране достигал в 1956–1960 гг. 1,916 тыс. т. В 2002 г. улов составил 6,442 тыс. т и 2,4 тыс. т в 2010 г. (Coad, 2012). В Иране кефали по потребительским качествам стоят на втором месте после кутума — традиционной рыбы у мусульман.

Надотряд ACANTHOPTERYGII — КОЛЮЧЕПЁРЫЕ

Acanthopterygii имеют более подвижную верхнюю челюсть, чем костистые рыбы из групп ниже этого уровня в классификации (за исключением Lampriformes) (Lauder, Liem, 1983). Эта подвижность обеспечивается, главным образом, за счёт хорошо развитых восходящих отростков на предчелюстных костях. Но в некоторых линиях наблюдается вторичная утрата движения челюстей вперёд (т.е. способности выдвигаться). В дополнение к этому, у большинства членов этого таксона связка Бодело, поддерживающая скелет грудного плавника (через прикрепление к супраклейтруму), начинается на основной затылочной кости, в отличие от большинства низших костистых, у которых она начинается на первом позвонке (Johnson, Patterson, 1993).

Тринадцать отрядов, около 270 семейств, не менее 2425 родов и около 15 000 видов.

Серия ATHERINOMORPHA — атериноморфы

Выдвижная верхняя челюсть отличается от таковой у других Acanthopterygii отсутствием шарового сустава между нёбной костью и верхнечелюстной костью (такое строение не позволяет предчелюстным костям быть заблокированными в выдвинутой позиции) и отсутствием перекрещивающихся ростральных связок между нёбными костями и головками предчелюстных костей.

Отряд ATHERINIFORMES — атеринообразные

Обычно два отдельных спинных плавника — первый, если есть, с гибкими колючками, и второй с одной гибкой колючкой в начале у большинства видов. Обычно имеется колючка в начале анального плавника. Боковая линия отсутствует или очень слабо развита. Грудные плавники сидят высоко на теле у большинства видов. Большинство видов имеют общую серебристую окраску, часто полосу на боку.

Шесть семейств, около 50 родов и более 315. Большинство видов обитают в прибрежных морских или пресноводных водоёмах тропической и тёплой умеренной зон.

Семейство ATHERINIDAE — атериновые

Морские (пелагические прибрежные) и пресноводные; Атлантический, Индийский океаны и западная часть Тихого океана.

Теменная кость отсутствует. Два широко разделённых спинных плавника, первый с 2–5 колючками; грудные плавники сидят высоко на теле. Тело часто полупрозрачное, с серебристой боковой полосой. Имеется нижняя брюшная колючка на тазовой кости (отделяющей отводящие мышцы брюшной колючки от мягких лучей брюшного плавника). Предчелюстная кость невыедвигная, с узким дистальным концом, на которой имеется заднечелюстной отросток (Dyer, Chernoff, 1996; Chernoff, 2003).

Три подсемейства, 12 родов, примерно 60 видов. Виды этого семейства обитают, главным образом, в Индийском и западной части Тихого океана.

***Atherina* Linnaeus, 1758 — атерины**

Atherina Linnaeus, 1758: 315 (ж. род; типовой вид: *Atherina hepsetus* Linnaeus, 1758 по монотипии).

Тело удлинённое, сжатое с боков, но с закруглённым брюхом. Рот большой, конечный; ротовая щель прямая. Верхняя челюсть выдвижная; нижняя челюсть выдаётся вперёд и входит в выемку верхней. Щетинковидные зубы располагаются рядами на челюстях, сошнике и нёбных костях. Чешуя циклоидная; голова за глазом покрыта чешуёй. Боковой линии нет. Грудной плавник короткий, располагается высоко на боку тела. Брюшные плавники небольшие, абдоминальные. Анальное отверстие располагается ближе к основанию брюшных плавников, чем

к началу анального плавника. В первом спинном плавнике 5–10 мягких членистых лучей. Спинной плавник располагается над анальным, примерно равной с ним длины. Вдоль боков тела серебристая полоса. Оболочка икринок с нитевидными выростами (Kiener, Spillmann, 1973; Miller, 2003a).

Не менее 5–6 видов в восточной части Атлантического океана и её морях. В Каспийском море один вид.

***Atherina caspia* Eichwald, 1831 — каспийская атерина**

Atherina presbyter var. *caspia* Eichwald, 1831: 72 (южное побережье Каспийского моря, Балханский залив).

Большинством авторов считается синонимом средиземноморской атерины *Atherina boyeri* Risso, 1810 (ранее называли *Atherina mochon* Cuvier, 1829) (Coad, 1995; Miller, 2003a; Kottelat, Freyhof, 2007) или её подвидом (Савенкова, Асанов, 1991; Васильева, 1994; Решетников и др., 1997; Решетников, 1998). Однако отличия каспийской атерины от черноморско-азовской весьма значительны. По данным Васильевой (Васильева, 1994; Vasil'eva, 1996), к числу морфологических отличий каспийской атерины от *A. boyeri* относится малое число жаберных тычинок на первой дуге (19–27, против 21–37, обычно более 27), редукция числа подглазничных костей до трёх (против четырёх), ровный нижний край верхнечелюстной кости, лишенный выступа, свойственного большинству особей номинативного подвида. Зенкевич (1963) полагал, что «морской» вид *Atherina mochon pontica* (а также *Syngnathus nigrolineatus*) имеют непосредственное средиземноморско-атлантическое происхождение, проникнув в Каспийский бассейн из Чёрного моря относительно недавно, во время Хвалынской трансгрессии примерно 50 тыс. лет назад; это мнение повторяли Косарев и Яблонская (Kosarev, Yablonskaya, 1994). Тарасов (2001), основываясь на опубликованных данных по морфологии, экологии и паразитофауне каспийской и черноморской атерин, оценивает возраст дивергенции каспийских и черноморских видов атерин (а также видов родов *Syngnathus* и *Knipowitschia*) в 5,5–6,0 млн. лет и предполагает, что голоэвригалинные предки соответствующих каспийских видов населяли Понтический бассейн (N_p) и пережили балаханский кризис. Мы разделяем это мнение, как обоснованное, и считаем *Atherina boyeri* Risso, 1820 и *A. caspia* отдельными видами, как и *Syngnathus abaster* Risso, 1827 и *Syngnathus caspius* (Naseka, Bogutskaya, 2009). Следует заметить, что в рамках филогенетической концепции вида понятие подвида становится идентичным понятию вида — видом считается диагностируемый кластер популяций (диагностируемая эволюционная линия), который обладает своей собственной эволюционной историей, т.е. сохраняет целостность (изолированность) во времени и пространстве по отношению к другим подобным кластерам) (например, Mayden, 1997; Harrison, 1998; Kullander, 1999).

Эндемик бассейна Каспийского моря. Каспийская атерина — стайная рыба, распространённая по всему Каспийскому морю на глубинах до более 100 м, но

наиболее многочисленная на 10–20 м. Выдерживает солёность до 60‰ (Савенкова, Асанов, 1991; Miller, 2003a). Обычна также в заливах, опреснённых лагунах и устьях рек.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

Экономическое значение атериновых и роль в экосистеме. Каспийская атерина является пищевым объектом многих всеядных и хищных рыб, таких как осётр, белуга, судаки и хищные морские сельди, а также каспийского тюленя (Krylov, 1984). Попадаетеся как прилов при лове килек и используется для изготовления рыбной муки.

***Отряд CYPRINODONTIFORMES — карпозубообразные**

Хвостовой плавник усечённый или закруглённый; скелет хвостового плавника симметричный, с одной эпуралией. Рукоятка предчелюстных костей альвеолярная. Боковая линия на теле представлена только ямками на чешуях. Период эмбрионального развития растянутый. Половой диморфизм хорошо выражен, самцы часто ярко окрашены.

***Семейство ROESILIIDAE — гамбузиновые, пёцилиевые**

Грудной плавник расположен высоко на боку тела благодаря тому, что радиалии сидят на верхнем крае скапулокоракоида. Пory надглазничного канала модифицированы таким образом, что невромасты располагаются в мясистых желобках.

Пресноводные и солоноватоводные; от восточной части Северной Америки до Южной Америки, Африка (включая Мадагаскар); 37 родов, более 300 видов.

Подсемейство Roesiliinae — пёцилиины

У самца удлинённые передние лучи анального плавника (гоноподий, образованный, главным образом, третьим, четвёртым и пятым лучами) для внутреннего оплодотворения. Икринки с крупным желтком; яйцеживородящи.

****Gambusia* Poye, 1854 — гамбузии**

Gambusia Poye, 1854: 380 [ж. род; типовой вид: *Gambusia punctata* Poye, 1854 по последующему обозначению (Bleeker, 1864, in Bleeker, 1863–1864: 140)].

Чешуя крупная. Короткие спинной и анальный плавники. Анальный плавник у самцов сдвинут вперёд и модифицирован в специальный орган для внутреннего оплодотворения (гоноподий). Мелкие тёмные пятна на спинном и хвостовом плавниках.

Не менее 43 видов в тропических и субтропических областях северного полушария; в бассейне Каспийского моря один интродуцированный вид.

Определительная таблица видов рода **Gambusia*

[составлена на основании опубликованных данных по видам в естественном ареале (Parenti, Rauchenberger, 1989; Rauchenberger, 1989; Page, Burr, 1991)]

1. В спинном плавнике 5½ ветвистых лучей. В анальном плавнике 8½ ветвистых лучей. Пятно под глазом слабо выражено или отсутствует *G. affinis*.
- В спинном плавнике 6½ ветвистых лучей. В анальном плавнике 9½ ветвистых лучей. Пятно под глазом хорошо выражено *G. holbrooki*.

****Gambusia affinis* (Baird et Girard, 1853) — миссисипская гамбузия**

Heterandria affinis Baird, Girard, 1853: 390 (р. Медина, р. Саладо, Техас).

Присутствие в бассейне Каспийского моря с достоверностью не установлено. См. *Gambusia holbrooki*.

****Gambusia holbrooki* Girard, 1859 — гамбузия Хольбрука**

Gambusia holbrooki Girard, 1859: 62 (Палатка, Восточная Флорида; Чарльстон, Южная Каролина).

Gambusia affinis и *G. holbrooki* стали рассматриваться как отдельные виды сравнительно недавно (Wooten et al., 1988; Rauchenberger, 1989). До этого их обычно считали подвидами одного вида, *G. affinis*, или не разделяли совсем, поэтому сейчас сложно установить, с каким видом имели дело в СССР. По-видимому, в России в основном обитает гамбузия Хольбрука (Богущкая, Насека, 2004). Наши сборы в бассейне Каспийского моря выявили только *G. holbrooki*. В Узбекистане отмечали оба вида и возможные гибриды между ними (Решетников, 1998). В Иране гамбузию идентифицировали как *G. holbrooki* (Holčík, Oláh, 1992; Coad, 2012), что подтверждает опубликованная фотография (Coad, 2012).

Обитает в стоячих водоёмах низовий рек от озёр и каналов в низовьях Терека и Южного Аграханского залива (данные А.М. Насеки, 2004 г.) на юг до восточной части иранского побережья. Гамбузия была интродуцирована в лагуне Газиян [Ghazian] на каспийском побережье Ирана в 1922–1930 гг. (Coad, 2012). Кроме того, нельзя исключить расселение из Ленкоранской области Азербайджана, которое достигло Сефидруда к 1937 г. (Шуколюков, 1949). Есть в Энзелийской лагуне (Holčík, Oláh, 1992). Переносит осолонение до 10,3‰ (Al-Daham, Bhatti, 1977 — цит. по: Coad, 2012).

Природоохранный статус. Отсутствует (интродуцированный вид).

Экономическое значение гамбузиевых и роль в экосистеме. Интродуцирована повсеместно для борьбы с малярией как вид, питающийся личинками комаров. Однако ожидавшийся эффект в большинстве случаев не был достигнут. Напротив, натурализовавшись и широко расселившись во многих водоёмах тёплых и жарких широт, преимущественно в стоячих биотопах, богатых водной растительностью, гамбузия стала наносить вред, потребляя икру и личинок других ви-

дов рыб, а также выедая зоопланктон, что ведёт к усилению развития фитопланктона (Myers, 1965; Hurlbert et al., 1972; Edrissian, 2006).

Серия PERCOMORPHA — перкоморфы

По мнению многих авторов, эта группа не имеет ни одной надежной синапоморфии, но большинство отрядов характеризуются прикреплением тазового пояса непосредственно к клейтрумам посредством особой связки. Объём *Percomorpha* дискусионен (Stiassny, Moore, 1992; Johnson, Patterson, 1993; Нельсон, 2009).

Девять отрядов, 245 семейств, более 2 220 родов, не менее 13 300 видов.

Отряд GASTEROSTEIFORMES — колюшкообразные

Тазовый пояс никогда не бывает прикреплён непосредственно к клейтрумам. Надчелюстная, глазо-клиновидная и основная клиновидная кости отсутствуют. Тело часто в панцире из кожных пластин. Рот обычно маленький.

Два подотряда, 11 семейств, более 70 родов и 280 видов. Около 20 видов обитают в пресной воде и 42 вида — в солоноватой (некоторые диадромны или, по крайней мере, могут регулярно заходить в пресную и морскую воду) (Нельсон, 2009).

Подотряд Gasterosteidae — колюшковидные

Рыло не удлинено. Верхняя челюсть выдвижная, восходящий отросток предчелюстной кости хорошо развит. Слезная и последующие подглазничные кости имеются. Передние позвонки не удлинены. Почки выделяют клееобразное вещество, которое самцы многих видов используют для постройки гнезда из растительного материала.

Четыре семейства, девять родов, около 14 видов (возможно больше, если некоторые формы и подвиды выделены в статусе вида).

Семейство GASTEROSTEIDAE — колюшковые

Тело удлинённое или относительно высокое, с костными пластинами по бокам или голое. Второй спинной плавник нормально развит, а первый в виде ряда хорошо развитых отдельных колючек (3–16, изредка меньше). Брюшной плавник, если имеется, с одной колючкой и одним или двумя мягкими лучами. Заботу о потомстве проявляют самцы всех видов.

Это семейство знаменито многочисленными работами по изучению его видов, особенно в области эволюции, генетики, этологии и физиологии.

Пять родов, 8 видов (если следовать консервативному подходу и выделять не отдельные виды, а видовые комплексы). Выделение только восьми видов не может отразить всего огромного разнообразия, которое наблюдается в этом семействе. Таксономические проблемы касаются, прежде всего, комплекса *Gasterosteus aculeatus* и комплекса *Pungitius pungitius*. В комплексе *Gasterosteus aculeatus* так-

сономические сложности вызваны, прежде всего, огромной фенотипической изменчивостью костных пластин на теле и пояса брюшного плавника (Зюганов, 1991; Bănărescu, Раерке, 2002; Нельсон, 2009).

Морские, анадромные и пресноводные рыбы Северной Америки и Евразии.

Определительная таблица видов семейства *Gasterosteidae*

1. Две–четыре, обычно три, свободные колючки в первом спинном плавнике (вкл. фото 18). Жаберные перепонки приращены к межжаберному промежутку. Жаберных тычинок 14–27..... **Gasterosteus* (один вид *G. aculeatus*).
- От восьми до одиннадцати свободных колючек в первом спинном плавнике (вкл. фото 19). Жаберные перепонки сращены между собой. Жаберных тычинок 7–13..... *Pungitius* (один вид *P. platygaster*).

**Gasterosteus* Linnaeus, 1758 — трёхиглые колюшки

Gasterosteus Linnaeus, 1758: 295 [м. род; типовой вид: *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 по последующему обозначению (Jordan, Gilbert, 1883: 393)].

Помимо признаков, указанных выше в ключе, род *Gasterosteus* отличается от *Pungitius* рядом признаков: эктокораконд и клейтрум соединяются под тупым углом. Тело изредка голое или почти голое [форма *gymnurus* (= *leiurus*)], с разрывом между боковыми пластинами и килем на хвостовом стебле (форма *semiarmatus*) или бока от головы до хвостового плавника вдоль средней линии тела покрыты рядом костных пластин (до 35), размер которых заметно больше, чем у *Pungitius* (Зюганов, 1991; Bănărescu, Раерке, 2002).

Три–пять видов в Северной Америке и Евразии. В Каспийском море один инвазионный вид.

**Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 — трёхиглая колюшка (вкл. фото 18)

Gasterosteus aculeatus Linnaeus, 1758: 295 [Европа; синтипы (линнеевские экземпляры): LSL 29 (кожа левой стороны тела), 30–31 (2, кожа правой стороны тела), см. Wheeler, 1985; http://www.linnean-online.org/view/fish/gasterosteus_aculeatus.html].

Обнаружена в Южном Аграханском заливе, где многочисленна, в лагуне на восточном (морском) берегу Аграханского полуострова севернее устья Терека, в низовьях рек Манас-озень и Башлычай (данные А.М. Насеки, 2004 г.). Все исследованные экземпляры принадлежат к форме *trachurus*, т.е. имеют хорошо развитые боковые пластины на теле и киль из костных пластин, продолжающийся на хвостовой стебель. Колюшка, зарегистрированная в Иране, также принадлежит к этой морфе (Coad, 2012). У экземпляров из Дагестана брюшная колючка зазубрена по всей длине (вкл. фото 18).

Имеются сообщения о регистрации этого вида в Кизлярском заливе в Дагестане (Шихшабеков и др., 2007; Рабазанов, 2009) и в пределах Туркменистана (Панин и др., 2005). В Иране известен с начала 1990-х гг. (Coad, Abdoli, 1993);

помимо низовий многих рек, зарегистрирован в заливе Горган, Энзелийской лагуны, в прибрежье — как у Астары, так и у юго-восточного берега моря (см. обзор Coad, 2012).

Природоохранный статус. Отсутствует (интродуцированный вид).

***Pungitius* Coste, 1848 — многоиглые колюшки**

Pungitius Coste, 1848: 588 [м. род; типовой вид: *Gasterosteus pungitius* Linnaeus, 1758 по последующему обозначению (Fatio, 1882: 97)].

От семи до двенадцати небольших (заметьно меньших по высоте, чем у *Gasterosteus*) колючек в первом спинном плавнике, последние из которых (обычно начиная с пятой–восьмой) направлены в разные стороны (чередуюсь, направо и налево). Эпикоракоид и клейтрум соединяются под острым углом. Брюшной плавник с одним колючим и одним мягким лучом (часто последний отсутствует). Тело голое, отчасти голое или имеются сравнительно некрупные костные пластины (до 34, из которых первые 4–12 больше по размеру), расположенные в ряд вдоль средней линии тела, включая киль на хвостовом стебле (Зюганов, 1991; Keivany, Nelson, 2000; Bănărescu, Paepke, 2002). У *P. platygaster* киль на хвостовом стебле всегда отсутствует.

Не менее пяти видов в Северной Америке и Евразии. В Каспийском море один вид.

***Pungitius platygaster* (Kessler, 1859) — малая южная колюшка (вкл. фото 19)**

Gasterosteus platygaster Kessler, 1859: 202 [Одесса; рукав р. Днепр у села Алёшки; синтипы: ЗИН № ЗИН2350–51].

Gasterosteus pungitius var. *kessleri* Яковлев, 1870: (озёра у Астрахани; синтипы неизвестны).

Gasterosteus pungitius var. *niger* Яковлев, 1870: 110 (озёра у Астрахани; синтипы неизвестны; объективно невалидно как младший омоним названия *Gasterosteus niger* Cuvier, 1829).

Gasterosteus platygaster var. *caucasicus* Кесслер, 1877: 3 (Закавказье; синтипы: ЗИН № 2401)

Pygosteus platygaster nuda Берг, 1905: 110 (озеро Чархал; синтипы: ЗИН № 10613)

Возможно, обычно рассматриваемая как подвид *Pungitius platygaster aralensis* (Kessler, 1877) аральская колюшка также конспецифична малой южной колюшке.

Встречается повсеместно в низовьях Волги, Урала, Терека, Куры, Сефидруда, Баболя, Горгана и других рек. В южной части моря обычно указывается для всего побережья; есть в Энзелийской лагуне, лагуне Ameerkalaye [Amirkalaye], в лагуне Gomishan (Державин, 1934; Казанчеев, 1981; Holčík, Oláh, 1992; Abbasi et al., 1999; Kiabi et al., 1999; Jolodar, Abdoli, 2004). Держится преимущественно в неглубоких стоячих и полустоячих водоёмах. Данных о поимках в открытых частях моря с повышенной солёностью нет.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008af).

Экономическое значение колюшковых и роль в экосистеме. Колюшки хозяйственного значения не имеют. Считаются «сорными» рыбами. Поедаются окунем, судаком и другими хищными рыбами, а также каспийским тюленем (Krylov, 1984; Иванов, Комарова, 2008).

Подотряд Syngnathoidei — игловидные

Рот расположен на конце трубковидного рыла. Верхняя челюсть не выдвижная. Слезная кость обычно имеется, а последующие подглазничные кости обычно отсутствуют. Первые от трёх до шести позвонков удлинённые. Семейства Pegasidae, Syngnathidae и Solenostomidae обладают жаберными лепестками уникального строения — лопастевидные лепестки расположены пучками («*lophobranch pattern*») (Johnson, Patterson, 1993). Виды этих трёх семейств обладают также панцирем из костных пластин, покрывающим всё тело.

Семь семейств, 62 рода, около 270 видов.

Семейство SYNGNATHIDAE — игловые

Тело удлинённое, одето в серию костных колец. В единственном спинном плавнике обычно 15–60 мягких лучей. Анальный плавник очень маленький, в нём обычно два-шесть лучей. Нет брюшного плавника, хвостовой плавник также отсутствует у некоторых видов. Хвостовой стебель цепкий, используется для прикрепления к подводным объектам. Жаберное отверстие очень маленькое. Гидроидный аппарат короткий, с удлинёнными лучами жаберной перепонки. Специфический механизм захвата пищи (с широко разобщёнными межкрышкой и редуцированной подкрышкой). Сочленовные отростки подвижных тел позвонков отсутствуют, рёбер нет, парапофизы длинные. Почка имеется только на правой стороне, бесклубочковая. Самцы проявляют заботу об икринках, которые прикрепляются к ним самкой в специальной области с нижней поверхности туловища или хвостового стебля.

Два подсемейства (52 рода и более 240 видов).

Морские и солоноватоводные, некоторые виды в пресных водах; Атлантический, Индийский и Тихий океаны. Обычно приурочены к мелководьям.

В Каспийском море один аборигенный вид.

***Syngnathus* Linnaeus, 1758 — морские иглы**

Syngnathus Linnaeus, 1758: 336 [м. род; типовый вид: *Syngnathus acus* Linnaeus, 1758, по последующему обозначению (Fowler, 1906: 93)].

Спинной, хвостовой, анальный и грудные плавники есть, но хвостовой и анальный очень маленькие. Выводковая камера у самцов располагается в хвостовой области начиная от уровня начала спинного плавника. Икринки развиваются без контакта с водой, получая кислород из организма вынашивающего их самца.

Повсеместно в морях, более 30 видов. В Каспийском море один вид.

***Syngnathus caspius* Eichwald, 1831 — каспийская пухлощёкая рыба-игла**

Syngnathus caspius Eichwald, 1831: 61 (Балханский залив, Каспийское море; синтипы неизвестны).

Эйхвальд (Eichwald, 1831) одновременно описал черноморскую и каспийскую рыб-игл как два отдельных вида, *Syngnathus nigrolineatus* [Eichwald, 1831: 31 (Чёрное море у Одессы)] и *Syngnathus caspius*, соответственно. В последующей литературе их объединили в один вид, сохранив за каспийской формой статус подвида *S. nigrolineatus caspius*, т.е. синонимизировали названия *nigrolineatus* и *caspius* с приданием приоритета первому из этих названий, и первым ревизующим был, по видимому, Берг (1949б). Затем было показано (Lueken, 1967), что *S. nigrolineatus* является младшим синонимом названия *Syngnathus abaster* Risso, 1827, описанного из Средиземного моря. Таким образом, долгое время каспийскую пухлощёкую рыбу-иглу считали или подвидом вида *S. abaster*, или синонимом последнего (Coad, 1995; Kottelat, 1997; Kottelat, Freyhof, 2007). Однако проблема таксономических отношений средиземноморской, черноморской и каспийской пухлощёких рыб-игл до сих пор в полной мере не изучена. В отечественной литературе традиционно подчёркивалось отличие каспийской формы от черноморской по длине рыла (более длинное у каспийской) (Берг, 1933а, б, 1949б; Казанчеев, 1981). Зенкевич (1963), располагая ограниченными данными того времени о морфологии и филогении многих видов рыб, считал, что «морской» вид *Syngnathus nigrolineatus* имеет непосредственное средиземноморско-атлантическое происхождение. Тарасов (2001) оценивает возраст дивергенции в 5,5–6,0 млн. лет, полагая, что голоэвригалинный предок каспийского вида пережил балаханский кризис, что обсуждено выше в разделе *Atherina*. *Syngnathus caspius* приводят в литературе в качестве отдельного вида (Naseka, Bogutskaya, 2009; Esmaeili et al., 2010).

Эндемик бассейна Каспийского моря. Эвригалинная рыба; обитает во всех районах моря при солёности до 59,5‰. В осолонённых заливах Мёртвый Култук и Кайдак была найдена карликовая форма (Халдинова, 1951). Обычна в пресной воде в дельтах Волги, Урала, Терека, Куры, рек южного побережья. В Волге выше дельты распространилась инвазионная черноморская пухлощёкая рыба-игла (через Волго-Донской канал, а также благодаря непреднамеренным интродукциям), а не каспийский вид.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

Экономическое значение игловых и роль в экосистеме. Каспийская пухлощёкая рыба-игла — объект питания хищных рыб (Иванов, Комарова, 2008).

Отряд PERCIFORMES — окунеобразные

Perciformes — наиболее разнообразный из всех отрядов рыб, самый большой отряд позвоночных животных.

Нельсон (2009) не приводит уникальных синапоморфий этого отряда, об объёме которого до сих пор нет единого мнения. В целом, для Perciformes характер-

но наличие двух спинных плавников, истинных колючек в спинном, анальном и брюшном плавниках, ктеноидная чешуя, торакальное положение брюшных плавников, участие только предчелюстной кости в обрамлении верхнего края рта, отсутствие глазнично-клиновидной кости, не больше 17 (часто меньше) основных лучей хвостового плавника.

Perciformes содержит 20 подотрядов, 160 семейств, не менее 1 540 родов и 10 100 видов.

Подотряд Percoidei — окуневидные

Содержит 79 семейств, 549 родов и примерно 3 176 видов.

Надсемейство Percoidea — окунеподобные

Семейство PERCIDAE — окунёвые

Спинных плавников два, соединённые или разделённые более или менее широким промежутком. Одна или, обычно, две анальные колючки (вторая часто слабая). Брюшной плавник с одним колючим и пятью мягкими лучами. Жаберные перепонки не прикреплены к истмусу (могут соединяться друг с другом или нет).

Десять родов, более 200 видов (из которых только 14 в Евразии, остальные в Северной Америке). Трём монофилетическим группам придан ранг подсемейства (Song et al., 1998).

Пресноводные; северное полушарие.

Определительная таблица родов семейства Percidae

1. Рот маленький, верхняя челюсть не доходит до вертикали начала глаза. Спинные плавники соединены (рис. 69а) *Gymnocephalus*.
- Рот большой, верхняя челюсть заходит за вертикаль начала глаза. Спинные плавники чуть соприкасаются (рис. 9б) или разделены промежутком (рис. 69б) 2.
2. Спинные плавники сближены; во втором спинном плавнике $10\frac{1}{2}$ – $15\frac{1}{2}$ ветвистых лучей (рис. 9б). Боковая линия доходит до уровня заднего края гипуралий (не заходит на основание лучей хвостового плавника) *Perca* (один вид *P. fluviatilis*).
- Спинные плавники разделены промежутком; во втором спин-

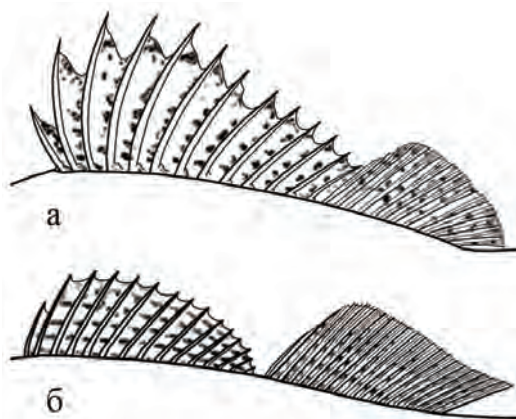


Рис. 69.

ном плавнике $16\frac{1}{2}$ – $27\frac{1}{2}$ ветвистых лучей (рис. 69б). Боковая линия продолжается на основание хвостового плавника **Sander.**

Подсемейство Percinae — перцины

Тело сжатое с боков. Самая передняя интергемалия значительно увеличена. Колочки анального плавника обычно хорошо развиты. Край предкрышечной кости сильно зазубренный. Боковая линия не заходит на основание хвостового плавника.

Три рода, 8 видов. В Каспийском море и дельте Волги два вида двух родов.

Gymnocephalus Bloch, 1793 — ерши

Gymnocephalus Bloch, 1793: 24 [м. род; типовой вид: *Perca schraetser* Linnaeus, 1758 по последующему обозначению (Bleeker, 1876: 266)].

Acerina Cuvier, 1816: 283 (ж. род; типовой вид: *Perca acerina* Gueldenstaedt, 1774 по абсолютной тавтономии).

Cernua Fleming, 1828: 212 (ж. род; типовой вид: *Perca fluviatilis* Fleming, 1828 по монотипии).

Тело сжатое с боков. Рот небольшой, выдвижной. Верхнечелюстная кость покрыта предглазничной. На челюстях щетинковидные зубы: на сошнике и нёбных костях зубов мало или совсем нет. Голова голая, на ней большие полости сейсмо-сенсорных каналов. Предкрышка с шипами: шипы по нижнему краю направлены вперёд. Крышечная кость кончается шипом. Спинные плавники слиты вместе, с 11–19 колочими и 10–15 мягкими лучами. В окраске не развиты тёмные чёткие вертикальные полосы (но вертикально удлинённые нечёткие пятна могут быть).

Четыре вида в Европе, западной и северной Азии.

Gymnocephalus cernua (Linnaeus, 1758) — обыкновенный ёрш

Perca cernua Linnaeus, 1758: 294 [озёра Европы; синтипы: BMNH 1853.11.12.5 (коллекция Гроновиуса, 1, кожа), LSL 2 (1, кожа левой стороны тела) в Коллекции Линнея в Лондонском Линнеевском обществе (Wheeler, 1958, 1985; http://www.linnean-online.org/view/fish/gymnocephalus_cernuus.html)].

Номенклатурный комментарий. Обосновано (Kottelat, Freyhof, 2009) написание *Gymnocephalus cernua* (не *cernuus*), поскольку *cernua* — это существительное в функции приложения, а не прилагательное, и согласования с родовым названием не требует (см. ст. 31.2. МКЗН).

Пресноводный вид, отмечен только в дельтах Волги, где обыкновенен, и Урала.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008ag).

Perca Linnaeus, 1758 — пресноводные окуни

Perca Linnaeus, 1758: 289 [ж. род; типовой вид: *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 по последующему обозначению (Desmarest, 1856: 202)].

Тело высокое, сильно сжатое с боков. Чешуя мелкая, ктеноидная. Щёки и жаберные крышки полностью очешуены. На крышечной кости единственный плоский шип. Предкрышка зазубрена по заднему краю и несёт шипы по нижнему краю. Зубы мелкие, щетинковидные, расположены на челюстях широкой полосой. Клыковидных зубов нет. Семь лучей жаберной перепонки. В окраске обычно хорошо развиты тёмные чёткие вертикальные полосы.

***Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 — речной окунь**

Perca fluviatilis Linnaeus, 1758: 289 [озёра Европы; синтип: BMNH 1853.11.12.3 (из коллекции Гроновиуса (Gronovius, 1736), 1, кожа), возможный синтип (линнеевский экземпляр) LSL 1, кожа (Wheeler, 1958, 1985)].

Дельты и устья всех рек, впадающих в Каспийское море, включая южный берег, а также опреснённая зона Северного Каспия и Энзелийская лагуна (Державин, 1934; Казанчев, 1981; Holčík, Oláh, 1992; Abbasi et al., 1999; Abdoli, 2000; Abdoli, Naderi, 2009). Относится к туводным (речным, не совершающим миграций) рыбам ильменно-култучного комплекса, поэтому при изменениях уровня моря область его обитания сильно зависит от расположения подтопленных участков. Сокращение области обитания окуня в волжской авандельте вызывается увеличением глубин, повышением проточности и деградацией водной растительности (Кушнаренко, 2003).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008ah).

Подсемейство Luciopercinae — люциоперцины

Тело вальковатое, не сжатое с боков. Самая передняя интергемалия не крупнее, чем последующие. Колючки анального плавника слабые. Боковая линия заходит на основание хвостового плавника.

Три рода, 9 видов. В Каспийском море три вида одного рода.

***Sander* Oken, 1817 — судаки**

Sander Oken, 1817: 2-я колонка страницы 1782 [1172] (м. род; типовой вид: *Perca lucioperca* Linnaeus, 1758 по монотипии).

Тело удлинённое, не сильно сжатое с боков. Челюсти длинные, достигающие далеко за уровень середины глаза. Зубы на челюстях узкой полосой. На челюстях и нёбных костях зубы увеличены, клыковидные. Предкрышка сильно зазубрена по заднему краю и несёт шипы по нижнему краю. На крышечной кости слабый плоский шип в заднем нижнем углу. Щёки голые или очешуенные только в верхней части. Семь или восемь лучей жаберной перепонки. Боковая линия продолжается на основание хвостового плавника, где имеются дополнительные боковые линии на верхней и нижней лопастях.

Возраст дивергенции между *S. volgensis* и *S. lucioperca* оценивают в 1,8 млн. лет (Faber, Stepien, 1998).

Определительная таблица видов рода *Sander*

1. Клыки (1–3 увеличенных зуба на каждой стороне обеих челюстей) хорошо развиты, крупные; щёки совсем не покрыты чешуёй (рис. 70а) или покрыты слабо. В анальном плавнике $9\frac{1}{2}$ – $12\frac{1}{2}$ ветвистых лучей. В боковой линии 78–100 чешуй.....2.
- Клыки (1 или 2 увеличенных зуба на каждой стороне обеих челюстей) имеются только у молодых особей; у взрослых клыки выделяются незначительно; щёки покрыты чешуёй (рис. 70б). В анальном плавнике $7\frac{1}{2}$ – $10\frac{1}{2}$ ветвистых лучей. В боковой линии 66–82 чешуи.....*S. volgensis*.

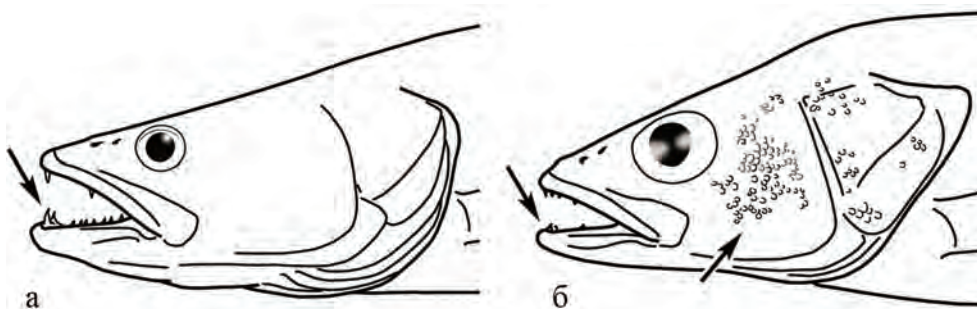


Рис. 70.

2. Во втором спинном плавнике $19\frac{1}{2}$ – $24\frac{1}{2}$ ветвистых луча. Ширина лба меньше поперечного диаметра глаза или равна ему. Первый спинной плавник с чёткими округлыми чёрными пятнами, расположенными между лучами*S. lucioperca*.
- Во втором спинном плавнике $12\frac{1}{2}$ – $18\frac{1}{2}$ ветвистых лучей. Ширина лба заметно больше поперечного диаметра глаза. Чётких пятен на первом спинном плавнике нет (вкл. фото 20).....*S. marinus*.

***Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) — обыкновенный судак**

Perca lucioperca Linnaeus, 1758: 289 (озёра Европы; синтипы неизвестны).

Обыкновенный судак обитает во всех реках, впадающих в море, в предустьевых пространствах и вдоль берегов моря. Область распространения в Северном Каспии ограничена изогалиной 12‰. Весной в реках нерестящийся полупроходной судак поднимается на расстояние 200–300 км, смешиваясь с местным речным судаком, не выходящим в море. Мальки судака не задерживаются на полоях и очень рано появляются в море вместе с отнерестившимися взрослыми рыбами. В Волге в начале зимы полупроходной судак концентрируются на мелководьях предустьевого пространства и приглубинных участках авандельты. Вдоль западного берега наиболее обычен в Северном Аграханском заливе и в устьевом взморье Терека, при устье Куры, в Дивичинском лимане (озере Агзыбир) (Чугунов, 1928; Шорыгин, 1952; Кушнарченко, 2003; Абдусаматов и др., 2004б). В Иране от

Астары до Атрека включительно (Недошивин, Ильин, 1929; Державин, 1934; Кожин, 1957; Holčík, Oláh, 1992; Abbasi et al., 1999; Kiabi et al., 1999; Abdoli, 2000; Jolodar, Abdoli, 2004; Abdoli, Naderi, 2009).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008ai).

***Sander marinus* (Cuvier, 1828) — морской судак** (вкл. фото 20)

Lucioperca marina Cuvier, in Cuvier, Valenciennes, 1828: 120 (Чёрное м., Азовское м.; синтипы неизвестны).

Морской судак широко распространён в Каспийском море, встречаясь в его более осолонённых частях — в Среднем и Южном Каспии. По западному побережью был многочислен от Астары до Сумгаита, единично отмечался в прибрежье южного Дагестана. Вдоль иранского побережья Южного Каспия морской судак мало числен, но регулярно регистрируется вдоль всего побережья. У туркменского побережья был обычен на участке от Кизил-су до Бекдаша, изредка встречаясь к югу до Гасан-Кули. Севернее морской судак распространён до Сегенды и Мангышлака. Морской судак — оседлая рыба, не совершающая больших миграций, приурочен к каменистому грунту. Периодически подходит к берегам и вновь уходит в море. Зимой морской судак держится в некотором отдалении от берегов на глубине 30–50 м, изредка до 80–100 м. Существовали стада, связанные с центрами размножения (у о. Жилого, у Куринского камня, у берегов Туркменистана и Мангышлака) (Недошивин, Ильин, 1929; Чугунова, 1949а; Терещенко, 1951; Кожин, 1957; Гусева, 1974; Кулиев, 1981; Kiabi et al., 1999; Jolodar, Abdoli, 2004; Abdoli, Naderi, 2009). Каспийский морской судак, в отличие от черноморского, избегает опреснённых районов и в реки не заходит (Чугунова, 1949а; Берг, 1949б), однако Де Филиппи (De Filippi, 1865: 315) указывает, что был пойман «один красивый большой экземпляр *Lucioperca marina*» в канале, в котором «вода была весьма пресной». Обзор исторического распространения морского судака см. Кудерский (2012).

Природоохранный статус. По мнению Иванова (2001б), морской судак в российских водах находится на грани исчезновения. МСОП (IUCN, 2001): DD (World Conservation Monitoring Centre, 1996). Включён в Красную Книгу Азербайджана (Кулиев, 2002). У восточного берега Среднего Каспия обычен до настоящего времени (Чернова, Орлова, 2012).

***Sander volgensis* (Gmelin, 1789) — берш**

Perca volgensis Gmelin, 1789: 1309 (р. Волга, р. Урал; синтипы неизвестны).

Помимо признаков, указанных в ключе, легко отличим от обыкновенного судака короткой челюстью: конец верхней челюсти не заходит за вертикаль заднего края глаза (рис. 70а, б).

В большей степени, чем судак, привязан к водоёмам речной системы, в море встречается единично, преимущественно в предустьевых пространствах (Казанчеев, 1981; Иванов, Комарова, 2008). В дельте Волги и в терских водах отнесён в

категории полупроходных рыб; совершает миграции вместе с судаком (Чугунова, 1949б; Дёмин, 1962). У побережья Ирана отсутствует. На рыбоводном заводе Shahid Beheshti на реке Сефидруд в Иране разводят берша, но данных о его проникновении в море нет (Coad, 2012).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, 2011b).

Экономическое значение окунёвых и роль в экосистеме. Из четырёх видов семейства только обыкновенный судак имеет в настоящее время существенное значение как ценный объект промышленного и любительского рыболовства. Максимальные уловы судака в Каспийском море достигали 85,5 тыс. т, в 1936–1939 гг. составляли 36,3–55,7 тыс. т. В последующие годы уловы постоянно снижались и в 1978 г. уменьшились до 0,18 тыс. т. Разводится на рыбоводных хозяйствах; в Астраханской области только одно Александровское нерестово-выростное хозяйство выпускало в реки 3–4 млн. штук молоди обыкновенного судака (Чугунова, 1949в; Кушнаренко, 2001; Иванов, Комарова, 2008). По данным Ю. Кузнецова на сайте КаспНИРХ (<http://www.kaspiirh.ru/news/2013/02/06/261/>), промысловые запасы судака в российских водах в настоящее время находятся на низком уровне, их состояние характеризуется как депрессивное.

Берш — также ценный промысловый вид, по пищевым качествам не уступает обыкновенному судаку. Запасы на Нижней Волге невелики, в промысловой статистике уловы не выделяются. В последние годы они повсеместно сократились (Иванов, Комарова, 2008). Окунь не имеет большого промыслового значения, однако является объектом любительского лова. Морской судак имел большое промысловое значение у восточного (туркменского) побережья Каспийского моря. В 1930–1940-х гг. у обоих побережий его вылавливали до 2,5 тыс. т. Однако после 1960-х гг. в связи с интенсивным развитием морской нефтяной промышленности запасы морского судака по всему Каспию сильно сократились, и он исчез из многих промысловых районов моря. В настоящее время у побережья Туркменистана лов производится лишь в двух местах (Карши, Тарта), где ловят около тонны, а на азербайджанском побережье промысел практически прекращен (Иванов, Комарова, 2008). Численность морского судака в российских водах оценивалась как крайне низкая (Седов, Парицкий, 2001). У казахских берегов Среднего Каспия, по-видимому, стал более обычен (Чернова, Орлова, 2012). Обзор информации о морском судаке сделан Кудерским (2012).

Подотряд *Gobioidae* — бычковидные

Теменные кости отсутствуют. Подглазничные кости, за исключением первой, не окостеневают или отсутствуют. Система боковой линии редуцирована; имеются только головные каналы, степень развития которых варьирует. Плавательный пузырь обычно отсутствует. Первый спинной плавник, когда имеется, с одной-восемью гибкими колючками. Брюшной плавник торакальный, в нём один колючий и обычно 4 или 5 мягких лучей.

В недавней работе (Thacker, 2009) была предложена новая классификация подотряда, основанная на молекулярных филогенетических данных: в *Gobioidei* выделено шесть семейств (*Butidae*, *Gobionellidae*, *Gobiidae*, *Eleotridae*, *Odontobutidae*, *Rhyacichthyidae*), два из которых подразделены на подсемейства — *Gobionellidae* (*Gobionellinae*, *Oxudercinae*, *Amblyopinae*, *Sicydiinae*) и *Gobiidae* (*Gobiinae*, *Microdesminae*, *Ptereleotrinae*, *Kraemeriinae*, *Schindleriinae*). У видов этих двух семейств имеется пять лучей жаберной перепонки (у других четырёх — шесть) и у большинства видов (но не у всех) брюшные плавники слиты в присоску (в других четырёх семействах брюшные плавники свободны). Наиболее заметным изменением по сравнению с традиционной классификацией является выделение семейства *Gobionellidae* (ранее подсемейство *Gobionellinae* семейства *Gobiidae*), куда попали бывшие подсемейства *Oxudercinae*, *Amblyopinae* и *Sicydiinae*, и включение в *Gobiidae* бывших семейств *Microdesmidae*, *Ptereleotridae*, *Kraemeriidae* и *Schindleriidae*. *Gobiidae* и *Gobionellidae* содержат основную массу видов *Gobioidei*; в целом, их не удаётся диагностировать на основе морфологических признаков. Так, в группе *Gobiidae* + *Gobionellidae* брюшные плавники слиты с образованием присоски, но у некоторых родов она отсутствует. С другой стороны, *Gobiidae* + *Gobionellidae* однозначно отличаются (среди *Gobioidei*) редукцией лучей жаберной крышки с шести до пяти. *Gobiidae* диагностируются наличием единственной эпуралии, но это состояние встречается и у некоторых *Gobionellidae*. Формула расположения дорсальных птеригиофоров 3–22110 обнаруживается у большинства *Gobiidae*, а формула 3–12210 обычна для большинства *Gobionellidae*; однако отмечены и исключения (Birdsong et al., 1988). Согласно Пецольду (Pezold, 1993), наличие одиночной медиальной передней интерорбитальной поры (а не пары пор) является чертой, которая обнаруживается у большинства *Gobiidae*. На дереве, полученном на основании молекулярных данных, эти состояния признаков располагаются мозаично; некоторые *Gobiidae* вообще не имеют пор, а некоторые имеют парную пору. В *Gobionellidae* также обнаруживается как состояние с одной порой, так и с двумя.

Рассматриваемая проблема имеет прямое отношение к бычковидным каспийского бассейна, поскольку заставляет обратить внимание на положение так называемых песчаных бычков (*Economidichthys* Bianco, Bullock, Miller et Roubal, 1987, *Gobiusculus* Duncker, 1928, *Hyrcanogobius* Iljin, 1928, *Knipowitschia* Iljin, 1927, *Pomatoschistus* Gill, 1863). Виды двух родов (выделенных полужирным шрифтом) этой группы распространены в бассейне Каспийского моря. В недавней статье, которая содержит данные молекулярного анализа большого числа таксонов семейства *Gobiidae* (Thacker, Roje, 2011), показано, что род *Pomatoschistus* (а, возможно, и вся группа песчаных бычков) должен быть отнесён к *Gobionellidae*, а не к *Gobiidae*. Однако авторы самых недавних обзорных публикаций (Pezold, 2011; Thacker, 2011) пока воздерживаются от перенесения песчаных бычков в *Gobionellidae*, хотя само семейство и выделяют. В ещё одной работе, основанной на молекулярных данных (Neilson, Stepien, 2009a), *Pomatoschistus* и *Knipowitschia* обна-

руживают близость с Gobiidae (Gobiinae), а не с Gobionellidae (Gobionellinae), но эта связь имеет очень слабую поддержку.

Следует отметить, что обособление песчаных бычков от так называемых поперечных бычков имеет давнюю традицию и подкрепляется хорошим набором морфологических отличий, в первую очередь, расположением невромастов под глазом (Miller, 2003b). У песчаных, или продольных, бычков, непосредственно под глазом имеется продольный (горизонтальный) ряд *a*, отсутствующий у поперечных бычков, которые характеризуются — как следует из названия — наличием нескольких — от пяти до восьми — длинных поперечных (вертикальных) подглазничных рядов невромастов.

Филогенетический анализ с использованием аллозимного метода (McKay, Miller, 1997) показал, что песчаные бычки отстоят от всех прочих изученных Gobiidae, включая черноморско-каспийские виды, но это исследование не включало представителей Gobionellidae. Были обнаружены и отличия на основании изучения ДНК (Penzo et al., 1998; Huysse et al., 2004; Larmuseau et al., 2010), но сравнения с Gobionellidae проведено не было. В целом, молекулярные данные, как и морфологические, поддерживают заключение о монофилии группы песчаных бычков (McKay, Miller, 1997; Miller, 2003b; Huysse et al. 2004), но *Pomatoschistus* и *Knipowitschia*, являются, судя по имеющимся данным, парафилетическими родами. Кроме того, они содержат неописанные виды в рамках широкоареальных полиморфных «видов», например, таких, как *Knipowitschia longicaudata* (Miller, 1990).

Пока не проведены более полные исследования, мы оставляем *Hyrcanogobius* и *Knipowitschia* в Gobiidae (incertae sedis), а не переносим в Gobionellidae.

Семейство GOBIIDAE — бычковые

Брюшные плавники, когда хорошо развиты, сливаются, обычно образуя прикрепительный диск или присоску (рис. 10б). Первый (колючий) спинной плавник, когда имеется, отделён от второго (мягкого) спинного плавника и имеет 2–8 гибких колючек. Чешуя циклоидная или ктеноидная. Зубы обычно мелкие, конические, расположенные в один или несколько рядов на обеих челюстях. Самцы всех видов проявляют заботу о потомстве.

Около 210 родов и не менее 2 000 видов. Морские, солоноватоводные, изредка пресноводные; большинство тропических и субтропических областей.

Как указано выше, группа песчаных бычков, возможно, должна быть исключена из этого семейства, и её таксономическое положение мы характеризуем как *incertae sedis*. И песчаных, и поперечных бычков относят к древней сарматской фауне, часть которой оказалась изолированной от атлантическо-средиземноморской фауны в заливе Паратетис в позднем миоцене; возраст их дивергенции оценивают в примерно 40 млн. лет (Miller, 2003b). Соединение бассейнов в раннем плиоцене позволило некоторым сарматским бычковым снова распространиться на запад. Собственно в понто-каспийском бассейне эволюция бычковых была об-

условлена разнообразными гидрогеологическими событиями, вызывавшими соединение и разделение его водоёмов (Miller, 2003b; Ahnelt, Duchkowitsch, 2004). Этот сценарий хорошо подкрепляется морфологическими особенностями и таксономической структурой понто-каспийских бычков, большинство из которых являются эндемиками разного уровня, в том числе родового.

Молекулярные данные подтверждают, что поперечные бычки — атлантико-средиземноморские и черноморско-каспийские — образуют единую кладу (Neilson, Stepien, 2009a; Thacker, Roje, 2011). Однако положение этой клады в семействе требует дальнейших исследований. В Каспийском море представители группы атлантико-средиземноморских поперечных бычков (21 род, в том числе, *Aphia*, *Chromogobius*, *Gobius* и *Zosterisessor*) не обитают. Эти роды обычно имеют 28(11+17) позвонков, тогда как черноморско-каспийские — 30–35 (Hoese, 1986; Birdsong et al., 1988; Simonovic et al., 1996; Simonovic, 1999; наши данные). Поперечные бычки, обитающие в Каспийском море, включают *Mesogobius* Bleeker, 1874, *Neogobius* Iljin, 1927 (теперь *Neogobius*, *Babka* Iljin, 1927 и *Ponticola* Iljin, 1927, см. ниже), *Proterorhinus* Smitt, 1899, *Chasar* Vasilieva, 1996, *Anatirostrum* Iljin, 1930, *Benthophiloides* Beling et Iljin, 1927, *Benthophilus* Eichwald, 1831 и *Caspiosoma* Iljin, 1927.

Большой шаг вперёд в изучении филогении черноморско-каспийских поперечных бычков был сделан в недавней работе Нильсона и Степиен (Neilson, Stepien, 2009a) с использованием данных по двум митохондриальным и двум ядерным генам. Их исследование показало, что черноморско-каспийские поперечные бычки и пуголовки являются строго монофилетической группой, которая таксономически оформлена этими авторами как подсемейство Benthophilinae. Таксон группы семейства — трибу Benthophilina [= Benthophilini] — выделили Белинг и Ильин (Beling, Iljin, 1927: 323, написание: Benthophilina) и Ильин (1927a: 129) для *Benthophilus* и *Benthophiloides*, позднее придавший ей ранг подсемейства Benthophilinae (Iljin, 1930). Ильин (1927a) указывает авторов трибы Benthophilina как «Beling et Iljin», что можно рассматривать как указание на то, что работа Белинга и Ильина (Beling, Iljin, 1927) была опубликована ранее обзора Ильина (1927a). В классификации Нильсона и Степиен (Neilson, Stepien, 2009a) в Benthophilinae, кроме пуголовок, включены также черноморско-каспийские поперечные бычки («neogobiins»).

Номенклатурный комментарий. Ранее Ильина (1927a) и Ильина и Белинга (Beling, Iljin, 1927) выделение пуголовок в ранге таксона группы семейства было сделано Джорданом (Jordan, 1923: 227), который установил семейство Doliichthyidae для рода *Doliichthys* Sauvage, 1874 — младшего синонима названия *Benthophilus* Eichwald, 1831 (род *Benthophilus* см. ниже). Таким образом, следуя принципу приоритета, для таксона группы семейства, включающего пуголовок (род *Benthophilus*), должно употребляться название Doliichthyidae. Однако мы продолжаем использовать младший синоним, Benthophilinae, для сохранения валидности которого могла бы быть использована статья 40.2 МКЗН. Она гласит,

что «...если до 1961 г. название группы семейства было замещено по причине синонимии типового рода и замещающее название находится в преобладающем употреблении, то последнее должно быть сохранено». Однако в предполагаемом первоначальном описании (Beling, Iljin, 1927) нет никаких указаний на синонимы рода *Benthophilus*. В работе Ильина (1927a: 129) приведены синонимы рода *Benthophilus* — *Hexacanthus* Nordmann, 1838 и *Doliichthys* Sauvage, 1874, но нет никаких свидетельств того, что Ильин действительно замещал название *Doliichthyidae*, т.е. осознанно вводил новое название по причине синонимии типовых родов, *Benthophilus* и *Doliichthys*. Кроме того, статья 40.2. не может быть применена ещё и потому, что оценка «преобладающего употребления» согласно требованиям статьи 23.9.1. МКЗН в настоящее время сделана быть не может, поскольку в последние 50 лет название *Benthophilinae* употребляется только с 2009 г., т.е. менее 10 лет.

В подсемействе *Benthophilinae* выделены три трибы согласно установленным филогенетическим отношениям: *Benthophilini*, *Neogobiini* и *Ponticolini* (Neilson, Stepien, 2009a). Сходные группировки были выявлены ещё в одной работе (Thacker, Roje, 2011), но на основании другого набора митохондриальных и молекулярных генов. Однако взаимоотношения между трибами в двух упомянутых работах несколько различаются. У Нильсона и Степиен (Neilson, Stepien, 2009a) самая крупная триба, *Ponticolini*, включает роды *Babka*, *Mesogobius*, *Ponticola* и *Proterorhinus* и является сестринской по отношению к *Benthophilini* (*Benthophilus* и *Caspiosoma*), тогда как *Neogobiini* (*Neogobius*) образует группу, сестринскую им обеим. В более поздней работе (Thacker, Roje, 2011) род *Benthophilus* оказался снаружи от клады *Neogobiini* + *Ponticolini*, что могло быть обусловлено ограниченным числом видов, изученных на единичных экземплярах.

Таким образом, новые молекулярные данные позволили классифицировать черноморско-каспийских бычковых на принципиально новом — более высоком — таксономическом уровне, нежели тот, который принимали многие авторы, основывавшие свои выводы на морфологических данных. Так, определённое морфологическое сходство (точнее, отсутствие «весомых» отличий) между видами современных родов *Gobius*, *Neogobius*, *Babka*, *Ponticola* и *Proterorhinus* заставляло рассматривать их в рамках одного рода *Gobius* (например, Васильева, 1989, 1996, 1999), т.е. объединять в один род представителей двух разных подсемейств по современной концепции. Однако, в целом, так или иначе, многие авторы (например, Васильева, 1993; Васильева и др., 1993a, б; Miller, 2003b, 2004) вернулись к схеме Ильина (1927a), выделившего подроды в роде *Neogobius*. Молекулярные данные позволили придать классификации Ильина филогенетический контекст и обосновали придание подродам *Babka* и *Ponticola* родового статуса.

В Каспийском море 34 вида (не считая форм спорного или сомнительного таксономического статуса) 12 родов в двух подсемействах.

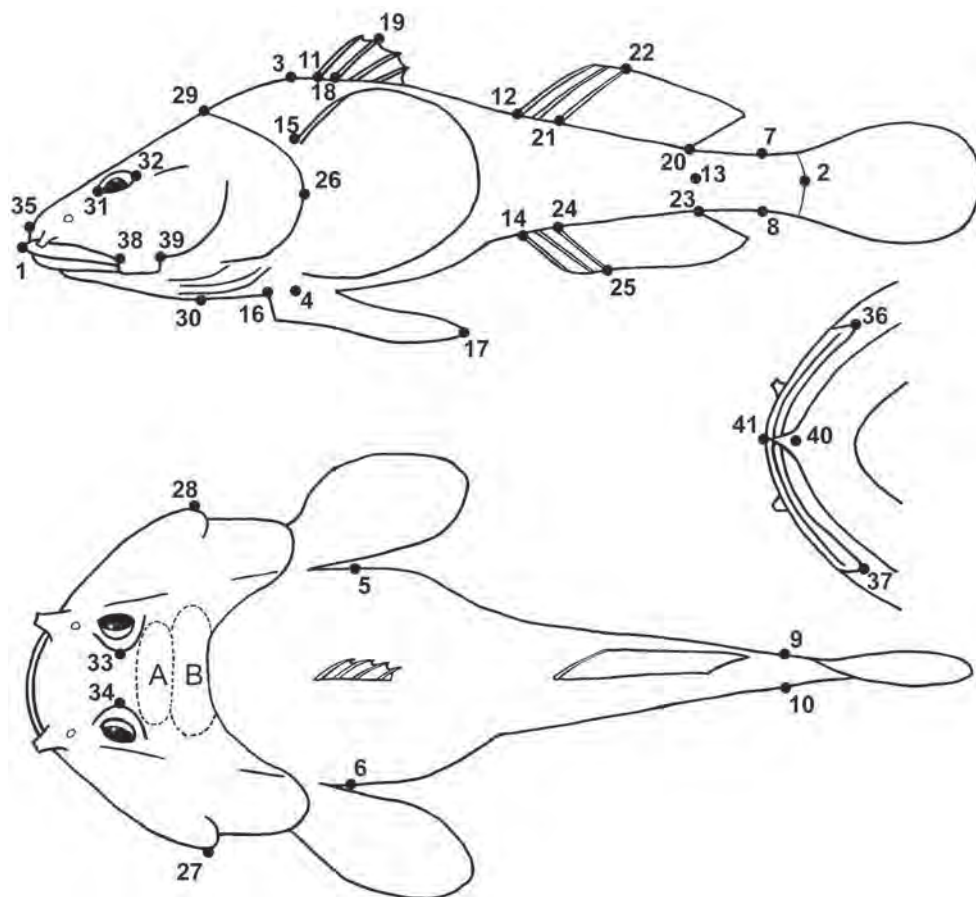


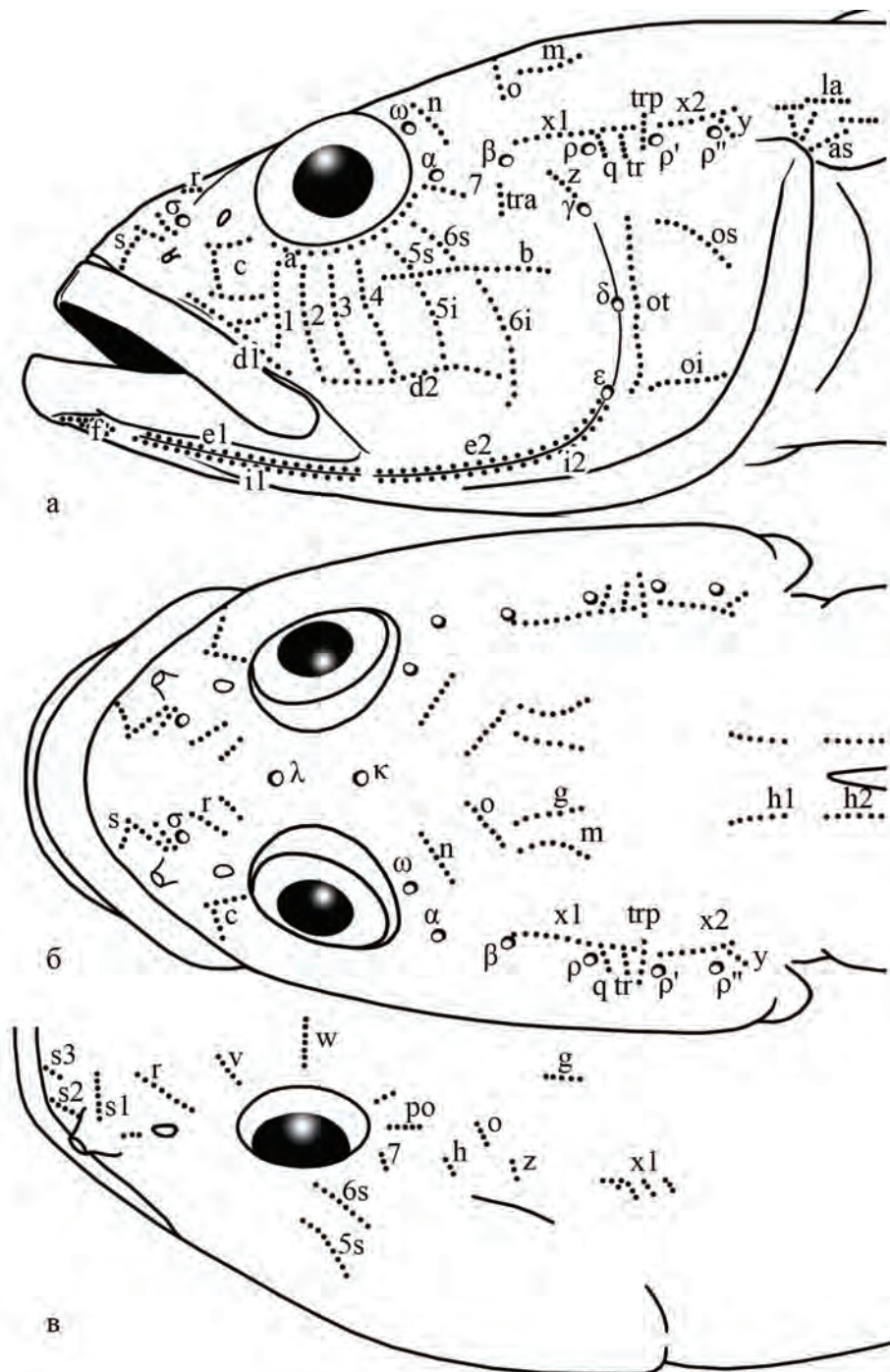
Рис. 71. Общая схема измерений *Gobiidae* (из Boldyrev, Bogutskaya, 2007): основные точки, между которыми измеряются расстояния (от точки до точки, без проекций). А — темя, В — затылок.

**Комментарии к некоторым признакам,
положенным в основу различия таксонов *Gobiidae***

Схема измерения бычковых рыб имеет некоторую специфику, в частности, за основной параметр всегда принималась именно стандартная длина (SL; до заднего края гипуралий, см. Берг, 1949б: 1061–1062), а не длина тела без С (до конца чешуйного покрова). Общая схема измерений приведена на рис. 71. Длина головы измеряется от наиболее выступающей (передней) точки верхней челюсти до края крышечной кости без кожной мембраны; межглазничное расстояние — между краями лобных костей без кожной оторочки. Ниже в определительных таблицах признаки, основанные на измерениях, приведены согласно этой схеме.

Число поперечных рядов чешуй (этот признак называют также числом чешуй бокового ряда) считают от верхнего конца жаберной щели или от «подмышки» грудного плавника до заднего края гипуралий, т.е. до конца SL. В данной книге принят подсчёт от от верхнего конца жаберной щели. Последние два ветвистых луча (см. также раздел Cyprinidae выше) в спинном и анальном плавниках, расположенные над одним проксимальным птеригофором, просчитывали как два (не как один) и обозначали с использованием « $\frac{1}{2}$ », что означает то, что были просчитаны оба сближенных луча, например, $16\frac{1}{2}$ означает 17 лучей (см. также Kottelat, Freyhof, 2007).

Терминология пор и рядов поверхностных невроматов следует системе Ильина (1927: рис. 7, 12, 1928: рис. 1 и пояснения на стр. 51), который адаптировал схемы предыдущих авторов (Sanzo, 1911; de Buen, 1923) с учётом специфики понто-каспийских бычковых. Эта схема (и её варианты применительно к разным группам родов и видов) широко использовалась последующими авторами (например, Берг, 1949б; Пинчук, Рагимов, 1985; Pinchuk, 1980; Ahnelt et al., 2000; Ahnelt, Duchkowsch, 2001; Miller, 2003b, 2004) (рис. 72). Если каналы развиты, они представлены тремя каналами. Передний глазо-лопаточный канал (canalis oculo-scapularis anterior) открывается, начиная спереди, порами, которые обозначены буквами греческого алфавита: σ (парная, вблизи ноздрей), λ (межглазничная непарная или парная, в случае отсутствия поры σ), κ (непарная, расположенная ближе к заднему краю глаза), ω , α , β , ρ (парные). Задний глазо-лопаточный канал (canalis oculo-scapularis posterior) расположен над крышкой на небольшом расстоянии за порой ρ , имеет две поры: ρ' (или θ) и ρ'' (или τ). Преоперкулярный канал, проходящий по краю предкрышки, открывается (сверху вниз) порами γ (или χ), δ может отсутствовать и ϵ . Ряды поверхностных невроматов обозначены буквами латинского алфавита и цифрами. Основные продольные (горизонтальные) ряды невроматов на боковой и, отчасти, нижней поверхности головы обозначены, от верхнего к нижнему, буквами a, b, c, d, e, i, f. Ряд c расположен на боковой поверхности рыла и часто представлен несколькими отдельными рядами, расположенными более или менее наклонно и друг под другом (их, соответственно, обозначают как c^1 , c^2 , c_1 , c_2); кроме ряда c к группе предглазничных рядов относятся короткие, часто множественные, ряды s (s_1 , s_2 , s_3), расположенные дорсально в передней части рыла, и лежащие за ними перед порой λ ряды g. В подглазничной области продольные ряды включают ряды a, b и d. Ряд a проходит непосредственно под глазом и от него могут отходить короткие поперечные ряды, из которых самый длинный — последний (обозначают атр или считают верхним фрагментом поперечного подглазничного ряда 7). Если ряд d состоит из двух фрагментов — наклонного вдоль края верхней губы и горизонтального позади угла рта, то их обозначают, соответственно, d1 и d2. Подглазничные поперечные (вертикальные) ряды невроматов обозначают цифрами, обычно 1–7; пятый и шестой поперечные ряды, прерванные на верхние и нижние фрагменты продольным рядом b, обозначают, соответственно, как 5s и 5i, 6s и 6i. Предкрышечно-нижнечеч-



люстные ряды включают продольные внешний предкрышечно-нижнечелюстной ряд *e* (часто прерван в области сочленения нижней челюсти с черепом на *e1* и *e2*), внутренний предкрышечно-нижнечелюстной ряд *i* (*i1* и *i2*) и короткий, часто множественный, подбородочный ряд *f*. В межглазничной области могут быть поперечные ряды *v* (или *p'*) и *w* (или *p''*). В заглазнично-лопаточной области от глаза до зоны над основанием грудного плавника имеются многочисленные парные поперечные [*tra*, *z*, *q*, *tr*, *trp*, *y*, *as* (*as1*, *as2*, *as3*)] и продольные [*po*, *x* (*x1*, *x2*), *la* (*la1*, *la2*, *la3*)] ряды. За глазом (на темени, затылке и спине перед первым спинным плавником) лежат парные поперечные ряды *n* и *o* и продольные *g*, *m* и *h*, а на жаберной крышке — поперечный *ot* (иногда есть дополнительный ряд *ot1*) и продольные *os* и *oi*.

Определительная таблица родов семейства Gobiidae

1. Каналов сейсмосенсорной системы нет (рис. 72в). У взрослых особей на теле настоящих чешуй нет: тело голое или покрыто костными бугорками и гранулами 2.
- Каналы сейсмосенсорной системы есть (рис. 72б). У взрослых особей на теле имеются ктеноидные и/или циклоидные чешуи 6.

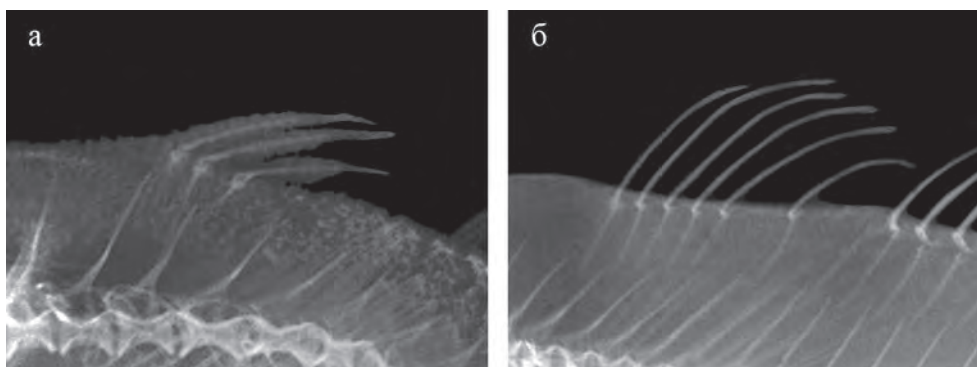


Рис. 73. Спинной плавник: а — три луча (на примере *Benthophilus kessleri* — можно видеть многочисленные костные пластиночки, покрывающие тело и лучи); б — шесть лучей (на примере *Proterorhinus* — можно видеть расположение шестого луча, птеригофор которого расположен через один интерневральный промежуток от пятого и четвёртого).

Рис. 72. Схема сейсмосенсорной системы на голове и передней части тела (каналов и поверхностных невроматов) у черноморско-каспийских бычковых: а — вид сбоку; б — вид сверху (каналы имеются); в — вид сверху (каналов нет). Представлены все основные элементы, в таких сочетаниях не встречающиеся ни у одного вида. Объяснения в тексте.

2. В первом спинном плавнике 1–4 луча (рис. 73а). Тело покрыто костными бугорками и/или гранулами, которые могут быть очень мелкими; если голое, то только у половозрелых самцов.....3.
- В первом спинном плавнике обычно 6 лучей (шестой луч на увеличенном расстоянии от пятого) (рис. 73б). Тело голое или частично покрыто неналегающими ктеноидными чешуями с длинными ктениями 4.
3. Голова узкая (ширина головы меньше 60% её длины) (вкл. фото 21). Шесть поперечных рядов невроматов перед продольным рядом b, ниже которого (и сзади от ряда d) имеются длинные поперечные седьмой и восьмой ряды (рис. 74а). Непарного усика на подбородке нет. В углу рта кожной лопасти нет..... *Anatirostrum* (один вид *A. profundorum*).
- Голова широкая (ширина головы больше 70% её длины) (вкл. фото 23–29). Пятый и шестой поперечные ряды невроматов прерываются продольным ря-

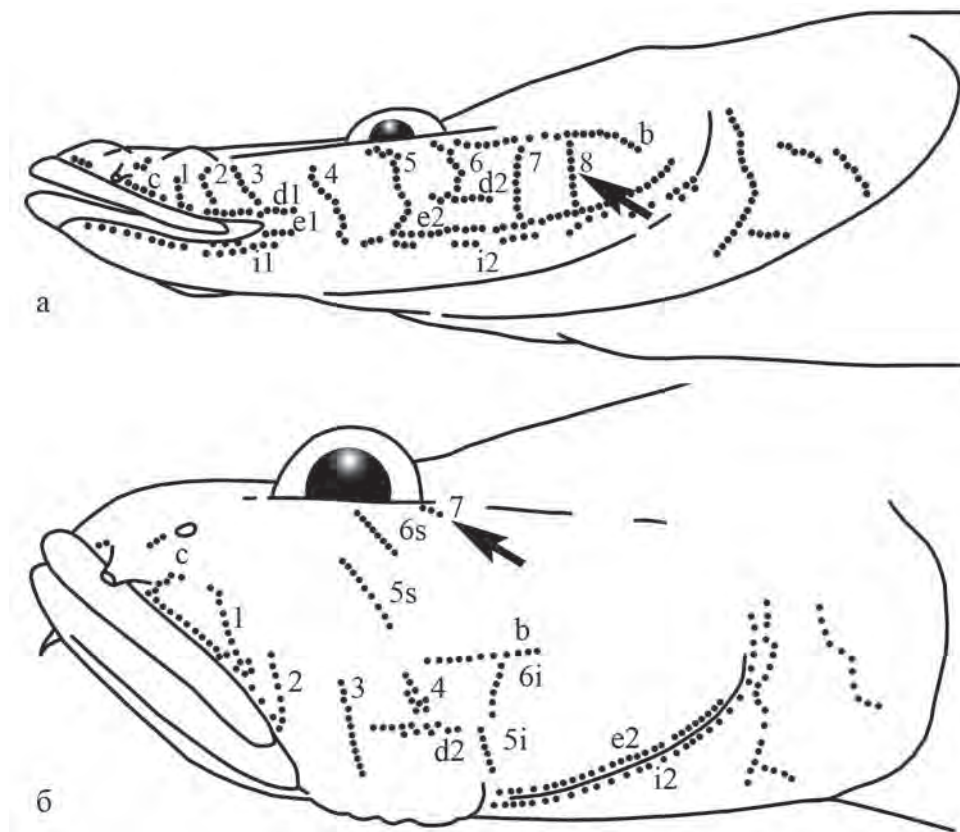


Рис. 74. Схема расположения поперечных рядов невроматов под глазом у: а — *Anatirostrum* (обозначения по: Ahnelt et al., 2000); б — *Benthophilus* (обозначения по: Miller, 2004).

- дом b; седьмой ряд, если имеется, очень короткий и лежит вблизи заднего края глаза много выше горизонтального ряда b (рис. 74б). У большинства видов есть непарный усик на подбородке и кожная лопастинка в углу рта *Benthophilus* (16 видов).
4. Окраска однотонно бледная, живые особи почти прозрачны. Пятен на теле нет *Benthophiloides*, частью (*B. turcomanus*).
- Окраска буроватая, живые особи нормально пигментированы. На теле тёмные вертикальные или наклонные пятна (так называемые перевязки) 5.
5. Хвостовой стебель укороченный; высота хвостового стебля 1,0–1,5 раза в его длине. У неполовозрелых особей имеются мелкие неналегающие чешуи с длинными боковыми ктениями (вкл. фото 22); у взрослых самцов голова и тело голые. Заднее вертикальное пятно расширено в нижней части, при виде сбоку достигает нижнего профиля тела (рис. 75а) *Benthophiloides*, частью (*B. brauneri*).
- Хвостовой стебель удлинённый; высота хвостового стебля около 3 раз в его длине; у всех особей голова и тело голые. Заднее вертикальное пятно сужено книзу (рис. 75б), может заметно не достигать нижнего профиля тела (фото 30) *Caspiosoma* (один вид *C. caspium*).
6. Ветвистых лучей второго спинного плавника $6\frac{1}{2}$ – $11\frac{1}{2}$. Есть подглазничный продольный верхний ряд невроматов а (рис. 76). Передний глазо-лопаточный канал укорочен спереди (рис. 77а–в): поры λ нет, парная пора σ расположена не далее переднего края глаза или отсутствует. Передняя ноздря не вытянута в трубочку (рис. 78а) 7.
- Ветвистых лучей второго спинного плавника $14\frac{1}{2}$ – $20\frac{1}{2}$. Подглазничного продольного верхнего ряда невроматов а нет. Передний глазо-лопаточный канал не укорочен (рис. 72): имеются непарная пора λ и парная пора σ на рыле. Передняя ноздря вытянута в более или менее удлинённую трубочку (рис. 78б, в) 8.
7. Поперечный заглазничный ряд невроматов tra короткий, заметно не достигает продольного ряда невроматов b; ни один из поперечных рядов невроматов, расположенных сзади от угла рта, не пересекает горизонтальный ряд d (рис. 76а). Передний глазо-лопаточный канал обычно в большей или меньшей степени сливается в межглазничной области (у поры κ) и обычно продолжается вперёд парными каналами, оканчивающимися порами λ (рис. 77а, б).... *Knipowitschia*.

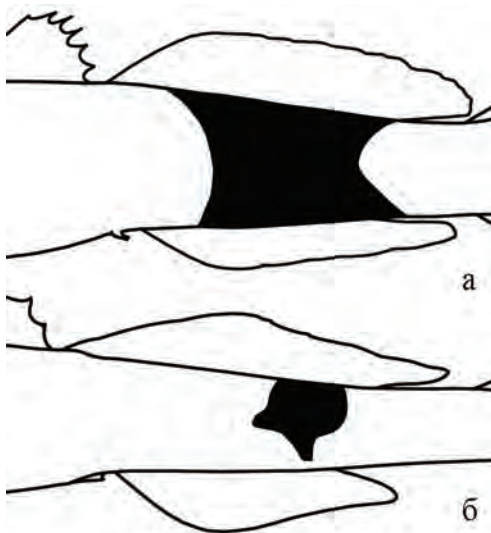


Рис. 75.

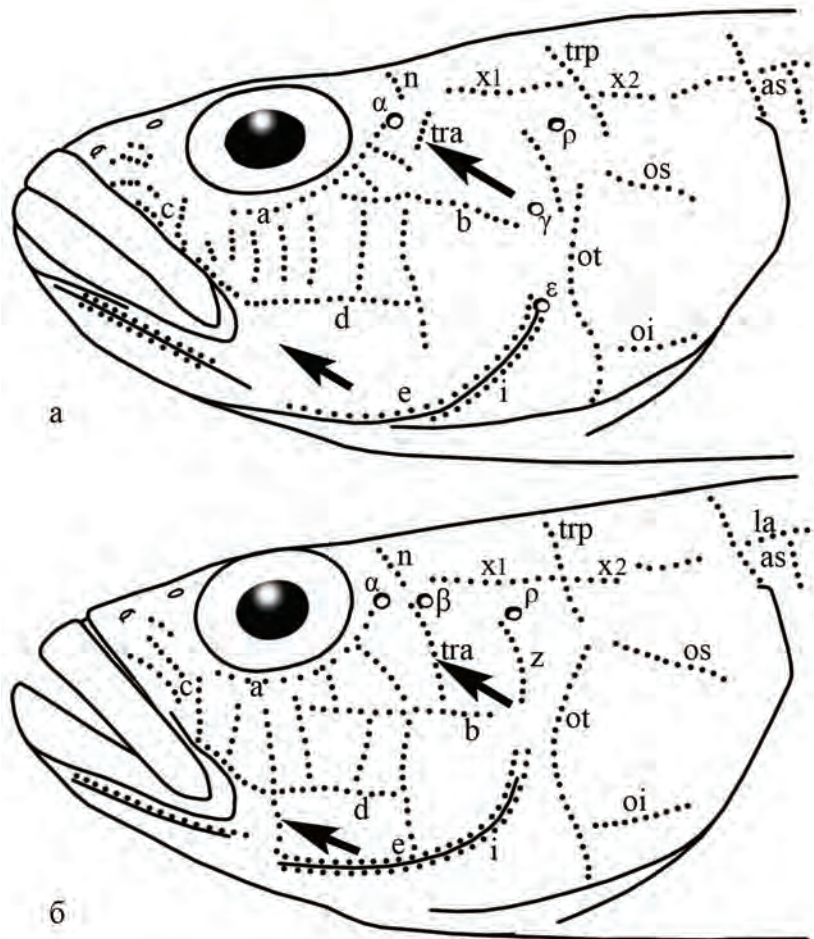


Рис. 76. Схема расположения рядов невромастов под глазом у: а — *Knipowitschia*; б — *Hyrcanogobius*.

- Поперечный заглазничный ряд невромастов *tra* длинный, проходит от переднего глазо-лопаточного канала до продольного ряда невромастов *b*; поперечный ряд невромастов, расположенный за углом рта, пересекает горизонтальный ряд *d*, почти достигая нижнего горизонтального ряда *e* (рис. 76б). Передний глазо-лопаточный канал отсутствует в межглазничной области: самой передней является парная пора *к*, расположенная на уровне заднего края глаза (рис. 77в) *Hyrcanogobius* (один вид *H. bergi*).
8. Передняя ноздря на конце длинной трубочки, свешивающейся над верхней губой (рис. 78в). Чешуй бокового ряда 36–48. Два позвонка перед первым птеригиофором первого спинного плавника (рис. 79а). Пятна на анальном

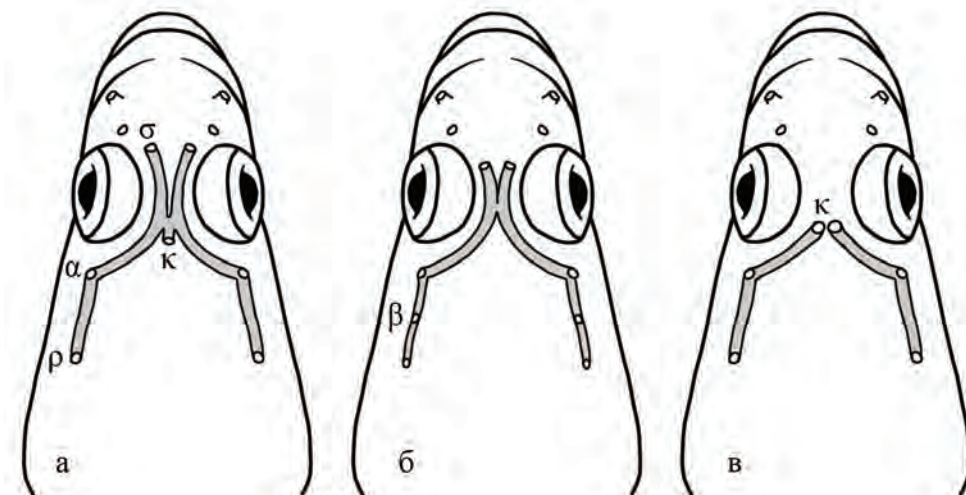


Рис. 77. Передний глазо-лопаточный канал: а — *Knipowitschia longicaudata*; б — *K. iljini* (по Miller, 2004); в — *Hyrcanogobius bergi*. Пора σ по Ильину (1928 и др.) считается порой λ у Миллера (Miller, 2004).

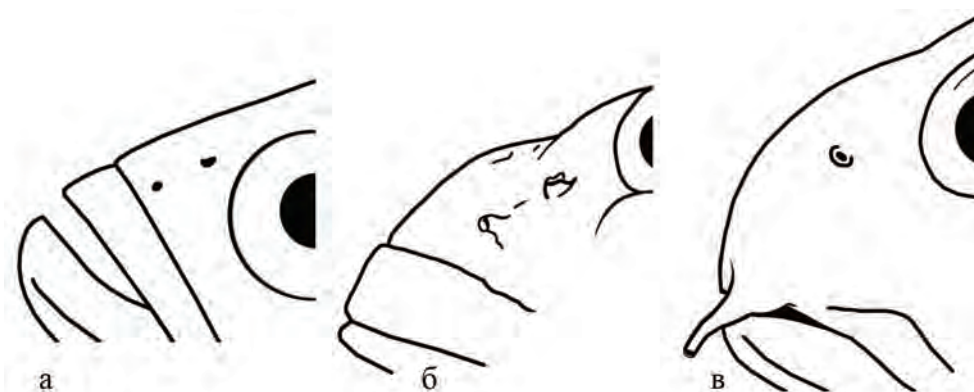


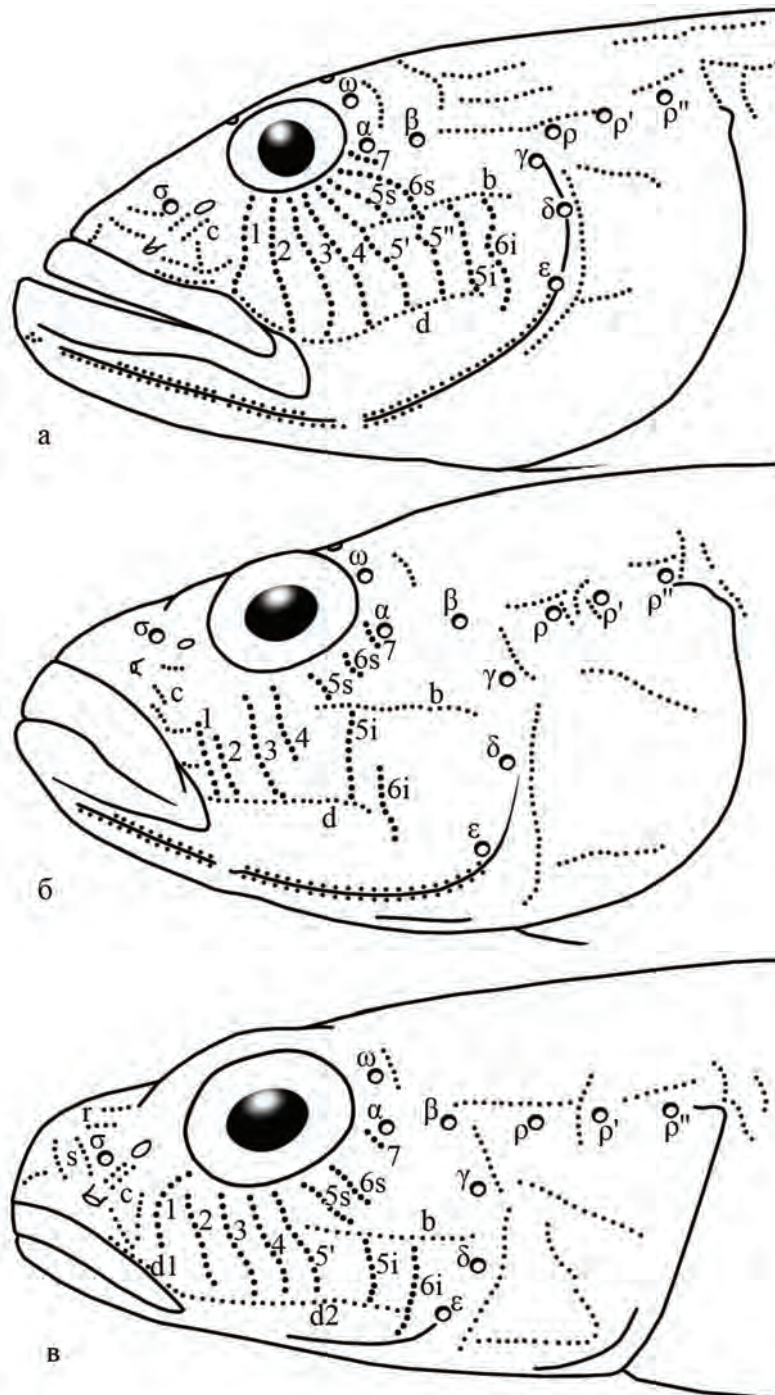
Рис. 78.

- плавнике образуют более или менее правильные косые полосы..... *Proterorhinus* (один вид *P. nasalis*).
- Передняя ноздря на конце короткой трубочки, не достигающей верхней губы (рис. 78б). Чешуй бокового ряда 49–85. Три позвонка перед первым птеригофором первого спинного плавника (рис. 79б, в). Пятна на анальном плавнике не образуют косых полос..... 9.
9. Восемь-десять поперечных (вертикальных) рядов невромастов в подглазничной области, обычно пять перед продольным рядом b и три-четыре, прерываемые рядом b (не менее трёх поперечных рядов между продольными рядами b и d)



Рис. 79. а — *Proterorhinus*; б — *Ponticola*; в — *Neogobius*.

Рис. 80. Поперечные ряды невромастов в подглазничной области: а — *Mesogobius* — восемь рядов: пять перед рядом б и три выше ряда б и между рядами б и d; б — *Neogobius* — семь рядов: четыре перед рядом б, три выше ряда б и два между рядами б и d; в — *Chasara* (по Пинчук, Рагимов, 1985) — восемь рядов: пять перед рядом б, три выше ряда б и два между рядом б и d.



- (рис. 80а). Чешуя мелкая; чешуй бокового ряда 72–85 *Mesogobius* (один вид *M. nonultimus*).
- Семь-восемь вертикальных рядов невромасов в подглазничной области; обычно два поперечных ряда между продольными рядами b и d (рис. 80б, в). Чешуя крупная; чешуй бокового ряда 49–74..... 10.
10. Медиальная часть темени и затылка и жаберные крышки не покрыты чешуёй. Пятна на теле образуют более или менее правильные косые (диагональные) полосы, нисходящие вперёд *Babka* (один вид *B. macrophthalmus*).
- Темя, затылок и жаберные крышки полностью покрыты чешуёй. Пятна на теле не образуют косых полос..... 11.
11. Туловищных позвонков обычно 14 (рис. 79б). Лопастинки на воротнике брюшной присоски хорошо развитые, треугольной формы (рис. 81а). Тёмного пятна в задней нижней части первого спинного плавника нет.... *Ponticola* (три вида).

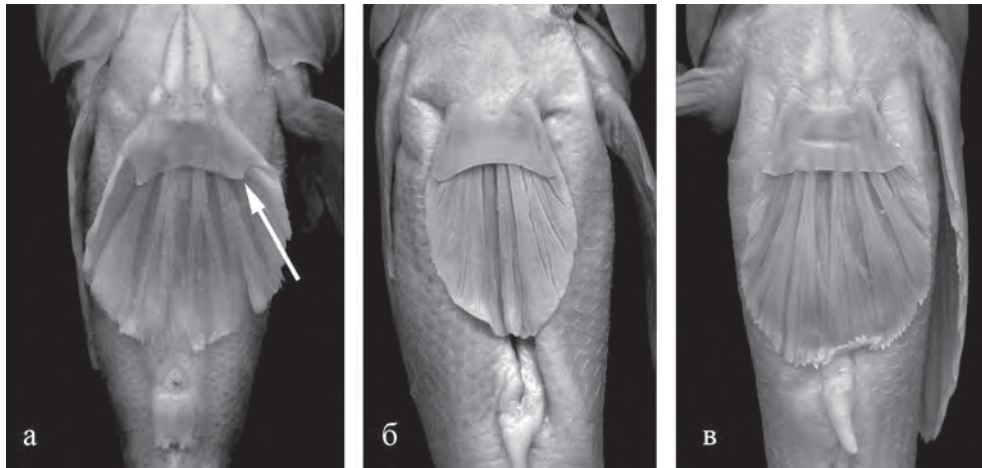


Рис. 81. Лопастинки на воротнике брюшной присоски: а — *Ponticola gorlap*; б — *Neogobius melanostomus affinis*; в — *N. pallasii*.

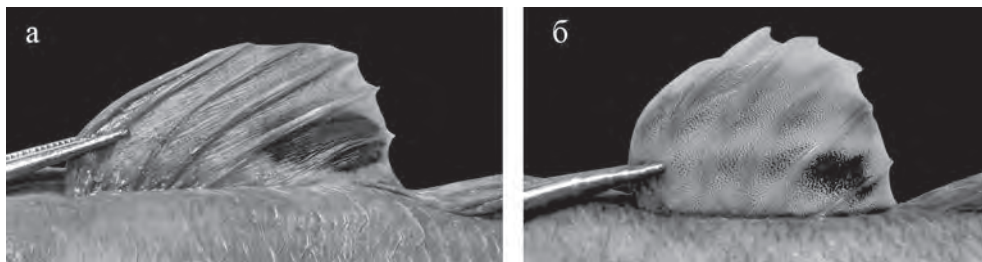


Рис. 82. Пятно на первом спинном плавнике: а — *Neogobius melanostomus affinis*; б — *N. pallasii*.

- Туловищных позвонков 12 или 13 (рис. 79в). Лопастинки на воротнике брюшной присоски более или менее слабо развитые, сглаженные (рис. 81б). В задней нижней части первого спинного плавника часто имеется тёмное пятно (рис. 82а, б)..... 12.
- 12. Четыре подглазничных поперечных (вертикальных) ряда невромасов перед горизонтальным рядом *b* (рис. 80б). В первом спинном плавнике обычно 6 лучей *Neogobius*.
- Пять подглазничных поперечных (вертикальных) рядов невромасов перед горизонтальным рядом *b* (рис. 80в). В первом спинном плавнике обычно 7 лучей *Chasar* (один вид *C. bathybius*).

Подсемейство Benthophilinae — бентофилины

Триба Benthophilini

Включает собственно пуголовок — утративших чешую мелких бычковых с дорсо-вентрально уплощённым телом. Тело голое или покрыто костными гранулами, бугорками и/или пластинками. Если чешуя есть, то только на боку и с длинными боковыми ктениями.

Возраст дивергенции трибы Benthophilini (*Benthophilus* + *Caspiosoma*) и трибы Neogobiini (*Neogobius*) оценивается в 9,18 млн. лет (Nielson, Stepien, 2009a).

Anatirostrum Iljin, 1930 — пуголовки-утконосы

Anatirostrum Iljin, 1930: 19, 31, 48 (ср. род; типовой вид: *Benthophilus profundorum* Berg, 1927 по первоначальному обозначению).

Рыло сильно удлинено, но широкое, уплощённое дорсо-вентрально. Костные бугорки и гранулы на теле очень мелкие, слабозаметные, на голове между глазами мелкие костные пластиночки; у половозрелых самцов тело голое. Усиков нет, кожной лопастинки в углу рта нет. Восемь, изредка девять, подглазничных вертикальных рядов невромасов. Заглазничный затылочный ряд невромасов отсутствует (Iljin, 1930; и т.д.). Этот род близок и морфологически, и филогенетически к кладе *Benthophiloides-Caspiosoma-Benthophilus* (Miller, 2004), т.е. к группе «пуголовок» (в отличие от «бычковых»).

Монотипический род.

Anatirostrum profundorum (Berg, 1927) — глубоководная пуголовка-утконос (вкл. фото 21)

Benthophilus profundorum Берг, 1927: 335, фиг. 5–8 [Южный Каспий, 37°58' с.ш. 52°22' в.д., глубина 44 сажени; синтипы: № 23134 (14)].

Редкий морской глубоководный вид. Известен только из Южного Каспия (Берг, 1927; Ahnelt et al., 2000; Abdoli, Naderi, 2009).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Benthophiloides* Beling et Iljin, 1927 — бентофилоидесы,
или пуголовки Браунера**

Benthophiloides Beling, Iljin, 1927: 309, 324 (м. род; типовой вид *Benthophiloides brauneri* Beling et Iljin, 1927 по монотипии); название также опубликовано как новое в другой статье в том же году (Ильин, 1927а: 129), данными о конкретных датах для определения первенства мы не располагаем.

Asra Ильин, 1941: 385, 388 (ж. род; типовой вид *Asra turcomanus* Iljin 1941 по монотипии).

В литературе традиционно выделяли род *Asra* (Берг, 1949б; Казанчеев, 1981; Решетников и др., 1997; Coad, 1995), следуя Ильину (1941). *Benthophiloides* и *Asra* синонимизировали сравнительно недавно на основании сходства в расположении невромастов на голове, но указали (Miller, 2004: 152), что *Benthophiloides* в таком объеме, возможно, парафилетичен.

Два вида.

Определительная таблица видов рода *Benthophiloides*

1. Окраска однотонно бледная, живые особи почти прозрачны. Пятен на теле нет. Тело голое, ктеноидной чешуи на теле нет. Ветвистых лучей второго спинного плавника $14\frac{1}{2}$. Ветвистых лучей анального плавника $11\frac{1}{2}$ – $12\frac{1}{2}$ ***Benthophiloides turcomanus*.**
- Окраска буроватая, живые особи пигментированы. На теле тёмные вертикальные пятна (так называемые перевязки). У неполовозрелых особей по бокам на середине тела мелкие неналегающие чешуи с длинными боковыми ктениями (вкл. фото 22). Ветвистых лучей второго спинного плавника $11\frac{1}{2}$ – $13\frac{1}{2}$. Ветвистых лучей анального плавника $9\frac{1}{2}$ – $11\frac{1}{2}$ ***Benthophiloides brauneri*.**

***Benthophiloides brauneri* Beling et Iljin, 1927 — пуголовка Браунера**

(вкл. фото 22)

Benthophiloides brauneri Beling, Iljin, 1927: 309, фиг. 1, 2, 5, 8 [Днепр между Херсоном и Каховкой и Южный Буг между Новой Одессой и Николаевом; возможные синтипы: ЗИН №№ 21318, 21989, 37771, 37772, 41913 (все — сборы Белинга 1923–1926 гг.)].

Только один экземпляр известен из Каспийского моря (ЗИН 15134; Апшеронский пролив близ Баку, 17.09.1910, колл. Попов). Высказаны сомнения в правильности этикетирования (Miller, 2004: 158), однако, на наш взгляд, запись в каталоге коллекции рыб Зоологического института РАН не вызывает сомнений в её правильности. От Н. Попова в ЗИН в близкую дату поступил также экземпляр *B. macrocephalus* (№ 33130, Каспийское море, Куринская коса, 29.04.1911); поступлений из Чёрного моря в эти годы от Н. Попова не зарегистрировано. Экземпляр № 15134 является действительно пуголовкой Браунера (вкл. фото 22); кроме того, судя по записи на карточке каталога, экземпляр был определён Ильиным — одним из авторов, описавших вид.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): DD (Freyhof, Kottelat, 2008aj).

***Benthophiloides turcomanus* (Iljin, 1941) — туркменская пуголовка**

Asra turcomanus Ильин, 1941: 385, 388, фиг. 1–4 [Каспийское море у Чикишляра, 37°45,5' с.ш. 53°47' в.д., глубина 9,3 м; 29 миль к юго-западу от банки Ульского, 38°05' с.ш. 52°34' в.д., глубина 26,5 м; синтипы (2 экз.) считаются утерянными (Miller, 2004); в коллекции ЗИН РАН оределённо отсутствуют].

Об отнесении этого вида в отдельный монотипический род *Asra* Iljin, 1941 см. выше.

Второй после *Benthophiloides brauneri* редчайший вид Каспийского моря. Известен только по двум синтипам, в настоящее время утерянным; в коллекции ЗИН РАН отсутствуют. Все последующие авторы приводят рисунки Ильина. Пинчук (Pinchuk, 1980) полагал, что изучение расположения невромастов у *B. turcomanus* (если бы экземпляры были обнаружены) и их изменчивости у южнокаспийских *Caspiosoma caspium* могло бы выявить неожиданную близость этих таксонов. Миллер (Miller, 2004) приводит карту распространения, охватывающую всю юго-западную часть моря без указания конкретных находок.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Benthophilus* Eichwald, 1831 — пуголовки**

Benthophilus Eichwald, 1831: 77 (м. род; типовой вид: *Gobius macrocephalus* Pallas, 1787 по монотипии).

Hexacanthus Nordmann, 1838: 332 (м. род; типовой вид: *Gobius macrocephalus* Pallas, 1788 по монотипии).

Doliichthys Sauvage, 1874: 336 (м. род; типовой вид: *Doliichthys stellatus* Sauvage, 1874 по монотипии).

Характеризуются уплощённым в передней части телом, крупной и широкой головой, маскирующей окраской с характерными тремя пятнами на спине, утраченными большинством глубоководных видов. Чешуя у пуголовок отсутствует и заменена своеобразными покровными костными образованиями, которые утрачиваются половозрелыми самцами большинства видов в период нереста. У большинства видов на подбородке имеется усик (рис. 89), а в углах рта — кожные лопасти (рис. 90). Передние ноздри вытянуты в небольшие трубочки, прилегающие к верхней губе. Спинные мышцы совершенно не покрывают черепа сверху (в отличие от очешуенных бычков). Жаберная щель маленькая. Плавательный пузырь отсутствует. Грудные плавники без свободных лучей. Брюшная присоска цельная, без лопастей на воротнике. Каналов на голове нет (Iljin, 1930; Miller, 1986; Boldyrev, Bogutskaya, 2007). В строении черепа (Васильева, 1983, 2000), в отличие от бычков триб Neogobiini и Ponticolini, имеется ряд специфических признаков: 1) отсутствуют носовые кости; 2) не выражены гребни, образующие желобки по наружным краям лобных, клиновидно-ушных и крыловидно-ушных костей; 3) подкрышечная кость имеет характерную форму: нижний отросток кости обычно слабо выражен и крючковидно не загнут; кроме того, у ряда видов наблюдается разная степень редукции гребня по верхнему краю предчелюстной кости.

Размеры небольшие, предельная длина большинства видов не достигает 100 мм (TL). Отдельные виды не превышают 40 мм и достигают половой зрелости при длине менее 35 мм. Икринки крупные, олигоплазматические. Развитие проходит без стадии пелагической личинки.

Мнения авторов сходятся в том, что род хорошо таксономически очерчен и, по-видимому, монофилетичен (Ahnelt, 2003; Miller, 2004). Включает не менее 20 видов, 16 из которых обитают только в Каспийском море (Boldyrev, Bogutskaya, 2004, 2007).

Определительная таблица видов рода *Benthophilus*

1. Костных бугорков нет. Голова и тело покрыты плотно расположенными плоскими костными пластинками разной формы (рис. 83), погружёнными в кожу и не образующими правильных рядов (рис. 85a) 2.
- Имеются костные бугорки с выраженной вершиной и не погружённые в кожу (рис. 84). Бугры образуют два основных ряда и один или два дополнительных на каждой стороне тела (рис. 85б–е, 86а–к) 6.
2. На голове на темени и затылке имеется медиальное углубление. Лучи первого спинного плавника, в особенности первый, покрыты костными шипиками ...3.
- Медиального углубления на дорсальной поверхности головы нет. Костных шипиков на лучах первого спинного плавника нет 5.

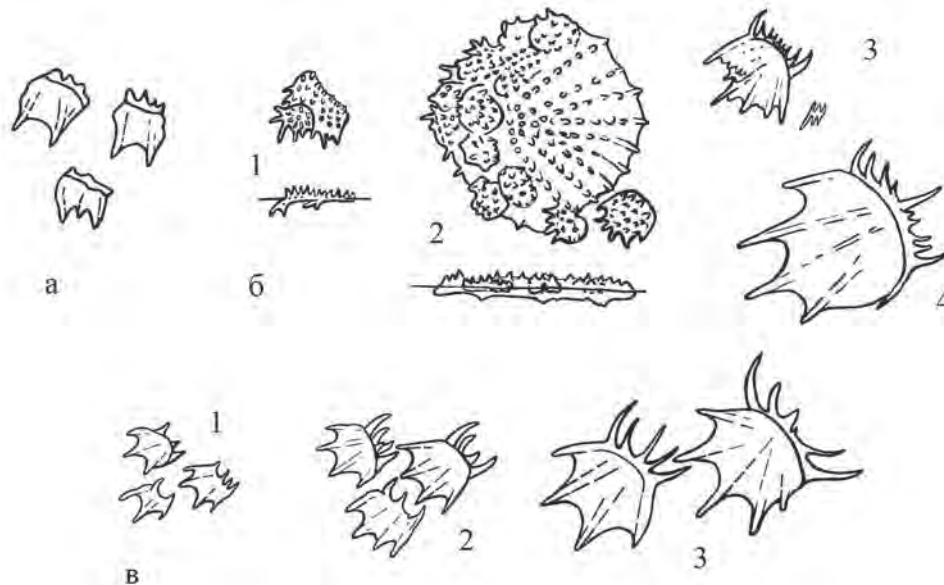


Рис. 83. Костные пластинки: а — *Benthophilus leptorhynchus*; б — *B. svetovidovi* (1 — на голове, вид сверху и сбоку, 2 — на спине у основания первого спинного плавника, вид сверху и сбоку, 3 — на боку, 4 — одна из пластинок брюшного ряда); в — *B. granulatus* (1 — на голове, 2 — на спине у основания первого спинного плавника, 3 — на боку).

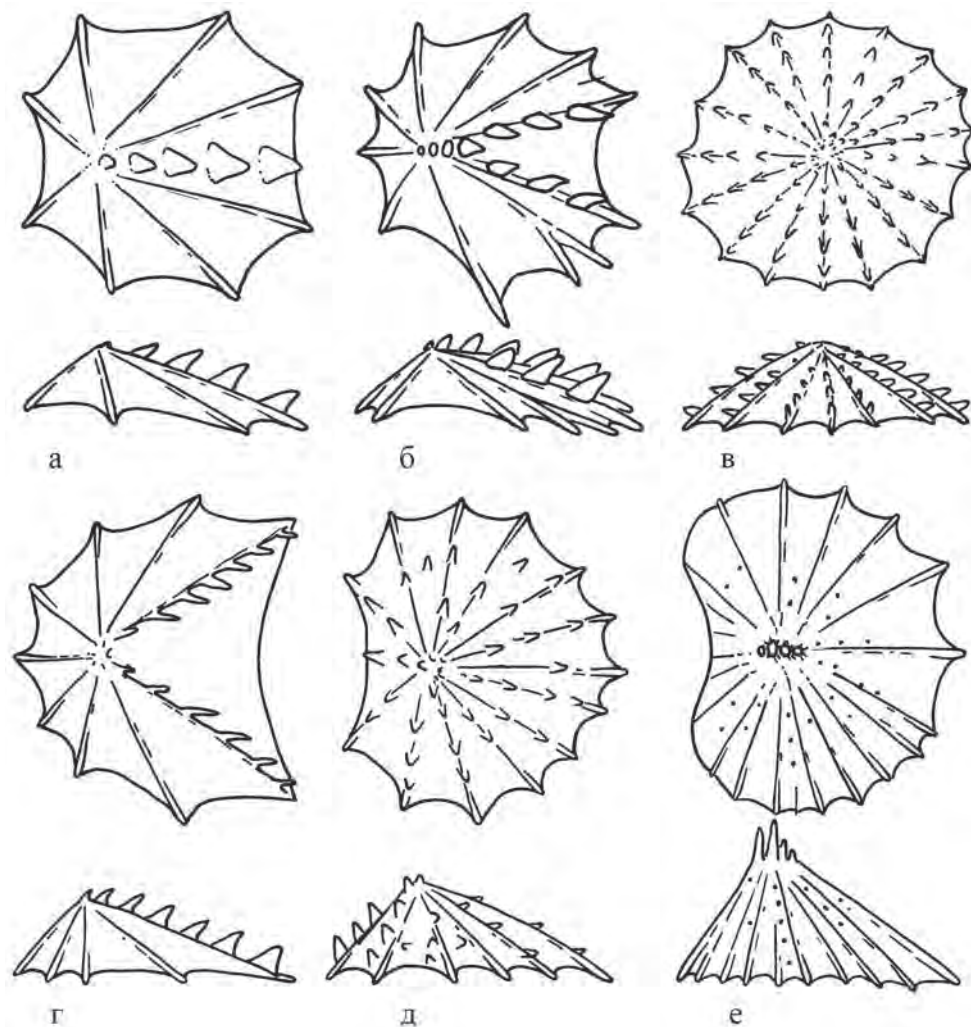


Рис. 84. Бугорок спинного ряда у основания второго спинного плавника: а — *Benthophilus mahmudbejovi*; б — *B. leobergius*; в — *B. casachicus*; г — *B. ctenolepidus*; д — *B. spinosus*; е — *B. baeri*.

3. Второе пятно на теле кольцевидной формы (рис. 87а). Перед вторым спинным плавником увеличенных костных пластин нет ***B. grimmi***.
- Второе пятно на теле в виде нисходящей полосы (рис. 87б). Перед основанием второго спинного плавника имеется несколько увеличенных костных пластин, окружённых более мелкими пластинками 4.
4. Горизонтальный диаметр глаза (12–16% длины головы) меньше, чем межглазничное расстояние (16–21% длины головы). Есть окологлазничный ряд

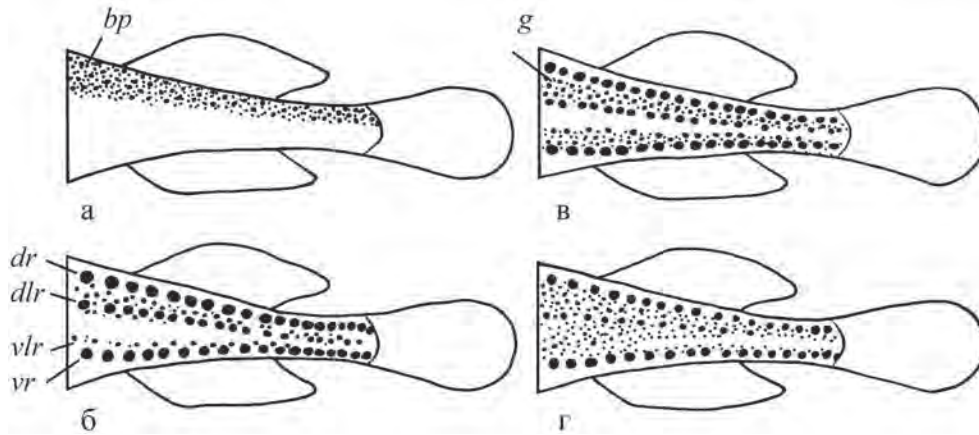


Рис. 85. Покровные костные элементы задней части тела, вид сбоку: а — *Benthophilus leptorhynchus*; б — *B. mahmudbejovi*; в — *B. abdurahmanovi*; г — *B. macrocephalus*. Обозначения: bp — костные пластиночки; dr — спинной ряд бугорков; dlr — дорсолатеральный ряд бугорков; vlr — вентро-латеральный ряд бугорков; vr — брюшной ряд бугорков; g — гранулы.

- увеличенных костных гранул вдоль верхнего края глаза. Гранул на поверхности глазного яблока нет (рис. 88а)..... ***B. svetovidovi***.
- Горизонтальный диаметр глаза (17–22% длины головы) заметно больше, чем межглазничное расстояние (7–13% длины головы). Окологлазничного ряда увеличенных костных гранул вдоль верхнего края глаза нет. Гранулы на поверхности глазного яблока есть (рис. 88б) ***B. kessleri***.
5. На брюхе и боках костных пластинок или зёрнышек нет. На теле пятен нет. Подбородочный усик небольшой (менее или около половины диаметра глаза), почти треугольной формы (рис. 89б) ***B. leptorhynchus***.
- На брюхе и боках костные элементы есть. На теле три тёмные пятна. Подбородочный усик удлинённый (более диаметра глаза), с утолщённым основанием и нитевидным окончанием (рис. 89г) ***B. granulosus***.
6. На голове шипов или бугорков нет (но на теле они имеются); гранулки, если есть, очень мелкие (рис. 86а, в–г). На теле пятен нет..... 7.
- Бугорки и гранулки на голове есть (рис. 86б, д–к). Три тёмные пятна (так называемые перевязки) есть (рис. 87), реже нечёткие или отсутствуют 10.
7. Спинной ряд бугорков неполный: начинается у основания первого спинного плавника (рис. 86а). В спинном ряду 21–26 бугорков..... 8.
- Спинной ряд бугорков полный: начинается сразу за головой (рис. 86в, г). В спинном ряду 30–33 бугорка 9.
8. Подбородочный усик очень маленький или отсутствует. Кожной складки или лопасти в углу рта нет. Ширина головы 70–80% длины головы ***B. leptcephalus***.

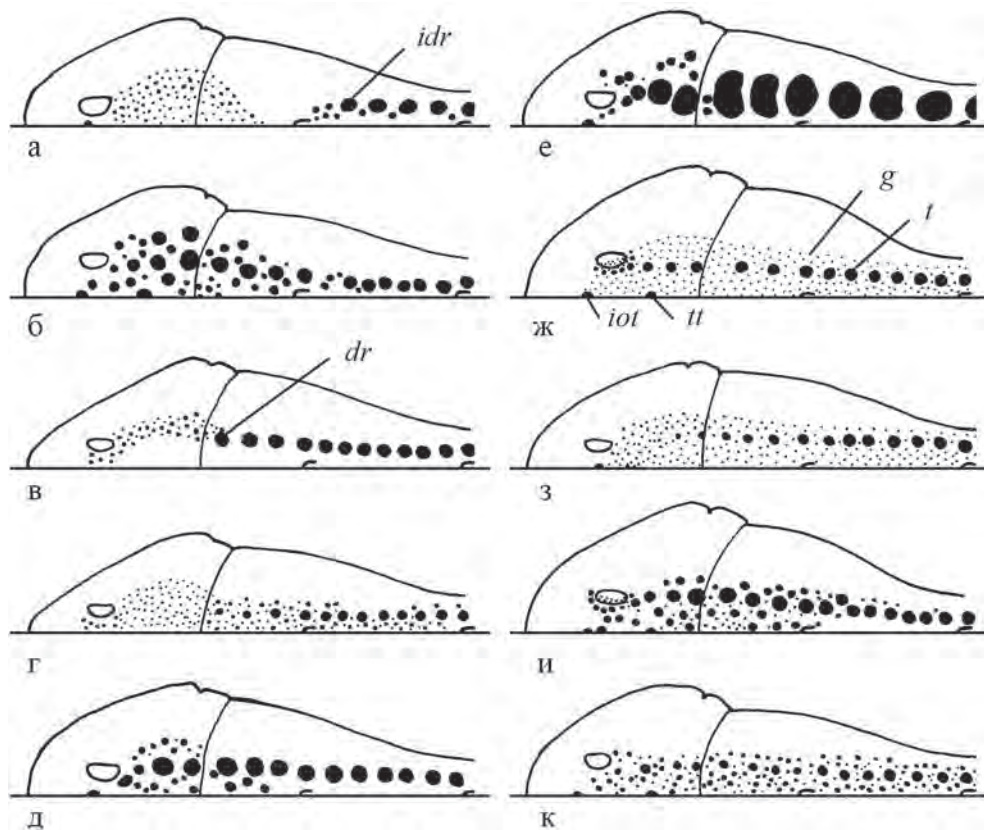


Рис. 86. Покровные костные элементы передней части тела, вид сверху: а — *Benthophilus ctenolepidus*; б — *B. casachicus*; в — *B. pinchuki*; г — *B. ragimovi*; д — *B. spinosus*; е — *B. baeri*; ж — *B. macrocephalus*; з — *B. abdurahmanovi*; и — *B. leobergius*; к — *B. mahmudbejovi*. Обозначения: *dr* — полный спинной ряд бугорков; *g* — гранулы; *idr* — неполный спинной ряд бугорков; *iot* — непарный межглазничный бугорок (один или два); *t* — бугорки; *tt* — непарный теменной бугорок.

- Подбородочный усик есть (рис. 89б). Кожная лопастинка в углу рта хорошо развита (рис. 90д). Ширина головы 88–98% длины головы..... *B. ctenolepidus*.
9. Ширина рта 40–47% длины головы. Медиальное углубление хорошо развито как на темени, так и на затылке (рис. 91а). Гранулки на голове малочисленные, редкие, отсутствуют в области медиального углубления ерешние бугорки спинного ряда такой же величины, как и последующие (рис. 86в). Нижний, или вентральный, боковой ряд бугорков отсутствует или, если есть, содержит немного крошечных бугорков. Хвостовых позвонков 21–23, обычно 22 *B. pinchuki*.

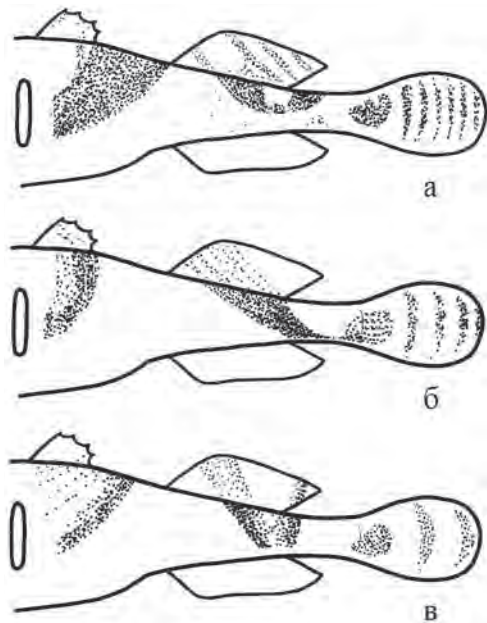


Рис. 87.

— Ширина рта 47–58% длины головы. Медиальное углубление на темени и затылке отсутствует или мелкое, выражено только на темени (между глазами) (рис. 91б). Гранулки на голове многочисленные, плотно покрывают всю поверхность, включая медиальное углубление. Несколько передних бугорков спинного ряда мельче, чем последующие) (рис. 86г). Нижний, или вентральный, боковой ряд бугорков с 16–19 заметными бугорками. Хвостовых позвонков 20–22, обычно 21 ***B. ragimovi***.

10. Непарного медиального бугорка на темени нет (рис. 86д, е). В спинном ряду 11–24 бугорка. В брюшном ряду

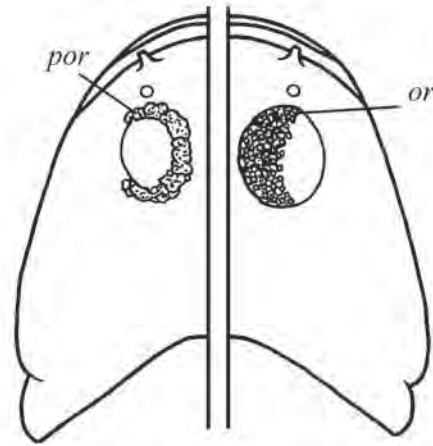


Рис. 88. Схема окологлазных (*por*) и глазных (*or*) окостенений: а — *Benthophilus svetovidovi*; б — *B. kessleri*.

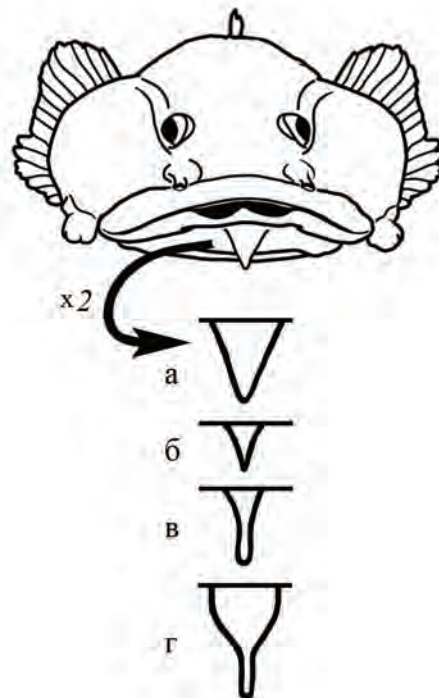


Рис. 89. Примеры развития подбородочного усика: а — *Benthophilus macrocephalus*; б — *B. grimmi*, *B. ctenolepidus*, *B. leptcephalus*; в — *B. baeri*; г — *B. granulosus*.



а

б

в

г

д

е

ж

з

и

к

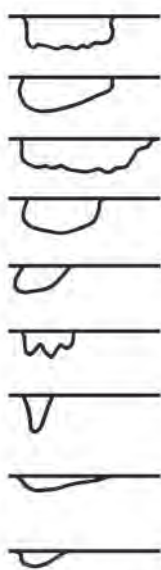


Рис. 90. Кожная лопастинка в углу рта: а — *Benthophilus leobergius*, *B. casachicus*; б — *B. mahmudbejovi*; в — *B. abdurahmanovi*; г — *B. macrocephalus*; д — *B. ctenolepidus*; е — *B. ragimovi*, *B. pinchuki*; ж — *B. spinosus*; з — *B. baeri*; и — *B. granulatus*; к — *B. grimmi*.

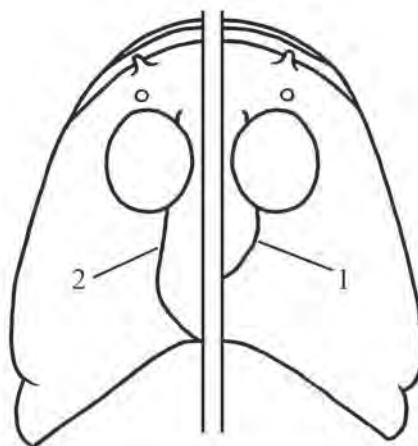


Рис. 91. Медиальное углубление: 1 — на темени; 2 — на темени и затылке.

- 9–20 бугорков. Общее число позвонков 24–27, обычно 25 или 26. В анальном плавнике $5\frac{1}{2}$ – $7\frac{1}{2}$, обычно $6\frac{1}{2}$, членистых лучей..... 11.
- Непарный медиальный бугорок на темени есть (рис. 86б, ж–к). В спинном ряду 23–31 бугорков. В брюшном ряду 19–26 бугорков. Общее число позвонков 27–31. Членистых лучей анального плавника $6\frac{1}{2}$ – $10\frac{1}{2}$, обычно $7\frac{1}{2}$ – $9\frac{1}{2}$ 12.
11. Нечленистых лучей в первом спинном плавнике 2–4, обычно 3. Бугорки умеренно крупные (рис. 86д), невысокие, без колючей выдающейся вершинки (рис. 84д). В спинном ряду 18–24 бугорка, в брюшном ряду 15–20 бугорков. Второе пятно V- или Y-образное (при виде сбоку), простирается ниже средней линии тела (рис. 86в)..... ***B. spinosus***.
- Нечленистых лучей в первом спинном плавнике нет, 1 или 2, обычно 1. Бугорки очень крупные (рис. 86е), высокие, с колючей шиповатой выдающейся вершиной (рис. 84е). В спинном ряду 11–16 бугорков, в брюшном ряду 9–13 бугорков. Второе пятно полукруглое (при виде сбоку), простирается вниз не далее средней линии тела (наиболее типичная окраска пуголовок) (рис. 87а)..... ***B. baeri***.

12. Тёмные пятна (перевязки) на спине и боках отсутствуют или очень бледные, нечёткие. Гранулки очень мелкие, одноразмерные, на хвостовом стебле многочисленные (рис. 85в, г; 86ж, з)..... 13.
- Три тёмных чётких пятна (перевязки) на спине и боках (рис. 87а). Гранулки разноразмерные, на хвостовом стебле немногочисленные или отсутствуют (рис. 85б)..... 14.
13. Бугорки на голове заметно крупнее очень мелких гранул (рис. 86ж). Имеется ряд из нескольких увеличенных гранул вдоль верхнего края глаза. В спинном ряду 21–27, обычно 25, бугорков. В спинном плавнике $8\frac{1}{2}$ – $10\frac{1}{2}$, обычно $9\frac{1}{2}$, членистых лучей ***B. macrocephalus***.
- Бугорки и гранулки на голове мелкие, почти одинакового размера (рис. 86з). Вдоль верхнего края глаза увеличенных гранул нет. В спинном ряду 27–31, обычно 28 или 29, бугорков. В спинном плавнике $7\frac{1}{2}$ – $9\frac{1}{2}$, обычно $8\frac{1}{2}$, членистых лучей ***B. abdurahmanovi***.
14. Имеется медиальное углубление на голове. Гранулки на голове крупные (некоторые почти такого же размера, как и бугорки) (рис. 86б). Бугорки на голове и в спинном ряду на теле уплощённые, с основанием округлой формы; шипики на поверхности передних бугорков спинного ряда маленькие, расположенные радиальными рядами на всей поверхности бугорка (рис. 84в)..... ***B. casachicus***.
- Медиального углубления на голове нет. Гранулки на голове мелкие. Бугорки на голове и в спинном ряду на теле конические, с основанием полигональной формы; шипики на поверхности передних бугорков спинного ряда более или менее крупные, расположенные в один или два ряда только на задней поверхности бугорка (рис. 84а, б) 15.
15. Имеются мелкие гранулки на верхней поверхности глаза. Между глазами обычно два бугорка (рис. 86и). Туловищных (предхвостовых) позвонков 10–11, обычно 11..... ***B. leobergius***.
- Мелких гранул на верхней поверхности глаза нет. Между глазами один бугорок (рис. 86ж). Туловищных (предхвостовых) позвонков 9–10, обычно 9 ***B. mahmudbejovi***.

Поскольку самцы к периоду нереста теряют все костные образования на коже, что делает невозможным применение для них данного выше общего ключа, приводим также отдельную таблицу для их определения.

**Определительная таблица аборигенных видов рода *Benthophilus*
(самцы в период нереста) из бассейна Каспийского моря**

1. Небольшие бугорки, лишённые шипов, на теле есть. Общее число позвонков 24–27, обычно 25–26 2.
- Тело голое. Общее число позвонков 26–32, обычно 27–31 3.

2. Нечленистых лучей в первом спинном плавнике нет или 1–2, обычно 1. Кожная лопасти́нка в углу рта короткая, её длина 6–10% длины головы..... **B. baeri**.
- Нечленистых лучей в первом спинном плавнике 2–4, обычно 3. Кожная лопасти́нка в углу рта длинная, её длина 13–20% длины головы**B. spinosus**.
3. Тёмных пятен (так называемых перевязок) на спине и боках нет 4.
- Три тёмных пятна (так называемые перевязки) перевязки на спине и боках...10.
4. Ширина головы 102–111% длины головы. Членистых лучей во втором спинном плавнике $8\frac{1}{2}$ – $9\frac{1}{2}$, обычно $8\frac{1}{2}$. Членистых лучей в анальном плавнике $6\frac{1}{2}$ – $8\frac{1}{2}$, обычно $7\frac{1}{2}$ **B. macrocephalus**.
- Ширина головы 70–100% длины головы. Членистых лучей во втором спинном плавнике $8\frac{1}{2}$ – $11\frac{1}{2}$, обычно $9\frac{1}{2}$ или $10\frac{1}{2}$. Членистых лучей в анальном плавнике $7\frac{1}{2}$ – $11\frac{1}{2}$, обычно $8\frac{1}{2}$ – $10\frac{1}{2}$ 5.
5. Хвостовой стебель укороченный; высота хвостового стебля, 8–10% SL, в 1,8–2,2 раза меньше его длины; толщина хвостового стебля 6–7% SL. Поперечных боковых рядов невроматов 17–19, обычно 17. Поперечных ventральных рядов невроматов обычно 3 **B. leptorhynchus**.
- Хвостовой стебель удлинённый; высота хвостового стебля, 5–7% SL, в 2,8–3,6 раза меньше его длины; толщина хвостового стебля 3–6% SL. Поперечных боковых рядов невроматов 17–25, обычно 19–23. Поперечных ventральных рядов невроматов обычно 4 6.
6. Кожной складки в углу рта нет. Подбородочный усик очень маленький, едва заметный или отсутствует. В переднем надглазничном ряду r один невромаст**B. leptcephalus**.
- Кожная складка в углу рта имеется. Подбородочный усик есть, его длина достигает половины диаметра глаза. В переднем надглазничном ряду r 2–5 невроматов 7.
7. Кожная складка в углу рта с округлым свободным краем, высокая и длинная; её длина, 14–24% длины головы, превосходит диаметр глаза. Хвостовых позвонков 18–21, обычно 19–20. Общее число позвонков 28–30, обычно 28–29.....8.
- Кожная складка в углу рта треугольной формы, небольшая; её длина, 3–11% длины головы, меньше диаметра глаза. Хвостовых позвонков 20–23, обычно 21–22. Общее число позвонков 30–32 9.
8. Рыло слегка заострённое. Голова треугольной формы. В анальном плавнике $7\frac{1}{2}$ – $9\frac{1}{2}$, обычно $8\frac{1}{2}$, членистых лучей. В грудном плавнике 15–16 лучей. Подбородочный усик обычно закруглён на конце, его длина примерно равно диаметру глаза. Поперечных боковых рядов невроматов 20–24, обычно 22–23...**B. abdurahmanovi**.
- Рыло со спрямлённым передним краем. Голова трапециевидной формы. В анальном плавнике $9\frac{1}{2}$ или $10\frac{1}{2}$ членистых лучей. В грудном плавнике 17–18 лучей. Подбородочный усик нитевидный, маленький, его длина меньше половины диаметра глаза. Поперечных боковых рядов невроматов 19–22**B. ctenolepidus**.

9. Ширина рта 47–58% длины головы. Медиальное углубление на голове мелкое, обычно хорошо выражено только между глазами. Хвостовых позвонков 20–22, обычно 21–22 ***B. ragimovi***.
- Ширина рта 40–47% длины головы. Медиальное углубление на голове хорошо выражено на темени (между глазами) и на затылке. Хвостовых позвонков 21–23, обычно 22 ***B. pinchuki***.
10. Подбородочный усик с утолщённым основанием ***B. granulatus***.
- Подбородочный усик без утолщённого основания 11.
11. Второе пятно (перевязка) в виде нисходящей полосы 12.
- Второе пятно (перевязка) в виде кольца 13.
12. Горизонтальный диаметр глаза (12–16% длины головы), меньше, чем межглазничное расстояние (16–21% длины головы). Высота первого спинного плавника 11–13% SL ***B. svetovidovi***.
- Горизонтальный диаметр глаза (17–22% длины головы), заметно больше, чем межглазничное расстояние (7–13% длины головы). Высота первого спинного плавника 9–11% SL ***B. kessleri***.
13. Кожная лопастинка в углу рта слабо развита. Поперечных брюшных рядов невроматов обычно 3 ***B. grimmi***.
- Кожная лопастинка в углу рта хорошо развита. Поперечных брюшных рядов невроматов обычно 4 14.
14. Медиальное углубление на голове есть. Поперечных боковых рядов невроматов 17–18 ***B. casachicus***.
- Медиального углубления на голове нет. Поперечных боковых рядов невроматов 18–24, обычно 19–23 15.
15. Верхняя челюсть выдаётся над нижней челюстью. Предхвостовых позвонков 10–11, обычно 11 ***B. leobergius***.
- Верхняя челюсть не выдаётся над нижней челюстью. Предхвостовых позвонков 9–10, обычно 9 16.
16. Горизонтальный диаметр глаза (12–15% длины головы), в 1,3–2,0 раза меньше, чем межглазничное расстояние (17–25% длины головы). Начало основания анального плавника под началом основания второго спинного плавника ***B. macrocephalus***.
- Горизонтальный диаметр глаза (14–21% длины головы), примерно равен межглазничному расстоянию (14–21% длины головы). Начало основания анального плавника впереди от начала основания второго спинного плавника ***B. mahmudbejovi***.

***Benthophilus abdurahmanovi* Ragimov, 1978 — пуголовка Абдурахманова**
(вкл. фото 23)

Benthophilus magistri abdurahmanovi Рагимов, 1978: 793, табл. 1 [Северный Каспий, о-ва Тюлений, Малый Жемчужный, Смирновский, Чечень, банки Средняя Жемчужная, Тюленья, Бахтемирская, глубины 2,3–8,8 м; голотип ЗИН № 53657 (из ИЗАЗ 132): у восточного берега острова Тюлений, глубина 2,7 м].

В начальный период исследования пуголовок азовскую пуголовку *Benthophilus magistri* Iljin, 1927 сближали с некоторыми каспийскими видами: *B. macrocephalus magistri* (Берг, 1933а, 1949б; Смирнов, 1986; Slastenenko, 1939) и *B. ctenolepidus magistri* (Ильин, 1949б, 1956; Световидов, 1964). С расширением знаний о таксономическом составе рода *Benthophilus* и уточнении характеристик отдельных видов, в последующих работах видовая самостоятельность *B. magistri* вполне обоснована (Рагимов, 1978; Пинчук, Рагимов, 1979; Васильева, 1998а; Boldyrev, Bogutskaya, 2007), а близкая каспийская форма выделена в ранге подвида и, впоследствии, вида.

Эндемик Каспийского моря. Голотип и паратипы собраны в Северном Каспии у островов Тюлений, Малый Жемчужный, Смирновский, Чечень, банки Средняя Жемчужная, Тюленья, Бахтемирская, глубины 2,3–8,8 м (Рагимов, 1978). Вид широко распространён в Северном Каспии, особенно в его западном участке и около дельты Волги. Указан для устья Терека (Васильева, 1983). В западной части Среднего Каспия известен на юг до Махачкалы и мыса Турали (Рагимов, 1978, 1981, 1985б). По данным Степановой (2004), вид, названный «пуголовка Магистр», в Северном Каспии в целом немногочислен, от 0,3 до 0,6% в контрольных уловах. При опреснении Северного Каспия в 2000–2003 гг. численность несколько выросла, до 1% в западном районе в 2002 г. и до 1,6% в восточном районе в 2000 г. Мелководный вид, нерестится и нагуливается на глубине 0,5–10 м; зимой мигрирует на глубины 20–25 м и глубже (50–60 м). Предпочитает солёность до 7‰, редко отмечен при 11‰. Многочислен у устьев рек и протоков дельт (Рагимов, 1988).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Benthophilus baeri* Kessler, 1877 — пуголовка Бэра (вкл. фото 24)**

Benthophilus macrocephalus — Кесслер, 1874: 105 (частью).

Benthophilus baeri Кесслер, 1877: 53, рис. 10 (Каспийское море у полуострова Мангышлак).

Эндемик Каспийского моря. Морской вид. Приурочен преимущественно к южной и средней частям Каспийского моря, по западному берегу на юг до Ленкорани. В Северном Каспии у островов Тюлений, Чечень, в Бахтемировской бороздине, и на юг до острова Пешной и полуострова Мангышлак (Рагимов, 1965, 1977, 1981, 1985а, 1988; Васильева, 2000; Boldyrev, Bogutskaya, 2007). Указывается для иранских вод, в частности, в заливе Гоган (Kiabi et al., 1999; Abdoli, Naderi, 2009), однако из Ирана достоверно известен только один экземпляр (Canadian Museum of Nature, CMNFI 2008-0144).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Benthophilus casachicus* Ragimov, 1978 — казахская пуголовка (вкл. фото 25)**

Benthophilus stellatus casachiensis Рагимов, 1978: 795 [голотип (ИЗАз 204, по-видимому, утерян): к югу от Кендерлинской косы, глубина 36 м; как *casachicus* на стр. 791, в подписи к рис. и в табл. 2; первый ревизующий (Рагимов, 1982) выбрал название *casachicus* (ст. 24.2.4. МКЗН)].

Эндемик Каспийского моря. Морской вид. Большинство достоверных регистраций этого вида сделано у восточного берега Каспийского моря от мыса Песчаный до острова Огурчинский на глубинах 15–75 м при солёности около 13‰ (Рагимов, 1977, 1978, 1988). Указание на поимку этого вида в р. Волга в 30 км выше Астрахани (Васильева, 1983) требует подтверждения.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Benthophilus ctenolepidus* Kessler, 1877 — шипоголовая пуголовка**

Benthophilus ctenolepidus Кесслер, 1877: 48, рис. 11 [южная и средняя части Каспийского м., глубина 7–35 саженей; лектотип (Рагимов, 1982: 48): ЗИН № 10897 40°8' с.ш. 0°26' в.д. от Баку].

Benthophilus magistri lencoranicus Рагимов, 1982: 53 (Зелёный Бугор, 38°10' с.ш., глубина 42 м).

О синонимизации *B. ctenolepidus* и *B. magistri lencoranicus* см. Boldyrev, Bogutskaya, 2007.

Эндемик Каспийского моря. Морской вид. В Южном Каспии в юго-восточной части от Зелёного Бугра и Белого Бугра до залива Горган и по западному берегу от Апшеронского полуострова до Астары (Гримм, 1876; Кесслер, 1877; Рагимов, 1982; Boldyrev, Bogutskaya, 2007). Зарегистрирован в воде высокой солёности, 12,4–13,0‰. В тёплое время года держится на глубинах 0,5–10 м, зимой отходит на глубины 20–25 м (до 60 м) (Рагимов, 1988). Указание Кесслера (1877: 49) на глубину 35 саженей может соответствовать 65 м, если в данном случае сажень — английская морская сажень (1 фатом = 1,853 м), широко употреблявшаяся в морском деле для измерения глубины до стандартизации 1958 г.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Benthophilus granulosus* Kessler, 1877 — зернистая пуголовка**

Benthophilus granulosus Кесслер, 1877: 57, рис. 14 [южная и средняя части Каспийского моря, глубина 3–20 саженей; лектотип (Boldyrev, Bogutskaya, 2007: 75): ЗИН № 2242, Бакинский залив].

Benthophilus squamatus Бэр, в: Лукина, 1984: 168 [бухта у Новопетровска (форт Александровский, Форт-Шевченко) на Мангышлаке].

Эндемик Каспийского моря. В ряде публикаций для ареала вида указаны прибрежные зоны всех частей моря (Решетников, 2002; Miller, 2004: рис. 53), в том числе, иранское побережье. Однако анализ достоверных литературных данных и коллекции ЗИН РАН показывают, что данных о распространении вдоль берегов Южного Каспия нет (см. Boldyrev, Bogutskaya, 2007: рис. 20). До падения уровня моря зернистую пуголовку находили вдоль северного берега полуострова Бузачи от острова Дурнева на восток до мыса Кызыл-Каир с северной части залива Мёртвый Култук (Световидов, 1936; коллекция ЗИН РАН). Вид обычен вдоль северного и восточного берегов моря, у речных дельт, в частности, Урала и Волги (до Астрахани). Обнаружен в пресной и солоноватой воде с солёностью до

20‰. Держится на малых глубинах, 0,5–20 м, в тёплое время года, мигрируя на большие глубины, 60–70 м, зимой (Берг, 1927; Рагимов, 1966, 1977, 1981, 1988). Распространение в Северном Каспии зависит от степени распреснения вод. Так, в 1974–1994 гг. при низком уровне моря и сокращенном речном стоке уловы зернистой пугловки составляли 1,8–2,5%, а в 2001–2003 гг. при понижении солёности и увеличении опреснённой зоны этот вид не был зарегистрирован в восточном районе Северного Каспия, а в западном районе отмечен лишь в 2002 г. (0,9%) (Степанова, 2004).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008ak).

***Benthophilus grimmi* Kessler, 1877 — пугловка Гримма**

Benthophilus grimmi Кесслер, 1877: 59, рис. 13 [Южный и Средний Каспий, глубина 35–108 саженей; лектотип (Boldyrev, Bogutskaya, 2007: 66): BMNH 1897.7.5.15, 39°41' с.ш. 0°12' в.д. от Баку].

Эндемик Каспийского моря. Морской глубоководный вид, ареал которого ограничен западной частью Среднего Каспия и самым севером Южного Каспия от острова Чечень до Апшеронского полуострова (примерно до 39°40' с.ш.) (Boldyrev, Bogutskaya, 2007: рис. 15). Известны экземпляры (в том числе, из типовой серии) с глубин до 200 м, но, в целом, вид, возможно, предпочитает меньшие глубины (менее 100 м) (Берг, 1927; Рагимов, 1965, 1966, 1977, 1988; коллекция ЗИН РАН). В обзорной работе (Miller, 2004: рис. 56) восточная часть Среднего Каспия включена в ареал *B. grimmi*, однако экземпляры от восточного берега Среднего Каспия неизвестны. Следует учесть, что, хотя Гримм (1877: 20) упоминает находки вида *B. grimmi* от Мангышлака на юг до Красноводска; эти указания следует относить к видам *B. kessleri* или *B. svetovidovi*, описанным позднее (Берг, 1927; Пинчук, Рагимов, 1979) от восточного берега.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Benthophilus kessleri* Berg, 1927 — пугловка Кесслера**

(вкл. фото 26)

Benthophilus grimmi var. *kessleri* Берг, 1927: 343 [лектотип (Boldyrev, Bogutskaya, 2007: 73): ЗИН № 53670 (из 24349), Каспийское море у Баку, 41°51' с.ш. 2°15' в.д. от Баку, глубина 75 м).

Эндемик Каспийского моря. Морской вид. Наиболее многочисленный вид пугловок в прибрежных водах восточной части Среднего Каспия от мыса Урдюк на юг до мыса Кули и Красноводска (Boldyrev, Bogutskaya, 2007: рис. 15). Известные экземпляры происходят с глубин 24–75 м из вод с солёностью от 11 до 13‰. Следует иметь в виду, что данные Рагимова (1977) по *B. kessleri* основаны на смешанном материале, включавшем, помимо *B. kessleri*, экземпляры тогда ещё неопisanного вида *B. svetovidovi*.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Benthophilus leobergius* Berg, 1949 — пуголовка Берга**

Benthophilus stellatus leobergius Берг, 1949: 1116, фиг. 858, 859 [Каспийское море; лектотип (Boldyrev, Bogutskaya, 2007: 87): ЗИН № 10891, Астрабадский залив].

? *Benthophilus aculeatus* Бэр, в: Лукина, 1984: 168 (бухта у Новопетровска на Мангышлаке).

В первоначальном описании название приведено со ссылкой на «Б.С. Ильин, 1949». В статье Ильина (1949: 28) это название приведено в списке и непригодно в контексте ст. 13.1. МКЗН. О неверном исправлении написания названия на *leobergi* см. Богущая, Насека, 2004.

Эндемик Каспийского моря. Морской, широко распространённый, но немногочисленный вид. Не известен от восточного берега Среднего Каспия (Boldyrev, Bogutskaya, 2007: рис. 29). На юго-востоке ловился у острова Огурчинского и в Астрабадском заливе (Горган) (сборы Гримма); также указывается для Сефидруда (Abbasi et al., 1999), южного и юго-западного иранского берега и севернее в Азербайджане до Култука (Рагимов, 1965, 1967; Kiabi et al., 1999). Нерестится и нагуливается на мелководье (0,5–10 м), зимой мигрирует в более глубокие места, до 20–25 м (Рагимов, 1965, 1966) и даже до 64 м (ЗИН № 24358). По-видимому, предпочитает солёность до 13‰, но известен и из пресной воды волжской дельты (Казанчеев, 1981; Васильева, 1983). По данным Степановой (2004) по «звёздчатой пуголовке», в Северном Каспии в целом немногочислен, от 0,2 до 1,6‰ в контрольных уловах. При опреснении восточного района Северного Каспия в 2000–2003 гг. там вообще не регистрировался.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008a).

***Benthophilus leptcephalus* Kessler, 1877 — узкоголовая пуголовка**

(вкл. фото 27)

Benthophilus leptcephalus Кесслер, 1877: 45 [южная часть Каспийского м., глубина 108 саженей; лектотип (Рагимов, 1982: 51): ЗИН № 10894, Южный Каспий (39°41' с.ш. 0°12' в.д. от Баку), глубина 108 саженей].

Эндемик Каспийского моря. Морской глубоководный вид, известный из западной части Среднего Каспия от устья Самура до 39°41' с.ш. и из восточной части Южного Каспия между Красноводском и Гасанкули (Кесслер, 1877; Рагимов, 1965, 1977, 1982; Boldyrev, Bogutskaya, 2007: рис. 36; коллекция ЗИН РАН). Нерестится на глубине 30–80 м, но обычно держится глубже, до глубин 50–300 м (Книпович, 1906; Рагимов, 1988) при солёности 12–13‰.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Benthophilus leptorhynchus* Kessler, 1877 — узкорылая пуголовка**

Benthophilus leptorhynchus Кесслер, 1877: 56 [Средний Каспий, глубина 70 саженей; лектотип (Boldyrev, Bogutskaya, 2007: 66): ЗИН № 10895, Каспийское море, 42°15' с.ш., 70 саж.].

Эндемик Каспийского моря. Морской глубоководный вид, достоверно известный только от западного берега Среднего Каспия (от устья Сулака) до северного участка Южного Каспия (у Баку) (Кесслер, 1877; Берг, 1927; Рагимов, 1985б, 1988, 1991, 1998; Boldyrev, Bogutskaya, 2007: рис. 1). Известные экземпляры происходят с глубин 40–150 м на участках моря с солёностью 10–13,5‰.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Benthophilus macrocephalus* (Pallas, 1787) — каспийская пуголовка, большеголовая пуголовка**

Gobius macrocephalus Pallas, 1787: 352, pl. 10 (fig. 4, 5, 6) (Каспийское море у устьев рек, ручей и в мелких бухтах; на основании данных об экспедиции Палласа (1869–1870), типовым местонахождением может быть побережье Северного Каспия от Кизляра до устья реки Урал, см. Boldyrev, Bogutskaya, 2007).

Benthophilus macrocephalus — Кесслер, 1877: 44 (частью: Каспийское море, «разновидность *a* (мелкозернистая)»).

Эндемик Каспийского моря. Морской прибрежный и эстуарный вид. Один из самых распространённых видов бычковых Северного Каспия (Берг, 1949б; Рагимов, 1966, 1981, 1985а; Васильева, 1983, 2000). До понижения уровня моря был обнаружен также в заливе Мёртвый Култук к югу от мыса Кызыл-Каир (Световидов, 1936; коллекция ЗИН РАН). В Среднем Каспии известен вдоль западного берега и в Южном Каспии далее на восток до залива Горган (Рагимов, 1965; коллекция ЗИН РАН и Института зоологии Азербайджана). На основании проведённой ревизии сделано предположение, что этот вид не встречается вдоль восточного берега Среднего Каспия; указания в литературе на его распространение там относятся к позднее описанному виду *B. mahmudbejovi* (Boldyrev, Bogutskaya, 2007: 0,5–10 м, в низовьях рек (нижние течения и дельты рек Урал, Волга, Терек, Самур). Переносит осолонение, но наиболее многочислен при солёности ниже 7–8‰. Зимой мигрирует на глубины 20–25 м. Каспийская пуголовка доминирует в контрольных уловах в Северном Каспии (и в восточном, и в западном районах) как в маловодные годы и в годы понижения уровня моря при повышении солёности, так и при опреснении (Степанова, 2004).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008am).

***Benthophilus mahmudbejovi* Ragimov, 1976 — пуголовка Махмудбекова**

Benthophilus mahmudbejovi Рагимов, 1976а: 1196, рис., табл. [восточное побережье Каспийского моря; голотип: ЗИН № 53655 (из ИЗАЗ 012), судно «Профессор Солдатов» у мыса Песчаный, глубина 40 м].

Иногда встречается неправильное последующее написание, *mahmudbecovi* (Казанчев, 1963, 1981).

Эндемик Каспийского моря; экземпляры из Азовского моря, которых ранее идентифицировали как *B. mahmudbejovi* (ЗИН РАН № 44445, 44449), относятся к позже описанному виду *B. durrelli* Boldyrev et Bogutskaya, 2004.

Морской вид. В первоначальном описании (Рагимов, 1976а) в ареал вида включены Северный Каспий, восточное побережье Среднего и Южного Каспия у мысов Песчаный, Ракушечный, Карасингир, у Кендерлинской косы, у побережья полуострова Челекен и острова Огурчинский; глубины 10–50 м. Держится на глубинах 3–15 м в Северном Каспии и до 50 м в Среднем и Южном (Рагимов, 1976а, 1977, 1981, 1985б; Boldyrev, Bogutskaya, 2007: рис. 22; коллекция ЗИН РАН). От иранского побережья неизвестен (Coad, 2012). В пресной и солоноватой воде до 13‰. В Северном Каспии, в целом, немногочислен, от 0,5 до 1,2% в контрольных уловах. При опреснении восточного района Северного Каспия в 2000–2003 гг. там вообще не регистрировался (Степанова, 2004).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008an).

***Benthophilus pinchuki* Ragimov, 1982 — пуголовка Пинчука**

Benthophilus ctenolepidus pinchuki Рагимов, 1982: 49, табл. 1 (голотип: Белый Бугор, восточная часть Южного Каспия, глубина 30 м).

В первоначальном описании (Рагимов, 1982) в ареал вида включены западное [Говсаны, Пирсагат, Сальянский рейд, о. Куринский камень, Ленкорань], восточное [Зелёный бугор, Окарема, Белый бугор] и южное побережья Каспийского моря с глубинами 20–80 м.

Эндемик Каспийского моря. Редкий морской глубоководный вид, зарегистрированный на глубинах до 282–294 м (Книпович, 1906, 1921), но обычно до 100 м (Рагимов, 1988) в воде с солёностью 12,4–13,2‰. Известная область распространения вдоль западного побережья Каспийского моря ограничивается Апшеронским полуостровом и далее к югу до 38°04' с.ш. (Рагимов, 1977, 1982, 1988; Boldyrev, Bogutskaya, 2007: рис. 40; коллекция ЗИН РАН).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Benthophilus ragimovi* Boldyrev et Bogutskaya, 2004 —
пуголовка Рагимова**

Benthophilus ctenolepidus — Берг, 1949б: 1113, 1114 (частью: фиг. 852–855).

Benthophilus ctenolepidus ctenolepidus — Рагимов, 1982: 48 (частью: ЗИН № 23126, западное побережье Среднего Каспия).

Benthophilus ragimovi Boldyrev, Bogutskaya, 2004: 132, рис. 2 [голотип: ЗИН № 53216 (из ИЗАЗ 012), западное побережье Среднего Каспия между посёлками Яшма и Килизья (к северу от Сумгаита)].

Эндемик Каспийского моря. Морской глубоководный вид, достоверно известный от западного берега Среднего и Южного Каспия от острова Чечень до Астарты (Boldyrev, Bogutskaya, 2007: рис. 22; коллекция ЗИН РАН и Института зоологии Азербайджана). Зарегистрирован на глубинах 30–200 м (Рагимов, 1988) в воде солёностью 11,0–13,2‰.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Benthophilus spinosus* Kessler, 1877 — шиповатая пуголовка**
(вкл. фото 28)

Benthophilus spinosus Кесслер, 1877: 50 [средняя часть Каспийского моря, глубина 20 саженей; лектотип (Boldyrev, Bogutskaya, 2007: 105): Каспийское море, 40°32' с.ш. 2°33' в.д.].

Эндемик Каспийского моря. Морской вид. Вид известен вдоль восточного и западного берегов Среднего Каспия и в самой юго-восточной части Северного Каспия (от острова Кулалы до полуострова Мангышлак), а также в юго-восточном углу моря. Мелководный вид; держится на глубинах 10–25 м в нерестовый период и 40–45 м зимой (Рагимов, 1965, 1977, 1981, 1988; Boldyrev, Bogutskaya, 2007: fig. 40; коллекция ЗИН РАН). Регистрации из иранских вод неизвестны (Coad, 2012).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Benthophilus svetovidovi* Pinchuk et Ragimov, 1979 — пуголовка Световидова**
(вкл. фото 29)

Benthophilus svetovidovi Пинчук, Рагимов, 1979: 515 (голотип ЗИН № 43672, Каспийское море, ст. 6, «Пикша», глубина 86 м [возможно, у острова Огурчинский, см. Boldyrev, Bogutskaya, 2007]).

Эндемик Каспийского моря. Морской вид. Вид известен только вдоль восточного берега Среднего Каспия (у мысов Сагындык, Меловой, Песчаный, Карасингир, у Красноводска), а также, возможно, в Южном Каспии у острова Огурчинский (см. Boldyrev, Bogutskaya, 2007, ЗИН № 43672). Зарегистрирован на глубинах 30–200 м (Рагимов, 1988; коллекция ЗИН РАН) в зоне моря с солёностью 12–13,5‰.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Caspiosoma* Iljin, 1927 — каспиосомы**

Caspiosoma Ильин, 1927а: 129 (сп. род; типовой вид: *Gobiosoma caspium* Kessler, 1877 по монотипии).

Название *Caspiosoma* пригодно из ещё одной работы Ильина 1927 г. (Ильин, 1927б: 95), которая опубликована, по-видимому, не ранее 25 сентября, поскольку в этом же выпуске опубликован некролог С.В. Завойко, умершего 24 сентября 1927 г.

Рыбы небольшого размера, длина тела до 50 мм. Два характерных пятна (так называемые перевязки) тёмно-коричневого цвета подковообразной формы: одно перед началом второго спинного плавника, второе — у его конца. Тело удлинённое, голова узкая и приплюснутая. Ширина межглазничного пространства значительно меньше диаметра глаза. Хвостовой плавник закруглённый.

Монотипический род.

***Caspiosoma caspium* (Kessler, 1877) — каспиосома** (вкл. фото 30)

Gobiosoma caspium Кесслер, 1877: 38, рис. III,9 [Средний Каспий, глубина 9,5 и 20 саженей; описание составлено по 9 экз. длиной 25–39 мм, добытым Гриммом (Кесслер, 1877: 40); синтипы: ЗИН № 10910 (2) («Касп. море, 40°32' с.ш. 2°33' в.д. от Баку, 20 саж.; Гримм»; BMNH 1897.7.5.12 (1)].

Морской вид. В Северном и Среднем Каспии, в том числе, и по восточному берегу (коллекция ЗИН РАН), также в дельте Волги. По данным Степановой (2004), в Северном Каспии, в целом, редок и регистрируется не каждый год.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008ao).

Последующие трибы подсемейства Benthophilinae включают собственно бычков. Тело полностью покрыто чешуёй, которая не утрачивается у половозрелых самцов в период нереста.

Триба *Neogobiini****Neogobius* Iljin, 1927 — черноморско-каспийские бычки**

Neogobius Ильин, 1927a: 135 (м. род; как подрод рода *Gobius*; типовой вид: *Gobius fluviatilis* Pallas, 1814 по монотипии).

Apollonia Ильин, 1927a: 132 (ж. род; как подрод рода *Gobius*; типовой вид: *Gobius melanostomus* Pallas, 1814 по монотипии).

Старшим синонимом для одновременно опубликованных названий родовой группы (*Neogobius* и *Apollonia*) является *Neogobius*, выбранный Бергом (1949б) согласно принципу первого ревизирующего (ст. 24.2 МКЗН).

Семь вертикальных рядов невроматов в подглазничной области. Чешуя крупная; чешуй бокового ряда 49–74. Темя, затылок и жаберные крышки покрыты чешуёй. Лопастинки на воротнике брюшной присоски слабо развитые, округлой формы.

К роду *Neogobius* теперь относят четыре вида (Neilson, Stepien, 2009a, 2011; Насека и др., 2012; Coad, 2012), три из них обитают в Каспийском море.

Определительная таблица видов рода *Neogobius*

(черноморский вид *N. fluviatilis* включён для сравнения)

1. Задняя ноздря удалена от края глазницы более чем на половину диаметра глаза; длина рыла более чем в 5 раз превосходит ширину губы (рис. 92a) ***Neogobius caspius*.**
- Задняя ноздря удалена от края глазницы менее чем на половину диаметра глаза; длина рыла менее чем в 5 раз превосходит ширину губы (рис. 92б).....2.
2. Темя и верхняя часть жаберной крышки покрыты только циклоидной чешуёй. Хвостовой стебель уплощён с боков; толщина хвостового стебля около 50% его высоты. Высота второго спинного плавника примерно одинакова на всём его протяжении или несколько увеличивается в задней части (рис. 93a)..... ***Neogobius melanostomus affinis*.**

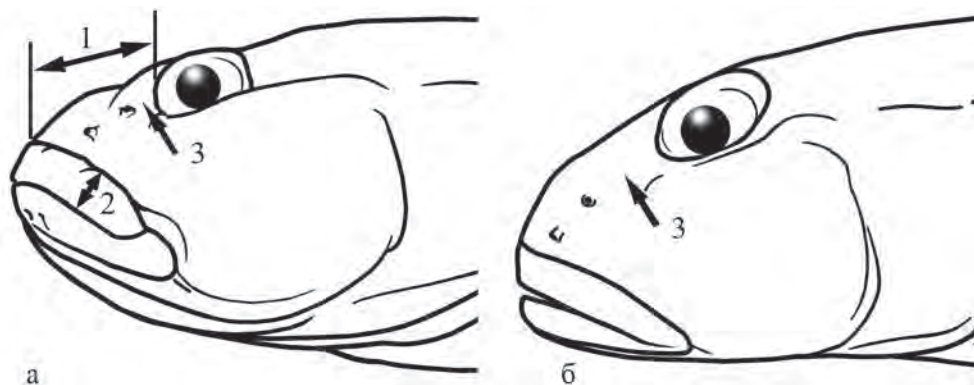


Рис. 92. 1 — длина рыла; 2 — ширина верхней губы; 3 — расстояние от задней ноздри до глазницы.

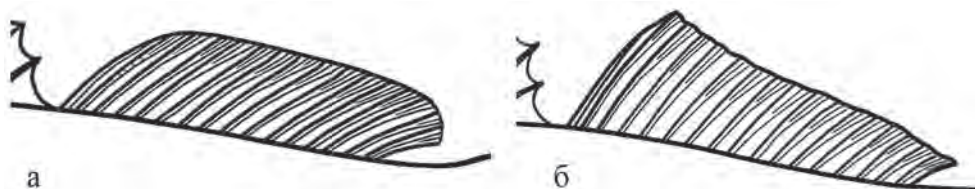


Рис. 93.

— Темя и верхняя часть жаберной крышки покрыты как циклоидной, так и ктеноидной (преимущественно) чешуёй. Хвостовой стебель вальковатый; толщина хвостового стебля более 60% его высоты. Высота второго спинного плавника уменьшается к заднему концу (рис. 93б)..... *Neogobius pallasii*.

***Neogobius caspius* (Eichwald, 1831) — хвалынский бычок**
(вкл. фото 31)

Gobius caspius Eichwald, 1831: 76 (Бакинский залив Каспийского моря; типовые экземпляры неизвестны).

Эндемик Каспийского моря. Морской вид. Хвалынский бычок немногочислен, но встречается повсеместно, в том числе, у южного берега. Избегает пресной воды, в устья рек не входит (Рагимов, 1965; Казанчеев, 1981; Abdoli, Naderi, 2009). В Северном Каспии немногочислен, но постоянно регистрируется; увеличение численности было отмечено в 2003 г. в западном районе (Степанова, 2004).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Neogobius melanostomus affinis* (Eichwald, 1831) — каспийский бычок-кругляк**
(вкл. фото 32)

Gobius affinis Eichwald, 1831: 75 (Каспийское море: Балханский залив; типовые экземпляры неизвестны).

Gobius sulcatus Eichwald, 1831: 75 (Каспийское море: Балханский залив; типовые экземпляры неизвестны).

Два приведённые названия опубликованы одновременно; Кесслер (1877: 218) и Грацианов (19076: 377) синонимизировали оба названия с *melanostomus*, не рассматривая проблемы приоритета *affinis* и *sulcatus*. Первым ревизующим был, возможно, Берг (1916: 413), который, выбрав *affinis*, указал оба синонима.

Традиционно считается подвидом или, чаще, синонимом черноморского бычка-кругляка *N. melanostomus* (Pallas, 1814) (Берг, 19496; Miller, 1973; Coad, 1995; Kottelat, 1997; Решетников и др., 1997; Решетников, 1998). Морфологически черноморский и каспийский подвиды весьма близки (в гораздо большей степени, чем черноморский и каспийский бычки-песочники).

Эндемичный подвид Каспийского моря. Морской, эстуарный и речной вид. Бычок-кругляк обитает повсеместно, но особенно многочислен в Среднем и Южном Каспии. Был найден при входе в залив Кайдак (солёность 40,6‰). В Северном Каспии предпочитает участки моря, где много донной растительности. Встречается в Волге, Урале и в реках южного побережья моря; в Куре и Тереке не обнаружен (Казанчеев, 1981; Степанова, 2004; Holčík, Oláh, 1992; Abbasi et al., 1999; Kiabi et al., 1999; Abdoli, 2000; Jolodar, Abdoli, 2004; Abdoli, Naderi, 2009).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): для каспийского кругляка не установлен.

***Neogobius pallasii* (Berg, 1916) — каспийский бычок-песочник (вкл. фото 33)**

Gobius niger (non Linnaeus, 1758) Eichwald, 1841: 212 (Каспийское море).

Gobius fluviatilis var. Кесслер, 1874: 263 (Красноводск, Баку, Мангышлак, Челекен, устья Волги и Урала).

Gobius fluviatilis pallasii Берг, 1916: 417 [Каспийское море, устья Урала и Волги; син-типы: ЗИН № 30729, река Подстепная Басарга (рукав дельты Волги) против Хотоба, 13.09.1910, колл. А. Державин]; в первоначальном описании нет никаких указаний на то, сколько и какие экземпляры явились основой описания — в карточке каталога ЗИН РАН только напротив этого номера (среди многих других, которые к тому времени находились в коллекции) имеется сделанная рукой Берга пометка «Тип, Л.Б.»].

Видовой статус каспийского бычка-песочника обоснован молекулярно-генетическими данными (Neilson, Stepien, 2011). Отличается от черноморского бычка-песочника *Neogobius fluviatilis* (Pallas, 1814), прежде всего, наличием тёмного полосковидного пятна в задней части первого спинного плавника (рис. 826), по крайней мере, у неполовозрелых экземпляров (против отсутствия пятна) и числом чешуй бокового ряда, 49–60 (против 58–70). Ранее в литературе обычно объединялся с *N. fluviatilis* или считался его подвидом (Берг, 19496; Whitehead et al., 1986; Решетников и др., 1997; Васильева, 1998).

Эндемик бассейна Каспийского моря. Речной и морской вид, эвригалинен. В годы распреснения Северного Каспия каспийский песочник был самым многочисленным бычком (Степанова, 2004). В Каспийском море встречается повсе-

местно (Казанчеев, 1981; Степанова, 2004; Abbasi et al., 1999; Kiabi et al., 1999; Abdoli, 2000; Miller, 2003b; Abdoli, Naderi, 2009). Обитает в дельтах Волги и Урала, найден в озёрах Нижнего Терека. В Северном Каспии встречается как у западных, так и у восточных берегов. Переносит высокую солёность: был обнаружен при входе в залив Кайдак (солёность 46‰). Размножается как в пресной, так и в сильно осолонённой воде. Развивающаяся икра этого бычка была найдена в авандельте Волги, в районе острова Тюленьего и бывшего залива Мертвый Култук (Световидов, 1936; Халдинова, 1951; Казанчеев, 1981).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008ap).

Триба Ponticolini

***Babka* Pjin, 1927 — бычки-гонцы**

Babka Ильин, 1927a: 132 (ж. род; как подрод рода *Gobius*; типовой вид: *Gobius gymnotrachelus* Kessler, 1857 по монотипии).

Темя и затылок частично покрыты ктеноидной чешуёй, на жаберных крышках чешуя отсутствует. Глаза очень крупные, близко поставленные. Семь вертикальных рядов невромастов в подглазничной области. Чешуя крупная; чешуй бокового ряда 49–74. Воротник брюшной присоски с более или менее хорошо развитыми лопастиками.

В трибе Ponticolini роды *Proterorhinus* и *Mesogobius* образуют сестринскую кладу кладам *Ponticola* и *Babka* (Neilson, Stepien, 2009a).

Два вида, в Каспийском море один.

Определительная таблица видов рода *Babka*

(сравнение с черноморским видом *B. gymnotrachelus*, инвазионным в Волгоградском водохранилище)

1. В боковом ряду обычно более 58 чешуй. В спинном плавнике $16\frac{1}{2}$ – $19\frac{1}{2}$ ветвистых лучей. В анальном плавнике $14\frac{1}{2}$ – $16\frac{1}{2}$ ветвистых лучей. Анальный плавник имеет равномерную светло-серую окраску *B. gymnotrachelus*.
- В боковом ряду обычно менее 58 (часто 47–49) чешуй. В спинном плавнике $15\frac{1}{2}$ или $16\frac{1}{2}$ ветвистых лучей. В анальном плавнике обычно $12\frac{1}{2}$ – $14\frac{1}{2}$ ветвистых лучей. Анальный плавник имеет неравномерную окраску: между некоторыми лучами пигмент отсутствует..... *B. macrophthalmus*.

***Babka macrophthalmus* (Kessler, 1877) — каспийский бычок-гонец**

Gobius macrophthalmus Кесслер, 1877: 29, рис. II, 6) [южная и средняя часть Каспийского моря, глубина 7–20 саженей; синтипы: BMNH 1897.7.5.11 (1) и ЗИН № 10907 (2)].

Gobius nigronotatus Кесслер, 1877: 31, рис. II, 7) (Каспийское море у форта Александровского, глубина 20 саженей; голотип, по-видимому, утерян.).

Gobius macrophthalmus традиционно считается синонимом вида *Neogobius gymnotrachelus* (Kessler, 1857) (Берг, 1949б; Пинчук, 1977; Whitehead et al., 1986;

Васильева, 1998; Miller, 2003b). Следует отметить, что авторы молекулярно-генетического исследования, на основе которого существенно ревизованы представления о систематике каспийских бычков (Neilson, Stepien, 2009a), синонимизируют *gymnotrachelus* и *macrophthalmus*, но материал по каспийскому бычку-гонцу в их работе изучен не был, т.е. эти авторы просто следуют традиции. Мы полагаем (Naseka, Bogutskaya, 2009; Насека и др., 2012)), что морфологические отличия между черноморским и каспийским бычками-гонцами (Болдырев, 2002а, б) достаточны, чтобы можно было предварительно отнести последнего к отдельному виду.

Таксономический комментарий. *Gobius nigronotatus* Кесслер, 1877, которого ранее условно включали в род *Mesogobius* (см. ниже), был описан по одному экземпляру, который, по-видимому, был давно утерян, поскольку из публикаций Берга и Ильина не следует, что они видели этот экземпляр. Однако в каталоге ЗИН РАН была заведена карточка для вида *Gobius nigronotatus* — для № 10907 (Баку, 06.1874, Гримм), в котором в настоящее время находятся два маленькие экземпляра, один из которых сломан. Из пометки Берга можно сделать вывод, что он определил эти экземпляры именно как *Mesogobius nigronotatus* (Берг, 1949б: 1099). Другие экземпляры этого вида неизвестны. Экземпляры из № 10907 находятся в плохом состоянии, невромасты не видны и воротник брюшной присоски повреждён, что не позволяет однозначно установить родовую принадлежность по числу поперечных рядов невроматов и наличию (или отсутствию) лопастинок брюшной присоски. Однако невысокое число чешуй бокового ряда — 66 (у одного экземпляра, где точный подсчёт был возможен) — отличает эти экземпляры от *M. pomulimus*, у которого чешуй бокового ряда 73–83. На основании этого признака экземпляры № 10907 были отнесены к виду *Babka macrophthalmus* (Насека и др., 2012).

Эндемик бассейна Каспийского моря. Населяет олигогалинную и мезогалинную зоны моря, в реках раньше отсутствовал. Этот бычок — типичный обитатель авандельты Волги. В условиях повышения уровня моря в 1980-е гг. стал встречаться единичными экземплярами и в нижней зоне, а также выше по Волге в верховьях дельты (Коблицкая и др., 1991). У западного побережья Среднего Каспия чаще встречается вблизи устья Сулака (Иванов, Комарова, 2008).

Важно отметить, что в бассейне Каспийского моря появился черноморский бычок-голец *B. gymnotrachelus* благодаря инвазии, происходящей последние десятилетия. Он проник через Волго-Донской судоходный канал в волжский бассейн, где отмечен в Волгоградском водохранилище (Болдырев, 2002а, б). Велика вероятность присутствия в Волге ниже Волгоградской ГЭС именно черноморско-азовского, а не каспийского, гонца (Богущая и др., 2004а).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

Chasar Vasilieva, 1996 — глубоководные бычки

Chasar Васильева, 1996: 452 (м. род; как подрод рода *Gobius*; типовой вид: *Gobius bathybius* Kessler, 1877 по монотипии).

До восстановления подродов рода *Neogobius* до отдельных родов, что рассмотрено выше, *Chasar*, тем не менее, считался отдельным родом на основании следующих отличий: 1. обычно семь колючих лучей в первом спинном плавнике (против шести у *Neogobius*); 2. наличие дополнительного подглазничного поперечного ряда невроматов перед продольным рядом *b* (Miller, 2004; Ahnelt et al., 2007).

Монотипический род.

***Chasar bathybius* (Kessler, 1877) — глубоководный бычок**

Gobius bathybius Кесслер, 1877: 17, рис. I, 3 [Каспийское море у острова Свиной, глубина 108 сажень; описание составлено по одному экземпляру длиной 68 мм, настоящее местонахождение которого неизвестно; Пинчук (1976: 604) полагал, что голотипом *G. bathybius* является «молодая особь в коллекции Ленинградского университета L 164 мм, l 154 мм, Гримм, 1874», но эта длина не соответствует длине экземпляра, описанного Кесслером].

Эндемик Каспийского моря. Морской вид. Есть в Северном Каспии (Казанчев, 1981), где, по данным Степановой (2004), в период с 1974 г. регистрировался только в 2000 г. Известен между Култуком и Астарой (Рагимов, 1965), из Южного Каспия в Иране (Kiabi et al., 1999). Карта в обзорной публикации (Miller, 2004) включает в ареал западное побережье до Сефидруда и залив Горган, такая же информация содержится и в работе иранских авторов (Jolodar, Abdoli, 2004). Опубликованы данные о недавних поимках в водах Ирана (Ahnelt et al., 2007).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Mesogobius* Bleeker, 1874 — бычки-кнуты**

Mesogobius Bleeker, 1874: 317 (м. род; как подрод рода *Gobius*; типовый вид: *Gobius batrachocephalus* Pallas, 1814 по первоначальному обозначению).

Отличается следующими признаками: восемь–десять поперечных рядов невроматов под глазом — обычно пять перед рядом *b* и три выше ряда *b*; три поперечных ряда невроматов ниже ряда *b* (два у родов бывшего *Neogobius sensu lato*), из которых последний (*bi*) располагается сзади от ряда *d* и опускается ниже уровня последнего (см. рис. 80а); отсутствие продольного подглазничного ряда *a*; передняя ноздря удлинённая, не нависающая над губой; брюшная присоска без лопастинок (см. обзор Miller, 2004).

Род включает два вида. Вид сомнительного таксономического статуса *Mesogobius nigronotatus* мы считаем синонимом *Babka macrophthalma* (см. очерк этого вида выше).

Приведённая ниже определительная таблица позволяет отличить каспийского *M. nomultimus* от черноморского *M. batrachocephalus* [из Рагимова (1976) и Миллера (Miller, 2004) с изменениями].

1. Голова очешуена: слабо ктеноидная чешуя доходит почти до поры к (несколько позади уровня середины глаза). Рыло менее чем в 2 раза длиннее продольного

диаметра глаза. Нижняя челюсть не выдаётся вперёд по отношению к верхней. Самцы имеют выраженную нерестовую окраску (темнеют до иссиня-чёрного цвета) в период нереста **Mesogobius nonultimus.**

- Голова почти голая: ктеноидная чешуя на затылке не доходит на расстояние более продольного диаметра глаза до поры к. Рыло не менее чем в 2 раза длиннее продольного диаметра глаза. Нижняя челюсть выдаётся вперёд по отношению к верхней. Самцы не изменяют окраску в период нереста
..... **Mesogobius batrachocephalus.**

***Mesogobius nonultimus* (Pjlin, 1936) — серый бычок-кнут**

Gobius nonultimus Ильин, 1936: 325, рис. (Каспийское море, 20 миль к с.-з. от банки Ульского, на глубине около 24 м; описание составлено по 1 экз., местонахождение голотипа неизвестно).

Номенклатурный комментарий. Как ранее отмечено (Miller 2004: 132), если признать, что *Gobius nigronotatus* и *Gobius nonultimus* являются синонимами, то название *Gobius nonultimus* Pjlin, 1936 становится младшим синонимом названия *Gobius nigronotatus* Kessler, 1877, т.е. валидным названием вида станет название *nigronotatus*. Однако, по нашему мнению (Насека и др., 2012: ЗИН № 10907), *Gobius nigronotatus* является синонимом вида *Babka macrophthalma*, а не *M. nonultimus* (см. комментарий выше).

Эндемик Каспийского моря. Морской вид. Редкий вид; Казанчев (1981) указывает только два известные ему взрослые экземпляра, один из юго-восточной части моря, другой — из Северного Каспия, а также молодь от Мангышлака и близ восточных рукавов Волги. Рагимов (1965) регистрировал находки у берегов Туркменистана, Азербайджана и России (Дагестана). Только недавно опубликованы достоверные данные о находках в иранских водах (Ahnelt et al., 2007).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Ponticola* Pjlin, 1927 — бычки-понтиколы**

Ponticola Ильин, 1927а: 134 (м. род; как подрод рода *Gobius*; типовой вид: *Gobius ratan* Nordmann, 1840 по последующему обозначению [Pjlin, 1930: 59]).

Обычно первоначальной публикацией *Ponticola* считают статью Ильина в Трудах Азовско-Черноморской научно-промысловой экспедиции (Ильин, 1927а). Однако в этом же году вышла другая публикация (Ильин, 1927б), из которой название *Ponticola* (с. 98) также пригодно (по указанию; ст. 12.1, 12.2.5. МКЗН).

О родовом статусе *Ponticola*, которого традиционно считали подродом рода *Neogobius*, см. выше.

Семь поперечных рядов невромасов в подглазничной области, из которых четыре лежат перед продольным рядом b; два поперечных ряда невромасов ниже ряда b. Чешуя крупная; чешуй бокового ряда менее 75. Передняя ноздря удлинённая, но не нависающая над губой. У видов каспийского бассейна воротник брюш-

ной присоски с хорошо развитыми лопастиками треугольной формы. Темя, затылок и жаберные крышки покрыты чешуёй.

В роде не менее 10 видов; в Каспийском море — три.

Определительная таблица видов рода *Ponticola*

1. В верхней части первого спинного плавника затемнения или пятна, как правило, нет. Верхняя губа широкая: её ширина больше 30% длины рыла (рис. 94а). Голова низкая и широкая: ширина головы обычно заметно больше её высоты (более 125% высоты).....*Ponticola gorlap*.
- В верхней части первого спинного плавника имеется более или менее чёткое тёмное пятно. Верхняя губа не широкая: её ширина меньше 30% длины рыла (рис. 94б). Голова вальковатая: ширина головы обычно лишь немного больше её высоты (менее 125% высоты).....2.
2. Высота хвостового стебля больше 65% его длины. Окраска тёмно-бурая, с мелкими малозаметными пятнышками на боках.....*Ponticola goebelii*.
- Высота хвостового стебля меньше 65% его длины. Окраска серовато-коричневая, с крупными пятнами на боках.....*Ponticola syrman eurystomus*.

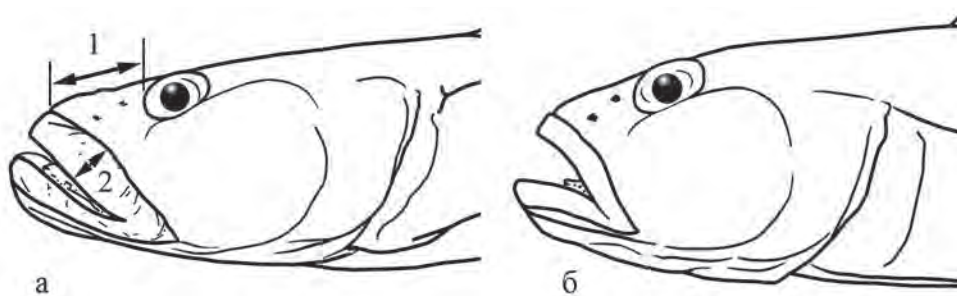


Рис. 94. 1 — длина рыла; 2 — ширина верхней губы.

Ponticola goebelii (Kessler, 1874) — каспийский ратан (вкл. фото 34)

Gobius goebelii Кесслер, 1874: 249 [Баку; описание сделано по трём экземплярам (длиной 56–93 мм, собранным Гёбелем) (Kessler, 1874: 251), но в коллекции ЗИН РАН синтипами считали четыре экземпляра (№№ 2229 и 2230), и ещё один экземпляр, NMW 33901 (получен от Кесслера), обозначен как синтип в Естественноисторическом музее в Вене; не ясно, какие из этих экземпляров действительно являлись синтипами; лектотип (Пинчук, 1976: 605): ЗИН № 2229].

Gobius bogdanowi Кесслер, 1874: 261, рис. 1 [Каспийское море у Петровска (Махачкала); Кесслер (1874: 268) указал, что описание сделано по двум экземплярам (доставленным М.Н. Богдановым из Петровска длиной 161 и 140 мм); известны три кесслеровских экземпляра — возможные синтипы: ЗИН № 10902, «Касп. м., Петровск; 1871; Богданов, Кесслер. Ориг. из СПб универ.», № 765(409b)] на кафедре ихтиологии и гидробиологии СПбГУ и NMW 30277 (получен от Кесслера, Касп. м., Петровск, 1871); последний экземпляр имеет общую длину 140 мм, что соответствует одному из синтипов Кесслера].

Номенклатурный комментарий. Два приведённых названия опубликованы одновременно. Кесслер (1877: 217, 219) продолжал рассматривать их отдельными видами, хоть и упомянул о близости. Грацианов (1907б: 377, 379) приводит оба названия в качестве отдельных видов. Берг (1916) вообще не упоминает этих названий, а позже (Берг, 1949б: 1086–87, 1094) приводит *Neogobius bogdanowi* как отдельный вид, а *goebelii* делает подвидом вида *Neogobius ratan*. Насколько нам известно, первым, кто синонимизировал названия *bogdanowi* и *goebelii*, был Ильин (1956: 191), который специально указал, что «*G. bogdanowi*... представляет собой самца *G. ratan goebelii*», т.е. является первым ревизующим, выбравшим название *goebelii* в качестве старшего синонима.

Каспийский ратан обычно считался подвидом черноморского ратана *Neogobius ratan goebelii* (Kessler, 1874) (Берг, 1949б; Ильин, 1956; Пинчук, 1991; Решетников и др., 1997; Васильева, 1998; Рагимов, 1998а).

Следует отметить, что авторы молекулярно-генетического исследования, на основе которого существенно ревизованы представления о систематике каспийских бычков (Neilson, Stepien, 2009а), синонимизируют *ratan* и *goebelii*, но материал по каспийскому ратану в их работе изучен не был. Мы полагаем, что морфологические отличия между черноморским и каспийским ратанами достаточны, чтобы можно было предварительно отнести последнего к отдельному виду. Требуется ревизия.

Эндемик Каспийского моря. Морской вид. Редок. Казанчеев (1981) указывает, что, кроме типовых экземпляров, ему не известны находки этого вида. Лектотип (Пинчук, 1976: 605) и паралектотипы хранятся в коллекции ЗИН РАН («№№ 2229, 2230»); Кесслер (1874: 251) указал, что описание сделано по трём экземплярам (из Баку, длиной 56–93 мм, собранным Гёбелем). Кроме них, в ЗИН РАН имеется лишь один экземпляр, собранный Бэром в Астрабадском заливе (№ 3912) и один синтип *Gobius bogdanowi* от Петровска (Махачкалы) (сборы Богданова, получены от Кесслера из Санкт-Петербургского университета). Отмечен у устья Куры и у Красноводска на глубине 11 м (Рагимов, 1976б, 1977). В Северном Каспии за период наблюдений с 1974 по 2003 г. не регистрировался (Степанова, 2004).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Ponticola gorlap* (Iljin, 1949) — каспийский бычок-головач (вкл. фото 35)**

Neogobius kessleri gorlap Ильин, в Берг, 1949б: 1091 (Каспийское море по всем берегам, р. Волга у Астрахани; местонахождение синтипов неизвестно).

Neogobius iljini Vasil'eva, Vasil'ev, 1996: 262, Fig. 1, Tabl. 1 (Каспийское море у Мангышлака; голотип: Зоологический музей МГУ Р-19726).

Номенклатурный комментарий. Автором названия *Neogobius kessleri gorlap* обычно считают Ильина (Ильин, в Берг, 1949б: 1091), а не изменяют его на авторство Берга (1949б). Однако следует иметь в виду, что применение ст. 50.1.1. МКЗН в данном случае не в полной мере правомерно, поскольку с формальных позиций

из текста первоначального описания с определённой не следует (см. ст. 13.1.1. МКЗН), что Ильин — а не Берг — ответственен как за название, так и за удовлетворение критериев пригодности, иных, чем опубликование (в данном случае, за диагностическое описание). Берг использует фразу: «...согласно Б.С. Ильину...», а также приводит указание на статью Чугуновой (1946), в которой какие-либо описания каспийского бычка-головача отсутствуют (имеется лишь сноска о том, что «каспийский подвид *G. kessleri* выделен Б.С. Ильиным в 1941 г., описание его — в рукописи»).

Эндемик бассейна Каспийского моря (инвазионен в бассейне Азовского моря). Речной, эстуарный и морской вид. Распространён повсеместно в Каспийском море, низовьях Волги до Астрахани, мелких речках Дагестана, Азербайджана и Северного Ирана, в Куре до Мингечаура, озёрах Нижнего Терека, оз. Ясхан, низовьях Урала. В Северном Каспии бычок-головач сравнительно редок, как и вблизи западных и восточных берегов Среднего и Южного Каспия, где, за исключением Апшеронского района, его сравнительно мало. По данным Степановой (2004), численность бычка-головача в Среднем Каспии несколько возрастает при увеличении опреснения моря за счёт увеличения речного стока. В море держится в береговой части, обычно до 5–7-метровой изобаты, глубже 10–15 м встречается редко (Чугунова, 1946; Азизова, 1962, 1969; Рагимов, 1976б, 1977, 2001; Coad, 2012).

За пределами естественного ареала в бассейне Каспийского моря головач был впервые обнаружен в 1977 г. в Волгоградском водохранилище (Гавлена, 1977). В 1982 г. был отмечен в Саратовском водохранилище (Козловская, 1997) и выше (Слынько и др., 2000; Алеев, Семёнов, 2003). Попал через Волго-Донской канал в Цимлянское водохранилище, в котором уже к 1972 г. был широко распространён (Болдырев, 2002а, б). Возможно именно этот вид, неверно определённый как кавказский речной бычок, был отмечен в 1957 г. в бассейне Северского Донца (Нижний Дон) (Троицкий, 1961). В настоящее время каспийский головач широко распространился вниз от Цимлянского водохранилища. Он был найден в Северском Донце, в Дону у станицы Кочетковской и у г. Семикаракорска, в Аксае и в дельте (Богущая и др., 2004а).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008aq).

***Ponticola syrman eurystomus* (Kessler, 1877) — каспийский бычок-ширман**

(вкл. фото 36)

Gobius eurystomus Кесслер, 1877: 22, рис. I, 2 [южная часть Каспийского моря, гл. 8–15 саженей; описание сделано по 20 экземплярам длиной 36–124 мм (Кесслер, 1877: 24) — ЗИН №№ 10904(2) и 10905 (2), коллекция кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ №№ 761(404b) (1) и 762 (404c) (1), BMNH 1897.7.5.8-9 (2), NMW 29176 (1)].

Ширмана из каспийского моря считают консpezifичным ширману *Neogobius syrman* (Nordmann, 1840) из Чёрного моря (Coad, 1995; Васильева, 1998; Miller, 2003b) или выделяют (Берг, 1949б; и др.) в подвид *N. syrman eurystomus*.

Эндемичный подвид. Каспийский бычок-ширман — солоноватоводный донный вид, который заходит в опреснённые и пресные воды. Он населяет преимущественно участки моря с солёностью воды от 2–3 до 10–11‰, а участков с солёностью выше 12–13‰ избегает. Распространён в прибрежье, опреснённых лагунах и заливах, пресноводных озёрах и низовьях рек бассейна Каспийского моря (Чугунова, 1946; Азизова, 1962; Рагимов, 1968, 1981; Miller, 2003b). По данным Степановой (2004), каспийский ширман отсутствовал в контрольных уловах в Северном Каспии в 1974, 1994 и 2001–2003 гг.; отмечен только в 2000 г. в западном районе. Известен из Кызылагачского залива (Кулиев, 1989), в прибрежье от Култука до Астары в Азербайджане (Рагимов, 1965), из прибрежья вдоль иранского берега, Энзелийской лагуны и лагуны Gomishan (Jolodar, Abdoli, 2004; Ahnelt et al., 2007; Abdoli, Naderi, 2009).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (для *Ponticola syrman* sensu lato) (Freyhof, Kottelat, 2008ar).

***Proterorhinus* Smitt, 1899 — тупоносые бычки**

Proterorhinus Smitt, 1899: 544 (м. род; как подрод рода *Gobius*; типовый вид: *Gobius marmoratus* Pallas, 1814 по монотипии).

Предполагают, что дата опубликования не 1899, а 1900 г. (Eschmeyer, 2012).

Циклоидной чешуёй покрыты темя, затылок, жаберные крышки и брюхо. Передние ноздри вытянуты в трубочки, свисающие по верхней губе. Шесть лучей в первом спинном плавнике. Брюшная присоска без лопастинок. Два (а не три, как у других родов подсемейства) позвонка перед первым птеригиофором первого спинного плавника. Пятна на анальном плавнике образуют более или менее правильные косые полосы.

Ранее род *Proterorhinus* считался монотипическим [с одним видом *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814)]; сейчас, после восстановления ряда номинальных таксонов и описания нового вида (Stepien, Tumeo, 2006; Freyhof, Naseka, 2007; Neilson, Stepien, 2009b) включает, по крайней мере, четыре вида. Пресноводные популяции из разных речных бассейнов заметно различаются между собой и отличаются от морских.

В Каспийском море собственно (без рек) один вид.

***Proterorhinus nasalis* (De Filippi, 1863) — каспийский морской бычок-цуцик**

Gobius nasalis De Filippi, 1863: 390 [Каспийское море у Баку; известно 19 экз. Де Филиппи, которые считаются синтипам, в том числе, NMW 33894 (вкл. фото 3)].

Gobius blennioides Кесслер, 1877: 12, рис. I, 4 [Бакинская бухта, глубина 6 саженей; возможный голотип: большой экземпляр (из двух) ЗИН № 10903].

Эндемик бассейна Каспийского моря. Морской вид. Повсеместно встречается в Каспийском море, как на юге, так и на севере. Был найден в заливе Мёртвый Култука. Предпочитает подводные заросли. Сильно опреснённых вод избегает. Показано, что при увеличении зоны опреснения в 2001–2003 гг. как в западном, так

и в восточном районах Северного Каспия, численность каспийского морского цуцика там сократилась или он совсем не регистрировался (Степанова, 2004).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен. Под названием *Proterorhinus nasalis* на сайте IUCN (Freyhof, Kottelat, 2008as) приводится другой вид — речной северокаспийский бычок-цуцик.

Таксономический комментарий. ***Proterorhinus semipellucidus* (Kessler, 1870) — южнокаспийский речной бычок-цуцик** (*Gobius semipellucidus* Кесслер, 1877: 15, у устья реки Карасу, впадающей в Астрабадский залив; местонахождение голотипа неизвестно) обычно считался синонимом *P. marmoratus*, но после того, как началась ревизия рода и восстановление ряда его бывших синонимов, название *semipellucidus* Kessler, 1877 в комбинации *P. cf. semipellucidus* связали без какой-либо аргументации с нижеволжским речным цуциком, а затем (Слынько, 2011), под названием *P. semipellucidus*, с донским речным цуциком, распространившимся в последние десятилетия вверх по течению Волги. Аборигенные речные цуцики каспийского бассейна пока не изучены в полном объёме. Предварительные данные по морфологии речного цуцика из рек Ирана (*P. semipellucidus*) и морского *P. nasalis* обнаружили отличия (Bogutskaya, Coad, неопубл. данные), предварительно обосновывающие выделение *P. semipellucidus* в отдельный вид. Речной иранский цуцик *P. semipellucidus* не консpezifичен нижеволжскому речному цуцику (см. Приложение 2). Эндемик бассейна Каспийского моря. Речной вид. Известен из низовий рек в Иране всего каспийского побережья; отмечен в распреснённых лагунах (Coad, 2012).

Genera incertae sedis

Близки Gobionellidae. Развитие с планктонной личинкой (постличинкой).

***Hyrcanogobius* Iljin, 1928 — бычки Берга**

Hyrcanogobius Ильин, 1928: 44 (м. род; типовой вид: *Hyrcanogobius bergi* Iljin, 1928 по монотипии).

Некоторые авторы синонимизируют *Hyrcanogobius* с *Knipowitschia* (Economidis, Miller, 1990; Kottelat, Freyhof, 2007). Миллер (Miller, 2004) сохраняет самостоятельность *Hyrcanogobius*.

Тело округлое, голова не уплощена дорсо-вентрально. Лоб выпуклый. Рот умеренно длинный; конец рта не простирается назад далее заднего края глаза. Голова голая; на теле налегающая ктеноидная чешуя, но передняя часть спины до начала первого спинного плавника и середина брюха до анального плавника голые. В боковом ряду около 30 чешуй. Усики и удлинённой в трубочку передней ноздри нет. Спинные мышцы заходят только на заднюю часть черепа. Брюшная присоска крупная, достигает анального отверстия, её воротник без лопастинок. В первом спинном плавнике обычно 6 лучей. Основание второго спинного плавника заметно короче, чем хвостовой стебель. Парные передние глазо-лопаточные

каналы обычно имеют только поры к, α и ρ (пора β может также присутствовать) и не соединяются в области задней межглазничной поры (т.е. пора к парная); заднего глазо-лопаточного канала и предкрышечного канала нет. Подглазничный продольный ряд невромасов а есть. Два из поперечных рядов невромасов под глазом (на щеке) длинные, продолжаютсЯ ниже продольного ряда d, почти достигая ряда e.

Монотипический эндемичный каспийский род.

***Hyrcanogobius bergi* Pjin, 1928 — бычок Берга (вкл. фото 37)**

Gobius longicaudatus var. c Kessler, 1877: 37 (Южный и Средний Каспий, глубина 250 сажень; указаны 2 экз. длиной около 35 мм).

Hyrcanogobius bergi Ильин, 1928: 44, рис. 7–11 [описание основано на *Gobius longicaudatus* var. c Kessler, 1877 и более чем 43 экз., собранных Киселевичем в 1925 г. в Северном Каспии на участке от Джамбая до Жилой косы на глубине до 10 футов (подробнее см. Ильин, 1928: 46); сохранившиеся синтипы: ЗИН № 25417 (5), 12-футовый рейд у Астрахани, 21.09.1925 (sic! в первоописании указан 1926 г.), Киселевич].

Номенклатурный комментарий. Кесслер (1877: 35–37) в первоначальном описании разделил синтипы на «разности» а, b и c, которые не имеют номенклатурного статуса, т.е. все экземпляры этих «разностей» являются синтипами вида *Gobius longicaudatus*. В то же время, экземпляры «разности c» являются синтипами описанного позже вида *Hyrcanogobius bergi* Pjin, 1928, как показано выше. Для сохранения номенклатурной стабильности в отношении двух видов (*Gobius longicaudatus* и *Hyrcanogobius bergi*), распространённых в одном бассейне и имеющих общие номенклатурные типы (синтипы), лектотипом вида *Hyrcanogobius bergi* был выбран (Насека и др., 2012: 113) экземпляр SL 24 мм (вкл. фото 37) из ЗИН № 25417, что зафиксировало типовое местонахождение *Hyrcanogobius bergi* как «Северный Каспий, 12-футовый рейд» [12-футовый рейд (12 футов = 3,65 м) находился в то время в 14 км к востоку от посёлка Лагань, см. Чугунов (1928, карта)].

Синтипы, собранные Киселевичем, происходят из Северного Каспия у устьев рек Эмба, Урал и Волга. Указание на *Gobius longicaudatus* var. c Кесслера (1877: 37) соответственно расширяет типовое местонахождение, а также увеличивает размах глубин — до 463 м [если в данном случае сажень — английская морская сажень (фатом) до стандартизации 1958 г. (1 английский фатом = 1,853 м), широкого употреблявшаяся в морском деле для измерения глубины]. Повсеместно в Северном Каспии, в озёрах низовьев Терека, вдоль западного берега до Турали (Ильин, 1956; Рагимов, 1965; Berg, 1931; коллекция ЗИН РАН); Рагимов (1986) указывает находки от восточного берега Южного Каспия. Нерестится на больших глубинах, нежели *Knipowitschia caucasica* — икринки были обнаружены на створках раковин моллюском на глубине 4 м (Казанова, 1951). По данным Степановой (2004), численность бычка Берга несколько увеличивается в годы повышенного опреснения Северного Каспия, особенно в его западном районе. Рагимов (1977)

зарегистрировал этот вид у Гасан-кули (примерно 37°30' с.ш.). Казанчеев (1981) и Шакирова и Суханова (1994) отмечали, что этот вид обитает в пресной воде озёр низовьев Атрека. Указан для залива Горган (Miller, 2004), но эти данные не подкреплены известными находками (Coad, 2012).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (в роде *Knipowitschia*) (Freyhof, Kottelat, 2008at).

***Knipowitschia* Pjin, 1927 — бычки Книповича**

Knipowitschia Ильин, 1927a: 129 [ж. род; типовой вид: *Gobius longecaudatus* Kessler, 1877 по последующему обозначению (Pjin, 1930)].

Bubyr Pjin, 1930: 53 (м. род; типовой вид *Pomatoschistus caucasicus* Berg, 1916 по первоначальному обозначению).

Обычно, возможно, следуя Бергу (1933a), первоначальной публикацией *Knipowitschia* считают статью в Трудах Азовско-Черноморской научно-промысловой экспедиции (Ильин, 1927a). Однако в том же году вышла другая публикация (Ильин, 1927b), из которой название *Knipowitschia* (с. 95) также пригодно (по указанию; ст. 12.1, 12.2.5. МКЗН). Вторая статья (Ильин, 1927b) опубликована, по-видимому, не ранее октября, поскольку в этом же выпуске опубликован некролог С.В. Завойко, умершего 24 сентября 1927 г. Как новый род *Knipowitschia* описана ещё в одной публикации (Ильин, 1928: 43).

Тело округлое, но голова сильно уплощена дорсо-вентрально. Рот косой, не длинный; конец рта не простирается назад далее передней половины глаза. Голова голая. На теле налегающая ктеноидная чешуя, но передняя часть спины до начала второго спинного плавника и середина брюха до анального плавника могут быть голыми. В боковом ряду менее 40 чешуй. Подбородочного усика и удлинённой ноздри нет. Спинные мышцы заходят только на заднюю часть черепа. На предкрышке нет зазубрин или выростов. Зубы на челюстях конические, клыковидные, расположены в несколько рядов, образующих полоску. Зубы внешнего ряда могут быть несколько увеличены, но сильно увеличенных зубов нет. Брюшная присоска крупная, достигает анального плавника, её воротник без лопастинок. Основание второго спинного плавника заметно короче, чем хвостовой стебель. В первом спинном плавнике 6 или 7 лучей. Парные передние глазо-лопаточные каналы соединяются на коротком расстоянии около задней межглазничной поры k ; передняя межглазничная пора λ отсутствует, а самые передние поры σ лежат между передними частями глаз (рис. 77a, б); обычно имеют только поры k , α и p (пора ω может также присутствовать, но пора β всегда отсутствует). Задний глазо-лопаточный канал и предкрышечный канал имеются или отсутствуют. Подглазничный продольный ряд невроматов a есть. Ни один из поперечных рядов невроматов под глазом (на щеке) не продолжается ниже уровня продольного ряда d .

Около 14 видов в бассейнах Каспийского, Чёрного, Эгейского и Адриатического морей. В бассейне Каспийского моря три вида.

Определительная таблица видов рода *Knipowitschia*

1. Над жаберной крышкой обычно есть сегмент сейсмочувствительного канала (задний глазо-лопаточный канал). Спина голая до конца основания второго спинного плавника (рис. 95a) ***K. caucasica*.**
- Над жаберной крышкой нет сегмента сейсмочувствительного канала (задний глазо-лопаточный канал отсутствует). Спина голая не далее конца основания первого спинного плавника (непосредственно перед основанием второго спинного плавника спина покрыта чешуёй) (рис. 95б) 2.
2. Глазо-лопаточный канал простирается вперёд от уровня середины глаза — канал впереди от поры κ раздвоен, оканчивается парной порой λ (рис. 77a). Чешуй бокового ряда 35–45. На теле нет узких тёмных чётких вертикальных полос (только у половозрелых самцов могут быть нечёткие широкие вертикальные полосы). Задний край хвостового плавника несимметричный: верхняя лопасть немного длиннее нижней. У самок на подбородке бывает тёмное пятно ***K. longicaudata*.**
- Глазо-лопаточный канал впереди от поры κ обычно отсутствует (рис. 77б). Чешуй бокового ряда 33–35. На теле самцов и самок независимо от степени зрелости имеются узкие чёткие тёмные вертикальные полосы. Задний край хвостового плавника закруглённый, симметричный. У самок на подбородке нет тёмного пятна ***K. iljini*.**

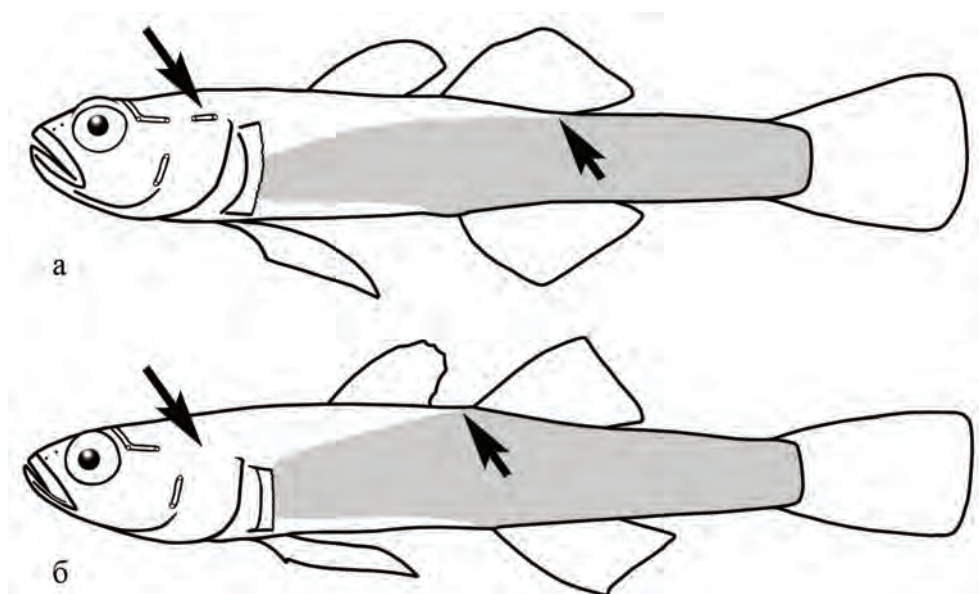


Рис. 95.

***Knipowitschia caucasica* (Berg, 1916) — бычок-бубыр**

Pomatoschistus causicus Берг, 1916: 409 (Батуми; голотип: ЗИН № 15321).

Gobius lenkoranicus Кесслер, 1877: 34 (болото у Ленкорани; голотип хранился в Зоологическом кабинете Санкт-Петербургского университета, его видел Ильин (1938); к настоящему времени утерян).

Номенклатурный комментарий. Берг (1916: 409) ясно указал, что экземпляром-типом является только № 15321 Зоологического музея Академии наук из Батуми, на что указывает и единственная ссылка на источник названия вида: «*Gobius causicus* Каврайский in Radde. Museum caucas. I, 1899, стр. 309 (болото у Батума, помен nudum)» со сноской, специально оговаривающей исключение экземпляров из «Темиргое (ст. ж. д. к югу от низовья Сулака Дагестан. обл.)» [ЗИН № 15322 (1), BMNH 1896.3.28.26-28 (3) — оба номера из Кавказского музея], поскольку «это местонахождение кажется сомнительным». Описание основано также и на дополнительном экземпляре, доставленном А.Н. Державиным из озера Инкит у Пицунды. Этот дополнительный экземпляр нельзя с определённой уверенностью идентифицировать; возможно, это один из экземпляров ЗИН № 15343 (локальность «озеро Инкит у Пицунды», май 1910, но коллектором указан Зернов).

Морфологический и экологический полиморфизм, известный для *K. caucasica*, заставляет предположить, что мы имеем дело с комплексом видов. Для каспийского бычка-бубыря валидным могло бы быть название *Knipowitschia lenkoranica*, но название *Gobius lenkoranicus* Kessler, 1877 изъято (признано навсегда невалидным) и включено в Официальный индекс по запросу А.Н. Световидова (Svetovidov, 1966) в пользу названия *Pomatoschistus causicus* Berg, 1916, которое включено в Официальный список (см. ст. 80.6. МКЗН) согласно Мнению 860 (Melville, Smith, 1987: 209).

Бычок-бубыр распространён по всему побережью Каспийского моря и в низовьях всех рек. В сравнении с *H. bergi* и *K. longicauda* придерживается более мелких участков, нерестится в прибрежном мелководье (Казанова, 1951). Из всех видов бычковых является самой эвригалиной формой, встречаясь как в совершенно пресной, так и в морской воде с повышенной солёностью, до 59,5–83‰. В сильно осолонённой воде заливов Мёртвый Култук и Кайдак являлся самой распространённой формой (Ильин, 1938). По всему южному берегу от Кызылагачского залива до Ашур-Аде, включая Энзелийский залив и залив Горган (Державин, 1934; Казанчев, 1981; Miller, 2004; Abdoli, Naderi, 2009). Весьма многочислен в низовьях Волги и в районе её аванделы (Коблицкая, 1961). Предпочитает слабо текущие воды, заросшие водной растительностью; в открытых частях моря встречается сравнительно редко.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008au).

***Knipowitschia iljini* Berg, 1931 — бычок Ильина**

Knipowitschia iljini Berg, 1931: 1271, табл. 1; фиг. 1–2 [Средний Каспий, сборы Каспийской экспедиции 1913 г.; синтипы: сборы Книповича на «Або»; апрель, 14 и 23 июня (нового стиля) 1913 г.: ЗИН №№ 22052 (65), 24370 (16)].

Эндемик Каспийского моря. Пелагический глубоководный вид. Рагимов (1965) указывает его между Култуком и Астарой в прибрежье Азербайджана и, в целом, для Среднего и Южного Каспия. Достоверных находок из Северного Каспия и от побережья Ирана нет.

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): не установлен.

***Knipowitschia longecaudata* (Kessler, 1877) —
длиннохвостый бычок Книповича**

Gobius longecaudatus Кесслер, 1877: 35, рис. III, 8 [Южный и Средний Каспий, глубина 35–250 саженей; известный синтип: BMNH 1897.7.5.10 (1)].

Номенклатурный комментарий. Кесслер (1877: 35–37) в первоначальном описании разделил синтипы на «разности» а, b и с, которые не имеют номенклатурного статуса, т.е. все экземпляры этих «разностей» являются синтипами вида *Gobius longecaudatus*. В то же время, часть синтипов — экземпляры «разности с» — являются синтипами описанного позже вида *Hyrcanogobius bergi* Pjin, 1928 (см. выше). Ситуация усложняется тем, что единственный сохранившийся синтип — BMNH 1897.7.5.10 — принадлежит именно к «разности с» (по всей видимости, при отправке экземпляров из Зоологического кабинета Санкт-Петербургского университета в Британский музей сохранили оригинальную этикетку Кесслера), т.е. является и синтипом *Hyrcanogobius bergi* одновременно. Наличие синтипа *Gobius longecaudatus* делает невалидным выделение неотипа ЗИН № 3876 (Мангышлак, колл. Бэр) для этого вида, сделанное Пинчуком (1978: 797) (Miller, 2004). Таким образом, вид оказывается лишённым номенклатурного типа, конспецифичного ему в современном таксономическом понимании. Чтобы избежать номенклатурной нестабильности, которая может быть вызвана объективной синонимизацией *Gobius longecaudatus* и *Hyrcanogobius bergi*, мы обозначаем лектотипом вида *Gobius longecaudatus* Kessler, 1877 экземпляр, изображённый на рис. 8 первоначального описания (Кесслер, 1877), который соответствует *Gobius longecaudatus* в понимании Ильина (1928: 43).

Повсеместно в Северном Каспии, но особенно в его восточной части (Казанчев, 1981). Обнаружен в прибрежье между Култуком и Астарой в Азербайджане (Рагимов, 1965). Держится как в толще воды, так и у дна. Нерестится на больших глубинах, нежели *Knipowitschia caucasica* — икринки были обнаружены на створках раковин моллюском на глубине 4 м (Казанова, 1951). Находки из иранских вод неизвестны (Coad, 2012).

Природоохранный статус. МСОП (IUCN, 2001): LC (Freyhof, Kottelat, 2008av).

Экономическое значение бычковых и роль в экосистеме. Бычковые рыбы — важный компонент экосистемы Каспийского моря (Степанова, Сокольский, 2003). В Северном Каспии, где происходит нагул основных промысловых рыб, бычковые (преимущественно массовые виды — бычок-песочник и бычок-кругляк) служат пищей для белуги, осетра, сома, судака, хищных сельдей, а также для каспийской нерпы. Например, молодь осетра длиной 40–80 см в Среднем и Южном Каспии, в особенности в зимний период, потребляет часто только (или преимущественно) рыбную пищу, до 80% состоящую из бычков и пуголовок (Азизова, Алигаджиев, 1964; Зарбалиева и др., 2004; Молодцова и др., 2004). В отсутствие воблы и кильки на питание бычками переходит и белуга. Абсолютная численность бычковых в Северном Каспии сократилась с 1994,5 млн. экз. в 1974 г. до 782,5 млн. экз. в 2003 г. (Степанова, 2004).

Глава 5. МОЛЛЮСКИ КАСПИЙСКОГО МОРЯ

ТИП MOLLUSCA — МОЛЛЮСКИ

Беспозвоночные с мягким несегментированным телом, у представителей большинства классов подразделяющимся на три отдела: голову (отсутствует у двустворчатых), туловище и ногу (отсутствует у каудофовеат). На голове расположены рот, щупальца и глаза. Нога находится на брюшной стороне тела и в некоторых случаях способна претерпевать значительные изменения соответственно образу жизни и характеру движений животного. Чаще всего нога представлена плоской ползательной подошвой (брюхоногие моллюски). У двустворчатых моллюсков нога образует плоский мускулистый вырост, иногда редуцирована. Туловище моллюсков билатерально (двусторонне) симметрично или спирально закручено. На большем или меньшем его протяжении имеется свешивающаяся книзу складка — мантия, наружная поверхность которой образует раковину. Между внутренней поверхностью мантии и телом животного находится мантийная полость, сообщающаяся с внешней средой. Мантийная полость содержит жабры, анальное отверстие, отверстия выделительных органов и иногда половых протоков. У некоторых брюхоногих моллюсков жабры редуцируются, а участок стенки мантии преобразуется в «лёгкое» (*Pulmonata sensu lato*).

У большинства моллюсков имеется раковина, образованная монолитной спирально завитой трубкой, рядом пластинок или двумя створками. Стенка раковины состоит из органического конхиолинового наружного слоя (периостракум) и одного–двух слоёв углекислого кальция (остракум и гипостракум).

Пищеварительная система представлена передней, средней и задней кишками. Передняя кишка образует расширение («глотку») внутри которого помещается особый орган захвата и измельчения пищи — радула (отсутствует у двустворчатых моллюсков). В глотку или переднюю кишку впадают протоки слюнных желез. Средняя кишка может формировать сложно структурированное вздутие — желудок, кроме того в нее впадают протоки пищеварительной железы («печени»). Задняя кишка имеет форму простой трубки или снабжена слепым карманом или отростком («слепой кишкой»). В разных группах моллюсков кишечник проходит либо почти прямо через тело, либо петлеобразно скручен перед терминально расположенным анальным отверстием, либо, перекручиваясь, образует крутой изгиб с перемещением ануса ближе к головному отделу. Органами выделения служат видоизмененные метанефридии. Кровеносная система хорошо развитая, незамкнутая, однако с выраженной тенденцией к образованию обособленных кровеносных сосудов. Имеется заключённое в перикард (околосердечную сумку) сердце, состоящее из желудочка и одного, двух или четырёх предсердий, количество ко-

Продолжение табл. 10

Таксон	Экологическая группа	Эндемичные / интродуцированные виды	Всё Каспийское море	Северный Каспий	Средний Каспий	Южный Каспий	Глубины		
							< 40 м	35–100 м	> 100 м
<i>T. pallasi</i> Lindholm, 1924	С, П		+				+		
<i>T. schultzei</i> (Grimm, 1877)	М, С	энд.			+	+	+ >15	+	
VIVIPARIDAE									
<i>Viviparus</i> Montfort, 1810									
<i>V. viviparus</i> (Linnaeus, 1758)	П			+			+ <5		
BITHYNIIDAE									
<i>Bithynia</i> Leach in Abele, 1818									
<i>B. tentaculata</i> (Linnaeus, 1758)	П			+			+ <5		
MYSORELLINAE									
<i>Allocinma</i> Annandale et Prashad, 1919									
<i>A. caspica</i> (Westerlund, 1902)	П	энд.			+				
HYDROBIIDAE									
BELGRANDIINAE									
<i>Andrusovia</i> Brusina, 1903									
<i>A. andrusovi</i> Starobogatov, 2000	М	энд.			+	+	+ >20	+	+ <115
<i>A. brusinae</i> Starobogatov, 2000	М	энд.			+	+		+ >45	+ <310
<i>A. dybowskii</i> Brusina, 1903	М	энд.			+	+		+	+ <115
<i>A. marina</i> (Logvinenko et Starobogatov, 1968)	М	энд.			+	+	+ >20	+	+ <410
HYDROBIINAE									
<i>Pseudamnicola</i> Paulucci, 1878									
<i>P. brusiniana</i> (W. Dybowski, 1888)	М	энд.			+	+	+	+	+ <200
<i>P. depressispira</i> Logvinenko et Starobogatov, 1968	М	энд.				+		+ †	
<i>P. exigua</i> (Eichwald, 1838)	М	энд.		+			+ †		
<i>P. sphaerion</i> (Mousson, 1863)	М	энд.				+	+ †	+ † ?	
PYRGULINAE									
<i>Caspia</i> Clessin et W. Dybowski, 1888									
<i>C. baerii</i> W. Dybowski, 1888	М	энд.			+	+		+ <80	
<i>C. brotzkajae</i> Anistratenko et Prisjazhnjuk, 1992	М	энд.			+			+	
<i>C. gaillardi</i> (Tadjalli-Pour, 1977)	М	энд.			+	+	+		
<i>C. gmelinii</i> W. Dybowski, 1888	М	энд.			+	+		+	

Продолжение табл. 10

Таксон	Экологическая группа	Эндемичные / интродуцированные виды	Всё Каспийское море	Северный Каспий	Средний Каспий	Южный Каспий	Глубины		
							< 40 м	35–100 м	> 100 м
<i>C. knipowitchi</i> Makarov, 1938	М, С				+			+ >50	
<i>Caspiohydrobia</i> Starobogatov, 1970									
<i>C. chrysopsis</i> (Kolesnikov, 1947)	М					+	+ <10		
<i>C. conica</i> Logvinenko et Starobogatov, 1968	М		+				+		
<i>C. convexa</i> (Golikov et Starobogatov, 1966)	М, С					+	+ <10		
<i>C. curta</i> (Logvinenko et Starobogatov, 1968)	М, С		+				+ >10		
<i>C. cylindrica</i> (Logvinenko et Starobogatov, 1968)	М, С		+				+		
<i>C. dubia</i> (Logvinenko et Starobogatov, 1968)	М, С		+				+		
<i>C. eichwaldiana</i> (Golikov et Starobogatov, 1966)	М, С					+	+		
<i>C. gemmata</i> (Kolesnikov, 1947)	М, С		+				+	+ <50	
<i>C. grimmi</i> (Clessin, 1888)	М, С					+	+ >25		
<i>C. oviformis</i> (Logvinenko et Starobogatov, 1968)	М	энд.				+	+		
<i>C. parva</i> (Logvinenko et Starobogatov, 1968)	М, С		+				+ >5		
<i>C. subconvexa</i> (Logvinenko et Starobogatov, 1968)	М, С		+				+ <10		
<i>C. turrita</i> (Logvinenko et Starobogatov, 1968)	М	энд.	+				+		
<i>Pyrgula</i> Cristofori et Jan, 1832									
<i>P. abichi</i> Logvinenko et Starobogatov, 1968	М	энд.			+			+	+ <120
<i>P. aenigma</i> Logvinenko et Starobogatov, 1968	М	энд.			+			+	
<i>P. bakuana</i> (Kolesnikov, 1947)	М	энд.			+	+	+ >20	+ <75	
<i>P. basalis basalis</i> (B. Dybowski et J. Grochmalicki, 1915)	М	энд.			+	+		+	+
<i>P. basalis laticarinata</i> Logvinenko et Starobogatov, 1968	М	энд.				+		+ >80	+
<i>P. behningi</i> Logvinenko et Starobogatov, 1968	М	энд.				+		+ >75	+

Продолжение табл. 10

Таксон	Экологическая группа	Эндемичные / интродуцированные виды	Всё Каспийское море	Северный Каспий	Средний Каспий	Южный Каспий	Глубины		
							< 40 м	35–100 м	> 100 м
<i>P. cincta</i> (Abich, 1859)	М	энд.				+	+ >20	+ <60	
<i>P. columna</i> Logvinenko et Starobogatov, 1968	М	энд.				+	+ >25	+ <50	
<i>P. concinna</i> Logvinenko et Starobogatov, 1968	М	энд.			+		+ >25	+	
<i>P. curta</i> (Naliwkin, 1914)	М	энд.			+	+		+ >70	+ <150
<i>P. derzhavini</i> Logvinenko et Starobogatov, 1968	М	энд.			+	+		+	
<i>P. dimidiata</i> (Eichwald, 1838)	М	энд.			+	+		+	+
<i>P. dubia</i> Logvinenko et Starobogatov, 1968	М	энд.			+			+ >75	
<i>P. ebersini</i> Logvinenko et Starobogatov, 1968	М	энд.			+		+	+ <50	
<i>P. eulimellula</i> (B. Dybowski et Grochmalicki, 1915)	М	энд.			+			+ >80	+
<i>P. fedorovi</i> Logvinenko et Starobogatov, 1968	М	энд.			+			+	
<i>P. grimmi</i> (W. Dybowski, 1888)	М	энд.				+		+ >70	+ <200
<i>P. isseli</i> Logvinenko et Starobogatov, 1968	М	энд.				+		+	
<i>P. kolesnikoviana</i> Logvinenko et Starobogatov, 1966	М	энд.				+	+ >25	+	+ <120
<i>P. kowalewskii</i> (W. Dybowski, 1888)	М	энд.				+	+ >25	+ <50	
<i>P. lencoranica</i> Logvinenko et Starobogatov, 1968	М	энд.	+				+		
<i>P. lirata</i> (B. Dybowski et J. Grochmalicki, 1915)	М	энд.			+	+	+ >25	+ <50	
<i>P. marginata</i> (Westerlund, 1902)	М	энд.			+	+	+ >25	+	+ <120
<i>P. nana</i> Logvinenko et Starobogatov, 1968	М	энд.				+		+ >75	+ <120
<i>P. nossovi</i> (Kolesnikov, 1947)	М	энд.				+			+ <200
<i>P. pallasii</i> (W. Dybowski, 1888)	М	энд.				+		+ >50	+ <150
<i>P. pseudobacuana</i> Logvinenko et Starobogatov, 1968	М	энд.				+		+ >50	
<i>P. pseudodimidiata</i> (B. Dybowski et Grochmalicki, 1915)	М	энд.				+	+	+ <50	

Продолжение табл. 10

Таксон	Экологическая группа	Эндемичные / интродуцированные виды	Всё Каспийское море	Северный Каспий	Средний Каспий	Южный Каспий	Глубины		
							< 40 м	35–100 м	> 100 м
<i>P. pseudospica</i> Logvinenko et Starobogatov, 1968	М	энд.			+	+	+ >15	+ <75	
<i>P. pulla</i> (B. Dybowski et Grochmalicki, 1915)	М	энд.			+	+		+	
<i>P. rudis</i> Logvinenko et Starobogatov, 1968	М	энд.			+	+		+ >50	
<i>P. schorygini</i> Logvinenko et Starobogatov, 1968	М	энд.				+		+	+ <120
<i>P. similis</i> Logvinenko et Starobogatov, 1968	М	энд.			+		+ >20	+ <50	
<i>P. simplex</i> Logvinenko et Starobogatov, 1968	М	энд.			+			+	+ <120
<i>P. sowinskyi</i> Logvinenko et Starobogatov, 1968	М	энд.			+	+		+ >70	+ <130
<i>P. turkmenica</i> Logvinenko et Starobogatov, 1968	М	энд.				+		+ >80	+ <150
<i>P. ulskii</i> (W. Dybowski, 1888)	М	энд.				+		+	
<i>P. uralensis</i> Logvinenko et Starobogatov, 1968	М	энд.		+			+		
<i>Turricaspia</i> B. Dybowski et Grochmalicki, 1915									
<i>T. andrussowi</i> (B. Dybowski et Grochmalicki, 1915)	М	энд.			+	+	+ >25	+	
<i>T. bogatscheviana</i> (Logvinenko et Starobogatov, 1968)	М	энд.			+			+	
<i>T. bogensis</i> (Dubois, 1852)	М, С		+						
<i>T. caspia</i> (Eichwald, 1838)	М	энд.			+	+		+	+ <150
<i>T. conus conus</i> (Eichwald, 1838)	М	энд.	+				+	+	+ <120
<i>T. dagestanica</i> (Logvinenko et Starobogatov, 1968)	М	энд.			+		+ >20		
<i>T. derbentina</i> (Logvinenko et Starobogatov, 1968)	М	энд.			+	+	+ >16	+	+ <130
<i>T. eburnea</i> (Logvinenko et Starobogatov, 1968)	М	энд.				+		+ >50	
<i>T. elegantula</i> (W. Dybowski, 1888)	М	энд.				+		+ >40	
<i>T. martensii</i> (W. Dybowski, 1888)	С, П		+						
<i>T. meneghiniana</i> (Issel, 1865)	М	энд.			+	+	+		

Продолжение табл. 10

[illegible]

Продолжение табл. 10

Таксон	Экологическая группа	Эндемичные / интродуцированные виды	Всё Каспийское море	Северный Каспий	Средний Каспий	Южный Каспий	Глубины		
							< 40 м	35–100 м	> 100 м
<i>C. glaucum</i> (Poiret, 1798)	М		+				+ >10	+ <50	
<i>C. rhomboides</i> (Lamarck, 1819)	М		+				+		
<i>Didacna</i> Eichwald, 1838									
<i>D. baeri</i> (Grimm, 1877)	М	энд.				+	+	+ <50	
<i>D. barbotdemarnii</i> (Grimm, 1877)	М	энд.			+	+	+		
<i>D. longipes</i> (Grimm, 1877)	М	энд.			+	+	+		
<i>D. parallela</i> Bogatshev, 1932	М	энд.			+	+		+ >50	
<i>D. profundicola</i> Logvinenko et Starobogatov, 1966	М	энд.			+	+		+ >70	+ <410
<i>D. protracta protracta</i> (Eichwald, 1841)	М	энд.			+		+ >25	+ <50	
<i>D. protracta submedia</i> Andrusov, 1910	М	энд.			+	+		+ >50	
<i>D. pyramidata</i> (Grimm, 1877)	М	энд.				+		+	+ <130
<i>D. trigonoides</i> (Pallas, 1771)	М	энд.	+				+ >5	+ <60	
<i>Hypanis</i> Pander, in Ménétriés, 1832									
<i>H. plicata</i> (Eichwald, 1829)	М		+				+		
PISIDIIDAE									
<i>Europisidium</i> Stadnichenko, 1984									
<i>E. stelfoxi</i> (Pirogov et Starobogatov, 1976)	П			+			+		
SEMELIDAE									
<i>Abra</i> Lamarck, 1818									
<i>A. segmenta</i> (Récluz, 1843)	М	интр.	+				+		
UNIONIDAE									
<i>Unio</i> Philipsson, 1788									
<i>U. pictorum</i> (Linnaeus, 1758)	П			+	+		+		
<i>Anodonta</i> Lamarck, 1799									
<i>A. cygnea</i> (Linnaeus, 1758)	П			+	+		+		

Сокращения: М — морские моллюски, обитающие в воде с солёностью не менее 8–5‰; С — солоноватоводные, обитающие в воде с солёностью от 8 до 2‰; П — пресноводные, обитающие в воде с солёностью от 2‰ и менее; энд. — эндемик Каспийского моря; интр. — интродуцированный вид; + — присутствие вида в указанных частях и глубинах акватории; > ... — на глубинах больше указанного значения; < ... — на глубинах не более указанного значения; ? — данные нуждаются в уточнении; † — возможно вымерший вид (живые особи не найдены).

Класс BIVALVIA LINNAEUS, 1758 — ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ

Двустворчатые моллюски — одна из самых древних групп донных беспозвоночных (наиболее ранние находки известны из верхнекембрийских слоёв). Современные представители класса насчитывают около 20 000 видов, обитающих в Мировом океане, краевых морях, а также в солоноватоводных и пресноводных водоёмах.

Билатерально симметричные животные, тело которых заключено в раковину, состоящую из двух створок, соединённых на спинной стороне эластичной перемычкой — лигаментом. Головной отдел и связанные с ним чувствительные структуры отсутствуют. Имеющиеся органы чувств (статоцисты, чувствительные щупальцевидные придатки и кожные рецепторы, у некоторых глаза) располагаются, как правило, по краю мантии. Нога, если имеется, по большей части килевидной формы. Реже она модифицируется в ползательную подошву (подкласс Protobranchia) или присоску (семейство Teredinidae). Нога может высовываться между створок и служит, главным образом, для зарывания моллюска в грунт. Некоторые моллюски (род *Cerastoderma*) могут с помощью ноги отпрыгивать на небольшое расстояние. В толще ноги расположены биссусные железы, продуцирующие нити биссуса — сложно-компонентного вещества, содержащего коллаген, фенольные протеиды с высоким содержанием глицина, полифенолоксидазу и др. (Вестхайде, Ригер, 2008). При помощи нитей биссуса моллюск прикрепляется к субстрату. У ряда видов биссус продуцируется только на ювенильных стадиях или не образуется вообще. Мантия в виде тонких складок отходит от спинного края туловища и свисает по обе его стороны. Наружный край мантии несёт три параллельных лопасти: 1 — внутреннюю (мышечную), контролирующую при сокращении мускулатуры и смыкании створок выброс воды, 2 — среднюю, снабжённую большим количеством чувствительных клеток, и 3 — внешнюю, образующую стенку раковины и плотно прилегающую к створкам. В мантийной полости располагаются: собственно туловище животного с выростами ноги и ротовых лопастей, парные жаберные пластинки, ротовое, анальное, выделительные и половые отверстия. Складки мантии, исходно свободные, могут на большем или меньшем протяжении срастаться между собой, образуя несколько отверстий, через которые выдвигается нога, а также происходит сообщение мантийной полости с внешней средой. У форм, зарывающихся в грунт, задний край мантии разрастается, образуя трубчатые сифоны, способные сокращаться или вытягиваться, нередко срастаясь друг с другом.

Раковина большинства двустворчатых моллюсков представлена симметричными створками (равностворчатая) овальной, округло-четырёхугольной или треугольной формы, соединёнными эластичной связкой — лигаментом, образованной необызвествлённой кутикулой. Реже форма и размеры створок различаются (неравностворчатая раковина). Соответственно положению тела моллюска различают спинной, брюшной, передний и задний края створки. В спинной части

каждой створки находится более или менее выраженное возвышение — макушка, вокруг которой концентрически располагаются нарастающие слои раковины. Макушки в той или иной степени могут быть смещены к передним, реже задним краям створок. Расстояние между макушкой и брюшным краем створки называют высотой раковины; между передним и задним краями — длиной, между наиболее удаленными от плоскости симметрии животного точками — выпуклостью раковины. Наружная поверхность створок бывает гладкой (только с линиями нарастания) или с различной скульптурой в виде лопастевидных вырастов, радиальных либо концентрических рёбер, желобков, в ряде случаев имеются чешуевидные образования. Створки могут быть резко перегнуты по линии, отходящей от макушки к какой-либо точке брюшного края, образуя килевой перегиб, иногда снабжённый пластинчатым килем. Стенка раковины образована тремя слоями. Внешний — перистракум, представленный органическим веществом — конхиолином, может достигать значительной толщины. Он обладает определённой устойчивостью к химическим воздействиям и служит для защиты подлежащих слоёв углекислой извести. В некоторых случаях конхиолин настолько тонок, что может стираться (главным образом в области макушек) даже у молодых моллюсков. Остракум образует основную стенку раковины и представлен призматическими кристаллами углекислой извести. Гипостракум (внутренний слой) — это пластинчатые кристаллы углекислой извести, расположенные параллельно поверхности створки и способные иррадиировать, образуя характерный перламутровый блеск. У ряда моллюсков перламутр отсутствует, а гипостракум представляет собой матовый фарфоровидный слой с перекрестно-пластинчатой структурой известковых кристаллов. Лигамент бывает наружным или подразделенным на наружную и внутреннюю части. Последняя располагается между створок в специальном углублении спинного края. Утолщённый внутренний участок спинного края створки формирует замочную площадку, которая у большинства двустворчатых моллюсков несёт особые выросты — зубы, образующие замок. Каждому зубу одной створки соответствует выемка в другой, что обеспечивает плотное соединение створок при закрытой раковине. Строение замка может быть различным и играет важную роль в систематике. По способу закладки и расположению зубов различают:

- ктенодонтные (таксодонтные) замки, состоящие из многочисленных более или менее одинаковых зубов, количество которых возрастает по мере роста раковины; как правило, зубы располагаются в один прямой или изогнутый ряд;
- прегетеродонтные замки, в которых зубы формируются только на ранних этапах развития животного, поэтому их количество фиксировано и не возрастает в процессе роста раковины; как правило, зубы (в количестве специфичном для разных моллюсков) существенно различаются по форме;
- гетеродонтные замки, в которых на ранних стадиях развития на каждой створке закладывается по 4 первичных зубных пластинки, дающие начало кардинальным (лежащим непосредственно под макушкой) и латеральным (расположенным на переднем и заднем участках спинного края) зубам.

Нередко зубы замка могут подвергаться частичной или полной редукции. Смыкание створок осуществляется одним или двумя мускулами-замыкателями (аддукторами). В местах их прикрепления к створкам имеются хорошо заметные отпечатки. В некоторых случаях аддукторы крепятся к особым внутренним примакушечным выростам — септам (например, у дрейссен). Вдоль краёв створок тянется след от прикрепления мышц мантии — мантийная линия. В тех случаях, когда имеются развитые сифоны, мантийная линия в задней половине створки образует более или менее глубокий изгиб — мантийный синус.

Пищеварительная система состоит из пищевода, сложно устроенного желудка, средней и задней кишок, пищеварительной железы (тонких ветвящихся дивертикулов средней кишки). Слюнные железы отсутствуют. Кровеносная система незамкнутая, сердце расположено на спинной стороне. Оно состоит из охватывающего заднюю кишку желудочка и двух боковых предсердий, заключённых в окологердечную сумку — перикардий. От желудочка отходят передняя и задняя аорты. Выделительная система представлена парными «почечными мешками», сообщающимися посредством реноперикардиальных каналов с окологердечной сумкой и нефропором — с мантийной полостью. Кроме того имеются экскреторные перикардиальные железы. Нервная система представлена тремя парами ганглиев. Половая система образована парными гонадами, открывающимися в супрабранхиальное (наджаберное) пространство мантийной полости, реже впадающими в протоки выделительной системы. Большинство двустворчатых моллюсков раздельнополые, некоторые гермафродиты. Развитие во многих случаях с пелагической личинкой.

Двустворчатые моллюски ведут малоподвижный образ жизни, прикрепляясь нитями биссуса к субстрату, зарываясь в сыпучие грунты или медленно переползая по их поверхности. Ряд видов (например, моллюски родов *Dreissena* и *Mytilaster*) способны образовывать обширные многоярусные скопления, изобилующие многочисленными и разнообразными убежищами для различных гидробионтов. Малоподвижный образ жизни, отсутствие головы и специализированных органов обнаружения пищи определяют способ питания двустворчатых за счёт взвешенных пищевых частиц, подгоняемых к ротовому отверстию мерцательным движением ресничек ротовых лопастей или жабр. Основными объектами питания являются взмученный детрит и микропланктон. Ток воды, обусловленный фильтрационной активностью двустворчатых моллюсков, улучшает кислородный режим и санитарное состояние водоёмов.

Двустворчатые моллюски разных возрастных стадий активно поедаются рыбами и птицами (утиными, гусеобразными). Агглютинированные фекалии двустворчатых моллюсков являются ценным кормом для многих массовых детритофагов. Некоторые виды *Bivalvia* используются человеком в гастрономических и промышленных целях. Мясо моллюсков обладает высокой калорийностью, содержит многие витамины и микроэлементы (такие как йод, медь, железо, цинк). Толчёные раковины и тела входят в состав удобрений и кормовых смесей, ис-

пользуемых при разведении рыб и домашней птицы. В настоящее время больше половины добываемых в мире двустворчатых моллюсков получают в результате промышленного разведения.

По разным оценкам количество ныне живущих двустворчатых моллюсков составляет от 7,5 до 10 тысяч видов (Евсеев, Яковлев, 2006). Они сгруппированы в 109 семейств, 53 надсемейства, 18 отрядов и два подкласса класса Bivalvia (Bouchet et al., 2010). В Каспийском море обитают представители четырёх семейств, располагающихся в системе класса следующим образом.

Класс BIVALVIA Linnaeus, 1758

Подкласс AUTOBRANCHIA Grobben, 1894

Отряд Mytiloida Ferussac, 1822

Надсемейство Mytiloidea Rafinesque, 1815

Семейство Mytilidae Rafinesque, 1815

Отряд Venerida Gray, 1854

Надсемейство Dreissenoidea Gray, 1840

Семейство Dreissenidae Gray, 1840

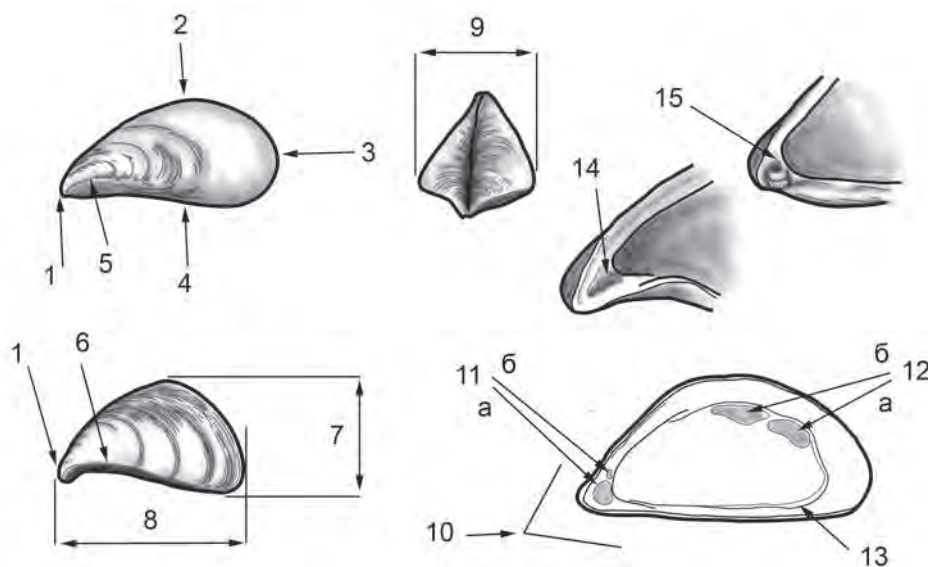


Рис. 96. Ключевые морфологические признаки и промеры раковин семейств Mytilidae и Dreissenidae. 1 — макушка (смещена на передний край); 2 — спинной край; 3 — задний край; 4 — брюшной край; 5 — килевой перегиб; 6 — киль; 7 — высота раковины; 8 — длина раковины; 9 — выпуклость раковины; 10 — угол образованный макушкой; 11 — передние мускульные отпечатки: а — передний аддуктор, б — передний ретрактор ноги; 12 — задние мускульные отпечатки: а — задний аддуктор, б — задний ретрактор ноги; 13 — мантийная линия; 14 — септа; 15 — замочная площадка.

Надсемейство Cardioidea Lamarck, 1809

Семейство Cardiidae Lamarck, 1809

Надсемейство Tellinoidea Blainville, 1814

Семейство Semelidae Stoliczka, 1870

Ключевые морфологические признаки и промеры раковин указанных выше четырёх семейств представлены на рис. 96 и 97.

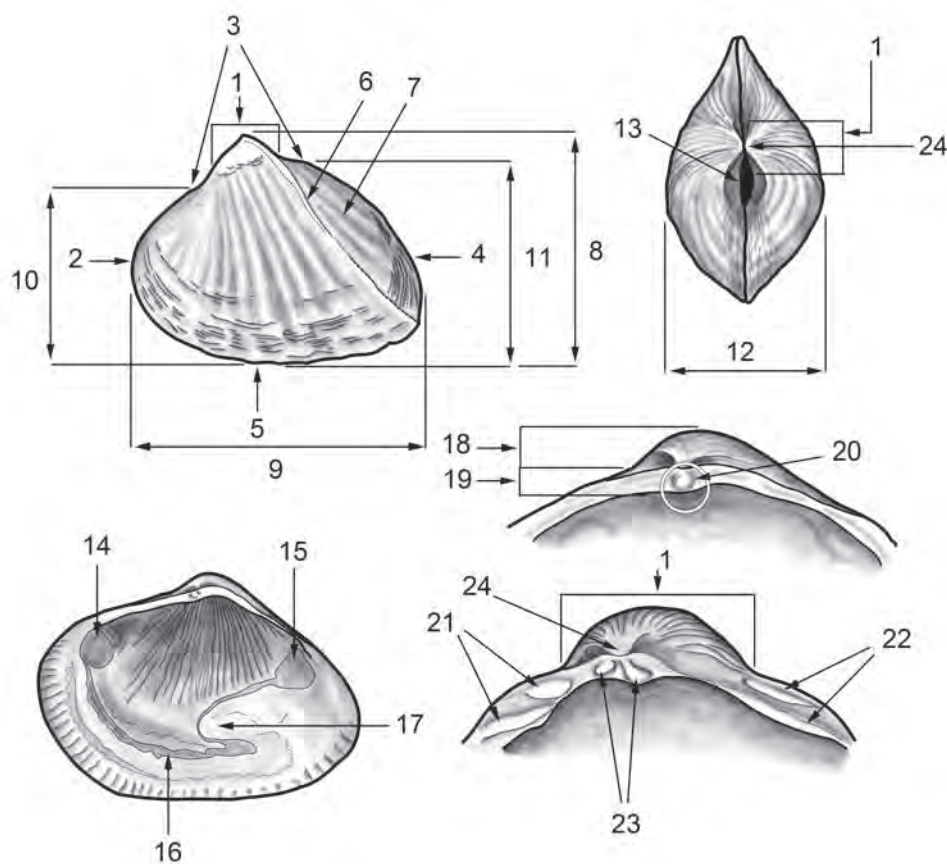


Рис. 97. Ключевые морфологические признаки и промеры раковин семейств Cardiidae и Semelidae. 1 — макушка; 2 — передний край; 3 — спинной край; 4 — задний край; 5 — брюшной край; 6 — киль / килевой перегиб; 7 — закилевое поле / закилевая часть створки; 8 — высота раковины; 9 — длина раковины; 10 — высота переднего края; 11 — высота заднего края; 12 — выпуклость раковины; 13 — лигамент; 14 — передний мускульный отпечаток; 15 — задний мускульный отпечаток; 16 — мантийная линия; 17 — синус; 18 — возвышение макушки над кардинальным зубом; 19 — высота замочной площадки; 20 — кардинальный зуб; 21 — передние латеральные зубы; 22 — задние латеральные зубы; 23 — кардинальные зубы; 24 — апекс макушки.

На современном этапе морские и солоноватоводные двустворчатые моллюски (35 видов) составляют большую часть биомассы всех бентосных организмов Каспийского моря и нередко доминируют в бентосных сообществах мелководных и умеренно глубоководных районов. В опреснённых мелководьях и в приустьевых зонах крупных рек встречаются представители семейств Unionidae Rafinesque, 1820, Cyrenidae Gray, 1840 (синонимы: Corbiculidae Gray, 1847 и Sphaeriidae Deshayes, 1855), однако они не являются характерными и массовыми элементами каспийской фауны. Каспийские двустворчатые моллюски — небольшие животные, не являющиеся самостоятельными объектами промышленного лова. Тем не менее, многие из них (около 20 видов из 35) обладают значительным биофакторным и ресурсным потенциалом за счёт широкого распространения, высокой продуктивности и относительно продолжительного периода вегетации, а также способности образовывать массовые скопления. Они служат важным компонентом трофических цепей и входят в пищевой рацион многих видов рыб (в том числе и промысловых). Средообразующая деятельность *Dreissena* и *Mytilaster* (способность образовывать скопления — друзы, щётки, являющиеся благоприятной средой обитания для ракообразных и червей) повышает разнообразие и степень кормности каспийского бентоса. Кроме этого, двустворчатые моллюски после гибели создают специфический субстрат (ракушу), служащий хорошим убежищем для мелких донных беспозвоночных.

Определительная таблица семейств класса Bivalvia

1. Макушки смещены на самый передний конец раковины, так что створки имеют форму округлого треугольника или ромбовидного неправильного четырёхугольника; угол, образованный макушкой — острый; имеется более или менее выраженный килевой перегиб (рис. 98). Моллюски прикрепляются нитями биссуса к субстрату..... 2.
- Створки раковины овальной или округло-четырёхугольной формы; макушки расположены приблизительно посередине спинного края или незначительно смещены в сторону переднего края (рис. 99) 3.
2. Раковина тонкостенная, однотонно тёмно-фиолетовая или бурая. Замочная площадка с мелкими зубовидными бугорками; внутри в области макушек продольная перегородка



Рис. 98.

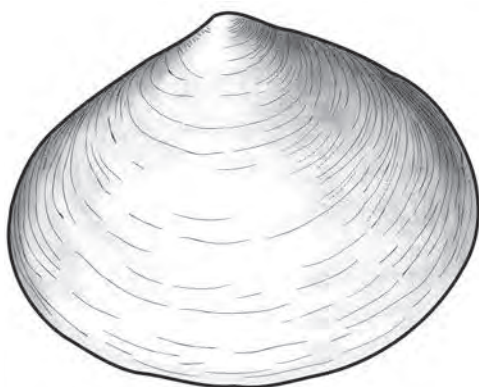


Рис. 99.

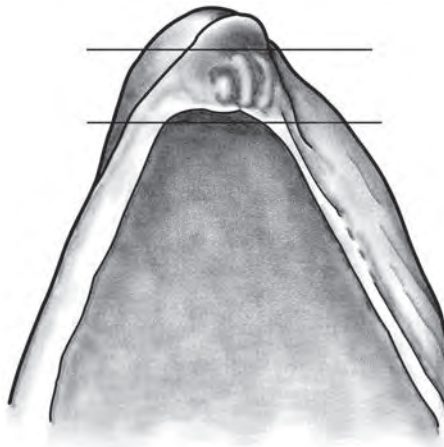


Рис. 100.

(септа) отсутствует (рис. 100). Перламутр имеется, сине-фиолетового оттенка *Mytilidae* (с. 314).

- Раковина относительно толстостенная, зеленовато-жёлтая или бурая, обычно с рисунком из зигзагообразных или концентрических полос. Замочная площадка без зубовидных бугорков; внутри створок в области макушек имеется поперечная перегородка (септа), к которой крепится передний мускул-замыкатель (рис. 101). Внутренняя поверхность створок матово-белая, перламутр не развит *Dreissenidae* (с. 318).

3. Раковина от хрупкой до толстостенной, с радиальной скульптурой в виде рёбер различной ширины. Если выраженная ребристость отсутствует

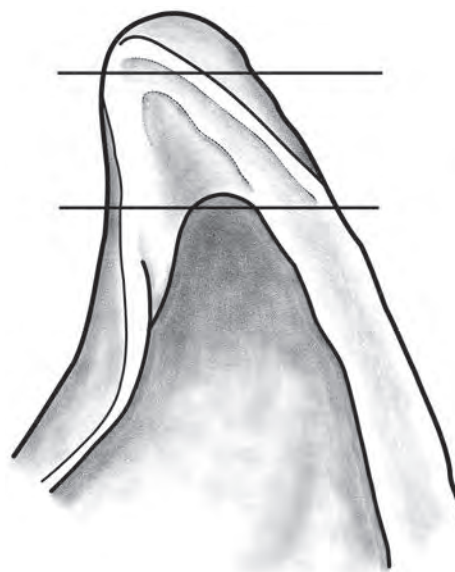


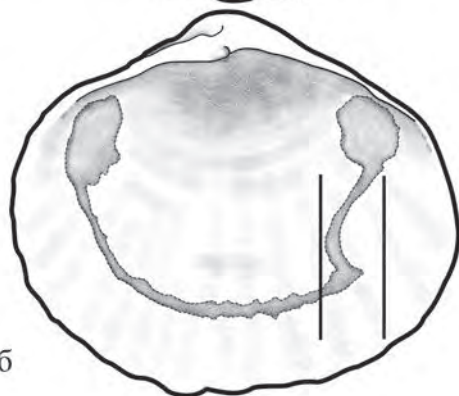
Рис. 101.

или рёбра сильно сглажены, то внешняя поверхность створок несёт заметные радиальные штрихи или полосы (рис. 102а). Лигамент наружный. Синус мантийной линии отсутствует, мелкий ($\frac{1}{4}$ – $\frac{1}{3}$ длины створки) (рис. 102б) или относительно глубокий (до $\frac{1}{2}$ длины створки) *Cardiidae* (с. 333).

- Раковина лишена радиальной скульптуры, тонкостенная, просвечивающая, уплощённая (рис. 103а). На практически гладкой внешней поверхности различимы тонкие линии нарастания. Внутренний лигамент сильно развит, на-

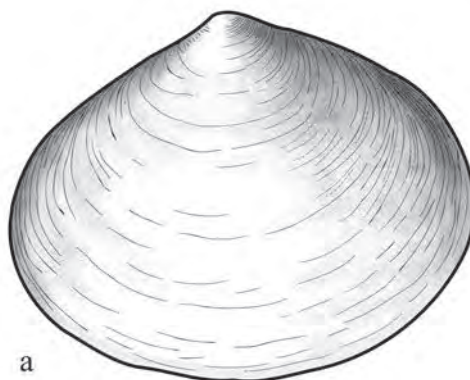


а

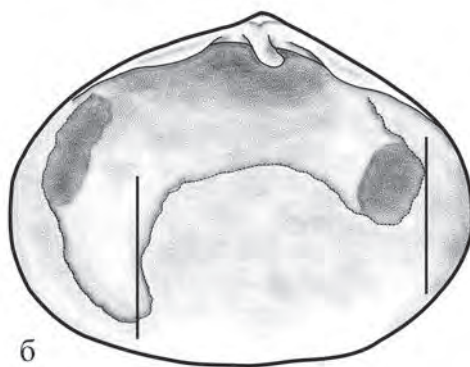


б

Рис. 102.



а



б

Рис. 103.

ружный тонкий, малозаметный. Синус мантийной линии очень глубокий (около $\frac{2}{3}$ длины створки) (рис. 103б) *Semelidae* (с. 388).

Семейство MYTILIDAE Rafinesque, 1815

Раковина равностворчатая, удлинённо-каплевидная, округло-треугольная или округло-четырёхугольная. Макушки смещены на передний край створок. Поверхность створок с линиями нарастания, выраженными в различной степени, или с тонкими радиальными рёбрами. Лигамент наружный. Замок редуцирован, на замочной площадке иногда присутствуют мелкие зубовидные бугорки. Мускульных отпечатков два — передний (меньший) расположен у самой макушки или отсутствует, задний крупный, сливается с отпечатком мускулатуры ноги. Мантийного синуса нет. Биссус и перламутровый слой имеются. Развитие с пелагической личинкой.

Морское семейство, представленное несколькими родами в пресных водах юго-восточной Азии, Малайского архипелага и Австралии. Несколько видов отмечено для оз. Чилка (Индия) и один вид средиземноморского рода *Mytilaster* во

второй половине XX века непреднамеренно интродуцирован в Каспийское море (Старобогатов, 1970).

Род *Mytilaster* Monterosato, 1883

Типовой вид: *Mytilus lineatus* Gmelin, 1791 (по первоначальному обозначению).

Раковина удлинённо-каплевидная, тёмно-фиолетовая или коричневато-бурая, с линиями нарастания, выраженными в различной степени. Имеется небольшое брюшное биссусное зияние и округлый килевой перегиб, тянущийся от области макушек сначала посередине створок, затем смещающийся к брюшной области. Замочная площадка под макушкой с мелкими зубчиками, спинной край от области лигамента до наиболее выгнутого участка может нести мелкие бугорки или узелки, придающие ему зазубренный вид.

Область распространения: Атлантический океан, Средиземное, Мраморное, Адриатическое, Чёрное, Азовское и Каспийское моря. В Каспийском море 1 вид — *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791). Представитель эпибиоса; прикрепляется нитями биссуса к скалистому, илисто-каменистому, ракушечному, илисто-ракушечному, плотному илисто-песчаному и плотному песчаному грунту, а также к раковинам других моллюсков в диапазоне глубин от 0 до 60 м. Отдельные особи проникают до 100 м (Логвиненко, Старобогатов, 1968).

Моллюски рода *Mytilaster* способны образовывать густые «щётки» (друзы) до нескольких тысяч особей на 1 м², создающие субстрат для других бентосных беспозвоночных. Такие скопления наблюдаются на ракушечнике с алевроитами в дербентской впадине вдоль западного побережья Среднего Каспия, а также на более жёстких грунтах с преобладанием плитняка и промытого (реже заиленного) ракушечника, вдоль практически всего восточного побережья Среднего и Южного Каспия (Карпинский, 2002б; Набоженко, личн. сообщ.). В результате формируются так называемые «мйтиластровые» биоценозы. Суммарная фильтрационная активность особей в скоплениях способствует увеличению прозрачности воды и обеспечивает богатую кормовую базу для детритофагов-собирателей за счёт перевода взвешенного органического вещества в донные отложения. Наиболее крупные скопления моллюсков формируются на участках с интенсивным течением на глубинах 6–30 м. При этом у западного побережья Среднего Каспия большие поселения особей *Mytilaster lineatus* встречаются в основном на мелководье (на глубинах до 10 м). В южных районах моря обильные скопления моллюсков этого вида приурочены к глубинам 20–35 м (Яблонская, 1985). Моллюски рода *Mytilaster* переносят значительные колебания солёности (в среднем от 7–10‰ до 30‰) (Шорыгин, Карпевич, 1948; Алигаджиев, 1965; Невеская, 1965). Некоторое время могут выносить дефицит кислорода (Карпевич, 1940; Дрегольская, 1961; Багдасарян, 1966). По способу питания — типичные фильтраторы, сестонофаги, питаются планктоном и взвешенным в воде детритом. Чрезвычайно плодовиты. Размножаются два раза в год; одна самка в период размножения продуцирует несколько сотен тысяч яиц. Личинки и молодые особи моллюсков рода *Mytilaster* активно поедаются

кильками, бычками, воблой, лещём и хищными ракообразными [*Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841)] (Яблонская, 1985; Карпинский, 2002а, б).

***Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791)**

Mytilus lineatus Gmelin, 1791: 3359.

Mytilus denticulatus Renier, 1804: 9.

Mytilus confusus Dillwyn, 1817: 313.

Mytilus crispus Cantraine, 1835: 397.

Mytilus scaber Krynicki, 1837: 61.

Mytilus minimus var. *squalidermis* Danilo, Sandri, 1856: 10.

Mytilus baldi Brusina, 1865: 39.

Раковина (рис. 104) до 25 мм длиной (у видов с макушками, смещёнными на передний край створок, длина раковины измеряется от макушек до наиболее выгнутого участка заднего края). Раковина вытянутая (высота составляет до 0,6 от длины створки), довольно выпуклая (выпуклость составляет до 0,3 от длины створки), каплевидной или неправильно округло-четырёхугольной формы. Килевой перегиб хорошо выражен, округлый, отделяет более узкую брюшную часть створки от более широкой спинной. На брюшном крае имеется узкая биссальная щель. Замочная площадка, расположенная непосредственно под макушками, несёт небольшие зубовидные бугорки различной формы. В передней части (от лигамена до перегиба) спинной край изнутри мелко зазубрен (это отчётливо заметно на раковинах молодых экземпляров). Биссус сильно развит. Перламутр сине-фиолетового оттенка. Форма, выпуклость и скульптура раковин подвержены значительной изменчивости. При этом изменчивость формы и выпуклости не связана с условиями обитания. Различная степень скульптурированности проявляется у

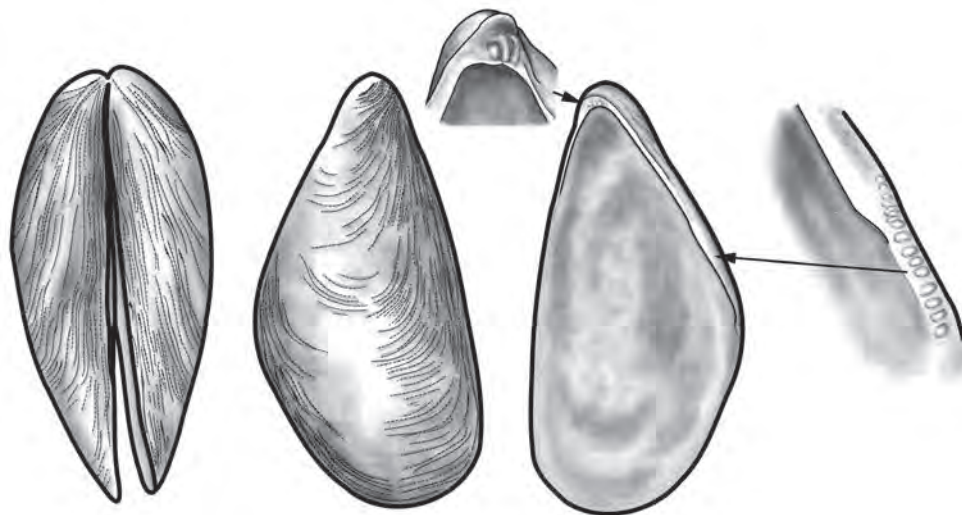


Рис. 104. *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791).

моллюсков, обитающих в условиях разной солёности. Скульптурированные формы, как правило, приурочены к районам с нормальной солёностью, а гладкие — к опреснённым участкам (Невесская, 1965).

Распространение. Средиземноморский вид, известен с плейстоцена (Европа). Современный ареал охватывает Средиземное, Мраморное, Адриатическое, Чёрное, Азовское и Каспийское моря. Как правило, обитает при солёности более 5‰ на разнообразных сыпучих и твёрдых грунтах, иногда на водной растительности в диапазоне глубин от 0 до нескольких десятков метров (Невесская, 1963). В Каспийском море занесен в 1917–1920 гг. XX века (Богачёв, 1928). С начала 1930-х годов *M. lineatus* заселил Южный и Средний Каспий (до глубины 80 м). После 1938 г. расселился в южную часть Северного Каспия (Броцкая, Неценгевич, 1941; Яблонская, 1985). До конца XX века область обитания вида в Каспийском море оставалась стабильной и охватывала прибрежные воды Среднего и Южного Каспия, а также глубоководную часть Северного Каспия на границе со Средним Каспием (Романова, 1960; Романова, Осадчих, 1965; Логвиненко, Старобогатов, 1968; Скарлато, Старобогатов, 1972; Кантор, Сысоев, 2005). По современным данным границы распространения вида в Каспийском море за последнее десятилетие значительно расширились на север. Сотрудниками ЮНЦ РАН при проведении экспедиционных исследований установлено обитание *M. lineatus* в Северном Каспии вплоть до авандельты Волги, где он крепится к тростнику, образуя стабильные популяции особей, размножающихся при солёности около 1‰ (Набоженко, личн. сообщ.).

Вид успешно конкурирует с другими эпибионтными моллюсками. Численность и биомасса *M. lineatus* после вселения в разных частях моря подвергалась колебаниям. В Южном Каспии массовое развитие этого моллюска и его доминирование в бентосных ценозах наблюдалось в 1930–1950 гг. В 1960–1970 гг. биомасса *M. lineatus* постепенно снижалась. В Среднем Каспии массовое развитие *M. lineatus* наблюдалось в 1940–1960 гг. с последующим некоторым снижением численности к 1976 г. (Филиппов, Аладин, 2003). В Северном Каспии существенный рост биомассы *M. lineatus* наблюдался в 1950 — начале 1960-х гг. (Малиновская, 2000; Филиппов, Аладин, 2003). В настоящее время в Каспийском море моллюски *M. lineatus* доминируют по биомассе среди бентосных беспозвоночных, вытеснив эндемичных каспийских *Dreissena elata* (Andrusov, 1897) и *Dreissena caspia* Eichwald, 1855.

Моллюски данного вида не рассматривались в качестве первостепенного кормового объекта промысловых рыб. Было известно, что при отсутствии более доступной пищи отдельные особи и небольшие скопления *M. lineatus* используются в пищу осетром (в Южном Каспии) (Карпинский, 2002а, б). Однако в последнее десятилетие роль *M. lineatus* в пищевом рационе осетровых заметно возрастает. По данным Малиновской (2007) для Северного Каспия, период с 2001 по 2005 г. характеризовался удовлетворительными условиями нагула промысловых рыб-бентофагов за счёт их высокой пищевой пластичности и биотопического перерас-

пределения, связанного с переходом на питание моллюсками морского комплекса — *M. lineatus*. Следует добавить, что активно поедающие особей данного вида бычки и кильки, в свою очередь, составляют заметный компонент рациона крупных осетровых и судака.

Природоохранный статус. Отсутствует (интродуцированный вид).

Семейство DREISSENIDAE Gray, 1840

Раковина равно- или неравностворчатая, ромбическая, каплевидная (иногда клювовидная) или округло-треугольная, лишенная перламутрового слоя. Килевой перегиб выражен в разной степени, расположен ближе к брюшному или к спинному краю. Макушки очень сильно сдвинуты на переднюю сторону. Замочный край без зубов; внутри в передней части раковины имеется перегородка (септа), к которой прикрепляется передний мускул-замыкатель. Иногда имеется связанный с септой пластинчатый вырост внутренней поверхности спинного края — апофиза (у видов родов *Conger* Partsch, 1836 и *Mytilopsis* Conrad, 1858). К апофизе крепится передний pedalный ретрактор. Два мускульных отпечатка. Лигament наружный. Мантийная линия цельная или с синусом. Мантийный край срастается, образуя на брюшной стороне отверстие для ноги, и сзади два коротких сифона, из которых нижний (вводной) более длинный, изнутри по краю с тонкими папиллами. Нога маленькая, служит преимущественно для прикрепления; биссус имеется. Развитие с пелагической личинкой.

Семейство включает пресноводные и солоноватоводные виды. Наличие биссуса определяет прикрепленный образ жизни дрейссенид, а высокая плодовитость, устойчивость к различным абиотическим воздействиям и способность к формированию плотных поселений даже на незначительных фрагментах твердых субстратов определяют важную роль этих моллюсков в формировании донных сообществ и кормовой базы бентосоядных рыб. Нередко дрейссены являются эдификаторами в бентосных экосистемах.

Ранние представители семейства известны с эоцена из тропических широт по обеим сторонам Атлантического океана. Наиболее разнообразно они были представлены в Паратетисе в миоцен-плиоценовый период (Старобогатов, 1994). Современные виды широко распространились, нередко за счёт интродукций, в континентальных водах Европы и Передней Азии, в водоёмах, относящихся к бассейну Атлантического океана в Северной и, частично, Южной Америке, на островах Карибского архипелага и в Западной Африке (Старобогатов, 1970; Старобогатов, Андреева, 1994). В настоящее время известно около 30 рецентных видов семейства Dreissenidae, сгруппированных, согласно Старобогатову (1994), в два рода (*Dreissena* Van Beneden, 1835 и *Conger*), или, согласно Натталлу (Nuttall, 1990), в три рода (*Dreissena*, *Conger*, *Mytilopsis*). Обсуждение количества и объёма родов семейства Dreissenidae не входит в задачи данного определителя. В книге принята наиболее распространённая в настоящее время точка зрения (Nuttall, 1990), согласно которой *Mytilopsis* является самостоятельным родом, а не

подродом в составе *Congerina*. В Каспийском море обитают представители двух родов: *Dreissena* Van Beneden, 1835 и *Mytilopsis* Conrad, 1857.

Определительная таблица родов семейства Dreissenidae

1. Раковина неправильно треугольная или неправильно четырёхугольная (рис. 105а); с септой связана хорошо выраженная апофиза (рис. 105б), к которой крепится передний педалный ретрактор..... *Mytilopsis*.
- Раковина треугольная, клювовидная или неправильно четырёхугольная; септа хорошо развита, но апофиза отсутствует (рис. 106); передний педалный ретрактор крепится к септе *Dreissena*.

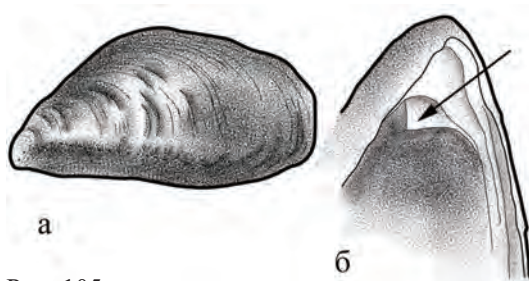


Рис. 105.



Рис. 106.

Род *Mytilopsis* Conrad, 1857

Типовой вид: *Mytilus leucophaeatus* Conrad, 1831 (по последующему обозначению).

Раковина неправильно треугольная или неправильно четырёхугольная. Килевой перегиб плавный, иногда едва выраженный. Апофиза резко отогнута латерально и образует угол с плоскостью септы. Биссусная выемка маленькая.

Область распространения: Запад Африки, восток Южной и Центральной Америки, юго-восток Северной Америки. Занесён в прибрежные воды Западной Европы (побережья Англии, Франции, Бельгии, Германии), в Балтийское, Чёрное и Каспийское моря. В Каспийском море обитает один инвазионный вид — *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831).

***Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831)**

Mytilus leucophaeatus Conrad, 1831: 263.

Раковина (рис. 107) с мощным, как правило, однотонным, тёмным конхиолиновым слоем. Иногда на его поверхности выражен рисунок из зигзагообразных линий [сходно с *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771)]. Нижний край створок почти прямой. Внутри створок вблизи макушки имеется выраженная септа, частично перекрывающая апофизу. Раковины ювенильных особей сложно отличить от *D. polymorpha*.

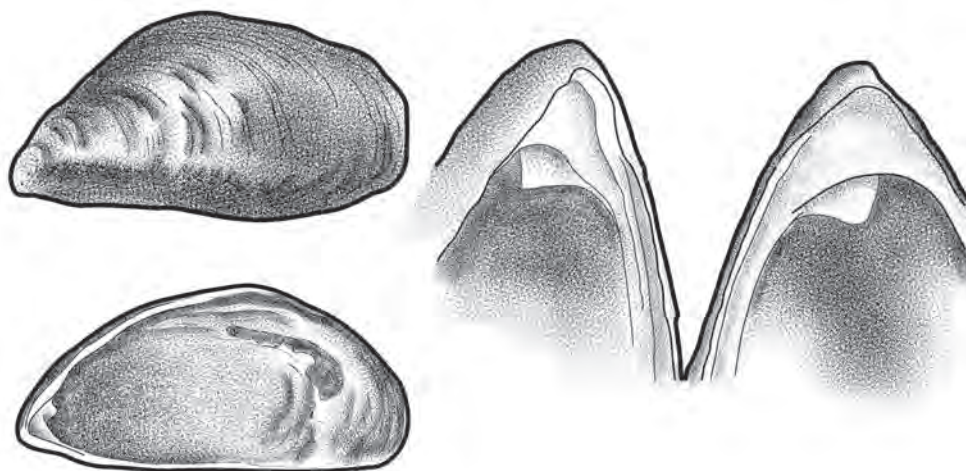


Рис. 107. *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831).

Распространение. Обитает в Мексиканском заливе, откуда с балластными водами распространился в другие регионы Северной Америки, на северо-восток Южной Америки, в Европу (Атлантическое побережье, Северное, Балтийское, Средиземное, Чёрное и Каспийское моря) (Walton, 1996; Therriault et al. 2004; De Souza et al., 2005; Heiler et al., 2010; Kennedy, 2010).

В Каспийском море особи *M. leucophaeata* были обнаружены в 2009 г. в Южном Каспии (в порту города Энзели, Иран) (Heiler et al., 2010). Впервые проникновение этих североамериканских моллюсков в Понто-Каспий было зарегистрировано в Чёрном море (Днестровский лиман, Украина) в 2002 г. (Therriault et al., 2004). Раковины *M. leucophaeata* из Южного Каспия достигали в длину 22 мм, что характерно для животных примерно пятилетнего возраста. Поэтому наиболее вероятным временем проникновения личинок этого вида в Каспийское море следует считать 2004 г. (Heiler et al., 2010). Ввиду недавнего проникновения в отсутствуют подробные сведения о биологии и распространении этого вида в Каспийском море.

Природоохранный статус. Отсутствует (интродуцированный вид).

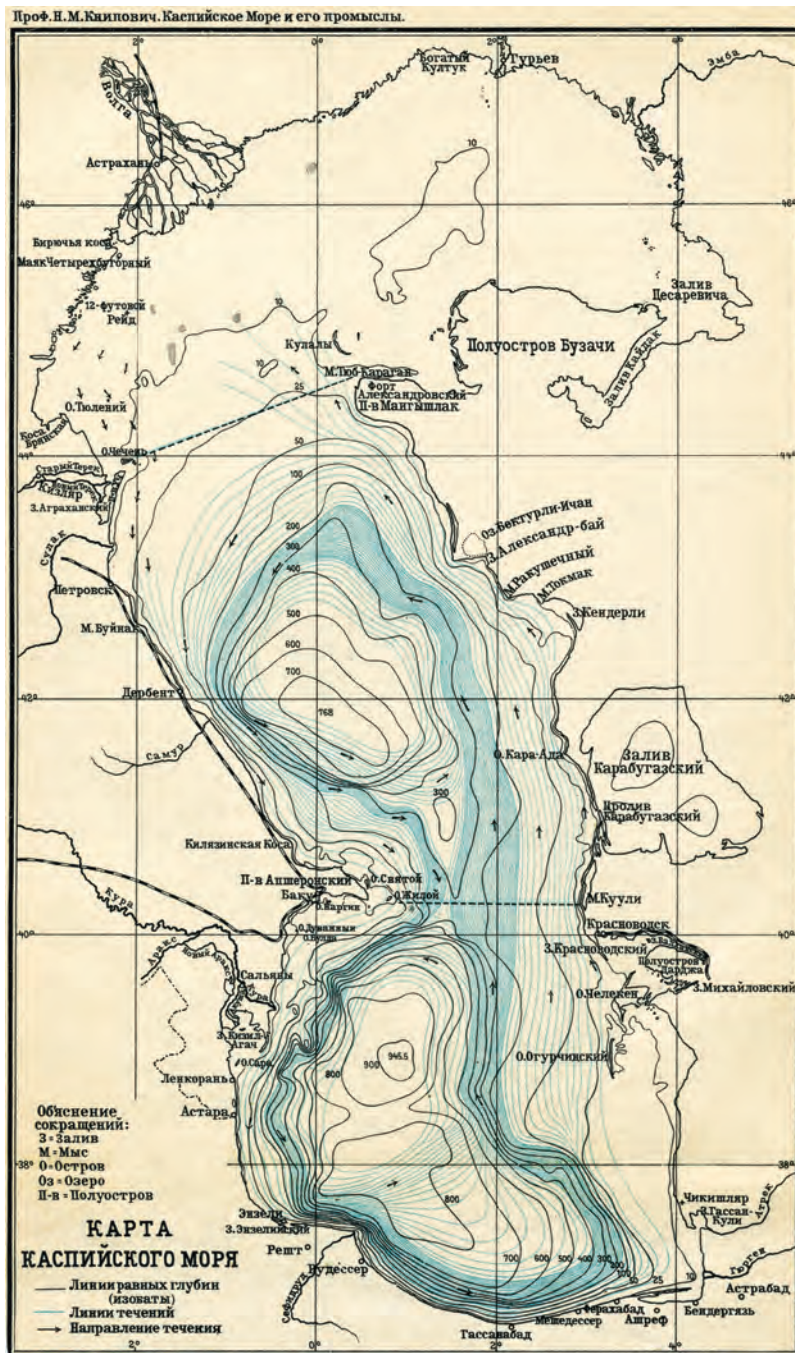


Фото 1. Карта (1904 г.) Каспийского моря (из: Книпович, 1923).



Фото 2. Могила Самуила Готлиба Гмелина, Каякент, Дагестан, 2004 г.



Фото 3. *Proterorhinus nasalis*, сборы Эйхвальда, синтип NMW 33894, SL 53,3 мм.



Фото 4. Карта вод Уральского войска (из: Бородин, 1897).



Фото 6. Пароход «Геок-Тепе». Каспийская экспедиция 1904 г. (из: Bogutskaya et al., 2008).



Фото 7. Сергей Александрович Митропольский, Арсений Арсеньевич Лебединцев, Василий Николаевич Кононов, Николай Михайлович Книпович и Александр Германович Генкель на палубе парохода «Гюк-Теле» (1904 г.) (из: Bogutskaya et al., 2008).

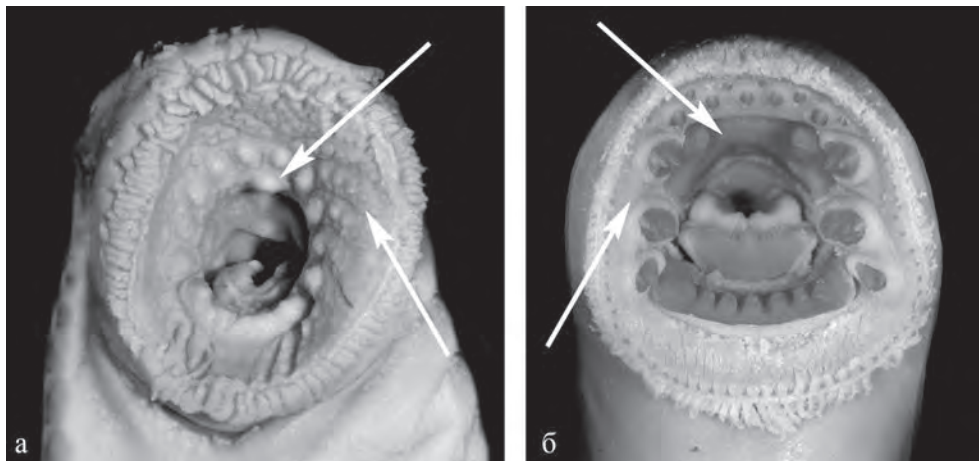


Фото 8. Ротовая воронка: а — *Caspiomyzon wagneri*, синтип NMW 61053; б — *Lampetra* sp., Азовское море (из: Naseka, Diripasko, 2008).



Фото 9. *Vimba persa*, у устья Самура; SL 185 мм.



Фото 10. *Alburnus chalcoides*, у устья Самура; SL 190 мм.



Фото 11. *Alburnus filippii*, синтип *A. eichwaldii*, NMW 55516, Кура; SL 75 мм.



Фото 12. *Alburnus hohenackeri*, в устье Кумы; SL 78 мм.



Фото 13. *Rutilus caspicus*, Махачкала; SL 212 мм.



Фото 14. *Rutilus kutum*, Самур; SL 278 мм.

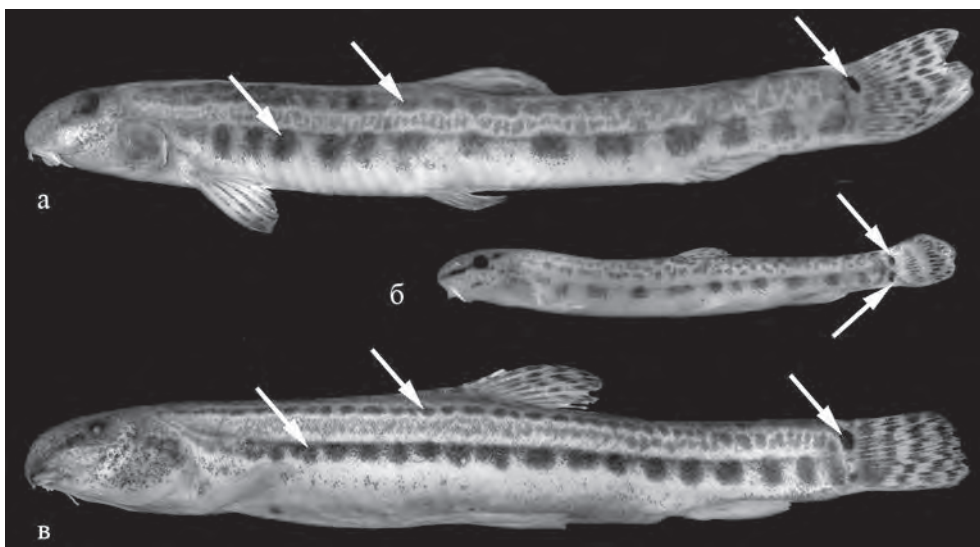


Фото 15. а — *Cobitis taenia*, Астраханский заповедник (фото К.В. Литвинова); б — *C. melanoleuca*, Астраханский заповедник (фото К.В. Литвинова); в — *C. keyvani* CMNFI 2008-0122.2, Иран, Гилян; SL 73 мм.



Фото 16. *Sabanejewia caucasica*, устье Самура; SL 75 мм.



Фото 17. *Salmo ciscaucasicus*, голотип ЗИН РАН 26244; SL 485 мм.



Фото 18. *Gasterosteus aculeatus*, у Аграханского полуострова севернее устья Терека; SL 47,6 мм.



Фото 19. *Pungitius platygaster*, устье р. Башлычай; SL 29,5 мм.



Фото 20. *Sander marinus*, NMW 55555, Каспийское море у Баку; SL 480 мм.



Фото 21. *Anatirostrum profundorum*, синтип *Benthophilus profundorum* Berg, 1927, ЗИН РАН 23134, Каспийское море, 37°58' с.ш. 52°22' в.д.; SL 28 мм.

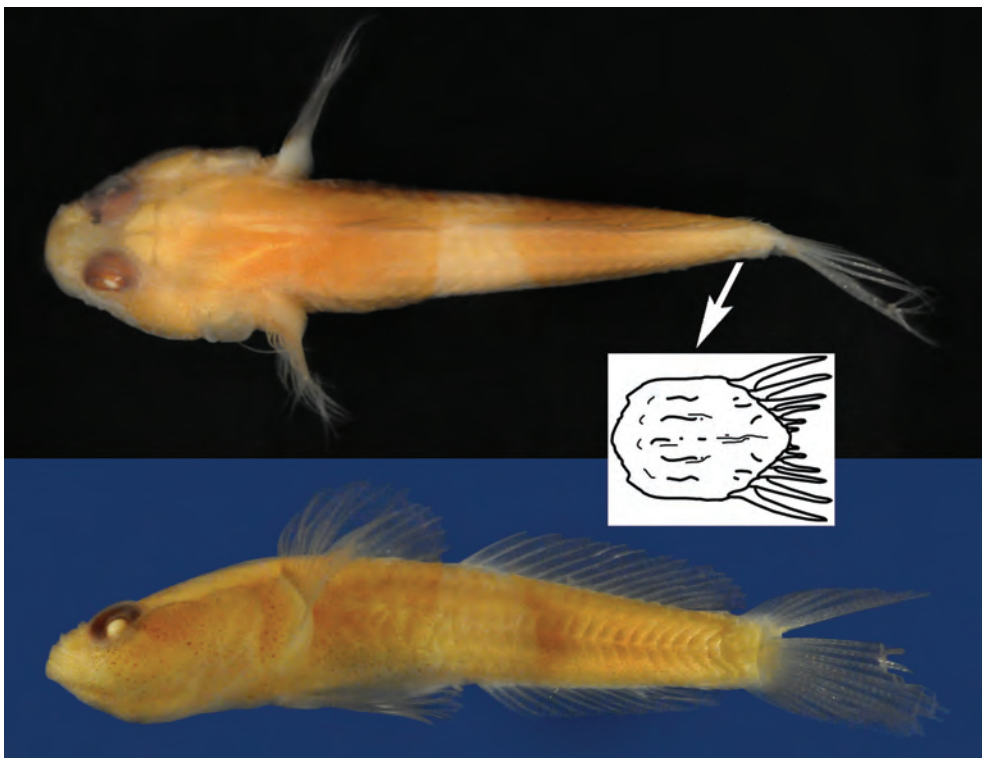


Фото 22. *Benthophiloides brauneri*, ЗИН РАН 15134, Апшеронский пролив у Баку; SL 22 мм.



Фото 23. *Benthophilus abdurahmanovi*, ЗИН РАН 55022, Каспийское море, 45°37' с.ш. 52°22' в.д.; SL 46,8 мм.



Фото 24. *Benthophilus baeri*, ЗИН РАН 55019, Каспийское море, 43°21' с.ш. 51°11' в.д., SL 50,5 мм.



Фото 25. *Benthophilus casachicus*, ЗИН РАН 55020, Каспийское море, 43°21' с.ш. 51°11' в.д., SL 71,5 мм.



Фото 26. *Benthophilus kessleri*, ЗИН РАН 55016, Каспийское море, 42°33' с.ш. 51°49' в.д., SL 34 мм.



Фото 27. *Benthophilus leptocephalus*, Каспийское море, ЗИН РАН 44349 SL 39,7 мм.



Фото 28. *Benthophilus spinosus*, ЗИН РАН 55017, Каспийское море, 43°21' с.ш. 51°11' в.д., SL 43,5 мм.



Фото 29. *Benthophilus svetovidovi*, ЗИН РАН 55014, Каспийское море, 43°40' с.ш. 51° в.д., SL 71,5 мм.



Фото 30. *Caspiosoma caspium*: а, ЗИН РАН 55019, Каспийское море, 43°21' с.ш. 51°11' в.д., SL 37 мм; б, ЗИН РАН (некат.), сборы Пинчука, Средний Каспий; SL 25 мм.



Фото 31. *Neogobius caspius*, NMW 80605, Каспийское море, Иран, Нау-Шар; SL 118,5 мм.



Фото 32. *Neogobius melanostomus affinis*, NMW 34324; у Мангышлака; SL 104,5 мм.



Фото 33. *Neogobius pallasii*, NMW 30458, Каспийское море; SL 93 мм.



Фото 34. *Ponticola goebelii* (синтип *Gobius bogdanowi* Kessler, 1877), NMW 30277, Петровск (Махачкала); SL 108 мм.



Фото 35. *Ponticola gorlap*, NMW 35499; Баку; SL 143 мм.



Фото 36. *Ponticola syrman eurystomus* (синтип *Gobius eurystomus* Kessler, 1877), NMW 29176, Каспийское море; SL 68 мм.



Фото 37. *Hysanogobius bergi*, лектотип ЗИН РАН 25417, Северный Каспий, 12-футовый рейд; SL 24 мм.



Фото 38. *Dreissena rostriformis compressa* Logvinenko et Starobogaton, 1966, голотип ЗИН РАН 1/602-1966; Каспийское море, напротив устья р. Самур, глубина 90 м; длина раковины 6,8 мм.

Фото 39. *Cerastoderma glaucum* (Poiret, 1789), ЗИН РАН 24/44-1897, коллекция Гримма, «северная часть Каспийского моря, пр. 12»; длина раковины 18,6 мм.



Фото 40. *Cerastoderma rhomboides* (Lamarck, 1819), ЗИН РАН 1/44-1897, коллекция Гримма, север Челекенского залива, глубина 20 саженей; длина раковины 12,1 мм.

Фото 41. *Didacna baeri* (Grimm, 1877), лектотип ЗИН РАН 1/44-1879, коллекция Гримма, Каспийское море, ст. 132; 40°32' с.ш. 52°23' в.д. (2°33' в.д. от Баку по Гримму), глубина 20 саженей; длина раковины 24,9 мм.



Фото 42. *Didacna barbotdemarnyi* (Grimm, 1877), лектотип ЗИН РАН 1/44-1879, коллекция Гримма, Каспийское море, ст. 116; 44°17' с.ш. 50°22' в.д. (0°32' в.д. от Баку), глубина 7 сажень; длина раковины 15,34 мм.

Фото 43. *Didacna longipes* (Grimm, 1877), лектотип ЗИН РАН 1/44-1879, Каспийское море, ст. 104, 40°39' с.ш. 50°16' в.д. (0°26' в.д. от Баку), глубина 6 сажень; длина раковины 24,1 мм.

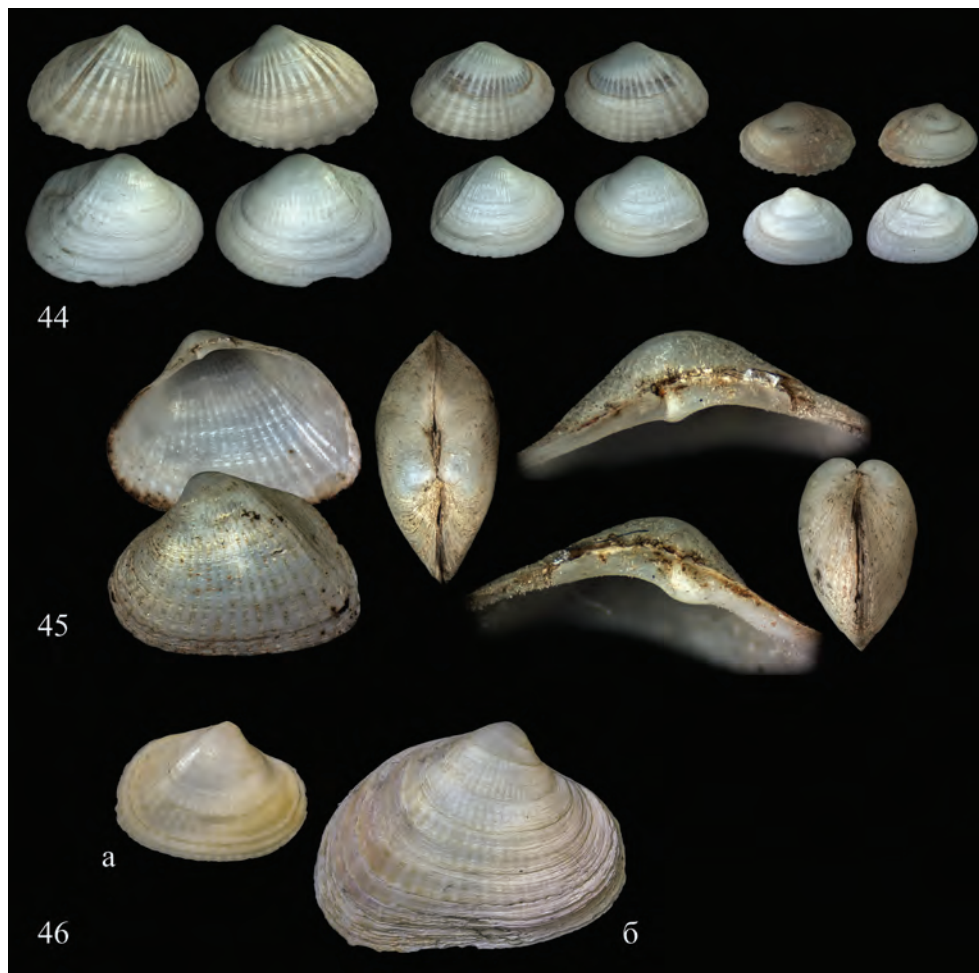


Фото 44. Раковины молодых особей *Didacna barbotdemarnyi* (Grimm, 1877) (верхний ряд) и *Didacna longipes* (Grimm, 1877) (нижний ряд).

Фото 45. *Didacna profundicola* Logvinenko et Starobogatov, 1966, голотип ЗИН РАН 1/10300(1/57-1966), Каспийское море, центральная часть, 39°38' с.ш. 52°02' в.д., глубина 94 м; длина раковины 8,1 мм.

Фото 46. а — *Didacna protracta protracta* (Eichwald, 1841); б — *D. protracta submedia* Andrusov, 1911.



Фото 47. *Didacna pyramidata* (Grimm, 1877), лектотип ЗИН РАН 1/44-1879, коллекция Гримма, Каспийское море, ст. 79, 39°47' с.ш. 49°59'30" в.д. (0°9'30" в.д. от Баку), глубина 35 саженей; длина раковины 18,6 мм.

Фото 48. *Adacna laeviuscula* (Eichwald, 1829), лектотип ЗИН РАН 1/90, коллекция Эйхвальда, Каспийское море, Бакинский залив; длина раковины 35,8 мм.



Фото 49. *Adacna minima ostroumovi* (Logvinenko et Starobogotov, 1967), голотип ЗИН РАН 1/61901, Каспийское море около острова Огурчинский; длина раковины 19,4 мм.

Фото 50. *Adacna acuticosta* (Logvinenko et Starobogotov, 1967), паратип ЗИН РАН 5/44-1897, центральная часть склона Северного Каспия, глубина 22 м; длина раковины 15,5 мм.



Фото 51. *Adacna albida* (Logvinenko et Starobogotov, 1967), голотип ЗИН РАН 1/61900, Каспийское море юго-восточнее Дербента, Самурский разрез, глубина 50 м; длина раковины 15,5 мм.

Фото 52. *Adacna caspia filatovae* (Logvinenko et Starobogotov, 1967), голотип ЗИН РАН 1/44-1897, коллекция Гримма, Каспийское море, Бакинский залив; длина раковины 25,3 мм.



Фото 53. *Adacna caspia knipowitschi* (Logvinenko et Starobogotov, 1966), голотип ЗИН РАН 1/10560, Каспийское море, 39°38' с.ш. 52°08' в.д., глубина 71 м; длина раковины 10 мм.

Фото 54. *Adacna polymorpha* (Logvinenko et Starobogotov, 1967), паратип ЗИН РАН 12/44-1897, коллекция Гримма, центральная часть Северного Каспия, глубина 3 м; длина раковины 15,3 мм.



Фото 55. *Adacna semipellucida* (Logvinenko et Starobogotov, 1967), паратип ЗИН РАН 9/44-1897, коллекция Гримма, Каспийское море возле мыса Токмак, недалеко от берега; длина раковины 16,9 мм.

Фото 56. *Hypanis plicata* (Eichwald, 1829), лектотип, ЗИН РАН 1/205, коллекция Эйхвальда; Каспийское море близ Астрабада (Горгана); длина раковины 11,5 мм.

Род *Dreissena* Van Beneden, 1835

Типовой вид *Mytilus polymorphus* Pallas, 1771 (по монотипии).

Раковина от клювовидной и каплевидной до округло-треугольной, реже овальная, зеленовато-жёлтая, беловатая или коричневато-роговая, часто с радиальными или зигзагообразными тёмными полосами. Макушки настолько сильно смещены вперед, что передний край створок полностью отсутствует. На левой створке под макушкой имеется выраженный в различной степени зубовидный вырост, входящий в соответствующую выемку на правой створке. Зияния между створок нет, септа хорошо развита, мантийная линия без синуса.

Область распространения рода: Европа, черноморско-каспийский бассейн, Передняя Азия; отдельные непреднамеренно интродуцированные инвазионные популяции известны в Северной Америке (Великие озёра) (Старобогатов, Андреева, 1994; Mills et al., 1999; Berkman et al., 2000; Orlova et al. 2004; Therriault et al., 2004; Orlova et al., 2005).

Для Каспийского моря известно 5 рецетных видов, относящихся к под родам *Dreissena* Van Beneden, 1835 и *Pontodreissena* Logvinenko et Starobogotov, 1966. Автохтонные эндемичные *D. elata* (рис. 108) и *D. caspia* (рис. 109) — в настоящее время вытеснены вселившимся *M. lineatus* и считаются вымершими. С середины XX века не известно ни одной достоверной находки живых экземпляров этих видов (Логвиненко, 1965; Логвиненко, Старобогатов, 1967; Старобогатов, Андреева, 1994). Пустые раковины этих видов, отличающиеся относительно толстыми стенками, могут попадаться при сборе бентосных проб. В определитель включены остальные три вида, широко распространённые в Каспии:



Рис. 108. *Dreissena elata* (Andrusov, 1897).

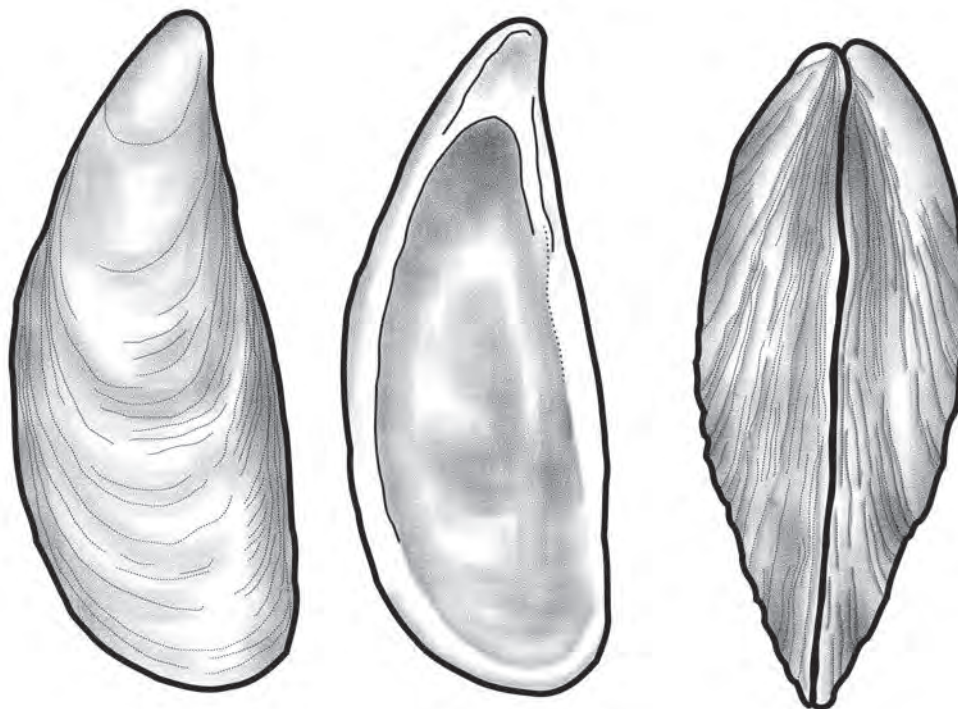


Рис. 109. *Dreissena caspia* Eichwald, 1855.

Dreissena polymorpha (Pallas, 1771) — понто-каспийский инвазионный вид, представленный номинативным *D. polymorpha polymorpha* (Pallas, 1771) и эндемичным каспийским *D. polymorpha andrusovi* (Brusina, 1897) подвидами;

Dreissena rostriformis (Deshayes, 1838) — автохтонный вид, представленный 4 эндемичными подвидами: *D. rostriformis compressa* Logvinenko et Starobogatov, 1966; *D. rostriformis distincta* (Andrusov, 1897); *D. rostriformis grimmi* (Andrusov, 1890) и *D. rostriformis pontocaspica* (Andrusov, 1897);

Dreissena bugensis (Andrusov, 1897) — инвазионный западно-причерноморский вид, недавно обнаруженный в дельте и авандельте Волги, а также в прилегающих участках Северного Каспия.

Моллюски рода *Dreissena* — представители эпибиоса, прикрепляются нитями биссуса к твёрдому субстрату (раковинам, скалам и камням, растениям, гидротехническим конструкциям и т.п., или к уплотненным илистым, илесто-каменистым, ракушечным, илесто-ракушечным, плотным илесто-песчаным и песчаным грунтам) в диапазоне глубин от 0 до нескольких сотен метров. Молодые и, реже, взрослые особи способны к небольшим перемещениям (до 7 см в сутки). При этом они отбрасывают биссус и движутся при помощи ноги (главным образом в ночное время) (Шевченко, 1949; Зевина, 1958). Дрейссены характеризуются эв-

ригалинностью, их солевой диапазон колеблется в пределах от 0 до 14‰ (Ляхнович и др., 1994). Интенсивность дыхания зависит от ряда факторов, основными из которых являются солёность и температура, но, в целом, дрейссены проявляют устойчивость к пониженному содержанию кислорода. Так, для *D. polymorpha* и *D. bugensis* было показано, что они способны существовать в анаэробных условиях без каких-либо необратимых последствий до 3 суток (Ляхнович и др., 1994).

По способу питания представители рода — фильтраторы, сестонофаги; основные пищевые объекты — фитопланктон и взвешенный в воде детрит. Особи раздельнополые, размножаются в тёплое время года. Количество яиц, продуцируемых одной самкой, исчисляется сотнями тысяч. Развитие с пелагической личинкой.

Наиболее широкое распространение в Каспийском море имеют пресноводно-олигогалинная, оксифильная *D. polymorpha* (с подвидами) и солоноватоводная *D. rostriformis* (с подвидами).

Благодаря чрезвычайной плодовитости, моллюски *Dreissena* играют заметную роль в пищевом рационе многих каспийских рыб, в том числе промысловых. Личинки, молодые и, реже, взрослые особи *D. polymorpha* активно поедаются вобллой, лещом, сазаном, бычками, пуголовками, реже осетрами. В свою очередь, бычки, молодь воблы и леща входят в пищевой рацион судака и осетровых рыб (Шорыгин, 1952; Яблонская, 1985; Карпинский, 2002б).

Определительная таблица видов и подвидов рода *Dreissena*

1. Раковина более или менее равносторчатая с отчётливым килем, смещённым ближе к сильно уплощённой брюшной поверхности (угол между брюшной и боковой сторонами створок меньше 90°); биссусная выемка хорошо развита (рис. 110).....2.
- Раковина неравносторчатая без киля или последний выражен только в области макушек. Если на поверхности створок представлена определённая угловатость, то эта область не приближена к брюшному краю. Брюшная поверхность не уплощённая (угол между брюшной и боковой сторонами створок больше 90°); биссусная выемка имеется или отсутствует (рис. 111) 3.
2. Раковина от угловато-каплевидной до округло-треугольной, относительно крупная (длина до 50 мм.), обычно с выраженным рисунком из зигзагообразных полос или тёмная; спинной край сильно выгнут, иногда образует тупой угол; брюшной край прямой, слабо выгнутый или вогнутый (рис. 112а, 118а).....
..... *Dreissena polymorpha polymorpha* (с. 328, 329).
- Раковина меньшего размера (длина до 25 мм), суженная, удлинённо-каплевидная, зигзагообразный рисунок выражен слабо, чаще поверхность светло-бурая; спинной край округлый, отчётливой угловатости не образует; брюшной край прямой или слабо вогнутый (рис. 112б, 118б)
..... *Dreissena polymorpha andrusovi* (с. 328, 329).

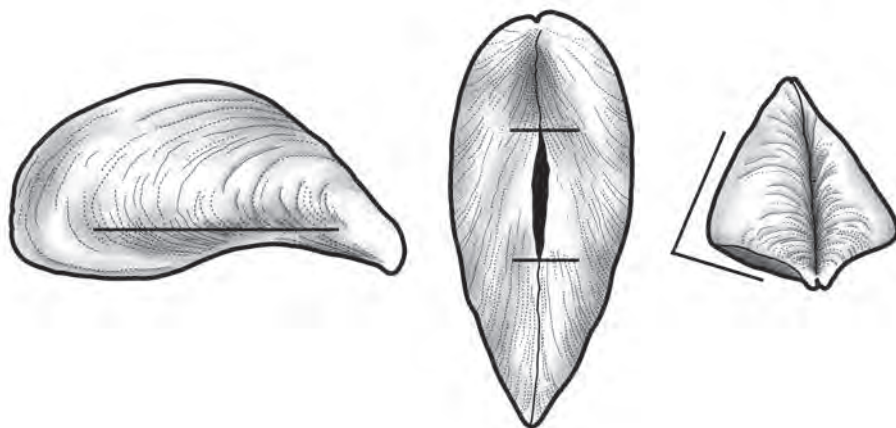


Рис. 110.

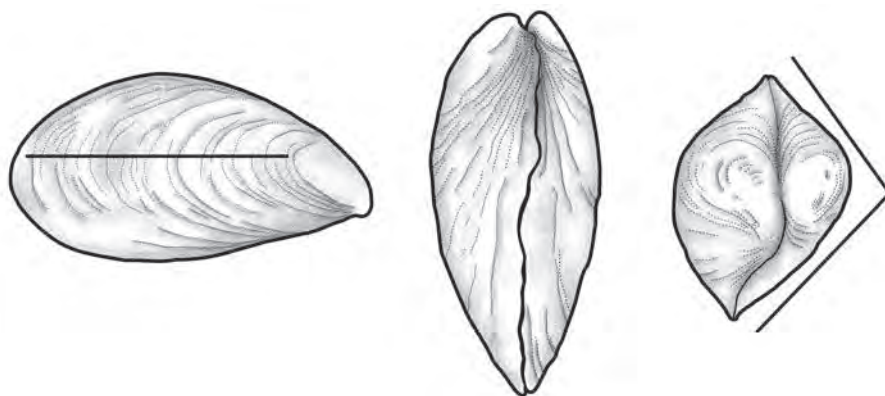


Рис. 111.

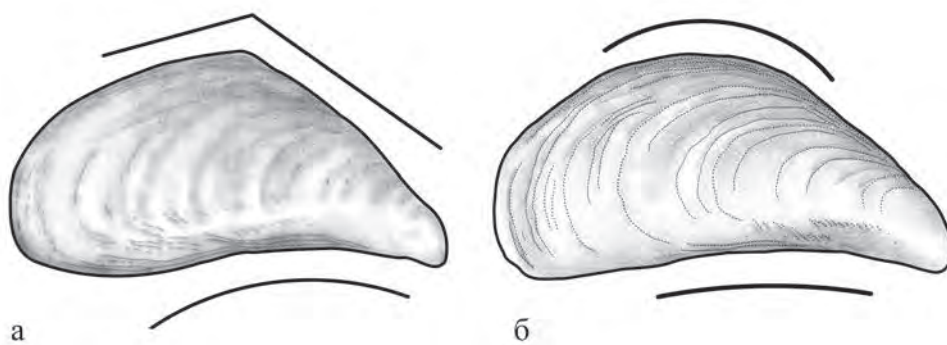


Рис. 112.

3. Раковина округло-треугольная (рис. 113а). Спинной край угловато-выгнутый, иногда настолько сильно, что контуры створок приобретают неравномерно ромбические очертания; брюшной край вблизи макушек вогнутый, реже прямой, в средней части слабо выпуклый; макушки сглаженные, невыступающие, тесно сближенные. Если заострённые, то очень слабо выступающие и разведены незначительно (рис. 113б). Биссусная выемка имеется (рис. 113в). В Каспийском море длина раковины взрослых особей, как правило, 25,0–30,0 мм.....*Dreissena bugensis* (с. 331).
- Раковина каплевидная, иногда округло-ромбическая (рис. 114а). Спинной и брюшной края, как правило, выгнутые; брюшной край вблизи макушек иногда прямой или вогнутый. Макушки острые, сильно выступающие, несближенные (рис. 114б). Биссусная выемка не развита (рис. 114в). В Каспийском море длина раковины взрослых особей, как правило, менее 23,0 мм 4.

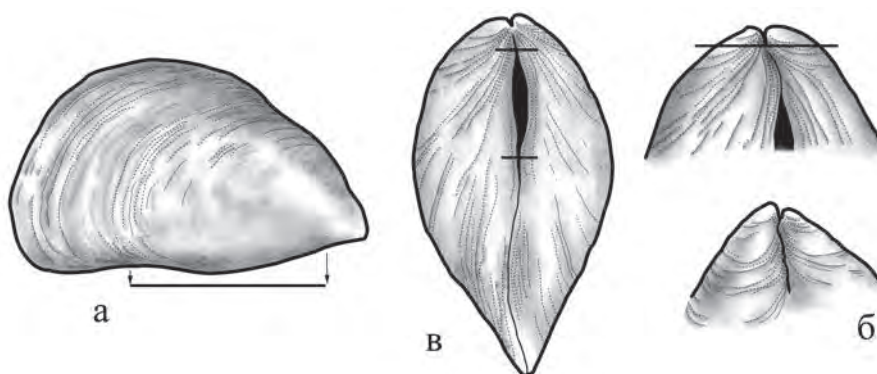


Рис. 113.

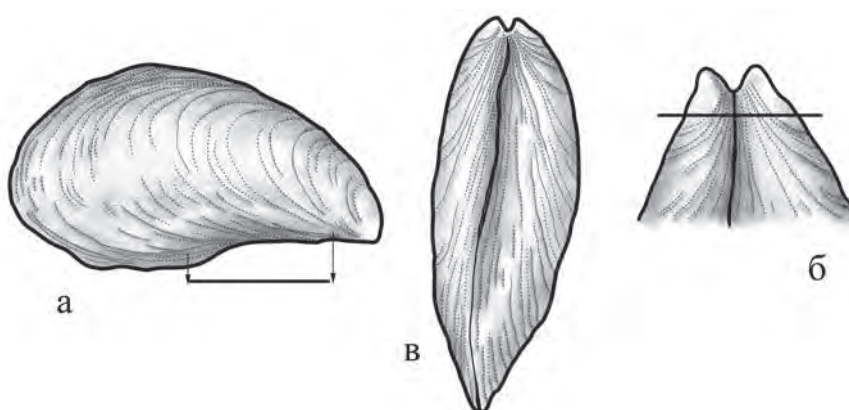


Рис. 114.

4. Раковина удлинённо-каплевидная с более или менее равномерно закруглённым задним краем створок (рис. 115). Умеренно выпуклая (выпуклость составляет 0,42–0,55 длины) или уплощённая (выпуклость составляет 0,28–0,38 длины). Брюшной край прямой или выпуклый (слабо или отчётливо).....5.
- Раковина округло-ромбическая или округло-треугольная (рис. 116). Сильно-выпуклая (выпуклость составляет 0,40–0,70 длины) с резкими, иногда ступенчатыми линиями нарастания. Брюшной край сильно вогнут, или S-образно изогнут (возле макушек вогнут, ближе к заднему краю — выгнут, это хорошо заметно по линиям нарастания вблизи брюшного края) 6 .
5. Раковина уплощённая, светлая, слегка блестящая, линии нарастания, как правило, тонкие мало заметные. Иногда присутствуют несколько резких линий роста. Брюшной край прямой или очень слабо выгнут; со стороны брюшного края вблизи макушек имеется отчётливое вдавление (рис. 117а); у молодых экземпляров собственно брюшной край в этой области вогнут
..... *Dreissena rostriformis compressa* (с. 331).
- Раковина слабовыпуклая, коричневато-роговая, иногда почти белая; с выраженными линиями нарастания. Брюшной край равномерно выгнутый, вдавление со стороны брюшного края вблизи макушек не выражено (рис. 117б)
..... *Dreissena rostriformis distincta* (с. 331).



Рис. 115.

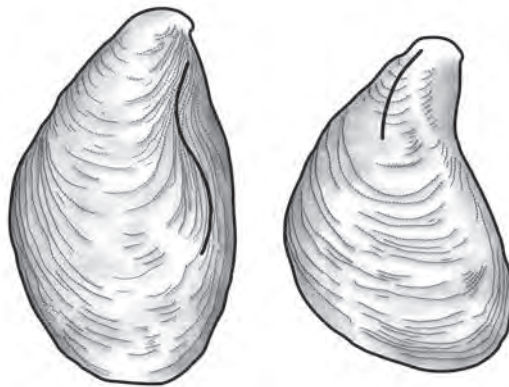


Рис. 116.

6. Раковина округло-ромбическая, тонкостенная, слегка просвечивающая, беловатая. Створки более или менее равномерно выпуклые (в поперечном сечении наклон к брюшному и спинному краям примерно одинаковый); брюшной край S-образно изогнут (рис. 117в). Киль не развит, линии нарастания резкие.....
.....*Dreissena rostriformis grimmi* (с. 331).
- Раковина округло-треугольная, клювовидная, умеренно твёрдостенная, непросвечивающая, беловатая, иногда с рисунком из густых коричневатых линий. Створки неравномерно выпуклые (в поперечном сечении наклон к брюшному краю более крутой, чем к спинному); брюшной край вогнутый; киль, хорошо развитый вблизи макушек, к заднему краю расплывается; линии нарастания не резкие, тонкие (рис. 117г).....*Dreissena rostriformis pontocaspica* (с. 331).

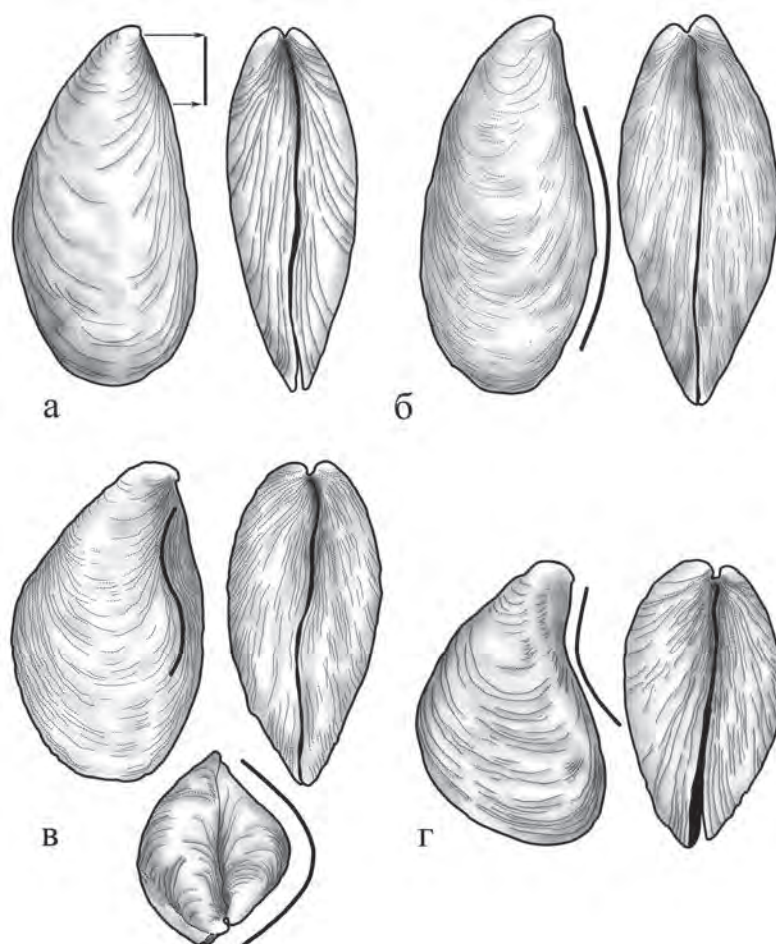


Рис. 117. а — *Dreissena rostriformis compressa*; б — *D. rostriformis distincta*; в — *D. rostriformis grimmi*; г — *D. rostriformis pontocaspica*.

***Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771)**

- Mytilus polymorphus* Pallas, 1771: 368, 435.
Mytilus volgae Chemnitz, 1795: 256, taf. 205, fig. 2028.
Mytilus volgensis Gray, 1825: 139.
Mytilus hagenii Baer, 1825: 11.
Mytilus arca Kickx, 1834: 8°.
Dythalmia danubii Jay, 1835: 19 (nomen nudum).
Tichogonia chemnitzii Rossmäessler, 1835: 113, pl. 3, fig. 69.
Dreissena fluviatilis Bourignat, 1856: 161.
Dreissensia anatolica Locard, 1893: 180, pl. 6, fig. 8.
Dreissensia arnouldi Locard, 1893: 156, pl. 7, fig. 1.
Dreissensia bedoti Locard, 1893: 158, pl. 7, fig. 2.
Dreissensia belgrandi Locard, 1893: 164, pl. 7, fig. 5.
Dreissensia bourguignati Locard, 1883: 260, pl. 23, figs. 1–2.
Dreissensia chantrei Locard, 1883: 261, pl. 23, figs. 3–4.
Dreissensia complanata Locard, 1893: 137, pl. 6, fig. 4.
Dreissensia curta Locard, 1893: 152, pl. 5, fig. 7.
Dreissensia elongata Locard, 1893: 182, pl. 5, fig. 11.
Dreissensia eximia Locard, 1893: 145, pl. 6, fig. 5.
Dreissensia gallandi Locard, 1893: 154, pl. 5, fig. 8.
Dreissensia hellenica Locard, 1893: 169, pl. 6, fig. 2.
Dreissensia hermosa Locard, 1893: 155, pl. 7, fig. 10.
Dreissensia lacunosa Locard, 1893: 150, pl. 7, fig. 9.
Dreissensia letourneuxi Locard, 1893: 147, pl. 5, fig. 9.
Dreissensia locardi Locard, 1893: 162, pl. 7, fig. 3.
Dreissensia lutetiana Locard, 1893: 173, pl. 6, fig. 7.
Dreissensia magnifica Locard, 1893: 166, pl. 7, fig. 7.
Dreissensia occidentalis Locard, 1893: 160, pl. 7, fig. 4.
Dreissensia paradoxa Locard, 1893: 176, pl. 7, fig. 8.
Dreissensia recta Locard, 1893: 168, pl. 5, fig. 6.
Dreissensia servaini Locard, 1893: 143, pl. 6, fig. 3.
Dreissensia siouffi Locard, 1893: 181, pl. 5, fig. 13.
Dreissensia sulcata Locard, 1893: 140, pl. 5, fig. 5.
Dreissensia thiesae Locard, 1893: 146, pl. 6, fig. 1 (как *thiesæ*).
Dreissensia tumida Locard, 1893: 142, pl. 6, fig. 6.
Dreissensia ventrosa Locard, 1893: 138, pl. 5, fig. 4.
Dreissensia westerlundi Locard, 1893: 149, pl. 6, fig. 10.
Dreissena polymorpha var. *angustiformis* Колесников, 1950: 138, табл. XV, фиг. 1–2.
Dreissena cornuliformis Али-Заде, 1961: 54, табл. 5, фиг. 5.
Dreissena gubkini Али-Заде, 1961: 64, табл. 6, фиг. 12.
Dreissena kambai Али-Заде, 1961: 50, табл. 4, фиг. 11.
Dreissena kopetdagica Али-Заде, 1961: 63, табл. 6, фиг. 10–11.
Dreissena lunata Али-Заде, 1961: 49, табл. 4, фиг. 10.
Dreissena nalivkini Али-Заде, 1961: 51, табл. 4, фиг. 12.

Раковина зеленовато- или желтовато-бурая с тёмными зигзагообразными полосами. Слабо неравностворчатая (левая створка более выпуклая). Линии на-

растания резкие. Хорошо развитый киль приближен к брюшному краю, вблизи заднего края несколько расплывается. Брюшная область створок (от киля до брюшного края) сильно уплощённая. Спинной край сильно выгнутый, часто угловатый. Форма, выпуклость и скульптура раковин подвержены сильной изменчивости. Встречаются как сильно вытянутые, узкие, так и короткие, широкие раковины. Брюшной край, как правило, прямой или выгнутый иногда может быть сильно вогнутым.

Распространение. Обитает в пресноводных водоёмах Европы (кроме крайних северных районов) и севера Малой Азии, в Балтийском, Чёрном, Каспийском, Аральском морях и их бассейнах (Старобогатов, 1994; Старобогатов, Андреева, 1994). Во второй половине XX века интродуцирован в Северную Америку (Великие озёра) (Hebert et al., 1989).

В Каспийском море вид распространён в бентосных ценозах Северного Каспия на глубинах от 0 до 10 м. Представлен двумя подвидами, отличающимися окраской, размерами и формой створок, а также, населяющими воды разной солёности. *Dreissena polymorpha polymorpha* (рис. 118а) обитает в опреснённых участках (0–2‰) преимущественно северо-западной части Северного Каспия и в распреснённых придельтовых районах близ впадения рек Сулак и Самур (Средний Каспий), эндемичный каспийский подвид *D. polymorpha andrusovi* (рис. 118б) встречается в более солоноватых водах (2–7‰) в восточной и южной частях Северного Каспия (пустые раковины этого подвида обнаружены на западе Среднего Каспия и в Южном Каспии) (Логвиненко, Старобогатов, 1967, 1968; Набоженко, личн. сообщ.). Несмотря на имеющиеся переходные формы, оба подвида хорошо различимы.

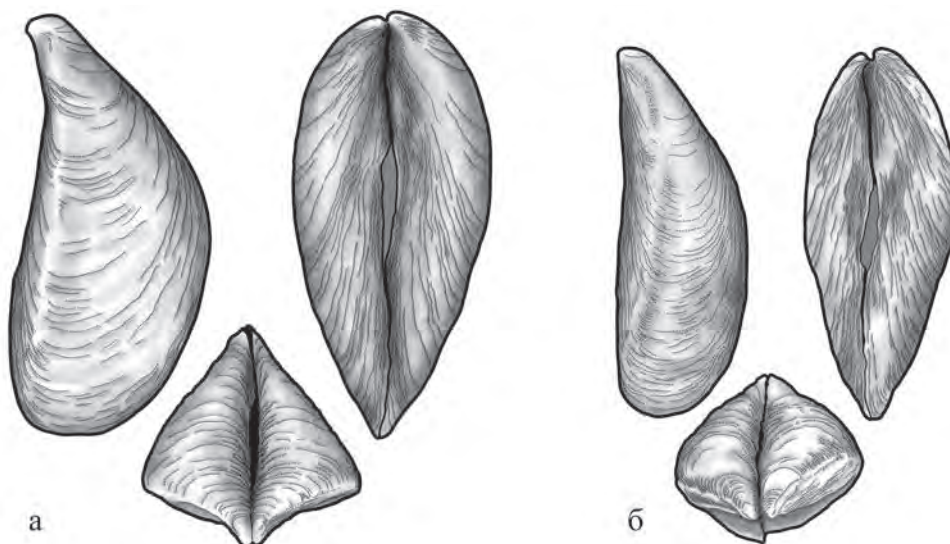


Рис. 118. а — *Dreissena polymorpha polymorpha*; б — *D. polymorpha andrusovi*.

Dreissena polymorpha на глубинах до 3–4 м, в диапазоне солёности 0–7‰ образует большие скопления прикрепляющихся друг к другу особей («щётки» или друзы), схожие с популяциями *Mytilaster lineatus*. В пресных водах (с солёностью 0–2‰) это номинативный подвид, а в олигогалинных (с солёностью 2–7‰) — подвид *D. polymorpha andrusovi*. При жизни, а также после гибели моллюсков такие скопления являются хорошим убежищем для небольших бентосных беспозвоночных (черви, ракообразные). Суммарная фильтрационная активность *D. polymorpha*, сопровождающаяся осаждением взвешенного органического вещества (включая фекалии и псевдофекалии) в донные отложения, способствует увеличению прозрачности воды и, соответственно, протяженности фотической зоны водоёма, а также обуславливает накопление пищевого субстрата для детритофагов-собирателей. Устойчивость к низкой солёности позволяет *D. polymorpha* успешно конкурировать с представителем рода *Mytilaster*.

Природоохранный статус. Не установлен.

***Dreissena rostriformis* (Deshayes, 1838)**

Mytilus rostriformis Deshayes, 1838: p. 61, pl. 4, fig. 14–16.

Mytilus gracilis Rousseau, 1842: 799, pl. p. VI, fig. 14–16.

? *Dreissena caspia* Issel, 1865 (non Eichwald, 1855): 436.

Dreissena brardi Eichwald, 1855: 25.

Dreissena grimmi Андрусов, 1890: 233.

Dreissensia tschoudae var. *pontocaspica* Андрусов, 1897: 178, таб. IX, рис. 27–32, таб. XV, рис. 29–30.

Dreissensia rostriformis var. *distincta* Андрусов, 1897: 165, таб. XIV, рис. 23–24, 26–28.

Раковина меньшего размера (длина до 35 мм.) и более толстостенная по сравнению с предыдущим видом. Беловатая или коричневато-роговая. Как правило, неравностворчатая (правая створка более выпуклая). Киль, если имеется, сильно сглажен, не приближен к брюшному краю или выражен только в области макушек. Спинной край выгнут и в задней части плавно закруглён, брюшной прямой, равномерно выгнутый или S-образно изогнут (вблизи макушек вогнут, ближе к заднему краю выгнут). Линии нарастания выражены в различной степени.

Вид представлен четырьмя рецессивными эндемичными каспийскими подвидами, разобщёнными территориально или по глубине и отличающимися формой, выпуклостью, а также скульптурой раковин (см. определительную таблицу). Номинативный и ещё 8 подвинов известны исключительно из третичных слоёв Прикаспия и Причерноморья. Между всеми подвидами существуют переходные формы, что в ряде случаев затрудняет их определение. Поэтому при идентификации следует учитывать местонахождение определяемых экземпляров. В изменчивости раковин можно проследить определённые закономерности. С увеличением глубины уменьшается выпуклость створок (характерно для *D. rostriformis pontocaspica* и *D. rostriformis compressa*), а при обитании на заиленных грунтах происходит выпрямление и выгибание брюшного края (характерно для *D. rostriformis*

distincta). При этом выпуклые и с S-образно изогнутым брюшным краем раковины *D. rostriformis grimmi* можно считать промежуточными между *D. rostriformis distincta* и *D. rostriformis pontocaspica*.

Распространение. Общее распространение каспийских подвигов — Средний и Южный Каспий на глубинах от 10 м (по восточному берегу), 15–20 м (по западному) до 300 м (возможно, и глубже) (Карпинский, 2002а, б).

***D. rostriformis compressa* Logvinenko et Starobogatov, 1966** (вкл. фото 38) — распространена в Среднем и Южном Каспии на глубинах от 70–80 м до 150–300 м.

***D. rostriformis distincta* (Andrusov, 1897)** — образует массовые скопления вдоль обоих берегов Среднего Каспия и по границе с Северным Каспием на глубинах от 10–25 м до 45–50 м.

***D. rostriformis grimmi* (Andrusov, 1890)** — обитает в восточной и западной частях Среднего Каспия в основном на глубинах 40–80 м, в западной части Среднего Каспия встречается на глубинах от 25 до 90 м (Набоженко, личн. сообщ.).

***D. rostriformis pontocaspica* (Andrusov, 1897)** — обитает в Южном Каспии на глубинах от 20–30 до 80 м (Логвиненко, Старобогатов, 1968; Старобогатов, Андреева, 1994; Карпинский, 2002).

Особь *D. rostriformis* живут в мезогалинных водах при солёности 7–12‰. Представители *D. rostriformis distincta* и *D. rostriformis grimmi* образуют относительно крупные скопления в Среднем Каспии на глубинах 25–30 м. при содержании кислорода в воде не ниже 5 см³/л. (Осадчих, 1988). Обитающие в Южном Каспии, представители *D. rostriformis pontocaspica* и глубоководные моллюски *D. rostriformis compressa*, скоплений не образуют. Проникающие на значительные глубины (150–300 м) моллюски последнего подвида, вероятно, отличаются устойчивостью к пониженному содержанию кислорода в воде. Большой диапазон глубин (от двух десятков до нескольких сотен метров) косвенно свидетельствует об эвритермности представителей *D. rostriformis* (приемлемый для их обитания диапазон температуры от 2,3° до 26 °С.).

Природоохранный статус. Не установлен.

***Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897)**

Dreissensia bugensis Андрусов, 1897: 285–286, табл. 15, рис. 31–37.

Номенклатурно-таксономический комментарий. До настоящего времени среди специалистов нет единого мнения относительно того, является ли *D. bugensis* самостоятельным видом или одним из подвигов *D. rostriformis*. В 1897 г. Андрусов на основе материалов из р. Южный Буг, определённых им в 1890 г. как *D. rostriformis*, описал самостоятельный вид *D. bugensis*, отметив при этом, что «...нельзя отрицать значительного сходства между обеими формами...» (Андрусов, 1897: 286). Позднее взгляды учёных разделились. Невеская (1965) и Бабак (1983) на основе изучения исключительно ископаемых раковин *Dreissena*, а так-

же Террио с соавторами (Therriault et al., 2004) и Орлова с соавторами (Orlova et al., 2005), применившие к изучению дрейссен молекулярно-генетический метод, считают *D. bugensis* одной из внутривидовых форм *D. rostriformis*. В свою очередь, Старобогатов (1994) и Розенберг и Лудянский (Rosenberg, Ludyanskiy, 1994), опираясь на данные по морфологии, резкие экологические различия и пространственную разобщенность, сохраняют для *D. bugensis* видовой статус. Несмотря на весомость аргументов, приводимых названными авторами в пользу защищаемых точек зрения, окончательное решение вопроса о статусе этого таксона невозможно без полноценной таксономической ревизии рода с использованием типового материала, морфологических, молекулярно-генетических, зоогеографических и экологических данных. В настоящем определителе отражено более распространённое в современной русской научной литературе мнение о самостоятельном видовом ранге *D. bugensis*.

Раковина неравносторонняя, округло-треугольная иногда неправильно-ромбическая, относительно крупная (до 30 мм.). Окраска коричневато-бурая, иногда с рисунком из тёмных слабоизогнутых концентрических линий. Створки неравномерно выпуклые; от центра к брюшному краю скошены более или менее отвесно, к спинному — полого (рис. 119). Отчётливый килевой перегиб отсутствует. Иногда в примакушечной области приблизительно посередине створок присутствует килеобразная угловатость. Спинной край выгнутый, образует плавно закруглённую, реже угловатую, дугу. Брюшной край вблизи макушек вогнутый, реже прямой. Линии нарастания тонкие. Макушки сглаженные, невыступающие, тесно сближенные. Биссусная выемка имеется.

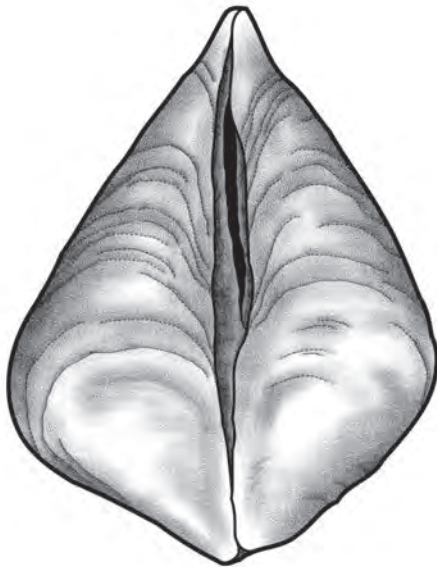


Рис. 119. *Dreissena bugensis*.

Распространение. Исходный ареал охватывает опреснённые участки Днепровско-Бугского лимана Чёрного моря, Южный Буг и нижнее течение Днепра. За последние несколько десятилетий вид широко расселился в крупные реки черноморско-каспийского бассейна (дельта Дуная, Днестр, Днепр с верхними притоками, Дон, Волга), проник в Таганрогский залив Азовского моря и в Северный Каспий (авандельта Волги). Изолированные популяции, связанные с антропохорным заносом особей, известны в северной части Западной Европы (бассейн Рейна) и в Северной Америке (Великие озёра) (Старобогатов, 1994; Старобогатов, Андреева, 1994; Orlova et al., 2004; Orlova et al., 2005; Набоженко и др., 2010; Набоженко, Сон, 2012).

Моллюски *D. bugensis* были отмечены в Каспийском море сравнительно недавно. Популяции разновозрастных особей этого вида обнаружены в опреснённых (0–2‰) участках авандельты Волги на глубинах от 1,5 до 5 м, где эти моллюски встречаются совместно с *D. polymorpha* (Orlova et al., 2004).

Природоохранный статус. Отсутствует (интродуцированный вид).

Семейство CARDIIDAE Lamarck, 1809

Раковина от хрупкой до относительно твёрдостенной, овальная или округло-четырёхугольная, часто с выраженным килем. Макушки расположены приблизительно посередине спинного края или незначительно смещены вперёд. Поверхность раковины покрыта радиальными рёбрами, иногда несущими чешуйки или щетинки; в отдельных случаях рёбра сглажены и почти незаметны. Края створок с внутренней стороны зубчатые или волнистые, перламутровый слой не выражен. Лигament наружный, хорошо развитый, замок гетеродонтный, иногда в той или иной степени редуцированный. Мантийная линия с мелким или относительно глубоким синусом (не более половины длины створки). Мантийный край, снабжённый папиллами или гладкий, в задней части срастается, образуя вводной и выводной сифоны. Края сифонов и иногда вся их наружная поверхность также снабжены папиллами. Нога мощная, относительно длинная, изогнутая. В большинстве случаев кардииды гермафродиты, реже раздельнополые. Развитие с пелагической личинкой.

Семейство объединяет представителей эпи- и инфауны, обитающих на мягких грунтах. Солоноватоводные кардииды населяют илистые, песчаные, илисто-песчаные и песчано-ракушечные грунты. Большинство из них (моллюски подсемейства *Limnocardiinae* Stoliczka, 1871) закапываются в грунт на глубину от длины раковины до 3–7 см. Зарывающийся образ жизни (в частности глубина погружения) накладывает отпечаток на морфологию раковины и мягкого тела этих моллюсков. Как правило, представители эпифауны (например, виды рода *Cerastoderma*) имеют выпуклую толстостенную раковину с хорошо развитыми зубами замка, короткие сифоны и, соответственно, относительно слабо развитые сифональную мускулатуру и мышцы мантийного края. Виды, зарывающиеся в грунт, имеют в той или иной степени тонкостенную раковину с зияниями на заднем или на переднем и заднем краях, а также в различной степени редуцированные зубы замка.

Морские виды семейства широко представлены в Мировом Океане. Солоноватоводные кардииды известны с неогена Европы, ныне они распространены по побережьям Европы, Северной Африки и Передней Азии, а также в Средиземном, Чёрном, Каспийском и Аральском морях. В Каспийском море обитают представители 4 родов подсемейства *Limnocardiinae* Stoliczka, 1871: *Adacna* Eichwald, 1838, *Cerastoderma* Poli, 1795, *Didacna* Eichwald, 1838, *Hypanis* Pander in Ménétriés, 1832.

Определительная таблица родов и подродов семейства Cardiidae

1. Раковина не зияющая (края закрытых створок на всем протяжении смыкаются); створки с выраженной радиальной ребристостью (рис. 120). Количество зубов замка варьирует, но всегда развиты кардинальные зубы. Синус мантийного края не выражен.....2.

— Раковина в разной степени зияющая (при закрытых створках определённые участки задних или задних и передних краёв остаются разомкнутыми); створки с ребристостью, выраженной в различной степени (рис. 121), рёбра резкие округлые, треугольные или более или менее уплощённые и сглаженные; иногда треугольные и неравносторонние в сечении рёбра приподнимаются одним краем. Латеральные зубы отсутствуют, кардинальные развиты (по одному в каждой створке) или в разной степени редуцированы. Синус мантийного края имеется..... 3.

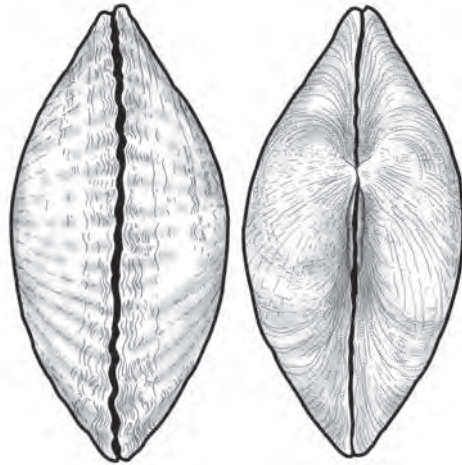


Рис. 120.

2. Раковина (рис. 122) без килевого перегиба, сильно выпуклая (выпуклость составляет 0,65–0,8 длины и 0,7–0,9 высоты створок), в поперечном сечении сердцевидная. Створки с резкими округлыми или округло-треугольными радиальными рёбрами. На поверхности рёбер развиты округлые гранулы или поперечные гребни (чешуйки), особенно хорошо выраженные у молодых особей. У взрослых моллюсков, имеющих чешуйки, последние могут на рёбрах стираться, но сохраняются в междорёберных промежутках. Междорёберные промежутки заметно уже рёбер. Как кардинальные, так и латеральные зубы замка хорошо развиты *Cerastoderma* (с. 338).

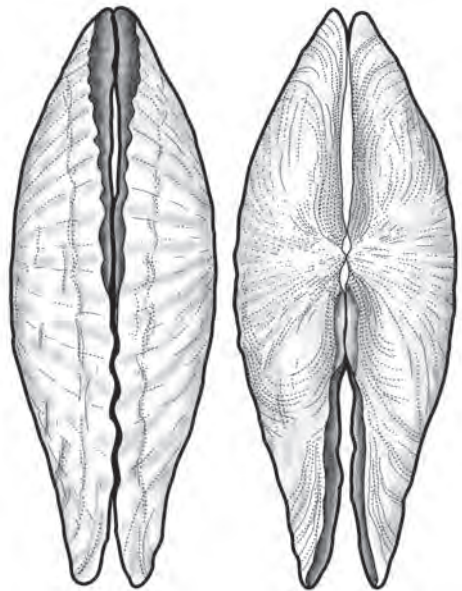


Рис. 121.

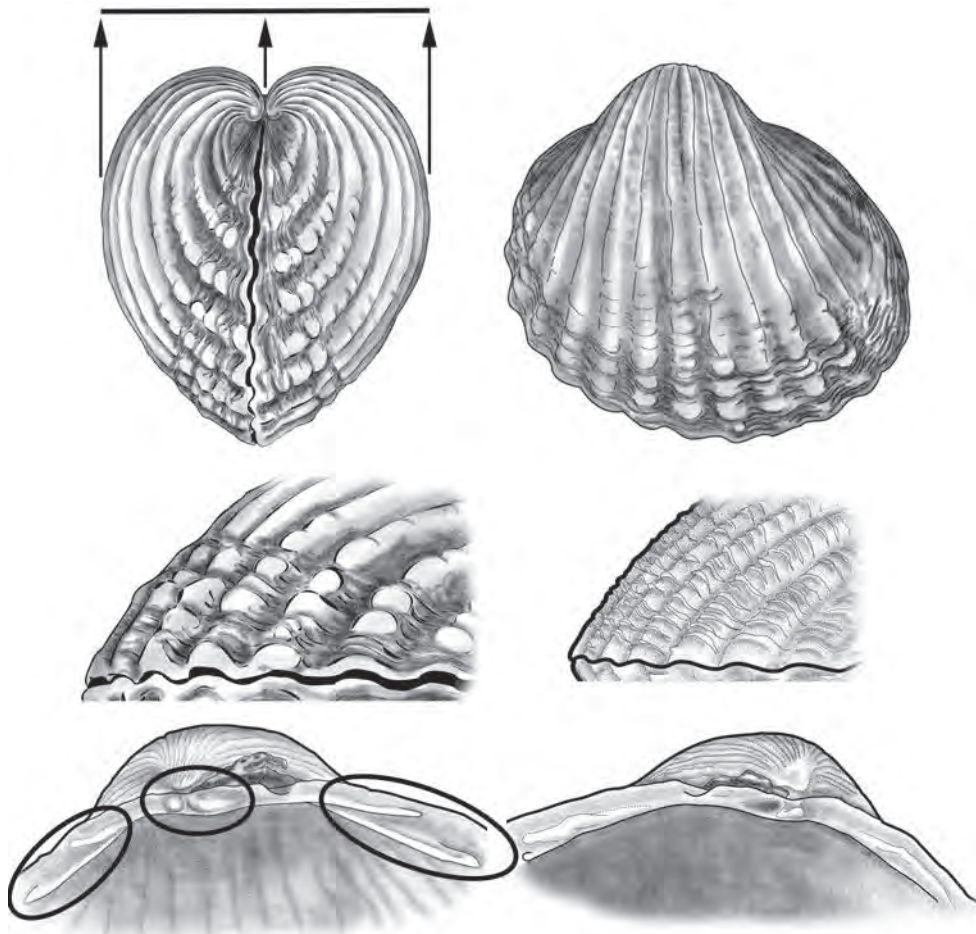


Рис. 122.

- Раковина (рис. 123) в задней части с килевым перегибом, обычно менее выпуклая, чем у *Cerastoderma* (выпуклость составляет 0,3–0,8 длины и 0,4–0,8 высоты створок), в поперечном сечении от овальной и овально-конической до овально-треугольной и сердцевидной; если сердцевидная или овально-треугольная, то на месте килевого перегиба развит киль, иногда снабжённый острым ребром. Рёбра уплощённые, иногда сильно сглаженные, без гранул или чешуек, по ширине равны межрёберным промежуткам или шире. Кардинальные зубы хорошо развиты, а латеральные отсутствуют или едва заметные, рудиментарные *Didacna* (с. 343).
3. Раковина округло-, вытянуто- или яйцевидно-овальная (с суженным задним краем створок); умеренно толстостенная, непросвечивающая, с отчётливыми,

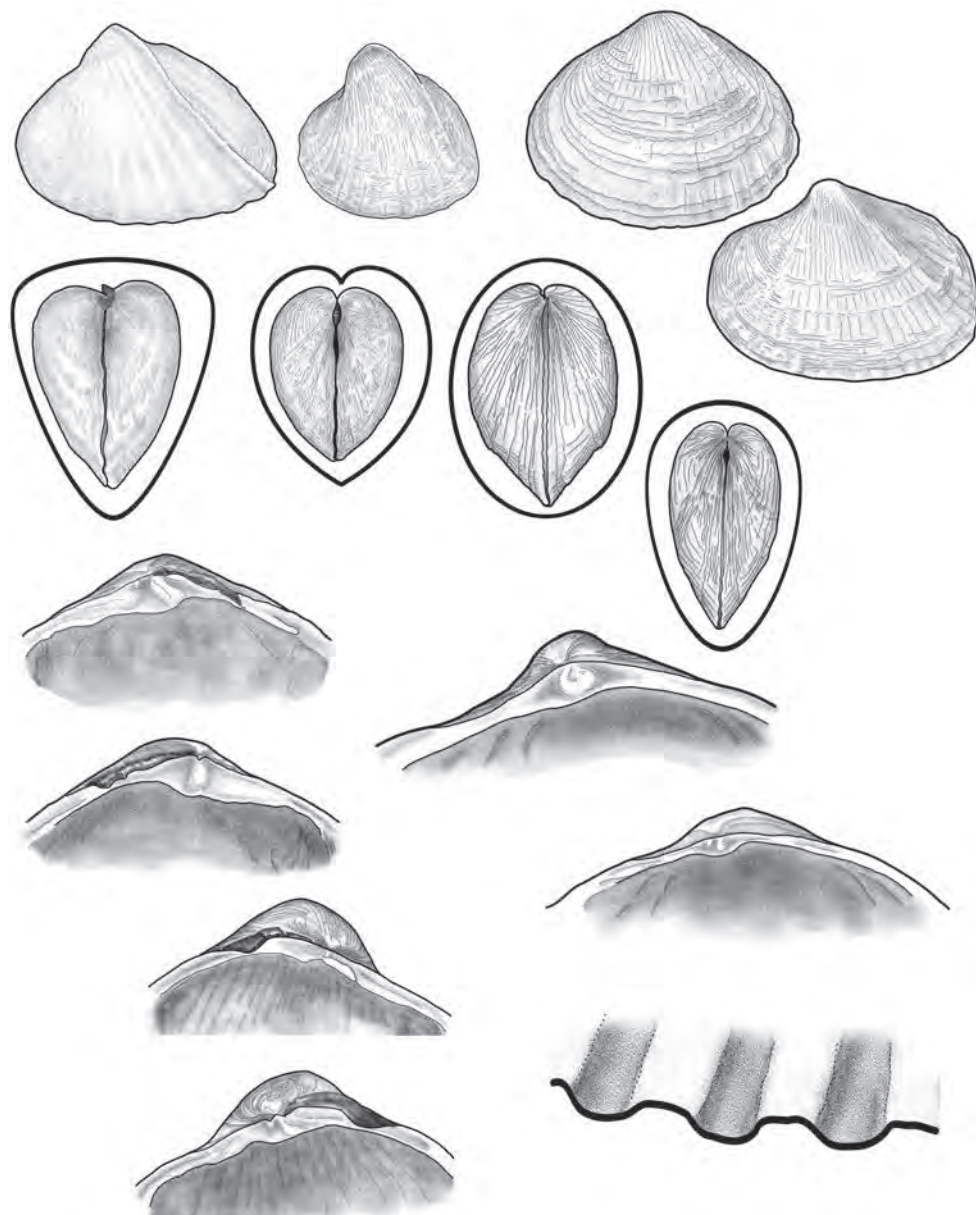


Рис. 123.

- в разной степени сглаженными рёбрами. Синус мантийной линии неглубокий — $\frac{1}{3}$ длины створки или менее (рис. 124а). Если раковина тонкостенная и просвечивающая, то створки треугольно-овальные или яйцевидно-овальные (с суженным передним краем), покрыты неравносторонними рёбрами, приподнятыми с одного края, и мантийный синус глубокий — более $\frac{1}{3}$ длины створки (рис. 124б). Кардинальные зубы развиты в разной степени (рис. 124в), но всегда имеются *Adacna* (с. 358).
- Раковина неправильно четырёхугольно-овальная, тонкостенная, просвечивающая; в передней части с высокими треугольными рёбрами, иногда, ближе к периферии, несущими чешуйки; в задней области рёбра сглаживаются, раздвигаются, но всегда отчётливо представлены (рис. 125а). Глубина синуса мантийной линии около $\frac{1}{3}$ длины створки (рис. 125б). Замок полностью редуцирован (рис. 125в)..... *Hypanis* (с. 384).

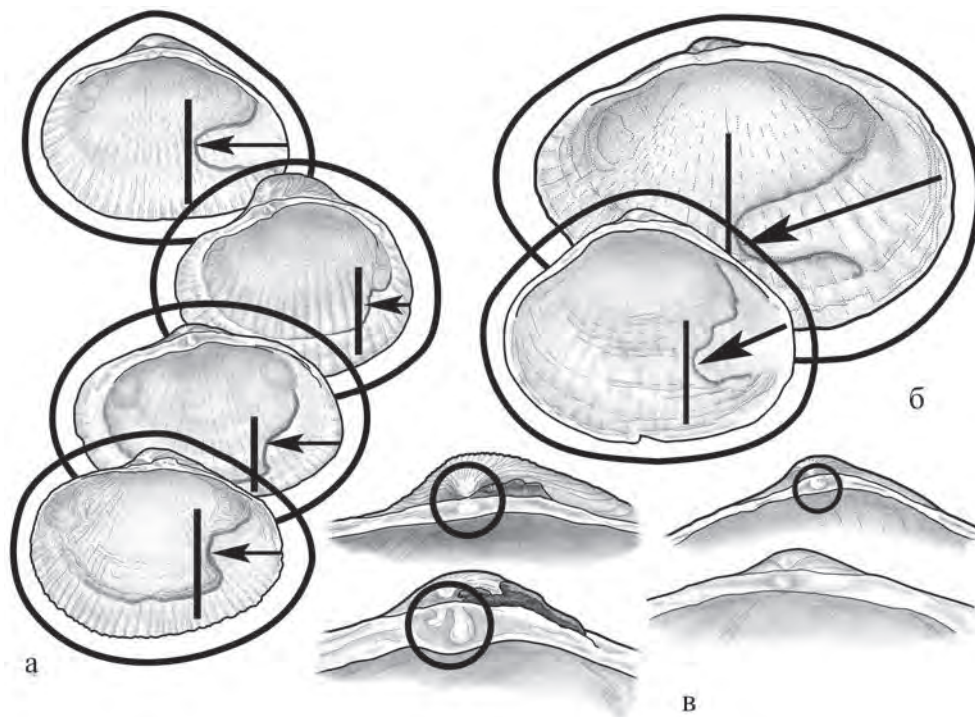


Рис. 124.

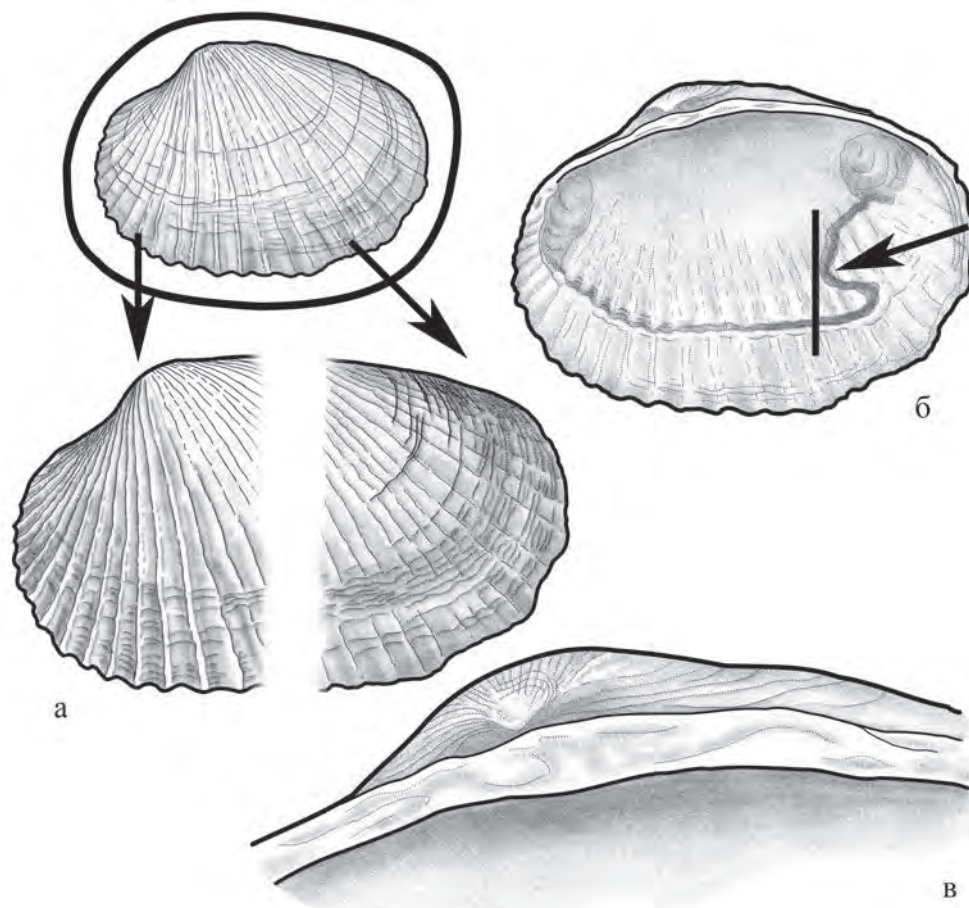


Рис. 125.

Род *Cerastoderma* Poli, 1795

Типовой вид: *Cardium edule* Linnaeus, 1758 (по последующему обозначению).

Раковина твёрдостенная с более или менее неправильно округлыми выпуклыми створками, покрытыми резкими, бугорчатыми рёбрами. Ближе к периферии створок на рёбрах, а чаще в межрёберных промежутках, могут присутствовать концентрические чешуевидные складки или чешуйки (дериваты концентрических складок). Макушки располагаются по центру спинной стороны или чуть смещены к переднему краю. Замок гетеродонтного типа включает хорошо развитые кардинальные зубы (по 2 на каждой створке) и латеральные зубы (2 передних и 2 задних на правой створке и 1 передний и 1 задний — на левой). Зияния между створками и синус мантийной линии отсутствуют. Нога длинная, цилиндрическая, закруглённая на конце и слегка согнутая в средней части. Края мантии сра-

стаются в двух местах: между сифонами и ниже вводного сифона. Сифоны широкие и короткие (около 1 см).

Cerastoderma — обширный морской род, известный с триаса. Его ископаемые представители в черноморско-каспийском регионе — с раннего олигоцена (Старобогатов, 1970; Nevesskaja et al., 2001). Современные моллюски этого рода населяют Атлантический океан, северные моря, Балтийское, Средиземное, Адриатическое, Мраморное, Чёрное, Азовское, Каспийское моря. Возможно, представители рода сохранились в Аральском море. Предпочитают прибрежные воды, солоноватоводные лиманы и эстуарии (Невесская, 1965; Старобогатов, 1970; Кантор, Сысоев, 2005).

Виды рода *Cerastoderma* — представители эндобиоса, подвижные сестонофаги. В процессе движения взмучивают (за счёт тока воды из выводного сифона) лёгкие частицы поверхностного слоя грунта, которые могут втягиваться вводным сифоном и использоваться в пищу. Такая деятельность сифонов способствует закапыванию животного в грунт, так что на поверхности остаются только небольшая часть раковины и направленные вверх сифоны (Невесская, 1965). По отношению к солёности эвригалинны (встречаются в диапазоне солёности 2,5–31‰). Известны находки в гиперсолонённых лагунах при 63‰ (Vatova, 1959; Невесская, 1965). Предпочитают мягкие песчаные (с легкой примесью ила), илисто-песчаные, илистые с примесью ракушки грунты и заиленные ракушечники. Устойчивы к температурным колебаниям и дефициту кислорода (Невесская, 1965).

В Каспийском море обитают два средиземноморских по происхождению вида — *Cerastoderma rhomboides* (Lamarck, 1819) и *Cerastoderma glaucum* (Poiret, 1789), проникшие через Кумо-Манычский пролив, существовавший около 13 тыс. лет назад (Карпинский, 2002а). Они входят в состав инфауны и распространены на глубинах до 50 м при солёности не ниже 5‰. Их ареалы занимают глубоководную часть Северного Каспия, сплошной полосой простираются вдоль западного побережья Среднего Каспия, западного и восточного побережий Южного Каспия. У восточного побережья Среднего Каспия моллюски рода *Cerastoderma* встречаются спорадически. Наиболее плотные поселения представлены на глубинах до 20 м и насчитывают около 800 экз./м² (биомасса более 200 г/м²). До глубины 50 м численность и биомасса церастодерм постепенно снижается. Это связано с постоянно низкими температурами нижнего термоклина (летом не выше 10 °С, зимой 3–4 °С), замедляющими половое созревание особей этого рода, а также с дефицитом подходящих для этих моллюсков биотопов. Донные отложения на глубинах около 50 м представлены мощным слоем хорошо промытого крупного ракушечника, мало пригодного для зарывания особей в грунт (Набоженко, личн. сообщ.). Личинки видов рода *Cerastoderma* в большом количестве появляются в планктоне со второй половины мая при температуре воды около 17 °С и держатся в толще воды от нескольких недель до 1 месяца. Молодь и взрослые особи видов рода *Cerastoderma* не являются основными, кормовыми объектами промысловых каспийских рыб. Однако они регулярно встречаются в рационах воблы, леща (в центральной и восточной частях Северного Каспия),

бычков, пуголовок, крупных осетров и севрюги (преимущественно в западной части Среднего и Южного Каспия) (Шорыгин, 1952; Яблонская, 1985). В качестве стабильного компонента они входят только в пищевой рацион шипа (*Acipenser nudiventris* Lovetsky, 1828) (Карпинский, 2002б), однако из-за низкой численности эта рыба не имеет важного промыслового значения. Планктонные личинки моллюсков рода *Cerastoderma* активно потребляются ихтиопланктоном. Ресурсное значение церастодерм в Каспийском море (помимо роли в трофических цепях) во многом определено их конкуренцией за места обитания (мягкие, илистые грунты) и пищевые ресурсы (планктоногенный детрит) с *Abra segmenta* — одним из основных трофических объектов осетровых рыб (Карпинский, 2002б). В настоящее время ареалы видов рода *Cerastoderma* в Среднем Каспии существенно сократились за счёт вытеснения аброй с мягких грунтов (Карпинский, 2002б).

Определительная таблица видов рода *Cerastoderma*

1. Раковина (рис. 126) толстостенная, выпуклая (выпуклость составляет 0,8–0,9 высоты, 0,75–0,8 длины), с сильно выступающими макушками (возвышение макушки над задним кардинальным зубом правой и передним кардинальным зубом левой створок — 0,1–0,12 высоты раковины) и широкими округлыми в поперечном сечении рёбрами. Рёбра отчётливо гранулированные — в передней

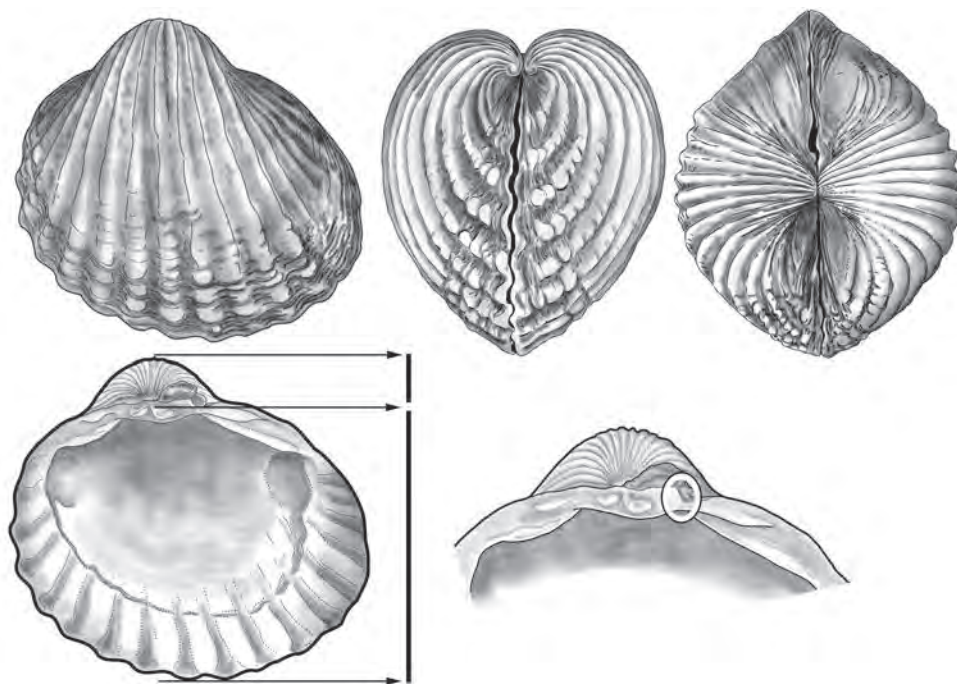


Рис. 126.

области створок или по всей поверхности (у молодых особей) — с широко расставленными поперечными гребнями и конхиолиновыми чешуйками. Зубы замка утолщённые. Задний кардинальный зуб правой створки овальный или округло-треугольный в поперечном сечении. Нимфа сзади косо срезанная. Соответствующий рёбрам бороздчатый рельеф внутренней поверхности створок хорошо выражен только вблизи заднего и брюшного краёв

- *Cerastoderma glaucum* (с. 342).
- Раковина (рис. 127) тонкостенная или умеренно толстостенная, уплощённая (выпуклость составляет 0,7–0,75 высоты, 0,6–0,65 длины), с мало выступающими макушками (возвышение макушки над задним кардинальным зубом правой и передним кардинальным зубом левой створки — 0,06–0,08 высоты раковины) и широкими уплощёнными в поперечном сечении рёбрами. Рёбра вблизи переднего и брюшного краёв створок несут тесно сближенные поперечные гребни, сменяющиеся к заднему краю конхиолиновыми чешуйками. Зубы замка тонкие. Задний кардинальный зуб правой створки уплощённый в поперечном сечении. Нимфа сзади в виде вогнутой дуги переходит в замочную площадку. Соответствующий рёбрам бороздчатый рельеф хорошо выражен на большей части внутренней поверхности створок.....

..... *Cerastoderma rhomboides* (с. 343).

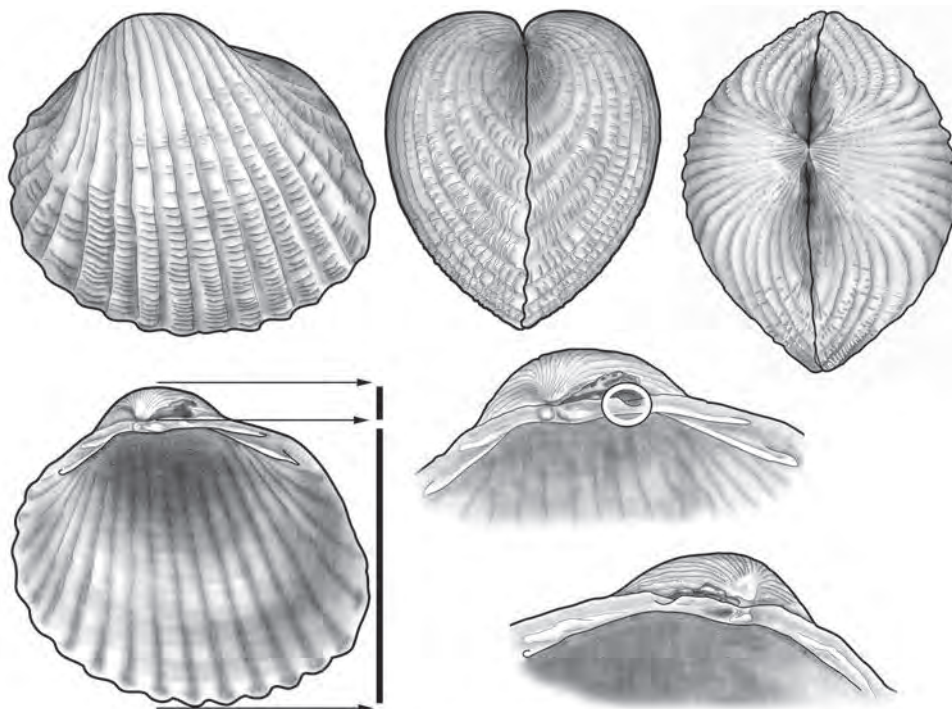


Рис. 127.

***Cerastoderma glaucum* (Poiret, 1789)** (вкл. фото 39)

- Cardium glaucum* Poiret, 1789: 13.
Cardium glaucum Bruguiere, 1789: 22.
Cardium clodiense Brocci, 1814: 500, tav. XIII, fig. 3.
Cardium rusticum sensu Eichwald, 1829 (non Linnaeus, 1758): 283.
Cardium belticum Reeve, 1844: 232.
Cardium eichwaldi Reeve, 1844 (non Krynicki, 1837): 229.
Cardium edule var. *umbonatum* Wood, 1850: Tab. XIV, fig. 2b.
Cardium ornatum Eichwald, 1855: 37, Taf. X, fig. 5–7.
Cardium isthmicum Issel, 1869: 74.
Cardium edule var. *altior* Bucquoy et al., 1892: 293, Pl. 47, fig. 1.
Cardium edule var. *batesoni* Bucquoy et al., 1892: 293, Pl. 46, fig. 7,8.
Cardium edule var. *paludosa* Bucquoy et al., 1892: 295, Pl. 47, fig. 13.
Cardium edule var. *quadrata* Bucquoy et al., 1892: 295, Pl. 47, fig. 14–17.
Cardium rectidens var. *minor* Coen, 1915: ?
Cardium glaucum var. *rectidens* Coen, 1915: ?
Cardium glaucum var. *syrticum* Coen, 1915: ?
Cardium glaucum var. *crassum* Coen, 1915 (non Gmelin, 1791): ?
Cardium glaucum marsi Nordsieck, 1969: 34.

Раковина толстостенная, выпуклая, округлая или округло-овальная (отношение высоты створок к их длине 0,9–0,95). Снаружи светло бурая, бурая, реже лиловато-бурая, иногда с широкими концентрическими полосами. Внутренняя поверхность створок в области заднего и брюшного краёв может быть коричневатой. Макушки сильно выступающие, слегка смещённые к переднему краю. Высота макушек равна длине лигамента или не менее $\frac{3}{4}$ его длины. Закруглённые углы при переходе заднего края створок в спинной и брюшной края — почти незаметны. Округлые в сечении рёбра отчётливо гранулированные (особенно в передней области створок) с широко расставленными поперечными гребнями, выраженными вблизи переднего и брюшного краёв и конхиолиновыми чешуйками, выраженными в центральной и задней областях створок. Вблизи заднего края конхиолиновые чешуйки могут быть тесно сближенными. Зубы замка утолщённые или относительно тонкие, но всегда толще, чем у *C. rhomboides*. Задний кардинальный зуб правой створки в поперечном сечении овальный или округло-треугольный. Задний край нимфы переходит в замочную площадку в виде резко и круто падающей вогнутой дуги. Соответствующий рёбрам бороздчатый рельеф внутренней поверхности створок хорошо выражен только вблизи заднего и брюшного краёв. В центральной и примакушечной областях внутренней поверхности створок (как правило у молодых особей) могут присутствовать соответствующие рёбрам полосы, но не бороздовидные углубления.

Длина раковин взрослых особей до 35 мм, высота до 33 мм, выпуклость до 25–28 мм.

Распространение. Атлантический океан (у европейского побережья), Средиземное, Адриатическое, Мраморное, Аральское, Каспийское, Азовское, Чёрное,

Балтийское моря. В Каспийском море это один из наиболее широко распространённых видов. Особи встречаются в Северном, Среднем и Южном Каспии на глубинах 10–50 м (Невесская, 1965; Старобогатов, 1974; Кантор, Сысоев, 2005).

Природоохранный статус. Не установлен.

***Cerastoderma rhomboides* (Lamarck, 1819)** (вкл. фото 40)

Cardium rhomboides Lamarck, 1819: 18.

Cardium edule Eichwald, 1829 (non Linnaeus, 1758): 283.

Cardium lamarcki Reeve, 1843: 228, Pl. XVIII, 93.

Раковина тонкостенная, но не хрупкая, иногда умеренно толстостенная, слегка уплощённая, округло-овальная или овально-четырёхугольная (отношение высоты створок к их длине не превышает 0,9). Окраска раковины снаружи бурая, часто с лиловыми или буро-фиолетовыми концентрическими полосами, расширяющимися к периферии створок. Внутренняя поверхность створок может быть коричневатой. Макушки мало выступающие, заметно смещённые к переднему краю. Высота макушек около $\frac{1}{2}$ (не более $\frac{3}{4}$) длины лигамента. Задний край створки обычно образует сильно закруглённые углы при переходе в спинной и брюшной края. Уплощённые рёбра в передней области створок и вблизи брюшного края несут тесно сближенные поперечные гребни, сменяющиеся к заднему краю также сближенными конхиолиновыми чешуйками. В центральной и макушечной областях створок поперечные гребни и чешуйки на рёбрах отсутствуют или выражены крайне слабо. Зубы замка тонкие; задний кардинальный зуб правой створки в поперечном сечении уплощённый. Задний край нимфы косо срезанный, реже почти вертикальный. Соответствующий рёбрам бороздчатый рельеф хорошо выражен на большей части внутренней поверхности створок, даже у крупных особей.

Длина до 35 мм, высота до 26 мм, выпуклость до 23 мм.

Распространение. Аральское, Каспийское, Азовское, Чёрное, Балтийское моря. В Каспийском море — в Северном Каспии, вдоль западного побережья Среднего Каспия, западного и восточного побережий Южного Каспия. Особи держатся на мелководьях (до 10 м) (Логвиненко, Старобогатов, 1968; Старобогатов, 1974; Кантор, Сысоев, 2005).

Природоохранный статус. Не установлен.

Род *Didacna* Eichwald, 1838

Типовой вид: *Cardium trigonoides* Pallas, 1771 (по последующему обозначению).

Раковина округло-треугольная, овальная или округлая неправильно-четырёхугольная, твёрдостенная, равностворчатая, с более или менее сдвинутой вперёд или центральной макушкой; килевой перегиб отчётливый, иногда резкий и снабжённый пластинчатым ребром. Поверхность створок покрыта плоскими радиальными рёбрами. В замке развиты лишь кардинальные зубы — по 2 в каждой створке. Иногда один из них в той или иной степени редуцирован. Латеральные

зубы отсутствуют или рудиментарны. Лигамент наружный. Мускульные отпечатки почти равные, синус отсутствует. Внутренняя поверхность створок имеет бороздчатый рельеф (более резко выраженный на периферии), соответствующий рёбрам. Ротовые лопасти широкие, треугольные. Нога угловато изогнутая. Мантийные края срастаются сзади, образуя два коротких неподвижных сифона, края которых покрыты мелкими сосочками.

Дидакны возникли на рубеже эо- и неоплейстоцена (ок. 900 тыс. лет назад), как полагают, в южной части Каспийского моря (Апшеронский водоём). В настоящее время из черноморско-каспийского бассейна известно 82 вида рода *Didacna*: семьдесят четыре ископаемых (плейстоценового времени) и 8 рецентных (Nevesskaja, 2007):

Didacna trigonoides (Pallas 1771),
Didacna pyramidata (Grimm, 1877),
Didacna baeri (Grimm, 1877),
Didacna longipes (Grimm, 1877),
Didacna parallela Bogatshev, 1932,
Didacna barbotdemarnii (Grimm, 1877),
Didacna profundicola Logvinenko et Starobogatov, 1966,
Didacna protracta (Eichwald, 1841).

Все перечисленные виды эндемичны для Каспийского моря и приурочены к мезогалинным водам. Из них *D. trigonoides* и *D. barbotdemarnii* распространены по всему морю, остальные 6 видов обитают в Среднем и Южном Каспии. Дидакны — малоподвижные представители инфауны с короткими сифонами, которые при зарывании моллюска в грунт всегда направлены вверх. Они предпочитают широкий спектр грунтов: от песчаных грунтов и битой ракуши до смешанных твердых грунтов. Взрослые особи, как правило, наполовину зарываются в грунт. Молодые — могут закапываться почти целиком, оставляя на поверхности лишь небольшую часть раковины и сифоны. Моллюски рода обитают в диапазоне глубин от 0 до 35–50 м, отдельные виды (*D. protracta*, *D. pyramidata*) проникают глубже 70 м (Логвиненко, Старобогатов, 1962; Ахвледиани, 1966; Логвиненко, Старобогатов, 1968). По способу питания виды *Didacna* — фильтраторы, принимающие пищу, взвешенную в толще воды. Основными кормовыми объектами являются взмученный детрит, микроводоросли, личинки других моллюсков (Ахвледиани, 1966). Солевой диапазон, приемлемый для оптимального существования каспийских дидакн, составляет 3–14‰ (Ахвледиани, 1966; Карпевич, 1946; Набоженко, личн. сообщ.). Часто дидакны образуют совместные биоценозы с видами из родов *Dreissena*, *Mytilaster* и *Cerastoderma*.

В качестве кормовых объектов моллюски рода *Didacna* входят в пищевые рационы воблы, леща, бычков, пуголовок. В свою очередь, эти рыбы составляют значительную часть рациона некоторых осетровых и судака.

Определительная таблица видов рода *Didacna*

1. Раковина в задней части с острым хорошо выраженным по всей длине или, по крайней мере, вблизи макушки килевым перегибом; иногда развит пластинчатый киль; брюшной край округло выгнут (рис. 128).....2.

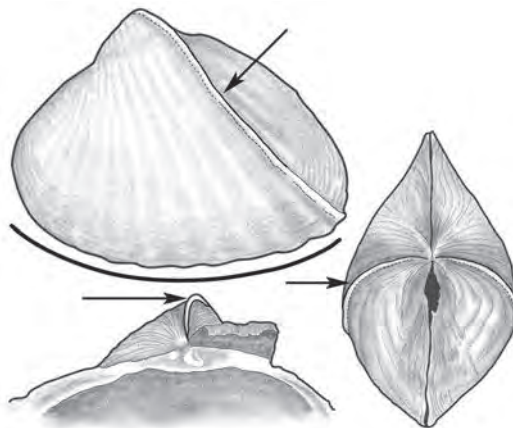


Рис. 128.

- Раковина со сглажено-закруглённым (даже вблизи макушек) килевым перегибом, выраженным в примакушечной области и расплывающимся к брюшному краю створок; брюшной край створок на большем протяжении более или менее спрямлённый или по центру слегка вогнут (у взрослых экземпляров брюшной край может быть слегка выгнут, но его исходно вогнутые очертания хорошо заметны на удалённых от краёв линиях роста) (рис. 129).....7.

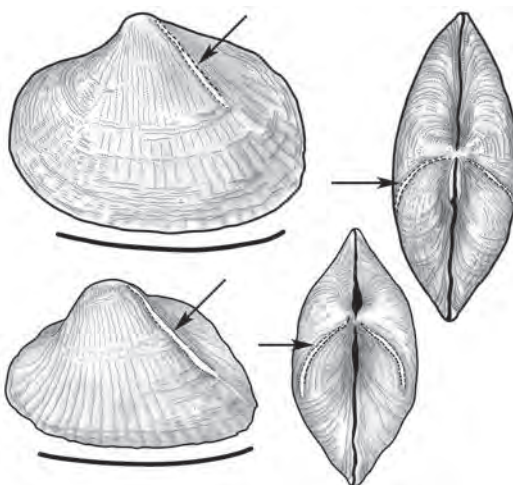


Рис. 129.

2. Раковина округло- или овально-треугольная, толстостенная, выпуклая (отношение выпуклости створок к длине раковины не менее 0,5¹) (рис. 130). Линии нарастания хорошо выражены 3.

- Раковина овальная или, неправильно-четырёхугольная, умеренно толстостенная или тонкостенная, уплощённая (отношение выпуклости к длине всегда меньше 0,5) (рис. 131). Если раковина неправильно-четырёхугольная, то умеренно толстостенная с отчётливыми линиями нарастания. Если

¹ Указанный признак характерен для четырёх видов: *D. trigonoides*, *D. pyramidata*, *D. baeri* и для взрослых особей *D. longipes*. Молодые особи *D. longipes* имеют раковину по ряду признаков схожую с таковой у разновозрастных моллюсков *D. barbotdemarnii*, поэтому отношение выпуклости створок к длине раковины у них менее 0,5. Отличия раковин молодых особей *D. longipes* от раковин *D. barbotdemarnii* см. в описании вида *D. longipes*.

- овальная — то тонкостенная, хрупкая с едва заметными линиями нарастания 6.
3. Раковина треугольная; макушки сильно выступающие (возвышение макушки над кардинальным зубом составляет 0,13–0,2 высоты створки), заметно смещены вперёд (рис. 132) 4.
- Раковина округло- или овально-треугольная; макушки сильно или слабо выступающие (возвышение макушки над кардинальным зубом составляет 0,05–0,12 высоты раковины), лежат почти посередине спинной части створок (рис. 133) 5.
4. Раковина (рис. 134) овально-треугольная, прижатая (высота составляет 0,8–0,9 длины), заднее поле створок после килевого перегиба близ брюшного края оттянуто в сторону. Килевой перегиб резко выражен, иногда снабжён острым пластинчатым ребром. Наибольшая выпуклость раковины приходится на область килевого перегиба. Рёбра равны или чуть шире межрёберных промежутков, как правило, темнее основного фона

.... *Didacna trigonoides* (с. 358).

- Раковина (рис. 135) почти правильно округло-треугольная (высота составляет 0,9–1,0 длины), заднее поле створок после килевого перегиба у спинного края — отвесное, ближе к

брюшному краю менее крутое, но не оттянуто в сторону (как у *D. trigonoides*). Килевой перегиб резкий, иногда с невысоким рёбрышком. Наибольшая выпуклость раковины приходится на центральную область створок. Рёбра сильно

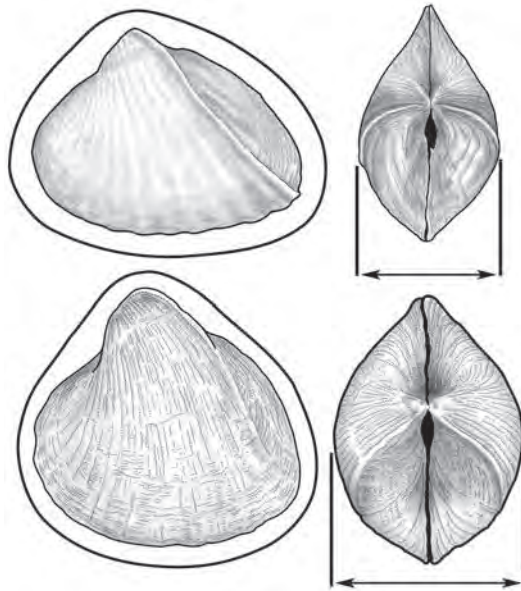


Рис. 130.

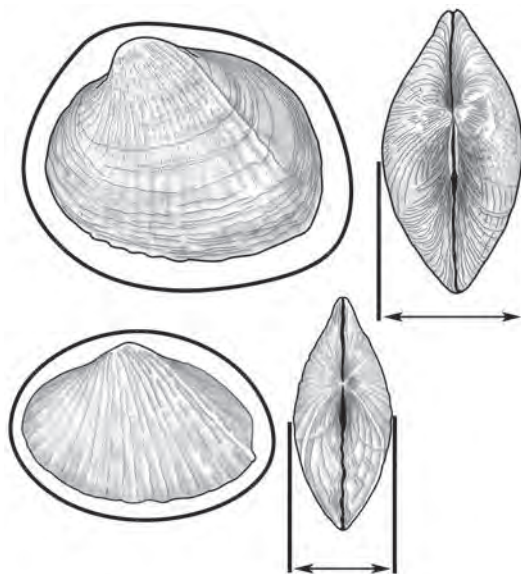


Рис. 131.

сглажены, не темнее фона

.... *Didacna pyramidata* (с. 357).

5. Раковина (рис. 136) округло-треугольная, слегка прижатая, с сильно выступающими макушками (возвышение макушки над кардинальным зубом составляет 0,1–0,15 высоты створки); апекс макушек широкий, рёбра сильно сглаженные, линии нарастания отчётливые. Наибольшая выпуклость приходится на околоспинную область створок. Замочный край в задней части изогнут сильнее, чем в передней. Перед задним кардинальным зубом правой створки имеется небольшой бугорок, соответствующий переднему кардинальному зубу

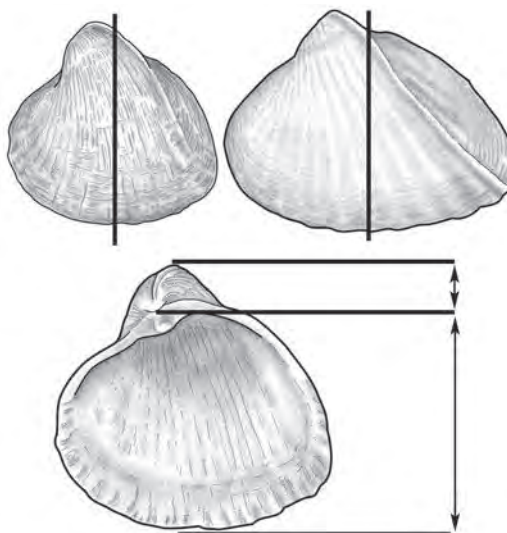


Рис. 132.

..... *Didacna baeri* (с. 352).

- Раковина (рис. 137) овально-треугольная со слабо выступающей макушкой, более широкой, чем у *D. baeri*; апекс макушек узкий. Возвышение макушки над кардинальным зубом 0,05 высоты створки. Рёбра сильно сглажены, линии нарастания отчётливые, ближе к периферии ступенчатые. Наибольшая выпуклость приходится на срединную область

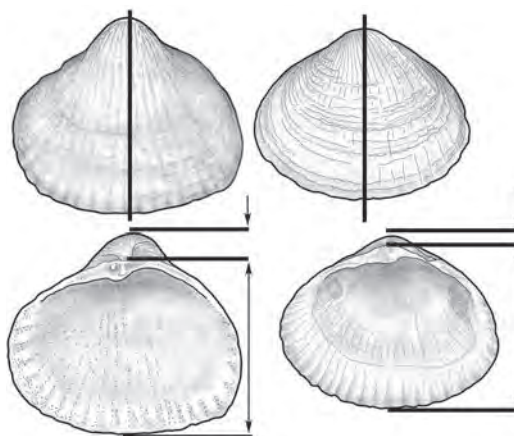


Рис. 133.

створок. Задняя часть замочного края изогнута слабо, бугорок, соответствующий переднему кардинальному зубу правой створки отсутствует

..... *Didacna longipes* (с. 354).

6. Раковина (рис. 138) до 50 мм в длину и до 37 мм в высоту, умеренно толсто-стенная, неправильно-четырёхугольная с резко очерченной, сильно смещённой вперед, наклонной и узкой макушкой. Задняя область створок существенно выше передней. Хорошо развитый килевой перегиб — отчётливый и острый в области макушки, к брюшному краю несколько расплывается. Рёбра сильно сглаженные, линии нарастания отчётливые

Didacna parallela (с. 355).

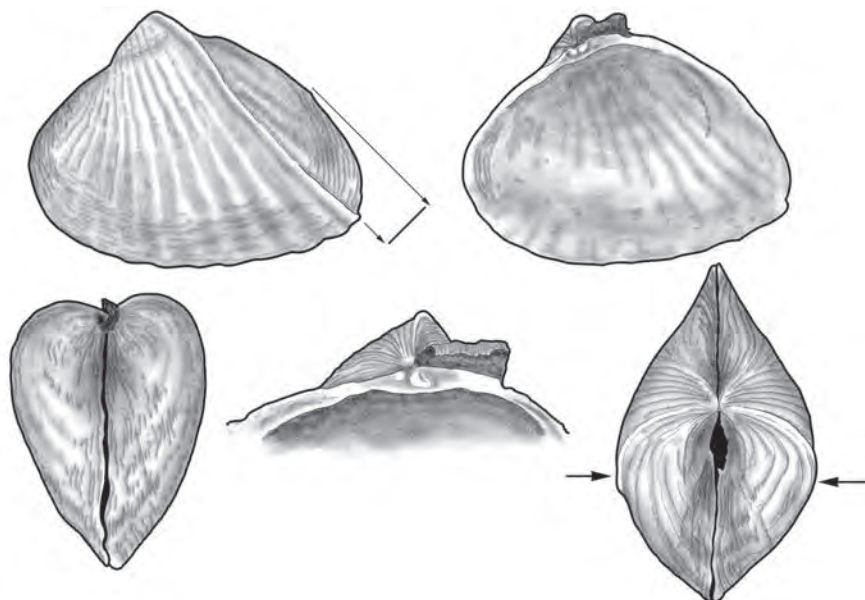


Рис. 134.

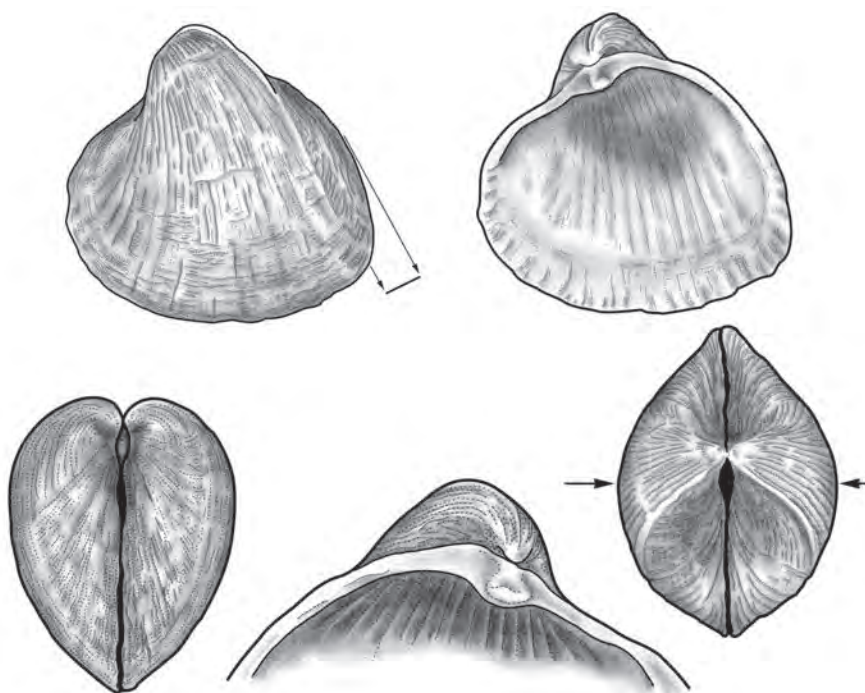


Рис. 135.

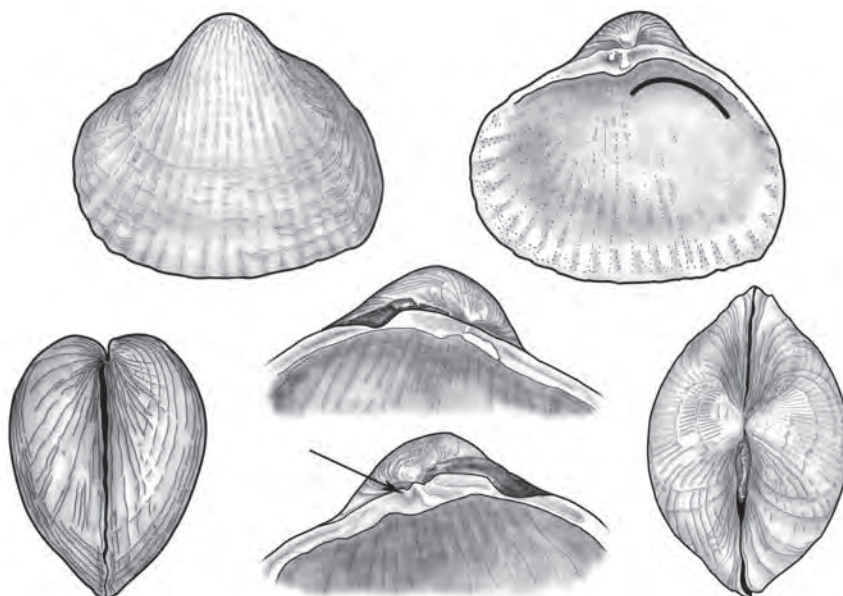


Рис. 136.

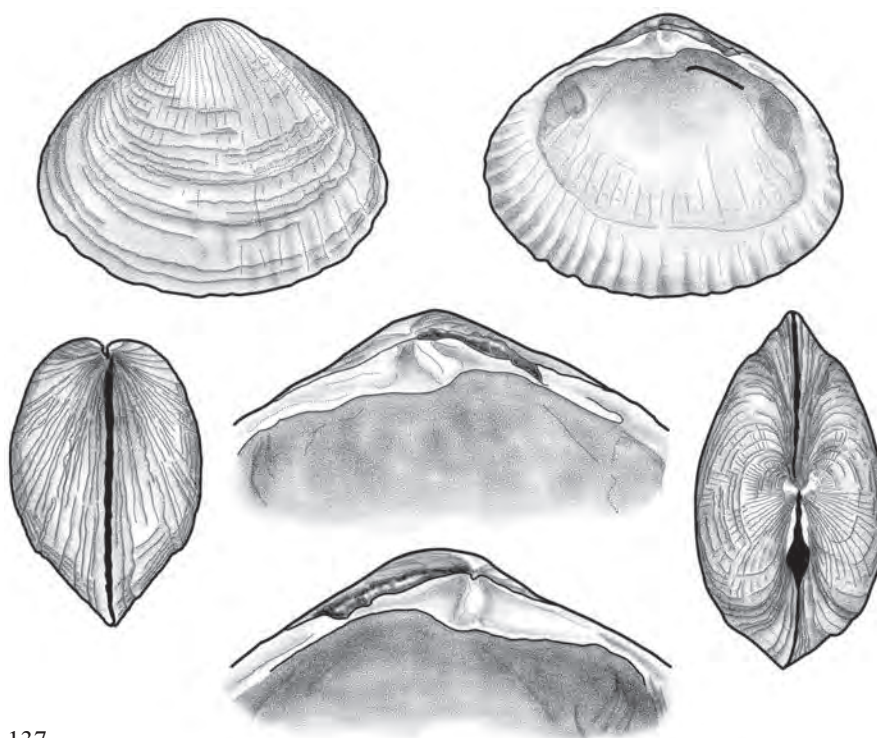


Рис. 137.

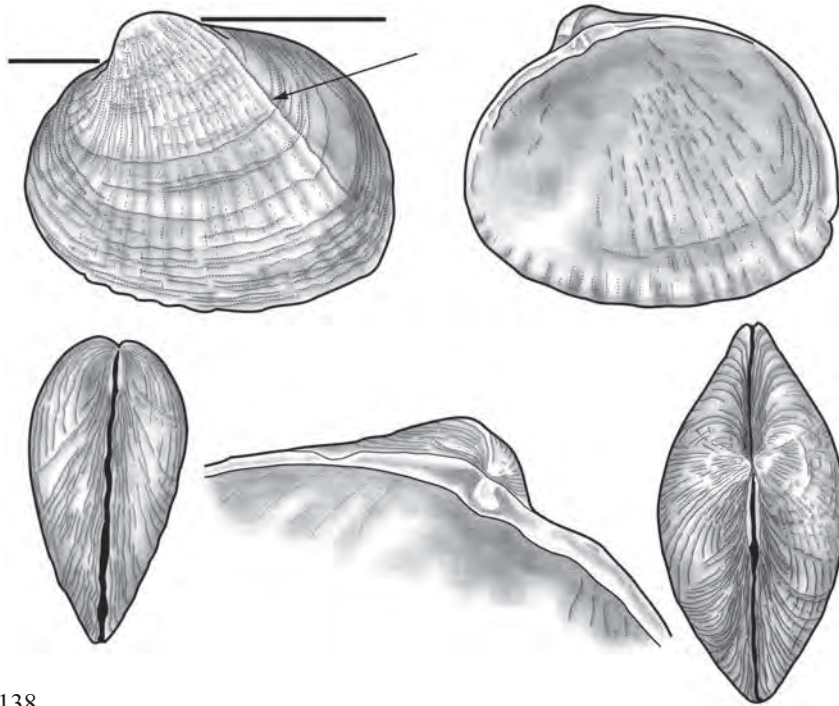


Рис. 138.

- Раковина (рис. 139) меньших размеров: длина до 30 мм, высота до 20 мм, удлиненно-овальная, тонкостенная, хрупкая. Слабо выраженные, широкие макушки располагаются по центру или несколько смещены вперед. Задняя и передняя области створок примерно одинаковой высоты. Килевой перегиб часто несёт пластинчатое ребрышко. Остальные рёбра сильно сглажены, линии роста едва заметны *Didacna barbotdemarnii* (с. 353).
- 7. Раковина (рис. 140) небольшая: длина до 10–13 мм (редко до 15 мм), высота 7–9 мм, выпуклость до 7 мм, светлая, иногда розоватая, неправильно-четырёхугольная, тонкостенная, хрупкая. Задний край створок образует угловатость при переходе в спинной и брюшной края. Рёбра отчётливые, уплощённые, шире межрёберных промежутков, выражены резче, чем линии нарастания. Рельеф, соответствующий рёбрам, присутствует почти на всей внутренней поверхности створок *Didacna profundicola* (с. 356).
- Раковина (рис. 141) более крупная (длина до 40 мм, высота до 27 мм, выпуклость до 18 мм), округлая неправильно-четырёхугольная, ближе к овальной, от умеренно толстостенной до толстостенной. Задний край створок при переходе в спинной и брюшной края плавно закруглён. Брюшной край слабо выгнутый, прямой или слегка вогнутый по центру. Рёбра сильно сглаженные, выражены слабее, чем линии роста. Рельеф, соответствующий рёбрам, резко выражен только на периферии внутренней поверхности створок *Didacna protracta* (с. 356).

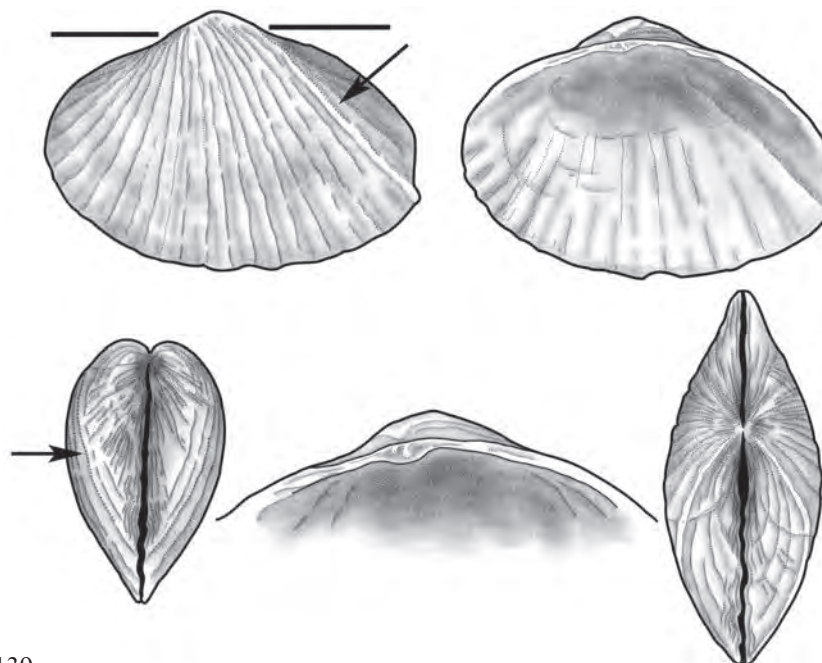


Рис. 139.

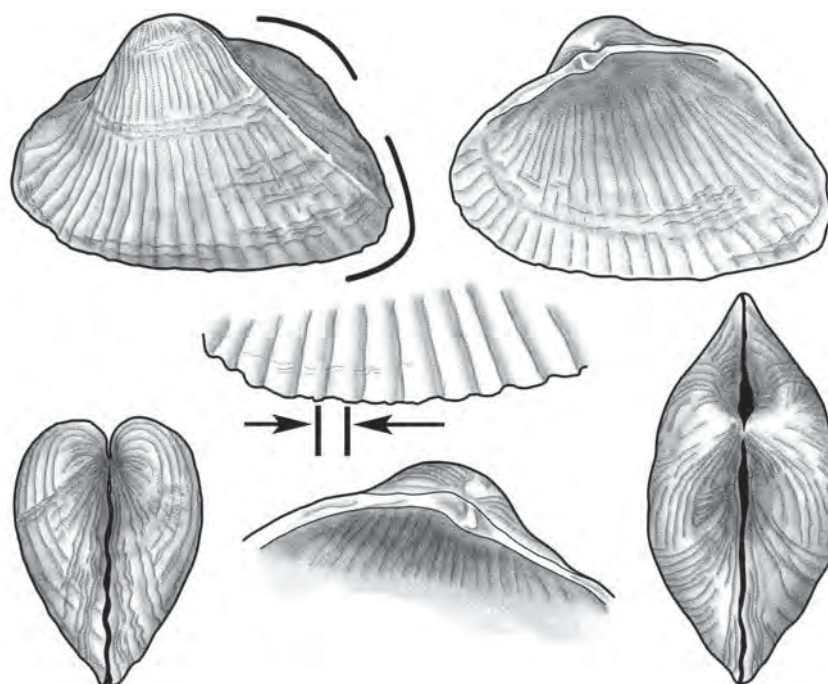


Рис. 140.

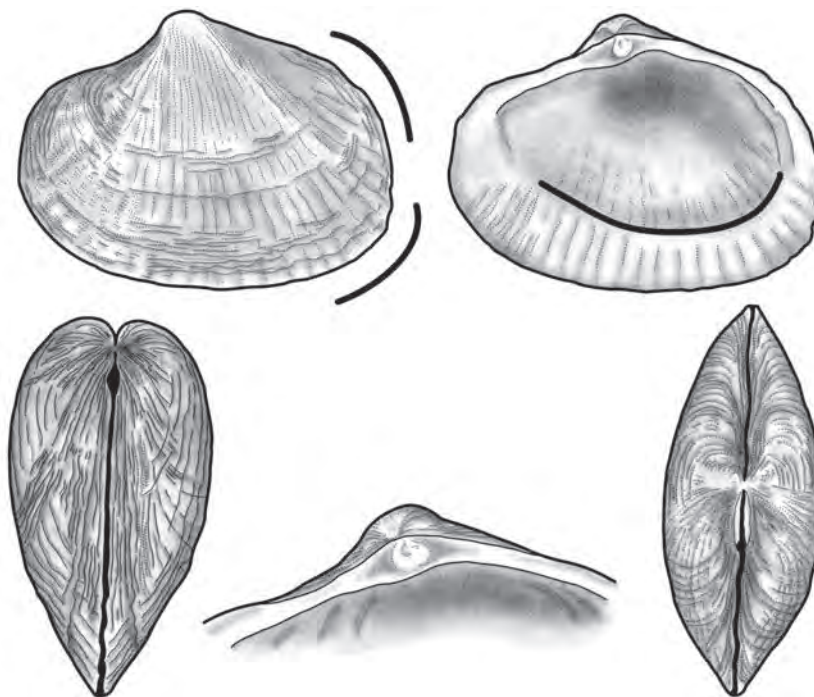


Рис. 141

***Didacna baeri* (Grimm, 1877) (вкл. фото 41)**

Cardium crassum Eichwald, 1829 (non Gmelin, 1791): 283.

Cardium eichwaldi Krynicki, 1837: 61 (замещающее название для *Cardium crassum* Eichwald, 1829).

Cardium baeri Гримм, 1877: 51–54, таб. 8, рис. 2 а–с, 3 а–d.

?*Didacna alibajramliensis* Гаджиев, 1966: 37.

Лектотип ЗИН РАН № 1/44-1879 Каспийское море, ст. 132; 52°23' в.д. 40°32' с.ш. [2°33' в.д. по Гримму т.к. за 0° долготы в работах Гримма (1976, 1977) принята долгота г. Баку], глубина 20 саженей. Колл./опред. Гримм, 23.VII.1876. Размеры раковины: длина 24,9 мм, высота 20,4 мм, выпуклость 15,9 мм. Обозначен Логвиненко и Старобогатовым (1967) без соответствующего оформления в каталоге коллекции ЗИН РАН. Ввиду малой доступности работы Логвиненко и Старобогатова (1967), информация о лектотипе не вошла в последующие малакологические сводки. В последнем каталоге континентальных моллюсков России и сопредельных территорий (Kantor et al., 2010) для *D. baeri* указано, что авторы не смогли установить, где хранятся типовые экземпляры. С целью восстановить забытую информацию, здесь приведены полные данные этикетки, размеры и фотография лектотипа (вкл. фото 41).

Раковина с сильно возвышающейся (но ниже, чем у *D. trigonoides*) макушкой. Относительно невысокая (высота составляет 0,7–0,9 длины), выпуклая (выпуклость составляет 0,5–0,7 высоты; 0,4–0,6 длины). Киль хорошо развит, хотя не острый. Килевой перегиб крутой, но менее чем у *D. pyramidata*. Размеры: длина до 40–50 мм; высота до 30–40 мм; выпуклость до 25 мм.

Распространение. Эндемичный каспийский вид. Распространён в Южном Каспии (преимущественно в восточной части) на глубинах до 50–60 м (Логвиненко, Старобогатов, 1968); в южной части Среднего Каспия на глубинах 7,5–42,6 м (Гримм, 1876; 1877).

Природоохранный статус. Не установлен.

***Didacna barbotdemarnii* (Grimm, 1877)**

(вкл. фото 42)

Cardium Barbot-de-marnii Гримм, 1877: 56–58, таб. 8, рис. 5 а–с, 6 а–d.

Лектотип ЗИН РАН № 1/44-1879. Каспийское море, ст. 116; 50°22' в.д. 44°17' с.ш. [0°32' в.д. по Гримму т.к. за 0° долготы в работах Гримма (1976, 1977) принята долгота г. Баку], глубина 7 саженей. Колл. Гримм, 19.VII.1876. Размеры лектотипа: длина 15,34 мм, высота 10,52 мм, выпуклость 6,82 мм. Обозначен Логвиненко и Старобогатовым (1967) без соответствующего оформления в каталоге коллекции ЗИН РАН. Ввиду малой доступности работы Логвиненко и Старобогатова (1967), информация о лектотипе не вошла в последующие малакологические сводки. В последнем каталоге континентальных моллюсков России и сопредельных территорий (Kantor et al., 2010) для *D. barbotdemarnii* указано, что авторы не смогли установить, где хранятся типовые экземпляры. С целью восстановить забытую информацию, здесь приведены полные данные этикетки, размеры и фотография лектотипа (вкл. фото 42).

Раковина с заострённой либо сглаженной слабо выступающей макушкой. Возвышение макушки над кардинальным зубом 0,5–1,5 мм (0,05–0,1 высоты створки). Высота створок составляет 0,6–0,75 длины раковины; выпуклость 0,35–0,5 длины и 0,55–0,7 высоты раковины. Кардинальные зубы (один в левой и два в правой створке) развиты в разной степени, но всегда хорошо выражены. Киль острый пластинчатый или сглаженный. Замочный край спереди и сзади изогнут почти одинаково. Рёбра шире или равны межрёберным промежуткам, сильно сглажены, часто выделены лишь цветом. Закилевое поле пологое, широкое. Размеры: длина до 30 мм, высота до 20 мм, выпуклость до 13 мм.

Распространение. Эндемичный каспийский вид. Распространён в Южном, Среднем и южной части Северного Каспия, на глубинах до 30–42 м. Предпочитает песчаные грунты, часто встречается вместе с *D. longipes* (Логвиненко, Старобогатов, 1968; Кантор, Сысоев, 2005; Kantor et al., 2010). В Северном Каспии обитает вместе с *M. lineatus* и видами *Cerastoderma* (Шорыгин, 1945).

Природоохранный статус. Не установлен.

***Didacna longipes* (Grimm, 1877)** (вкл. фото 43)*Cardium longipes* Гримм, 1877: 54–56, таб. 8, рис. 4 а–с.? *Didacna carinata* Nevesskaja, 2007: 943, plate 24, figs. 15–19.

Лектотип ЗИН РАН № 1/44-1879. Каспийское море, ст. 104; 50°16' в.д. 40°39' с.ш. (0°26' в.д. от Баку), глубина 6 саж., колл./опред. Гримм 17.VII.1876. Размеры лектотипа: длина 24,1 мм, высота 18,8 мм, выпуклость 12,4 мм. Обозначен Логвиненко и Старобогатовым (1967) без соответствующего оформления в каталоге коллекции ЗИН РАН. Ввиду малой доступности работы Логвиненко и Старобогатова (1967), информация о лектотипе не вошла в последующие малакологические сводки. В последнем каталоге континентальных моллюсков России и сопредельных территорий (Kantor et al., 2010) для *D. longipes* указано, что авторы не смогли установить, где хранятся типовые экземпляры. С целью восстановить забытую информацию, здесь приведены полные данные этикетки, размеры и фотография лектотипа (вкл. фото 43).

Номенклатурно-таксономический комментарий. Невесская (Nevesskaja, 2007) не включила *D. longipes* в число валидных видов, так как считала, что его невозможно ясно определить, исходя из первоначального описания (Гримм, 1877) или описаний из последующих публикаций (Жадин, 1952; Логвиненко, Старобогатов, 1966). Описание *D. longipes* по Логвиненко и Старобогатову (1968) в работе Невесской не обсуждается. Изображения *D. longipes*, данные в первоначальном описании Гримма (1877), она приводит среди иллюстраций своего нового вида *Didacna carinata* Nevesskaja, 2007, хотя прямых указаний о сведении *D. longipes* в синонимы к *D. carinata* в статье нет. Есть только весьма расплывчатая фраза: «...из-за нечёткого определения *D. longipes*, мы должны дать новое имя *D. carinata* для маленьких раковин с выраженным килем, которые в изобилии встречаются в Среднем Каспии и в ископаемой форме в Новокаспийском горизонте...» (Nevesskaja, 2007: 944). Изучение хранящихся в ЗИН РАН лектотипа, паралекто-типов и нетиповых экземпляров *D. longipes* из коллекции Гримма показало, что это самостоятельный вид, признаки которого хорошо согласуются с первоначальным описанием (Гримм, 1877) и описанием у Логвиненко и Старобогатова (1968), тогда как самостоятельность вида *D. carinata* вызывает сомнение. Невесская (Nevesskaja, 2007) на основе изучения рецентных и ископаемых раковин описала *D. carinata* как вид, весьма схожий с *D. barbotdemarnii*, но отличающийся большей выраженностью кия в области более острой и высокой макушки, большей выпуклостью створок и менее выраженными кардинальными зубами (два, редко один в правой створке и один — в левой). Часть этих признаков соответствует особенностям вида *D. longipes*, отличающегося от *D. barbotdemarnii* также большей толщиной стенок раковины, более резкими линиями роста, плавно закруглённым задним краем створок в области переходов в спинной и брюшной края и иным количеством кардинальных зубов (по одному в каждой створке). В свою очередь, раковина *D. carinata*, судя по описанию Невесской (Nevesskaja, 2007),

отличается от таковой *D. longipes* тонкими стенками и удлинённо-овальной формой створок, а также спрямлённым задним краем, образующим угловатости при переходе в спинной и брюшной края — признаками, характерными для *D. barbotdemarnii*. Таким образом, диагноз *D. carinata* не показывает уникальных особенностей нового таксона, а включает признаки, одна часть которых характерна для *D. barbotdemarnii*, другая — для *D. longipes*. Весьма вероятно, что под названием *D. carinata* Невесская (Nevesskaja, 2007) описала вариант изменчивости одного из двух вышеназванных видов. Однако без детального сравнения типовых экземпляров сложно установить, какого именно. Не имея возможности провести такое сравнение в процессе подготовки данного определителя, предварительно помещаем *D. carinata* в синонимы *D. longipes*, так как считаем форму створок, выпуклость раковины, а также строение макушек, сходные у этих таксонов, более существенными признаками по сравнению с различной толщиной стенок створок и степенью выраженности кардинальных зубов.

Высота створок составляет 0,65–0,85 длины; выпуклость 0,4–0,7 длины и 0,65–0,7 высоты. Рёбра сглаженные, заметно шире межрёберных промежутков. Килевой перегиб вблизи брюшного края сильно расплывается и иногда почти незаметен. Кардинальные зубы (по одному в каждой створке) хорошо развиты. В правой створке перед кардинальным зубом иногда развит зубовидный наплыв, особенно хорошо выраженный у молодых особей. Рельеф, соответствующий рёбрам, резко выражен только на периферии внутренней поверхности створок. Размеры: длина до 25 мм, высота до 23 мм, выпуклость до 16 мм. Створки молодых особей похожи на *D. barbotdemarnii* (вкл. фото 44). Они отличаются более толстыми стенками раковины с резче выраженными линиями роста, более частой ребристостью, несколько суженной макушкой с менее острым килевым перегибом (киль, даже если хорошо выраженный никогда не несёт в области макушки пластинчатого рёбрышка), более широко закруглённым передним краем и слабее оттянутым задним краем, меньшей угловатостью на границе заднего и спинного краев.

Распространение. Эндемичный каспийский вид. Распространён в Южном, Среднем и южной части Северного Каспия на глубинах 0–30 м (Логвиненко, Старобогатов, 1968; Кантор, Сысоев, 2005; Kantor et al., 2010).

Природоохранный статус. Не установлен.

***Didacna parallela* Bogachev, 1932**

Didacna parallela Богачёв, 1932а: таб. 2, рис. 2, 3.

Didacna parallela — Богачёв, 1932б: 44, pl. 5, fig. 1–7.

Высота створок составляет 0,7–0,85 длины; выпуклость 0,5–0,6 длины и 0,6–0,7 высоты раковины. Возвышение макушек над кардинальным зубом у взрослых экземпляров составляет 3,0–4,0 мм (0,1–0,12 высоты раковины). Закилевое поле широкое, пологое. Кардинальные зубы (1 в левой и 2 в правой створке) хорошо развиты. Задний кардинальный зуб правой створки вытянут в горизонтальном направлении. Рельеф, соответствующий рёбрам, хорошо заметен на всей внутрен-

ней поверхности створок. Размеры: длина до 50 мм, высота до 37 мм, выпуклость до 21 мм.

Распространение. Эндемичный каспийский вид. Распространён в Южном Каспии и у западного побережья Среднего Каспия, на глубинах 50–85 м (Логвиненко, Старобогатов, 1968; Кантор, Сысоев, 2005; Kantor et al., 2010).

Природоохранный статус. Не установлен.

***Didacna profundicola* Logvinenko et Starobogatov, 1966** (вкл. фото 45)

Cardium catillus (non Eichwald, 1841) Гримм, 1877: 61, partim: таб. 8, рис. 9.

Didacna profundicola Логвиненко, Старобогатов, 1966: 13–14, рис. 1.

Раковина небольшая, белая или розоватая; макушка слабо или отчётливо смещена к переднему краю. Возвышение макушки над кардинальным зубом составляет 0,8–1,5 мм (0,1–0,16 высоты створок). Высота створок 0,6–0,8 длины; выпуклость 0,6–0,8 высоты и 0,4–0,55 длины. Кардинальные зубы по одному в каждой створке развиты в равной степени. В правой створке впереди кардинального зуба имеется зубообразное утолщение или наплыв. Кардинальный зуб левой створки, как правило, лопастевидно-уплощённый, отогнут к переднему краю. Килевой перегиб округлый по всей длине, не несёт пластинчатого ребра. Закилевое поле сначала отвесное, но ближе к границе заднего и спинного краёв выположенное. Линии роста отчётливые, местами ступенчатые. Рёбра сглаженные, шире межрёберных промежутков. Размеры: длина до 10–13 мм (редко до 15 мм), высота 7–9 мм, выпуклость до 7 мм.

Распространение. Эндемичный каспийский вид. Распространён в Среднем и Южном Каспии на глубинах 75–409 м (Логвиненко, Старобогатов, 1968; Кантор, Сысоев, 2005; Kantor et al., 2010).

Природоохранный статус. Не установлен.

***Didacna protracta* (Eichwald, 1829)**

Cardium protractum Eichwald, 1829: 283, Tab. V. Fig. 9 a, b.

Adacna protracta Eichwald, 1841: 280, pl. 40, figs. 10, 11 (не 9, 10, как указано в тексте самой работы).

Cardium catillus (non Eichwald, 1841) partim, Гримм, 1877: p. 58, Таб. 8, рис. 7 и 8.

Didacna protracta var. *media* Andrusoff, 1910: p. 67, pl. 8, fig. 33, pl. 9, fig. 2.

Didacna protracta var. *grimmii* Andrusoff, 1910: p. 67, pl. 9, figs. 3, 4.

Didacna protracta var. *submedia* Andrusoff, 1910: p. 67, pl. 8, fig. 32, pl. 9, fig. 1.

Номенклатурно-таксономический комментарий. В работе Логвиненко и Старобогатова (1968) для *Didacna protracta* приводятся два подвида: *D. protracta protracta* (Eichwald, 1841) и *D. protracta submedia* Andrusov, 1910 (рис. 142). Во второй подвид были объединены варианты *submedia*, *media* и *grimmii*, описанные Андрусовым (Andrusoff, 1910) и отличающиеся от типичной формы несколько большими размерами раковин с более выступающими макушками, прямым или слегка вогнутым брюшным краем, слабее выраженной ребристостью и резкими

линиями роста. При этом авторы отмечали приуроченность представителей обоих подвигов к разным глубинным диапазонам: *D. protracta protracta* 25–50 м, *D. protracta submedia* 50–80 м; на глубинах около 50 м представлены переходные формы (Логвиненко, Старобогатов, 1968). Обработка раковин *D. protracta*, хранящихся в ЗИН РАН показала, что отличительные признаки подвида *D. protracta submedia* в разной степени проявляются только на крупных (взрослых) экземплярах и, вероятно, связаны с изменениями тем-

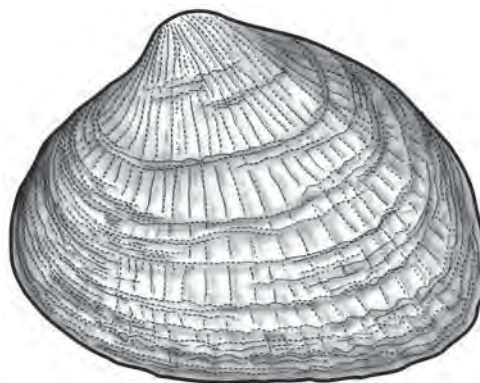


Рис. 142. *Didacna protracta submedia*.

пов нарастания периферийных областей створок в зависимости от условий среды и, возможно, возраста. Раковины небольших (молодых) особей *D. protracta submedia* (отдельные и восстановленные по отчётливым линиям роста) (рис. 142; вкл. фото 46) практически неотличимы от представителей номинативного подвида. Это не даёт оснований разделять *D. protracta* на отдельные подвиды.

Раковина вытянутая, со слабо или отчётливо сдвинутыми вперёд макушками. У молодых экземпляров присутствует лёгкая угловатость в месте перехода заднего края в спинной. Линии роста хорошо выражены, ближе к периферии створок могут быть резкими и ступенчатыми. Высота створок составляет 0,7–0,8 длины; выпуклость 0,35–0,45 длины и 0,4–0,65 высоты. Кардинальные зубы (по одному в каждой створке) хорошо развиты. Размеры: длина до 40 мм, высота до 27, выпуклость до 18 мм).

Распространение. Эндемичный каспийский вид. Распространён в Среднем и Южном Каспии на глубинах 25–80 м, редко глубже (Логвиненко, Старобогатов, 1968; Кантор, Сысоев, 2005; Kantor et al., 2010).

Природоохранный статус. Не установлен.

***Didacna pyramidata* (Grimm, 1877) (вкл. фото 47)**

Cardium pyramidatum Гримм, 1877: 46–49, таб. 8, рис. 1 a–d.

Лектотип ЗИН РАН № 1/44-1879. Каспийское море, ст. 79; 49°59'30" в.д., 39°47' с.ш. [0°9'30" в.д. по Гримму т.к. за 0° долготы в работах Гримма (1876, 1877) принята долгота г. Баку], глубина 35 саж. Колл./опр. Гримм. 21.VI.1876. Размеры раковины: длина 18,6 мм, высота 17,5 мм, выпуклость 12 мм (вкл. фото 44). Обозначен Логвиненко и Старобогатовым (1967) без соответствующего оформления в каталоге коллекции ЗИН РАН. Ввиду малой доступности работы Логвиненко и Старобогатова (1967), информация о лектотипе не вошла в последующие малакологические сводки. В последнем каталоге континентальных моллюсков России и сопредельных территорий (Kantor et al., 2010) для *D. pyramidata*

указано, что авторы не смогли обнаружить типовые экземпляры. С целью восстановить забытую информацию, здесь приводятся полные данные этикетки, размеры и фотография лектотипа (вкл. фото 47).

Раковина очень высокая (её контур вписывается в почти равносторонний треугольник), довольно выпуклая (выпуклость составляет 0,6–0,9 высоты и длины). Киль, резко выраженный возле макушки, иногда несколько расплывается у брюшного края. Мозолевидные утолщения или наплывы на месте латеральных зубов отсутствуют. Размеры: длина до 40 мм; высота до 38 мм; выпуклость до 31 мм.

Распространение. Эндемичный каспийский вид. Распространён в Южном Каспии и на юге Среднего Каспия у западного и восточного побережий на глубинах 30,0–100,0 м. Известны редкие находки на глубинах 111,2–130,0 м (Гримм, 1877; Логвиненко, Старобогатов, 1968).

Природоохранный статус. Не установлен.

***Didacna trigonoides* (Pallas 1771)**

Cardium trigonoides Pallas, 1771: 478.

Раковина довольно выпуклая. Отношение выпуклости к длине створок составляет 0,6–0,7; к высоте 0,7–0,8. Макушки сильно выступающие, несколько смещены вперед. Задние латеральные зубы отсутствуют, на месте передних иногда заметны небольшие мозолевидные наплывы. Размеры: длина до 50 мм; высота до 40 мм.

Распространение. Эндемичный каспийский вид. Распространён в Северном (на глубинах около 5–10 м), Южном Каспии и в юго-восточной части Среднего Каспия (в диапазоне глубин 6–40 м) на песчаных и смешанных твердых грунтах (Логвиненко, Старобогатов, 1968; Кантор, Сысоев, 2005; Kantor et al., 2010). Среди прочих видов рода *Didacna* приуроченных к мезогалинным водным массам, только *D. trigonoides* проникает в олигогалинные районы.

Природоохранный статус. Не установлен.

Род *Adacna* Eichwald, 1838

Типовой вид: *Glycymeris laeviuscula* Eichwald, 1829 (по последующему обозначению).

Родовое название *Adacna* предложено Эйхвальдом (1838) для форм [которые он сам причислял ранее к роду *Glycymeris* (Eichwald, 1829)]: *G. edentula* Pallas, 1771, *G. laeviuscula* Eichwald, 1829, *G. plicata* Eichwald, 1829, *G. vitrea* Eichwald, 1829, *G. colorata* Eichwald, 1829 (Eichwald, 1829; Andrusoff, 1903). На протяжении XIX и первой половины XX веков разные специалисты трактовали род *Adacna* как в очень широких пределах (объединяя под этим названием различных или всех черноморско-каспийских лимнокардий), так и в первоначальном, узком понимании Эйхвальда. Логвиненко и Старобогатов (1968), описывая двустворчатых моллюсков в «Атласе беспозвоночных Каспийского моря», справедливо отмечают сложность чёткого разграничения *Adacna*, *Monodacna* Eichwald, 1838 и *Hypanis*

Pander in Ménétriés, 1832 по признакам раковины, и предлагают объединить их в ранге секций в составе общего рода *Hypanis* (см. комментарии к роду *Hypanis*). Позднее в разделе «Моллюски» определителя пресноводных беспозвоночных России (Старобогатов и др., 2004) авторы, восстанавливают самостоятельность родов *Adacna* (с подродами *Adacna* s. str. и *Monodacna* Eichwald, 1838) и *Hypanis*. В настоящем определителе поддерживается эта точка зрения, но род *Hypanis* понимается в ином объёме (см. комментарии к роду *Hypanis*).

Раковина без чётко выраженного кия, толстостенная или тонкостенная просвечивающая, относительно слабовыпуклая, удлинённо-, округло-, неправильно-овальная или овально-треугольная; белая, розоватая, или беловато-роговая; равносторчатая, спереди и сзади зияющая; иногда переднее зияние выражено очень слабо, а заднее умеренно. Задний край створок может быть значительно расширен. Макушки умеренно высокие или низкие располагаются по центру или смещены к переднему краю створок. Килевой перегиб плавно закруглённый или не выражен. Рёбра, если развиты, тонкие, частые или широкие, разреженные и уплощённые, иногда в сечении неравносторонние треугольные за счёт приподнятой задней грани. Замочная площадка без зубов или с кардинальным зубом, развитым в различной степени. Мантийная линия с глубоким (около $\frac{1}{2}$ длины створки) или относительно мелким ($\frac{1}{4}$ – $\frac{1}{3}$ длины створки) синусом. Соответствующий рёбрам рельеф внутренней поверхности створок выражен в разной степени. Мантия с хорошо выраженными сросшимися сифонами. На их концах расположены сосочки (папиллы). Нога короткая, сплюснутая.

Представители рода известны с верхнего плиоцена (Невесская, 1965; Старобогатов, 1970). Ныне распространены в Каспийском, Азовском (Таганрогский залив) морях и лиманах Северного Причерноморья, а также в Нижнем, Среднем Дону и некоторых водоемах Кумо-Манычской депрессии (Невесская, 1965; Старобогатов, 1970; Набоженко, 2008). Три вида, обитавшие в Аральском море, к 1990-м годам вымерли в результате критического осолонения водоёма (Андреева, Андреев, 2003).

В Каспийском море обитает 12 видов и подвигов, относящиеся к двум под родам *Adacna* и *Monodacna* Eichwald, 1838. Представители этих таксонов различаются толщиной стенок и формой раковин, степенью развития ребристости и формой рёбер, длиной сифонов и, соответственно, глубиной мантийного синуса, наличием у моллюсков подрода *Monodacna* кардинальных зубов.

Определительная таблица подродов рода *Adacna*

1. Раковина (рис. 143) округло-, треугольно-, вытянуто-овальная, реже яйцевидно-овальная (с суженным задним краем створок), относительно толстостенная, непросвечивающая (если тонкостенная и просвечивающая, то рёбра неравносторонние с одного края приподняты таким образом, что при взгляде со стороны макушки периферия створок выглядит ступенчато-зубчатой); слабозияющая или относительно сильно зияющая сзади и практически сомкнутая спереди.

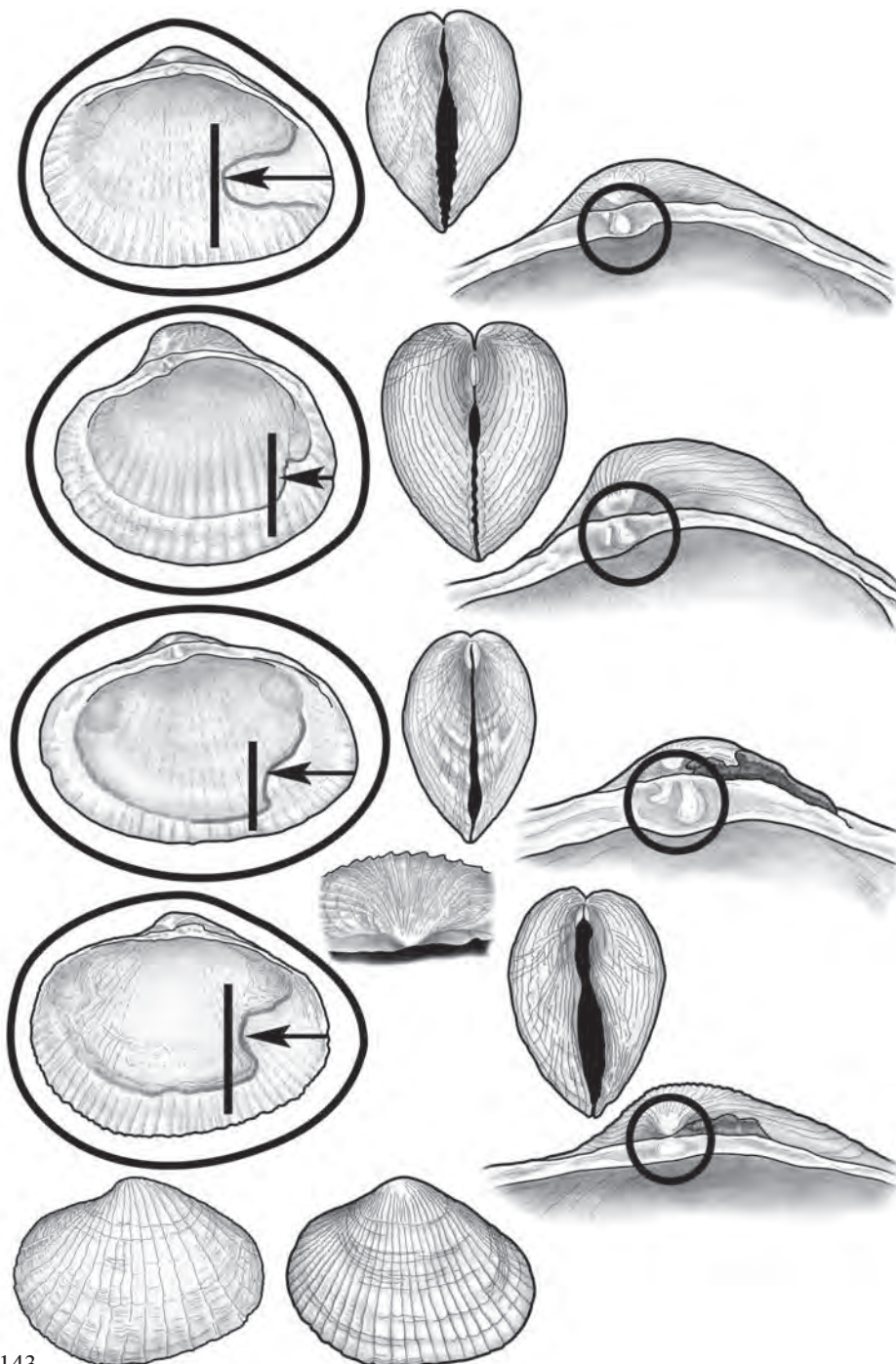


Рис. 143.

- Створки с отчётливыми в разной степени сглаженными рёбрами. Мантийная линия с неглубоким синусом (не более $\frac{1}{3}$ длины створки, как правило, менее). Мантия с короткими сросшимися сифонами, несущими на концах частые со-сочки (папиллы) подрод *Monodacna* (с. 367, 379).
- Раковина (рис. 144) треугольно-овальная, если яйцевидно-овальная, то с за-острёнными передними и округло-расширенными задними краями створок. Заднее зияние, как правило, сильное, переднее выражено в разной степени, но всегда имеется. Поверхность раковины со сглаженными рёбрами, расплываю-щимися в задней области створок. Ребристость может быть настолько слабая, что практически незаметна на фоне концентрических линий нарастания. Ман-

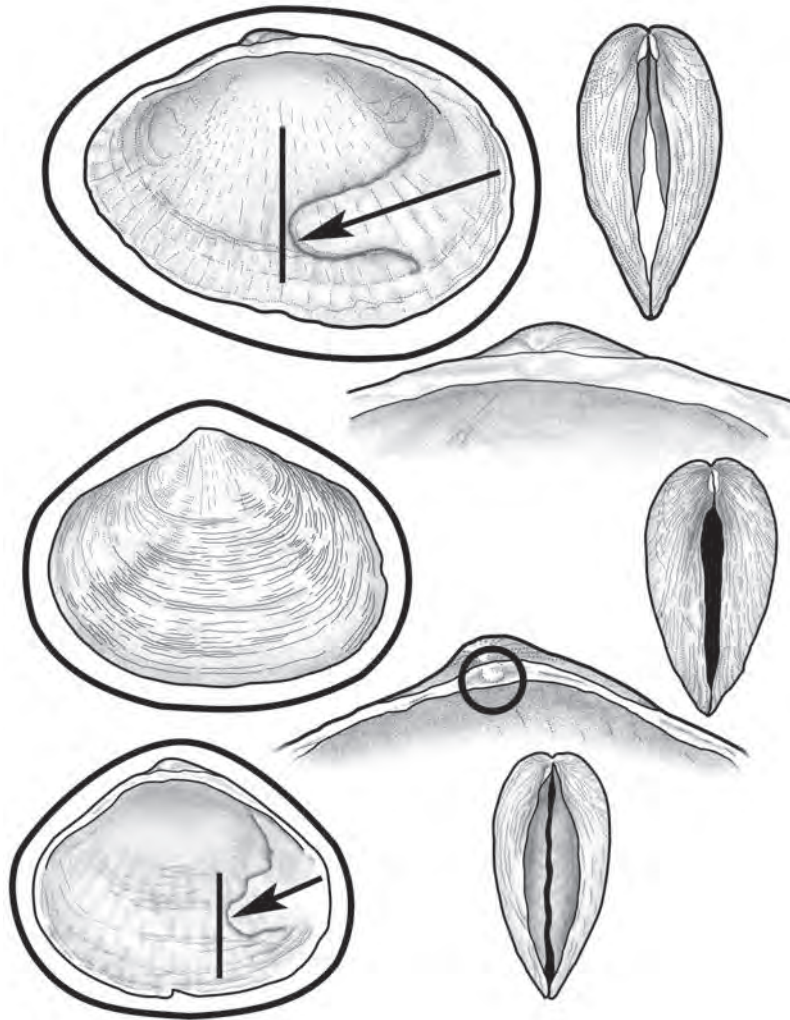


Рис. 144.

тийная линия с глубоким синусом (от $\frac{1}{3}$ длины створки и более). Мантия с длинными сросшимися сифонами. На их концах расположены редкие сосочки (папиллы). Нога короткая, сплюснутая.....подрод *Adacna* (с. 363, 377).

Каспийские адакны — представители эндобиоса со сросшимися, способными сильно вытягиваться, сифонами, активно закапывающиеся в грунт, наполовину или целиком. При этом сифоны могут быть направлены вверх, наклонно или располагаться на поверхности грунта. Иногда они изогнуты таким образом, что их отверстия касаются поверхности дна. В качестве субстрата моллюски предпочитают заиленные пески, различные илы с ракушей (реже илистые или чисто песчаные грунты) на участках со слабым течением и благоприятным кислородным режимом. Летальные концентрации кислорода в воде для разных видов адакн укладываются в диапазон 0,2–0,9 мг/л (Мордухай-Болтовской, 1960; Невеская, 1965). Большинство представителей рода обитают в мезогалинных водах в диапазоне солёности от 2–6‰ до 14‰ (оптимальные значения 5–10‰ и летальном показателе — 15‰ — как и у большинства каспийских двустворчатых моллюсков), на глубинах от 0 до 50 м. К глубоководным видам относятся *A. caspia knipowitschi* (50–200 м) и *A. al-bida* (100–150 м). Отдельно следует отметить вид *A. colorata*, живущий в разных частях ареала при солёности от 0,03 до 7‰ и способный некоторое время выдерживать показатели от 12 до 16‰ (Мордухай-Болтовской, 1960; Максимова, 1964; Невеская, 1965). В Каспийское море *A. colorata* вселилась из Причерноморья предположительно после открытия Волго-Донского канала (Логвиненко, Старобогатов, 1968). Первые находки этих двустворок были отмечены в Северном Каспии в 1960 г., а в низовьях Волги в 1963 г. (Саенкова, 1960; Косова, 1963).

По способу питания адакны — фильтраторы, сестонофаги. Их основными кормовыми объектами являются одноклеточные водоросли и относительно крупные диатомовые. Также в кишечнике нередко обнаруживаются органический детрит и песчинки (Ахвледиани, 1966б, в). Половозрелыми моллюски становятся на 2–3 году жизни. Размножаются в тёплый период. Соотношение самцов и самок примерно одинаковое. Самка продуцирует большое количество яиц, которые порционно (по 50–70 шт.) выметывает в воду, где происходит их оплодотворение и развитие (Ахвледиани, 1966б, в). Формирование личинки начинается с трохофоры, быстро (в течение 20–30 часов) превращающейся в велигер. Сформировавшиеся личинки (велигеры) покидают вторичную оболочку и активно плавают в воде около 30 суток, постепенно увеличиваясь в размерах (Ахвледиани, 1966б, в). Затем они оседают на дно и превращаются в молодых моллюсков. Вследствие высокой плодовитости личинки *Adacna* нередко составляют основную массу планктона (Мордухай-Болтовской, 1960).

Планктонные личинки, осевшая молодь и взрослые особи видов *Adacna* активно поедается рыбой (бычки, пугловки, лещ, вобла, осетры). В свою очередь бычки и пугловки составляют весомый компонент рациона судака и некоторых осетровых (Шорыгин, 1952; Яблонская, 1985).

Определительная таблица видов и подвидов подрода *Adacna*

1. Раковина (рис. 145) довольно крупная (длина створки до 48 мм, высота до 33 мм), белая, яйцевидно-овальная покрыта сильно сглаженными широкими рёбрами. Небольшие сглаженные макушки смещены к переднему краю; задняя область створок сильно расширена, задний край плавно закруглён. Брюшные края створок при взгляде снизу волнообразно изогнуты, образуя обширные зияния. Глубина синуса мантийной линии — около $\frac{1}{2}$ длины створки *Adacna laeviuscula* (с. 377).
- Раковина (рис. 146, 147) меньших размеров (длина створки не превышает 25 мм, высота — 20 мм), белая или розоватая, треугольно-овальная. Переднее зияние слабое, заднее выраженное. Рёбра тонкие, частые или широкие, сильно сглаженные (заметны только при увеличении $\times 4$ и более; искл. *Adacna vitrea*

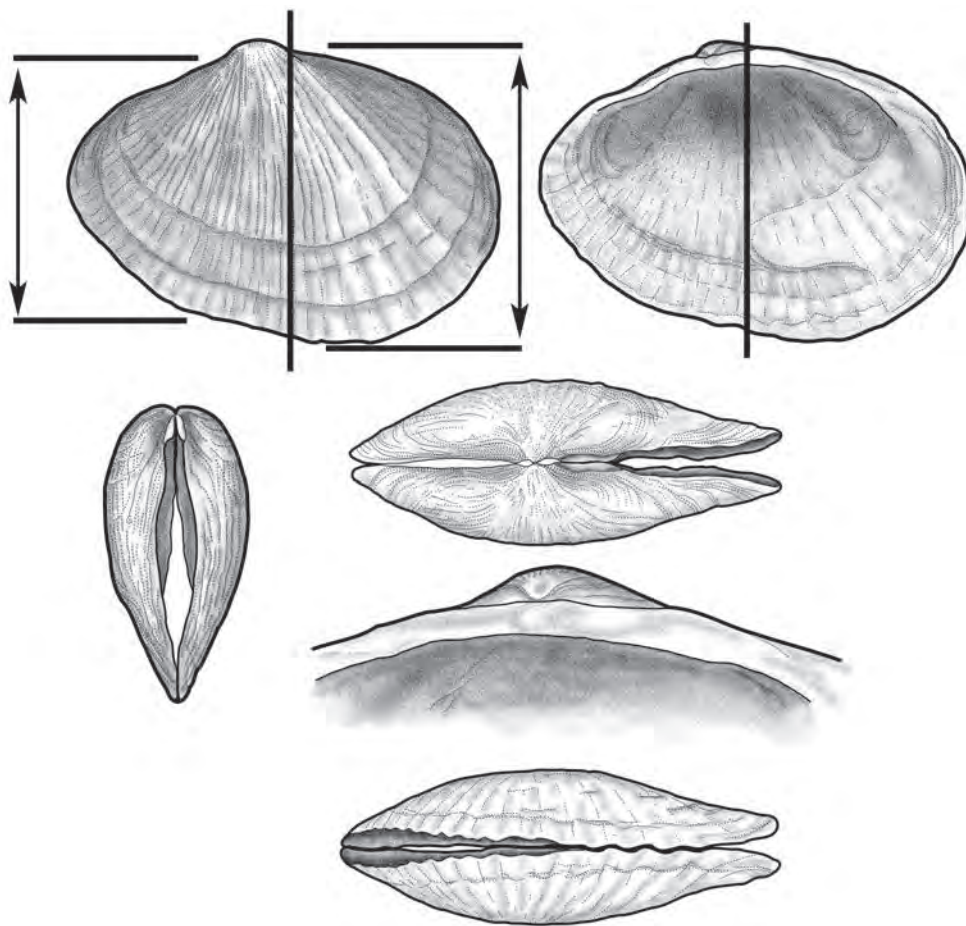


Рис. 145.

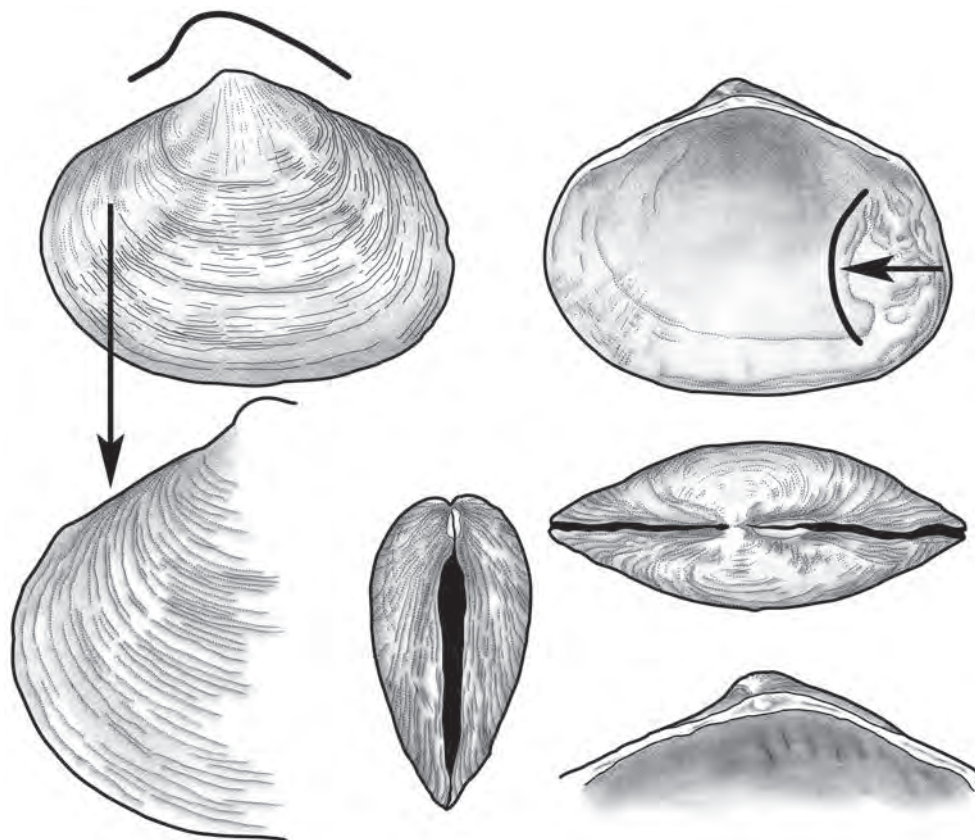


Рис. 146.

- glabra* — см. антитезу 3). Небольшие сглаженные или заострённые макушки расположены практически по центру или слегка смещены к переднему краю. Синус различный по ширине, но менее $\frac{1}{2}$ длины створки.....2.
2. Макушки узкие, заострённые (в боковой проекции), наклонённые вперед; сглаженные рёбра, выраженные слабее линий роста, заметные в верхней области створок и расплывающиеся к периферии; линии роста образуют грубую морщинистость; синус мантийной линии широкий, глубиной менее $\frac{1}{3}$ длины створки (рис. 146) *Adacna minima ostroumovi* (с. 378).
- Макушки (в боковой проекции) сглаженные, более или менее округлые. Рёбра тонкие частые или широкие сглаженные (в последнем случае они либо слабо заметны на фоне линий роста, не образуя грубой морщинистости, или имеют отчётливые нитевидные гребни, производящие впечатление тонких широко расставленных рёбрышек); синус мантийной линии узкий, глубокий ($\frac{1}{3}$ и более длины створки) (рис. 147).....3.

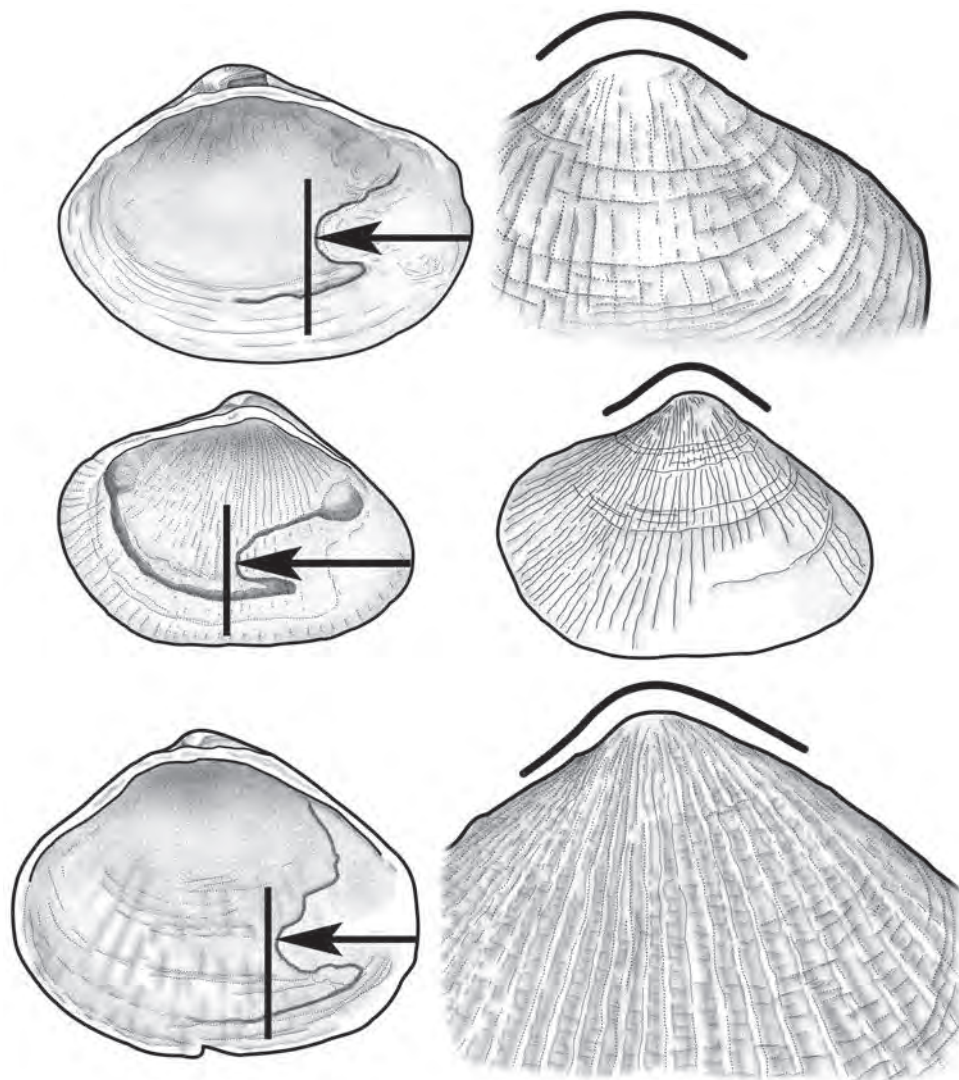


Рис. 147.

3. Раковина белая или розоватая, молодые экземпляры с тонкостенной сильно просвечивающей, хрупкой раковиной, относительно высокая (высота створки составляет 0,65–0,8 длины). Уплощённые рёбра тонкие и частые в примакушечной области, к периферии расширяются и, иногда, практически незаметны на фоне линий роста; линии роста образуют тонкую исчерченность, на периферии створок могут быть резко выражены (рис. 148) .. *Adacna vitrea vitrea* (с. 378).
- Раковина белая, иногда светло-роговая, практически равносторонняя, более высокая по сравнению с номинативным подвигом (высота створки составляет

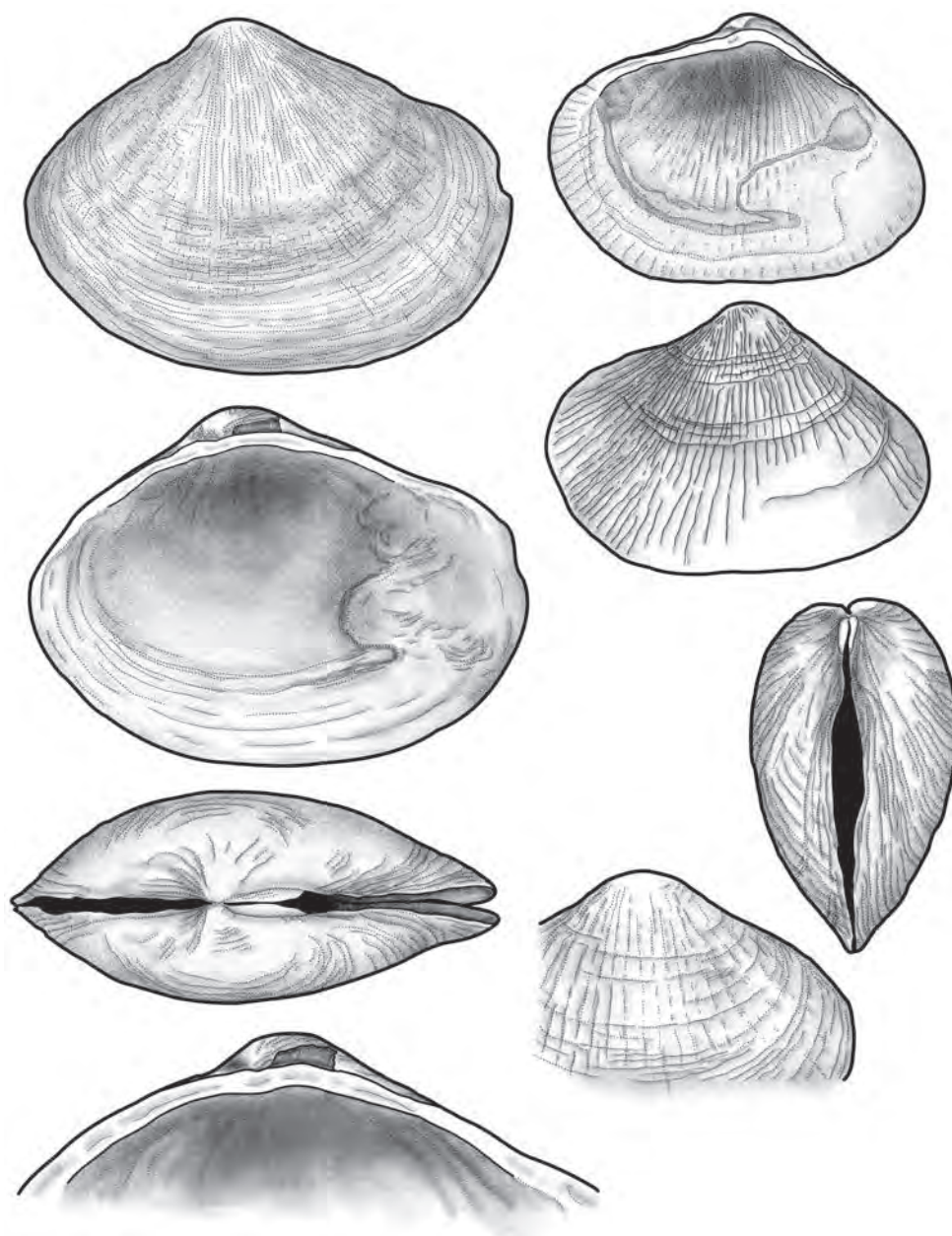


Рис. 148.

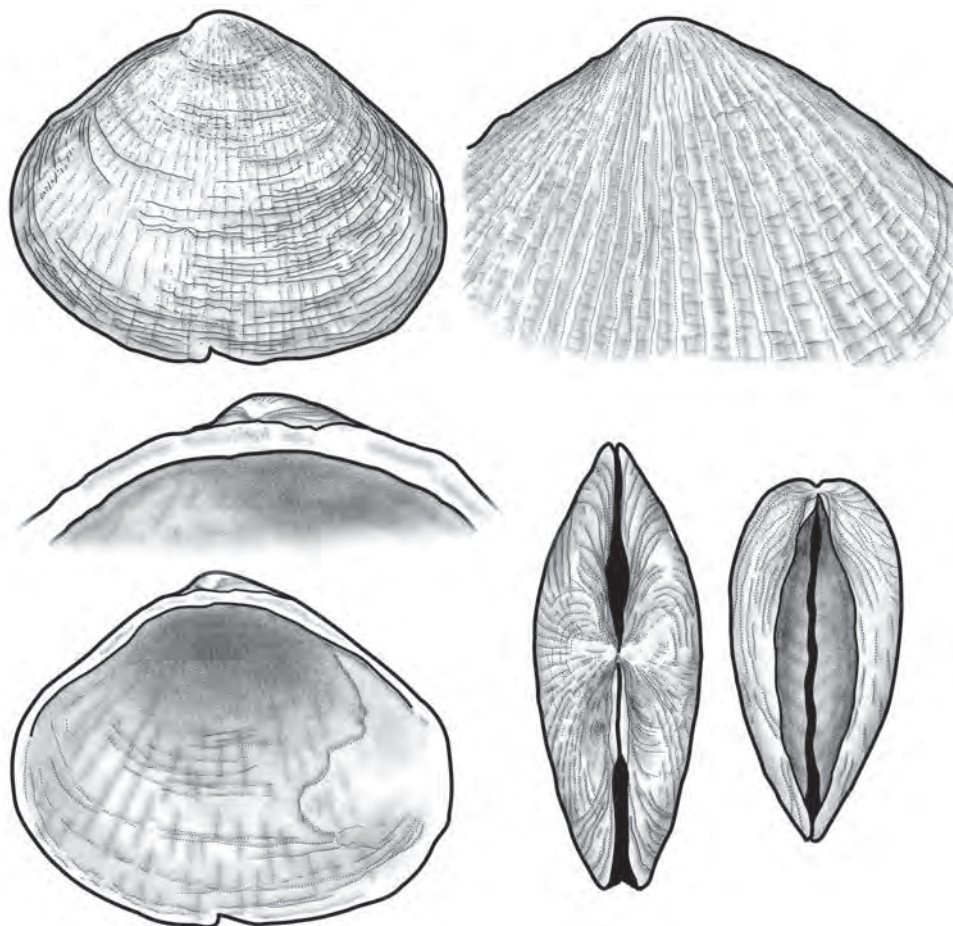


Рис. 149.

0,8–0,9 длины). Рёбра сильно сглаженные, с размытыми границами, имеют отчётливые нитевидные гребни, производящие впечатление тонких широко расставленных рёбрышек (рис. 149).....*Adacna vitrea glabra* (с. 379).

**Определительная таблица видов и подвидов
по рода *Monodacna* Eichwald, 1838**

1. Раковина толстостенная, непросвечивающая, округло-, треугольно- или четырёхугольно-овальная (высота створок не менее 0,8 длины), выпуклая (выпуклость не менее 0,6 длины и 0,7 высоты створки), с умеренно возвышающейся макушкой (возвышение макушки над кардинальным зубом не менее 0,1 высоты створки), расположенной по центру (рис. 150).....2.

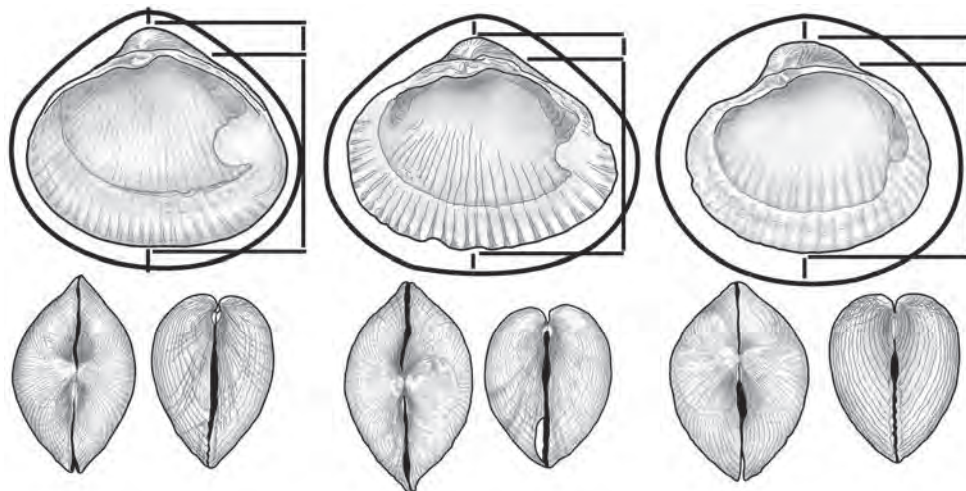


Рис. 150.

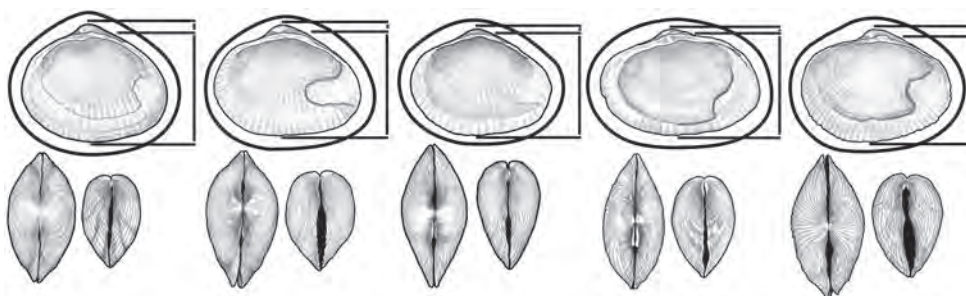


Рис. 151.

- Раковина от умеренно толстостенной до тонкостенной; просвечивающая, округло-, треугольно-, вытянуто-, неправильно-овальная или яйцевидно-овальная с угловато-суженными задними краями створок (высота створок не более 0,8 длины), умеренно выпуклая (выпуклость не более 0,6 длины и 0,7 высоты створки), со слабо возвышающейся макушкой (возвышение макушки над кардинальным зубом менее 0,1 высоты створки), слегка смещённой к переднему краю (рис. 151).....4.
- 2. Раковина (рис. 152) относительно крупная (высота створок до 16 мм, длина до 20 мм), округло-треугольная. Передний и задний края створок приблизительно одинаковой высоты, равномерно закруглённые. Макушки округлые.....3.
- Раковина (рис. 153) небольшая (высота створок до 10,5 мм, длина до 12 мм), округло-овальная или округло-четырёхугольная. Задний край угловатый, может быть заметно выше переднего. Контур макушек округло-трапециевидный или угловато-округлый*Adacna caspia knipowitschi* (с. 381).

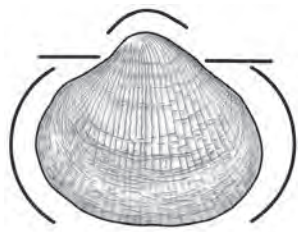


Рис. 152.

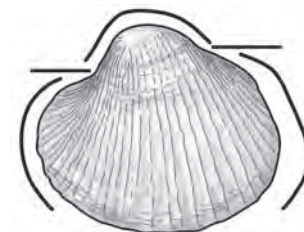
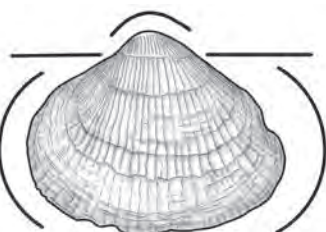


Рис. 153.

3. Раковина (рис. 154) с относительно сильно выступающими макушками (выстояние макушки над кардинальным зубом 0,11–0,15 высоты створки). Апикальная область макушек умеренно повёрнута к переднему краю. Кардинальный зуб правой створки плоский, имеет заострённый контур (при взгляде со стороны брюшного края), в левой створке — плавно загнут вперед. Задний край замочной площадки может быть сильно изогнут. Рёбра сглаженные, по ширине примерно равны межрёберным промежуткам, иногда шире. Линии нарастания чёткие, на периферии створок в межрёберных промежутках образуют маленькие чешуйки. Синус мантийной линии неглубокий (около $\frac{1}{4}$ длины створки), широкий, заметно заходит за мускульный отпечаток. Восточная часть Северного Каспия *Adacna caspia caspia* (с. 380).

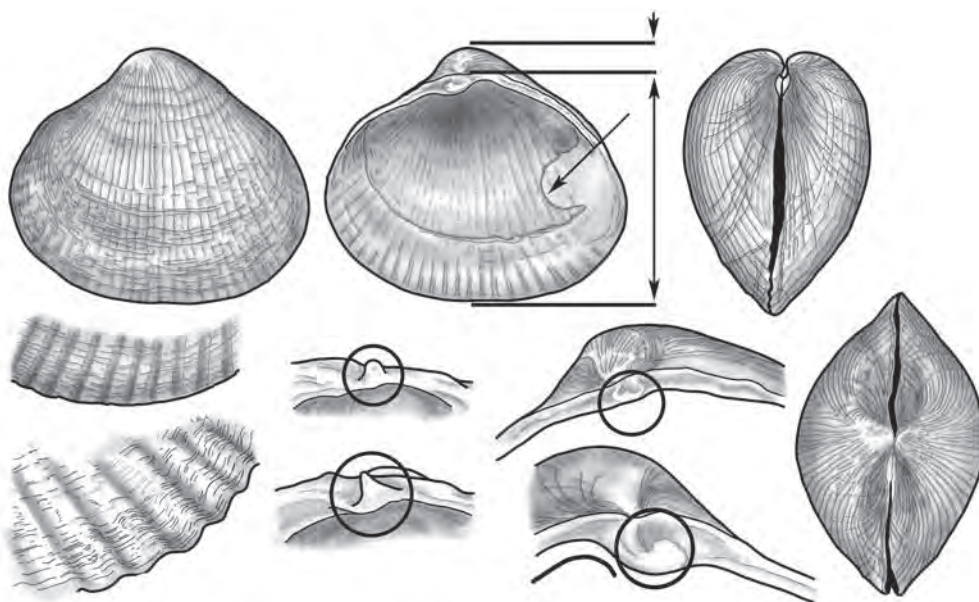


Рис. 154.

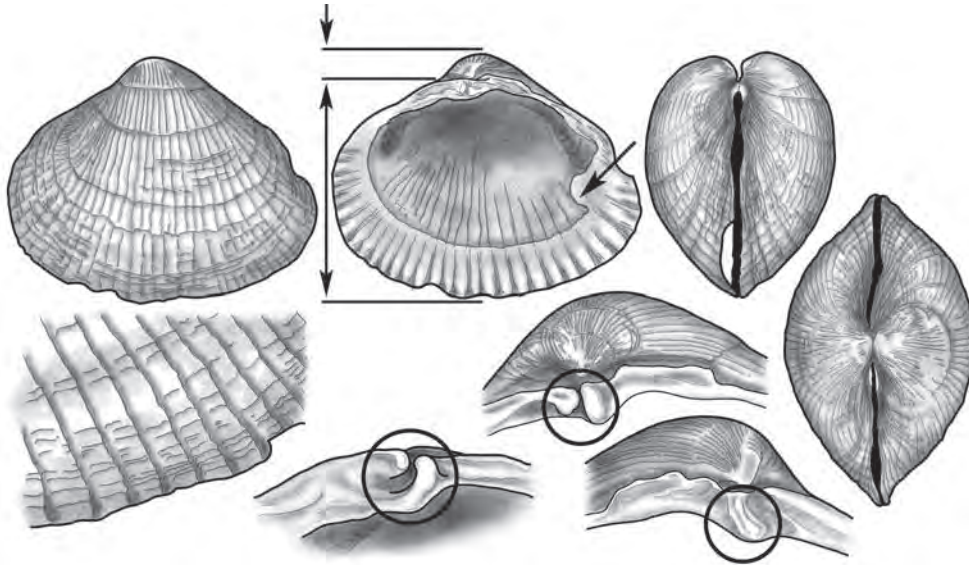


Рис. 155.

- Раковина (рис. 155) с меньше выступающими макушками (возвышение макушки над кардинальным зубом не более 0,1 высоты створки). Апикальная область макушек не повернута к переднему краю. В правой створке развиты два округлых по контуру кардинальных зуба. В левой створке один кардинальный зуб, он относительно прямой, наклонённый в сторону переднего края. Рёбра сглаженные, в два и более раза шире межрёберных промежутков. Линии нарастания тонкие, слабые, чешуек не образуют. Синус мантийной линии неглубокий (около $\frac{1}{4}$ длины створки), широкий, практически не заходит за мускульный отпечаток. Южный Каспий, южная часть Среднего Каспия.....
Adacna caspia filatovae (с. 381).

4. Рёбра отчётливые, высокие, треугольные и, как правило, неравносторонние в сечении (особенно в задней области створок) (рис. 156); межрёберные промежутки, если смотреть с внутренней стороны раковины

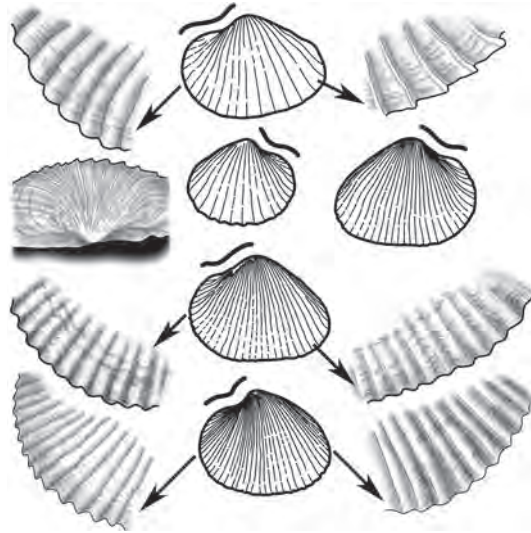


Рис. 156.

примерно равны рёбрам. Синус мантийной линии широкий или узкий, по глубине составляет примерно $\frac{1}{3}$ длины створок или немного больше. Передний край вблизи макушек имеет отчётливое вдавление.....5.

- Рёбра сильно сглажены, в сечении округло-четырёхугольные или треугольные (в задней области створок) (рис. 157), иногда выражены настолько слабо, что заметны только в виде тёмных полос на светлом фоне; межрёберные промежутки, если смотреть с внутренней стороны раковины, заметно уже рёбер, если равны, то раковина умеренно толстостенная,

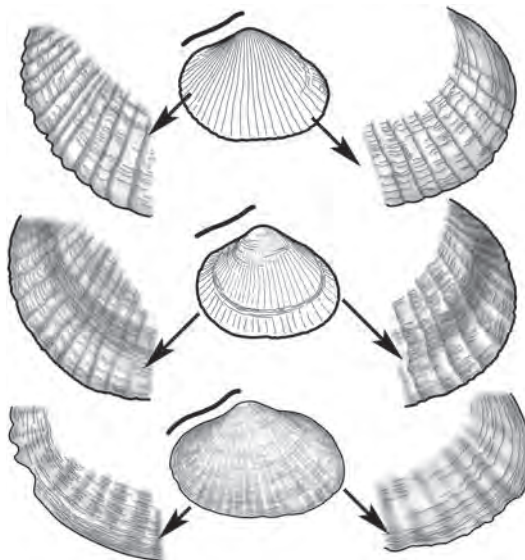


Рис. 157.

вытянуто-овальная). Мантийный синус широкий, по глубине менее $\frac{1}{3}$ длины створок. Передний край вблизи макушек прямолинейно скошен, если имеется неотчётливое вдавление, то раковина толстостенная, вытянуто-овальная 6.

5. Раковина (рис. 158) тонкостенная, округло-овальная или яйцевидно-овальная с угловато-суженными задними краями створок брюшной край створок плавно более или менее равномерно закруглён. Рёбра относительно редкие и широкие (шире межрёберных промежутков), лишены узелков и чешуек. Синус мантийной линии широкий.....*Adacna colorata* (с. 383).
- Раковина (рис. 159) от треугольно- до неправильно округло-овальной. Брюшной край уплощён и неравномерно закруглён; его наиболее выступающая часть находится на расстоянии около $\frac{1}{3}$ длины створки от переднего края. Рёбра частые, равны или уже межрёберных промежутков; вблизи заднего края створок грани рёбер могут нести узелки. Синус мантийной линии относительно узкий*Adacna polymorpha* (с. 383).
6. Раковина (рис. 160) умеренно толстостенная, непросвечивающая, вытянуто-овальная; передняя и задняя области створок почти одинаковой высоты; передняя и задняя части спинного края слабо скошены. Рёбра по ширине равны межрёберным промежуткам, местами окрашены темнее, иногда настолько сильно сглажены, что представляют собой просто тёмные полосы на светлом фоне*Adacna acuticosta* (с. 379).
- Раковина от умеренно тонкостенной до тонкостенной, всегда более или менее просвечивающая, треугольно-овальная. Передняя и задняя части спинного

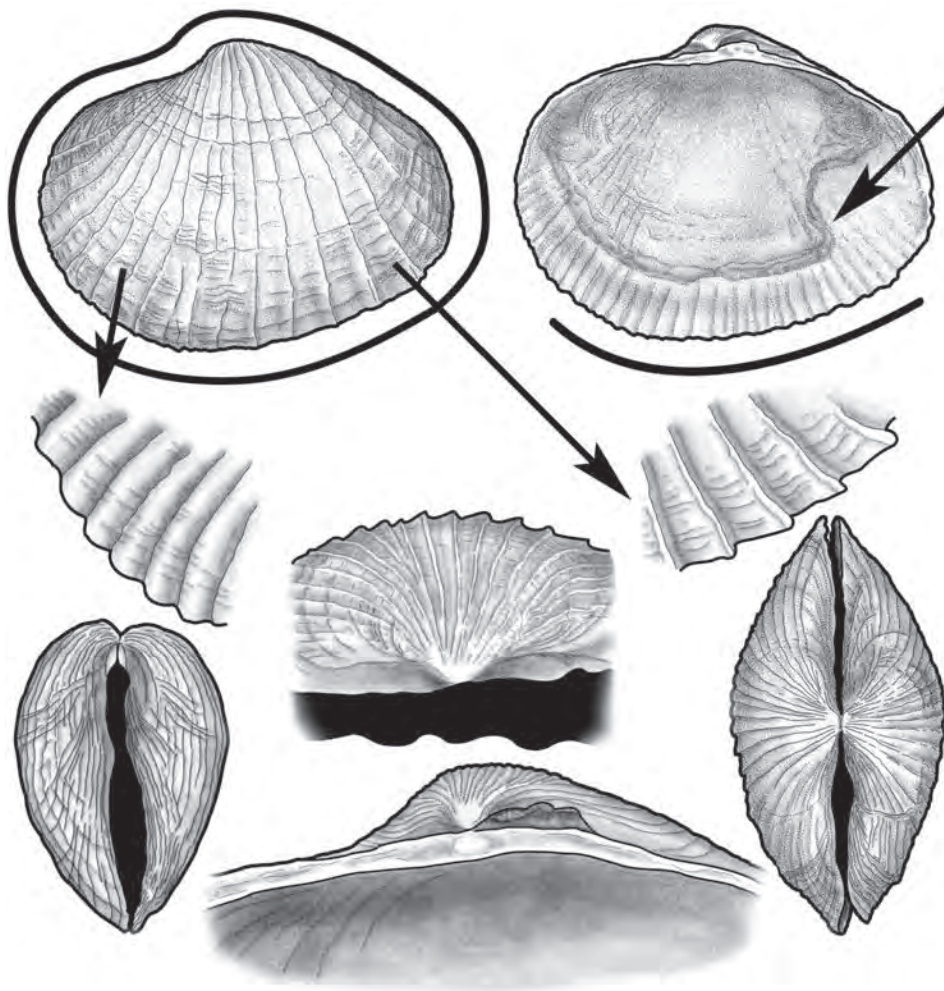


Рис. 158.

края сильно скошены (рис. 161, 162). Рёбра заметно шире межрёберных промежутков 7.

7. Раковина (рис. 161) относительно крупная (длина до 25 мм, высота до 19 мм), мало выпуклая (выпуклость составляет 0,45–0,5 длины и 0,6–0,7 высоты). Возвышение макушки с внутренней стороны раковины практически одной высоты с замочной площадкой; кардинальные зубы редуцированы до округлых бугорков *Adacna semipellucida* (с. 384).

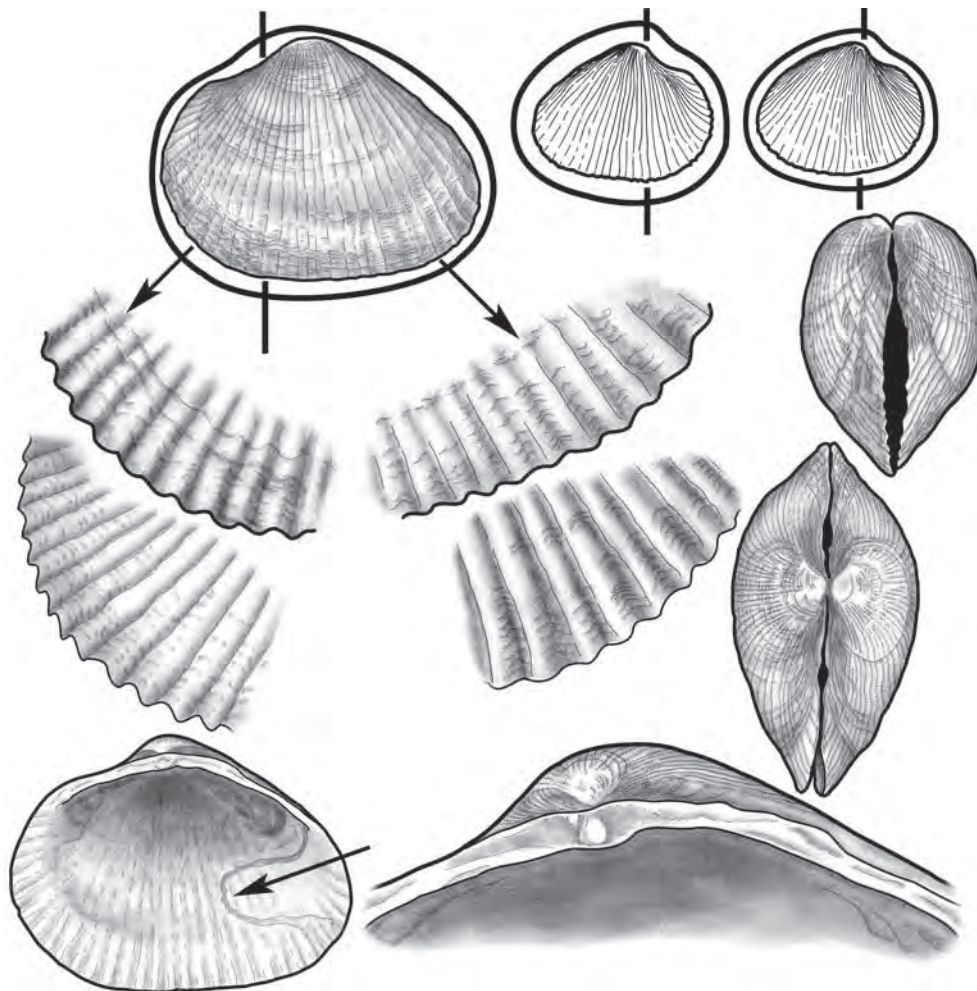


Рис. 159.

- Раковина некрупная (длина до 18 мм, высота до 14 мм), более выпуклая (выпуклость составляет 0,5–0,56 длины и 0,64–0,7 высоты), чем у *A. semipellucida*. Высота замочной площадки меньше возвышения макушки с внутренней стороны раковины; кардинальные зубы хорошо развиты (рис. 162).....
*Adacna albida* (с. 380).

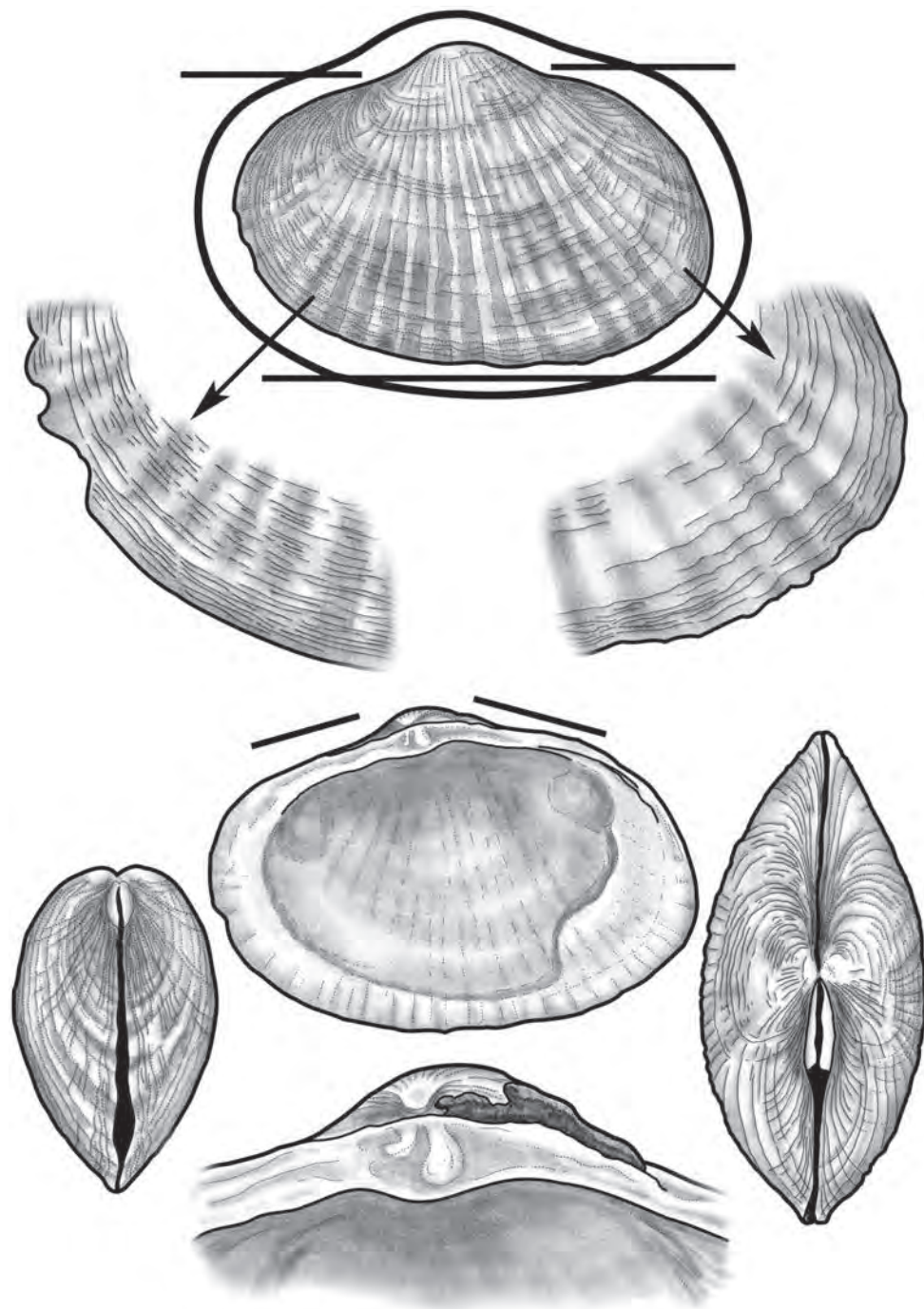


Рис. 160.

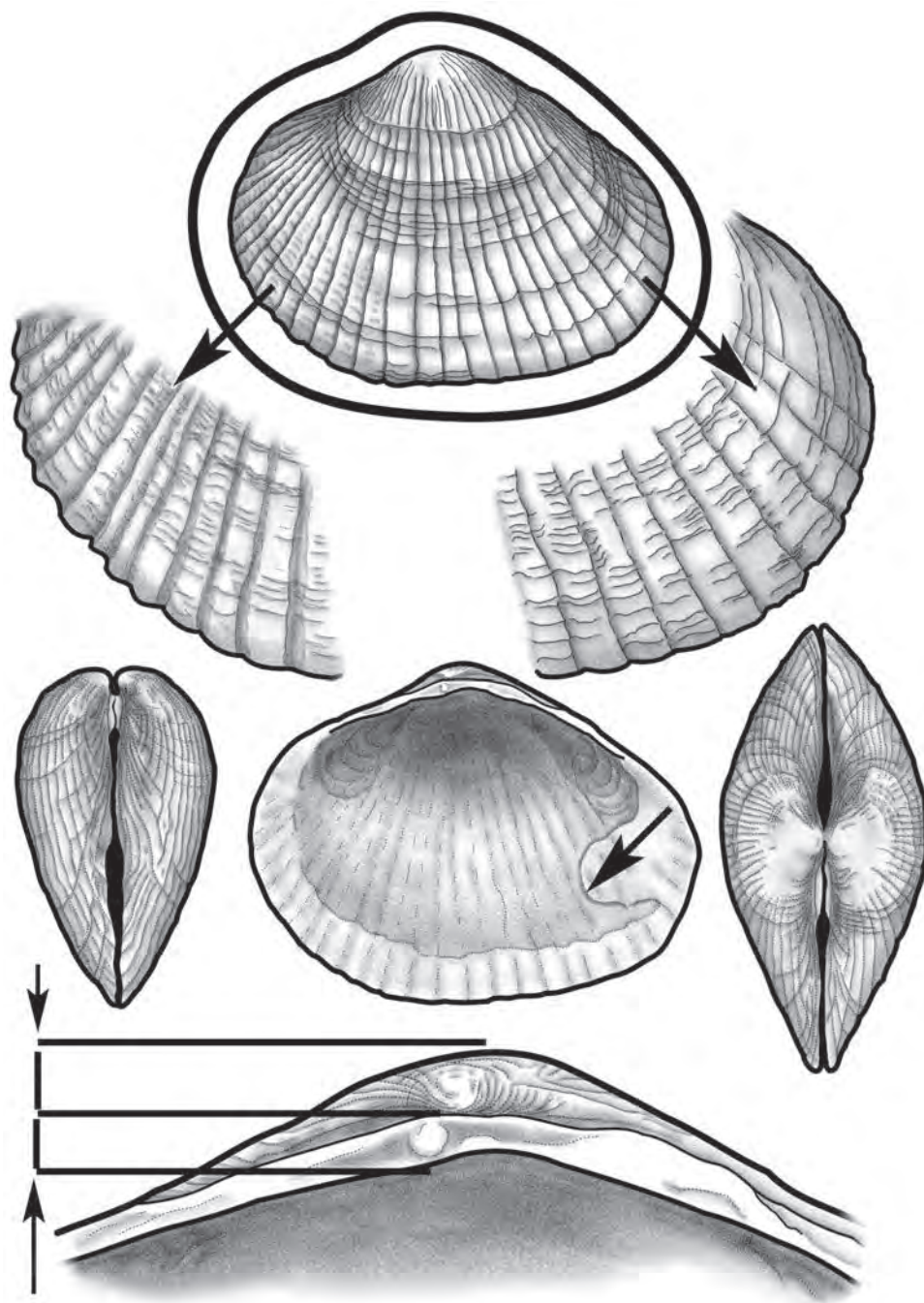


Рис. 161.

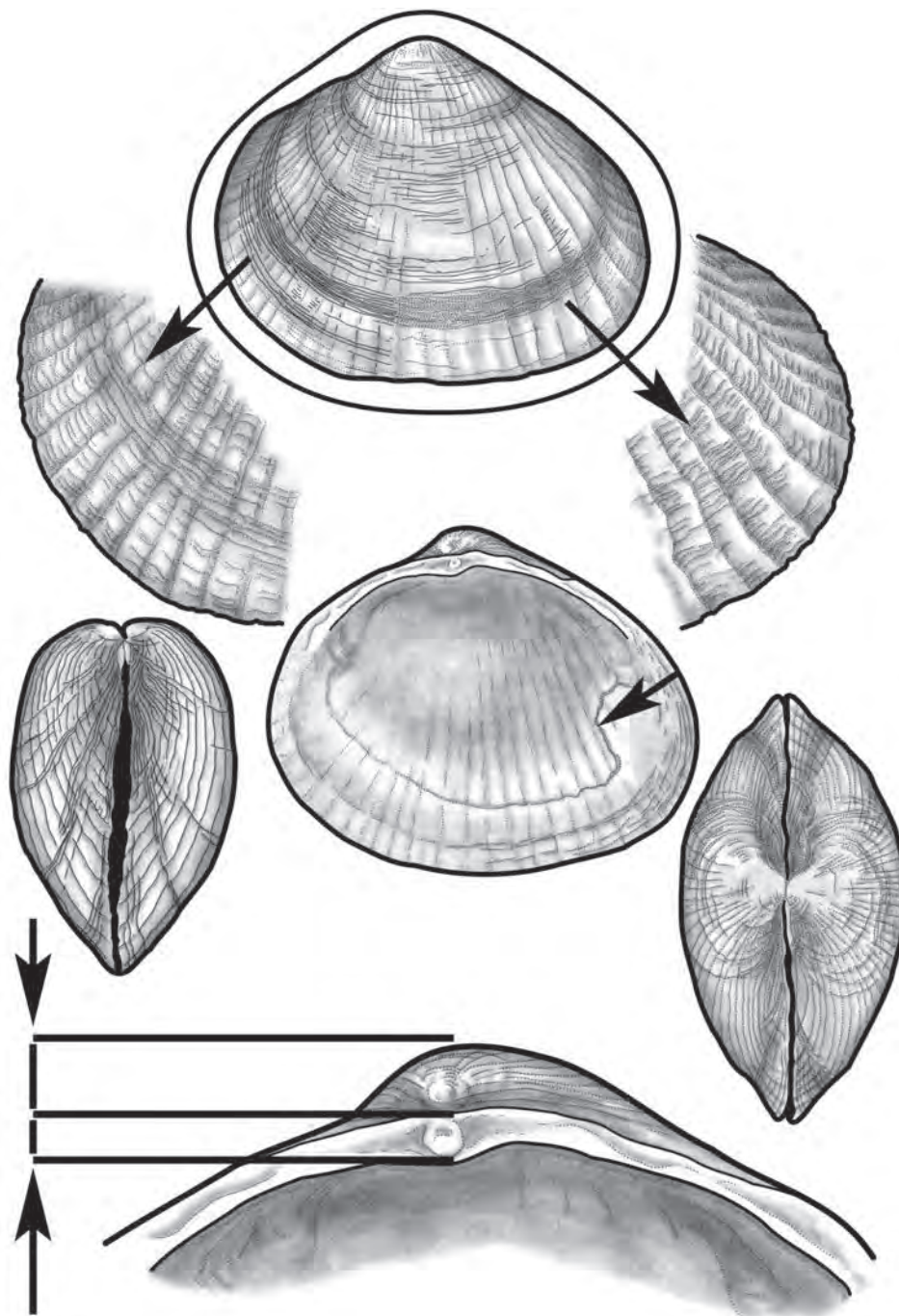


Рис. 162.

Подрод *Adacna*

Типовой вид: *Glycymeris laeviuscula* Eichwald, 1829 (по последующему обозначению).

***Adacna laeviuscula* (Eichwald, 1829)** (вкл. фото 48)

Glycymeris laeviuscula Eichwald, 1829: 279, Tab. V, f. 1.

Лектотипом здесь обозначается одна из двух разнородных створок, являющихся синтипами данного вида (см. комментарии ниже): ЗИН РАН № 90/1 *Adacne laeviuscula*, coll. Eichw. m. Casp. b. Baku. № 202. Размеры лектотипа (вкл. фото 48): длина 35,8 мм, высота 24,8 мм, выпуклость 14,4 мм.

Номенклатурно-таксономический комментарий. Типовые экземпляры и типовое местообитание для данного вида в работе Эйхвальда (Eichwald, 1829) не были обозначены и до настоящей публикации считались неизвестными. Изучение двух разнородных створок *Adacna laeviuscula* из коллекции Эйхвальда (этикетка: «*Adacne laeviuscula*, coll. Eichw. m. Casp. b. Baku. № 202»), собранных в Бакинском заливе, показало полную идентичность одной из створок (вплоть до совпадения контуров краев, макушки и мускульных отпечатков, а также изгибов замочной площадки) изображению, данному в первоначальном описании, с одной только разницей в том, что на рисунке в работе Эйхвальда изображена с двух сторон левая створка, а совпадающая с ней из коллекции — правая. Возможно, это связано с зеркальным искажением оригинального изображения при печати книги или сделано автором осознанно при подготовке иллюстрации. Дополнительным возможным свидетельством в пользу типового статуса изученных створок является красная рамка на оригинальной этикетке. Таким образом, лектотип и паралектотип *Adacna laeviuscula* хранятся в Зоологическом институте РАН (ЗИН РАН № 90/1 — лектотип; 91/2 — паралектотип). Типовое местообитание вида: Каспийское море, Бакинский залив.

Раковина яйцевидно-овальная с заострённым передним краем, неравносторонняя, уплощённая, хрупкая, часто просвечивающая, сильно зияющая спереди и сзади. Высота составляет 0,7–0,75 длины; выпуклость около 0,4 длины, 0,55–0,6 высоты. Поверхность створок покрыта сглаженными рёбрами, которые равны или чуть шире междорёберных промежутков. Рельеф, соответствующий рёбрам хорошо выражен на всей внутренней поверхности створок. В правой створке иногда сохраняется рудимент кардинального зуба. Мантийный синус широкий и глубокий (около ½ длины створки или чуть больше). Размеры: длина до 48 мм, высота до 33 мм, выпуклость до 20 мм).

Распространение. Эндемичный каспийский вид. Распространён в Северном, Среднем и Южном Каспии на илистых, илисто-песчаных, реже песчаных грунтах в диапазоне глубин 30–60 м, при солёности 4–14‰ (Невесская, 1963; Логвиненко, Старобогатов, 1968; Кантор, Сысоев, 2005; Kantor et al., 2010).

Природоохранный статус. Не установлен.

Adacna minima* (Ostroumov, 1907)**Adacna minima ostroumovi* (Logvinenko et Starobogatov, 1967)** (вкл. фото 49)*Hypanis minima* Остроумов, 1907: 23 (partim).*Hypanis minima ostroumovi* Логвиненко, Старобогатов, 1967: 233.

Раковина средних размеров, треугольно-овальная, тонкостенная, просвечивающая, с острыми, наклоненными вперед макушками. Мало выпуклая (выпуклость составляет 0,4–0,45 длины и 0,5–0,6 высоты). Рёбра выражены слабее линий роста и едва заметны при косом освещении. Линии роста отчётливые, на периферии створок образуют грубую морщинистость. Рельеф, соответствующий рёбрам, на внутренней поверхности створок не развит. В правой створке сохраняется рудимент кардинального зуба. Мантийный синус широкий, но не глубокий (менее $\frac{1}{3}$ длины створки). Заднее зияние умеренное, переднее слабое. Размеры: длина до 25 мм, высота до 20 мм, выпуклость до 12 мм.

Распространение. Эндемичный каспийский подвид (номинативный подвид распространён в Аральском море), был описан по материалам из юго-восточной части моря (близ острова Огурчинский). Обитает в Среднем, Южном, реже Северном Каспии на илисто-песчаных, песчаных грунтах на глубинах до 35 м (Логвиненко, Старобогатов, 1967; Логвиненко, Старобогатов, 1968; Кантор, Сысоев, 2005; Kantor et al., 2010).

Природоохранный статус. Не установлен.

Adacna vitrea* (Eichwald, 1829)**Adacna vitrea vitrea* (Eichwald, 1829)***Glycymeris vitrea* Eichwald, 1829: 279, Tab. V, f. 3.*Amphidesma caspia* Krynicki, 1837: 62.

Раковина треугольно-овальная, тонкостенная, просвечивающая. У молодых особей раковина равносторонне треугольно-овальная с центральным положением округлых макушек. У взрослых макушки слегка смещены вперед за счёт интенсивного разрастания заднего края. Относительно прижатая (высота створок составляет 0,65–0,75 длины); выпуклость составляет 0,35–0,42 длины и 0,43–0,53 высоты. Рёбра плоские, иногда выражены настолько слабо, что практически незаметны на фоне линий роста. Рельеф, соответствующий рёбрам, на внутренней поверхности створок не развит. Линии роста образуют тонкую густую исчерченность, на периферии могут образовывать несколько резких морщин. Мускульные отпечатки слабозаметные. В обеих створках могут сохраняться рудименты кардинальных зубов. Глубина мантийного синуса около $\frac{1}{3}$ длины створки, иногда глубже (чуть менее $\frac{1}{2}$ длины створки). Заднее зияние умеренное, переднее слабое. Размеры: длина до 22 мм, высота до 16 мм, выпуклость до 8 мм.

Распространение. Эндемичный каспийский подвид. Обитает в Среднем, Южном и в восточной части Северного Каспия на илистых и илисто-песчаных

грунтах, в диапазоне глубин 0–30 м, при солёности от 2–5‰ до 12‰ (Невесская, 1965; Логвиненко, Старобогатов, 1968; Кантор, Сысоев, 2005; Kantor et al., 2010).

Природоохранный статус. Не установлен.

***Adacna vitrea glabra* (Ostroumoff, 1905)**

Amphidesma caspia Krynicki, 1837: 62.

Adacna glabra Остроумов, 1905: 18–19.

Adacna aspera Остроумов, Розен в Остроумов, 1905: 19, табл. II, E.

Номенклатурно-таксономический комментарий. В литературе моллюсков этого подвида обычно неправильно идентифицировали как *Adacna minima* или *Adacna vitrea* var. *minima*. В определителе пресноводных беспозвоночных России (Старобогатов и др., 2004) этот подвида приводится в качестве самостоятельного вида *Adacna glabra* Ostroumoff, 1905. Однако его изображение (Старобогатов и др., 2004: табл. 40, рис. 1, 2) и использованные в определительных таблицах признаки не убеждают в справедливости такого статуса. В настоящем издании поддерживается более обоснованная точка зрения Логвиненко и Старобогатова (1968) о подвиговом ранге *glabra* в составе вида *vitrea*, но сам вид *Hypanis vitrea* в смысле Логвиненко и Старобогатова (1968) отнесён к роду *Adacna* (см. комментарии к родам *Adacna* и *Hypanis*).

Раковина правильно треугольно овальная (вписывается в равносторонний треугольник), тонкостенная, просвечивающая. Относительно высокая (высота створки составляет 0,78–0,85 длины). Кроме формы раковины, отличается от предыдущего подвида характером ребристости и значительным задним зиянием, охватывающим большую часть заднего края. Размеры: длина до 18 мм, высота до 15 мм, выпуклость до 7 мм.

Распространение. Эндемичный каспийский подвида. Обитает в западной и северной частях Северного Каспия в сильно опреснённых районах на илистых и илисто-песчаных грунтах (Логвиненко, Старобогатов, 1968; Кантор, Сысоев, 2005).

Природоохранный статус. Не установлен.

Подрод *Monodacna* Eichwald, 1838

Типовой вид: *Corbula caspia* Eichwald, 1829 (по последующему обозначению)

***Adacna acuticosta* (Logvinenko et Starobogatov, 1967) (вкл. фото 50)**

Adacna edentula «Pall.» (non *Mya edentula* Pallas, 1771) Гримм, 1877: 64 (partim).

Hypanis acuticosta Логвиненко, Старобогатов, 1967: 232.

Раковина вытянуто-овальная (высота составляет 0,7–0,8 длины), умеренно выпуклая (выпуклость составляет 0,4–0,5 длины и 0,55–0,65 высоты), беловатая или желтовато-роговая с очень слабо выступающей макушкой (возвыше-

ние макушки над кардинальным зубом составляет 0,05–0,06) слегка смещённой к переднему краю. Передний и задний края створок равномерно закруглённые, брюшной край плавно выгнут. На внутренней поверхности створок по периферии хорошо выражен бороздчатый рельеф, соответствующий рёбрам; в задней области могут присутствовать коричневые полосы и/или пятна. Рёбра примерно равны по ширине межрёберным промежуткам. Иногда могут быть настолько сильно сглажены, что представляют собой тёмные полосы на светлом фоне. Переднее зияние отсутствует, заднее — слабое. Кардинальные зубы (по 1 в каждой створке) хорошо развиты. В правой створке перед кардинальным зубом часто присутствует зубообразное утолщение или наплыв. Мантийный синус широкий, но не глубокий (менее $\frac{1}{3}$ длины раковины), едва заходит за контур мускульного отпечатка или мельче. Размеры: длина до 28 мм, высота до 22 мм, выпуклость до 14 мм.

Распространение. Эндемичный каспийский вид. Обитает в Среднем Каспии на глубинах до 50 м (Логвиненко, Старобогатов, 1968; Старобогатов и др. 2004; Кантор, Сысоев, 2005; Kantor et al., 2010).

Природоохранный статус. Не установлен.

***Adacna albida* (Logvinenko et Starobogotov, 1967)**

(вкл. фото 51)

Cardium pseudocatillus «Abich.?» (non Barbot de Marny, 1869) Гримм, 1877: 62.

Hypanis albida Логвиненко, Старобогатов, 1967: 232.

Раковина белая или розоватая. По форме схожа с предыдущим видом (высота составляет 0,7–0,8 длины), чуть более выпуклая (выпуклость составляет 0,5–0,56 длины и 0,6–0,75 высоты), отличается меньшими размерами и более выступающей макушкой (возвышение макушки над кардинальным зубом 0,07–0,08). Кардинальные зубы (по 1 в каждой створке) хорошо развиты. Рёбра заметно шире межрёберных промежутков, сильно сглажены, но всегда выделяются по высоте. Бороздчатый рельеф, соответствующий рёбрам, хорошо выражен на внутренней поверхности створок. Переднее зияние слабое или отсутствует, заднее — отчётливое. Мантийный синус широкий, слегка заходит за контур мускульного отпечатка, его глубина около $\frac{1}{4}$ длины раковины. Размеры: длина до 18 мм, высота до 14 мм, выпуклость до 8 мм.

Распространение. Эндемичный каспийский вид. Обитает в Среднем и Южном Каспии на глубинах от 0 до 100–150 м (Логвиненко, Старобогатов, 1967; Логвиненко, Старобогатов, 1968; Кантор, Сысоев, 2005; Kantor et al., 2010).

Природоохранный статус. Не установлен.

***Adacna caspia* (Eichwald, 1829)**

***Adacna caspia caspia* (Eichwald, 1829)**

Corbula caspia Eichwald, 1829: 281, Tab. 5, fig. 6.

Раковина относительно крупная, округло-треугольная, беловатого или желтоватого цвета; сильно выпуклая (выпуклость составляет не менее 0,6 длины и 0,7 высоты); с широкими, сильно выступающими макушками (возвышение макушек над кардинальными зубами 0,1–0,15 высоты), расположенными почти по центру. Створки покрыты сглаженными рёбрами равными по ширине межрёберным промежуткам (иногда чуть шире). Передний и задний края створок равномерно закруглённые, практически одной высоты. В каждой створке имеется по одному кардинальному зубу. Их форма специфична для каждого подвида *Adacna caspia* (см. определительную таблицу). Имеются слабые переднее и заднее зияния (заднее выражено несколько больше). Мантийный синус широкий и не глубокий (около $\frac{1}{4}$ длины створки), заметно заходит за пределы мускульного отпечатка. Размеры: длина до 25 мм (некоторые ископаемые до 32 мм — Невеская, 1965), высота до 18 мм, выпуклость до 13,5 мм).

Распространение. Эндемичный каспийский подвид. Обитает в восточной части Северного Каспия (преимущественно в Уральской бороздине). Предпочитает заиленные песчаные, песчаные и илистые грунты, а также илы с ракушей. Встречается на глубинах от 2 до 15 м в диапазоне солёности от 2–4‰ до 14‰ (Невеская, 1965; Логвиненко, Старобогатов, 1968; Кантор, Сысоев, 2005; Kantor et al., 2010).

Природоохранный статус. Не установлен.

***Adacna caspia filatovae* (Logvinenko et Starobogatov, 1967) (вкл. фото 52)**

Cardium caspium «Eichw.» (non *Corbula caspia* Eichwald, 1829) Гримм, 1876: 134 (partim).

Hypanis caspia filatovae Логвиненко, Старобогатов, 1967: 231.

Форма, размеры и окраска раковин сходны с таковыми у *Adacna caspia caspia*.

Выпуклость составляет 0,59–0,65 длины и 0,7–0,76 высоты. Возвышение макушки составляет 0,11 высоты створки. Сглаженные рёбра в два и более раза шире межрёберных промежутков. Линии нарастания тонкие, хорошо выражены. В правой створке развиты 2 округлых кардинальных зуба, в левой — 1 кардинальный зуб. Имеются слабые переднее и заднее зияния. Мантийный синус широкий, заметно меньше $\frac{1}{4}$ длины створки, не выходит за пределы мускульного отпечатка. Размеры: длина до 25 мм, высота до 20 мм, выпуклость до 15 мм.

Распространение. Эндемичный каспийский подвид. Обитает в Южном Каспии, преимущественно по восточному берегу на глубинах до 50 м. В Среднем Каспии изредка встречается в районе острова Кулалы и в районе Апшеронского полуострова на глубине около 50 м (Логвиненко, Старобогатов, 1967; Логвиненко, Старобогатов, 1968; Кантор, Сысоев, 2005; Kantor et al., 2010).

Природоохранный статус. Не установлен.

***Adacna caspia knipowitschi* (Logvinenko et Starobogatov, 1966) (вкл. фото 53)**

Cardium caspium «Eichw.» (non *Corbula caspia* Eichwald, 1829) Гримм, 1876: 134 (partim).

Hypanis caspia knipowitschi Логвиненко, Старобогатов, 1967: 231.

Раковина (рис. 163) относительно небольшая, округло-овальная или округло-четырёхугольная, беловатая, выпуклая (выпуклость составляет 0,56–0,65 длины, 0,7–0,76 высоты); с широкими, сильно выступающими макушками (возвышение макушки составляет 0,14) контур которых угловато-округлый или округло-трапецевидный. Апикальная область макушек сильно повернута к переднему краю. Сглаженные рёбра по ширине равны межрёберным промежуткам, линии нарастания выражены в различной степени. В правой створке 1 или 2 кардинальных зуба. В последнем случае передний зуб имеет форму относительно тонкого заострённого гребня, задний — притуплённо-округлый. Кардинальный зуб левой створки конический, заострённый, в сторону переднего края не наклонён. Синус мантийной линии широкий, неглубокий (около $\frac{1}{4}$ длины створки) практически не заходит за мускульный отпечаток. Размеры: длина до 12 мм, высота до 10,5 мм, выпуклость до 7 мм.

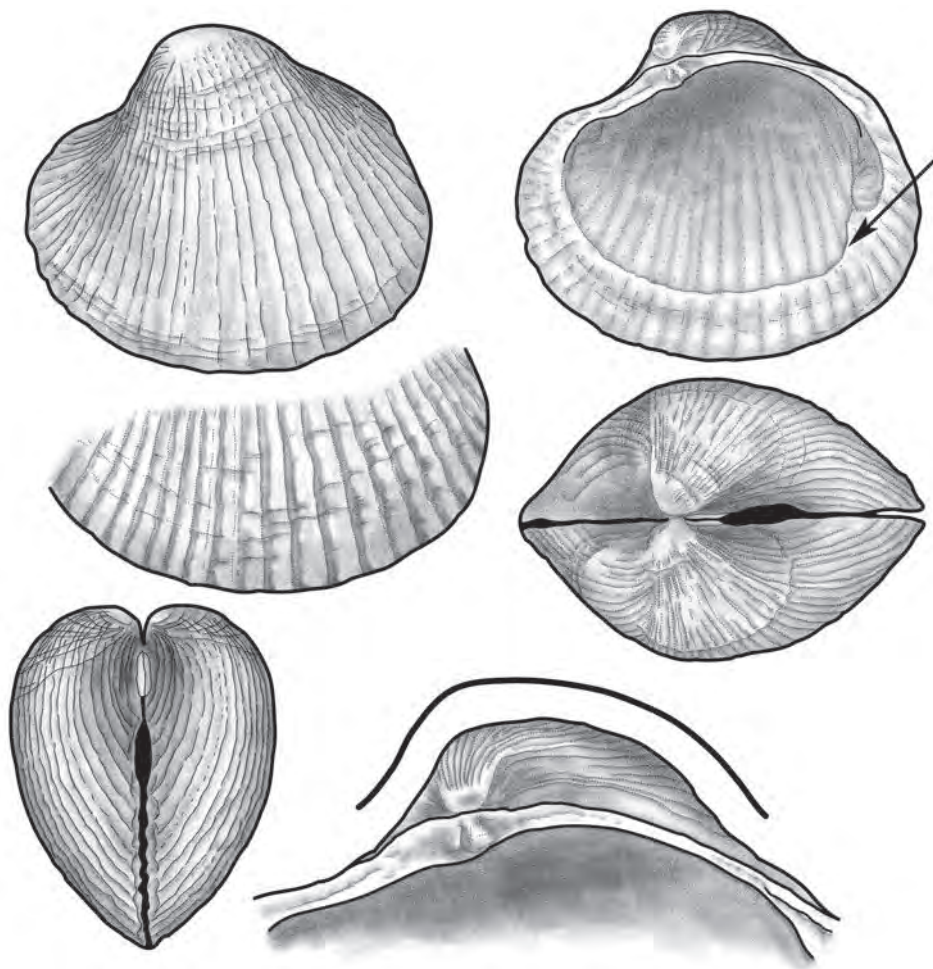


Рис. 163.

Распространение. Эндемичный каспийский подви́д. Обитает в Среднем и Южном Каспии на глубинах 50–200 м; встречается редко (Логвиненко, Старобогатов, 1968; Кантор, Сысоев, 2005; Kantor et al., 2010).

Природоохранный статус. Не установлен.

***Adacna colorata* Eichwald, 1829**

Glycymeris colorata Eichwald, 1829: 279, Tab. 5, fig. 4.

Cardium coloratum (Eichw.) Ostroumoff, 1893: 246.

Monodacna colorata var. *tanaisiana* Милашевич, 1916: 270, таб. VIII, фиг. 1–5.

Monodacna colorata var. *razelmiana* Borcea, 1926: 453 (partim).

Раковина от розовато-белой до красновато- или лиловато-бурой, округло-овальная или яйцевидно-овальная (с заострёнными задними краями створок). Высота составляет 0,7–0,85 длины. Умеренно выпуклая (выпуклость составляет 0,4–0,6 длины и 0,5–0,7 высоты). Макушка притуплённая, мало выступающая (возвышение макушки над кардинальным зубом составляет 0,06–0,1 высоты раковины), слегка смещена к переднему краю. Брюшной край почти равномерно закруглён, иногда более выгнут в передней части раковины. В средней части створок рёбра резко ассиметричны в сечении, в задней — сильно расширяются и уплощаются. Заднее зияние всегда хорошо выражено, переднее может быть развито слабо. Кардинальные зубы (по одному в каждой створке) выражены в разной степени, но всегда имеются. Мантийный синус широкий, около $\frac{1}{4}$ – $\frac{1}{3}$ длины створок, иногда немного глубже. Размеры: длина до 40 мм, высота до 32 мм, выпуклость до 19 мм.

Распространение. Дельта Дуная, Днестровский и Днепро-Бугский лиманы, таганрогский залив Азовского моря, некоторые водоёмы и пруды Кумо-Манычской депрессии, водоёмы северного Причерноморья, Нижний Дон, дельты Дона и Волги (включая водохранилища), устье Кубани; встречаются на мягких грунтах при солёности 0,03–4‰ на глубинах до 8–12 м. Впервые отмечена в Каспии в 1960 г. (Саенкова, 1960). В настоящее время в Северном Каспии вид известен в авандельте Волги (Набоженко, Шохин, сетка станций каспийских экспедиций ЮНЦ РАН 2004–2011 гг.). Интродуцирована в озеро Балхаш (Невесская, 1963; Логвиненко, Старобогатов, 1968; Скарлато, Старобогатов, 1972; Старобогатов и др., 2004; Кантор, Сысоев, 2005; Kantor et al., 2010).

Природоохранный статус. Отсутствует (интродуцированный вид).

***Adacna polymorpha* (Logvinenko et Starobogotov, 1967) (вкл. фото 54)**

Mya edentula «Pal.» Eichwald, 1838: 172.

Hypanis angusticostata polymorpha Логвиненко, Старобогатов, 1967: 232.

В литературе моллюсков этого вида обычно неправильно идентифицировали как *Monodacna edentula*. Раковина от розоватого и буро-жёлтого до буровато-фиолетового цвета; треугольно- или неправильно округло-овальная (высота составляет 0,6–0,75 длины); умеренно выпуклая (выпуклость составляет 0,5–0,6 длины и 0,6–0,8 высоты). Макушки мало выступающие (возвышение макушки над кор-

динальным зубом составляет 0,05–0,1), слегка смещённые к переднему краю. Передний край округлый, задний — несколько оттянутый, слегка суженный. Брюшной край неравномерно закруглён или в центре почти прямой. Переднее зияние слабое или отсутствует, заднее зияние отчётливое. В каждой створке развито по одному кардинальному зубу. Мантийный синус языковидный, относительно узкий (глубиной около $\frac{1}{3}$ длины раковины) или широкий (глубиной менее $\frac{1}{3}$ длины раковины). Размеры: длина до 24 мм, высота до 18 мм, выпуклость до 13 мм.

Распространение. Эндемичный каспийский вид. Обитает в Северном Каспии (кроме сильно опреснённых участков) (Логвиненко, Старобогатов, 1967; Логвиненко, Старобогатов, 1968; Старобогатов и др. 2004; Кантор, Сысоев, 2005; Kantor et al., 2010).

Природоохранный статус. Не установлен.

***Adacna semipellucida* (Logvinenko et Starobogatov, 1967) (вкл. фото 55)**

Adacna edentula «Pall.» (non *Mya edentula* Pallas, 1771) Гримм, 1877: 64 (partim).

Hypanis semipellucida Логвиненко, Старобогатов, 1967: 232–233.

Раковина умеренно тонкостенная, просвечивающая, беловатая или желтоватоговая, внутри слегка розоватая. Треугольно-овальная (высота составляет 0,65–0,8 длины), умеренно выпуклая (выпуклость составляет 0,4–0,5 длины, 0,6–0,75 высоты) с очень слабо выступающей макушкой (возвышение макушки над кардинальным зубом составляет 0,05–0,06), смещённой к переднему краю. На всей внутренней поверхности створок хорошо выражен бороздчатый рельеф, соответствующий рёбрам. Передний край более или менее равномерно округлый, задний несколько сужен. Зияния слабые, иногда переднее зияние не выражено. Рёбра заметно шире межрёберных промежутков, сильно сглажены, но всегда выделяются по высоте. Кардинальные зубы редуцированы до небольших округлых бугорков. Мантийный синус слегка заходит за контур мускульного отпечатка. Глубина мантийного синуса около $\frac{1}{4}$ длины раковины. Размеры: длина до 24,5 мм, высота до 19 мм, выпуклость до 11,6 мм.

Распространение. Эндемичный каспийский вид. Обитает в северной и западной частях Среднего Каспия на глубинах до 30 м (Логвиненко, Старобогатов, 1967; Логвиненко, Старобогатов, 1968; Кантор, Сысоев, 2005; Kantor et al., 2010).

Природоохранный статус. Не установлен.

Род *Hypanis* Pander, in Ménétriés, 1832

Типовой вид: *Glycymeris plicata* Eichwald, 1829 (по монотипии).

Номенклатурно-таксономический комментарий. История рода *Hypanis* весьма запутана и, в настоящее время его объём и статус окончательно не установлены. Х.И. Пандер [Christian Heinrich Pander] предложил родовое название *Hypanis* в работе Менетриэ (Ménétriés, 1832) без диагноза, указав только типовой вид *Glycymeris plicata* и, дав ссылку на его первоначальное описание и изображение в

работе Эйхвальда (Eichwald, 1829). Позднее, Эйхвальд (Eichwald, 1838) устанавливает для каспийских кардиид три новых рода (*Didacna*, *Monodacna*, *Adacna*) и помещает вид *Glycymeris plicata* в род *Adacna*. Агассиц (Agassiz, 1842), анализируя раковины каспийских двустворчатых и не принимая в расчёт (возможно не зная) статьи Эйхвальда, заново описывает вид *plicata* в качестве представителя рода *Pholadomya* Sowerby 1823 — *Ph. crispa* Agassiz, 1842. Александр Фёдорович Миддендорф (Middendorff, 1849) публикует зарисовки двустворчатых моллюсков с длинными сросшимися сифонами, выполненные Менетриэ по живым экземплярам, для двух упомянутых в его каталоге каспийских видов. Наличие таких сифонов Миддендорф расценивает как анатомическое подтверждение взглядов Агассица и относит *plicata* к роду *Pholadomya*, но при этом устанавливает правильную синонимику *Ph. plicata* Eichwald, 1829 = *Ph. crispa* Agassiz, 1842 (Andrusoff, 1903). В дальнейшем, до второй половины XX века, разные авторы относили *plicata* в составе прочих каспийских кардиид то к *Cardium*, то к *Adacna*, то к *Didacna* (Adams, Adams, 1858; Chenu, 1862; Stoliczka, 1870; Andrusoff, 1903; Невеская, 1958). Позже Невеская (1965) указывает *Hypanis* в качестве самостоятельного рода с одним видом *Hypanis plicatus* (Eichwald, 1829), представленным двумя подвидами *H. plicatus plicatus* (Eichwald, 1829) и *H. plicatus relictus* (Milashevitch, 1916). Логвиненко и Старобогатов (1968) устанавливают для каспийских кардиид обособленность родов *Cerastoderma* и *Didacna* и отмечают невозможность чётко диагностировать рода *Adacna*, *Monodacna* и *Hypanis*. На основании этой невозможности они объединяют представителей последних трёх групп в общий род *Hypanis* (согласно правилу приоритета) с типовым видом *Glycymeris plicata* Eichwald, 1829. Эта точка зрения доминировала среди малакологов до начала XXI века. В 2004 г. коллектив авторов во главе со Старобогатовым (Старобогатов др., 2004) восстанавливает самостоятельность родов *Adacna* и *Hypanis* (см. комментарии к роду *Adacna*). При этом они указывают, не приводя морфологических описаний видов и каких-либо обоснований для своей точки зрения, два вида *Hypanis* для Каспийского моря — *H. plicata* (Eichwald, 1829) и *H. regularis* Starobogatov, 2004, а также один вид из северо-западного Причерноморья — *H. relictus* (Milashevitch, 1916). Позднее М.В. Набоженко в работе о распространении лимнокардиид в бассейне Азовского моря (Набоженко, 2008) придерживается широкой трактовки рода *Adacna* и снова сводит в его состав представителей *Adacna*, *Monodacna* и *Hypanys*. Свою точку зрения он, так же как и Логвиненко и Старобогатов (1968), обосновывает правилом приоритета, но указывает ошибочную дату описания рода *Adacna* — 1829.

Окончательное решение вопроса о ранге и объёме таксонов *Monodacna*, *Adacna*, *Hypanis* или *Adacna* и *Hypanis* требует специальной ревизии, базирующейся на детальном изучении анатомии, конхологических и молекулярно-генетических признаков видов. Такая задача выходит за рамки данной книги.

В определителе каспийские представители *Hypanis sensu* Logvinenko et Starobogatov, 1968 даны в составе рода *Adacna* (с подродами *Adacna* и *Monodacna*), за

исключением вида *H. plicata*. Последний, ввиду существенных отличий (скульптуры и формы раковины, формы мантийного синуса) от типичных представителей *Adacna* и *Monodacna*, оставлен в роде *Hypanis*.

Hypanis regularis описанный Старобогатовым (Старобогатов и др., 2004) как «sp. nov. pro *Glycimeria plicata* Grimm, 1876: 66, Tab. VIII, fig. 14» не может являться валидным названием. В работе Гримма (1876) нигде не приводится таксон «*Glycimeria plicata*», не существует Tab. VIII, а страница 66 не содержит информации о моллюсках. Скорее всего, у Старобогатова с соавторами (Старобогатов и др., 2004) при установлении нового вида *H. regularis* дана отсылка на работу Гримма 1877 г. с опечаткой в дате и неверным указанием таксона по Гримму. Во второй тетради работы «Каспийское море и его фауна», вышедшей в 1877 г., Гримм на странице 66 указывает вид «*Adacna plicata* Eichw.» с координатами местонахождения и ссылкой на рисунок, представленный под номером 14 в таблице VIII. Этот материал позднее был переописан Андрусовым (1923) как новый вид *Adacna grimmi*, поэтому справедливо заключить, что *Hypanis regularis* Starobogatov, in Starobogatov, Prozorova, Bogatov et Sayenko, 2004 является синонимом *Adacna grimmi* Andrusov, 1923. В свою очередь, признаки и изображение *A. grimmi* (согласно первоначальному описанию) соответствуют лектотипу *H. plicata* за исключением количества рёбер и ширины межрёберных промежутков. Эти отличия явно недостаточны для выделения самостоятельного вида, поэтому *A. grimmi* следует считать синонимом *H. plicata*.

Самостоятельность *H. relictata*, описанного Милашевичем (1916) из Днестровского лимана и распространённого ныне, согласно данным Старобогатова и др. (2004) и Мунасыповой-Мотяш (2006а), в северо-западном Причерноморье, также вызывает сомнения. Невесская (1965), рассматривавшая этих моллюсков в качестве подвида *H. plicatus relictus* (Milashevitch, 1916), провела анализ возрастной изменчивости их раковин и сравнение с экземплярами номинативного подвида *H. plicatus plicatus*. В результате в качестве единственного стабильного отличия она указывает более глубокий синус мантийной линии. Этого недостаточно для выделения *relictata* в отдельный вид. Учитывая, что в работе Старобогатова и др. (2004) не приведено никаких обоснований валидности *H. relictata*, до проведения специальных исследований представляется более обоснованной точка зрения Невесской (1965), рассматривавшей этот таксон в качестве подвида *H. plicata relictata*.

Раковина равносторчатая, умеренно-тонкостенная, просвечивающая, вытянуто-овальная или округло-четырёхугольная, белая, с широко расставленными треугольными рёбрами, иногда на периферии в передней области створок, несущими чешуйки; спереди и сзади сильно зияющая. Замок редуцирован или имеется мозолевидный бугорок, или наплыв на месте кардинального зуба правой створки. Макушки слабо выступающие (возвышение макушки над замочным краем составляет 0,06 высоты раковины), смещены к переднему краю. На большей части внутренней поверхности створок хорошо выражен бороздчатый ре-

льеф, соответствующий рёбрам. Глубина мантийного синуса достигает $\frac{1}{3}$ длины створки.

Представители рода известны с верхнего плиоцена (Невесская, 1965). Современные виды обитают в Каспийском и Чёрном (Днепровско-Бугский, Днестровский лиманы) морях.

Моллюски рода *Hypanis* — представители эндобиоса, зарывающиеся в поверхностный слой сыпучего грунта, выставляя наружу длинные сросшиеся сифоны (Ахвледиани, 1966в). Иногда они способны высверливать полости в глинистом грунте подобно Pholadidae (Андрусов, 1917). По способу питания — подвижные сестонофаги. В Каспийском море обитают в довольно узком солёностном диапазоне от 4‰ до 8‰ на илистых, илисто-песчаных, глинистых грунтах, заиленной ракушке, твёрдых алевролитах с ракушечником, на глубинах от 0,5 м до 30 м (Ахвледиани, 1966 в; Невесская, 1965; Логвиненко, Старобогатов, 1968; Набоженко, 2008). Требовательны к содержанию кислорода в воде (летальное содержание кислорода 0,945 мг/л) (Невесская, 1965). В связи с жизнью на небольших глубинах выдерживают значительные температурные колебания (Мордухай-Болтовской, 1960). Размножаются в тёплый период. Оплодотворение наружное, выметывание яиц порционное. Плодовитость и особенности развития сходны с таковыми у представителей рода *Adacna*. *Hypanis plicata* нередко образуют биоценозы вместе с *Dreissena* и *Adacna*. Планктонные личинки, осевшая молодь и взрослые особи *Hypanis* вероятно поедаются бычками, пугловками, лещом и воблой.

***Hypanis plicata* (Eichwald, 1829) (вкл. фото 56)**

Mya edentula Pallas, 1771: 478.

Glycymeris plicata Eichwald, 1829: 279, Tab. V, fig. 2.

Adacna plicata Eichwald, 1838: 171.

Cardium plicatum Ostroumoff, 1893: 246.

*Hypanis relict*a Милашевич, 1916: 274, таб. VIII, фиг. 10–12.

Adacna grimmi Андрусов, 1923: 116, табл. IX, рис. 23–26.

Hypanis regularis Старобогатов, в Старобогатов, Прозорова, Богатов, Саенко, 2004: 48, табл. 39, рис. 6.

Лектотип ЗИН РАН № 205/1 *Adacna plicata* m., Kasp. M. vor. Astrabat. coll. Eichwald № 205. Размеры лектотипа: длина 11,5 мм, высота 7,9 мм, выпуклость створки 2,6 мм. Оригинальная этикетика написана рукой Эйхвальда, содержит указание на местонахождение, соответствующее указанному в первоначальном описании, и обведена красной рамкой. Это, вместе с наличием после названия таксона сокращения «m.» (от *mihi* — моё, мой), с высокой долей вероятности позволяет предположить, что данная проба содержит синтипы *H. plicata*. Серия синтипов представлена пятью разрозненными створками разных особей (две правых и три левых). В качестве лектотипа (вкл. фото 56) выбрана левая створка, наиболее соответствующая размерам и изображению, данным в первоначальном описании.

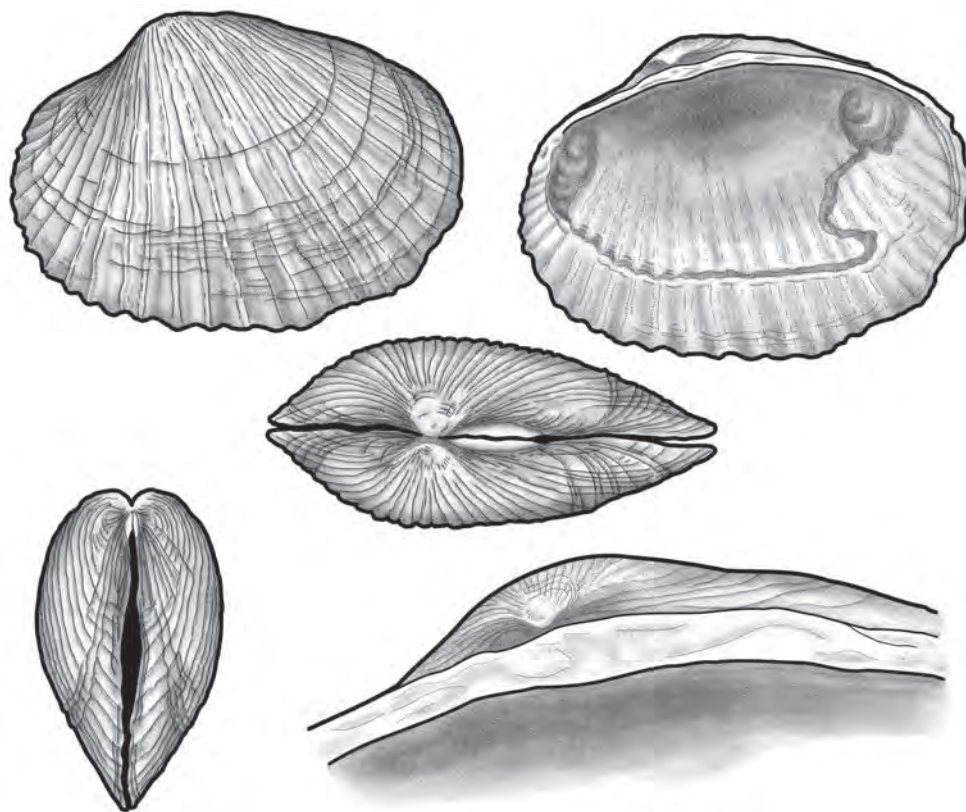


Рис. 164.

Раковина (рис. 164) мало выпуклая. Выпуклость составляет 0,35–0,5 длины и 0,5–0,7 высоты. Высота раковины составляет 0,6–0,8 длины. Размеры: длина до 35 мм, высота до 26 мм, выпуклость до 16 мм.

Распространение. Каспийское море, северо-западное Причерноморье, Нижний Дон. В Каспийском море вид распространён в Северном, Среднем и Южном Каспии в мелководных, относительно слабосоленых районах (Логвиненко, Старобогатов, 1968; Кантор, Сысоев, 2005; Kantor et al., 2010).

Природоохранный статус. Не установлен.

Семейство SEMELIDAE Stoliczka, 1870

Раковина округлая, овальная, треугольно-овальная или округло-четырёхугольная; макушки размещены на середине спинного края или сдвинуты назад. Замок с 2 кардинальными зубами на каждой створке (иногда один из них может быть редуцирован). Латеральные зубы слабо развиты (обычно по одному на каждой створке), иногда редуцированы. Наружный лигамент (если присутствует) тон-

кий, узкий, не выступающий; внутренний — хорошо развит, помещается в треугольной, обычно скошенной ямке под макушкой (позади кардинальных зубов). Скульптура слабая, радиальные элементы часто отсутствуют, концентрические обычно представлены тонкими линиями нарастания. Два мускульных отпечатка одинаковой величины. Мантийная линия с глубоким и широким, сужающимся назад синусом. Сифоны очень длинные, не сросшиеся. Наружная полужабра узкая. Ротовые лопасти крупные, нога длинная, уплощённая. Оплодотворение наружное, развитие с личинкой — велигером.

Семейство включает морских моллюсков (около 12 родов), распространённых преимущественно в тропических и субтропических морях. Некоторые виды встречаются в солоноватых водах. В Каспийском море обитает один интродуцированный средиземноморский вид — *Abra segmenta* (Récluz, 1843) (Старобогатов, 1970; Скарлато, Старобогатов, 1972; Кантор, Сысоев, 2005; Kantor et al., 2010).

Род *Abra* Lamarck, 1818

Типовой вид: *Maetra tenuis* Montagu, 1803 (по последующему обозначению).

Раковина беловатая, как правило, равностворчатая, небольшая, овальная или треугольно-овальная, тонкостенная, хрупкая, просвечивающая, слабо выпуклая. Макушки мало выступающие, расположены по центру или слегка смещены к заднему краю. Поверхность створок гладкая, но с отчётливыми линиями нарастания. На правой створке 2 кардинальных зуба, на левой — один. Латеральные зубы (передний и задний) развиты только на правой створке, на левой створке может быть развит 1 (задний) латеральный зуб (как исключение). Наружный лигамент очень тонкий, невыступающий над краями створок. Внутренний лигамент мощный треугольно-языковидный, расположенный в специальном углублении. Мускульные отпечатки примерно одинаковой величины, мантийный синус глубокий (около $\frac{2}{3}$ длины раковины) и широкий. Мантия с подвижными, не сросшимися сифонами в вытянутом состоянии примерно в 5 раз превышающими длину раковины. Длинная нога имеет языковидную, заостряющуюся книзу форму.

Представители рода известны с миоцена (Невесская, 1965). Современная область распространения рода включает атлантическое побережье Европы, Средиземное, Адриатическое, Мраморное, Чёрное, Азовское, Аральское и Каспийское моря (Татишвили, 1966; Кантор, Сысоев, 2005; Kantor et al., 2010). Есть указания на присутствие видов *Abra* в Баренцевом море (Зенкевич, 1951; Филатова, 1957). В Каспийском море обитает 1 вид — *A. segmenta* (Récluz, 1843). Это типичный представитель инфауны; зарывается относительно неглубоко (около 5 см), выставляя наружу длинные червеобразные сифоны. Вводным сифоном моллюски захватывают лежащие на дне частицы. Выводной сифон короче вводного, располагается вертикально, как правило, лишь слегка возвышаясь над поверхностью грунта. По способу питания — детритофаги (Карпевич, 1962; Романова, 1963; Невесская, 1965). По отношению к солёности — очень эвригалинный вид, жи-

вущий как в опреснённых, так и гипергалинных водах при солёности от 4–7‰ до 45‰, (оптимальные значения 9–11‰). Особи предпочитают селиться в слабо уплотнённых илистых и илисто-песчаных грунтах, заиленной ракуше, иногда в песке в диапазоне глубин от 0 до 50 м (Невесская, 1965; Яблонская, 1985). Комфортно себя чувствуют в спокойных гидрологических условиях, избегая участков с влиянием течений и/или поверхностного волнения. По отношению к температуре — эвритермный вид. В мелководных участках эти моллюски сохраняют жизнеспособность подо льдом в течение 2–4 месяцев, летом выносят температуру воды до 28–30° (Карпевич, 1962). Хорошо переносят дефицит кислорода и способны заселять участки с неустойчивым кислородным режимом. По экспериментальным данным сохраняют жизнеспособность в бескислородной среде в течение 4–7 дней (Якубова, Мальм, 1930; Карпевич, 1960 — цит. по: Невесская, 1965). Размножаются при 18–25° (Невесская, 1965), в Азовском море при 22–24° (Карпевич, 1962). Самки вымётывают до нескольких сотен тысяч яиц. Через 10 суток после выхода из яйцевых оболочек у плавающих личинок начинает обозначаться верхушка раковины, после чего личинки оседают на дно (Карпевич, 1962). Оседание личинок длится с апреля по октябрь (Романова, 1977).

К 1940-м годам была обоснована целесообразность искусственной акклиматизации *A. segmenta* [= *Abra ovata* (Philippi, 1836)] в Каспийском море с целью увеличения кормовой базы бентосоядных рыб. Эти моллюски являются излюбленным кормом осетровых в Азовском бассейне, хорошо переносят пониженную солёность и опреснение, устойчивы к температурным колебаниям и дефициту кислорода, обитают на илистых грунтах (слабозаселённых аборигенной фауной), питаются детритом, обильно представленным в придонной зоне моря. Пересадка моллюсков рода *Abra* была проведена дважды: в 1939 г. и 1947–1948 гг. (Зенкевич и др., 1945; Карпевич, Полякова, 1956; Карпевич, 1975). Вторая попытка оказалась успешной, и к 1962 г. *A. segmenta* широко распространилась по Каспийскому морю, заняв все доступные грунты и глубины в диапазоне солёности от 3 до 13‰. В это время наибольшая концентрация моллюсков (плотность около 2500 экз/м² и более, биомасса до 500 г/м² и более) наблюдалась при солёности не ниже 8–9‰ на глубинах 6–12 м, в Южном Каспии до 20 м (Алигаджиев, 1965; Яблонская, 1985).

Широкое распространение, способность образовывать крупные скопления и высокая плодовитость, неглубокое зарывание в грунт, тонкостенность раковин и большое количество мягких тканей по отношению к общей массе моллюска делают *A. segmenta* ценным доступным кормом для многих бентосоядных каспийских рыб. Эти моллюски активно поедаются воблой, бычками, осетрами, севрюгой, реже встречаются в пищевом рационе леща (Яблонская, 1985; Карпинский, 2002б). В рационе осетра доля абры колеблется от 12,6% (1992 г.) до 74% (1999 г.) (Полянинова и др., 2000). По обобщённым данным, *Abra segmenta* среди каспийских моллюсков является наиболее потребляемым видом. Ежегодно бентосоядными рыбами выедается свыше миллиона тонн особей этого вида (Яблонская, 1985).

***Abra segmenta* (Récluz, 1843)**

Syndesmya segmentum Récluz, 1843: 366.

Erycina ovata Philippi, 1836 (non Gray, 1825): 13.

Amphidesma lactea Krynicky, 1837: 62.

Abra segmentina Adams et Adams, 1856: 410.

Scrobicularia fabula Brusina, 1865: 34.

Syndesmya ovata (Phil.) Hidalgo, 1867: 26.

Syndesmya segmentum var. *brevis* Fischer, 1867: 296.

Syndesmya cailliaudi Fischer, 1867: 295.

Syndesmya segmentum var. *incrassata* Fischer, 1867: 296.

Syndesmya segmentum var. *subrostrata* Fischer, 1867: 296.

Раковина (рис. 165) тонкостенная, хрупкая, матово беловатая, треугольно-овальная (высота раковины составляет 0,7–0,8 длины), мало выпуклая (выпуклость составляет 0,35–0,5 длины, 0,5–0,7 высоты). Передний край равномерно

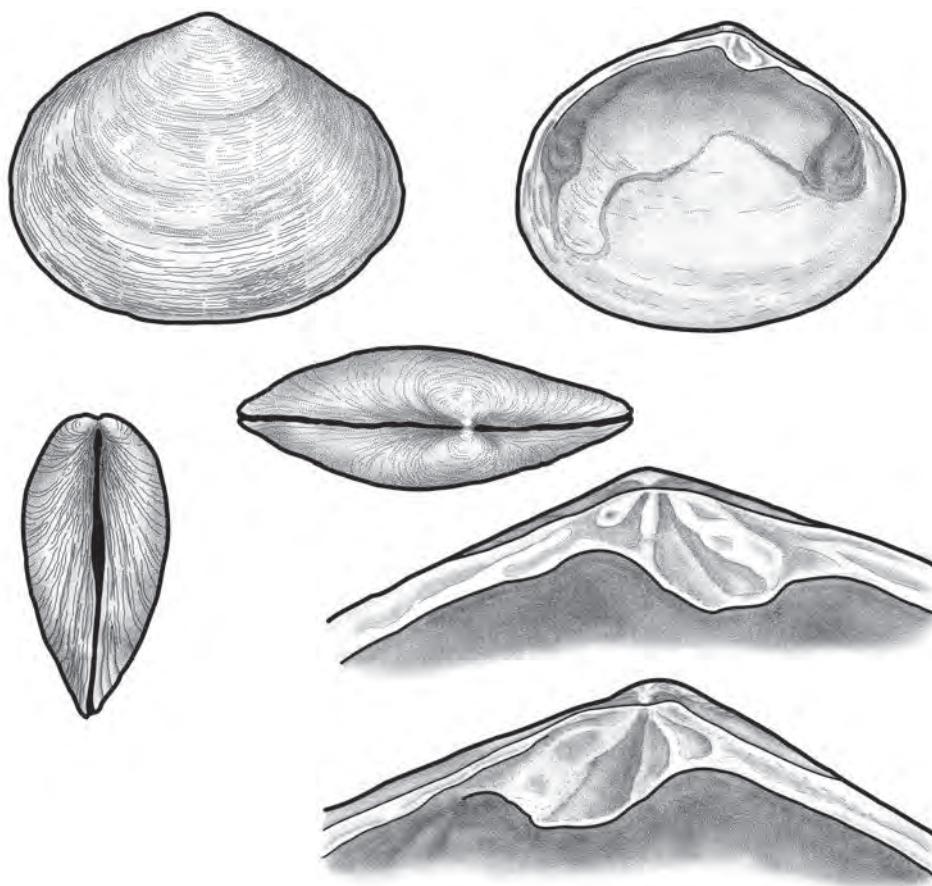


Рис. 165.

округлый, задний — суженный. Макушки заострённые, очень слабо выступающие (возвышение макушки над кардинальными зубами около 0,01). В правой створке развиты два кардинальных и два латеральных зуба. В левой — один кардинальный зуб и, иногда один (задний) слабый латеральный зуб. Переднее и заднее зияния слабые. Мантийный синус глубокий и широкий, с угловатым выступом в направлении макушки. Размеры: длина до 25 мм, высота до 13 мм, выпуклость до 7 мм.

Распространение. Атлантическое побережье Европы (на север до Англии), Средиземное, Чёрное, Азовское моря, остаточные локальные популяции в Аральском море. В конце 30-х и в 40-е годы XX века вид успешно акклиматизирован в Каспийском море. В настоящее он расселился в южной части Северного Каспия, вдоль побережья Среднего и Южного Каспия (Невесская, 1963, 1965; Логвиненко, Старобогатов, 1968; Скарлато, Старобогатов, 1972; Кантор, Сысоев, 2005).

Природоохранный статус. Отсутствует (интродуцированный вид).

Глава 6. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ИНВАЗИИ — ОДИН ИЗ СОВРЕМЕННЫХ ПРОЦЕССОВ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ СОСТОЯНИЕ ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ КАСПИЙСКОГО МОРЯ

Как отмечено в главе *Введение в геологическую историю*, одним из результатов циклической геологической истории Каспийского моря и соседних бассейнов было появление гетерогенной эндемичной аборигенной Каспийской фауны, приспособленной к существованию в условиях гигантского замкнутого солоноватоводного водоёма. Эта фауна на современном этапе существования Каспийского моря развивается под влиянием не только естественных, но и антропогенных воздействий (см. главу *Физико-географический очерк*). Наиболее заметные изменения возникли как следствие биологических инвазий.

Антропогенное расселение видов за счёт снятия географических и экологических барьеров, сдерживающих естественное распространение — *биологические инвазии* — процесс, определяющий современное состояние наземных и водных экосистем в глобальном масштабе, в особенности морских прибрежных и континентальных вод (Millenium Ecosystem Assessment, 2005). В разных странах число зарегистрированных неаборигенных, или чужеродных, видов колеблется от 100 до 10 000 (Lodge, 1993). Только во внутренних морях и в каскадах водохранилищ на крупных реках России и сопредельных стран обнаруживается более 200 таких видов среди свободноживущих беспозвоночных (Орлова, Шадрин, 2004, Орлова, неопубл.). Среди рыб, зарегистрированных в пресных водах России, около трети видов встречаются ныне вне пределов их исторических ареалов (Богущая и др., 2004б). И, хотя совершенно очевидно, что расселение видов вполне обычный биосферный процесс, современное взрывообразное ускорение хозяйственной активности человека вызывает и соответствующее ускорение и расширение масштабов инвазий микроорганизмов, растений, животных, а их негативные последствия часто определяют как «биологическое загрязнение» (Elliot, 2003).

В соответствии с содержанием процесса инвазии можно выделить две основные фазы этого процесса: *обратимую* (собственно интродукция и все, что ей предшествует до попадания инокуляционной популяции в систему-реципиент), и *необратимую*, протекающую в системе-реципиенте, сопровождающуюся образованием самоподдерживающихся популяций (натурализацией), антропогенный контроль которых становится в большинстве случаев невозможным. Выделяют следующие стадии процесса инвазии: *интродукция* — первая стадия — непосредственный физический перенос (занос, трансплантация) инокуляционной

популяции в новое местообитание тем или иным путем и способом; **натурализация** — ключевая стадия процесса, завершающаяся образованием самоподдерживающейся популяции вида в системе-реципиенте; **экспансия** — дальнейшее расселение натурализовавшегося вида в системе-реципиенте; **интеграция в сообщество** системы-реципиента — конечная стадия процесса. Видимым итогом **интеграции** является постоянство (долговременность) присутствия нового вида в биотопе, а в ряде случаев высокие показатели его численности, регистрируемые постоянно или флуктуирующие во времени. Будучи постоянным компонентом биоценоза, новый вид включается (интегрируется) в трофические сети сообществ(а) и, соответственно, во все связанные с ними потоки вещества и энергии. Некоторые исследователи выделяют **лаг-фазу** — период времени, прошедший между интродукцией и массовым обнаружением вида в системе-реципиенте.

Первые попытки акклиматизации чужеродных видов беспозвоночных — промысловых моллюсков [*Ostrea edulis* Linnaeus, 1758, *O. lamellosa* (Bivalvia: Ostreidae) и, вероятно, *Mytilus galloprovincialis* (Bivalvia: Mytilidae)] — в Каспийском море были предприняты в конце XIX века и оказались неудачными (Карпинский, 2009), т.е. натурализации и интеграции этих морских видов-обрастателей в тогдашние относительно ненарушенные сообщества центрального и Южного Каспия не произошло. Однако уже в период с 1920 по 1990 г. видовой состав свободноживущих водных беспозвоночных Каспийского моря заметно изменился за счёт чужеродных видов (рис. 166).

К 2010 г. число зарегистрированных видов-вселенцев свободноживущих беспозвоночных достигло 40 (табл. 11), из которых 26 [по мнению Карпинского (2009) лишь 24] натурализовались. В добавление к этим 26 видам следует упомянуть ещё четыре вида (отмечены *** в табл. 11), которые регистрировались как массовые или обычные в течение незначительного периода времени; однако сейчас информация об их натурализации и последующей экспансии и интеграции в сообщества отсутствует (Карпинский, 2009). Кроме этого зарегистрировано 45 видов и подвидов рыб, считающихся неаборигенными (см. раздел 4.5), и проникших вместе с ними паразитических Trematoda (Заблоцкий, 1963; Орлова, 2000; http://www.zin.ru/projects/caspdiv/caspian_non-indigenous_list.html). Следует отметить, что первые попытки акклиматизации чужеродных рыб в 1902 г. (черноморская камбала-гlossa и кефаль) так же как и акклиматизация устриц и мидий, были неудачны.

Причины и динамика инвазий, способы интродукции беспозвоночных в Каспийское море

Выделяют два основных фактора, которые способствуют инвазиям в Каспийское море — акклиматизационные мероприятия и включение этого континентального водоёма в мировую водную транспортную сеть. В настоящее время

Каспийское море соединено не только с близлежащим Азовским и, через него, с Чёрным морем, и также с континентальными водоёмами Европы через речные бассейны, связанные каналами, но, опосредованно, через судоходство и с прибрежными морскими водами Европы и другими водоёмами Земного шара.

По динамике накопления чужеродных видов (рис. 166), в формировании ксеноразнообразия Каспия можно выделить несколько основных периодов. Первый приходится на 1930–1940-е гг., когда из черноморско-азовского бассейна были успешно акклиматизированы для улучшения кормовой базы бентосоядных рыб два вида беспозвоночных — двустворчатый моллюск *Abra segmenta* (Récluz, 1843) и многощетинковый червь *Hediste diversicolor* (O.F. Müller, 1776). Кроме того, два вида креветок — *Palaemon adspersus* Rathke, 1843 и *Palaemon elegans* Rathke, 1837 — были завезены непреднамеренно вместе с акклиматизируемыми кефальями (Карпевич, 1975), что впоследствии назвали попутной акклиматизацией. Второй период (1952–1960 гг.) связан с открытием Волго-Донского канала. В это время в Каспийское море проникла значительная часть автовселенцев (самовселенцев), или автоакклиматизантов (самоакклиматизантов), составившая основу видового разнообразия чужеродных беспозвоночных (Карпевич, 1975; Николаев, 1985). Основным способом случайного, стихийного антропогенного вселения беспозвоночных в дельту Волги и Каспийское море по Волго-Донскому каналу из черноморско-азовского бассейна в этот период можно считать перенос организмов в составе обрастаний корпусов судов (Зевина, 1968, 1979). Шиганова (2009) обосновала выделение ещё одного — особого — третьего периода в пополнении вселенцами водоёмов каспийского региона. Он начался с 1980-х гг. и длится по настоящее время. Этот период отличается тем, что основным способом антропогенных переносов организмов становятся балластные танки судов. Этот способ оказался основным для переноса планктонных организмов и донных животных морского или недавнего морского происхождения, имеющих в жизнен-

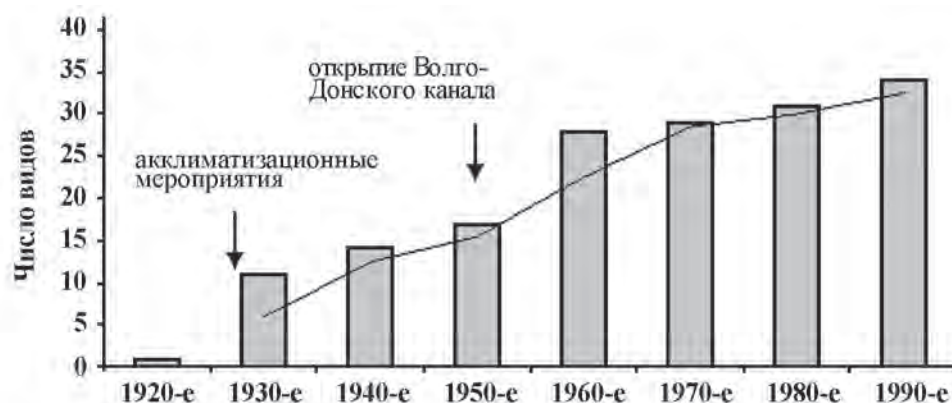


Рис. 166. Динамика числа чужеродных видов в Каспийском море, включая дельту Волги [из Орловой (2000) с уточнением по Шигановой (2009)].

ном цикле планктонную личинку или покоящиеся стадии (Carlton, Geller, 1993; Carlton, 1996; Smith et al., 1996). Именно на этот третий период приходятся регистрации ставших сейчас массовыми в Каспийском море мезозoopланктонных организмов — веслоногого рачка *Acartia tonsa* Dana, 1846, ветвистоусого рачка *Pleopis polyphaeoides* (Leuckart, 1859) и наиболее широко известного последствиями своего вселения североамериканского гребневика *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (см. ниже). Из успешных донных вселенцев с балластными водами вселился в дельту Волги и северную часть Каспийского моря двустворчатый моллюск *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (Орлова и др., 2004; Orlova et al., 2004).

Дрейссена бугская впервые была найдена Андрусовым (1890a) в бугской части Днепровско-Бугского лимана и определена как *Dreissensia rostriformis* (Deshayes, 1838). Позже, в монографии «Ископаемые и живущие Dreissensidae Евразии» он описывает эти образцы как новый вид *D. bugensis* (Андрусов, 1897). Впоследствии видовой ранг изменяли на подвидовой (Старобогатов, 1970; Бабак, 1983); близость к *D. rostriformis*, в целом, подтверждается и данными по исследованию структуры отдельных фрагментов ДНК (Therriault et al., 2005). Ископаемые остатки дрейссены бугской известны только из Днепровско-Бугского лимана и нижнего течения р. Ингул, впадающей в Южный Буг, которые могут быть предположительно датированы Второй Средиземноморской фазой (см. табл. 3). Дрейссена бугская начала стремительно распространяться за пределы ареала лишь в последние десятилетия. Она населяет широкий спектр глубин в пресноводных водоёмах, встречаясь и на мелководьях и ниже термоклина, в профундали, если таковая в водоёме имеется (Mills et al., 1996; Baldwin et al., 1996; Claxton et al., 1998; Claxton, Mackie, 1998). Из наиболее глубоководных участков описан экотип, названный *profunda*, с более тонкостенной и светлоокрашенной раковиной (Baldwin et al., 1996; Claxton et al., 1998), который, однако, генетически идентичен обычной форме *D. bugensis* (Claxton et al., 1998). Способность к обитанию в зоне гипolimниона, в условиях низких температур и сравнительно бедных пищевых ресурсов — общая черта обеих современных понтодрейссен (дрейссены бугской и дрейссены клювовидной, подвид *Pontodreissena*), отличающая их от дрейссены полиморфной, размножение которой возможно при температуре не ниже 12–15 °C, а распространение ограничено водоёмами и их участками с мезотрофными и мезотрофно-эвтрофными условиями (Ляхнович и др., 1994). Таким образом, будучи генетически близкой к каспийской дрейссене клювовидной, дрейссена бугская сохраняет некоторые экологические черты этой близкородственной формы, позволяющие ей осваивать глубоководные, холодноводные и олиготрофные участки озёр с рассеянными твердыми субстратами и образовывать самоподдерживающиеся популяции в опреснённых и дельтовых районах Каспийского моря.

Аннотированный список чужеродных натурализовавшихся видов свободноживущих водных беспозвоночных Каспийского моря, способных оказывать существенное влияние на аборигенные виды и экосистемы, приведён в табл. 11.

Таблица 11

Аннотированный список чужеродных видов свободноживущих водных беспозвоночных Каспийского моря

№	Вид	Экологическая группировка	Происхождение и/или регион-донор	Способ или причина интродукции	Натурализация
	CNIDARIA				
1	**Blackfordia virginica Mayer, 1910	планктон	атлантический, североамериканский, через Чёрное и Азовское моря	судоходство	+
2	**Garveia franciscana (Torrey, 1902) [syn. <i>Bougainvillia megas</i> (Kinne, 1956)]	планктон, обрастание	атлантический, североамериканский, через Чёрное и Азовское моря	судоходство	+
3	<i>Craspedacusta sowerbii</i> Lankaster, 1880	планктон	космополит, Юго-Восточная Азия	судоходство	+
4	<i>Odessia maeotica</i> (Ostroumoff, 1896)	планктон	атлантический-средиземноморский, из Чёрного моря	судоходство	+
5	<i>Aurelia aurita</i> (Linnaeus, 1758)	планктон	североатлантический, из Чёрного моря	судоходство	?***
	CTENOPHORA				
6	**Mnemiopsis leidyi A. Agassiz, 1865	планктон	западноатлантический, через Чёрное и Азовское моря	судоходство	+
7	<i>Beroe</i> cf. <i>ovata</i> (<i>ovata</i> ¹ Bruguère, 1789 — <i>cucumis</i> Fabricius, 1780)	планктон	атлантический, через Чёрное и Азовское моря	судоходство	?
	PLATYHELMINTHES				
	Turbellaria				
8	<i>Pentacoelum caspicum</i> Beklemishev, 1954	бентос	средиземноморский	?	?
	ANNELIDA				
	Polychaeta				
9	<i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847)	бентос	атлантический, Азовское море	акклиматизация	?***
10	**Ficopomatus enigmaticus (Fauvel, 1923)	обрастание, бентос	индо-тихоокеанский, через Чёрное и Азовское моря	судоходство	?***
11	<i>Hediste diversicolor</i> (O.F. Müller, 1776)	бентос	атлантический, Азовское море	акклиматизация	+
	MOLLUSCA				
	Gastropoda				
12	<i>Lithoglyphus naticoides</i> C. Pfeiffer, 1828	бентос	черноморский (речной)	множественные	+

¹ См. Dumont et al., 2004 о таксономических и номенклатурных проблемах и распространении *Beroe ovata* и *B. cucumis*.

Продолжение табл. 11

№	Вид	Экологическая группировка	Происхождение и/или регион-донор	Способ или причина интродукции	Натурализация
13	<i>Tenellia adspersa</i> (Nordmann, 1845)	обрастание	атлантический	судоходство	+
	Bivalvia				
14	<i>Abra segmenta</i> (Récluz, 1843)	бентос	средиземноморский, из Азовского моря	акклиматизация	+
15	<i>Adacna colorata</i> (Eichwald, 1829)	бентос	черноморско-азовский (лиманный реликт)	судоходство	+
16	<i>Dreissena bugensis</i> (Andrusov, 1897)	обрастание, бентос	черноморский (лиманный реликт)	судоходство	+
17	<i>Mytilopsis leucophaeata</i> (Conrad, 1831)	обрастание, бентос	западноатлантический	судоходство	?
18	<i>Mytilaster lineatus</i> Gmelin, 1791	обрастание, бентос	средиземноморский, Чёрное и Азовское моря	по железной дороге	+
	ARTHROPODA				
	CRUSTACEA				
	Cladocera				
19	<i>Penilia avirostris</i> Dana, 1849	планктон	атлантический, Чёрное море	?	?
20	<i>Pleopis polyphaemoides</i> (Leuckart, 1859)	планктон	атлантический, тихоокеанский, Чёрное море	судоходство	+
21	<i>Podon intermedius</i> Lilljeborg, 1853	планктон	атлантический, тихоокеанский, Чёрное море	судоходство	
	Copepoda				
22	<i>Acartia (Acartiura) clausi</i> Giesbrecht, 1889	планктон	атлантический, тихоокеанский; ?	судоходство	?+
23	**Acartia (Acantacartia) tonsa Dana, 1846	планктон	атлантический, через Чёрное и Азовское моря	судоходство	+
24	<i>Oithona similis</i> Claus, 1866	планктон	атлантический, тихоокеанский, Чёрное море	судоходство	+
25	<i>Calanipeda aquaedulcis</i> Kritchagin, 1873	планктон	средиземноморский	?	?
26	<i>Calanus euxinus</i> Hulsemann, 1991	планктон	Чёрное море	судоходство	?
	Cirripedia				
27	**Amphibalanus eburneus (Gould, 1841)	обрастание, бентос	атлантический, тихоокеанский, через Чёрное и Азовское моря	судоходство	?***
28	**Amphibalanus improvisus (Darwin, 1854)	обрастание, бентос	атлантический тихоокеанский, через Чёрное и Азовское моря	судоходство	+
	Amphipoda				
29	<i>Corophium orientale</i> Schellenberg, 1928	обрастание, бентос	Средиземное море	?	?

Продолжение табл. 11

№	Вид	Экологическая группировка	Происхождение и/или регион-донор	Способ или причина интродукции	Натурализация
30	<i>Corophium volutator</i> (Pallas, 1766)	обрастание, бентос	атлантический, Чёрное море	судоходство	+
31	<i>Iphigenella shablensis</i> Carausu, 1943	некто-бентос	Чёрное море	создание каналов и водохранилищ?	?
Decapoda					
32	**Eriocheir sinensis (Milne Edwards, 1853)	Бентос, катадромный	Юго-Восточная Азия, эстуарный	множественные векторы	+
33	<i>Palaemon adspersus</i> Rathke, 1843	нектон	атлантический, Чёрное море	непреднамеренная акклиматизация	+
34	<i>Palaemon elegans</i> Rathke, 1837	нектон	атлантический, Чёрное море	непреднамеренная акклиматизация	+
35	**Rhithropanopeus harrisii tridentatus Maitland, 1874	бентос	западноатлантический, через Чёрное и Азовское моря	судоходство	+
BRYOZOA					
36	**Barentsia benedeni (Foetinger, 1886)	обрастание	Индия и Африка (прибрежный), через Чёрное и Азовское моря	судоходство	+
37	**Conopeum seurati (Canu, 1828) ¹	обрастание	атлантический, средиземноморский, через Чёрное и Азовское моря	судоходство	+
38	<i>Lophopodella carteri</i> (Hyatt, 1866)	обрастание	Индия и Африка (пресноводный, прибрежный)	?	?
39	<i>Urnatella gracilis</i> Leidy, 1851	обрастание	космополит (пресноводный), Северная Америка	судоходство	+
CHAETOGNATA					
40	<i>Parasagitta setosa</i> (J. Müller, 1847)	нектон	атлантический, Чёрное море	Судоходство по каналу	?

Примечание. Знаком «**» отмечены виды, чужеродные также для Чёрного и Азовского морей; «***» — виды, которые были массовыми, но затем, по различным, не всегда окончательно выясненным причинам, исчезли (Карпинский, 2009). Источники: Мордухай-Болтовской, 1960; Саенкова, 1960; Зенкевич, 1963; Логвиненко, 1965; Логвиненко, Старобогатов, 1968; Водяницкий, 1968; Зевина, 1968, 1979; Курашова, Абдуллаева, 1984; Анцулевич, Старобогатов, 1990; Бисерова, 1990; Косова, 1991; Курашова и др., 1992; Протасов, 1994; Орлова, 2000; Шадрин, 2000; Аладин, Плотников, 2004; Шиганова и др., 2005; Бхагери и др., 2006; Шиганова, 2009; Карпинский, 2009; Zaitsev, Mamaev, 1997; Zaitsev, Öztürk, 2001; Grigorovich et al., 2002, 2003; Alexandrov et al., 2007; Heiler et al., 2010; http://www.zin.ru/projects/caspsdiv/caspian_non-indigenous_list.html.

¹ Виноградов (2003) считает, что указание на интродукцию мшанки *Membranipora crustulenta* [= *Einhornia crustulenta* (Pallas, 1766)] в Каспийском море Абрикосовым (1959) суть неверное определение вида *C. seurati*.

Источники инвазий и особенности распределения вселенцев в Каспийском море

Несмотря на разнообразие происхождения вселенцев [атлантические североамериканские, черноморско-азовские (лиманные реликты), средиземноморские, индо-пацифические и др.], главным, если не единственным, регионом-донором для них является черноморско-азовский бассейн. Процесс вселения не ослабевает: в 2004 г. в Каспийском море обнаружено ещё три новых черноморских вида зоопланктона и три вида фитопланктона (Шиганова и др., 2005). По подсчётам Шигановой (2009), 64% каспийских вселенцев ведут свое происхождение из Чёрного моря, которое явилось транзитным регионом для ещё 19% видов-вселенцев (табл. 11), вселенцы в Каспийское море, чужеродные также и черноморско-азовскому бассейну, отмечены «**»). Так, Чёрное море сыграло роль транзитного водоёма для группы морских эвригалинных вселенцев из прибрежных атлантических вод Северной Америки, доминирующих сейчас в сообществах Каспийского моря — усоногого рачка *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854), веслоногого рачка *A. tonsa*, гребневика *M. leidy*.

Морские эвригалинные виды различного происхождения натурализовались в Среднем и Южном Каспии, но это не исключает заселения ими и более северных частей моря. Так, *M. leidy*, встречаясь круглогодично в Южном Каспии, весной по мере потепления распространяется на север до изогалины 4,3‰, где также может давать вспышки численности; скорость его сезонного распространения на север зависит от направления доминирующих ветров и температуры поверхностного слоя воды (Шиганова, 2009). Напротив, солоноватоводные виды, в том числе, лиманные реликты черноморско-азовского происхождения, расселились преимущественно в Северном Каспии, но наиболее эвригалинные вселенцы встречаются по всему морю.

Широкая география происхождения вселенцев Каспийского моря — прямое следствие вовлеченности Средиземного моря, черноморско-азовского бассейна, а через него и каспийского бассейна в мировую транспортную систему. Изменение гидрографической сети в средиземноморском регионе с открытием Суэцкого канала (с 1869 г.) соединило бассейны Атлантического, Индийского и Тихого океанов (Por, 1978). Примером судоходного пути, который пролегает через Суэцкий канал, является проход из Бременхавена (Германия) в Осаку и Токио (Япония) (Gollasch, 1999). Полтора века судоходства из Индийского и Тихого океанов в черноморские и азовские порты не только способствовали постепенной «медиатерризации» черноморско-азовского бассейна, но и обусловили занос и успешную натурализацию в этом бассейне чужеродных организмов из Атлантического, Индийского и Тихого океанов (Николаев, 1985; Zaitzev, Mamaev, 1997; Шадрин, 2000). Открытие навигации в Европейской части России по Волго-Донскому каналу (с 1952 г.) и Волго-Балтийскому водному пути вызвало интенсификацию судоходства в широтном и меридиональном направлении внутри страны и на ев-

ропейском континенте в целом и дальнейшее расселение вселенцев, натурализовавшихся в Чёрном и Азовском морях.

Особенности ксеноразнообразия свободноживущих беспозвоночных Каспийского моря

Природная специфика Каспийского моря (см. главу *Физико-географический очерк*) и описанный выше характер протекания инвазий определяют особенности сформировавшегося ксеноразнообразия. Например, в сравнении с Чёрным и Средиземным морями, отличающимися высоким числом и аборигенных, и чужеродных видов, в обеднённом в видовом отношении Каспийском море число видов-вселенцев тоже сравнительно невелико (Шиганова, 2009).

Качественный состав вселенцев также специфичен. Несмотря на континентальный характер Каспийского моря, видовой список его вселенцев наиболее сходен с таковым не других континентальных водоёмов, а соседних морских водоёмов — Чёрного и Азовского морей, вместе с которыми Каспийское море входит в мировую водную транспортную сеть, а также исторически связано (см. главу *Введение в геологическую историю*), образуя Понто-Каспийскую солоноватоводную биогеографическую область, выделенную Старобогатовым (1970). Каспийское море — континентальный водоём (по-видимому, единственный в мире), где большинство чужеродных беспозвоночных принадлежит к морским эвригалинным видам (Орлова, 2010). Примечательно, что отличный от типичного морского солевой состав каспийских вод не является барьером для расселения этих видов. Непосредственным регионом-донором для современного Каспийского моря является черноморско-азовский бассейн (Орлова, 2000; Шиганова, 2009; Карпинский, 2009, 2010), в который морские виды различного зоогеографического происхождения тоже чаще всего попадают не из своей исторической области распространения, а из натурализовавшихся популяций в прибрежных водах Европы или из Средиземного моря, то есть также из вторичных очагов (Шиганова, 2009). Среди таких вселенцев гребневики *M. leydyi* и *Beroe* cf. *ovata* Bruguère, 1789, гидромедузы *Blackfordia virginica* Mayer, 1910 и *Garveia franciscana* (Torrey, 1902) [syn. *Bougainvillia megas* (Kinne, 1956)], многощетинковый червь *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923), ракообразные *A. improvisus*, *A. tonsa*, *Rhithropanopeus harrisii tridentatus* Maitland, 1874. Отмеченный ступенчатый транзит напоминает экспериментальную процедуру ступенчатой акклимации, используемую в эколого-физиологических исследованиях для расширения возможностей особей выживать при экстремальных значениях различных факторов среды (Хлебович, 1981). Именно ступенчатый транзит мог инициировать серию адаптаций, способствовавших быстрой колонизации новых биотопов вселенцами и формированию в них популяций, устойчивых и к действию пониженной солёности, и к действию рапического составляющей солёностного фактора. Отличием ксеноразнообразия Каспийского моря от большинства рассмотренных континентальных водоёмов

можно считать также отсутствие палеолимнических вселенцев (Орлова, 2010), за исключением нескольких североευропейских планктонных видов, зарегистрированных в дельте Волги (Косова, 1991).

В то же время списки чужеродных видов Каспийского моря и черноморско-азовского бассейна статистически не идентичны. В Каспийском море отсутствуют типично морские формы, например, двустворчатые моллюски *Mya arenaria* Linnaeus, 1758, *Anadara (Scapharca) inaequalis* (Bruguiere, 1789), брюхоногий моллюск *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), встречающиеся в Чёрном море.

Значение биологических инвазий для формирования биологических ресурсов Каспийского моря

В силу разных причин — как свойств самих чужеродных видов, так и особенностей Каспийского моря — результаты инвазий были различны. Соответственно, различно и значение чужеродных видов в формировании биологических ресурсов моря.

Интеграция большинства видов не привела ни к их массовому развитию, ни к видимым изменениям экосистем Каспийского моря. Однако 9 видов водных беспозвоночных [двустворчатые моллюски *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791) и *Abra segmenta*, полихета *Hediste diversicolor*, краб *Rhithropanopeus harrisi tridentatus*, усоногий рак *Amphibalanus improvisus*, планктонные *Acartia tonsa*, *Pleopis polyphaeoides*, *M. leidy*] получили широкое распространение на значительной части акватории с мезогалинными и олигогалинными условиями, а *Dreissena bugensis* — в заметно опреснённых районах.

Расселившиеся по всей акватории моря преднамеренно вселённые *A. segmenta* и *H. diversicolor* стали важными кормовыми объектами для ценных видов осетровых рыб, так же как и одни из первых автовселенцев *M. lineatus* и *R. harrisi tridentatus* (Молодцова и др., 2004). Планктонные ракообразные тоже вошли в состав кормовой базы рыб и беспозвоночных, а с 2000-х гг. — и гребневик (Ардабьева и др., 2004).

Карпевич (1975) при подведении итогов акклиматизации кормовых донных беспозвоночных указывала на бедность видового состава сообществ мягких грунтов применительно к аборигенной фауне и охарактеризовала акклиматизации *A. segmenta* и *H. diversicolor* (в то время относимого к роду *Nereis*) как акклиматизации «внедрения», оценивая их положительно. Однако интеграция многих массовых чужеродных видов чаще происходит по принципу «вытеснения» экологически сходных, но менее конкурентоспособных аборигенных видов. Так, уже в 1960-е гг. из прибрежной зоны Среднего и Южного Каспия исчезли аборигенные представители семейства Dreissenidae, а их место (в том числе, и в рационе рыб) занял *M. lineatus*. Этот вид — средиземноморский вселенец, представитель семейства Mytilidae, древнего отряда Mytiloida. Он, как и аборигенные моллюски

семейства Dreissenidae, — обрастатель, мощный фильтратор. Необычна интродукция митилястера в Каспийское море — по железной дороге в обрастании корпусов военных судов во время гражданской войны.

Дрейссениды (8 таксонов в ранге подвида, объединённые в 4 вида) до недавнего времени занимали в Каспийском море все донные биотопы до глубины 500 м (Логвиненко, 1965; Старобогатов, Андреева, 1994). Все дрейссениды — типичные представители автохтонной каспийской фауны. Четыре подвида дрейссены клювовидной *D. (Pontodreissena) rostriformis*, а также *D. (Dreissena) elata* и *D. (Dreissena) caspia* до 1960 гг. составляли основу бентоса в районах Каспия с солёностью свыше 7‰ на глубинах до 60 м. В настоящее время мелководные и прогреваемые высокопродуктивные биотопы (от литоральной зоны до глубин 40–60 м) на участках, не испытывающих заметного влияния распреснения, заняты *M. lineatus*. По прежнему обычны в Каспийском море те группы дрейссенид, экологический и пространственный ареал которых не совпадал с ареалом *M. lineatus* — пресноводно-олигогалинная *D. polymorpha polymorpha* и солоноватоводная *D. polymorpha andrusovi* (восточный Каспий).

В 1996–2000 гг. в большинстве исследованных поселений дрейссенид в дельте и авандельте Волги преобладал вселенец *D. bugensis*, а не обычная ранее для этой части каспийского бассейна *D. polymorpha polymorpha* (Орлова и др., 2004; Orlova et al., 2004). *Acartia tonsa*, благодаря высокой плодовитости и круглогодичному пребыванию в планктоне (что характерно для этого вида в условиях Каспийского моря), вытеснила доминирующие виды аборигенных планктонных фитофагов-фильтраторов (Шиганова, 2009).

Самое сильное и даже более выраженное, чем в соседних Чёрном и Азовском морях, воздействие на биоту Каспийского моря оказал гребневик *M. leidy* (Dumont et al., 2004). Перечислим лишь некоторые изменения в экосистеме Каспийского моря, которые обычно (Ivanov et al., 2000; Dumont et al., 2004; Шиганова, 2009; и др.) связывают с его вселением. В сравнении с пре-инвазионным периодом в районах постоянного обитания и местах массового сезонного развития мнемнопсиса существенно снижается прозрачность воды из-за выделяемой им слизи, снижается содержание в воде растворённого кислорода и кремнекислоты, снижается pH и напротив, возрастает концентрация нитритов и аммонийного азота, численность бактерий, первичная продукция фитопланктона, численность и биомасса фитопланктона, в котором начинают преобладать синезелёные водоросли, в том числе токсичные (*Nodularia spumigenia* Mertens). Изменения гидрооптических и гидрохимических свойств воды, структуры и функционирования фитопланктона может быть, помимо прочего, связано со снижением числа видов зоо- и ихтиопланктона (в некоторых районах с 33–43 до 2–4) и общих количественных показателей. Важная черта перестройки структуры планктонного сообщества — переход доминирования к чужеродным видам беспозвоночных (*A. tonsa*, личинкам донных *A. segmenta*, *M. lineatus*, *A. improvisus*, *H. diversicolor*), способным, по-видимому, сосуществовать с *M. leidy*.

Сходные изменения — обеднение видового состава, снижение количественных показателей популяций и переход доминирования к вселенцам — отмечен и для донных сообществ. Резкое падение численности и биомассы кормовых планктонных и донных организмов, в свою очередь, приводит к снижению численности и биомассы рыб, прежде всего планктофагов. То есть, как в Азовском и Чёрном морях прямые и опосредованные воздействия гребневика на гидробионтов различных трофических уровней носят каскадный характер, вызывая полную перестройку экосистемы и приводя к экономическим потерям. Примечательно, что по мере натурализации мнемниопсиса уже в 2004–2006 гг. доминирующую роль в сообществах планктона и бентоса и важное значение в питании ценных видов рыб сохранили только чужеродные виды (Шиганова, 2009).

Инвазии и палеоинвазии

Как показано выше, среди широко распространившихся в Каспийском море чужеродных видов есть виды родов *Mytilaster* Monterosato, 1883 и *Abra* Lamarck, 1818. В прошлые геологические эпохи *Mytilaster* и *Abra* тоже населяли Каспийскую котловину (Невесская, 1971; Ильина и др., 1976). Этот факт является примером обмена эврибионтными элементами фаун между бассейнами Каспийской и Эвксинской котловин при восстановлении между ними связи, если не естественным путём, то за счёт антропогенного преодоления географических барьеров. В зависимости от абиотических условий (главным образом уровня режима), складывавшихся в водоёмах, и от биологического разнообразия населяющих их сообществ гидробионтов, процесс обмена в прошлом также имел разную направленность. Например, в хвалынское время при таянии ледников уровень Каспийского моря как замкнутого водоёма повышался сильнее, чем уровень водоёма в черноморской котловине, и вместе со стоком по Манычу происходило интенсивное проникновение (палеоинвазия) автохтонной каспийской фауны сначала в Гирканский, а затем в сменивший его Новозёвксинский бассейн. По словам Мордухай-Болтовского (1960), таким образом произошла «реэмиграция» фауны каспийского типа — возвращение её в область, где она была до первой средиземноморской фазы. В послеледниковую эпоху, когда протекала трансгрессия древнечерноморского водоёма, направление процесса изменилось, и произошло вселение ряда средиземноморских видов беспозвоночных в каспийский бассейн.

Сейчас Каспийское море вновь играет роль преимущественного реципиента инвазий, в том числе и тех видов, которые в прежние геологические эпохи уже входили в состав его фауны. Однако, не одни лишь внешние факторы (направление стока по перемычкам или направления транспортных потоков и способы переноса) определяют направленность инвазий «в сторону» Каспия. Исследования филогеографии гаплотипов митохондриальной ДНК видов, обитающих и в каспийском (каспийские автохтоны), и в черноморско-азовском бассейнах (эстуарные реликты) — *Dreissena polymorpha* (May et al., 2006; Ворошилова,

2009), *D. rostriformis* (Deshayes, 1838) (Therriault et al., 2005), *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Cristescu et al., 2001), показали, что в области инвазии гаплотипы, свойственные только каспийским популяциям этих видов, либо отсутствуют, либо встречены единично и однократно. Их распространение ограничено современным Каспийским морем и зоной каспийских трансгрессий (до Самарской Луки). Таким образом, вопреки устоявшемуся мнению о «понто-каспийском» происхождении многих инвазий, из двух современных понто-каспийских комплексов инвазионен, по-видимому, лишь комплекс эстуарных реликтов черноморско-азовского бассейна. Каспийская автохтонная фауна куда менее «мобильна» и менее склонна к расселению, чем родственная ей черноморско-азовская, а следовательно имеет меньше шансов сохраниться при неконтролируемом использовании природных ресурсов. Причины слабой инвазионности автохтонной каспийской фауны пока не ясны.

В заключение данного раздела отметим, что современный процесс антропогенного расселения видов — биологические инвазии — определенно оказывает влияние на формирование экосистем Каспийского моря, что следует принимать во внимание при оценке состояния биологических ресурсов и планировании природопользования в этом уникальном солоноватоводном водоёме и его регионе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдурахманов Г.М., Карпюк М.И., Морозов Б.Н., Пузаченко Ю.Г. 2002. Современное состояние и факторы, определяющие биологическое и ландшафтное разнообразие Волжско-Каспийского региона России. М.: Наука. 416 с.
- Абдурахманов Ю.А. 1960. О новой форме усача из низовий р. Куры // Докл. АН Азерб. ССР. Т.16. №8. С.801–803.
- Абдурахманов Ю.А. 1962. Рыбы пресных вод Азербайджана. Баку: АН АзССР. 408 с.
- Абдурахманов Ю.А., Кулиев З.М., Агаярова А.Э. 1968. Материалы по биологии и распределению рыб у Азербайджанского побережья Среднего и Южного Каспия // Биология Среднего и Южного Каспия. М.: Наука. С.113–146.
- Абдусаматов А.С. 1986. Биология белого амура *Stenopharyngodon idella* (Val.), белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) и пёстрого толстолобика *Aristichthys nobilis* (Rich.), акклиматизированного в Терском районе Каспийского бассейна // Вопр. ихтиол. Т.26. Вып.3. С.425–433.
- Абдусаматов А.С. 2001. Состояние биоресурсов у дагестанского побережья Каспия и перспективы их хозяйственного освоения // В.П. Иванов (ред.). Состояние запасов промысловых объектов на Каспии и их использование. Астрахань: КаспНИРХ. С.304–319.
- Абдусаматов А.С., Абдурахманов Г.М., Карпюк М.И. 2004а. Современное состояние и эколого-экономические перспективы развития рыбного хозяйства в Западно-Каспийском регионе России. Астрахань: КаспНИРХ. 497 с.
- Абдусаматов А.С., Омаров М.О., Мусаев П.Г., Столяров И.А., Ахмедов М.Р., Мирзоев М.З., Алигаджиев А.Д., Абушева К.С. 2004б. Состояние запасов и прогноз ОДУ полупроходных и речных рыб в Терско-Каспийском рыбопромысловом районе на 2005 г. // М.И. Карпюк, Д.Н. Катунин, А.И. Кушнаренко и др. (ред.). Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2003 г. Астрахань: КаспНИРХ. С.320–335.
- Абдусаматов А.С., Пушбарнек Э.Б., Халилбеков Х. 2004в. Биология морских сельдей, обыкновенной кильки и кефалей и перспективы промысла в Западно-каспийском районе // М.И. Карпюк, Д.Н. Катунин, А.И. Кушнаренко и др. (ред.). Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2003 г. Астрахань: КаспНИРХ. С.374–383.
- Абдусаматов А.С., Хайбуллаев К.Х., Столяров И.А. 2002. Биология, запасы кутума и последствия занесения его в Красную книгу РФ // Проблемы мониторинга экосистем Каспийского моря: Мат-лы межд. науч. конф. Махачкала: ДГУ. С.47–51.
- Абрикосов Г.Г. 1959. Новый вселенец в Каспийское море // Зоол. журн. Т.38. Вып.11. С.1745–1746.
- Абузяров З.К., Красюк В.С. 2003. Прогноз годового хода уровня Каспийского моря, основанный на приближённом расчёте уравнения водного баланса // И.А. Сникломанов, А.С. Васильев (ред.). Гидрометеорологические аспекты проблемы Каспийского моря и его бассейна. СПб.: Гидрометеоиздат. С.310–322.
- Аветисов К.Б. 2006. Шип (*Acipenser nudiiventris*) — популяционная структура (к вопросу сохранения вида) // Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития. М.: ВНИРО. С.177–183.

- Адуева Д.Р. 2012. Структура нерестовой популяции и репродукционный потенциал кефалей Каспийского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань: АГТУ. 22 с.
- Азизова Н.А. 1962. Возможности промысла каспийских бычков // Рыбное хозяйство. №3. С.14–20.
- Азизова Н.А. 1969. Размерно-весовой и возрастной состав некоторых видов бычков в отдельных районах Каспийского моря // Тр. Дагестанск. гос. пед. ин-та, естест.-геогр. ф-т. Вып.4. С.108–115.
- Азизова Н.А., Алигаджиев Г.А. 1964. О пищевых взаимоотношениях осетровых (Acipenseridae) и бычковых (Gobiidae) в дагестанском районе Каспия // Вопр. ихтиол. Т.4. Вып.3(32). Р. 562–569.
- Аладин Н.В. 1983. О смещении барьера критической солёности в Каспийском и Аральском морях на примере жаброногих и ракушковых ракообразных // Зоол. журн. Т.54. №5. С.689–694.
- Аладин Н.В. 1989. Критический характер биологического действия каспийской воды солёностью 7–11‰ и аральской воды солёностью 8–13‰ // Н.В. Аладин, В.В. Хлебович (ред.). Биология солоноватых и гипергалинных вод. Л.: ЗИН РАН. С.12–21.
- Аладин Н.В., Плотников И.С. 2000. Палеолимнология и палеогалинность Каспия и предшествующих ему водоёмов за последние 15 миллионов лет // В.Н. Беляева (ред.). Каспийский плавучий ун-т. Науч. бюл. №1. С.51–64.
- Аладин Н.В., Плотников И.С. 2004. Воздействие видов-вселенцев на биоразнообразие Каспийского моря // А.Ф. Алимов, Н.Г. Богущая (ред.). Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.231–243.
- Алеев Ф.Т., Семёнов Д.Ю. 2003. Новые данные о нахождении рыб-вселенцев (Gobiidae, Pisces) в Ульяновском и Ундоровском плёсах Куйбышевского водохранилища // Природа Симбирского Поволжья. Сб. науч. тр. Ульяновск: Средневолжск. науч. центр. Вып.3. С.96–99.
- Алексеевский Н.И., Михайлов В.Н., Михайлова М.В., Сидорчук А.Ю. 1993. Гидрология устьев рек Терека и Сулака. М.: Наука. 160 с.
- Али-Заде А.А. 1961. Акчагыльские представители рода *Dreissensia*. Баку: Азернешр. 66 с.
- Алигаджиев Г. А. 1965. Реконструкция донной фауны дагестанского района Каспийского моря в связи с массовым развитием в нем азово-черноморских вселенцев // Л.А. Зенкевич (ред.). Изменение биологического комплекса Каспийского моря за последние десятилетия. М.: Наука. С.166–199.
- Алиев Н.А. 2003. Морская крепость на Каспии. Геополитическая победа России на Кавказе: из истории создания Каспийской военной флотилии в середине XIX – начале XX века // Военно-исторический журн. №7. С.38–41.
- Аманниязов К.Н., Джанмурзаев А.З. 1999. Рыбы Каспийского моря. Алматы: Казахск. ун-т. 48 с.
- Амплеева Н.В., Ложниченко О.В. 2010. Патологические изменения почек и жабр белорыбицы волго-каспийского бассейна // Вестн. Астраханск. гос. технич. ун-та. Сер. Рыбное хозяйство. №2. С.116–118.
- Андреев В.Г., Казанчев Е.Н. 1968. 70 лет рыбохозяйственных исследований на Каспии // Тр. КаспНИРХ. Т.24. С.1–24.
- Андреева С.И., Андреев Н.И. 2003. Эволюционные преобразования двусторчатых моллюсков Аральского моря в условиях экологического кризиса. Омск: Изд-во Омск. гос. пед. ун-та. 382 с.

- Андрианова С.Б. 2001. Биология и запасы большеглазого пузанка в Каспийском море // В.П. Иванов (ред.). 2001. Состояние запасов промысловых объектов на Каспии и их использование. Астрахань: КаспНИРХ. С.225–238.
- Андрианова С.Б., Барабанов В.В. 2012. Динамика уловов, численности и запасов большеглазого пузанка *Alosa saposchnikowii* (Grimm) в Северном Каспии // Вестн. Астраханск. гос. технич. ун-та. Сер. Рыбное хозяйство. №2. С.13–18.
- Андрусов Н.И. 1888. Очерк истории развития Каспийского моря и его обитателей // Изв. Русск. геогр. общ-ва. 1888/1889. Т.24. Вып.1–2, геогр. С.91–114.
- Андрусов Н.И. 1889. О родах *Cardium* и *Mastra* // Тр. СПб. общ-ва естествоисп. Т.20. Отд. геол. и мин. С.IV–V.
- Андрусов Н.И. 1890а. *Dreissena rostriformis* Desh. в реке Буг // Вестн. естествознания. №6. С.261–262.
- Андрусов Н.И. 1890б. Керченский известняк и его фауна // Записки СПб. минералогич. общ-ва. Сер. 2, ч. 26. СПб. С.193–345 + 7 таб.
- Андрусов Н.И. 1893. Замечания о семействе Dreissensidae // Записки Новороссийск. общ-ва естествоисп. Т.18. Вып.1. С.67–94.
- Андрусов Н.И. 1897. Ископаемые и живущие Dreissensidae Евразии // Тр. СПб. общ-ва естествоисп. Отд. геол. и мин. Т.25. С.i–iv, 1–683. (Докт. дис. Н.И. Андрусова.)
- Андрусов Н.И. 1917. Об образе жизни *Adacna plicata* Eichw. // Изв. АН. Сер. 6. Т.11. №7. С.457–458. 1 таб. рис.
- Андрусов Н.И. 1918. Взаимоотношения Эвксинского и Каспийского бассейнов в неогеновую эпоху // Изв. АН. Сер. 6. Т.12. №8. С.749–760.
- Андрусов Н.И. 1923. Апшеронский ярус // Тр. Геологич. комитета. Нов. сер. Вып.110. С.i–vi+1–294. 10 таб.
- Андрусов Н.И. 1964 [1910]. Солоноватоводные кардииды. Ч. 2 // Академик Н.И. Андрусов. Избр. тр. Т. 3. М.: Наука. С.503–565.
- Анцулевич А.Е., Старобогатов Я.И. 1990. Первое обнаружение моллюсков отряда Nudibranchia (= Tritoniformes) в Каспийском море // Зоол. журн. Т.69. Вып.11. С.138–140.
- Аполлов Б.А., Фёдорова В.И. 1956. Исследования колебаний уровня Каспийское моря // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. Т.15. С.72–228.
- Ардабьева А.Г., Тарасова Л.И., Малиновская Л.В., Смирнова Л.В. 2004. Кормовая база Северного Каспия в 2003 г. // М.И. Карпюк, Д.Н. Катунин, А.И. Кушнаренок и др. (ред.). Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2003 г. Астрахань: КаспНИРХ. С.112–123.
- Арнольд Н.А. 1904. Сведения о Каспийской экспедиции: Письмо Н.А. Арнольда // Вестн. рыбопромышленности. Т.19. №7. С.458–460.
- Арнольд И. 1907. К биологии каспийской сельди пузанка *Clupea caspia* Eichw. // Тр. Каспийской экспедиции 1904 года. Т.1. СПб.: Типо-литогр. М.П. Фроловой. С.222–242.
- Артюхин Е.Н. 1979. Персидский осётр в реках Северного Каспия и перспективы его использования в осетровом хозяйстве // Л.С. Бердичевский (ред.). Биологические основы осетрового хозяйства в водоёмах СССР. М.: Наука. С.105–115.
- Артюхин Е.Н. 1983. Дифференциация популяций персидского осетра и перспективы его заводского разведения на Волге // И.А. Баранникова, Л.С. Бердичевский (ред.). Биологические основы осетроводства. М.: Наука. С.54–61.
- Артюхин Е.Н. 1988. Об особенностях и происхождении летнего нереста у осетровых // Вопр. ихтиол. Т.28. Вып.5. С.717–723.

- Артюхин Е.Н. 2000. Система рода *Acipenser* и географическое распространение осетров // Тез. докл. межд. конф. «Осетровые на рубеже XXI века». Астрахань. С.18–20.
- Артюхин Е.Н. 2008. Осетровые (экология, географическое распространение и филогения). СПб.: СПбГУ. 137 с.
- Артюхин Е.Н., Заркуа З.Г. 1986. К вопросу о таксономическом ранге осетра реки Риони (бассейн Чёрного моря) // Вопр. ихтиол. Т.26. №1. С.61–67.
- Архангельский А.Д., Страхов Н.М. 1938. Геологическая структура и история формирования Чёрного моря. М.: АН СССР. 226 с.
- Аскеров Ф.С., Зайцев Ю.Ю., Касимов Р.Ю., Кулиев З.М. 2001. Биоразнообразие: чудесные рыбы Каспия. Баку: Print Studio. 162 с.
- Ахвледiani Е.Г. 1966а. Род *Didacna* // Л.Ш. Давиташвили, Р.Л. Мерклина (ред). Справочник по экологии морских двустворок. М.: Наука. С.167–171.
- Ахвледiani Е.Г. 1966б. Род *Monodacna* // Л.Ш. Давиташвили, Р.Л. Мерклина (ред). Справочник по экологии морских двустворок. М.: Наука. С.171–178.
- Ахвледiani Е.Г. 1966в. Род *Adacna* // Л.Ш. Давиташвили, Р.Л. Мерклина (ред). Справочник по экологии морских двустворок. М.: Наука. С.178–182.
- Бабак Е.В. 1983. Плиоценовые и четвертичные дрейссениды (*Dreissenidae*, *Bivalvia*). М.: Наука. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.204. С.1–104).
- Бабаян К.Е. 1957. Каспийская кефаль // Зоол. журн. Т.36. Вып. 10. С.1505–1513.
- Бабушкин Н.Я. 1953. Каспийская белуга: Автореферат дис. ... канд. биол. наук. Саратов. 14 с.
- Багдасарян К.Г. 1966. Род *Mytilaster* // Л.Ш. Давиташвили, Р.Л. Мерклина (ред). Справочник по экологии морских двустворок. М.: Наука. С.91–95.
- Бадамшин Б.И. 1938. Новый подвид каспийской (бразниковской) сельди // Рыбное хозяйство. №10. С.36–37.
- Байдин С.С. 1962. Сток и уровни дельты Волги. М.: Гидрометеиздат. 337 с.
- Байдин С.С. 1967. О заливаемости дельты Волги в условиях зарегулированного стока // Тр. ГОИН. 1967. С.67–71.
- Байдин С.С., Косарев А.Н. (ред.). 1986. Каспийское море. Гидрология и гидрохимия. М.: Наука. 261 с.
- Байдин С.С., Линберг Ф.Н., Самойлов И.В. 1956. Гидрология дельты Волги. Л.: Гидрометеиздат. 299 с.
- Барач Г.П. 1934. К систематике и географическому распространению кавказских голавлей // Ин-т зоологии АН ГрузССР. Тр. зоол. сектора. Т.1. С.91–134.
- Барач Г.П. 1941. Фауна Грузии. Т.1. Рыбы пресных вод. Тбилиси: АН ГрузССР. 287 с.
- Безносова Г.А., Журавлёва Ф.А. (ред.). 1965. Палеонтологический словарь. М.: Наука. 620 с.
- Белевич Е.Ф. 1963. Районирование дельты Волги // Тр. Астраханск. заповедника. Т.8. С.401–421.
- Белогуров А.Я. 1937. К вопросу о распространении стерляди *Acipenser ruthenus* L. в северной части Каспийского моря // Уч. записки Моск. гос. ун-та. Вып.9. С.87–91.
- Белоцерковский Ю.Б. 1984. Биология и экология акклиматизируемых в низовьях р. Волги дальневосточных растительноядных рыб и пути их рыбохозяйственного освоения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 22 с.
- Беляев В.Н. 1929. *Abramis sapa bergi* subsp. nova. Подвид белоглазки из южного Каспия // В.Н. Беляев (ред.). Изв. Бакинской ихтиологической лаборатории. Баку: Наркомзем АССР. Т.2. Вып.2. С.80–98.

- Беляев В.Н. 1932. Осётр (*Acipenser gueldenstaedti* Br.) // Бюл. Всекаспийск. науч. рыбохозяйственной экспедиции. Баку. №5–6. С.66–77.
- Беляев И.П. 1963. Гидрология дельты Терека. М.: Гидрометеиздат. 208 с.
- Беляева В.Н., Власенко А.Д., Иванов В.П. (ред.). 1989. Каспийское море. Ихтиофауна и промысловые ресурсы. М.: Наука. 235 с.
- Берг Л.С. 1905. Рыбы Туркестана // Изв. Туркестанск. отд. Имп. Русск. геогр. общ-ва. Т.4. Науч. результаты Аральской экспедиции, снаряженной Туркестанским отделом Имп. Русск. геогр. общ-ва. Вып.6. С.i-xvi+1–261. 6 табл. рис.
- Берг Л.С. 1912. Фауна России и сопредельных стран. Рыбы (Marsipobranchii и Pisces). Т.3. Ostariophysi. Вып.1. СПб.: Имп. АН. С.1–336, табл. рис. 1–2, рис. 1–27.
- Берг Л.С. 1913. Каспийские сельди, собранные экспедицией 1912 г. вдоль западного берега моря. Предварительный отчет. СПб.: тип. Киришбаума. 50 с. (Мат-лы к познанию русского рыболовства. Т.2. Вып.3. С.1–50, 14 табл. рис.).
- Берг Л.С. 1914. Фауна России и сопредельных стран. Рыбы (Marsipobranchii и Pisces). Т.3. Ostariophysi. Вып.2. Петроград: Имп. АН. С.337–846, табл. рис. 3–6, рис. 28–139.
- Берг Л.С. 1915. IX. Предварительный отчет о сельдях, собранных в Каспийском море экспедицией 1912–1913 гг. Т.4. Вып.6. Петроград: Департамент земледелия. С.3–8. 2 табл. рис.
- Берг Л.С. 1916. Рыбы пресных вод Российской империи. М.: Департамент земледелия. xxvii+563 с., карта, 365 рис.
- Берг Л.С. 1924. Очерк рыбопромысловых исследований в России // Сб. по рыбному делу, составл. отд. прикл. ихтиол. и науч.-промысл. исслед. гос. ин-та опытной агрономии. [Изв. отд. ихтиол. (бывш. рыбовод.) науч.-пром. исслед. Т.2]. М.-Л.: Новая деревня.
- Берг Л.С. 1927. Заметки о каспийских *Benthophilus* (Gobiidae) // Сб. в честь проф. Н.М. Книповича. 1885–1925. М.: Наркомзем РСФСР. С.331–344.
- Берг Л.С. 1932. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. 3-е изд. Л.: Всесоюз. ин-т озерного и речного рыбного хозяйства. С.1–544.
- Берг Л.С. 1933а. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. 3-е изд. Л.: Всесоюз. ин-т озерного и речного рыбного хозяйства. С.545–903.
- Берг Л.С. 1933б. Фауна СССР и сопредельных стран. Рыбы. Marsipobranchii и Pisces. Ostariophysi. Т.3. Вып.3. Л.: АН СССР. С.705–846, фиг. 140–172.
- Берг Л.С. 1934а. Уровень Каспийского моря за историческое время // Проблемы физической географии. Т.1. Вып.1. С.11–64.
- Берг Л.С. 1934б. Яровые и озимые расы у проходных рыб // Изв. АН СССР, отд. мат. и естеств. наук. №5. С.711–732.
- Берг Л.С. (ред.). 1938. Заливы Каспийского моря Комсомолец (Мёртвый Култук) и Кайдак // Тр. по комплексному изучению Каспийского моря. Вып.2. Рыбы и рыбный промысел. М.-Л.: АН СССР. 139 с.
- Берг Л.С. 1940. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т.5. Вып.2. С.7–517.
- Берг Л.С. 1946. Очерки по истории русских географических открытий. М.-Л.: АН СССР. 358 с.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч.1. 4-е изд. М.-Л.: АН СССР. С.1–467.
- Берг Л.С. 1949а. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч.2. 4-е изд. М.-Л.: АН СССР. С.469–925.

- Берг Л.С. 1949б. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч.3. 4-е изд. М.-Л.: АН СССР. С.929–1382.
- Берг Л.С. 1961. *Acipenser gueldenstaedti persicus*, осётр из южной части Каспийского моря // Избр. тр. Т.4. М.-Л.: АН СССР. С.218–219.
- Берг Л.С., Богданов А.С., Кожин Н.И., Расс Т.С. (ред.). 1949. Промысловые рыбы СССР. Текст. М.: Пищепромиздат. 787 с.
- Бердичевский Л.С. 1940. Атлас карт распределения промысловых рыб в Северном Каспии. М.: Пищепромиздат. 100 с.
- Бердичевский Л.С., Дементьева Т.Ф., Попова А.А., Шубина Т.Н. 1982. Развитие ихтиологических исследований на Каспийском море // С.А. Студенецкий (ред.). История региональных исследований биологических ресурсов гидросферы и их использование. М.: Наука. С.33–66.
- Бириштейн Я.А., Виноградов Л.Г., Лондаков Н.Н., Кун М.С., Астахова Т.В., Романова Н.Н. (ред.). 1968. Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищевая промышленность. 413 с.
- Бисерова Л.И. 1990. Встречаемость и распределение *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda, Lithoglyphidae) в дельте Волги // Гидробиол. журн. Т.26. № 2. С.98–100.
- Богачёв В.В. 1928. *Mytilaster lineatus* в Каспийском море // Русский гидробиол. журн. Саратов: Сарполиграфпром. Т.7. № 8–9. С.187–189.
- Богачёв В.В. 1932а. Геологические экскурсии в окрестностях Баку // Баку: Геол.-развед. отд. Азнефти. С.1–88.
- Богачёв В.В. 1932б. Ведущие ископаемые разреза Апшеронского полуострова и прилегающих районов. Ч.1 // Тр. Азербайджанск. нефтяного ин-та. Т.4. С.1–92.
- Богданов М.Н. 1875. Обзор экспедиций и естественноисторических исследований в Арало-Каспийской области с 1720 по 1874 г. // О.А. Гримм (ред.). Тр. Арало-Каспийской экспедиции. Прилож. к Тр. СПб. общ-ва естествоисп. Вып.1. СПб.: Т-во «Общественная польза». С.1–53.
- Богущая Н.Г. 1986. К вопросу о положении линия *Tinca tinca* (L.) в системе карповых рыб (Cyprinidae) // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т.154. С.49–65.
- Богущая Н.Г. 1988а. Сравнительно-морфологические основы системы карповых рыб подсемейства ельцовых (Leuciscinae, Cyprinidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ. 16 с.
- Богущая Н.Г. 1988б. Топография каналов сейсмодатированной системы карповых рыб подсемейств Leuciscinae, Xenocyprininae и Cultrinae // Вопр. ихтиол. Т.28. №2. С.367–382.
- Богущая Н.Г. 1990а. Морфологические основы системы карповых рыб подсемейства ельцовых (Leuciscinae, Cyprinidae). Сообщ. 1 // Вопр. ихтиол. Т.30. №3. С.355–367.
- Богущая Н.Г. 1990б. Морфологические основы системы карповых рыб подсемейства ельцовых (Leuciscinae, Cyprinidae). Сообщ. 2 // Вопр. ихтиол. Т.30. №6. С.920–933.
- Богущая Н. Г. 1991. Строение сейсмодатированной системы у карповых рыб рода *Pseudophoxinus* (Leuciscinae, Cyprinidae) // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т.235. С.96–112.
- Богущая Н.Г. 1998. Подсемейство Leuciscinae // Ю.С. Решетников (ред.). Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука. С.54–74.
- Богущая Н.Г., Болдырев В.С., Насека А.М. 2004а. Бычки Neogobiinae (Teleostei, Gobiidae) в экосистемах Евразии и североамериканских Великих озер // А.Ф. Алимов, Н.Г. Богущая (ред.). Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.-СПб.: Т-во науч. изданий КМК. С.297–320.

- Богущая Н.Г., Игошина Т.И. 2009. Заметки о деятельности Николая Андреевича Бородина в области таксономии рыб // А.В. Голубев, Н.М. Щербанов, Н.И. Осипов, А.М. Дубовиков, А.С. Груздев (ред.). Николай Андреевич Бородин (1861–1937). Ученый и общественный деятель России, Казахстана и США. Мат-лы межд. науч. конф. Санкт-Петербург. Январь 2009 г. Уральск: ТОО «Экспо». С.6–45.
- Богущая Н.Г., Кудерский Л.А., Насека А.М., Сподарева В.В. 2004б. Пресноводные рыбы России за пределами исторических ареалов: обзор типов интродукций и инвазий // А.Ф. Алимов, Н.Г. Богущая (ред.). Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.-СПб.: Т-во науч. изданий КМК. С.155–171.
- Богущая Н.Г., Насека А.М. 1997. Крутлоротые и рыбы бассейна озера Ханка (система реки Амур): аннотированный список видов с комментариями по их таксономии и зоогеографии региона // Науч. тетради. Вып.3 (1996). СПб.: ГосНИОРХ. 89 с.
- Богущая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изданий КМК. 389 с.
- Болгов М.В., Красножон Г.Ф., Любушин А.А. 2007. Каспийское море: экстремальные гидрологические события. М.: Наука. 381 с.
- Болдырев В.С. 2002а. Видовой состав бычков (Gobiidae) в Волгоградском и Цимлянском водохранилищах // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Волго-Донского междуречья на современном этапе (к 50-летию Волгоградского отделения ГосНИОРХ). СПб.: ГосНИОРХ. С.98–102.
- Болдырев В.С. 2002б. Некоторые эколого-биологические особенности бычков (Gobiidae) Цимлянского и Волгоградского водохранилищ // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Волго-Донского междуречья на современном этапе (к 50-летию Волгоградского отделения ГосНИОРХ). СПб.: ГосНИОРХ. С.106–114.
- Борзенко М.П. 1932. Севрюга (*Acipenser stellatus* Pal.) // Бюл. Всекаспийск. науч. рыбохозяйственной экспедиции. Баку. Вып.5–6. С.77–84.
- Борзенко М.П. 1950. Материалы по систематике, биологии и промыслу куриного шипа // Тр. Каспийского бассейнового фил. ВНИРО. Т.11. Астрахань: Волга. С.9–48.
- Бородин Н.А. 1891. Уральское казачье войско. Статистическое описание. В 2-х т. Уральск. 966 с.
- Бородин Н.А. 1897. Отчет об экскурсии с зоологической целью летом 1895 года на крейсере «Уралец» в северной части Каспийского моря // Вестн. рыбопромышленности. Т.12. №1. С.1–31.
- Бородин Н.А. 1904а. Сведения о Каспийской экспедиции (из писем к редактору) // Вестн. рыбопромышленности. Т.19. №5. С.320–322.
- Бородин Н.А. 1904б. Сведения о Каспийской экспедиции: (из писем к редактору) // Вестн. рыбопромышленности. Т.19. №6. С.331–337.
- Бородин Н.А. 1904в. Исследование образа жизни и размножения каспийских сельдей // Вестн. рыбопромышленности. Т.19. №3. С.167–198.
- Бородин Н.А. 1904г. Очерк сельдяного промысла по западному побережью Каспия. СПб.: тип. В. Киршбаума 35 с.
- Бородин Н.А. 1905. Реликтовая форма морской селедочки в системе средней Волги // Вестн. рыбопромышленности. Т.20. №5. С.282–283.
- Бородин Н.А. 1906. Новый вид каспийской сельди *Clupea engrauliformis*, n. sp. // Вестн. рыбопромышленности. Т.21. С.197–204.

- Бородин Н.А. 1908а. Введение // Тр. Каспийской экспедиции 1904 г. Т.2. Ч.1. С.1–13.
- Бородин Н.А. 1908б. Некоторые данные по биологии каспийских сельдей // Тр. Каспийской экспедиции 1904 г. Т.2. Ч.1. С.61–136.
- Бородин Н.А. 1908в. Введение // Тр. Каспийской экспедиции 1904 г. Т.2. Ч.2. С.137–163.
- Бородин Н.А., Суворов В.В. 1908. Каспийские сельди и их промысел // Тр. Каспийской экспедиции 1904 г. Т.2. Ч.1. С.1–372.
- Броцкая В.А., Неценгевич М.Р. 1941. Распространение *Mytilus lineatus* в Каспийском море // Зоол. журн. Т.20. Вып.1. С.79–99.
- Булгаков Г.П. 1923. К ихтиофауне Туркестана. II. О новом виде г. *Barbus* // Тр. Туркестанск. науч. общ-ва. Ташкент. Т.1. С.233–238, 2 табл. рис.
- Булгаков Г.П. 1926. К познанию каспийских сельдей. Описание нового вида рода *Caspialosa* // Бюл. Среднеаз. гос. ун-та. Вып.13. С.27–39.
- Булгаков Г.П. 1927. К систематике каспийских сельдей (опыт приложения анатомического метода) // Бюл. Среднеаз. гос. ун-та. Вып.16. С.123–134.
- Бутаев А.М. 1998. Каспий: загадки уровня. Махачкала: ДГУ. 70 с.
- Бэнэреску П., Пападопол М., Михайлова Л. 1970. Систематика // П. Заянчкаускас и др. (ред.). Биология и промысловое значение рыбцов (*Vimba*) Европы. Вильнюс: Минтис. С.23–70.
- Бэр К.М. 1856. Учёные заметки о Каспийском море и его окрестностях // Записки Импер. Русск. геогр. общ-ва. Кн.11. С.181–224.
- Бэр К.М. 1860а. Записка (датирована 19 февраля 1858 г.) // Журн. М-ва гос. имущ. Ч.74. 1860–1. С.5–16.
- Бэр К.М. 1860б. Рыболовство в Каспийском море и в его притоках // Исследования о состоянии рыболовства в России. Т.2. СПб.: Изд-во М-ва гос. имущ. С.1–209.
- Бэр К.М. 1950. Автобиография. Ред. Е.Н. Павловского, пер. и коммент. Б.Е. Райкова. М.-Л.: АН СССР. 542 с.
- Бэр К.М. 1984 [1852]. Программа экспедиции по исследованию каспийского рыболовства // Лукина Т.А. (сост.) Научное наследство. Т.9. Каспийская экспедиция К.М. Бэра 1853–1857 гг. Дневники и материалы. Л.: Наука. С.46–60.
- Варпаховский Н.А. 1892. Коллекции рыб на Всероссийской рыбопромышленной выставке // Вестн. рыбопромышленности. Вып.7. С.145–157.
- Варпаховский Н.А. 1895. Несколько данных по ихтиофауне Восточного Закавказья // Русское судоходство. №158. С.25–35.
- Варущенко С.И., Варущенко А.Н., Клиге Р.К. 1987. Изменения режима Каспийского моря и бессточных водоёмов в палеовремени. М.: Наука. 240 с.
- Васильев В.П., Васильева Е.Д., Шедько С.В., Новомодный Г.В. 2009. Уровень плоидности калуги, *Huso dauricus*, и сахалинского осетра, *Acipenser mikadoi* (Acipenseridae, Pisces) // Докл. РАН. Т.426. №2. С.275–278.
- Васильева Е.Д. 1983. Osteологический анализ некоторых каспийских пуголовок в связи с систематикой рода *Benthophilus* (Gobiidae) // Вопр. ихтиол. Т.23. Вып.4. С.544–556.
- Васильева Е.Д. 1984. Сравнительный морфологический анализ двух популяций щиповок (род *Cobitis*, Cobitidae), отличающихся числом пятен у основания хвостового плавника // Вопр. ихтиол. Т.24. Вып.1. С.43–53.
- Васильева Е.Д. 1989. Морфология черепа бычка-кругляка *Gobius melanostomus* и сирмана *G. syrman* в связи с их положением в роде *Gobius sensu lato* // Вопр. ихтиол. Т.29. Вып.2. С.186–197.

- Васильева Е.Д. 1993. Краниологический анализ бычков подрода *Ponticola* Pjin, 1927. 2. Сравнительно-морфологическое исследование бычков (Gobiidae) из Азовского моря // Вопр. ихтиол. Т.33. Вып.2. С.183–189.
- Васильева Е.Д. 1994. Морфология черепа атерин Чёрного, Азовского и Каспийского морей и некоторые проблемы систематики рода *Atherina* (Atherinidae) // Вопр. ихтиол. Т.34. Вып.5. С.611–621.
- Васильева Е.Д. 1995. Об отсутствии каспийской щиповки *Sabanejewia caspia* (Cobitidae) в бассейне Северного Каспия // Вопр. ихтиол. Т.35. Вып.6. С.822–824.
- Васильева Е.Д. 1996. Морфология черепа глубоководного бычка *Gobius bathybius* Kessler в связи с его положением в роде *Gobius sensu lato* (Gobiidae) // Вопр. ихтиол. Т.36. Вып.4. С.448–453.
- Васильева Е.Д. 1998. Gobiidae // Ю.С. Решетников (ред.). Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука. С.125–148.
- Васильева Е.Д. 1999. Таксономический статус бычка-цуцка *Gobius marmoratus* Pallas (Gobiidae): Данные краниологического анализа // Вопр. ихтиол. Т.39. №2. С.155–164.
- Васильева Е.Д. 2007. Рыбы Чёрного моря. Определитель морских, солоноватоводных, эвригалинных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С.В. Богородским. М.: ВНИРО. 238 с.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П. 1994. Систематика кавказских речных бычков (Gobiidae) в свете современных данных с описанием нового вида *Neogobius rhodioni* sp. nova // Вопр. ихтиол. Т.34. №6. С.747–758.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П. 1998. Виды-двойники в роде *Cobitis* (Cobitidae). 1. Южно-русская щиповка *Cobitis rossomeridionalis* sp. nova // Вопр. ихтиол. Т.38. №5. С.604–614.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П. 2012. *Cobitis amphilekta* sp. nova — новый вид щиповки (Cobitidae, Cypriniformes) из бассейна Каспийского моря // Вопр. ихтиол. Т.52. №2. С.177–183.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П., Пинчук В.И. 1993а. Краниологический анализ бычков подрода *Ponticola* Pjin, 1927. 1. Сравнительно-морфологическое исследование *N. cephalargoides* и разных форм бычков, относимых к виду *N. platyrostris* (Gobiidae) // Вопр. ихтиол. Т.33. №1. С.25–36.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П., Пинчук В.И. 1993б. Краниологический анализ бычков подрода *Ponticola* Pjin, 1927. 3. Сравнительно-морфологическое исследование *Neogobius kessleri*, *N. ratan* и дополнительные сведения по *N. syrman* в связи с диагностикой и объёмом подрода *Ponticola* // Вопр. ихтиол. Т.33. №5. С.609–617.
- Васильева Е.Д., Грунина А.С. 2011. Характер наследования некоторых морфологических признаков у гибридов сибирского осетра *Acipenser baerii* и белуги *A. huso* (Acipenseridae) и гиногенетических особей сибирского осетра // Вопр. ихтиол. Т.51. №3. С.303–311.
- Васильева Е.Д., Козлова М.С. 1988. О таксономии востробрюшек рода *Hemiculter* (Cyprinidae) Советского Союза // Вопр. ихтиол. Т.28. № 6. С.883–896.
- Васильева Е.Д., Куга Т.И., Чебанов М.С. 2010. Характер наследования некоторых количественных морфологических признаков у реципрокных гибридов севрюги *Acipenser stellatus* и белуги *A. huso* (Acipenseridae) // Вопр. ихтиол. Т.50. №1. С.24–31.
- Васильченко О.Н. 2002. Биологические основы повышения эффективности воспроизводства белорыбицы в Каспийском бассейне. Астрахань: КаспНИРХ. 114 с.

- Васнецов В.В. 1953. Этапы развития костистых рыб // Г.У. Линдберг (ред.). Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.-Л.: АН СССР. С.207–217.
- Вестхайде В., Ригер Р. 2008. Зоология беспозвоночных в двух томах. Том 1: от простейших до моллюсков и артропод. Пер. с нем. под ред. А.В. Чесунова. М.: Т-во науч. изданий КМК. 522 с.
- Ветлугина Т.А. 1992. О биологии линя *Tinca tinca* дельты Волги // Вопр. ихтиол. Т.32. Вып.1. С.88–93.
- Ветчанин В.И. 1984. Питание белоголовой сельди *Alosa brashnikovi grimmii* (Borodin) (Clupeidae) в юго-восточном Каспии // Вопр. ихтиол. Т.24. Вып.5. С.859–863.
- Ветчанин В.И. 1988. Биология и популяционная структура бражниковской сельди в юго-восточном Каспии. Москва: ВНИРО. 20 с.
- Виноградов А.В. 2003. Фауна мшанок (Eurystomata + Phylactolaemata) понто-каспийской солоноватоводной области // Изв. Самарск. науч. центра РАН. Т.5. №2. С.256–267.
- Виноградов Г.А. 1976. Осмотическая регуляция некоторых ледниковых реликтовых ракообразных в связи с особенностями их экологии и происхождения // Солёностные адаптации водных организмов [Исслед. фауны морей. Т.22(25)]. С.167–210.
- Владимиров В.И. 1957. К биологической классификации рыб: проходные и полупроходные // Зоол. журн. Т.36. Вып.8. С.1121–1125.
- Водовская В.В. 2001. Проходная сельдь (*Alosa kessleri* Grimm) Каспия: запасы и перспективы промыслового использования // В.П. Иванов (ред.). Состояние запасов промысловых объектов на Каспии и их использование. Астрахань: КаспНИРХ. С.246–252.
- Водяницкий В.А. (ред.). 1968. Определитель фауны беспозвоночных Чёрного и Азовского морей. Т.1. Простейшие, губки, кишечнополостные, черви, щупальцевые. Киев: Наукова думка. 435 с.
- Ворошилова И.С. 2009. Происхождение и популяционная структура периферических поселений *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) северо-восточной границы ареала вида: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ РАН. 24 с.
- Гавлена Ф.К. 1977. Бычок-головач *Neogobius kessleri* (Gunther) в Волгоградском водохранилище // Вопр. ихтиол. Т.17. Вып.2(103). С.359–360.
- Гаджиев Т.М. 1966. Новая фауна *Didacna* из древних каспийских террас (Малый Гарами, Ширван) // Докл. АН АзССР. Т.22. Вып.5. Р.35–39.
- Гвоздев Е.В., Митрофанов В.П. (ред.). 1986. Рыбы Казахстана. Т. 1. Миноговые, Осетровые, Сельдевые, Лососевые, Щуковые. Алма-Ата: Наука. 272 с.
- Гейнemann А. 1904. Отчёт о деятельности Императорского Российского общества рыбодоводства и рыболовства за 1903 год (читан на годовом Общем собрании 21-го декабря 1903 г.) // Вестн. рыбопромышленности. Т.19. №6. С.363–384.
- Гиляров М.С. (ред.). 1986. Биологический энциклопедический словарь. М.: Советская энциклопедия. 831 с.
- Гинзбург Я.И. 1969. Нерестовая популяция миноги *Caspiomyzon wagneri* (Kessler) после зарегулирования р. Волги плотиной Волгоградской ГЭС // Вопр. ихтиол. Т.9. Вып.6(59). С.1022–1031.
- Гинзбург Я.И. 1970. Размножение миноги *Caspiomyzon wagneri* (Kessler) ниже Волгоградской плотины и развитие её личинок // Вопр. ихтиол. Т.10. Вып.4(63). С.655–665.
- Грацианов В.[И.] 1907а. Миноги Российской Империи // Изв. Имп. общ-ва любит. естествозн., антропол. и этногр. Т.98. Тр. Зоол. отд. об-ва. Т.13. Дневник Зоол. отд. Т.3. №7, 8. С.18.

- Грацианов В.И. 1907б. Опыт обзора рыб Российской Империи в систематическом и географическом отношении // Тр. отд. ихтиол. Имп. Русск. общ-ва акклиматизации животных и растений. Т.4. М.: Вильде. xxx+567 с.
- Гримм О.А. 1876. Каспийское море и его фауна // Тр. Арало-Каспийской экспедиции. Вып.2. Тетр.1. (Прилож. к Тр. СПб. общ-ва естествоисп.). СПб. С.iii–v+7–168.
- Гримм О.А. 1877. Каспийское море и его фауна // Тр. Арало-Каспийской экспедиции. Вып.2. Тетр.2. (Прилож. к Тр. СПб. общ-ва естествоисп.). СПб. С.i–ii+1–105.
- Гримм О. 1885. [Письмо редактору] // Астраханский справочный листок. № 99 (5 мая). С.2.
- Гримм О. 1887. Астраханская селёдка // Сельское хозяйство и лесоводство. 1887. Март. Ч.154. С.79–99.
- Гримм О.А. 1896. Каспийско-волжское рыболовство. СПб.: Типография Демакова. 154 с.
- Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Дзержинский Ф.Я. 1976. Практическая зоотомия позвоночных. М.: Высшая школа. 353 с.
- Гусева Т.В. 1974. К вопросу о распространении и миграциях морского судака в юго-восточном Каспии // Изв. АН Туркм. ССР. Сер. биол. наук. №5. С.34–38.
- Дадилян М.Г. 1970. Новый подвид густеры (*Blicca bjoerkna derjavini*, subsp. n.) из реки Севджур // Вопр. ихтиол. Т.10. Вып.4(63). С.740–744.
- Данилевский Н.Я. 1860а. Приложение С // К.М. Бэр. Рыболовство в Каспийском море и в его притоках // Исследования о состоянии рыболовства в России. Т.2. СПб.: М-во гос. имущ. С.210–213.
- Данилевский Н.Я. 1860б. Описание уральского рыболовства (составлено членом экспедиции для исследования каспийского рыболовства Н.Я. Данилевским) // Исследования о состоянии рыболовства в России. Т.3. СПб.: М-во гос. имущ. С.1–107.
- Данилевский Н.Я. 1860в. Рапорт в департамент сельского хозяйства начальника экспедиции // Журн. М-ва гос. имущ. Ч.74. 1860–1. С.17–28.
- Данилевский Н.Я. 1863. Статистика уральского рыболовства (составлено членом экспедиции для исследования каспийского рыболовства Н.Я. Данилевским) // Исследования о состоянии рыболовства в России. Т.5. СПб.: М-во гос. имущ. С.1–72.
- Данилевский Н.Я. 1867. Взгляд на рыболовство в России // Сельское хоз-во и лесоводство. Журн. М-ва гос. имущ. Ч.94. Отд.2. С.97–115, 189–213.
- Данилевский Н.Я. 1984 [1855]. О разведении красной рыбы в притоках Каспийского моря // Лукина Т.А. (сост.) Научное наследство. Т.9. Каспийская экспедиция К.М. Бэра 1853–1857 гг. Дневники и материалы. Л.: Наука. С.359–364.
- Данилов-Данильян В.И. (ред.). 2001. Красная книга Российской Федерации: Животные. М.: АСТ, Астрель. 863 с.
- Дементьева Т.Ф. 1952. Рост рыб в связи с проблемой динамики численности // Зоол. журн. Т.31. Вып.4. 632–637.
- Дементьева Т.Ф., Монастырский Г.Н. 1939. систематическое положение и биологические группы каспийской воблы (*Rutilus rutilus caspicus* Jak.) // Тр. ВНИРО. Т.10. С.19–32.
- Дёмин Д.З. 1962. Полупроходные рыбы дельты Терека // Вопр. ихтиол. Т.2. Вып.1(22). С.90–99.
- Державин А.Н. 1912. Каспийские элементы в фауне бассейна Волги // Ф.Ф. Каврайский (ред.). Тр. ихтиологической лаборатории Управления Каспийско-Волжских рыбных и тюленьих промыслов. Астрахань: Г.У.З. и З. Т.2. Вып.5. С.19–44.
- Державин А.Н. 1914. Каспийские элементы в фауне бассейна Волги // Прилож. к Протоколам заседаний Общ-ва естествоисп. при Имп. Казанск. ун-те. 1912–1913. №281. С.1–5.

- Державин А.Н. 1934. Пресноводные рыбы южного побережья Каспия // Тр. Азерб. отд. Закавказ. фил. АН СССР. Сектор зоол. Баку. Т.7. С.91–145.
- Державин А.Н. 1939. Волжский лосось. (По историческим материалам) // Сб., посвящ. науч. деятельности почётного члена АН СССР, заслуженного деятеля науки и техники Николая Михайловича Книповича (1885–1939). М.-Л.: Пищепромиздат. С.187–206.
- Державин А.Н. 1941. Воспроизводство запасов каспийского лосося. Баку: АзФАН. 74 с.
- Державин А.Н. 1949. Каталог пресноводных рыб Азербайджана. Баку: АН АзССР. 49 с.
- Дзенс-Литовский А.И. 1967. Кара-Богаз-Гол. Л.: Недра. 96 с.
- Дирипаско О.А., Изергин Л.В., Демьяненко К.В. 2011. Рыбы Азовского моря. Бердянск: НПК Интер-М. 292 с.
- Дирипаско О.А., Изергин Л.В., Яновский Э.Г., Демьяненко К.В. 2001. Определитель рыб Азовского моря. Бердянск : Газета Приазовский рабочий. 107 с.
- Дмитриев Н.А. 1946. Кефаль в иранских водах Каспия // Природа. 1946. №12. С.74–75.
- Добровольский А.Д., Залогин Б.С. 1982. Моря СССР. М.: МГУ. 192 с.
- Догель В.А., Зенкевич Л.А. (ред.). 1940. Руководство по зоологии. Т. 2. Беспозвоночные. Кольчатые черви, моллюски. М.-Л.: АН СССР. 683 с.
- Дорофеева Е.А. 1967. Сравнительно-морфологические основы систематики восточноевропейских лососей // Вопр. ихтиол. Т.7. Вып.1(42). С.3–17.
- Дрегольская И.Н. 1961. Отношения некоторых видов двустворчатых моллюсков к изменению температуры, солёности и газового режима // Тр. Карадагской биологической станции АН УССР. Вып.17. С.52–61.
- Дубинин В.И., Котляревская Т.П. 1989. К вопросу о морфологических различиях персидского и русского осетров // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Краткие тез. науч. докл. к предстоящему Всесоюз. совещ. Ч.1. Астрахань. С.83–84.
- Дубинин В.И., Котляревская Т.П., Пашкин Л.М., Храмова Л.Н. 2001. Волгоградская субпопуляция нижеволжской стерляди // В.П. Иванов (ред.). Состояние запасов промысловых объектов на Каспии и их использование. Астрахань: КаспНИРХ. С.82–94.
- Дубинин В.И., Сухопарова А.Д., Полетаев В.И., Пашкин Л.М. 2000. Современное состояние нерестовых популяций белорыбицы в условиях зарегулирования Волги // Биоразнообразие водных экосистем юго-востока европейской части России. Волгоград: Волгоградск. гос. ун-т. С.56–75.
- Евсеев Г.А., Яковлев Ю.М. 2006. Двустворчатые моллюски дальневосточных морей России. Владивосток: Ин-т биологии моря. 120 с.
- Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И. 1998. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти: Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. 222 с.
- Ермилова Л.С. 2005. Промыслово-биологические особенности формирования поколений щуки в Волго-Каспийском районе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань: АГТУ. 24 с.
- Жадин В.И. 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом Академии наук СССР. Т. 46. М.-Л.: Изд. АН СССР. 376 с.
- Журавлева О.Л. 2012. Закономерности формирования численности и структуры популяции русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt Волго-Каспийского района под воздействием промысла, воспроизводства и условий обитания: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск. 43 с.

- Заблоцкий В.И. 1963. Изменение паразитофауны кефали в связи с акклиматизацией в Каспийском море // Акклиматизация животных в СССР. Алма-Ата: АН КазССР. С.344–345.
- Зарбалиева Т.С., Мурадова И.Т., Тамразов К.А., Гасанов Н.Г. 2004. Состояние кормовой базы бентоядных (осетровые, карповые) и планктоядных рыб (кильки и сельди) в Азербайджанском секторе Каспийского моря // М.И. Карпюк, Д.Н. Катунин, А.И. Кушнарченко и др. (ред.). Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2003 г. Астрахань: КаспНИРХ. С.149–165.
- Зевина Г.Б. 1958. Моллюски *Mytilaster lineatus* (Gmelin) и *Dreissena polymorpha* Pall. в обрастаниях на Каспийском море // Изв. АН Туркм. ССР. №4. С.57–62.
- Зевина Г.Б. 1968. Роль вселенцев в обрастаниях на Каспийском море // Сб. научн. тр. Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоёмах СССР. М.-Л.: Наука. С.86–94.
- Зевина Г.Б. 1979. Вселенцы и аутовселенцы в Каспийское море // Комплексные исследования Каспийского моря. Вып.6. С.108–119.
- Зенкевич Л.А. 1951. Фауна и биологическая продуктивность моря. Т.1. М.-Л.: Сов. наука. 507 с.
- Зенкевич Л.А. 1963. Биология морей СССР. М.: АН СССР. 740 с.
- Зенкевич Л.А., Бириштейн Я.А., Карпевич А.Ф. 1945. Первые успехи планомерной реконструкции фауны Каспийского моря // Рыбная промышленность СССР. М.: Пищепромиздат. Сб.1. С.40–44.
- Зограф Н.И., Каврайский Ф.Ф. 1889. Списки и описание коллекции рыб музея (Московского университета) // Изв. Импер. общ-ва любит. естествозн., антропол. и этногр. Т.56. Вып.1. С.1–50.
- Зонн И.С. 1999. Каспий: иллюзии и реальность. М.: Эдель-М. 468 с.
- Зонн И.С. 2004. Каспийская энциклопедия. М.: Международные отношения. 464 с.
- Зонн И.С. 2005. Очерки по истории изучения Каспийского моря (с древнейших времен до начала XXI века). М.: Советский спорт. 202 с.
- Зюганов В.В. 1991. Семейство колюшковых (Gasterosteidae) мировой фауны. Фауна СССР. Нов. сер. 137. Рыбы. Т.5. Вып.1. Л.: Наука. 261 с.
- Иванов А.О., Черепанов Г.О. 2004. Ископаемые низшие позвоночные. Учебное пособие. СПб.: СПбГУ. 228 с.
- Иванов В.П. 2000. Биологические ресурсы Каспийского моря. Астрахань: КаспНИРХ. 96 с.
- Иванов В.П. (ред.). 2001а. Состояние запасов промысловых объектов на Каспии и их использование. Астрахань: КаспНИРХ. 409 с.
- Иванов В.П. 2001б. Основные пути сохранения и использования биологических ресурсов Каспийского моря // В.П. Иванов (ред.). Состояние запасов промысловых объектов на Каспии и их использование. Астрахань: КаспНИРХ. С.8–24.
- Иванов В.П., Комарова Г.В. 2008. Рыбы Каспийского моря (систематика, биология, промысел). Астрахань: АГТУ. 224 с.
- Иванов В.П., Мажник А.Ю. 1997. Рыбное хозяйство Каспийского бассейна (Белая книга). М.: Рыбное хозяйство. 40 с.
- Иванов В.П., Сокольский А.Ф. 2000. Научные основы защиты биологических ресурсов Каспийского моря от нефтяного загрязнения. Астрахань: КаспНИРХ. 181 с.
- Игнатьев С.М. 2006. Русский флот и гидробиологические экспедиционные исследования южных морей (конец XIX – начало XX в.). Электронная публикация: <http://www.navycollection.narod.ru/fleets/Russia/flot.html>.

- Израэль Ю.А., Семевский Ф.Н. 2000. Изменения экосистем, вызываемые адвентивными видами // Ю.А. Израэль (ред.). Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т.17. СПб.: Гидрометеиздат. С.7–16.
- Ильин Б.С. 1927а. Определитель бычков (Fam. Gobiidae) Азовского и Чёрного морей. (Предварительное сообщение) // Тр. Азовско-Черноморской научно-промысловой экспедиции. Вып.2. С.128–143.
- Ильин Б.С. 1927б. Бычки северо-западного района черноморского бассейна // Тр. Гос. ихтиологической опытной станции. Херсон. Т.3. Вып.1. С.91–108.
- Ильин Б.С. 1927в. Заметка о бычках (Gobiidae) Зоологического музея Ленинградского университета // Тр. Ленингр. общ-ва естествоисп. Т.57. Вып.1. С.73–76.
- Ильин Б.С. 1927г. Новый вид сельди из южного Каспия // Сб. в честь Н.М. Книповича. М.: НК Земледелия РСФСР. С.71–75.
- Ильин Б.С. 1928. Два новых рода и новый вид бычков (Gobiidae) из Каспийского моря // Тр. Астраханской рыбохозяйственной станции. Т.6. Вып.3. С.39–47.
- Ильин Б.С. 1936. Новый бычок из Каспийского моря *Gobius nonultimus*, sp. n. (Pisces, Gobiidae) // Докл. АН СССР. Т.4(8). № 7(111). С.325–327.
- Ильин Б.С. 1938. Бычки (Gobiidae) по материалам экспедиции Академии наук СССР в Мёртвый Култук и Кайдак // Л.С. Берг (ред.). Заливы Каспийского моря Комсомолец (Мёртвый Култук) и Кайдак. Тр. по комплексному изучению Каспийского моря. Вып.2. Рыбы и рыбный промысел. М.-Л.: АН СССР. С.111–131.
- Ильин Б.С. 1941. *Asra turcomanus* gen. nov., sp. nov., новый род и вид бычков (Gobiidae) из Каспийского моря // Изв. АН СССР. Отд. биол. наук. №3. С.385–390.
- Ильин Б.С. 1949а. Сингиль. Остронос // Л.С. Берг, А.С. Богданов, Н.И. Кожин, Т.С. Расс (ред.). Промысловые рыбы СССР. Текст. М.: Пищепромиздат. С.542–548.
- Ильин Б.С. 1949б. Краткий обзор черноморских бычков (Pisces, Gobiidae) // Бюл. Моск. общ-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.54. Вып.3. С.16–30.
- Ильин Б.С. 1949в. Gobiidae // Л.С. Берг, А.С. Богданов, Н.И. Кожин, Т.С. Расс (ред.). Промысловые рыбы СССР. Текст. М.: Пищепромиздат. С.641–653.
- Ильин Б.С. 1956. Замечания и поправки к подотряду Gobioidei в книге Л.С. Берга «Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран», изд.4, 1948–1949, с.1055–1125 // Вопр. ихтиол. Вып.7. С.185–192.
- Ильина Л.В., Невеская Л.А., Парамонова И.А. 1976. Закономерности развития моллюсков в опреснённых бассейнах Евразии. М.: Наука. 288 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.155).
- Каврайский Ф.Ф. 1912. Камбала в Каспийском море // Рыбопромышленная жизнь. №11. С.165–166.
- Каврайский Ф.Ф. 1913а. Опыт мечения миноги для изучения пути и скорости её передвижений вверх по Волге // Ф.Ф. Каврайский (ред.). Тр. Ихтиол. лаб. Управл. касп.-волжских рыбных и тюленьих промыслов. Астрахань: Г.У.З. и З. Т.2. Вып.6. С.45–51.
- Каврайский Ф.Ф. 1913б. Нерест рыбы в 1910–11 годах по материалам, собранным Ихтиологической Лабораторией // Тр. Ихтиол. лаб. Управл. Касп.-Волжских рыбных и тюленьих промыслов. Ф.Ф. Каврайский (ред.). Астрахань. Г.У.З. и З. Т.2. Вып.4. С.40–53.
- Казанова И.И. 1951. Молодь бычков Северного Каспия // Тр. ВНИРО. Т.18. С.66–98.
- Казанова И.И., Халдинова Н.А. 1940. Места и условия нереста каспийских сельдей в дельте Волги (по распределению их икры и личинок) // Тр. ВНИРО. Т.14. С.77–108.

- Казанский В.И. 1915. Материалы по развитию и систематике личинок карповых рыб. Чугунов Н.Л. (ред.). Тр. Астраханской Ихтиологической лаб. Т.3. Вып.7. С.1–23.
- Казанский В.И. 1928. К морфологии и систематике личиночных стадий карповых рыб типа воблы (*Rutilus rutilus caspicus* Jak.) // Тр. Астраханской научной рыбохозяйственной станции. Т.6. Вып.3. С.1–27, 4 табл. рис.
- Казанчев Е.Н. 1936. Новый подвид сельди из заливов Каспийского моря Мёртвый Култук и Кайдак // Рыбное хозяйство СССР. №3. С.25–26.
- Казанчев Е.Н. 1956. Рыбы Каспийского моря. Астрахань: Волга. 113 с.
- Казанчев Е.Н. 1963. Рыбы Каспийского моря (определитель). М.: Рыбное хозяйство. 180 с.
- Казанчев Е.Н. 1981. Рыбы Каспийского моря (определитель). М.: Лёгкая и пищевая промышленность. 168 с.
- Казанчев Е.Н. 1975. Сельди Каспийского моря, современное состояние их запасов и перспективы // Тр. ВНИРО. Т.88. С.135–143.
- Кайзер Б.Г. 1915. Рыбы второстепенного значения // Материалы к познанию русского рыболовства. Т.4. Вып.10. С.215–227.
- Калмыков В.А. 2005. Миграции, распределение, структура популяции и запасы стерляди (*Acipenser ruthenus* L.) Нижней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова. 18 с.
- Калмыков В.А., Рубан Г.И., Павлов Д.С. 2010. Миграции и запасы стерляди *Acipenser ruthenus* (Acipenseridae) нижнего течения реки Волги // Вопр. ихтиол. Т.50. №1. С.48–55.
- Каменский С.Н. 1899. Карповые (Cyprinidae) Кавказа и Закавказья. Вып.1(3). Тифлис: Кавказский Музей. i–viii+ 157 с., табл. рис. 1–6.
- Каменский С.Н. 1901. Карповые (Cyprinidae) Кавказа и Закавказья. Вып.2(4). Тифлис: Кавказский Музей. С.i–ii+i–ii+192 с., табл. рис. 7–12 (русс. и нем.).
- Кантор Ю.И., Сысоев А.В. 2005. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. М.: Т-во науч. изданий КМК. 627 с.
- Кантор Ю.И., Шилейко. А.А. 1994. О разнообразии моллюсков // В.Е. Соколов, Ю.С. Решетников (ред.). Биоразнообразие. Степень таксономической изученности. М.: Наука. С.86–97.
- Карабанов Д.П. 2009. Генетико-биохимические адаптации черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) при расширении ареала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 24 с.
- Каримов Б.К. (ред.). 2011. Сборник материалов регионального семинара по оценке нужд в образовании, тренинге и исследования в рыбной отрасли (рыболовстве и аквакультуре) Центральной Азии. Ташкент, 12–14 января 2010 г. Доклад ФАО по рыбному хозяйству и аквакультуре. № 945. Анкара: ФАО. 113 с.
- Карпевич Л.Ф. 1940. Влияние сероводорода на выживаемость *Mytilaster lineatus* и *Pontogammarus maeoticus* Каспийского моря // Зоол. журн. Т. 19. Вып. 6. С.12–16.
- Карпевич Л.Ф. 1946. Отношение некоторых видов семейства Cardidae к солевому режиму Северного Каспия // Докл. АН СССР. Т.54. №1. С.73–75.
- Карпевич А.Ф. 1962. Влияние вод с увеличенным количеством Са на азовских моллюсков (материалы к акклиматизации *Syndesmia ovata* и *Corbulomya maeotica* в Аральском море) // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ-ва. Т.12. С.42–54.
- Карпевич А.Ф. 1975. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищевая промышленность. 432 с.

- Карпевич А.Ф., Луконина Н.К. 1971. Пересадка рыб и беспозвоночных в 1967 г. // Вопр. ихтиол. Т.11. Вып.1(66). С.124–139.
- Карпевич А.Ф., Луконина Н.К. 1972. Пересадка рыб и водных беспозвоночных в 1966 г. // Вопр. ихтиол. Т.12. Вып.2(73). С.364–380.
- Карпевич А.Ф., Полякова Б.Г. 1956. Акклиматизация синдесмии в Каспийском море // Рыбное хозяйство. №8. С.36–45.
- Карпинский М.Г. 2002а. Экология бентоса Среднего и Южного Каспия: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО. 48 с.
- Карпинский М.Г. 2002б. Экология бентоса Среднего и Южного Каспия. М.: ВНИРО. 283 с.
- Карпинский М.Г. 2009. Об особенностях вселения морских видов в Каспий // Российский журнал биологических инвазий. Т.2. С.2–8.
- Карпинский М.Г. 2010. Ещё раз к вопросу о глубоководной донной фауне Каспия // Journal of Siberian Federal University. Biology. 2010. №3. С.322–334.
- Касымов А.Г. 1972. Пресноводная фауна Кавказа. Баку: Элм. 288 с.
- Касымов А.Г. 1987. Каспийское море. Л.: Гидрометеиздат. 152 с.
- Касымов А.Г., Аскеров Ф.С. 2001. Биоразнообразие: нефть и биологические ресурсы Каспийского моря. Баку: Print Studio. 325 с.
- Касьянов А.Н. 1987. К изучению изменчивости воблы *Rutilus rutilus caspicus*, акклиматизированной в Капчагайском водохранилище (Казахстан) // Вопр. ихтиол. Т.27. №6. С.1016–1019.
- Касьянов А.Н. 1989. Популяционная структура плотвы *Rutilus rutilus* водоёмов Европейской части СССР // Вопр. ихтиол. Т.29. № 5. С.727–739.
- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г. 1990. Изменчивость числа отверстий в сеймосенсорных каналах черепа у плотвы *Rutilus rutilus* // Вопр. ихтиол. Т.30. № 1. С.13–20.
- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г., Яковлев В.Н. 1982. Морфологическая изменчивость и внутривидовая структура плотвы *Rutilus rutilus* (Cypriniformes, Cyprinidae) водоёмов Волжского бассейна // Зоол. журн. Т.61. Вып.12. С.1826–1836.
- Касьянов А.Н., Кожара А.В., Изюмов Ю.Г. 1990. Популяционная структура плотвы *Rutilus rutilus* и леща *Abramis brama* в Урало-Эмбинском регионе // Вопр. ихтиол. Т.30. № 6. С.934–940.
- Катунин Д.Н., Голубов Б.Н., Кашин Д.В. 2002. Импульс гидровулканизма в Дербентской котловине Среднего Каспия как возможный фактор масштабной гибели анчоусовидной и большеглазой килек весной 2001 г. // М.И. Карпюк, В.П. Иванов, А.Д. Власенко и др. (ред.). Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2001 г. Астрахань: КаспНИРХ. С.41–55.
- Катунин Д.Н., Курочкина Т.Ф., Насибулина Б.М., Воробьева А.А., Рылина О.Н., Попова О.В., Хорошко В.И., Ивлева Л.М., Карыгина Н.В. 2000. Эколого-токсикологическая характеристика Волго-Каспийского бассейна в условиях антропогенного воздействия на биоресурсы и среду обитания // Рыбохозяйственные исследования на Каспии: результаты НИР за 1999 г. Астрахань: КаспНИРХ. С.30–45.
- Кесслер К.Ф. 1870а. Волжская минога (*Petromyzon Wagneri* n. sp.) // Тр. СПб. общ-ва естествоисп. Т.1. Вып.2. С.207–214.
- Кесслер К.Ф. 1870б. Об ихтиологической фауне реки Волги // Тр. СПб. общ-ва естествоисп. Т.1. С.236–310.
- Кесслер К.Ф. 1872. Ихтиологическая фауна Туркестана // Изв. Имп. общ-ва любит. естествозн., антропол. и этногр. Т.10. С.47–76.

- Кесслер К.Ф. 1874. Описание рыб, принадлежащих к семействам, общим Чёрному и Каспийскому морям // Тр. СПб. общ-ва естествоисп. Т.5. Вып.1. С.191–324.
- Кесслер К.Ф. 1877. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-каспийско-понтитской ихтиологической области // Тр. Арало-Каспийской экспедиции. Вып.4. Прилож. к Тр. СПб. общ-ва естествоисп. СПб. i-xxviii+1–360 с.
- Кизина Л.П. 1986. Некоторые данные по биологии карасей р. *Carassius* низовьев дельты Волги // Вопр. ихтиол. Т.26. Вып.3. С.416–424.
- Кизина Л.П. 1995. Многолетняя динамика рыбного населения авандельты Волги в меняющихся условиях обводнения // Ю.С. Чуйков (гл. ред). Тез. докл. межд. конф. «Каспий — настоящее и будущее». Астрахань: ИТА «Интерпресс». С.181–183.
- Кизина Л.П. 1999. Влияние уровня моря на распределение рыб в низовьях дельты Волги // Н.А. Литвинова (ред.). Состояние, изучение и сохранение природных комплексов Астраханского биосферного заповедника в условиях повышения уровня Каспийского моря и усиливающейся антропогенной нагрузки. Тез. докл. юбил. науч. конф., посвящ. 80-летию Астраханского заповедника. Астрахань: ООО «Центр полиграфии по распространению научно-технической информации и экологической документации». С.38–39.
- Кизина Л.П. 2003. Динамика рыбного населения низовьев дельты Волги в 70–90-е годы XX века // Бюл. Моск. общ-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.108. №1. С.15–22.
- Кизина Л.П., Коблицкая А.Ф. 1999. Рыбы // Т.М. Корнеева (ред.). Позвоночные животные Астраханского заповедника. Флора и фауна заповедников. Вып.75. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова. С.7–22.
- Кириков С.В. 1966. Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Наука. 448 с.
- Киселевич К. 1914а. Экскурсия в залив Цесаревича (Мёртвый Култук) // Тр. Астраханской ихтиол. лаб. Т.3. Вып.5. С.35–100.
- Киселевич К.А. 1914б. Сельди северо-восточного района Каспийского моря. Каспийская экспедиция 1912–1913 гг. // Мат-лы к познанию русского рыболовства. Т.3. Вып.6. Петроград. С.1–50.
- Киселевич К.А. 1918. Каспийско-волжские сельди. Ч. 3: Промысел // В.И. Мейснер (ред.). Тр. Астраханской научно-промысловой экспедиции 1914–1915 гг. Т.2. Вып.3. Петроград. С.7–219.
- Киселевич К.А. 1923а. Каспийско-волжские сельди. Ч. 1 // В.И. Мейснер (ред.). Тр. Астраханской научно-промысловой экспедиции 1914–1915 гг. Т.2. С.1–147.
- Киселевич К.А. 1923б. Материалы по биологии сельдей. Ч.2. О плодовитости каспийско-волжских сельдей // Тр. Астраханской ихтиологической лаборатории. Т.5. Вып.1. С.3–55.
- Киселевич К.А. 1937. Сельди Северного Каспия. Сталинград: Областное изд-во. 90 с.
- Книпович Н.М. 1904а. Сведения о Каспийской экспедиции: Из писем Н.М. Книповича // Вестн. рыбопромышленности. Т.19. №4. С.255–259.
- Книпович Н.М. 1904б. Сведения о Каспийской экспедиции (из писем к редактору) // Вестн. рыбопромышленности. Т.19. №5. С.315–316, 316–318.
- Книпович Н.М. 1904в. Сведения о Каспийской экспедиции: Письмо Н.М. Книповича. Вестн. рыбопромышленности. Т.19. №6. С.337–339.
- Книпович Н.М. 1904г. Сведения о Каспийской экспедиции: Письмо Н.М. Книповича. Вестн. рыбопромышленности. Т.19. №7. С.460–464.
- Книпович Н.М. 1906. Введение (с картой Каспийского моря). С.1–10. I. Организация Каспийской Экспедиции 1904 г. С.11–32. II. Общее исследование Каспийского моря.

- С.33–83. Список станций и биологических работ. С.84–114 // Тр. Каспийской экспедиции 1904 года. Т.1. СПб.: Типо-литогр. М.П. Фроловой. 113 с. (отдельный оттиск; полный том датирован 1907 г.)
- Книпович Н.М. 1921. Гидрологические исследования в Каспийском море в 1914–1915 гг. // Тр. Каспийской экспедиции 1914–1915 гг. Т.1. Гидрологические исследования в Каспийском море в 1914–1915 гг. Петроград. xxviii + 943 с.
- Книпович Н.М. 1923. Каспийское море и его промыслы. Берлин: Гос. издат. Р.С.Ф.С.Р. (Типография Шпамера в Лейпциге). 87 с.
- Коблицкая А.Ф. 1961. Новые данные о биологии бычка-бубыря (*Knipowitschia caucasica*) из авандельты Волги // Вопр. ихтиол. Вып.2(19). С.253–261.
- Коблицкая А.Ф. 1964. О нересте налима *Lota lota* (L.) в дельте Волги // Вопр. ихтиол. Т.4. Вып.2(31). С.392–393.
- Коблицкая А.Ф. 1981. Определитель молоди пресноводных рыб. М.: Лёгкая и пищевая промышленность. 208 с.
- Коблицкая А.Ф. 1997. Устьевая область Волги и её значение в воспроизводстве промысловых рыб Волго-Каспийского бассейна. М.: ВНИРО. 426 с.
- Коблицкая А.Ф., Кизина Л.П., Алентьева Л.Е. 1991. Рыбы // Г.А. Кривоносов, Г.В. Русаков (ред.). Астраханский заповедник. М.: Агропромиздат. С.3–4.
- Кожара А.В., Изюмов Ю.Г. 1991. О внутривидовой систематике леща *Abramis brama* (Cypriniformes, Cyprinidae) // Зоол. журн. Т.70. Вып.4. С.74–84.
- Кожара А.В., Мироновский А.Н. 1988. Структура вида, изменчивость и некоторые аспекты микрофилогенеза леща *Abramis brama* // Вопр. ихтиол. Т.28. № 3. С.383–395.
- Кожин Н.И. 1957. Материалы по ихтиофауне иранского побережья Каспия // Вопр. ихтиол. Вып.8. С.8–18.
- Козловская С.И. 1997. Бычки в Саратовском водохранилище // Вопр. ихтиол. Т.37. №3. С.420.
- Козловский С.В. 2001. Рыбы. Определитель в иллюстрациях, краткий справочник по экологии рыб, любительскому рыболовству и рыбоводству в Самарской области. Самара: Самарский Дом печати. 224 с.
- Колесников В.П. 1950. Акчагыльские и апшеронские моллюски. Палеонтология СССР. Т.10. Ч.3. Вып.12. М.: Изд-во АН СССР. 259 с.
- Коноплева И.В., Ходоревская Р.П., Романов А.А. 2007. Распределение и качественная структура популяции русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* в Каспийском море // Вопр. рыболовства. Т.8. №4(32). С.641–652.
- Координационный комитет по гидрометеорологии и мониторингу загрязнения Каспийского моря. 2010. Информационный бюллетень № 1. Ноябрь 2010. 3 с. <http://www.caspc.com/index.php?razd=bullet&lang=1>
- Координационный комитет по гидрометеорологии и мониторингу загрязнения Каспийского моря. 2011. Информационный бюллетень № 2. 1 августа 2011 г. 3 с. http://www.caspc.com/files/CASPCOM_bulletin2_1.pdf
- Координационный комитет по гидрометеорологии и мониторингу загрязнения Каспийского моря. 2012а. Информационный бюллетень № 3. 10 января 2012 г. 2 с. http://www.caspc.com/files/CASPCOM_bulletin3_1.pdf
- Координационный комитет по гидрометеорологии и мониторингу загрязнения Каспийского моря. 2012б. Информационный бюллетень № 4. 10 августа 2012 г. 3 с. http://www.caspc.com/files/CASPCOM_bulletin4_1.pdf

- Коротасев В.Н. 1989. Формирование устьев рек в условиях колеблющегося уровня (на примере внутриконтинентальных водоёмов) // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. №6. С.23–29.
- Косарев А.Н. 1975. Гидрология Каспийского и Аральского морей. М.: МГУ. 272 с.
- Косарев А.Н., Леонтьев О.К. 1969. Основные физико-географические сведения // Каспийское море. М.: МГУ. С.5–16.
- Косарев А.Н., Тужилкин В.С. 1995. Климатические термохалинные поля Каспийского моря. М.: ГОИН, МГУ. 91 с.
- Косова А.А. 1963. Цветная монодакна *Monodacna colorata* Eichw. в низовьях Волги // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ-ва. Т.13. С.84–89.
- Косова А. А. 1991. Свободноживущие беспозвоночные // Г.В. Русаков, А.Г. Конечный, А.А. Косова (ред.). Астраханский заповедник. М.: Агропромиздат. С.49–66.
- Кравцова В.И., Михайлов В.Н. 2006. Катастрофические явления в береговой зоне и дельтах рек Каспия под воздействием недавних изменений уровня моря: исследование по многовременным космическим снимкам // М.В. Болгов (ред.). Экстремальные гидрологические события в Арало-Каспийском регионе. Тр. Междунар. науч. конф. Москва, 18–21 ноября, 2006. М. С. 156–160.
- Кряжев А.И. 2001. Особенности биологии и промысел белорыбицы в Волго-Каспийском бассейне // В.П. Иванов (ред.). Состояние запасов промысловых объектов на Каспии и их использование. Астрахань: КаспНИРХ. С.254–257.
- Кудерский Л.А. 2012. Морской судак Каспийского моря (обзор) // Исследования по ихтиологии, рыбному хозяйству и смежным дисциплинам. Сб. науч. тр. ФГНУ «ГосНИОРХ». Вып.340. СПб. С.362–384.
- Кулиев З.М. 1981. Морфобиологические особенности морского судака *Schizostedion marinum* (Cuvier) Каспийского моря // Вопр. ихтиол. Т.21. Вып.5. С.816–822.
- Кулиев З.М. 1988. Морфометрическая и экологическая характеристика каспийского рыбца *Vimba vimba persa* (Pallas) // Вопр. ихтиол. Т.28. Вып.1. С.29–37.
- Кулиев З.М. 1989. Рыбы залива Кирова Каспийского моря (систематика, биология, промысел). Баку: Элм. 184 с.
- Кулиев З.М. 2002. Карповые и окунёвые рыбы Южного и Среднего Каспия (структура популяций, экология, распределение и меры по восстановлению запасов). Баку: Араз. 254 с.
- Кулиев З.М., Зарбалиева Т.С. 2001. Динамика запасов промысловых рыб у азербайджанского побережья Каспия // В.П. Иванов (ред.). Состояние запасов промысловых объектов на Каспии и их использование. Астрахань: КаспНИРХ. С.99–112.
- Кулиев З.М., Касимов А.М. 2004. Усовершенствование биотехнологии разведения ценных промысловых рыб (куринский лосось), находящихся на грани исчезновения, применительно к современным экологическим условиям реки и моря // М.И. Карпюк, Д.Н. Катунин, А.И. Кушнаренко и др. (ред.). Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2003 г. Астрахань: КаспНИРХ. С.522–525.
- Курашова Е.К., Абдуллаева Н.М. 1984. *Acartia clausi* (Calanoida, Acartiidae) в Каспийском море // Зоол. журн. Т.63. Вып.3. С.931–933.
- Курашова Е.К., Тиненкова Д.Х., Елизаренко М.М. 1992. *Podon intermedius* (Cladocera, Podonidae) в Каспийском море // Зоол. журн. Т.71. Вып.3. С.135–137.
- Кушнаренко А.И. 2001. Современное состояние запасов волжского судака и перспективы его промысла // В.П. Иванов (ред.). Состояние запасов промысловых объектов на Каспии и их использование. Астрахань: КаспНИРХ. С.272–280.

- Кушнаренко А.И. 2003. Эколого-этологические основы количественного учёта рыб Северного Каспия. Астрахань: КаспНИРХ. 180 с.
- Кушнаренко А.И. 2005. Вобла *Rutilus rutilus caspicus* Северного Каспия. Проблемы и перспективы промысла // Вопр. рыболовства. Т.6. №4(24). С.687–696.
- Кушнаренко А. И., Сибирцев Г. Г. 1978. Особенности распределения и формирование численности воблы, леща и судака в Северном Каспии // Вопр. ихтиол. Т.18. Вып.3(110). С.415–423.
- Кэрролл Р. 1992. Палеонтология и эволюция позвоночных. В 3-х т. Т. 1. Белов В.В., Лебедев О.А. (пер. с англ.). М.: Мир. 279 с.
- Лебединцев А.А. 1904а. Сведения о Каспийской экспедиции: Из письма А.А. Лебединцева // Вестн. рыбопромышленности. Т.19. №4. С.251–255.
- Лебединцев А.А. 1904б. Сведения о Каспийской экспедиции (из писем к редактору) // Вестн. рыбопромышленности. Т.19. №5. С.319–320.
- Лебединцев А.А. 1904в. Сведения о Каспийской экспедиции: Письмо А.А. Лебединцева // Вестн. рыбопромышленности. Т.19. №6. С.414–420.
- Лёвин Б.А. 2004. Фенетические отношения усачей кавказского региона и их положение в системе рода *Barbus sensus stricto* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиол. Т.44. № 4. С.496–501.
- Лёвин Б.А., Рубенян А.Р., Сальников В.Б. 2005. Фенетическое разнообразие храмуль *Capoeta capoeta* // Вопр. ихтиол. Т.45. Вып.6. 792–805.
- Леонтьев О.К., Маев Е.Г., Рычагов Г.И. 1977. Геоморфология берегов и дна Каспийского моря. М.: МГУ. 208 с.
- Лепилина И.Н., Васильева Т.В., Абдусаматов А.С. 2010. Состояние запасов каспийских осетровых в многолетнем аспекте (литературный обзор) // Юг России: экология, развитие. 2010. №3. С.57–65.
- Лепилов В.П. 1997. На просторах Волго-Каспия. Элиста: РИО Джангар. 320 с.
- Летичевский М.А. 1963. Воспроизводство белорыбицы в условиях зарегулированного стока Волги. М.: Рыбное хозяйство. 173 с.
- Летичевский М.А. 1972. Современное состояние и пути восстановления запасов белорыбицы // Биологические ресурсы Каспийского моря. Астрахань. С.103–106.
- Летичевский М.А. 1975. Опыт определения численности белорыбицы и эффективность её заводского разведения в условиях дельты и Нижней Волги // Вопр. ихтиол. Т.15. Вып.4. С.632–634.
- Летичевский М.А. 1983. Воспроизводство белорыбицы. М.: Лёгкая и пищевая промышленность. 112 с.
- Летичевский М.А., Дубинин В.И. 1975. Современные условия воспроизводства белорыбицы в предплотинной зоне Волгоградской ГЭС // Тр. ВНИРО. Т.108. С.213–219.
- Линдберг Г.У. 1971. Определитель и характеристика семейств рыб мировой фауны. Л.: Наука. 471 с.
- Ловецкий А. 1828. О рыбах, принадлежащих к роду осетра и живущих в водах Российской империи // Новый магазин естественной истории, физики, химии и сведений экономических. Ч.2. № 1(5), 2(6), 3(7). С.14–22.
- Логвиненко Б.М. 1965. Влияние вселенца *Mytilaster lineatus* на фауну каспийских моллюсков: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 21 с.
- Логвиненко Б.М. 1965. Об изменениях в фауне каспийский моллюсков рода *Dreissena* после вселения *Mytilaster lineatus* (Gmel.) // Биологические науки. №4. С.14–19.

- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. 1962. Малакофауна Каспия и её зоогеографические связи // Бюл. Моск. общ-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.67. Вып.1. С.153–154.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. 1966. Новые двустворчатые моллюски из каспийской профундали // Биологические науки. №2. С.13–16.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. 1967. К изучению видового состава фауны двустворчатых моллюсков танатоценозов подводного склона азербайджанского побережья Каспия // Д.М. Кудрицкий (ред.). Опыт геолого-геоморфологических и гидробиологических исследований береговой зоны моря. Л.: Наука. С.225–235.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. 1968. Тип Моллюски. Mollusca // Я.А. Бирштейн, Л.Г. Виноградова, Н.Н. Кондакова и др. (ред.). Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищевая промышленность. С.308–385.
- Лукаш Б.С. 1933. Рыбы нижнего течения р. Вятки // Тр. Вятск. науч.-исслед. ин-та краеведения. Вып.6. С.5–110.
- Лукина Т.А. (сост.) 1984. Научное наследство. Т.9. Каспийская экспедиция К.М. Бэра 1853–1857 гг. Дневники и материалы. Л.: Наука. 557 с.
- Лукьяненко В.И., Умеров Ж.Г., Каратаева Б.Б. 1974. Южнокаспийский осётр — самостоятельный вид рода *Acipenser* // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 5. С.736–739.
- Люшвин П.В., Егоров С.Н., Сапожников В.В. 2006. Сопоставление сейсмической активности в Каспийском регионе с изменениями численности кильки в Каспийском море // ArcReview. Т.1(36). С.20.
- Ляхнович В.П., Каратаев А.Ю., Ляхов С.М., Андреев Н.И., Андреева С.И., Афанасьев С.А., Дыга А.К., Закутский В.П., Золотарева В.И., Львова А.А., Некрасова М.Я., Осадчих В.Ф., Плигин Ю.В., Протасов А.А., Тищиков Г.М. 1994. Условия обитания // Я.И. Старобогатов (ред.). Дрейссена, *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология и практическое значение. М.: Наука. С.109–119.
- Магерамов Ч.М., Телеев С.Э. 1969. О систематическом положении и распространении *Ac. gueldenstaedti persicus* Borodin // Мат-лы науч. сессии ЦНИОРХ, посвящ. 100-летию осетроводства. Астрахань. С.116–117.
- Магомаев Ф.М. 2003. Теоретические основы и технологические принципы рыбоводства в Дагестане // Астрахань: КаспНИРХ. С.149–152.
- Магомедов Г.М. 1969. Плодовитость акклиматизируемой в Каспии кеты // Зоол. журн. Т.48. Вып.11. С.1746–1748.
- Магомедов Г.М. 1970. Результаты акклиматизации кеты и горбуши в Каспийском море // Тр. ВНИРО. Т.76. Вып.3. С.153–159.
- Магомедов Г.М. 1981. Промысловые рыбы Дагестана, их запасы и промысел. Махачкала: Дагестанск. книж. изд-во. 232 с.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. Пер. с англ. под ред. В.Г. Гептнера и В.Н. Орлова. М.: Мир. 598 с.
- Максимова Л.П. 1964. Выживание и размножение *Monodacna colorata* (Eichw.) v. *tanaiana* Mil. в воде различной солёности (к вопросу об акклиматизации монодакны в Каспийском море и в пресноводных водоемах) // Л.А. Зенкевич (ред.). Экология беспозвоночных южных морей. М.: ВГБО АН СССР. С.61–79.
- Малиновская Л.В. 2000. Роль вселенцев в формировании донной фауны Северного Каспия // Г.Г. Матишов (ред.). Виды-вселенцы в Европейских морях России. Мурманск: ММБИ КНЦ РАН. С.57–59.

- Малиновская Л.В. 2007. Зообентос Северного Каспия в период подъёма уровня моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. ИЭВБ РАН. Тольятти. 20 с.
- Малкин Е.М., Андрианова С.Б. 2008. Биология и особенности формирования численности большеглазого пузанка *Alosa saposhnikowii* // Вопр. ихтиол. Т.48. №4. С. 485–493.
- Мамедов И., Беляев В.И. 1932. Кутум *Rutilus frisii kutum* (К.) // Бюл. Всекаспийской научной рыбохозяйственной экспедиции. №5–6. С.133–135.
- Марти В.Ю. 1940. Акклиматизация кефали в Каспийском море // Природа. 1940. №1. С.88–90.
- Марти В.Ю. 1941. Новое об акклиматизации кефали в Каспийском море. Природа. 1941. №3. С.85–86.
- Мейснер В.И. (ред.) 1915. Отчёт о работах экспедиции по обследованию дельты р. Волги в 1914 г. // Материалы к познанию русского рыболовства. Т.4. Вып.10. С.3–370. Приложение: План дельты реки Волги (карта).
- Мейснер В.И. 1932. Каспийские сельди // Бюл. Всекаспийской научной рыбохозяйственной экспедиции. № 5–6. С.17–47.
- Мейснер В.И. 1933. Промысловая ихтиология. М.-Л.: Снабтехиздат. 192 с.
- Мейснер В.И. 1936. Ещё раз о кефали в водах Туркмении // Рыбное хозяйство СССР. №5. С.45–46.
- Меньшикова Л.А. 1954. Эмбриональное и постэмбриональное развитие бычка-кругляка в воде с различной солёностью // Тр. Одесск. ун-та. Вып.3. С.67–75.
- Милашевич К.О. 1916. Моллюски Чёрного и Азовского морей. Фауна России и сопредельных стран, преимущественно по коллекциям Зоологического музея Императорской академии наук. Моллюски русских морей. Т.1. Петроград. 358 с.
- Мироновский А.Н., Касьянов А.Н. 1986. Структура вида *Rutilus rutilus* в бассейне Каспийского моря // Зоол. журн. Т.65. Вып.7. С.1024–1031.
- Мироновский А.Н., Касьянов А.Н. 1987. Многомерный анализ морфологической изменчивости плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) из водоёмов СССР // Зоол. журн. Т.66. Вып.3. С.393–401.
- Митина Н.Н., Малащенко Б.М., Теличенко Л.А. 2007. Критерии стабильности экосистем Северного Каспия // Изв. РАН. Сер. геогр. № 6. С.66–71.
- Михайлов В.Н. 1997а. Гидрологические процессы в устьях рек. М.: ГЕОС. 176 с.
- Михайлов В.Н. 1997б. Устья рек России и сопредельных стран: прошлое, настоящее и будущее. М.: ГЕОС. 413 с.
- Михайлов В.Н. 1998. Гидрология устьев рек. Учебник. М.: МГУ. 176 с.
- Михайлов В.Н., Кравцова В.И., Магрицкий Д.В., Михайлова М.В., Юсупова М.В. 2004. Дельты каспийских рек и их реакция на изменения уровня моря // Вестн. Каспия. № 6. С.60–104.
- Михайлов В.Н., Михайлова М.В. 2010. Закономерности воздействия повышения уровня моря на гидрологический режим и морфологическое строение речных дельт // Водные ресурсы. Т. 37, № 1. С.3–16.
- Михайлов В.Н., Повалишников Е.С. 1998. Ещё раз о причинах изменений уровня Каспийского моря в XX веке // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. №3. С.35–38.
- Михайлов В.Н., Рогов М.М., Чистяков А.А. 1986. Речные дельты. Гидролого-морфологические процессы. Л.: Гидрометеиздат. 280 с.
- Михайлов В.Н., Рычагов Г.И., Повалишников Е.С. 1998. Является ли недавний подъём уровня Каспийского и его последствия природной катастрофой? // Вестн. РФФИ. №4(14). С.51–60.

- Михайлова М.В., Реснянский В.В., Сафаралиев И.А. 2001. Материалы к рекомендациям по формированию репродуктивного стада белорыбицы в искусственных условиях // Иванов и др. (ред.). Рыбохозяйственные исследования на Каспии: результаты НИР за 2000 год. Астрахань: КаспНИРХ. С.364–369.
- Михайловская А.А. 1941. О формообразовании у каспийской морской сельди *Caspialosa brashnikovi* (Borodin) // Докл. АН СССР. Т.30. №6. С.559–561.
- Мовчан Ю.В. 1970. Морфометрическая характеристика северо-азово-черноморского бассейна // Вестн. зоол. №2. С.35–41.
- Мовчан Ю.В., Смирнов А.И. 1981. Фауна Украины. Т.8. Рыбы. Вып.2. Коропові. Ч. 1. Київ: Наукова думка. 425 с.
- Молодцова А.И., Полянинова А.А., Кашенцева А.И., Камелов А.К. 2004. Состояние нагула осетровых в Каспийском море в 2003 г. // М.И. Карпюк, Д.Н. Катунин, А.И. Кушнарченко и др. (ред.). Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2003 г. Астрахань: КаспНИРХ. С.215–225.
- Монастырский Г.Н. 1949. Каспийская вобла // Л.С. Берг, А.С. Богданов, Н.И. Кожин, Т.С. Расс (ред.). Промысловые рыбы СССР. Текст. М.: Пищепромиздат. С.322–325.
- Монастырский Г.Н. 1953. О типах нерестовых популяций у рыб // Е.Н. Павловский (ред.). Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С.295–305.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1960. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.-Л.: АН СССР. 287 с.
- Морозов А.В. 1928. Этюды по систематике каспийских сельдей. II. Сельди Юго-Восточного побережья Каспийского моря (Туркменская ССР) // Тр. Ин-та рыбного хозяйства. Т.2. Вып.4. С.71–74.
- Мунасыпова-Мотыш И.А. 2006а. О современной фауне двустворчатых моллюсков подсемейства Limnocardiinae (Bivalvia, Cardiidae) Северо-западного Причерноморья // Вестн. зоол. Т.40. №1. С.41–48.
- Мунасыпова-Мотыш И.А. 2006б. Морфометрические признаки раковины двустворчатых моллюсков подсемейства Limnocardiinae (Bivalvia, Cardiidae) и их значение в таксономии группы // Вестн. зоол. Т.40. №6. С.521–527.
- Мухтаров М.С., Подушка С.Б. 2004. Библиографический указатель публикаций о кутуме *Rutilus rutilus kutum* // Науч.-техн. бюл. лаб. ихтиол. ИНЭНКО РАН. №15. С.25–48.
- Набоженко М.В. 2008. Распространение моллюсков подсемейства Limnocardiinae (Bivalvia, Cardiidae) в бассейне Азовского моря // Вестн. Южн. науч. центра РАН. Т.4. №2. С.78–82.
- Набоженко М.В., Сон М.О. 2012. Особенности распределения *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (Mollusca: Bivalvia: Dreissenidae) в низовьях Дона, Волги и в Таганрогском заливе Азовского моря // Г.Г. Матишов, В.А. Иванов (ред.). Азовское море, Керченский пролив и предпроливные зоны в Чёрном море. Ростов н/Д.: ЮНЦ РАН. С.191–197.
- Набоженко М.В., Шохин И.В., Булышева Н.И. 2010. Зообентос // Г.Г. Матишов, А.Р. Болтачев (ред.). Роль вселенцев в формировании структуры, биоразнообразия и продуктивности эстуарных экосистем Азовского и Чёрного морей. Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН. С.20–27.
- Навозов Н.П. 1912. Материалы к ихтиофауне бассейна р. Урал // Вестн. рыбопромышленности. №8–10(1913). С.32.
- Насека А.М., Богуцкая Н.Г. 2007. Экозоогеографическое районирование континентальных водоёмов Северной Евразии на основании данных о составе сообществ рыб //

- Д.И. Иванов (ред.). Исследования по ихтиологии и смежным дисциплинам на внутренних водоёмах в начале XXI века (к 80-летию профессора Л.А. Кудерского). Сб. науч. тр. ФГНУ «ГосНИОРХ». Вып.337. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.211–242.
- Насека А.М., Болдырев В.С., Сподарева В.В., Лобанов А.Л., Богуцкая Н.Г. 2012. Каталог фондовой коллекции Зоологического института РАН. Класс лучепёрые рыбы (Actinopterygii). Отряд окунеобразные (Perciformes), подотряд бычковидные (Gobioidei). Семейство бычковые (Gobiidae) черноморско-каспийского бассейна. Исследования фауны морей. Т. 73(81). М.-СПб.: Т-во науч. изданий КМК. 142 с.
- Невесская Л.А. 1958. Четвертичные морские моллюски Туркмении // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т.65. С.1–82. 10 табл., 6 рис.
- Невесская Л.А. 1963. Определитель двустворчатых моллюсков морских четвертичных отложений Черноморского бассейна // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.96. М.: Наука. 155 с.
- Невесская Л.А. 1965. Позднечетвертичные двустворчатые моллюски Чёрного моря, их систематика и экология // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.105. М.: Наука. 390 с.
- Невесская Л.А. 1971. К классификации древних закрытых и полузакрытых водных бассейнов на основе характеристики их фауны // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.130. С.258–279.
- Невесская Л.А., Гончарова И.А., Ильина Л.Б., Парамонова Н.П., Попов С.В., Бабак Е.В., Багдасарян К.Г., Воронина А.А. 1986. История неогеновых моллюсков Паратетиса. М.: Наука. 208 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.220).
- Невесская Л.А., Гончарова И.А., Ильина Л.Б. 2005. Типы неогеновых морских и неморских бассейнов на примере Восточного Паратетиса // Палеонтол. журн. №3. С.3–12.
- Недошивин А.Я., Ильин Б.С. 1929. Рыболовство в водах южного Каспия (арендуемых фирмой «Наследники Лианозова») // Тр. Ин-та рыбного хозяйства и промысловых исследований. Ленингр. отд. Т.1. С.5–142.
- Неловкин П.Д. 1963. Результаты мечения сазана *Cyprinus carpio* L. в низовьях и дельте Волги // Вопр. ихтиол. Т.3. Вып.1(26). С.163–170.
- Нельсон Д.С. 2009. Рыбы мировой фауны. Пер. с англ. Н.Г. Богуцкой. Москва: URSS, Либроком. 876 с.
- Никитин Э.В. 2006. Распределение и численность годовиков синца в северной части Каспийского моря // Вестн. Астраханск. гос. техн. ун-та. №4(33). С.276–280.
- Никитина Н.Г. 1995. Динамика уловов миноги в нижней Волге с 1900 по 1994 г. // Каспий — настоящее и будущее. Тез. докл. междунар. конф. Астрахань. С.191–192.
- Никитина Н.Г. 1998. Перспективы сохранения запасов каспийской миноги // 42 Науч. конф. проф.-препод. сост. и 48 Студ. науч. конф. Астрахань, 1998. Тез. докл. Астрахань: АГТУ. С.25.
- Никитина Н.Г., Сальников Н.Е. 1996. Опыт искусственного разведения каспийской миноги // 40 Науч.-техн. конф. проф.-препод. сост. АГТУ. Тез. докл. Астрахань. С.27–28.
- Никитина Н.Г., Сальников Н.Е. 2000. О питании каспийской миноги // Ма-лы науч. конф., посвящ. 70-летию АГТУ. Т.2. Астрахань: АГТУ. С.224–226.
- Николаев И.И. 1985. Некоторые аспекты экологии стихийного расселения гидробионтов // Тр. ГосНИОРХ. Т.323. С.81–89.
- Николаева Р.В. 1971. Новые морфометрические характеристики Каспийского моря // Бюл. МОИП. Отд. геол. №1. С.143.
- Николаева Р.В. 1986. Морфометрические характеристики // С.С. Байдин, А.Н. Косарев (ред.). Каспийское море. Гидрология и гидрохимия. М.: Наука. С.6–13.

- Никольский А.М. 1898. Астраханские морские ловцы: Статистико-экономическое описание. СПб.: Морское министерство. 174 с.
- Никольский Г.В. 1954. Частная ихтиология. Издание второе, исправленное и дополненное М.: Советская наука. 458 с.
- Орлова М.И. 2000. Каспийский бассейн как регион-донор и регион-реципиент биоинвазий водных беспозвоночных // Г.Г. Матишов, В.В. Денисов, А.Д. Чинарина, В.С. Зензеров, Е.Г. Берестовский (ред.). Виды-вселенцы в европейских морях России. Сб. науч. тр. Аппатиты: Кольский научный центр РАН. С.58–75.
- Орлова М.И. 2010. Биологические инвазии моллюсков в континентальных водах Голарктики. Дис. на соиск. степени докт. биол. наук. Т.1. СПб.: ЗИН РАН. 400 с.
- Орлова М.И., Шадрин Н.В. 2004. Обзор чужеродных видов свободноживущих беспозвоночных и рыб в водоёмах европейской части России и сопредельных стран // А.Ф. Алимов, Н.Г. Богуцкая (ред.). Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.-СПб.: Т-во науч. изданий КМК. С.69–82.
- Орлова М.И., Тирриот Т.У., Протасов А.А., Харченко Т.Г., Шакирова Ф.М. 2004. Основные причины сходства и различий инвазий двух родственных видов на примере *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) // А.Ф. Алимов, Н.Г. Богуцкая (ред.). Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.-СПб.: Т-во науч. изданий КМК. С.130–154.
- Остроумов А.А. 1905. Поездка на Каспий. (Со списками раковин и таблицами измерения кардид проф. Ф.Ф. барона Розена) // Тр. Общ-ва естествоисп. при Импер. Казанск. ун-те. Т.39. Вып.5. С.1–84, 2 табл., 2 карты.
- Остроумов А.А. 1907. О моллюсках Аральского моря // Изв. Туркестанск. отд. Русск. геогр. общ-ва. Т.6. Вып.7. С.20–26.
- Павлов Д.С., Рубан Г.И. 2005. Состояние ресурсов осетровых рыб в Волго-Каспийском бассейне // Л.П. Рысин, Б.Р. Стриганова, М.И. Шатуновский, В.Г. Петросян (ред.). Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. Сб. науч. ст. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.271–278.
- Панин Г.Н., Мамедов Р.М., Митрофанов И.В. 2005. Современное состояние Каспийского моря. М.: Наука. 356 с.
- Пахомова А.С., Затучная Б.М. 1966. Гидрохимия Каспийского моря. Л.: Гидрометеиздат. 343 с.
- Перцева Т. 1938. Новая методика установления мест нереста каспийских сельдей // Рыбное хозяйство. №7. С.28–32.
- Перцева Т.А. 1939. Материалы по развитию каспийского пузанка *C. caspia* (Eichw.) // Тр. ВНИРО. Т.8. С.27–65.
- Перцева Т.А. 1940. Нерест каспийских сельдей в Северном Каспии по распределению их икры и личинок. I. Каспийский пузанок [*C. caspia* (Eichw.)] // Тр. ВНИРО. Т.14. С.109–148.
- Перцева-Остроумова Т.А. 1951а. Систематика икринок и предличинок сельдёвых северной части Каспийского моря // Тр. ВНИРО. Т.18. С.33–65.
- Перцева-Остроумова Т.А. 1951б. О размножении и развитии кефалей, вселённых в Каспийское море // Тр. ВНИРО. Т.18. С.127–134.
- Перцева-Остроумова Т.А. 1963. Места и условия нереста сельдей рода *Alosa* в Северном Каспии в 1934–1937 гг. // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т.62. С.28–48.
- Песериди Н.Е. 1986. *Acipenser güldenstädti persicus* Borodin — персидский (куринский) осётр // Е.В. Гвоздев, В.П. Митрофанов (ред.). Рыбы Казахстана. Т. 1. Миноговые, осетровые, сельдёвые, лососёвые, щуковые. Алма-Ата: Наука. С.99–107.

- Петров В.В. 1926. К познанию кавказских уклеек (genus *Alburnus* Heck.) // Изв. Бакинской ихтиол. лаб. Т.2. Вып.1. С.133–159.
- Петрушкиева Д.С., Водолазкина Г.Н., Воронцев А.И., Цибулин А.М., Коновалов В.И. 2002. Состояние биоресурсов у калмыцкого побережья Каспия и их промысел // Карпюк М.И., Иванов В.П., Власенко А.Д. и др. (ред.). Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2001 г. Астрахань: КаспНИРХ. С.305–317.
- Петрушкиева Д.С., Водолазкина Г.Н., Воронцев А.И., Цибулин А.М., Коновалов В.И. 2004. Состояние запасов и прогноз вылова крупных и мелких пресноводных у калмыцкого побережья Каспия и прогноз их вылова на 2005 г. // Карпюк М.И., Катунин Д.Н., Кушнаренок А.И. и др. (ред.). Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2003 г. Астрахань: КаспНИРХ. С.336–351.
- Пинчук В.И. 1968. Новые данные по систематике бычков группы *Ponticola* Ijii в связи с проблемой внутривидовой изменчивости и видообразования // Вопр. ихтиол. Т.8. Вып.(51). С.619–627.
- Пинчук В.И. 1976. Систематика бычков родов *Gobius* Linne (отечественные виды), *Neogobius* Ijii и *Mesogobius* Bleeker // Вопр. ихтиол. Т.16. Вып.4. С.600–609.
- Пинчук В.И. 1977. Система бычков родов *Gobius* Linne (отечественные виды), *Neogobius* Ijii и *Mesogobius* Bleeker // Вопр. ихтиол. Т.17. Вып.4. С.587–596.
- Пинчук В.И. 1978. Новый вид бычка *Knipowitschia georgievi* Pinchuk, sp. n. (Pisces, Gobiidae) из западной части Чёрного моря // Зоол. журн. Т.57. Вып.5. С.796–799.
- Пинчук В.И. 1991. К вопросу о группировках видов в пределах рода *Neogobius* (Perciformes) // Вопр. ихтиол. Т.31. Вып.3. С.380–393.
- Пинчук В.И., Рагимов Д.Б. 1979. Новый вид пуголовки — *Benthophilus svetovidovi* Pinchuk et Rahimov, sp.n. (Pisces, Gobiidae) из Каспийского моря и определительная таблица видов рода *Benthophilus* // Зоол. журн. Т.58. Вып.4. С.515–519.
- Пинчук В.И., Рагимов Д.Б. 1985. Система боковой линии двух эндемичных видов бычков Каспийского моря (Perciformes, Gobiidae) // Зоол. журн. Т.64. Вып.4. С.562–567.
- Пинчук В.И., Савчук М.Я. 1982. О видовом составе бычковых рыб рода *Pomatoschistus* (Gobiidae) морей СССР // Вопр. ихтиол. Т.22. Вып.1. С.9–14.
- Пирожников П.Л. 1937. К вопросу о происхождении северных элементов в фауне Каспия // Докл. АН СССР. Т.15. №8. С.513–516.
- Пирожников П.Л., Дрягин П.А., Покровский В.В. 1975. О таксономическом ранге и филогении сиговых (Coregonidae, Pisces) // Изв. ГосНИОРХ. Т.104. С.5–15.
- Плахотник А.Ф. 1996. История изучения морей российскими учёными до середины XX века. М.: Наука. 159 с.
- Подлесный А.В. 1941. Географическое распространение белорыбицы *Stenodes leucichthys* (Güld.) и её происхождение в бассейне Каспия // Зоол. журн. Т.20. №3. С.433–445.
- Подушка С.Б. 2003. О систематическом положении азовского осетра // Науч.-техн. бюл. лаб. ихтиол. ИНЭНКО РАН. Вып.7. С.19–44.
- Полонский В.Ф., Михайлов В.Н., Кирьянов С.В. (ред.). 1998. Устьевая область Волги: гидролого-морфологические процессы, режим загрязняющих веществ и влияние колебаний уровня Каспийского моря. М.: ГЕОС. 280 с.
- Полянинова А.А., Ардабьева, А.Г., Татаринцева Т.А., Терлецкая О.В., Тарасова Л.И., Тиленкова Д.Х., Петренко Е.Л., Малиновская Л.В., Смирнова Л.В., Кочнева Л.А., Белова Л.Н., Лазарева Е.В., Кравченко Е.В., Молодцова А.И., Кашенцева Л.Н., Елизаренко М.М. 2000. Гидробиологическая характеристика условий нагула промысловых рыб

- в Каспийском море в 2000 г. // В.П. Иванов и др. (ред.). Рыбохозяйственные исследования на Каспии: результаты НИР за 2000 г. Астрахань: КаспНИРХ. С.110–125.
- Правдин И.Ф. 1913а. Наблюдения над каспийской миногой (*Caspiomyzon wagneri* Kessler) весной 1912 г. // Ф.Ф. Каврайский (ред.). Тр. Ихтиол. лаб. Упр. каспийско-волжских рыбных и тюленьих промыслов. Упр. Касп.-Волжских рыбных и тюленьих промыслов. Астрахань: Г.У.З. и З. Т.2. Вып.6. С.1–17.
- Правдин И.Ф. 1913б. Осенний ход миноги из Каспийского моря в Волгу // Ф.Ф. Каврайский (ред.). Тр. Ихтиол. лаб. Упр. каспийско-волжских рыбных и тюленьих промыслов. Упр. Касп.-Волжских рыбных и тюленьих промыслов. Астрахань: Г.У.З. и З. Т.2. Вып.6. С.19–43.
- Правдин И.Ф. 1915. Описание некоторых форм русской плотвы // Мат-лы к познанию русского рыболовства. Т.4. Вып.9. С.1–91.
- Правдин И.Ф. 1927. Вобла из Астрабадского залива // Сб. в честь проф. Н.М. Книповича. 1885–1925. М.: Наркомзем РСФСР. С.83–88.
- Правдин И.Ф. 1945. Проблема однолетнего выращивания сазана (*Cyprinus carpio* L.) в пойменных водоёмах // Уч. зап. Ленингр. ун-та. №75. Сер. биол. Вып.15. С.3–27.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность. 376 с.
- Прибатов С.Н., Терещенко З.П. 1951. Кефаль Каспийского моря и её промысел. М.: Пищепромиздат. 35 с.
- Приходько Б.И. 1965. Относительная численность каспийской анчоусовидной кильки *Clupeonella engrauliformis* Borodin // Вопр. ихтиол. Т.5. Вып.1(34). С.19–29.
- Протасов А.А. 1994. Пресноводный перифитон. Киев: Наукова думка. 307 с.
- Путилина Л.А. 1989. Персидский осётр // Каспийское море. Ихтиофауна и промысловые ресурсы. М.: Наука. С.64–66.
- Рабазанов Н.И. 2009. К вопросу изучения экологии трехиглой колюшки Кизлярского залива // Естественные и технические науки. М. № 4(42). С.86–89.
- Рагимов Д.Б. 1965. О распространении бычков у западного побережья Среднего и Южного Каспия // Докл. АН Азерб. ССР. Т.21. №12. С.47–50.
- Рагимов Д.Б. 1966. Видовой состав, биология, и запасы бычковых у западного побережья Среднего и Южного Каспия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку: Ин-т зоологии АН Азерб. ССР. 20 с.
- Рагимов Д.Б. 1967. Биология размножения бычков у западного побережья Среднего и Южного Каспия // Изв. АН Азерб. ССР. Сер. биол. наук. №6. С.54–59.
- Рагимов Д.Б. 1968. Биология размножения бычков у западного побережья Среднего и Южного Каспия (сообщение второе) // Изв. АН Азерб. ССР. Сер. биол. наук. №2. С.51–57.
- Рагимов Д.Б. 1976а. *Benthophilus mahmudbejovi* Rahimov sp.n. (Pisces, Gobiidae) из Каспийского моря // Зоол. журн. Т.60. №8. С.1196–1200.
- Рагимов Д.Б. 1976б. материалы по распространению и численности бычков у восточного берега Северного и Южного Каспия // Изв. АН Азерб. ССР. Сер. биол. наук. № 2. С.83–87.
- Рагимов Д.Б. 1977. О распространении и численности некоторых бычковых рыб у восточного побережья Среднего и Южного Каспия (сообщение второе) // Изв. АН Азерб. ССР. Сер. биол. наук. №4. С.87–91.
- Рагимов Д.Б. 1978. О систематическом положении некоторых видов рода *Benthophilus* (семейство Gobiidae) Каспийского и Азовского морей // Вопр. ихтиол. Т.18. Вып.5. С.791–798.

- Рагимов Д.Б. 1981. Распространение и численность бычковых (Gobiidae) в Северном Каспии // Вопр. ихтиол. Т.21. Вып.2(127). С.223–231.
- Рагимов Д.Б. 1982. Новые подвиды каспийских пуголовок (Gobiidae, Benthophilus) // Зоол. журн. Т.61. №1. С.47–55.
- Рагимов Д.Б. 1985а. О некоторых каспийских видах пуголовок рода *Benthophilus* (Gobiidae) // Вопр. ихтиол. Т.25. Вып.6. С.917–924.
- Рагимов Д.Б. 1985б. Материалы по размножению некоторых каспийских видов пуголовок рода *Benthophilus* Eichwald (Gobiidae) // Вопр. ихтиол. Т.25. Вып.2. С.242–247.
- Рагимов Д.Б. 1986. О размножении мелких видов бычков (Gobiidae) Каспийского моря // Вопросы ихтиологии. Т.26. Вып.6.
- Рагимов Д.Б. 1988. Бычковые рыбы Каспийского моря (систематика, экология, значение): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: ЛГУ. 32 с.
- Рагимов Д.Б. 1991. Бычковые рыбы Каспийского моря: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: СПбГУ. 32 с.
- Рагимов Д.Б. 2001. Размножение некоторых бычков в Каспийском море (сообщение второе) // Изв. НАН Азербайджана. №4–6. С.113–118.
- Радде Г. 1899. Коллекции Кавказского музея, обработанные совместно с учёными специалистами. Т. 1. Зоология. Тифлис: Кавказский музей. 520 с., 24 табл. (рус. и нем.).
- Расс Т.С. 1938. Исследования количественного распределения молоди рыб в северной части Каспийского моря в 1934 г. // Зоол. журн. Т.17. Вып.4. С.687–694.
- Расс Т.С. 1939. Заметки о рыбах, собранных в заливах Мёртвый Култук и Кайдак (Каспийское море) // Бюл. Моск. общ-ва испыт. прир. Отд. ихтиол. Т.47. Вып.2–3. С.93–97.
- Расс Т.С., Халдинова Н.А. 1939. Икринки и мальки рыб, собранные в Каспийском море в октябре 1932 г. // Сб., посвящ. науч. деят. почётного члена Ан СССР, заслуженного деятеля науки и техники Николая Михайловича Книповича (1885–1939). М.-Л.: Пищепромиздат. С.300–315.
- Реймерс Н.Ф., Яблоков А.В. 1982. Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы. М.: Наука. 145 с.
- Решетников Ю.С. 1988. Современный статус сиговых рыб и перспективы использования их запасов // Ю.С.Решетников, О.А. Попова (ред.). Биология сиговых рыб. М.: Наука. С.5–31.
- Решетников Ю.С. (ред.). 1998. Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука. 221 с.
- Решетников Ю.С. (ред.). 2002. Атлас пресноводных рыб России. Т.2. М.: Наука. 253 с.
- Решетников, Ю. С., Богуцкая Н. Г., Васильева Е.Д., Дорофеева Е.А., Насека А.М., Попова О.А., Савваитова К.А., Сиделева В.Г., Соколов Л.И. 1997. Список рыбообразных и рыб пресных вод России // Вопр. ихтиол. Т.37. №6. С.723–771.
- Родионова О.В. 1994. Распределение, состав и численность сома в условиях колебания уровня Каспийского моря // Тез. докл. Всерос. конф. Астрахань, КаспНИРХ. С.185–187.
- Романова Н.Н. 1960а. Распределение бентоса в Среднем и Южном Каспии // Зоол. журн. Т.39. Вып.6. С.811–825.
- Романова Н.И. 1960б. Некоторые особенности экологии и распространения ракообразных арктического происхождения в Каспийском море // Зоол. журн. Т.49. Вып.7. С.970–979.
- Романова Н.Н. 1963. Способы питания и пищевые группировки донных беспозвоночных Северного Каспия // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ-ва. Т.13. С.146–177.

- Романова Н.Н., Осадчих В.Ф. 1965. Современное состояние зообентоса Каспийского моря // Л.А. Зенкевич (отв. ред.) Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия. М.: Наука. С.138–165.
- Романова Н.Н. 1977. Сезонные изменения количественного распределения и некоторые черты экологии *Abra ovata* (Mollusca, Bivalvia) у западного побережья средней части Каспийского моря // Зоол. журн. Т.56. Вып.8. С.1150–1160.
- Рупперт Э.Э., Фокс Р.С., Барнс Р.Д. 2008. Зоология беспозвоночных: функциональные и эволюционные аспекты, в 4 т. М.: Изд. центр «Академия». 1870 с.
- Рыбак В.С. 1973. Потери стока воды в Волго-Ахтубинской пойме и в дельте Волги // Тр. ГОИН. Вып.116. С.82–96.
- Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 1997 г. 1998. Астрахань: КаспНИРХ. 212 с.
- Рыбохозяйственные исследования на Каспии: результаты НИР за 1999 г. 2000. Астрахань: КаспНИРХ. 375 с.
- Рыбохозяйственные исследования на Каспии: результаты НИР за 2000 г. 2001. Астрахань: КаспНИРХ. 512 с.
- Рыбохозяйственные исследования на Каспии: результаты НИР за 2001 г. 2002. Астрахань: КаспНИРХ. 630 с.
- Рыбохозяйственные исследования на Каспии: результаты НИР за 2002 г. 2003. Астрахань: КаспНИРХ. 540 с.
- Рыбохозяйственные исследования на Каспии: результаты НИР за 2003 г. 2004. Астрахань: КаспНИРХ. 570 с.
- Рыбохозяйственные исследования на Каспии: результаты НИР за 2004 г. 2005. Астрахань: КаспНИРХ. 616 с.
- Рыбохозяйственные исследования на Каспии: результаты НИР за 2005 г. 2006. Астрахань: КаспНИРХ. 436 с.
- Рычагов Г.И. 1993. Уровень Каспийского моря за историческое время // Вестн. Моск. ун-та. Сер.5. География. №4. С.42–49.
- Рычагов Г.И. 1997. Плейстоценовая история Каспийского моря. М.: МГУ. 267 с.
- Савенкова Т.П., Асанов А.Ю. 1988. Наблюдения за скатом молоди рыб в низовьях реки Атрек // Вопр. ихтиол. Т.28. Вып.4. С.649–656.
- Савенкова Т.П., Асанов А.Ю. 1991. Каспийская атерина *Atherina boyeri caspia* в низовьях реки Атрек // Вопр. ихтиол. Т.31. Вып.2. С.339–341.
- Саенкова А.К. 1960. Цветная монодакна в Каспийском море // Природа. №11. С.45–46.
- Сайпулаев И.М., Эльдаров Э.М., Эфендиев И.И. 2005. Социально-экологические проблемы водохозяйственной деятельности в бассейне реки Самур // Мелиорация и водное хозяйство. №1. С.26–28.
- Самойленко В.С., Сачков А.И. (ред.). 1963. Комплексные гидрометеорологические атласы Каспийского и Аральского морей. Л.: Гидрометеониздат. 179 с.
- Самойлов И.В. 1952. Устья рек. М.: Географиз. 526 с.
- Световидов А.Н. 1936. *Caspialosa caspia salina* — новый подвид сельди из Северного Каспия // Докл. АН СССР. Т.1(10). № 1(78). С.41–43.
- Световидов А.Н. 1937. Рыбы заливов Каспийского моря Комсомолец (Мёртвый Култук) и Кайдак // Тр. Комиссии по комплексному изучению Каспийского моря. Вып.1. Ч.1. С.183–211.
- Световидов А.Н. 1938. Описание атеринки заливов Каспия Мёртвого Култука и Кайдака // Л.С. Берг (ред.). Заливы Каспийского моря Комсомолец (Мёртвый Култук) и Кайдак.

- Тр. по комплексному изучению Каспийского моря. Вып.2. Рыбы и рыбный промысел. М.-Л.: АН СССР. С.133–138.
- Световидов А.Н. 1945. О шемае иранского побережья Каспийского моря (*Chalcalburnus chalcoides iranicus*, subsp. nova) и о некоторых вопросах зоогеографии южной части этого моря // Докл. АН СССР. Т.48. №2. С.149–152.
- Световидов А.Н. 1952. Сельдевые (Clupeidae) // Фауна СССР. Рыбы. Т.2. Вып.1. М.-Л.: АН СССР. 331 с., 53 табл.
- Световидов А.Н. 1953. Памяти Николая Михайловича Книповича // Вопр. ихтиол. №1. С.128–132.
- Световидов А.Н. 1964. Рыбы Чёрного моря // Определители по фауне СССР, издав. Зоол. ин-том АН СССР. №86. М.-Л.: Наука. 550 с.
- Северцов Н. 1863. Жизнь красной рыбы в Уральских водах и её значение для порядка уральских рыболовств // Журнал Министерства государственных имуществ. Ч.83. Приложения. 94 с.
- Седов С.И., Парицкий Ю.А. 2001. Биология и промысел морских рыб // В.П. Иванов (ред.). Состояние запасов промысловых объектов на Каспии и их использование. Астрахань: КаспНИРХ. С.186–205.
- Седов С.И., Парицкий Ю.А., Зыков Л.А., Колосюк Г.Г., Асейнова А.А., Адрианова С.Б., Канатьев С.В., Газизов И.З. 2004. Состояние запасов каспийским морских рыб и перспективы их промыслового использования // М.И. Карпюк, Д.Н. Катунин, А.И. Кушнарченко и др. (ред.). Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2003 г. Астрахань: КаспНИРХ. С.360–368.
- Седов С.И., Парицкий Ю.А., Колосюк Г.Г., Канатьев С.В. 2002. О гибели килек в Среднем и Южном Каспии в 2001 г. // Карпюк М.И., Иванов В.П., Власенко А.Д. и др. (ред.). Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2001 г. Астрахань: КаспНИРХ. С.340–346.
- Семёнов Д.Ю. 2010. Динамика видового разнообразия круглоротых и рыб Куйбышевского водохранилища // Вопр. ихтиол. Т.50. №6. С.790–795.
- Семёнов П.Н. 1885. Николай Яковлевич Данилевский. Некролог. СПб.: Типогр. А.С. Суворина. 16 с.
- Сендек Д.С. 2000. Филогенетический анализ сиговых рыб сем. Coregonidae методом белкового электрофореза: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ГОСНИОРХ. 22 с.
- Сидорова М.А. 1971. Распространение леща в Северном Каспии // Тр. КаспНИРХ. Т.26. С.162–167.
- Сидорова М.А. 1989. Лещ // Каспийское море. Ихтиофауна и промысловые ресурсы. М.: Наука. С.153–169.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. 1972. Класс Двустворчатые моллюски — Bivalvia Linnaeus, 1758 // Ф.Д. Мордухай-Болтовской (ред.). Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. Т.3. Киев: Наукова думка. С.178–249.
- Слынько Ю.В. 2011. Закономерности и механизмы расселения рыб в пресноводных экосистемах рек русской равнины Понто-Каспийского стока // Сучасні проблеми теоретичної та практичної іхтіології: Тез. IV міжнародної іхтіологічної науково-практичної конференції (Одеса, 7–11 вересня 2011 р.). Одеса: Фенікс. С.198–201.
- Слынько Ю.В., Кияшко В.И., Яковлев В.Н. 2000. Список видов рыбообразных и рыб бассейна р. Волга // В.Н. Яковлев (ред.). Каталог растений и животных водоёмов бассейна Волги. Ярославль: ЯГТУ. С.252–277.

- Смирнов А.И. 1986. Фауна Украины. Т.8. Рыбы. Вып.5. Киев: Наукова думка. 313 с.
- Смирнов А.Н. 1952. Бражниковские сельди Каспийского моря. Баку: АН АзССР. С.195–203.
- Смирнов Н. 1907. Отчёт о деятельности Мангишлякской станции каспийской экспедиции // Тр. Каспийской экспедиции 1904 года. Т.1. СПб.: Типо-литогр. М.П. Фроловой. С.200–214.
- Смирнов Н.А. 1912. К вопросу о делении рыб на биологические группы // Вестн. рыбо-промышленности. Т.27. №6–7. С.6.
- Совинский В.К. 1904. Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна, рассматриваемой с точки зрения самостоятельной зоо-географической провинции // Записки Киевск. общ-ва естествоисп. Т.18. 720 с.
- Соколинский Н.Н. 1927. Новый подвид усаца, *Barbus capito serratus* subsp. n. // Изв. Азерб. гос. ун-та им. В.И. Ленина. Отд. Естествознание и медицина. Т.6. С.173–176.
- Соколов А.А. 1952. Гидрография СССР. Л.: Гидрометеиздат. 287 с.
- Соколов Л.И., Цепкин Е.А. 1969. Севрюга *Acipenser stellatus* Pallas в среднем и позднем голоцене // Вопр. ихтиол. Т.9. Вып.4(57). С.587–598.
- Соколов Л.И., Цепкин Е.А. 1971а. Стерлядь *Acipenser ruthenus* L. в среднем и позднем голоцене // Бюл. МОИП, отд. биол. Т.75. №3. С.137–145.
- Соколов Л.И., Цепкин Е.А. 1971б. Роль осетровых рыб в древнем промысле по археологическим материалам // Вестн. МГУ. Сер. биол. Вып.5. С.98–193.
- Соколов Л.И., Цепкин Е.А. 1996. Осетровые Азово-Черноморского и Каспийского бассейнов (исторический обзор) // Вопр. ихтиол. Т.36. №1. С.15–27.
- Сомова С.Г. 1940. Развитие сельди черноспинки *Caspia kessleri* Gr. // Тр. ВНИРО. Т.14. С.149–170.
- Старобогатов Я.И. 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование водоёмов земного шара. Л.: Наука. 372 с.
- Старобогатов Я.И. 1974. Класс двусторчатые моллюски Bivalvia // Ф.Д. Мордухай-Болтовской (ред.). Атлас беспозвоночных Аральского моря. М.: Пищевая промышленность. С.237–248.
- Старобогатов Я.И. 1994. Систематика и палеонтология // Я.И. Старобогатов (ред.). Виды фауны России и сопредельных стран. Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). М.: Наука. С.18–46.
- Старобогатов Я.И., Андреева С.И. 1994. Ареал // Я.И. Старобогатов (ред.). Виды фауны России и сопредельных стран. Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). М.: Наука. С.47–53.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. 2004. Моллюски // С.Я. Цаллолихин (ред.). Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т.6. Моллюски, полихеты, немертины. СПб.: Наука. С.9–491.
- Степанова Т.Г. 2004. Формирование биоразнообразия и численности бычковых рыб в Северном Каспии // М.И. Карпюк, Д.Н. Катунин, А.И. Кушнаренко и др. (ред.). Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2003 г. Астрахань: КаспНИРХ. С.268–273.
- Степанова Т.Г., Сокольский А.Ф. 2003. Значение бычковых рыб в экосистеме Каспийского моря // Г.Г. Матишов, Н.В. Лебедева, Т.В. Фуштей, С.В. Бердников, А.Д. Чинарина, Ю.И. Ивакина (ред.). Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны. Тез. докл. междунар. конф. (г. Азов 15–18 июня 2003 г.). Ростов-на-Дону. С.132–133.

- Струбалина Н.К. 1990. Из истории освоения рыбных богатств Каспия и Астраханского края. Волгоград: Нижне-Волжское кн. изд-во. 95 с.
- Суворов Е.К. 1907. Этюды по изучению каспийских сельдей // Тр. Каспийской экспедиции 1904 года. Т.1. СПб.: Типо-литогр. М.П. Фроловой. С.139–199.
- Суворов Е.К. 1908. Исторический обзор данных по систематике каспийских сельдей. Дихотомическая таблица для их определения. Географическое распределение видов // Тр. Каспийской экспедиции 1904 г. Петербург. Т.2. Гл. 1.4.1–3. С.15–39.
- Суворов Е.К. 1912. К вопросу об акклиматизации в Каспии черноморской рыбы // Рыбо-промышленная жизнь. №12. С.82.
- Суворов Е.К. 1948. Основы ихтиологии. Л.: Сов. наука. 579 с.
- Судаков Г.А., Власенко А.Д., Ходоревская Р.П. 2009. Состояние запасов водных биологических ресурсов Каспийского бассейна и меры по их сохранению в условиях развития нефтедобычи // Мат-лы III Междунар. науч.-практ. конф. «Проблемы сохранения экосистемы Каспия в условиях освоения нефтегазовых месторождений». Астрахань: КаспНИРХ. С.200–204.
- Судейманов С.Ш. 2004. Оценка современного состояния запасов карповых рыб в Азербайджанском секторе Каспийского моря // М.И. Карпюк, Д.Н. Катунин, А.И. Кушнаренко и др. (ред.). Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2003 г. Астрахань: КаспНИРХ. С.316–319.
- Сыдыков Ж.С., Голубцов В.В., Куандыков Б.М. 1995. Каспийское море и его прибрежная зона (природные условия и экологическое состояние). Алматы: Олке. 211 с.
- Танасийчук В.С., Воноков И.К. 1956. Влияние воды разной солёности на сперму и икру воблы и леща Северного Каспия // Тр. ВНИРО. Т.32. С.284–292.
- Танасийчук Н.П. 1938. О нересте проходных сельдей // Рыбное хозяйство. №11. С.33–37.
- Танасийчук Н.П. 1951. Промысловые рыбы Волго-Каспия. М.: Пищепромиздат. 88 с.
- Тарасевич В.М. 1946а. Куринская сельдь // Докл. АН Азерб. ССР. Т.2. Вып.4. С.166–168.
- Тарасевич В.М. 1946б. Местные формы бражниковской сельди у азербайджанского побережья Южного Каспия // Изв. АН Азерб. ССР. Сер. биол. и с.-х. наук. Т.12. Вып.3. С.48–52.
- Тарасов А.Г. 2001. Нефтегазообразующие эвапоритовые экосистемы. М.: Эдель-М. 111 с.
- Татишвили К.Г. 1966. Род *Abra* // Л.Ш. Давиташвили, Р.Л. Мерклина (ред.). Справочник по экологии морских двустворок. М.: Наука. С.210–213.
- Терещенко И.Н. 1917. Лещ каспийско-волжского района, его промысел и биология // Тр. Астраханск. ихтиол. лаб. Т.4. Вып.2. С.1–159.
- Терещенко З.П. 1951. Морской судак туркменского побережья Каспийского моря // Труды Всесоюзного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии. Т.18. С.147–152.
- Терзиев Ф.С., Максимова М.П., Яблонская Е.А. 1996. Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР (Проект «Моря»). Т.6. Каспийское море. Вып.2. Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности. СПб.: Гидрометеиздат. 359 с.
- Тихий М.И., Викторов П. 1940. Запасы рыб и гидростроительство. М.: Пищепромиздат. 200 с.
- Троицкий С.К. 1961. Кавказский речной бычок в бассейне Дона // Зоол. журн. Т.40. Вып.4. С.620.
- Троицкий С.К. 1961. Н.Я. Данилевский — первый исследователь Азовского рыболовства // Вопр. ихтиол. Т.1. Вып.3(20). С.383–390.

- Тряпицына Л.Н. 1965. Особенности распределения и биологии рыб в аванделъте Волги // Тр. Астраханского заповедника. Т.10. С.315–357.
- Тряпицына Л.Н. 1975. Экология красноперки и густеры дельты Волги в условиях зарегулированного стока. М.: Наука. 178 с.
- Тюльпанов М.А. 1967. К истории проникновения налима в пресные воды // Б.Г. Иоганзен (ред.). Проблемы экологии. Вып. 1. Томск: Изд-во Томск. ун-та. С.185–196.
- Устарбекова Д.А. 2011. Морфоэкологическая изменчивость анчоусовидной кильки *Clupeonella engrauliformis* (Borodin, 1904) в современных условиях Каспийского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 26 с.
- Филатова З.А. 1957. Зоогеографическое районирование северных морей по распространению двустворчатых моллюсков // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т.23. С.195–215.
- Филиппов А.А., Аладин Н.В., 2003. Инвазии чужеродных видов в Голарктике // Д.С. Павлов, Ю.Ю. Дгебуадзе, Л.Г. Корнева, Ю.В. Слынько (ред.). Мат-лы российско-американского симпозиума по инвазийным видам, Борок, Ярославская область, 27–31 августа 2001 г. Борок: ИБВВ. С.204–212.
- Французов Н.И. 1941. К экологии нереста и ската инкры и личинок проходных сельдей р. Волги // Тр. ВНИРО. Т.16. С.23–48.
- Халдинова Н.А. 1951. Материалы по размножению и развитию рыб в осолонённых заливах Северного Каспия // Тр. ВНИРО. Т.18. С.99–126.
- Хлебович В.В. 1974. Критическая солёность биологических процессов. Л.: Наука. 236 с.
- Хлебович В.В. 1981. Акклимация животных организмов. Л.: Наука. 136 с.
- Хлебович В.В. 1989. Критическая солёность и хорогалиникум: современный анализ понятий // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т.196. С.5–11.
- Ходоревская Р.П. 2011. Отчёт по нерестилищам осетровых р. Волги. Проект ПРООН — ГЭФ КАСПЭКО. Астрахань: КаспНИРХ. 66 с. <http://kurs.znate.ru/docs/index-108847.html> (загружено 12.03.2013).
- Ходоревская Р.П., Рубан Г.И., Павлов Д.С. 2007а. Поведение, миграции, распределение и запасы осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна. М.: Т-во науч. изданий КМК. 241 с.
- Ходоревская Р.П., Судаков Г.А., Романов А.А., Сафаралиев И.А. 2007б. Распределение и качественная структура популяции персидского осетра *Acipenser persicus* в Каспийском море // Вопр. рыболовства. Т.4. №32. С.676–685.
- Ходоревская Р.П., Г.А. Судаков, А. А. Романов, М. Б. Носова. 2008. Каталог водных биологических ресурсов Каспийского бассейна. К 110-летию Каспийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства, к 450-летию г. Астрахани. Волгоград: КаспНИРХ. 112 с.
- Хорошко А.И. 1982. Формирование численности и структуры популяции кефалей-лиз (род *Liza*, Mugilidae) в процессе акклиматизации в Каспийском море // Вопр. ихтиол. Т.22. Вып.6. С.958–965.
- Черепанов Г.О., Иванов А.О. 2007. Палеозоология позвоночных: учебное пособие для студентов высших учебных заведений. М.: Изд. центр «Академия». 352 с.
- Чернова Н.В., Орлова И.В. 2012. Видовой состав ихтиофауны Каспийского моря в пределах Мангистауской области Республики Казахстан // Вестн. КазНУ. Сер. эколог. Вып.1(33). С.139–144.
- Чернова Н.В., Орлова И.В. 2012. О новых находениях морского судака *Sander marinus* в северо-восточной части Каспийского моря // Вестн. КазНУ. Сер. эколог. Вып.1(33). С.144–147.

- Чесунов А.В. 1979. Свободноживущие нематоды Каспийского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 22 с.
- Чугунов Н.Л. 1928. Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района // Тр. Астраханской ихтиол. лаб. Т.6. Вып.4. С.8–282.
- Чугунов Н.Л. 1932. Морские исследования всекаспийской экспедиции // Бюл. Всекаспийской научно-рыбохозяйственной экспедиции. №3–4. С.7–35. №5–6. С.191–213.
- Чугунов Н.Л., Чугунова Н.И. 1964. Сравнительная промыслово-биологическая характеристика осетровых Азовского моря // Осетровые южных морей Советского Союза // Тр. ВНИРО. Т.52. М.: 87–182.
- Чугунова Н.И. 1946. Распределение бычков в Северном Каспии // Зоол. журн. Т.25. Вып.5. С.459–467.
- Чугунова Н.И. 1949а. Морской судак — *Lucioperca marina* Cuvier // Л.С. Берг, А.С. Богданов, Н.И. Кожин, Т.С. Расс (ред.). Промысловые рыбы СССР. Текст. М.: Пищепромиздат. С.568–570.
- Чугунова Н.И. 1949б. Берш — *Lucioperca volgensis* (Gmelin) // Л.С. Берг, А.С. Богданов, Н.И. Кожин, Т.С. Расс (ред.). Промысловые рыбы СССР. Текст. М.: Пищепромиздат. С.566–567.
- Чугунова Н.И. 1949в. Судак — *Lucioperca lucioperca* (Linne) // Л.С. Берг, А.С. Богданов, Н.И. Кожин, Т.С. Расс (ред.). Промысловые рыбы СССР. Текст. М.: Пищепромиздат. С.563–565.
- Чумаков И.С. 2000. К проблеме границы миоцена–плиоцена в Эвксине // Стратиграфия и геологическая корреляция. Т.8. №4. С.84–92.
- Шадрин Н.В. 2000. Виды –вселенцы в Азовском и Чёрном морях: причины и следствия // «Виды-вселенцы в Европейских морях России». Тез. докл. Мурманск: ММБИ. С.103–105.
- Шакирова Ф.М., Суханова А.И. 1994. Ихтиофауна Туркменистана (состав и распространение) // Изв. АН Туркм. Сер. биол. наук. №3. С.35–45.
- Шевченко Т.К. 1949. О движении дрейссены // Природа. №9. С.82–83.
- Шиганова Т.А. 2009. Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 45 с.
- Шиганова Т.А., Мусаева Э.И., Паутова Л.А., Булгакова Ю.В. 2005. Проблема вселенцев в Каспийское море в связи с новыми находками в нем черноморских видов зоо- и фито-планктона // Изв. АН. Сер. Биол. №1. С.78–87.
- Шихшабеков М.М. 1979. О биологии размножения кутума *Rutilus frisii kutum* (Kamensky), жереха *Aspius aspius* (L.), рыбца *Vimba vimba persa* (Pallas) и краснопёрки *Scardinius erythrophthalmus* (L.) в водоёмах Дагестана // Вопр. ихтиол. Т.19. Вып.3. С.495–502.
- Шихшабеков М.М., Адуева Д.Р., Рабазанов Н.И. 2009. Особенности нереста кефалей в условиях Дагестанского сектора Каспия // Юг России. 2009. № 1. С.38–41
- Шихшабеков М.М., Карпюк М.И., Абдурахманов Г.М., Рабазанов Н.И. 2006. Биологические ресурсы дагестанской части Среднего Каспия. Астрахань: КаспНИРХ. 355 с.
- Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И., Адуева Д.Р. 2008. Кефалевые в условиях Каспия // Ма-лы регион. науч.-практ. конф. «Образование и воспитание в средней и высшей школе». Махачкала: ДГПУ. С.144–146.
- Шихшабеков М.М., Рабазанов Н.И., Бархалов Р.М. 2007. Новый вид из семейства Gasterosteidae (колюшковые) в ихтиофауне Каспийского бассейна // Юг России: экология, развитие. 2007. №4. С.70–73.

- Шихшабеков М.М., Устарбеков А.К., Гусейнов А.Д. 2005. Экология размножения рыб в западной части Среднего Каспия. Махачкала: ДНЦ АН РФ. 402 с.
- Шлямин Б.А. 1954. Каспийское море. М.: Гос. изд-во геогр. лит-ры. 128 с.
- Шмальгаузен, И.И. 1938. Основы сравнительной анатомии. 3-е изд. М.: Гос. учебно-пед. из-во Наркомпроса РСФСР. 488.
- Шмидт П.Ю. 1936. Миграции рыб. М., Л.: Биомедгиз. 327 с.
- Шорыгин А.А. 1945. Изменения количества и состава бентоса Северного Каспия в 1935–1940 годах // Зоол. журн. Т.24. Вып.3. С.148–160.
- Шорыгин А.А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат. 286 с.
- Шорыгин А.А., Карпевич А.Ф. 1948. Новые вселенцы Каспийского моря и их значение в биологии этого водоема. Симферополь: Крымиздат. 107 с.
- Шубина Л.И. 2001. Современное состояние биологии, запасов и промысла каспийского пузанка (*Alosa caspia* Eichwald) // В.П. Иванов (ред.). Состояние запасов промысловых объектов на Каспии и их использование. Астрахань: КаспНИРХ. С.238–246.
- Шутов В.А. 1969. О ревизии рода *Blicca* и некоторых показателях филетических связей между представителями рода *Abramis* (Pisces Cyprinidae) // Зоол. журн. Т.48. Вып.7. С.1105–1107.
- Щербуха А.Я. 1973. Применение таксономического анализа для выяснения родственных связей между представителями родов *Abramis* и *Blicca* (Pisces, Cyprinidae) // Зоол. журн. Т.52. Вып.2. С.225–228.
- Щуколюков А.М. 1937. К вопросу об акклиматизации черноморских рыб в Каспийском море // Рыбное хозяйство СССР. 1937. №6. С.34–35
- Щуколюков А.М. 1949. Гамбузия в Иране // Природа. 1949. №5. С.61.
- Яблонская Е.А. (ред.). 1985. Каспийское море: фауна и биологическая продуктивность. М.: Наука. 277 с.
- Яковлев В.Е. 1870. О новых и малоизученных видах рыб, встречающихся в устьях Волги // Протоколы заседаний об-ва естествоисп. при Казанском ун-те [1870]. С. 101–111.
- Яковлев В.Е. 1873. Заметка о каспийской вобле // Природа. М. Т.1. Кн.2. Ч.2. С.332–345.
- Яковлев С.В. 2004а. Каспийская минога *Caspiomyzon wagneri* (Kessler, 1870) // Красная книга Волгоградской области. Т.1. Животные. Волгоград: Волгоград. С.77.
- Яковлев С.В. 2004б. Волжская сельдь *Alosa kessleri volgensis* (Berg, 1913) // Красная книга Волгоградской области. Т.1. Животные. Волгоград: Волгоград. С.82.
- Якубова Л., Мальм Е. 1930. Явление временного анаэробнозиса у некоторых представителей бентоса Чёрного моря // Докл. АН СССР. №14. С.45–52.
- Ященко А.Л. 1895. Каталог коллекции зоологического кабинета С.-Петербургского университета. I. Pisces. Работы, произведенные в лаборатории зоотомического кабинета Императорского С.-Петербургского университета // Тр. имп. СПб. об-ва естествоисп. Отд. зоол. и физиол. Т.25. Вып.1. №6. С.59–99.
- Abbasi K. 2003. First record of black carp, *Mylopharyngodon piceus* from southern Caspian Sea (Iran) // Iranian Journal of Fisheries Sciences. Vol.12. No.2. P.139–146.
- Abbasi K., Valipour A., Talebi Haghighi D., Sarpanah A., Nezami Sh. 1999. Atlas of Iranian Fishes. Gilan Inland Waters. Rasht: Gilan Fisheries Research Centre. vi + 113 p. (перс.).
- Abdoli A. 2000. The Inland Water Fishes of Iran. Tehran: Iranian Museum of Nature and Wildlife. 378 p. (перс.).

- Abdoli A., Naderi M. 2009. Biodiversity of Fishes of the Southern Basin of the Caspian Sea. Tehran: Abzian Scientific Publications. 243 p. (перс.).
- Adams H., Adams A. 1856. The genera of recent Mollusca; arranged according to their organization. Vol.2. London: John Van Voorst. 661 p.
- Adams H., Adams A. 1858. The genera of recent Mollusca, arranged according to their organization. Vol.3. London: John Van Voorst. 138 p.
- Agassiz L. 1832. Untersuchungen über die fossilen Süßwasser-Fische der tertiären Formationen // Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefakten-Kunde. Vol.3. P.129–138.
- Agassiz L. 1835. Description de quelques espèces de cyprins du Lac de Neuchâtel, qui sont encore inconnues aux naturalistes // Mémoires de la Société des Sciences Naturelles de Neuchâtel. Vol.1. P.33–48, 2 pls.
- Agassiz L. 1842–1845. Études critiques sur les mollusques fossiles. Neuchatel: Aux Frais de L'Auteur. 288 p.+ 39 Tab.
- Ahnelt H. 2003. The postcranial skeleton of the benthophiline gobiids *Anatirostrum* and *Benthophilus* (Teleostei: Gobiidae) // Folia Zoologica. Vol.52. No.2. P.213–221.
- Ahnelt H., Abdoli A., Naderi M., Coad B.W. 2000. *Anatirostrum profundorum*: a rare deep-water gobiid species from the Caspian Sea // Cybium. Vol.24. P.139–159.
- Ahnelt H., Coad B.W., Abdoli A., Zirkohy H.P. 2007. Gobiid fishes of the genera *Chasar*, *Mesogobius* and *Neogobius* (Teleostei: Gobiidae) from Iran (South Caspian Basin) // Zoology in the Middle East. Vol.41. P.55–62.
- Ahnelt H., Duchkowitsch M. 2001. The lateral line system of two Ponto-Caspian gobiid species (Gobiidae, Teleostei): a comparison // Folia Zoologica. Vol.50. P.217–230.
- Ahnelt H., Duchkowitsch M. 2004. The postcranial skeleton of *Proterorhinus marmoratus* with remarks on the relationships of the genus *Proterorhinus* (Teleostei: Gobiidae) // Journal of Natural History. Vol.38. P.913–924.
- Alexandrov B., Boltachev A., Kharchenko T., Lyashenko A., Son M., Tsarenko P., Zhukinsky V. 2007. Trends of aquatic alien species invasions in Ukraine // Aquatic Invasions. Vol.2(3). P.215–242.
- Andrusoff N.I. 1903. Studien über die Brackwassercardiden. Lief. 1 // Зап. Имп. акад. наук. Сер. 8. Т.13. №3. С.1–82.
- Andrusoff N.I. 1910. Studien über die Brackwassercardiden. Didacna (Erste Hälfte). Lief. 2 // Зап. Имп. акад. наук. Сер. 8. Т.25. №8. С.1–82.
- Antipa G. 1909. Fauna ihtiologică a României. București: Carol Göbl. i–ix+294 p., 31 tabs.
- Armantrout N.B. 1980. The freshwater fishes of Iran. Ph.D. Thesis, Oregon State University, Corvallis, Oregon. xx+472 p.
- Arratia G., Schultze H.-P. 1990. The urohyal: development and homology within osteichthyans // Journal of Morphology. Vol.203. P.247–282.
- Artyukhin E.N. 1995. On biogeography and relationships within the genus *Acipenser* // The Sturgeon Quarterly. Vol.3. No.2. P.6–8.
- Artyukhin E.N. 2006. Morphological phylogeny of the Order Acipenseriformes // Journal of Applied Ichthyology. Vol.22 (supplement S1). P.66–69.
- Baer K.E., von. 1825. Ad instaurationem solemnum, quibus ante 50 hos annos sum-mos honores in facultate medica auspicatus est Carolus Godofredus Hagen, med. et chirurg. doctor, artis chemicae et physicae prof. p. Ord. et. cet. in audit max. die XXVIII Sept. celebrandum vitat ordo medicorum. Abjecta est Mytili novi descriptio. Königsberg : Hartung. 14 p.

- Baer [K.], von. 1855. Kaspische Studien. Aus dem Bulletin phys.-math. T. XIII No. 13, 14, 20, 21 und T. XIV No. 1, 2, 3 besonders abgedruckt. St. Petersburg: Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. 111 p.
- Baglinière J.L. 2000. Le genre *Alosa* sp. // J.L. Baglinière, P. Elie (eds.). Les aloses *Alosa alosa* et *Alosa fallax* sp. Paris: Inra-Cemagref. P.1–30.
- Bailey R.M., Eschmeyer W.N. 1988. *Ictiobus* Rafinesque, 1820 (Osteichthyes, Cypriniformes): proposed conservation // Bulletin of Zoological Nomenclature. Vol.45. Pt.1. P.36–37.
- Baird S.F., Girard C.F. 1853. Descriptions of new species of fishes collected by Mr. John H. Clark, on the U.S. and Mexican Boundary Survey, under Lt. Col. Jas. D. Graham // Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. Vol.6. P.387–390.
- Baldwin B.S., Mayer M.S., Dayton J., Pau N., Mendilla J., Sullivan M., Moore A., Ma A., Mills E.L. 2002. Comparative growth and feeding in zebra and quagga mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*): implications for North American lakes // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. Vol.59. P.680–694.
- Balon E.K. 1974. Domestication of the carp *Cyprinus carpio* L. // Royal Ontario Museum Life Sciences Miscellaneous Publication. Toronto: Royal Ontario Museum. 37 p.
- Balon E.K. 1995a. The common carp, *Cyprinus carpio*; its wild origin, domestication in aquaculture, and selection as colored nishikigoi // Guelph Ichthyological Review. Vol.3. P.1–55.
- Balon E.K. 1995b. Origin and domestication of the wild carp, *Cyprinus carpio*, from Roman gourmets to the swimming flowers // Aquaculture. Vol.129. P.3–48.
- Baltz D. M. 1991. Introduced fishes in marine systems and inland seas // Biological Conservation. Vol.56. P.151–177.
- Bănărescu P. 1961. Weitere systematische Studien über die Gattung *Gobio* (Pisces, Cyprinidae), insbesondere im Donaubecken // Věstník Československé Zoologické Společnosti. Vol.25. No.4. P.318–346.
- Bănărescu P. 1964. Fauna Republicii Populare Romine. Vol.13. Pisces — Osteichthyes (Pescii ganoizi si ososii). Bucureşti: Academia Republicii Populare Romine. 962 p.
- Bănărescu P. 1997. The status of some nominal genera of Eurasian Cyprinidae (Osteichthyes, Cypriniformes) // Revue Roumaine de Biologie, Série de Biologie Animale. Vol.42. No.1. P.19–30.
- Bănărescu P.M. (ed.). 1999. The freshwater fishes of Europe. Vol.5/I. Cyprinidae 2. Part I. Wiebelsheim: AULA-Verlag. i–xvii+426 p.
- Bănărescu P.M., Bogutskaya N.G. (eds.) 2003. The Freshwater Fishes of Europe. Cyprinidae 2. Part II: *Barbus*. Wiebelsheim: AULA-Verlag. i–x+454 p.
- Bănărescu P.M., Paepke H.-J. (eds.). 2002. The Freshwater Fishes of Europe. Volume 5/III. Cyprinidae 2. Part III: *Carassius* to *Cyprinus*. Gasterosteidae. Wiebelsheim: AULA-Verlag. xi + 305 p.
- Basilewsky S. 1855. Ichthyographia Chinae borealis // Nouveaux Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. T.10. P.217–263, pls. 1–9.
- Beling D., Iljin B. 1927. *Benthophiloides brauneri* n. g., n. sp., ein für das Schwarzmeer-bassin neuer Vertreter der Familie der Gobiidae. Збірник праць Дніпровської Біологічної станції. Ч.2 (Travaux de la Station Biologique du Dniepre. No.2.). Українська Академія наук. Труды Фізично-математичного відділу. Т.3. Вып.7. С.103(309)–119(325).
- Bemis W.E., Findeis E.K., Grande L. 1997. An overview of Acipenseriformes // Environmental Biology of Fishes. Vol.48. P.25–72.
- Benson R.H. (ed.). 1976. Biodynamic effects of the Messinian salinity crisis // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. Vol.20. P.1–170.

- Bentzen P., Leggett W.C., Brown G.G. 1993. Genetic relationships among the shads (*Alosa*) revealed by mitochondrial DNA analysis // Journal of Fish Biology. Vol.43. P.909–917.
- Berkman P.A., Garton D.W., Haltuch M.A., Kennedy G.W., Febo L.R. 2000. Habitat shift in invading species: zebra and quagga mussel population characteristics on shallow soft substrates // Biological Invasions. Vol.2. No.1. P.1–6.
- Berg L.S. 1906a. Übersicht der Marsipobranchii des Russischen Reichs // Изв. Имп. акад. наук. Сер.5. Т.24. №3. С.169–183.
- Berg L.S. 1906b. Beschreibung einiger kaukasischer Fische // Изв. Имп. акад. наук. Сер.5. Т.24. №1–2. С.35–39.
- Berg L.S. 1931. Description of a new gobioid fish, *Knipowitschia iljini*, from the Caspian Sea // Изв. АН СССР. Сер. 7. Отд. мат. и естест. наук. 1931. С.1271–1273.
- Berg L.S. 1932. Übersicht der Verbreitungen der Süßwasserfische Europas // Zoogeographica. Vol.1. Hf.2. S.107–208.
- Berrebi P., Kottelat M., Skelton P., Ráb P. 1996. Systematics of *Barbus*: state of the art and heuristic comments // Folia Zoologica. Vol.45 (Suppl. 1). P.5–12.
- Bianco P.G. 1980. Remarks on the genera *Alburnus* and *Alburnoides* and description of a neotype for *Alburnus albidus* (Costa, 1838), senior synonymous [sic] of *Alburnus vulturius* (Costa, 1838) (Pisces, Cyprinidae) // Cybium. Ser.3. No.9. P.31–44.
- Bianco P.G. 1983. *Leuciscus lucumonis* n. sp. from Italy (Pisces, Cyprinidae) // Senckenbergiana biologica. Vol.64. No.1/3. P.81–87.
- Bianco P.G. 1986. The zoogeographic units of Italy and Western Balkans based on cyprinid species ranges (Pisces) // Biologia Gallo-Hellenica. Vol.12. P.291–299.
- Bianco P.G., Bănărescu P. 1982. A contribution to the knowledge of the Cyprinidae of Iran (Pisces, Cypriniformes) // Cybium (Ser. 3). Vol.6. No.2. P.75–96.
- Bianco P.G., Knežević B. 1987. The *Leuciscus cephalus* complex (Pisces, Cyprinidae) in the western Balcanic area // Proceedings of the V Congress of European Ichthyologists, Stockholm, 1985. P.49–55.
- Bianco P.J., Recchia F. 1983. The Leuciscinae of the *Squalius* species complex in Italy (Pisces, Cyprinidae) // Bollettino di zoologia. Vol.50. P.15–19.
- Bieler R., Carter J.G., Coan E.V. 2010. Classification of Bivalve families [Bouchet P., Rocroi J.P. Nomenclator of bivalve families] // Malacologia. Vol.52. No.2. P.113–133.
- Birdsong R.S., Murdy E.O., Pezold F.L. 1988. A study of the vertebral column and median fin osteology in gobioid fishes with comments on gobioid relationships // Bulletin of Marine Science. Vol.42. P.174–214.
- Birstein V.J., DeSalle R. 1998. Molecular phylogeny of Acipenserinae // Molecular Phylogenetic and Evolution. Vol.9. No.1. P.141–155.
- Birstein V.J., Hanner R., DeSalle R. 1997. Phylogeny of the Acipenseriformes: cytogenetic and molecular approaches // Environmental Biology of Fishes. Vol.48. No.1–4. P.127–155.
- Birstein V.J., Ruban G.I. 2004. A comment on the Siberian, *Acipenser baerii*, and Russian *Acipenser gueldenstaedtii*, sturgeons // Environmental Biology of Fishes. Vol.70. P.91–92.
- Birstein V.J., Ruban G., Ludwig A., Doukakis Ph., DeSalle R. 2005. The enigmatic Caspian Sea Russian sturgeon: how many cryptic forms does it contain? // Systematics and Biodiversity. Vol.3. No.2. P.203–218.
- Birstein V.J., Vasiliev V.P. 1987. Tetraploid-octaploid relationships and karyological evolution in the order Acipenseriformes (Pisces): karyotypes, nucleoli, and nucleolus organizer regions in four acipenserid species // Genetica. Vol.72. P.3–12.

- Bleeker P. 1860a. Conspectus systematis cyprinorum // Natuurkundig Tijdschrift voor Nederlandsch Indië. Vol.20. Livr.3. P.421–441. [Год опубликования дан по Kottelat (2011)].
- Bleeker P. 1860b. [De visschen van den Indischen Archipel beschreven en toegelicht. Deel 2.] Ordo Cyprini, Karpers // Acta Societatis Regiae Scientiarum Indo-Neerlandicae. Vol.7. P.i–xiv+1–492. (Также издано отдельным оттиском под названием Ichthyologiae archipelagi indici prodromi. II. Cyprini. Batavia: Lange & Co.)
- Bleeker P. 1863–1864. Atlas ichthyologique des Indes Orientales Néerlandaises. Vol.3. Cyprins. Amsterdam: F. Muller. [1863: 1–48 p., 102–132 pls.; 1864: 49–150 p., 133–144 pls.; годы опубликования даны по Boeseman (1983) и Kottelat (2011)].
- Bleeker P. 1874. Esquisse d'un système naturel des Gobioïdes // Archives néerlandaises des sciences exactes et naturelles. Vol.9. P.289–331.
- Bleeker P. 1876. Systema Percarum revisum. Pars Ia. Percae // Archives néerlandaises des sciences exactes et naturelles. Vol.11. P.247–288.
- Bloch M.E. 1782. Oeconomische Naturgeschichte der Fische Deutschlands. 1. Theil. Berlin. 258 p., pls. 1–37.
- Bloch M.E. 1793. Naturgeschichte der Ausländische Fische. 7. Theil. Berlin: Morino. i–xiv+1–144.
- Bobori D.C., Koutrakis E.T., Economidis P.S. 2001. Shad species in Greek waters—an historical overview and present status // Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture. Vol.362/363. P.1101–1108.
- Boeseman M. 1947. Revision of the fishes collected by Burger and von Siebold in Japan. Leiden: E.J. Brill. viii + 242 p., 5 pls.
- Bogutskaya N.G. 1994. A description of *Leuciscus lepidus* (Heckel, 1843) with comments on *Leuciscus* and leuciscine-aspinine relationships (Cyprinidae, Pisces) // Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Vol.96B. P.599–620.
- Bogutskaya N.G. 1996. Contribution to the knowledge of leuciscine fishes of Asia Minor. Part 1. Morphology and taxonomic relationships of *Leuciscus borysthenticus* (Kessler), *Leuciscus smyrnaeus* Boulenger and *Ladigesocypris ghigii* (Gianferrari) (Cyprinidae, Pisces) // Publicaciones Especiales. Instituto Español de Oceanografía. No.21. P.25–44.
- Bogutskaya N.G. 1997. Contribution to the knowledge of leuciscine fishes of Asia Minor. Part 2. An annotated check-list of leuciscine fishes (Leuciscinae, Cyprinidae) of Turkey with descriptions of a new species and two new subspecies // Mitteilungen aus dem hamburgischen Zoologischen Museum und Institut. Vol.94. P.161–186.
- Bogutskaya N.G. 2002. *Petroleuciscus*, a new genus for the *Leuciscus borysthenticus* species group (Teleostei: Cyprinidae) // Zoosystematica Rossica. Vol.11. No.1. P.235–237.
- Bogutskaya N.G., Dorofeyeva E.A. 2007. Neotype designation for *Salmo spurius* Pallas, 1814 (Teleostei: Salmonidae) // Zoosystematica Rossica. Vol.16. No.1. P.135–137.
- Bogutskaya N.G., Iliadou K. 2006. *Rutilus panosi*, a new roach from western Greece (Teleostei: Cyprinidae) // Zoosystematica Rossica. Vol.14. No.2. P.293–298.
- Bogutskaya N.G., Kerzhner I.M. 2007. On the original publication of *Alosa saposchnikowii* Grimm (Teleostei: Cyprinidae) // Zoosystematica Rossica. Vol.16. No.1. P.139–141.
- Bogutskaya N.G., Komlev A.M. 2001. Some new data to morphology of *Rhodeus sericeus* (Cyprinidae: Acheilognathinae) and a description of a new species, *Rhodeus colchicus* from West Transcaucasia // New contributions to freshwater fish research. Proceedings of Zoological Institute of Russian Academy of Sciences. Vol.287. St. Petersburg. P.81–97.

- Bogutskaya N.G., Naseka A.M., Komlev A.M. 2001. Freshwater fishes of Russia: preliminary results of the fauna revision // Zoological sessions (Annual reports 2000). Proceedings of Zoological Institute of Russian Academy of Sciences. Vol.289. St. Petersburg. P.39–50.
- Bogutskaya N.G., Naseka A.M., Tikhonov P.A. 2008. A brief history of the study of fishes of the of the Caspian Sea and the scientific results of the Caspian expedition of 1904 headed by N.M. Knipovich // Aqua. International Journal of Ichthyology. Vol.14. No.1. P.1–26.
- Bogutskaya N.G., Zupančič P. 1999. A re-description of *Leuciscus zrmanjae* (Karaman, 1928) and new data on the taxonomy of *Leuciscus illiricus*, *L. svallize* and *L. cephalus* (Pisces: Cyprinidae) in the West Balkans // Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Vol.101B. P.509–529.
- Bogutskaya N.G., Zupančič P. 2010. *Squalius janae*, a new species of fish from the Adriatic Sea basin in Slovenia (Actinopterygii: Cyprinidae) // Zootaxa. No.2536. P.53–68.
- Bohlen J. 2001. Biology and diversity of spined loaches of the genus *Cobitis* — state of the art and open questions // The 10th European Congress of Ichthyology ECI X, Programme & Book of Abstracts, Prague, Czech Republic, September 3–7, 2001. P.26.
- Bohlen J., Šlechtová V., Bogutskaya N., Freyhof J. 2006. Across Siberia and over Europe: phylogenetic relationships of the freshwater fish genus *Rhodeus* in Europe and the phylogenetic position of *R. sericeus* from the River Amur // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol.40. P.856–865.
- Boldyrev V.S., Bogutskaya N.G. 2004. Description of two new species of tadpole-gobies (Teleostei: Gobiidae: *Benthophilus*) // Zoosystematica Rossica. Vol.13. No.1. P.129–135.
- Boldyrev V.S., Bogutskaya N.G. 2007. Revision of tadpole-gobies of the genus *Benthophilus* (Teleostei: Gobiidae) // Ichthyological Exploration of Freshwaters. Vol.18. No.1. P.31–96.
- Bonaparte C.L. 1837. Iconografia della fauna italica per le quattro classi degli animali vertebrati. Tomo III. Pesci. Fasc.19–21, puntata 94–103, 105–109. Roma: Salviucci.
- Bonaparte C.L. 1846. Catalogo metodico dei pesci Europei. Atti della Settima Adunanza degli Scienziati Italiani tenuta in Napoli. Parte Seconda. Napoli. 97 p.
- Bonnaterre [J.P.]. 1788. Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature, débié et présenté à M. Vecker, Ministre d'Etat, & Directeur Général des Finances. Ichthyologie. Paris: Panckoucke. lvi+215 p., A-B+100 pls.
- Borcea J. 1926. Quelques remarques sur les Adacnides et principalement sur les Adacnides des Lacs Razelm // Annales Scientifiques de l'Université de Jassy. Vol.13. No.3–4. P.449–485.
- Borodin N.A. 1905. Les Clupéidées de la Mer Caspienne // Compte-Rendu des Séances du 6 Congrès International de Zoologie, Geneve. P.264–281.
- Borodin N.A. 1927. *Acipenser persicus*, a sturgeon from the Caspian Sea // The Annals and Magazine of Natural History, Ser. 9. Vol.20(115). P.26–28.
- Bory de Saint-Vincent J.B.G.M. 1826. Lote ou Lotte. T.9. P.510 // J.B.G.M. Bory de Saint-Vincent (ed.). 1822–1831. Dictionnaire classique d'histoire naturelle. 16 vols., atlas. Paris: Ray et Gravier [&] Bandoïn Frères. [Даты опубликования отдельных томов см. Whitley (1935), Evenhuis (1997)].
- Bourguignat J.R. 1856. Note relative à l'histoire du *Dreissena fluviatilis* // Amenites malacologiques. T.1. Paris: J.B. Baillière, Libraire. 308 p.
- Brandt J.F., Ratzeburg J.T. C.1833. Medizinische Zoologie oder getreue Darstellung und Beschreibung der Thiere, die in der Arzneimittellehre in Betracht kommen, in systematischer Folge herausgegeben. Vol.2. Berlin: Trowitzsch und Sohn. iv+364 p., pls. 1–3.

- Brandt J.F. 1869a. Einige Worte über die europäisch-asiatischen Storarten (Sturionides) // Bulletin physico-mathématique de l'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg. Vol.14(1870). P.171–176.
- Brandt J.F. 1869b. Einige Worte über die europäisch-asiatischen Storarten (Sturionides) // Mélanges Biologique tirés du Bulletin physico-mathématique de l'Académie impériale des sciences de St.-Pétersbourg. Vol.7. P.110–116.
- Briolay J., Galtier N., Brito R.M., Bouvet Y. 1998. Molecular phylogeny of Cyprinidae inferred from cytochrome b DNA sequences // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol.9. No.1. P.100–108.
- Brocchi G.B. 1814. Conchiologia fossile subappenninica con osservazioni geologiche sugli Appennini e sul suolo adiacente. Vol. 2. Milano: Giovanni Silvestri. P.241–712+ 6 pls.
- Bruguière [J.G.] 1789. Encyclopédie méthodique. Histoire naturelle des vers. T.1. Part 1. Paris: Panckoucke. 344 p.
- Brusina S. 1865. Conchiglie Dalmate inedite // Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Vol.15. P.3–42.
- Brylińska M. 2000. Ryby słodkowodne Polski. Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN. 521 p.
- Bucquoy E., Dautzenberg Ph., Dollfus G. 1892. Les mollusques marins du Roussillon. Pelecypoda. T.2. Fasc.7. Familles: Cardiidae (fin.), Chamidae, Isocardiidae. Paris: J.-B. Baillière & Fils. P.273–320+8 pls.
- Carlton J.T. 1996. Invasion in the world seas: six centuries of re-organizing earth's marine life // Proceedings of the Norway/UN Conference on alien species, Trondheim. P.99–102.
- Carlton J.T., Geller J. 1993. Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms // Science. Vol.261. P.78–82.
- Chemnitz J.H. 1795. Martini und Chemnitz Neues systematisches Conchylien-Cabinet. Vol.9. Nürnberg: Raspe. 426 p.
- Chen Y.-Y. et al. (eds.) 1998. Fauna Sinica. Osteichthys. Cypriniformes II. Beijing: Science Press. 531 p. (кит., рез. англ.).
- Chen W.-J., Lheknim L., Mayden R.L. 2009. Molecular systematics of the Cobitoidea (Teleostei: Cypriniformes) revisited and phylogenetic position of enigmatic loach *Ellopostoma* Vaillant 1902: evidence from six nuclear genes // Journal of Fish Biology. Vol.75. P.2197–2208.
- Chen W.-J., Mayden R.L. 2009. Molecular systematics of the Cyprinoidea (Teleostei: Cypriniformes), the world's largest clade of freshwater fishes: Further evidence from six nuclear genes // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol.52. No.2. P.544–549.
- Chen J.X., Zhu S. 1984. Phylogenetic relationships of the subfamilies in the loach family Cobitidae (Pisces) // Acta Zootaxonomica Sinica. Vol.9. P.201–208 (кит., рез. англ.).
- Chenu J.-Ch. 1862. Manuel de conchyliologie et de paléontologie conchyliologique. Vol.2. Paris: Masson. 327 p.
- Chernoff B. 2003. Order Atheriniformes, Atherinidae (1086–1089) and Atherinopsidae // K.E. Carpenter (ed.). The living marine resources of the western central Atlantic, FAO species identification guide for fishery purposes and American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Special Publication 5. Vol.2. Rome: FAO. P.1090–1103.
- Claxton W.T., Mackie G.L. 1998. Seasonal and depth variations in gametogenesis and spawning of *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* in eastern Lake Erie // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. Vol.76. P.2010–2019.

- Claxton W.T., Wilson A.B., Mackie G.L., Boulding E.G. 1998. A genetic and morphological comparison of shallow- and deep-water populations of the introduced dreissenid bivalve *Dreissena bugensis* // Canadian Journal of Zoology. Vol.76. P.1269–1276.
- Coad B.W. 1991. Fishes of the Tigris- Euphrates basin: a critical check-list // Canadian Museum of Nature Syllogeus. No.68. P.1–49.
- Coad B.W. 1995. Freshwater Fishes of Iran // Acta Scientiarum Naturalium Academiae Scientiarum Bohemicae, Brno. Vol.29. No. P.1–64.
- Coad B.W. 2000. Criteria for assessing the conservation status of taxa (as applied to Iranian freshwater fishes) // Biologia (Bratislava). Vol.55. No.5. P.539–557.
- Coad B.W. 2012. (Continuing). Freshwater Fishes of Iran. First posted 26 February 2002 at www.briancoad.com, maintained by Brian W. Coad and Nicholas P.Coad, Ottawa, Ontario, Canada. Доступ 10.10.2012.
- Coad B.W., Abdoli A. 1993. Exotic fish species in the fresh waters of Iran // Zoology in the Middle East. Vol.9. P.65–80.
- Coad B.W., Krupp F. 1994. *Capoeta aculeata* (Valenciennes in Cuv. & Val., 1844), a valid species of cyprinid fish from Iran (Teleostei: Cyprinidae) // Zoology in the Middle East. Vol.10. P.63–72.
- Coad B.W., McAllister D.E. 2007. Dictionary of ichthyology. <http://www.briancoad.com>. Доступ 20.12.2007.
- Conrad T.A. 1831. Description of fifteen new species of recent, and three of fossil shells, chiefly from the coast of the United States // Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia Vol.6. No.2(1830). P.256–268, Pl. XI.
- Cantraine F. 1835. Les diagnoses ou descriptions succinctes de quelques espèces nouvelles de mollusques // Bulletins de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique. Vol.1/2. No.11. P.380–401.
- Coen G.S. 1915. Nota sui *Cardium* della sezione *Cerastoderma* // Atti dell'Accademia Scientifica Veneto-Trentino-Istria, Padova. Vol.8. P.54–62, pls 1–4.
- Coste P. 1848. Nidification des épinoches et des épinochettes // Mémoires présentés par divers savants à l'Académie des Sciences de l'Institut de France (Ser.2). Vol.10. P.574–588.
- Cowan C.F. 1971. J.C. Chenu, «1857–1884» [1850–1861]. Encyclopédia d'histoire naturelle // Journal of the Society for Bibliography of Natural History. Vol.6. No.1. P.9–17.
- Cristescu M., Witt J., Hebert P., Grigorovich I.A., MacIsaac H.J. 2001. An invasion history for *Cercopagis pengoi* based on mitochondrial gene sequences // Limnology and Oceanography. Vol.46. P.224–229.
- Cunha C., Mesquita N., Dowling T.E., Gilles A., Coelho M.M. 2002. Phylogenetic relationships of Eurasian and American cyprinids using cytochrome b sequences // Journal of Fish Biology. Vol.61. P.929–944.
- Cuvier [G.] 1816. Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. T.2. Paris: Déterville. i–xvii+532 p.
- Cuvier [G.], Valenciennes A. 1828. Histoire naturelle des poissons. Tome second. Livre troisième. Des poissons de la famille des perches, ou des percoïdes. Paris: Levrault. P.i–xxi+1–2+1–490, Pls.9–40. (P.i–xvii+1–317 в Страсбургском издании.)
- Cuvier [G.], Valenciennes A. 1842. Histoire naturelle des poissons. Tome dis-seizième. Livre dix-huitième. Les Cyprinoïdes. Paris: Bertrand. P.xx+472, pls.456–487. (P.i–xviii+1–363 в Страсбургском издании.)

- Cuvier [G.], Valenciennes A. 1844. Histoire naturelle des poissons. Tome dis-septième. Suite du livre dix-huitième. Cyprinoïdes. Paris: Bertrand. P.i-xxiii+1–497+2, pls.487–519. (P.i-xx+1–370 в Страсбургском издании.)
- Danilo F., Sandri G.B. 1856. Elenco nominale dei molluschi lamellibranchiati marittimi dei intorno di Zara. Nel Programma dell' I.R. Ginnasio di Zara. 20 p.
- De Buen F. 1923. *Gobius* de la Peninsula Iberica y Baleares. Grupos *lesueurii*, *colonianus*, *af-finis* y *minutus*. Memories del Instituto Español de Oceanografia. Vol.3. No.3a. P.119–266.
- De Filippi F. 1863. Nuove o poco note specie di animali vertebrati raccolte in un viaggio in Persia nell'estate dell'anno 1862 // Archivio per la Zoologia, l'Anatomia e la Fisiologia (Genova). Vol.2. P.377–394.
- De Filippi F. 1865. Note di un viaggio in Persia nel 1862. Milano. i-viii+396 p.
- De la Herrán R., Fontana F., Lanfredi M., Congiu L., Leis M., Rossi R., Ruiz Rejón C., Ruis Rejón M., Garrido-Ramos M.A. 2001. Slow rates of evolution and sequence homogenization in an ancient satellite DNA family of sturgeons // Molecular Biology and Evolution. Vol.18. P.432–436.
- Deshayes G.P. 1838. Description des coquilles fossiles recueillies en Crimée par M. de Verneuil, et observations générales à leur sujet // Mémoires de la Société Géologique de France Vol.3. Paris. P.37–69, pl.1–6.
- Dercourt J., Gaetani M., Vrielynck B., Barrier E., Biju-Duval B., Brunet M.F., Cadet J.P., Crasquin S., Sandulescu M. (eds.). 2000. Atlas Peri-Tethys. Palaeographical Maps. Paris, CCGM/CGMW, maps 17–23.
- Desmarest E. 1856. Reptiles et poissons // J.G. Chenu. Encyclopédie d'histoire naturelle; ou, Traité complet de cette science d'après les travaux des naturalistes les plus éminents de toutes les époques Buffon, Daubenton, Lacépède, G. Cuvier, F. Cuvier, Geoffroy Saint-Hilaire, Latreille, de Jussieu, Brogniart, etc, et C.Ouvrage résumant les onservations des auteurs anciens er comprenant toutes les découvertes modernes jusqu' à nos jours. T.19. Paris: Maresq. 360+62 p., pls.1–48. (Дата опубликования дана по Cowan, 1971.)
- Devillers C. 1947. Le crane des Poissons. Traite de Zoologie. T. 13. Fasc. 1. Paris: Masson et Cei, editeurs. P. 551–687.
- Dillwyn L.W. 1817. A descriptive catalogue of recent shells, arranged according to the Linnæan method; with particular attention to the synonymy. In two volumes. Vol.2. London: John and Arthur Arch. P.[1–3]+581–1092+[1–29].
- Doadrio I. 1990. Phylogenetic relationships and classification of western palaeartic species of the genus *Barbus* (Osteichthyes, Cyprinidae) // Aquatic Living Resources. Vol.3(4). P.265–282.
- Doadrio I., Carmona J.A. 2006 Phylogenetic overview of the genus *Squalius* (Actinopterygii, Cyprinidae) in the Iberian Peninsula, with description of two new species // Cybium. Vol.30. No.3. P.199–214.
- Duméril A.H.A. 1870. Histoire naturelle des poissons; ou, ichthyologie générale. Tome Second. Ganoïdes, Dipnés, Lophobranches. Paris: Librairie Encyclopédique de Roret. 624 p. Atlas: pp. 9–12, Pls. 15–26.
- Dumont H.J. 1998 Caspian Lake: history, biota, structure and function // Limnology and Oceanography. Vol.43. P.4–52.
- Dumont H.J. 2000. Endemism in the Ponto-Caspian fauna, with special emphasis on the Onychopoda (Crustacea) // A. Rossiter, H. Kawanabe (eds.). Advances in ecological research. Ancient lakes: biodiversity, ecology and evolution. San Diego: Academic Press. P.181–196.

- Dumont H., Shiganova T., Niermann U. (eds). 2004. Aquatic Invasions in the Black, Caspian and Mediterranean Seas. NATO Science Series. 4. Earth and Environmental Sciences. Vol.35. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 313 p.
- Durand J.-D., Tsigenopoulos C.S., Ühlü E., Berrebi P. 2002. Phylogeny and biogeography of the family Cyprinidae in the Middle East inferred from cytochrome b DNA-evolutionary significance of this region // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. Vol.22. No.1. P.91–100.
- Durand J.-D., Shen K.-N., Chen W.-J., Jamandre B.W., Blel H., Diop K., Nirchio M., García de León F.J., Whitfield A.K., Chang C.-W., Borsa P. 2012. Systematics of the grey mullets (Teleostei: Mugiliformes: Mugilidae): molecular phylogenetic evidence challenges two centuries of morphology-based taxonomy // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. Vol.64. No.1. P.73–92.
- Dybowski W. 1888. Die Gastropoden — Fauna des Kaspischen Meers. Malacozoologische Blätter. Neue Folge. Vol.2. Kassel. P.1–79 + Taf. 1–3.
- Dyer B.S., Chernoff B. 1996. Phylogenetic relationships among atheriniform fishes (Teleostei: Atherinomorpha) // *Zoological Journal of Linnean Society*. Vol.117. P.1–69.
- Economidis P.S., Miller P.J. 1990. Systematics of freshwater gobies from Greece (Teleostei: Gobiidae) // *Journal of Zoology, London*. Vol.221. No.1. P.125–170.
- Edrissian Gh. H. 2006. Malaria in Iran: past and present situation // *Iranian Journal of Parasitology*. Vol.1. No.1. P.1–14.
- Eichwald [K.] E. [von]. 1829. Zoologia specialis, quam expositis animalibus tum vivis, tum fossilibus potissimum Rossiae in universum, et Poloniae in specie, in usum lectionum publicarum in Universitate caesarea Vlnensi. Pars prior propaedeuticam zoologiae atque specialem Heterozoorum expositionem continens. Cum icone tituli et quinque aliis lithographicis. Vilna: Zawadzki. P.i–vi+1–314, Tabl.I–V.
- Eichwald [K.] E. [von]. 1830. Zoologia specialis, quam expositis animalibus tum vivis, tum fossilibus potissimum Rossiae in universum, et Poloniae in specie, in usum lectionum publicarum in Universitate caesarea Vlnensi. Pars altera specialem podozoorum expositionem continens. Vilna: Zawadzki. P.1–323, Tab. I–II.
- Eichwald [K.] E. [von]. 1831. Zoologia specialis, quam expositis animalibus tum vivis, tum fossilibus potissimum Rossiae in universum, et Poloniae in specie, in usum lectionum publicarum in Universitate caesarea Vlnensi. Pars posterior specialem expositionem spondylozoorum continens. Vilna: Zawadzki. P.1–404, Tabl. I.
- Eichwald [K.] E. [von]. 1834. Reise auf dem Kaspischen Meere und in den Kaukasus: Unternommen in den Jahren 1825–1826 von Dr. Eduard Eichwald. Band 1. Stuttgart und Tübingen: J.G. Cotta'schen Buchhandlung. 510 p.
- Eichwald [K.] E. [von]. 1838. Faunae Caspii maris primitiae // *Bulletin de la Société impériale des naturalistes de Moscou*. T.11. No.1. P.125–174.
- Eichwald [K.] E. [von]. 1841. Fauna Caspio-Caucasica nonnullis observationibus novis illustravit [Fauna Caspio-Caucasiae illustrationes universae] // *Nouveaux mémoires de la société impériale des naturalistes de Moscou*. Vol.7. P.i–v+1–290, [1–2], Tab. I–XL.
- Eichwald [K.] E. [von]. 1855. Zur Naturgeschichte des Kaspischen Meeres // *Nouveaux mémoires de la Société impériale des naturalistes de Moscou*. Vol.10[16]. P.283–323.
- Ekmekci F., Bănărescu P. 1998. A revision of the generic position of *Barynotus* (*Systomus*) *verhoeffi* and the validity of the genera *Carassobarbus*, *Kosswigobarbus* and *Mesopotamichthys* (Pisces, Cyprinidae) // *Folia Zoologica*. Vol.47 (Suppl. 1). P.87–96.

- Elliott M. 2003. Biological pollutants and biological pollution — an increasing cause for concern // *Marine Pollution Bulletin*. Vol.46. P.275–280.
- Eschmeyer W.N. 1998. Catalog of fishes. 3 vols. San Francisco: California Academy of Sciences. 2905 p.— Vol.1. Introductory materials. Species of fishes A-L. P.1–958. — Vol.2. Species of fishes M-Z. P.959–1820. — Vol.3. Genera of fishes. Species and genera in a classification. Literature cited and appendices. P.1821–2905.
- Eschmeyer W.N. 2012. The Catalog of Fishes. On-line version. Updated August 17, 2012. <http://www.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatsearch.html>. Доступ 01.09.2012.
- Esmaili H.R., Coad B.W., Gholamifard A., Nazari N., Teimory A. 2010. Annotated checklist of the freshwater fishes of Iran // *Zoosystematica Rossica*. Vol 19. No.2. P.361–386.
- Faber J.E., Stepien C.A. 1998. Tandemly repeated sequences in the mitochondrial DNA control region and phylogeography of the pike-perches *Stizostedion* // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. Vol.10. P.310–323.
- Faria R., Weiss S., Alexandrino P. 2006. A molecular phylogenetic perspective on the evolutionary history of *Alosa* sp. (Clupeidae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. Vol.40. P.298–304.
- Fatio V. 1882. Faune des vertébrés de la Suisse. Vol.4. Histoire naturelle des poissons. 1 partie. I. Anarthroptérygiens II. Physostomes Cyprinidés. Genève-Bale: H. Georg. xiv+786+vi p.
- Fernholm B., Wheeler A.C. 1983. Linnaean fish specimens in the Swedish Museum of Natural History, Stockholm // *Zoological Journal of the Linnean Society*. Vol.78. No.3. P.199–286.
- Ferraris C.J., Jr. 2007. Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types // *Zootaxa*. No.1418. P.1–628.
- Findeis E.K. 1997. Osteology and phylogenetic relationships of recent sturgeons // *Environmental Biology of Fishes*. Vol.48. P.73–126.
- Firouz E. 2005. The complete fauna of Iran. London: I.B. Tauris & Co. xiv + 322 p.
- Fisher P. 1867. Note sur la *Syndesmya segmentum* // *Journal de Conchyliologie*. Vol.15. P.295–297.
- Fitzinger L.J. 1873. Die Gattungen der europäischen Cyprinen nach ihren äusseren Merkmalen // *Sitzungsberichte. Kaiserliche Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse. Abt.1*. Vol.68. P.145–170.
- Fitzinger L.J., Heckel J.J. 1837. Monographische Darstellung der Gattung *Acipenser* // *Annalen des Wiener Museums der Naturgeschichte*. Vol.1. No.12. P.261–326, Pls. 25–30.
- Fleming J. 1828. A history of British animals exhibiting the descriptive characters and systematical arrangement of the genera and species of quadrupeds, birds, reptiles, fishes, mollusca, and radiata of the United Kingdom; including the indigenous, extirpated, and extinct kinds, together with periodical and occasional visitants. Edinburgh: Bell & Bradfute, London: James Duncan. xxiii+565 p.
- Forster J.R. 1767. Specimen historiae naturalis volgensis // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. Vol.57. P.312–357.
- Fowler H.W. 1906. Some cold-blooded vertebrates of the Florida Keys // *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. Vol.58. P.77–113, pls.3–4.
- Freyhof J. 2010a. *Gobio volgensis* // IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.1. www.iucnredlist.org. Доступ 15.11.2010.
- Freyhof J. 2010b. *Ballerus ballerus* // IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.1. www.iucnredlist.org. Доступ 15.11.2010.

- Freyhof J. 2010c. *Misgurnus fossilis* // IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.1. www.iucnredlist.org. Доступ 15.11.2010.
- Freyhof J. 2011a. *Cobitis taenia* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 15.11.2011.
- Freyhof J. 2011b. *Sander volgensis* // IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 15.11.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2007a. Review of the *Alburnus mento* species group with description of two new species (Teleostei: Cyprinidae) // Ichthyological Exploration of Freshwaters. Vol.18. P.213–225.
- Freyhof J., Kottelat M. 2007b. *Alburnus vistonius*, a new species of shemaya from eastern Greece, with remarks on *Chalcalburnus chalcoides macedonicus* from Lake Volvi (Teleostei: Cyprinidae). Ichthyological Exploration of Freshwaters. Vol.18. P.205–212.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008a. *Caspiomyzon wagneri* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008b. *Alosa caspia* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008c. *Alosa kessleri* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008d. *Clupeonella caspia* // IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008e. *Luciobarbus brachycephalus* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008f. *Luciobarbus capito* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008g. *Carassius carassius* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008h. *Cyprinus carpio* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008i. *Romanogobio albiguttatus* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008j. *Abramis brama* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008k. *Ballerus sapa* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008l. *Blicca bjoerkna* // IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008m. *Alburnus chalcoides* // IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008n. *Alburnus hohenackeri* // IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008o. *Leucaspis delineatus* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008p. *Aspius aspius* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008q. *Chondrostoma variable* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.

- Freyhof J., Kottelat M. 2008r. *Leuciscus idus* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008s. *Rutilus caspicus* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008t. *Rutilus frisii* // IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008u. *Rutilus rutilus* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008v. *Scardinius erythrophthalmus* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008w. *Squalius cephalus* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008x. *Pelecus cultratus* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008y. *Tinca tinca* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008z. *Cobitis melanoleuca* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008aa. *Sabanejewia caucasica* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008ab. *Silurus glanis* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008ac. *Stenodus leucichthys* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008ad. *Esox lucius* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008ae. *Lota lota* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008af. *Pungitius platygaster* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008ag. *Gymnocephalus cernua* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008ah. *Perca fluviatilis* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008ai. *Sander lucioperca* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008aj. *Benthophiloides brauneri* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008ak. *Benthophilus granulatus* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008al. *Benthophilus leobergius* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008am. *Benthophilus macrocephalus* // IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008an. *Benthophilus mahmudbejovi* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.

- Freyhof J., Kottelat M. 2008ao. *Caspiosoma caspium* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008ap. *Neogobius pallasii* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008aq. *Ponticola gorlap* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008ar. *Ponticola syrman* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008as. *Proterorhinus nasalis* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008at. *Knipowitschia bergi* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008au. *Knipowitschia caucasica* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Kottelat M. 2008av. *Knipowitschia longicaudata* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Freyhof J., Naseka A.M. 2007. *Proterorhinus tataricus*, a new tubenose goby from Crimea, Ukraine (Teleostei: Gobiidae) // Ichthyological Exploration of Freshwaters Vol.18. No.4. P.325–334.
- Fricke R., Eschmeyer W.N. 2013. Guide to Fish Collections. <http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/collections.asp>. Доступ 06.05.2013.
- Gambetta L. 1934. Sulla variabilita del cobite fluviale (*Cobitis taenia* L.) e sul rapporto numerico dei sessi // Bollettino dei Musei di zoologia ed anatomia comparata della Reale Università di Torino. Vol.44. P.297–324.
- Gardiner B.G. 1984. Sturgeons as living fossils. // N. Eldredge, S.M. Stanley (eds.). Living fossils. New York: Springer-Verlag. P.148–152.
- Geary D.H., Magyar I., Muller P. 2001. Ancient lake Pannon and its endemic molluscan fauna (Central Europe, Mio-Pliocene) // Advances in Ecological Research. Vol.31. P. 463–482.
- Gill H.S., Renaud C.B., Chapleau F., Mayden R.L., Potter I.C. 2003. Phylogeny of living parasitic lampreys (Petromyzontiformes) based on morphological data // Copeia. No.4. P. 687–703.
- Girard C.F. 1859. Ichthyological notices // Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. Vol.11. P.56–68.
- Gmelin J.F. 1789. Caroli a Linné Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species; cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decimo tertia, reformata. Tomus 1, pars 3. Lipsia (Leipzig): G.E. Beer. P.1033–1516.
- Gmelin J.F. 1791. Caroli a Linné Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species; cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decimo tertia, reformata. Tomus 1, pars 6. Lipsia (Leipzig): G.E. Beer. P.3021–3910.
- Gmelin S.G. 1770. Reise durch Rußland, zur Untersuchung der drey Natur-Reiche. Erster Theil. Reise von St. Petersburg biß nach Tscherkask, der Hauptstadt der Donischen Kosacken in den Jahren 1768. und 1769. St. Petersburg: Kayserl. Acad. der Wißenschaften. P.1–8+1–182. Tab.1–39.
- Gmelin S.G. 1774a. Reise durch Rußland, zur Untersuchung der drey Natur-Reiche. Zweyter Theil. Reise von Tscherkask nach Astrachan und dem Aufenthalt in dieser Stadt. Von dem Anfang des Augusts 1769. bis zum fünften Junius 1770. St. Petersburg: Kayserl. Acad. der Wißenschaften. P.i-viii+1–260. Tab.1–38.

- Gmelin S.G. 1774b. Reise durch Rußland, zur Untersuchung der drey Natur-Reiche. Dritter Theil. Reise durch das nordliche Persien, in den Jahren 1770. 1771. bis im April 1772. St. Petersburg: Kayserl. Acad. der Wißenschaften. P.i-iv+1–508. Tab.1–51.
- Gmelin S.G. 1784. Reise durch Rußland, zur Untersuchung der drey Natur-Reiche. Vierter Theil. Reise von Astrachan nach Zarizyn und von da durch die Kumanische Steppe, über Mosdok zurück; imgleichen zweyte persische Reise: in den Jahren 1772. und 1773. bis im Frühling 1774. Nebst dem Leben des Verfassers. St. Petersburg: Kayserl. Acad. der Wißenschaften. P.1–4+i-xxvi+1–218. Tab.1–18.
- Göbel [Goebel] C.Ch.F. 1837. Reise in die Steppen des südlichen Russlands, unternommen von Dr. Fr. Göbel in Begleitung der Herren Dr. C.Claus und A. Bergman. Erster Theil. Dorpat: C.A. Kluge. 325 p. (Авторство приводят так же как Fr. Goebel, C. Claus, A. Bergmann.)
- Göbel [Goebel] C.Ch.F. 1838. Reise in die Steppen des südlichen Russlands, unternommen von Dr. Fr. Göbel in Begleitung der Herren Dr. C.Claus und A. Bergman. Zweiter Theil. Dorpat: C.A. Kluge. 593 p. (Авторство так же как Fr. Goebel, C. Claus, A. Bergmann.)
- Gollasch S. 1999. The Asian decapod *Hemigrapsus penicillatus* (de Haan, 1835) (Grapsidae, Decapoda) introduced in European waters: status quo and future perspectives // Helgolander Meeresuntersuchungen. Vol.52. P.359–366.
- Grande L. 1985. Recent and fossil clupeomorph fishes with materials for revision of the subgroups of clupeoids // Bulletin of the American Museum of Natural History. Vol.181. Art.2. P.231–372.
- Grande L., Bemis W.E. 1996. Interrelationships of Acipenseriformes, with comments on «Chondrostei» // M.L.J. Stiassny, L.R. Parenti, G.D. Johnson (eds.). Interrelationships of Fishes. San Diego, California: Academic Press. P.85–115.
- Gray J.E. 1825. A list and description of some species of shells not taken notice of by Lamarck // The Annals of Philosophy Vol.9. P.134–140.
- Gray J.E. 1854. Catalogue of fish collected and described by Laurence Theodore Gronow, now in the British Museum. London. i-vii+1–196 p. [Авторство описаний принадлежит Гронову (Gronow, Gronovius).]
- Greenwood P.H. 1984. What is a species flock? // A.A. Echelle, I. Kornfield (eds). Evolution of Fish Species Flocks. Orono: University of Maine Press. P.13–19.
- Gregory W.K. 1933. Fish skulls: a study of the evolution of natural mechanisms // Transactions of the American Philosophical Society. Vol.23. P.75–481.
- Grigorovich I.A., MacIsaac H.J., Shadrin N.V., Mills E.L. 2002. Patterns and mechanisms of aquatic invertebrate introductions in the Ponto-Caspian region // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. Vol.59. P.1189–1208.
- Grigorovich I.A., Theriault T.W., MacIsaac H.J. 2003. History of aquatic invertebrate invasions in the Caspian Sea // Biological Invasions. Vol.5. P.103–115.
- Gronovius L.T. 1763–1764. Zoophylacii Gronoviani fasciculus primus exhibens animalia quadrupeda, amphibia atque pisces, quae in museo suo adservat, rite examinavit, systematice disposuit, descripsit atque iconibus illustravit Laur. Theod. Gronovius. Lugduni Batavorum (Leiden), 1(1763): P.1–140, pls. 1–17; 2(1764): P.141–236.
- Gross R., Kohlmann K. 2004. Phylogenetic relationships of common carp (*Cyprinus carpio*) populations all over the distribution area based on the mitochondrial DNA polymorphisms: implications for taxonomy // Abstract volume. XI European Congress of Ichthyology. September 6–10, 2004. Tallinn, Estonia. P.27.

- Gueldenstaedt [Güldenstädt] A.I., [von]. 1772. *Salmo leucichthys* et *Cyprinus chalcoides* descripti // *Novi Commentarii Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae*. Vol.16[1771]. P.531–547.
- Gueldenstaedt [Güldenstädt] A.I., [von]. 1773. *Cyprinus capoeta* et *Cyprinus mursa* descripti // *Novi Commentarii Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae*. Vol.17(1772). P.507–521.
- Gueldenstaedt [Güldenstädt] A.I., [von]. 1781. *Cyprinus barbatus* et *Cyprinus capito* descripti // *Acta Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae*. Vol.2(1778). P.239–260.
- Guichenot M. 1835. Carpe // F.-E. Guérin. Dictionnaire pittoresque d'histoire naturelle et des phénomènes de la nature, contenant l'histoire des animaux, des végétaux, des minéraux, des météores, des principaux phénomènes physiques et des curiosités naturelle, avec des détails sur l'emploi des productions des trois règnes dans les usages de la vie, les arts et métiers et les manufactures. Vol.2. Paris: Rédigé par une société de naturaliste. 640 p., pls. 77–143.
- Hablizl C. 1783. Bemerkungen in der persischen Landschaft Gilan und auf den Gilanischen gebirgen. St. Petersburg: Johann Zacharias Logan. 218 p.
- Hänfling B., Brandl R. 2000. Phylogenetics of European cyprinids: insights from allozymes // *Journal of Fish Biology*. Vol.57. P.265–276.
- Hänfling B., Dümpekmann C., Bogutskaya N.G., Brandl R., Brändle M. 2009. Shallow phylogeographic structuring of *Vimba vimba* L. across Europe suggests two distinct refugia during the last glaciation // *Journal of Fish Biology*. Vol.75. No.9. P. 2269–2286.
- Harder W. 1975. Anatomy of fishes. Part 1. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. 216 p.
- Harrison I.J. 2003a. Mugilidae Günther, 1861 // P.J. Miller (ed.). The freshwater fishes of Europe. Vol.8/I. Mugilidae, Atherinidae, Atheronipidae, Blenniidae, Odontobutidae, Gobiidae 1. Wiebelsheim: AULA-Verlag. P.1–4.
- Harrison I.J. 2003b. *Chelon* Artedi, 1793 // P.J. Miller (ed.). The freshwater fishes of Europe. Vol.8/I. Mugilidae, Atherinidae, Atheronipidae, Blenniidae, Odontobutidae, Gobiidae 1. Wiebelsheim: AULA-Verlag. P.15–16.
- Harrison I.J., Howes G.J. 1991. The pharyngobranchial organ of mugilid fishes; its structure, variability, ontogeny, possible function and taxonomic utility // *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Zoology series)*. Vol.57. No.2. P.111–132.
- Harrison R.G. 1998. Linking evolutionary pattern and process: The relevance of species concepts for the study of speciation // D.J. Howard, S.H. Berlocher (eds.). *Endless forms: species and speciation*. Oxford University Press. P.19–31.
- Harzhauser M., Piller W.E. 2007. Benchmark data of a changing sea — palaeogeography, palaeobiogeography and events in the Central Paratethys during the Miocene // *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*. Vol.253. No.1–2. P.8–31.
- Hays A.N. 1952. David Starr Jordan. A bibliography of his writings 1871–1931 // *Stanford University Publications, University Series, Library Studies*. Vol.1. i–xv+195 p.
- Hebert P.D.N., Muncaster B.W., Mackie G.L. 1989. Ecological and genetic studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas): a new mollusc in the Great Lakes // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. Vol.46. P.1587–1591.
- Heckel J.J. 1843. Ichthyologie // J. Russegger, Reisen in Europa, Asien und Afrika mit besonderer Rücksicht auf die naturwissenschaftlichen Verhältnisse der betreffenden Länder, unternommen in den Jahren 1835 bis 1841. Erster Band. Reise in Griechenland, Unteregypen, im nördlichen Syrien und südöstlichen Kleinasien. Stuttgart: Schweizerbart. P.991–1099.

- Heiler K.C.M., Nahavandi N., Albrecht C. 2010. A new invasion into an ancient lake — the invasion history of the dreissenid mussel *Mytilopsis leucophaea* (Conrad, 1831) and its first record in the Caspian Sea // *Malacologia*. Vol.53. No.1. P.185–192.
- Hensel K. 1978. Morphology of lateral-line canal system of the genera *Abramis*, *Blicca* and *Vimba* with regard to their ecology and systematic position // *Acta Universitatis Carolinae biologica*. 1975–1976. No.3–4. P.105–149.
- Heras S., Roldán M.I., Gonzalez Castro M. 2009. Molecular phylogeny of Mugilidae fishes revised // *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. Vol.19. P.217–231.
- Hidalgo J.G. 1867. Catalogue des mollusques testacés marins des cotes de L'Espagne et des iles Baléares // *Journal de Conchyliologie*. Vol.15. P.1–163.
- Hilber V. 1892. Sarmatisch-miocene Conchylien Oststeiermarks // *Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereines für Steiermark*. Vol.28. P.235–248.
- Hilton E.J., Grande L., Bemis W.E. 2011. Skeletal anatomy of the shortnose sturgeon, *Acipenser brevirostrum* Lesueur 1818, and the systematics of sturgeons (Acipenseriformes, Acipenseridae) // *Fieldiana (Life and Earth Sciences)*. Vol.3. P.1–168.
- Hoese D.F. 1986. Family No. 240: Gobiidae // M.M. Smith, P.C. Heemstra (eds). *Smith's Sea Fishes*. South Africa: Macmillan. P.774–807.
- Hoestlandt H. (ed.). 1991. *The Freshwater Fishes of Europe*. Volume 2. Clupeidae, Anguillidae. Wiesbaden: AULA-Verlag. 448 p.
- Holčík J. 1986. *Caspiomyzon wagneri* // J. Holčík (ed.). *The Freshwater Fishes of Europe*. Vol.1. Part 1. Wiesbaden: AULA-Verlag. P.119–142.
- Holčík J. 1995. New data on the ecology of kutum, *Rutilus frisii* (Nordmann, 1840) from the Caspian Sea // *Ecology of Freshwater Fish*. Vol.4. No.4. P.175–179.
- Holčík J., Oláh J. 1992. Fish, fisheries and water quality in Anzali Lagoon and its watershed. Report prepared for the project — Anzali Lagoon productivity and fish stock investigations. FI:UNDP/IRA/88/001 Field Document 2. Rome: Food and Agriculture Organization. x+109 p.
- Holčík J., Razavi B.A. 1992. On some new or little known freshwater fishes from the Iranian coast of the Caspian Sea // *Folia Zoologica (Prague)*. Vol.41. No.3. P.271–280.
- Holčík J., Skořepa V. 1971. Revision of the roach, *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), with regard to its subspecies // *Annotationes Zoologicae et Botanicae*. Vol.64. P.1–60.
- Holly M. 1936. Pisces 4. Ganoidei // *Das Tierreich (Leipzig)*. Vol.67. P.i-xiv+1–65.
- Hörnès R. 1886. *Manuel de paleontology*. Traduit de l'allemand par L. Dollo. Paris: F. Savy. 741 p.
- Hosoya K. 2002a. Cyprinidae // T. Nakabo (ed.). *Fishes of Japan with pictorial keys to the species*. Engl. Edition. P.253–271, 1464–1467.
- Hosoya K. 2002b. Cobitidae // T. Nakabo (ed.). *Fishes of Japan with pictorial keys to the species*. English Edition. P.272–277, 1467.
- Howes G.J. 1981. Anatomy and phylogeny of the Chinese major carps *Ctenopharyngodon* Steind., 1866 and *Hypophthalmichthys* Blkr., 1860 // *Bulletin of the British Museum (Natural History)* (Zoology series). Vol.41. No.1. P.1–52.
- Howes G.J. 1987. The phylogenetic position of the Yugoslavian cyprinid fish genus *Aulopyge* Heckel, 1841, with an appraisal of the genus *Barbus* Cuvier, Cloquet, 1816 and the subfamily Cyprininae // *Bulletin of the British Museum (Natural History)* (Zoology series). Vol.52. P.165–196.
- Hubbs C.L., Lagler K.F. 1958. *Fishes of the Great Lakes Region*. Ann Arbor: University of Michigan Press. xv+213 p.

- Hurlbert S., Zeidler J., Fairbanks D. 1972. Ecosystem alteration by mosquito fish (*Gambusia affinis*) predation // Science. Vol.175. P.639–641.
- Huyse T., Van Houdt J., Volckaert F.A.M. 2004. Paleoclimatic history and vicariant speciation in the «sand goby» group (Gobiidae, Teleostei) // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol.32. P.324–336.
- Iljin B. S. 1930. Le système de Gobiidés // Trabajos del Instituto espanol de Oceanografia, Madrid. Vol.2. P.1–63.
- Illick H. J. 1956. A comparative study of the cephalic lateral-line system of North American Cyprinidae // American Midland Naturalist. Vol.36. P.204–223.
- Issel A. 1865(1866). Catalogo dei molluschi raccolti della missione italiana in Persia aggiuntavi la descrizione delle specie nuove e poco note // Memorie della Reale Accademia delle Scienze di Torino. Ser.2. Vol.23. P.387–439.
- Issel A. 1869. Malacologia del Mar Rosso. Ricerche zoologiche e paleontologiche. Pisa: Biblioteca Malacologica. P.1–387. 5 pls.
- IUCN 2001. IUCN Red List Categories: Version 3.1. Prepared by the IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. ii + 30 p.
- IUCN Standards and Petitions Subcommittee. 2010. Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 8.1. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee in March 2010. <http://intranet.iucn.org/webfiles/doc/SSC/RedList/RedListGuidelines.pdf>.
- Ivanov V.P., Kamakin A.M., Ushivtzev V.B., Shiganova T., Zhukova O., Aladin N., Wilson S.I., Harbison G.R., Dumont H.J. 2000. Invasion of the Caspian Sea by the comb jellyfish *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) // Biological Invasions. Vol.2. P.255–258.
- Jaekel O. 1929. Morphogenie der ältesten Wirbeltiere // Monographien zur Geologie und Paläontologie, Berlin. Vol.3. P.1–198, 14 Pls.
- Jalali M.A., Amiri B.M. 2009. Threatened fishes of the world: *Salmo trutta caspius* (Kessler, 1877) (Salmoniformes: Salmonidae) // Environmental Biology of Fishes. Vol.86. No.3. P.375–376.
- Janko K., Kotlik P., Ráb P. 2003. Evolutionary history of asexual hybrid loaches (Cobitis: Teleostei) inferred from phylogenetic analysis of mitochondrial DNA variation // Journal of Evolutionary Biology. Vol.16. P. 1280–1287.
- Jarocki F.P.1822. Zoologia czyli zweirzetopismo ogolne podlug naynowszego systematu. Tom czwarty. Ryby. Warszawa: Latkiewicz. 464 p., 4 tbl.
- Jay J.C. 1835. Catalogue of recent shells in the Cabinet of John C. Jay, M.D. New York: D. Fanshaw. 55 p.
- Johnson G.D., Patterson C. 1993. Percomorph phylogeny: a survey of acanthomorphs and a new proposal // Bulletin of Marine Sciences. Vol.52. No.1. P.554–626.
- Johnson G.D., Patterson C. 1996. Relationships of Lower Euteleostean fishes // M.L.J. Stiassny, L.R. Parenti, G.D. Johnson (eds.). Interrelationships of Fishes. San Diego: Academic Press. P.251–332.
- Jolodar M.N., Abdoli A. 2004. Fish Species Atlas of South Caspian Sea Basin (Iranian Waters). Iranian Fisheries Research Organization, Teheran. 110 p. (перс. и англ.).
- Jones R.W., Simmons M.D. 1996. A review of the stratigraphy of Eastern Paratethys (Oligocene-Holocene) // Bulletin of the Natural History Museum, London (Geology). Vol.52. P.25–49.
- Jordan D.S. 1877. Contributions to North American ichthyology. I. Review of Rafinesque's memoirs on North American fishes // Bulletin of the United States National Museum. No.9. P.1–53.

- Jordan D.S. 1917. The genera of fishes, from Linnaeus to Cuvier, 1758–1833, seventy-five years, with the accepted type of each. A contribution to the stability of scientific nomenclature. (Assisted by Barton Warren Evermann) // Leland Stanford Junior University Publications: University Series. No.27. P.1–161.
- Jordan D.S. 1919. The genera of fishes. Part II, from Agassiz to Bleeker, 1833–1858, twenty-six years, with the accepted type of each. A contribution to the stability of scientific nomenclature // Leland Stanford Junior University Publications: University Series. No.36. P.ix+163–284+i-xiii.
- Jordan D.S. 1923. A classification of fishes including families and genera as far as known // Stanford University Publications, University Series, Biological Sciences. Vol.3. No.2. P.77–243.
- Jordan D.S., Gilbert C.H. 1883. Synopsis of the fishes of North America // Bulletin of the United States National Museum. No.16. i-li+1–1018 p. [дата публикации дана по Hays (1952)].
- Jordan D.S., Swain J. 1885. A review of the american species of marine Mugilidae // Proceedings of the United States National Museum. Vol.7(1884). P.261–275.
- Kalous L., Bohlen J., Ráb P. 2004. What fish is *Carassius gibelio*: taxonomic and nomenclatoric notes // Abstract volume. XI European Congress of Ichthyology. September 6–10, 2004. Tallinn, Estonia. P.26–27.
- Kantor Yu.I., Vinarski M.V., Schileiko A.A. 2010. Catalogue of the continental mollusks of Russia and Adjacent territories. Version 2.3. Электронная публикация: http://www.ruthenica.com/documents/Continental_Russian_molluscs_ver2-3-1.pdf
- Kaplin P. 1995. The Caspian Sea // A.F. Mandych (ed.). Enclosed seas and large lakes of eastern Europe and middle Asia. Amsterdam, The Netherlands: SPB Academic Publishing. P.71–117.
- Karimpour M. 1998. The ichthyofauna of Anzali Lagoon // Iranian Journal of Fisheries Sciences. Vol.7. No.2. P.83–94.
- Keivany Y., Nelson J.S. 2000. Taxonomic review of the genus *Pungitius*, ninespine sticklebacks (Gasterosteidae) // Cybium. Vol.24. No.2. P.107–122.
- Kendall A.W., Jr., Behnke R.J. 1984. Salmonidae: development and relationships // H.G. Moser et al. (eds.). Ontogeny and systematics of fishes. American Society of Ichthyologists and Herpetologists. Special Publications. No.1. P.142–149.
- Kennedy V. 2010. The invasive dark false mussel *Mytilopsis leucophaea* (Bivalvia: Dreissenidae): a literature review // Aquatic Ecology Vol.45. No.2. P.163–183.
- Kessler K. 1859. Auszüge aus dem Berichte über eine an die nordwestlichen Küsten des Schwarzen Meeres und durch die westliche Krym unternommene Reise. II. Systematische uebersicht der Stachelflosser (Acanthopteri Müller), welche im nordwestlichen Theile des Schwarzen Meeres und in den Mündungen der in derselben sich ergiessenden südrussischen Flüsse vorkommen // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. Vol.32. Pt.2. No.3. P.186–268.
- Ketmaier V., Cobolli M., Matthaes E., Bianco P.G. 1998. Allozymic variability and biogeographic relationships in two *Leuciscus* species complexes (Cyprinidae) from southern Europe, with the rehabilitation of the genus *Telestes* Bonaparte // Italian Journal of Zoology. Vol.65. Suppl. P.41–48.
- Keyserling E. 1861. Neue Cypriniden aus Persien // Zeitschrift für die Gesamten Naturwissenschaften, Halle. Vol.17. No.1. P.1–24, Taf.I–IX.
- Kiabi B.H., Abdoli A., Naderi M. 1999. Status of the fish fauna in the South Caspian Basin of Iran // Zoology in the Middle East. Vol.18. P.57–65.

- Kickx M.J. 1834. Description d'une nouvelle espèce fluviale du genre *Mytilus*. Bruxelles.
- Kiener A., Spillmann J. 1973. Atherinidae // J.C.Hureau, T. Monod (eds.). Check-list of the Fishes of the North-eastern Atlantic and of the Mediterranean (CLOFNAME). Vol.1. Paris: UNESCO. P.576–578.
- Kosarev A.N., Yablonskaya E.A. 1994. The Caspian Sea. The Hague: SPB Academic Publishing. xiii+259 p.
- Kotlik P., Markova S., Choleva L., Bogutskaya N.G., Ekmekci F.G., Ivanova P. 2008. Divergence with gene flow between Ponto-Caspian refugia in an anadromous cyprinid *Rutilus frisii* revealed by multiple gene phylogeography // Molecular Ecology. Vol.17. P. 1076–1088.
- Kottelat M. 1997. European freshwater fishes. An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation // Biologia. Vol.52 (Suppl.5). P.1–271.
- Kottelat M. 2001a. Fishes of Laos. Colombo: Wildlife Heritage Trust Publications. 198 p., 481 figs.
- Kottelat M. 2001b. Freshwater fishes of northern Vietnam. A preliminary check-list of the fishes known or expected to occur in northern Vietnam with comments on systematics and nomenclature. Environment and Social Development Unit, East Asia and Pacific Region. The World Bank. i-iii+1–123+1–18, 162 figs.
- Kottelat M. 2011. Pieter Bleeker in the Netherlands East Indies (10 March 1842 - ca. 21 September 1860): new biographical data and a chronology of his zoological publications // Ichthyological Exploration of Freshwaters. Vol.22. No.1. P.1–94.
- Kottelat M., Bogutskaya N.G., Freyhof J. 2005. On the migratory Black Sea lamprey and the nomenclature of the ludoga, Peipsi, and ripus whitefishes (Agnatha: Petromyzontidae; Teleostei: Coregonidae) // Zoosystematica Rossica. Vol.14. P.181–186.
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European Freshwater Fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany. xiii + 646 p.
- Kottelat M., Freyhof J. 2009. Notes on the taxonomy and nomenclature of some European freshwater fishes // Ichthyological Exploration of Freshwaters. Vol.20. No.1. P.75–90.
- Kottelat M., Gesner J., Chebanov, M., Freyhof J. 2009a. *Huso huso* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Kottelat M., Gesner J., Freyhof J. 2009b. *Acipenser gueldenstaedtii* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Kottelat M., Gesner J., Freyhof J. 2009c. *Acipenser nudipectus* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Kottelat M., Gesner J., Freyhof J. 2009d. *Acipenser persicus* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Kottelat M., Gesner J., Freyhof J. 2009e. *Acipenser ruthenus* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Krieger J., Fuerst P.A. 2002. Evidence for a slowed rate of molecular evolution in the order Acipenseriformes // Molecular Biology and Evolution. Vol.19. P.891–897.
- Krieger J., Hett A.K., Fuerst P.A., Artyukhin E., Ludwig A. 2008. The molecular phylogeny of the order Acipenseriformes revisited // Journal of Applied Ichthyology. Vol.24 (Supplement 1). P.36–45.
- Krijgsman W., Stoica M., Vasiliev I., Popov V.V. 2010. Rise and fall of the Paratethys Sea during the Messinian Salinity Crisis // Earth and Planetary Science Letters. Vol.290. P.183–191.
- Krupp F. 1985. Systematik und Zoogeographie der Süßwasserfische des levantinischen Grabenbruchsystems und der Ostküste des Mittelmeeres. Dissertation zur Erlangung des Grades

- „Doktor der Naturwissenschaften“ am Fachbereich Biologie der Johannes Gutenberg-Universität in Mainz. Mainz. Vol.1. 215 p. Vol.2. 169 p.
- Krupp F., Schneider W. 1989 The fishes of the Jordan River drainage basin and Azraq Oasis // Fauna Saudi Arabia. Vol.10. P.347–416.
- Krylov V.I. 1984. An estimate of the effect of the Caspian seal (*Pusa caspica*) on fish populations // Canadian Translation of Fisheries and Aquatic Sciences. No.5066. P.1–15.
- Krynicky I.A. 1837. Conchylia tam terrestria, quam fluviatilia et e maribus adjacentibus Imperii Rossici indigena, quae pro mutua offeruntur historiae naturalis cultoribus commutatione // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. Vol.10. No.2. P.50–64.
- Kullander S.O. 1999. Fish species — how and why // Reviews in Fish Biology and Fisheries. Vol.9. P.325–352.
- Kullander S.O., Fernholm B. 2003. Geotriidae (Southern lampreys) // R.E. Reis, S.O. Kullander, C.J. Ferraris, Jr. (eds.). Checklist of the Freshwater Fishes of South and Central America. Porto Alegre: EDIPUCRS, Brasil. P.11–12.
- La Cépède [Lacépède B.G.E.]. 1803. Histoire naturelle des poissons. T.5. Paris: Plassan. i–xlviii+ 4–803 p., 21 tbl.
- Lamarck J.P.B.A. de Monet de. 1819. Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, présentant les caractères généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales espèces qui s’y rapportent; précédée d’une introduction offrant la détermination des caractères essentiels de l’animal, sa distinction du végétal et des autres corps naturels, enfin, l’exposition des principes fondamentaux de la zoologie. Tome sixième. Première partie. Paris: Verdière. P.i–vi+1–343.
- Lang N.J., Roe K.J., Renaud C.B., Gill H.S., Potter I.C., Freyhof J., Naseka A.M., Cochran P., Pérez H.E., Habit E.M., Kuhajda B.R., Neely D.A., Reshetnikov Y.S., Salnikov V.B., Stoumboudi M.Th., Mayden R.L. 2009. Novel relationships among lampreys (Petromyzontiformes) revealed by a taxonomically comprehensive molecular data set // L.R. Brown, S.D. Chase, M.G. Mesa, R.J. Beamish, P.B. Moyle (eds). Biology, Management, and Conservation of Lampreys in North America. American Fisheries Society Symposium. No.72. P.41–55.
- Larmuseau M.H.D., Huyse T., Vancampenhout K., Van Houdt J.K.J., Volckaert F.A.M. 2010. High molecular diversity in the rhodopsin gene in closely related goby fishes: A role for visual pigments in adaptive speciation? // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol.55. P.689–698.
- Laskarev V. 1924. Sur les equivalents du Sarmatien superieur en Serbie // P. Vujević (ed.). Recueil de travaux offert à M. Jovan Cvijic par ses amis et collaborateurs. Beograd: Drzhavna Shtamparija. P.73–85.
- Lelek A. 1987. The Freshwater Fishes of Europe. Vol.9. Threatened Fishes of Europe. Wiesbaden: AULA-Verlag. 343 p.
- Linck H.F. 1789. Versuch einer Eintheilung der Fische nach den Zähnen // Magazin für das Neueste aus der Physik und Naturgeschichte. Gotha. Vol.6. No.3. P.28–38.
- Linnaeus C.1758. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus 1. Editio decima, reformata. Holmia (Stockholm): Laurentii Salvii. iv+824 p.
- Locard A. 1883. Malacologie des lacs de Tibériade, d’Antioche et d’Homs, Syrie // Archives du Muséum d’Histoire Naturelle de Lyon. Vol.3. P.195–293.
- Locard A. 1893. Les Dreissensia du système européen, d’après la collection Bourguignat // Revue Suisse de Zoologie. Vol.1. P.113–185.

- Lodge D.M. 1993. Biological invasions: lessons for ecology // Trends in Ecology and Evolution. Vol.8. No.4. P.133–137.
- Lönnberg E. 1896. Linnean type-specimens of birds, reptiles, batrachians and fishes in the Zoological Museum of the R. Univeristy in Upsala // Bihang Kungliga Svenska Vetenskaps-akademiens Handlingar. Vol.22. No.4(1). P.1–45.
- Lönnberg E. 1900a. Contributions to the ichthyology of the Caspian Sea // Bihang Kungliga Svenska Vetenskaps-akademiens Handlingar. Vol.26. No.4(8). P.3–38. (Перевод опубликован в Вестнике рыбопромышленности. Т.16. С.30–39.)
- Lönnberg E. 1900b. Short notes on Caspian fishes // Revue Internationale de Pêche et de Pisciculture, St. Petersburg. Vol.2. No.2. P.3–6.
- Lovetsky A. 1834. Diagnosis piscium ad genus Acipenserinum pertinentium, praeprimis eorum, qui habitant in aquis Imperii Rossici // Nouveaux mémoires de la Société impériale des naturalistes de Moscou. Vol.3. P. 253–264.
- Ludwig A., May B., Debus L., Jenneckens I. 2000. Heteroplasmy in the mtDNA control region of sturgeon (*Acipenser*, *Huso* and *Scaphirhynchus*) // Genetics. Vol.156. P.1933–1947.
- Ludwig A., Bohlen J., Wolter C., Pitra C. 2001. Phylogenetic relationships and historical biogeography of spined loaches (Cobitidae, *Cobitis* and *Sabanejewia*) as indicated by variability of mitochondrial DNA // Zoological Journal of the Linnaean society. Vol.131. No.3. P.381–392.
- Lueken W. 1967. Süßwasserfische der Türkei 5. Teil Syngnathidae // Mitteilungen aus dem hamburgischen Zoologischen Museum und Institut. Vol.64. P.127–146.
- Machordom A., Doadrio I. 2001a. Evidence of a Cenozoic Betic-Kabilian connection based on freshwater fish phylogeography (*Luciobarbus*, Cyprinidae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol.18. No.2. P.252–263.
- Machordom A., Doadrio I. 2001b. Evolutionary history and speciation modes in the cyprinid genus *Barbus* // Proceedings of the Royal Society of London. Vol.268. P.1297–1306.
- Mamaev V. 2002. The Caspian Sea — enclosed and with many endemic species. European Environmental Agency. Europe's biodiversity — biogeographical regions and seas, http://reports.eea.eu.int/report_2002_0524_154909/en/page172.html
- Masuda H., Amaoka K., Araga C., Uyeno T., Yoshino T. 1984. The fishes of the Japanese Archipelago. Tokyo: Tokai Univ. Press. Text. i-xxii+437 p., Atlas. Pls. 1–370.
- May G., Gelembuik G., Panov V.E., Orlova M.I., Lee C. 2006. Molecular ecology of zebra mussel invasions // Molecular Ecology. Vol.15. P.1021–1031.
- Mayden R.L. 1997. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem // M.F. Claridge, H.A. Dawah, M.R. Wilson (eds.) Species: The Units of Biodiversity. Chapman & Hall, London, New York, Tokyo. P.381–424.
- McKay S.I., Miller P.J. 1997. The affinities of European sand gobies (Teleostei: Gobiidae) // Journal of Natural History. Vol.31. P.1457–1482.
- McNeil W.J. 1979. Review of transplantation and artificial recruitment of anadromous species, P.547–554 // T.V.R. Pillay, W.M. Dill (eds.). Advances in Aquaculture. Papers presented at the FAO Technical Conference on Aquaculture Kyoto, Japan, 26 May — 2 June 1976. Farnham, Surrey: Fishing News Books. xviii+653 p.
- Meek A. 1916. The migrations of fish. London: Edward Arnold. 427 p.
- Melville R.V., Smith J.D.D. (eds.). 1987. Official lists and indexes of names and works in zoology. London: The International Trust for Zoological Nomenclature. 366 p.
- Mendel, J., Lusk S., Vasil'eva E. D., Vasil'ev V. P., Lusková V., Ekmekci F. G., Erk'akan F., Ruchin A., Kosco J., Vetesnik L., Halacka K., Sanda R., Pashkov A. N., Reshetnikov S. I.

2008. Molecular phylogeny of the genus *Gobio* Cuvier, 1816 (Teleostei: Cyprinidae) and its contribution to taxonomy // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. Vol.47. P.1061–1075.
- Ménétries E. 1832. Catalogue raisonné des objets de zoologie recueillis dans le voyage au Caucase et jusqu'aux frontières actuelles de la Perse entrepris par ordered s.m. L' Empereur. St. Pétersbourg: L'Académie impériale des sciences. 272 p.
- Middendorff A. 1849. Beiträge zu einer Malacozoologia rossica // *Mémoires de l'Académie Impériale des sciences de Saint-Pétersbourg, sixième série, Sciences mathématiques et physiques*. Vol.6. P.1–49.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Washington, DC: Island Press. 134 p.
- Miller P.J. 1973. The osteology and adaptive features of *Rhyacichthys aspro* (Teleostei: Gobioidi) and the classification of gobioid fishes // *Journal of Zoology*. Vol.171. P.397–434.
- Miller P.J. 1986. Gobiidae // *Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean*. P.J.P. Whitehead, M.-L. Bauchot, J.-C. Hureau, J. Nielsen, and E. Tortonese (eds.). Paris: UNESCO. P.1019–1085.
- Miller P.J. 1990. The endurance of endemism: the Mediterranean freshwater gobies and their prospects for survival // *Journal of Fish Biology*. Vol.37. Supplement A. P.145–156.
- Miller P.J. 2003a. Family Atherinidae Risso, 1827 // P.J. Miller (ed.). *The Freshwater Fishes of Europe*. Vol.1. Mugilidae, Atherinidae, Atherinopsidae, Blenniidae, Odontobutidae, Gobiidae 1. Wiebelsheim: AULA-Verlag. P.43–77.
- Miller P.J. (ed.). 2003b. Family Gobiidae Risso, 1826 // P.J. Miller (ed.). *The freshwater fishes of Europe*. Vol.8/I. Mugilidae, Atherinidae, Atherinopsidae, Blenniidae, Odontobutidae, Gobiidae 1. Wiebelsheim: AULA-Verlag. P.157–404.
- Miller P.J. (ed.). 2004. *The freshwater fishes of Europe*. Vol.8/II. Gobiidae 2. Wiebelsheim: AULA-Verlag. 478 p.
- Mills E.L., Chrisman J.R., Baldwin B., Owens R.W., O'Gorman R., Howell T., Roseman E.F., Rath M.K. 1999. Changes in the dreissenid community in the Lower Great Lakes with emphasis on southern Lake Ontario // *Journal of Great Lakes Research*. Vol.25. No.1. P.187–197.
- Mills E.L., Rosenberg G., Spidle A.P., Ludyansky M., Pligin Y. 1996. A review of biology and ecology of the quagga mussel (*Dreissena bugensis*), a second species of freshwater dreissenid introduced to North America // *American Zoologist*. Vol.36. P. 271–286.
- Mlikovsky J. 2008. Review of ornitological records made by S.G. Gmelin and C.Hablizl in Iran in 1770–1774 // *Podoces*. Vol.3. No.1/2. P.97–131.
- Mordukhai-Boltovskoi P.D. 1979. Contribution and distribution of Caspian fauna in the light of modern data // *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*. Vol.64. P.1–38.
- Mousavi Sabet H., Kamali A., Soltani M., Bani A., Esmacili H.R., Rostami H., Vatandoust S., Moradkhani Z. 2011a. Age, reproduction, and fecundity of a population of *Cobitis* sp. (Actinopterygii: Cypriniformes: Cobitidae) from the Babolrud River in the southern Caspian Sea basin // *Acta Ichthyologica et Piscatoria*. Vol.41. No.2. P.117–122.
- Mousavi-Sabet H., Vasil'eva E.D., Vatandoust S., Vasil'ev V.P. 2011b. *Cobitis faridpaki* sp. nova, a new spined loach species (Cobitidae) from the southern Caspian Sea basin // *Journal of Ichthyology*. Vol.51. No.10. P.925–931.
- Mousavi-Sabet H., Yerli S.V., Vatandoust S., Özeren S.C., Moradkhani Z. 2012a. *Cobitis keyvani* sp. nova — a new species of spined-loach from south of the Caspian Sea basin

- (Teleostei: Cobitidae) // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. Vol.12. No.1. P.7–13.
- Mousavi-Sabet H., Kamali A., Soltani M., Bani A., Esmacili H.R., Khoshbavar Rostami H., Vatandoust S., Moradkhani Z. 2012b. Reproductive biology of *Cobitis keyvani* (Cobitidae) from the Talar River in the southern Caspian Sea basin // Iranian Journal of Fisheries Sciences. Vol.11. No.2. P.383–393.
- Müller P., Geary D.H., Magyar I. 1999. The endemic molluscs of the Late Miocene Lake Pannon: their origin, evolution, and family level taxonomy // Lethaia. Vol.32. P. 47–60.
- Myers G.S. 1938. Fresh-water fishes and West Indian zoogeography // Annual Reports of Smithsonian Institution for 1937. P.339–364.
- Myers G.S. 1949a. Salt-tolerance of fresh-water fish groups in relation to zoogeographical problems // Bijdragen tot de Dierkund. Vol.28. P.315–322.
- Myers G.S. 1949b. Usage of anadromous, catadromous and allied terms for migratory fishes // Copeia. 1949. No.2. P.89–97.
- Myers G.S. 1951. Freshwater fishes and East Indian zoogeography // Stanford Ichthyological Bulletin. Vol.4. P.11–21.
- Myers G.S. 1965. *Gambusia*, the fish destroyer // Tropical Fish Hobbyist. Vol.13. No.5. P.31–32, 53–54.
- Nakabo T. 2002. (ed.). Fishes of Japan with pictorial keys to the species. English edition. Kanagawa, Japan: Tokai University Press. 866 p.
- Nalbant T. 1963. A study of the genera of Botiinae and Cobitinae (Pisces, Ostariophysi, Cobitidae) // Travaux du Muséum d'Histoire naturelle «Grigore Antipa», București. Vol.4. P.343–379.
- Nalbant T. T. 1994. Studies on loaches (Pisces: Ostariophysi: Cobitidae). I. An evaluation of the valid genera of Cobitinae // Travaux du Muséum d'Histoire naturelle «Grigore Antipa», București. Vol.34. P.375–380.
- Naseka A.M. 1996. Comparative study on the vertebral column in the Gobioninae (Cyprinidae, Pisces) with special reference to its systematics // Publicaciones Especiales. Instituto Español de Oceanografía. No.21. P.149–167.
- Naseka A.M., Bogutskaya N.G. 2009. Fishes of the Caspian Sea: zoogeography and updated check-list // Zoosystematica Rossica. Vol.18. No.2. P.295–317.
- Naseka A.M., Diripasko O.A. 2008. A recent record of a parasitic *Lampetra* from the Sea of Azov // Ichthyological Exploration of Freshwaters. Vol.19. No.4. 283–287.
- Neilson M.E., Stepien C.A. 2009a. Escape from the Ponto-Caspian: Evolution and biogeography of an endemic goby species flock (Benthophilinae: Gobiidae: Teleostei) // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol.54. P.84–102.
- Neilson M.E., Stepien C.A. 2009b. Evolution and phylogeography of the tubenose goby genus *Proterorhinus* (Gobiidae: Teleostei): evidence for new cryptic species // Biological Journal of the Linnean Society. Vol.96. P.664–684.
- Neilson M.E., Stepien C.A. 2011. Historic speciation and recent colonization of Eurasian monkey gobies (*Neogobius fluviatilis* and *N. pallasii*) revealed by sequences, microsatellites, and morphology // Diversity and Distribution. Vol.17. No.4. P.688–702.
- Nelson J.S. 1994. Fishes of the World. 3rd Ed. New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore: John Wiley & Sons. xvii+600 p.
- Nelson J.S. 2006. Fishes of the World, 4th edition. Hoboken, NJ: John Wiley & Sons. xix+601 p.
- Nevesskaja L.A., Paranova N.P., Popov S.V. 2001. History of Lymnocardinae (Bivalvia, Cardidae) // Paleontological Journal. Vol.35. Suppl.3. P.147–217.

- Nevesskaja L.A. 2007. History of the genus *Didacna* (Bivalvia: Cardiidae) // Paleontological Journal. Vol.41. No.9. P.861–949.
- Nichols J.T. 1925. The two chinese loaches of the genus *Cobitis* // American Museum Novitates. No.170. P.1–4.
- Nordmann A., von. 1838. Bericht an die Kaiserliche Akademie der Wissenschaften über eine neue Fischgattung (Genus) aus der Familie der Gobioiden // Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg. Vol.3. P.328–332.
- Nordmann A., de. 1840. Prodrome de l'ichthyologie pontique P.353–549, 32 pls // A. de Sainson, F. Le Play, A. Huot, J.H. Léveillé, D.A.M. Raffet, L. Rousseau, A. de Nordmann & A. du Ponceau, Voyage dans la Russie méridionale et la Crimée, par la Hongrie, la Vallachie et la Moldavie, exécuté en 1837, sous la direction de M. Anatole de Démidoff. Tome troisième. Observations sur la faune pontique. Paris: Bourdin. P.353–549. 32 pls. (Текст датирован 1840 годом, том рисунков опубликован в 1842 г.)
- Nuttall C.P. 1990. Review of the Caenozoic heterodont bivalve superfamily Dreissenacea // Palaeontology. Vol. 33. No.3. P.707–737.
- Oken L. 1817. Cuviers und Oken's Zoologien neben einander gestellt // Isis. Vol.8. No.144–147. P.1145–1179+1779–1782+1182–1184.
- Orlova M.I., Muirhead J.R., Antonov P.I., Shcherbina G.K.H., Starobogatov Y.I., Biochino G.I., Therriault T.W., MacIsaac H.J. 2004. Range expansion of quagga mussels *Dreissena rostriformis bugensis* in the Volga River and Caspian Sea basin // Aquatic Ecology. Vol.38. P.561–573.
- Orlova M.I., Therriault T., Antonov P., Shcherbina G. 2005. Invasion ecology of quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*): a review of evolutionary and phylogenetic impacts // Aquatic Ecology. Vol.39. No.4. P.401–418.
- Oshima M. 1919. Contributions to the study of the freshwater fishes of the Island of Formosa // Annals of Carnegie Museum. Vol.12. No.3. P.169–328. Pls.48–53.
- Ostroumoff A.A. 1893. Catalogue des Mollusques de la Mer Noire et d'Azov observe jusqu'a ce jour a l'e'tat vivant // Zoologischer Anzeiger. T.16. No.422. P.245–247.
- Özuluğ M., Freyhof J. 2011. Revision of the genus *Squalius* in Western and Central Anatolia, with description of four new species (Teleostei: Cyprinidae) // Ichthyological Exploration of Freshwaters. Vol.22. No.2. P. 107–148.
- Page L.M., Burr B.M. 1991. A field guide to freshwater fishes. Boston: Houghton Mifflin. 432 p.
- Pallas P.S. 1771. Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs. Erster Theil. Physicalische Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs im 1768 und 1769sten Jahre. St. Petersburg: Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. [12]+504 p. Tabs. 1–11+Tabs. A–L.
- Pallas P.S. 1773a. Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs. Zweyter Theil. Erstes Buch vom Jahr 1770. Physicalische Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs im 1770sten Jahr. St. Petersburg: Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. S. [4]+1–368 p.
- Pallas P.S. 1773b. Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs. Zweyter Theil. Zweites Buch vom Jahr 1771. St. Petersburg: Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. P.371–744.
- Pallas P.S. 1776a. Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs. Dritter Theil. Vom Jahr 1772 und 1773. St. Petersburg: Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. P.[20]+1–454.

- Pallas P.S. 1776b. Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs. Reise aus Sibirien zurück an die Wolga in 1773sten Jahr. Das Dritten Theils. Zweytes Buch. Theil. St. Petersburg: Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. P.457–760+[26].
- Pallas P.S. 1787. Piscium novae species descriptae // Nova Acta Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae. Vol.1(1783) (Extraits des mémoires). P.347–360.
- Pallas P.S. 1814. Zoographia rosso-asiatica, sistens omnium animalium in extenso Imperio Rossico et adjacentibus maribus observatorum recensionem, domicilia, mores et descriptiones anatomen atque icones plurimorum. Vol.3. Animalia monocardia seu frigidi sanguinis imperii rosso-asiatici. Petropolis: Academia Scientiarum. i-vii+428+i-cxxv, pls. 1, 13, 14, 15, 20, 21.
- Patterson C., Rosen D.E. 1977. Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils // Bulletin of the American Museum of Natural History. Vol.158. P.81–172.
- Parenti L.R., Rauchenberger M. 1989. Systematic overview of the poeciliines // G.K. Meffe, F.F. Snelson, Jr. (eds.). Ecology and Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae). Jersey City, NJ: Prentice Hall. P.3–12.
- Peng Z., Ludwig A., Wang D., Diogo R., Wei Q., He S. 2007. Age and biogeography of major clades in sturgeons and paddlefishes (Pisces: Acipenseriformes) // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol.42. No.3. P.854–862.
- Penzo E., Gandolfi G., Bargelloni L., Colombo L., Patarnello T. 1998. Messinian salinity crisis and the origin of freshwater lifestyle in western Mediterranean gobies // Molecular Biology and Evolution. Vol.15. P.1472–1480.
- Perdices A., Doadrio I. 1997. Phylogenetic relationships and classification of the genera *Cobitis* and *Sabanejewia* (Cobitidae) based on allozyme data // Ninth International Congress of European Ichthyologists (CEI9) «Fish Biodiversity». Italy 1997 (Napoli-Trieste). Book of Abstracts. P.71.
- Perdices A., Doadrio I. 2001. The molecular systematics and biogeography of the European cobitids based on mitochondrial DNA sequences // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol.19. No.3. P.468–478.
- Perdices A., Doadrio I., Economidis P.S., Bohlen J., Bănărescu P. 2003. Pleistocene effects on the European freshwater fish fauna: double origin of the cobitid genus *Sabanejewia* in the Danube basin (Osteichthyes: Cobitidae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol.26. No.2. P.289–299.
- Perea S., Böhme M., Zupančič P., Freyhof J., Šanda R., Özuluğ M., Abdoli A., Doadrio I. 2010. Phylogenetic relationships and biogeographical patterns in Circum-Mediterranean subfamily Leuciscinae (Teleostei, Cyprinidae) inferred from both mitochondrial and nuclear data // BMC Evolutionary Biology. Vol.10. P.265 (doi:10.1186/1471-2148-10-265).
- Peters W.[C.H.] 1881. [...über die von der chinesischen Regierung zu der internationalen Fischerei-Ausstellung gesandte Fische Sammlung aus Ningpo] // Monatsberichte der Königlich-Preussischen Akademie des Wissenschaften zu Berlin. 4. November 1880. P.921–927.
- Petrov V.V. 1930. Die geographische Variabilität von *Alburnus alburnus* L. // Zoologischer Anzeiger. Vol.88. P.141–150.
- Pezold F. 1993. Evidence for the monophyletic Gobiidae // Copeia. 1993. No.3. P.634–643.
- Pezold F.L. 2011. Systematics of the family Gobionellidae // R.A. Patzner, J.L. Van Tassell, M. Kovacic, B.G. Kapoor (eds.). The biology of gobies. Enfield, NH, USA: Science Publishers Inc. P.87–97.

- Philippi R.A. 1836. Enumeratio molluscorum Siciliæ cum viventium tum in tellure tertiaria fossilium, quae in itinere suo observavit. Vol.1. Berolini. P.1–14+1–267. Tabs1–12.
- Pinchuk V.I. 1980. The lateral-line system of *Caspiosoma caspium* (Kessler, 1877) and the systematic status of *Asra turcomanus* Iljin, 1941 // Journal of Fish Biology. Vol.17. P.231–235.
- Poey F. 1851–1854. Memorias sobre la historia natural de la Isla de Cuba, acompanadas de sumarios latinos y extractos en frances. Vol.1. Habana: De Barcina. 463 p., 34 pls.
- Poiret J.L.M. 1789. Voyage en Barbarie, ou lettres écrites de l'ancienne Numidie pendant les années 1785 & 1786, sur la religion, les coutumes & les mœurs des maures & des arabes-bédoins; avec un essai sur l'histoire naturelle de ce pays. Seconde partie. Paris: La Rochelle. [1–2]+1–315+[1–4] p.
- Popov S.V., Rögl F., Rozanov A.Yu., Steiniger F.F., Shcherba I.G., Kovac M. 2004. Lithological-Paleogeographic maps of Paratethys. Late Eocene to Pliocene. Courier Forschungsinstitut Senckenberg. No.250. 46 p., 1–10 maps.
- Popov S.V., Shcherba I.G., Ilyina L.B., Nevesskaya L.A., Paramonova N.P., Khondkarian S.O., Magyar I. 2006. Late Miocene to Pliocene palaeogeography of the Paratethys and its relation to the Mediterranean // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. Vol.238. P.91–106.
- Por F.D. 1978. Lessepsian migration: the flux of Red Sea biota into Mediterranean by way of the Suez Canal. Berlin: Springer Verlag. 228 p.
- Pourkazemi M., Nazari S., Bakhshalizadeh S. 2010. Karyotype analysis in white bream (*Blicca bjoerkna transcaucasica*) from north coast of Iran // Iranian Journal of Fisheries Sciences. Vol.9. No.3. P.454–463.
- Pourkazemi M., Skibinski D.O.F., Beardmore J.A. 2000. A preliminary study on phylogenetic relationship between five sturgeon species in the Iranian coastline of the Caspian Sea // Iranian Journal of Fisheries Science. Vol.2. No.1. P.1–12, 107–108.
- Qiwei W. 2009. *Acipenser stellatus* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Ráb P., Collares-Pereira, M. J. 1995. Chromosomes of European cyprinid fishes (Cyprinidae, Cypriniformes): a review // Folia Zoologica. Vol.44. No.3. P. 193–214.
- Rafinesque C.S. 1820. Natural history of the fishes of the Ohio River and its tributary streams. Fishes of the River Ohio // The Western Review and Miscellaneous Magazine. Vol.2. May 1820. P.2–243 [цит. по: Jordan (1877) и Bailey, Eschmeyer (1988)].
- Rafinesque Schmalz C.S. 1810. Indice d'ittiologia siciliana ossia, catalogo metodico dei nomi latini, italiani, e siciliani dei pesci, che si rinvencono in Sicilia disposti secondo un metodo naturale eseguito da un'appendice che contiene la descrizione di alcuni nuovi pesci siciliani. Messina. 70 p., 2 pls.
- Rauchenberger M. 1989. Systematics and biogeography of the genus *Gambusia* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) // American Museum Novitates. No.2951. P.1–74.
- Reeve L.A. 1843. Conchologia iconica or, Illustrations of the shells of molluscos animals. Vol.2. Containing monographs of the genera Corbula, Arca, Triton, Glauconome, Myodora, Ranella, Mitra, Cardium, Isocardia. London: Reeve, Brothers. 229 p.
- Regan C.T. 1917. A revision of the clupeoid fishes of the genera *Pomolobus*, *Brevoortia* and *Dorosoma* and their allies // The Annals and Magazine of Natural History. Vol.19. P. 297–316.
- Reid D.F., Orlova M.I. 2002. Geological and evolutionary underpinnings for the success of Ponto-Caspian species invasion in the Baltic Sea and North American Great Lakes // Canadian Journal in Fisheries and Aquatic Sciences. Vol.59. No.7. P. 1144–1158.

- Renaud C.B. 1997. Conservation status of Northern hemisphere lampreys (Petromyzontidae) // Journal of Applied Ichthyology. Vol.13. P.143–148.
- Renaud C.B. 2011. Lampreys of the world. An annotated and illustrated catalogue of lamprey species known to date. FAO species catalogue for fishery purposes. No.5. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 109 p.
- Renier S.A. 1804. Tavola alfabetica delle Conchiglie Adriatiche. Nominated dicto il sistema di Linneo. Edizione di Gmelin. Padua. Tabs.5–8.
- Rezaei E., Vatandoust S., Kazemian M., Anvaarifar H. 2012. Morphological variability of the *Aspius aspius taeniatus* (Eichwald, 1831) in the southern Caspian Sea basin // Iranian Journal of Fisheries Sciences. Vol.11. No.3. P.627–643.
- Richardson J. 1836. Appendix. 1. Zoological Remarks // G. Back. Narrative of the Arctic land expedition to the mouth of the Great Fish River, and along the shores of the Arctic Ocean in the years 1833, 1834, and 1835. Part 3. P.475–522.
- Richardson J. 1845. Ichthyology. Part 3. // R.B. Hinds (ed.). 1845–1846. The zoology of the voyage of H.M.S. Sulphur, under the command of Captain Sir Edward Belcher, R.N., C.B., F.R.G.S., etc., during the years 1836–42. No.10. London: Smith, Elder & Comp. P.53–150, pls.35–64.
- Richardson J. 1846. Report on the ichthyology of the seas of China and Japan // Report of the British Association for the Advancement of Science. 15th meeting. 1845. London: Richard & John E. Taylor. P.187–320.
- Risso A. 1810. Ichthyologie de Nice, ou histoire naturelle des poissons du département des Alpes Maritimes. Paris: F. Schoell. i-xxxvi+1–388 p., pls. 1–11.
- Rögl F. 1998. Paleogeographic consideration for the Mediterranean and Paratethys seaways (Oligocene to Miocene) // Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Vol.99A. P.279–310.
- Rögl F. 1999. Mediterranean and Paratethys. Facts and hypotheses of an Oligocene to Miocene paleogeography (short overview) // Geologica Carpathica. Vol.50. No.4. P.339–349.
- Röse A.F. 1793. Petri Artedi Angermannia-Sueci synonymia nominum piscium fere omnium; in qua recensio fit nominum piscium, omnium facile authorum, qui umquam de piscibus scripsere: uti graecorum, romanorum, barbarorum, nec. non omnium insequentium ichthyologorum, una cum nominibus inquilinis variarum nationum. Ichthyologiae pars IV. Editio II. Gypsewaldia [Greifswald (Грайфсвальд, Германия)]: A.F. Röse. 140 p.
- Rosen D.E. 1973. Interrelationships of higher euteleostean fishes // P.H. Greenwood, R.S. Miles, C. Patterson (eds.). Interrelationships of fishes. Zoological Journal of Linnean Society. Vol.53. Suppl.1. New York: Academic Press. P.397–513.
- Rosenberg G., Ludyanskiy M.L. 1994. A nomenclatural review of *Dreissena* (Bivalvia: Dreissenidae) with identification of the quagga mussel as *Dreissena bugensis* // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. Vol.51. P.1474–1484.
- Rossmässler E.A. 1835. Iconographie der Land- und Süßwasser Mollusken, mit vorzüglicher Berücksichtigung der europäischen noch nicht abgebildeten Arten. Vol.1. Part 1. Dresden–Leipzig. vi+132 p. 5 tabs.
- Rousseau L. 1842. Description des principaux fossils de la Crimée // A. de Sainson, F. Le Play, A. Huot, J.H. Léveillé, D.A.M. Raffet, L. Rousseau, A. de Nordmann & A. du Ponceau. Voyage dans la Russie méridionale et la Crimée, par la Hongrie, la Vallachie et la Moldavie, exécuté en 1837, sous la direction de M. Anatole de Démidoff. Vol.2. Paris: Bourdin. P.781–819. 12 pls.

- Roveri M., Bertini A., Cosentino D., Di Stefano A., Gennari R., Gliozzi E., Grossi F., Iaccarino S.M., Lugli S., Manzi V., Taviani M. 2008. A high-resolution stratigraphic framework for the latest Messinian events in the Mediterranean area // *Stratigraphy*. Vol.5. P.323–342.
- Ruban G.I., Libosvarsky J. 1987. Morphologic similarity between typical roach, *Rutilus rutilus typicus*, and Siberian roach, *Rutilus rutilus lacustris* (Pallas) // *Folia Zoologica*. Vol.36. No.2. P.175–181.
- Sanford C.P.J. 1990. The phylogenetic relationships of salmonoid fishes // *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Zoology series)*. Vol.56. P.145–153.
- Sanjur O.I., Carmona J.A., Doadrio I. 2003. Evolutionary and biogeographical patterns within Iberian populations of the genus *Squalius* inferred from molecular data // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. Vol.29. P.20–30.
- Sanzo L. 1911. Distribuzione della papille cutanee (organi ciatiforme) e suo valore sistematico nei Gobi // *Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*. Vol.20. P.249–328.
- Sauvage H.E. 1874. Notices ichtyologiques // *Revue et magasin de zoologie pure et appliquée*. Ser.3. Vol.2(37). P.332–337.
- Sawada Y. 1982. Phylogeny and zoogeography of the superfamily Cobitoidea (Cypronoidei, Cypriniformes) // *Memoirs of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University*. Vol.28. No.2. P.65–223.
- Schrank F. von Paula. 1798. Fauna Boica. Durchgedachte Geschichte der in Baiern einheimischen und zahmen Thiere. Erster Band, zweite Abteilung. Nürnberg: Stein'schen Buchhandlung. S.295–720.
- Schultz L.P. 1946. A revision of the genera of mullets, fishes of the family Mugilidae, with descriptions of three new genera // *Proceedings of the United States National Museum*. Vol.96. P.377–395.
- Schulz H.-M., Vakarc G., Magyar I. 2005. The birth of the Paratethys during the Early Oligocene: from Tethys to an ancient Black Sea analogue? // *Global and Planetary Change*. Vol.49. No.3–4. P.163–176.
- Segerstråle S. 1966. Adaptational problems involved in the history of glacial relicts of Eurasia and North America // *Revue Roumaine de Biologie, Série de Zoologie*. Vol.11. P.1–25.
- Senou H., Randall J.E., Okiyama M. 1996. *Chelon persicus*, a new species of mullet (Perciformes: Mugilidae) from the Persian Gulf // *Bulletin of the Kanagawa Prefectural Museum (Natural Sciences)*. Vol.25. P.71–76.
- Simonovic P.D. 1999. Phylogenetic relationships of Ponto-Caspian gobies and their relationship to the Atlantic-Mediterranean Gobiidae // *Journal of Fish Biology*. Vol.54. P.533–555.
- Simonovic P.D., Nikolic V.P., Skora K.E. 1996. Vertebral number in Ponto-Caspian gobies: phylogenetic relevance // *Journal of Fish Biology*. Vol.49. P.1027–1029.
- Slastenenko E.P. 1939. Les poissons de la Mer Noire et de la Mer d'Asov // *Annales scientifiques de l'Université de Jassy, Seconde Section, Sciences Naturelles*. Vol.25. No.1 (1939[1938]). P.1–196.
- Šlechtová V., Bohlen J., Perdices A. 2008. Molecular phylogeny of the freshwater fish family Cobitidae (Cypriniformes: Teleostei): Delimitation of genera, mitochondrial introgression and evolution of sexual dimorphism // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. Vol.47. P.812–831.
- Šlechtová V., Bohlen J., Tan H.H. 2007. Families of Cobitoidea (Teleostei; Cypriniformes) as revealed from nuclear genetic data and the position of the mysterious genera *Barbucca*, *Psilorhynchus*, *Sepenticobitis* and *Vaillantella* // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. Vol.44. P.1358–1365.

- Smith L.D., Wonham M.J., McCann., Reid D.M., Ruiz G.M., Carlton J.T. 1996. Shipping study II. Biological invasions by nonindigenous species in United States Waters: quantifying the role of ballast water and sediments. The National Sea Grant Project Report. Connecticut. 97 p.
- Smitt F. 1886. Kritisk förteckning öfver de i Riksmuseum befintliga Salmonider // Kungliga Svenska Vetenskapsak-Ademiens Handlingar. Vol.21. No.8. P.1–290.
- Smitt F.A. 1899. Preliminary notes on the arrangement of the genus *Gobius*, with an enumeration of its European species // Öfversigt af Kongliga Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar. No.6. P.543–555.
- Song C.B., Near T.J., Page L.M. 1998. Phylogenetic relations among percoid fishes as inferred from mitochondrial Cytochrome b DNA sequence data // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol.10. No.3. P. 349–353.
- de Souza J.R.B., da Rocha C.M.C., de Lima M.d.P.R. 2005. Ocorrência do bivalve exótico *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad) (Mollusca, Bivalvia), no Brazil // Revista Brasileira de Zootologia. Vol.22. No.4. P.1204–1206.
- Starobogatov Ya. I. 2000. Caspian endemic genus *Andrusovia* (Gastropoda, Pectinibranchia, Horatiidae) // Ruthenica. Vol.10. No.1. P.37–42.
- Stearley R.F., Smith G.R. 1993. Phylogeny of the Pacific trouts and salmon (*Oncorhynchus*) and genera of the family Salmonidae // Transactions of the American Fisheries Society. Vol.122. No.1. P.1–33.
- Steindachner F. 1866. Ichthyologische Mittheilungen (IX.). Ueber ein neues Cyprinoiden-Geschlecht von Hongkong // Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Vol.16. P.761–796. Tfl.13–18.
- Steininger F.F., Senes J., Kleemann K., Rögl F. (eds.) 1985. Neogene of the Mediterranean Tethys and Paratethys. Vienna: I.H. Peter Press. Vol.1. P.1–189, 10 maps. Vol.2. P.1–536.
- Stepien C.A., Tumeo M.A. 2006. Invasion genetics of Ponto-Caspian gobies in the Great Lakes: a 'cryptic' species, absence of founder effects, and comparative risk analysis // Biological Invasions. Vol.8. P.61–78.
- Stiassny M.L.J., Moore J.A. 1992. A review of the pelvic girdle of acanthomorph fishes, with comments on hypotheses of acanthomorph intrarelationships // Zoological Journal of Linnean Society. Vol.104. P. 209–242.
- Stoliczka F. 1870. Cretaceous fauna of southern India. The Pelecypoda, with a review of all known genera of this class, fossil and recent // Memoirs of the Geological Survey of India, Palaeontologia Indica, Parts 1–4. P.1–222, 12 plates.
- Svetovidov A.N. 1966. *Gobius lenkoranicus* Kessler, 1877. (Pisces): proposed suppression as a nomen dubium. Z.N.(S.) 1737 // Bulletin of Zoological Nomenclature. Vol.23. Pt.1. P.55–56.
- Svetovidov A.N. 1973a. Acipenseridae // J.-C. Hureau, T. Monod (eds.). Check-list of the Fishes of the North-eastern Atlantic and of the Mediterranean (CLOFNAM). Paris: UNESCO. Vol.1. P.82–84.
- Svetovidov A.N. 1973b. Clupeidae // J.-C. Hureau, T. Monod (eds.). Check-list of the Fishes of the North-eastern Atlantic and of the Mediterranean (CLOFNAM). Vol.1. Paris: UNESCO. P.99–109.
- Svetovidov A.N. 1964. Systematics of the North American anadromous clupeoid fishes of the genera *Alosa*, *Caspialosa*, and *Pomolobus* // Copeia. No.1. P.118–130.
- Szczerbowski J. 2002. *Carassius* // Bănărescu P.M., Paepke H.-J. (eds.). 2002. The Freshwater Fishes of Europe. Volume 5/III. Cyprinidae 2. Part III: *Carassius* to *Cyprinus*. Gasterosteidae. Wiebelsheim: AULA-Verlag. P.1–4.

- Takeda R., Fujie K. 1945. Distribution of some color pattern types of *Cobitis taenia* // Zoology Magazine. Vol.56. P.1–5. (япон.).
- Tang Q., Liu H., Mayden R.L., Xiong B. 2006. Comparison of evolutionary rates in the mitochondrial DNA cytochrome *b* gene and control region and their implications for phylogeny of the Cobitoidea (Teleostei: Cypriniformes) // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol.39. P.347–357.
- Temminck C.J., Schlegel H. 1846. Pisces // P.F. Siebold, de. Fauna Japonica sive descriptio animalium, quae in itinere per Japoniam, jussu et auspiciis superiorum, qui summum in India Batava imperium tenent, suscepto annis 1823–30 collegit, notis observationibus et adumbrationibus illustravit. XI-XII. Lugdunum Batavorum [Leiden (Лейден)]: A. Arnz et Soc. P.189–226.
- Thacker C.E. 2009. Phylogeny of Gobioidae and placement within acanthomorpha, with a new classification and investigation of diversification and character evolution // Copeia. 2009. No.1. P.93–104.
- Thacker C.E. 2011. Systematics of Gobiidae // R.A. Patzner, J.L. Van Tassell, M. Kovacic, B.G. Kapoor, N.H. Enfield (eds.). The biology of gobies. Enfield, NH: Science Publishers Inc. P.129–136.
- Thacker C.E., Roje D.M. 2011. Phylogeny of Gobiidae and identification of gobiid lineages // Systematics and Biodiversity. Vol.9. No.4. C.329–347.
- The International Commission on Zoological Nomenclature. 1985. International code of zoological nomenclature. Third Edition. Adopted by the XX General Assembly of the International Union of Biological Sciences. London: International Trust for Zoological Nomenclature in Association with British Museum (Natural History), Berkeley and Los Angeles: University of California Press. xx+338 p.
- The International Commission on Zoological Nomenclature. 1999. International Code of Zoological Nomenclature. Fourth Edition. Adopted by the International Union of Biological Sciences. English and French Edition. London: The International Trust for Zoological Nomenclature. 306 p.
- Therriault T.W., Docker M.F., Orlova M.I., Heath D.D., MacIsaac H.J. 2004. Molecular resolution of Dreissenidae (Mollusca: Bivalvia) including the first report of *Mytilopsis leucophaea* in the Black Sea basin // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol.30. P. 479–489.
- Thomson J.M. 1997. The Mugilidae of the world // Memoirs of the Queensland Museum. Vol.41(3). P.457–562.
- Tortonese E. 1961. Catalogo del tipi de pesci del Museo Civico di Storia Naturale di Genova. (Parte I) // Annali del Museo Civico di Storia Naturale «Giacomo Doria». Vol.72. P.179–191.
- Turan D., Yilmazi B.T., Kaya C. 2009. *Squalius kottelati*, a new cyprinid species (Teleostei: Cyprinidae) from Orontes River, Turkey // Zootaxa. No.2270. P.53–62.
- Turton W. 1840. A manual of the land and fresh-water shells of the British Islands. A new ed., thoroughly rev. and much enl., by John Edward Gray, with figures of each of the kinds. London: Longman, Orme, Brown, Green, and Longmans. 324 p.
- Van Beneden P.J. 1834. Memoire sur une nouvelle espèce du moule d'eau douce. Bulletins de l'Académie Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles. Vol.1. P.105, 116.
- Van Beneden P.J. 1835. Histoire naturelle et anatomique du *Dreissena polymorpha*, genre nouveau de la famille des Mytilacées // Bulletins de l'Académie Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles. Vol.2. P.25–26, 44–47.

- Van Damme D., Bogutskaya N., Hoffman R.C., Smith C. 2007. The introduction of the European bitterling (*Rhodeus amarus*) to west and central Europe // Fish and Fisheries. Vol.8. P.79–106.
- Vasil'ev V.P., Lebedeva E.B., Vasil'eva E.D. 2011. Evolutionary ecology of clonal-bisexual complexes in spined loaches from genus *Cobitis* (Pisces, Cobitidae) // Journal of Ichthyology. Vol.51. P.932–940.
- Vasilev V.P., Vasil'eva E.D. 1996. Biogeography of polyploid forms of European spined loaches from genus *Cobitis* (Cobitidae, Pisces) // American Society of Ichthyologists and Herpetologists, 76th Annual Meeting, June 13–19, 1996, New Orleans. Abstracts. P.308.
- Vasil'ev V.P., Vasil'eva E.D., Shedko S.V., Novomodny G.V. 2010. How many times has polyploidization occurred during acipenserid evolution? New data on the karyotypes of sturgeons (Acipenseridae, Actinopterygii) from the Russian Far East // Journal of Ichthyology. Vol.50. P.950–959.
- Vasil'eva E.D. 1996. Cranial data and some problems in the systematics of the genus *Atherina* (Atherinidae) // Publicaciones Especiales Instituto Español de Oceanografía. Vol.21. P.199–204.
- Vasil'eva E.D., Vasil'ev V.P. 1996. The description of *Neogobius iljini* sp. nov. within former *N. kessleri* (Gobiidae, Pisces) // Acta Universitatis Carolinae. Biologica. Vol.39. P. 261–270.
- Vasil'eva E.D., Vasil'ev V.P., Shedko S.V., Novomodny G.V. 2009. The revision of the validity of genus *Huso* (Acipenseridae) based on recent morphological and genetic data with particular reference to the kaluga *H. dauricus* // Journal of Ichthyology. Vol.49. No.10. P.861–867.
- Vasiliev I., Krijgsman W., Stoica M., Langereis C.G. 2005. Mio-Pliocene magnetostratigraphy in the southern Carpathian foredeep and Mediterranean–Paratethys correlations // Terra Nova. Vol.17. P.376–384.
- Vasiliev I., Krijgsman W., Langereis C.G., Panaiotu C.E., Matenco L., Berlotti G. 2004. Towards an astrochronological framework for the eastern Paratethys Mio–Pliocene sedimentary sequences of the FocYani basin (Romania) // Earth and Planetary Science Letters. Vol.227. P.231–247.
- Vatova A. 1959. Die Benthosfauna in den Zuchtgebieten für Seefische der nord-westlichen Adria // H.R. Hower, N.D. Riley (eds). XVth International Congress of Zoology, 16–23 July 1958. Proceedings. London. P.1053–1055.
- Vecsei P., Artyukhin, E. 2001. Threatened fishes of the world: *Acipenser persicus* Borodin, 1897 (Acipenseridae) // Environmental Biology of Fishes. Vol.60(2). P.160.
- Vecsei P., Artyukhin E., Peterson D. 2002a. Threatened fishes of the world: *Acipenser nudiventris* Lovetsky, 1828 (Acipenseridae) // Environmental Biology of Fishes. Vol.65(4). P.455–456.
- Vecsei P., Peterson D., Suciu R., Artyukhin E. 2007. Threatened fishes of the world, *Acipenser stellatus* Pallas, 1771 (Acipenseridae) // Environmental Biology of Fishes. Vol.78(3). P.211–212.
- Vecsei P., Suciu R., Peterson D. 2002b. Threatened fishes of the world: *Huso huso* (Linnaeus, 1758)(Acipenseridae) // Environmental Biology of Fishes. Vol.65(3). P.363–365.
- Vecsei P. 2001. Threatened fishes of the world: *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt & Ratzenburg, 1833 (Acipenseridae) // Environmental Biology of Fishes. Vol.60. No.4. P.362.
- Vest W. 1875. Ueber die genera Adacna, Monodacna und Didacna Eichw. und deren Stellung in System // Jahrbücher der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft. Vol.2. P.289–317.
- Vladykov V.[D.] 1929. Sur un nouveau genre de Cobitides: *Sabanejewia* // Bulletin du Muséum d'histoire naturelle. Ser.2. Vol.1. No.1. P.85–90.

- Vlasenko A.D., Pavlov A.V., Sokolov L.I., Vasil'ev V.P. 1989a. *Acipenser gueldenstaedti* Brandt, 1833 // J. Holčík (ed.) The freshwater fishes of Europe. Vol.1, part 2. General introduction to fishes. Acopenseriformes. Wiesbaden: AULA-Verlag. P.294–344.
- Vlasenko A.D., Pavlov A.V., Vasil'ev V.P. 1989b. *Acipenser persicus* Borodin, 1897 // J. Holčík (ed.) The freshwater fishes of Europe. Vol.1, part 2. General introduction to fishes. Acopenseriformes. Wiesbaden: AULA-Verlag. P.345–366.
- Walbaum I.I. 1792. Petri Artedi sueci genera piscium in quibus systema totum ichthyologiae proponitur cum classibus, ordinibus, generum characteribus, specierum differentiis, observationibus plurimis. Redactis speciebus 242 ad genera 52. Ichthyologiae, pars III. Grypeswaldia [Greifswald]: Ant. Ferdin. Röse. 723 p. 3 pls.
- Walton W.C. 1996. Occurrence of Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*) in the Oligohaline Hudson River, New York // Estuaries. Vol.19. No.3. P.612–618.
- Wheeler A.C. 1958. The Gronovius fish collection: a catalogue and historical account // Bulletin of the British Museum (Natural History) (Zoology series). No.1. P.187–249.
- Wheeler A.C. 1985. The Linnaean fish collection in the Linnean Society of London // Zoological Journal of the Linnaean Society. Vol.84. P.16–76.
- Whitehead P.J.P. 1970. The Reeves collection of Chinese fish drawings // Bulletin of the British Museum (Natural History) (Zoology series). Vol.3. No.7. P.193–233, pl. 29.
- Whitehead P.J.P. 1985. FAO species catalogue. Vol.7. Clupeoid fishes of the world (suborder Clupeoidei). Part 1. Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae. FAO Fisheries Synopsis No.125. Vol.7. Part 1. Paris: FAO. 303 p.
- Wierzbicka J. 1977. An attempt to explain affinities between *Blicca bjoerkna*, *Abramis brama* and *Abramis ballerus* on the grounds of their parasitic fauna // Acta Ichthyologica et Piscatoria. Vol.7. Fasc.1. P.3–13.
- Wilson M.V.H., Williams R.R.G. 1992. Phylogenetic, biogeographic and ecological significance of early fossil records of North American freshwater teleostean fishes // R.L. Mayden (ed.). Systematics, historical ecology and North American freshwater fishes. Stanford, California: Stanford University Press. P.224–244.
- Wooten M.C., Scribner K.T., Smith M.H. 1988. Genetic variability and systematics of *Gambusia* in the southeastern United States // Copeia. 1988. No.2. P.283–289.
- World Conservation Monitoring Centre. 1996. *Sander marinus* // IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. www.iucnredlist.org. Доступ 12.10.2011.
- Wu X., Chen Y., Chen X., Chen J. 1981. A taxonomic system and phylogenetic relationship of the families of the suborder Cyprinoidei (Pisces) // Scientia Sinica. Vol.24. P.563–572 (кит., рез. англ.).
- Zaitsev Yu., Mamaev V. 1997. Marine biological diversity in the Black Sea. A study of change and decline // Black Sea Environmental Series. Vol.3. New York: United Nations Publications. 208 p.
- Zaitsev Yu., Öztürk B. (eds). 2001. Exotic species in the Aegean, Marmara, Black, Azov and Caspian seas. Istanbul: Turkish Marine Research Foundation. 267 p.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

ПРИКНИЖНЫЙ ТОЛКОВЫЙ СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Принципы построения словаря

Словарь по своему типу является прикнижным русско-латинским толковым словарём терминов (исключая названия зоологических таксонов), т.е. в него включены только те термины, которые встречаются в тексте и нуждаются, на наш взгляд, в пояснении для облегчения работы с данной книгой.

Термины расставлены в алфавитном порядке и снабжены определениями и, в тех случаях, где, как нам казалось, это было полезным, краткими описаниями, касающимися этих терминов, прежде всего в контексте их использования в основном тексте.

Структура словарной статьи

1. В заголовке словарной статьи приводится термин на русском языке (прописным шрифтом) и его варианты или синонимы (строчным полужирным шрифтом), например, «**ПРЕДЧЕЛЮСТНАЯ КОСТЬ**, *жс.*, межчелюстная кость, *жс.*»; для каждого существительного приведено указание на грамматический род (м., ж. или ср.).

2. Перевод термина на латинский язык с указанием единственного и множественного числа, например, «**os praemaxilla**, *мн. ossa praemaxillae*; *os praemaxillare*, *мн. ossa praemaxillaria*»; полужирным шрифтом приведён основной термин, его варианты или синонимы — обычным шрифтом.

3. Определение термина.

4. Описание понятия (за знаком «*»); в тексте определения и описания ссылки на другие статьи выделены курсивом, например, «Покровная кость, участвующая в образовании верхней челюсти, располагающаяся впереди от *верхнечелюстной кости*».

5. В конце статьи отдельно приведены ссылка (См.) на термин-синоним (полный или частичный) и ссылка (Ср.) на термин, сравнение с которым позволяет полнее раскрыть смысл данного термина.

Перевод термина на латинский язык отсутствует в случаях, когда термин не относится к классической морфологической (анатомической) терминологии. Раздел 5 также может отсутствовать.

Словарь построен в основном на материале различных русских и зарубежных обобщающих сводок, учебников, энциклопедических словарей, справочников и отдельных исследований (Gregory, 1933; Шмальгаузен, 1938; Devillers, 1947; Догель, Зенкевич, 1940; Безносова, Журавлёва, 1965; Harder, 1975; Гуртовой и др., 1976; Гиляров, 1986; Кэрролл, 1992; Иванов, Черепанов, 2004; Зонн, 2004; Чере-

панов, Иванов, 2007; Coad, McAllister, 2007; Вестхайде, Ригер, 2008; Рупперт и др., 2008). Словарь не претендует на исчерпывающую точность определений или полноту синонимов. Основной задачей было представить такие определения и описания терминов, которые в наибольшей степени соответствуют контексту, в котором они употреблены в данной книге.

АБДОМИНАЛЬНЫЙ БРЮШНОЙ ПЛАВНИК, м. *pinna ventralis abdominalis*, мн. *pinnae ventrales andominales*. Брюшной плавник, расположенный на брюхе недалеко от начала анального плавника (рис. 8г). См. *Брюшной плавник*.

АБОРИГЕННЫЙ, местный, нативный. Вид, обитающий в рассматриваемом регионе в силу естественных причин, компонент естественной экосистемы, который произошёл на данной территории или иммигрировал на данную территорию до неолита, то есть независимо от хозяйственной деятельности человека.

АВТОХТОННЫЙ. Принадлежащий по происхождению данной территории, местный, коренной по происхождению.

АККЛИМАТИЗАЦИЯ, ж. Теория и практика преднамеренного переноса особей вида-акклиматизанта в новый биотоп с целью дальнейшего практического использования самоподдерживающихся или искусственно поддерживаемых человеком популяций этого вида.

АКРОСОМА, ж. *acrosoma*, мн. *acrosomata*. Структура над ядром головки сперматозоида, содержащая ферменты, способствующие проникновению спермия в яйцеклетку и, возможно, слиянию; отсутствует у большинства Teleostei.

АКСИЛЛЯРНЫЙ. Расположенный у основания непарного плавника с внутренней стороны плавника (в «подмышечной» впадине).

АНАДРОМНЫЙ. Термин, обозначающий особь, популяцию или таксон, которые идут на нерест против течения, например, у Acipenseridae, Salmonidae.

*Обычно этот термин относят к рыбам, которые достигают половой зрелости и нагуливаются в море, а для нереста мигрируют в реки; мигрирующих в пределах одной реки называют потамодромными. См. *Проходной*, ср. *Катадромный*.

АНАЛЬНОЕ ОТВЕРСТИЕ, ср., заднепроходное отверстие, ср. анус, м. Отверстие, которым оканчивается пищеварительный тракт.

АНАЛЬНЫЙ ПЛАВНИК, м. *pinna analis*, мн. *pinnae anales*; *pinna ani*, мн. *pinnae ani*. Непарный плавник, расположенный по средней линии брюха за анальным отверстием (обычно имеется один, изредка два анальных плавника); служит, главным образом, в качестве нижнего киля, позволяющего избежать кручения при движении.

АНКИЛОЗИРОВАННЫЕ ЗУБЫ, м. Зубы, срастающиеся с подлежащей костью.

АПОМОРФИЯ, ж. Состояние признака, которое унаследовано от непосредственного предка или возникло в данной группе; продвинутый признак (состояние признака), специализация.

*Определяется в сравнительном аспекте: состояние признака может быть апоморфией (апоморфным состоянием) на одном иерархическом уровне, но плезиоморфией (плезиоморфным состоянием) на другом. См. *Продвинутый признак*, *Аутапоморфия*.

АРЕАЛ, м. Область распространения вида.

АРТЕРИАЛЬНЫЙ КОНУС, м. conus arteriosus. Мускулистая трубка впереди желудочка сердца, у начала артериального ствола, имеющая несколько рядов поперечных клапанов.

*Пulsирует самостоятельно, обладает поперечно полосатой мускулатурой, как и главные камеры сердца; отсутствует у современных бесчелюстных и высших лучепёрых рыб.

АСТЕРИСК, м. asteriscus, мн. asterisci. Отолит, расположенный в улитке в нижнем отделе внутреннего уха; самый крупный отолит у Cyprinidae.

*В эмбриональном развитии появляется последним из отолитов. См. *Отолит*.

АУТАПОМОРФИЯ, ж. Состояние признака, которое возникло в данной группе; уникальный продвинутый признак (состояние признака).

*Аутапоморфия позволяет отличить данный таксон, но не может быть использована для выяснения родственных отношений. См. *Апоморфия*.

АХАН, м., охан. Вид *ставной сети*, использовавшейся преимущественно на Каспийском море для ловли осетровых («красной рыбы»); состоит из двух полотен с разным размером ячеи.

БАЗАЛЬНЫЙ. Таксон, нода и т. п. — самая нижняя ветвь (клада) на рассматриваемом участке филогенетического дерева.

БАЗИБРАНХИАЛИЯ, ж. os basibranchiale, мн. ossa basibranchialia. Одна из срединной серии непарных замещающих костей, соединяющих соответствующие нижние элементы жаберных дуг правой и левой сторон.

*Базибранхиалия имеется в первой-четвёртой жаберных дугах, последняя из них — хрящевая; кожные пластинки, несущие зубы и ассоциированные с базибранхиалиями, являются отдельными образованиями; первую (самую переднюю) базибранхиалию называют *базигуалией*. См. *Основная подъязычная кость*.

БАЗИГУАЛИЯ, ж. См. *Основная подъязычная кость*.

БЕНТОС, м. Совокупность организмов, обитающих на грунте и в грунте морских и континентальных водоёмов.

*Животные организмы составляют зообентос, растительные — фитобентос; кроме того, выделяют мезобентос (морской бентос на глубине 200–1 000 м), гипобентос (морской бентос на глубине 1 000 м и более), галобентос (бентос солёных вод), гапобентос (бентос твёрдых грунтов), герпобентос (организмы бентоса, обитающие, растущие илидвигающиеся в илистом субстрате). По размерам среди организмов бентоса различают макробентос — от 5–10 мм и крупнее (подавляющее большинство донных животных), мейобентос — от 0,5 до 5–10 мм (население самого верхнего слоя грунта) и микробентос — менее 0,5 мм (бактерии и другие одноклеточные организмы). В зообентосе различают животных, обита-

ющих в толще грунта — инфауна, передвигающихся по поверхности грунта — онфауна, прикрепляющихся к субстрату — эпифауна, а также плавающих вблизи дна и лишь периодически опускающихся на дно — нектобентос.

БЕНТОФАГ, м., бентофаг. Организм, питающийся *бентосом*.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ИНВАЗИЯ, ж., инвазия. Расселение вида за пределы исторического ареала после неолита, индуцированное (прямо или косвенно) деятельностью человека.

*К инвазиям в широком смысле относят расселения видов, приводящие к расширению исходного ареала в результате: (1) естественного расселения по типу диффузии или скачкообразно; (2) перемещений по причине экстраординарных климатических или геологических явлений в прошлом (*палеоинвазии*); (3) антропогенных изменений абиотических факторов окружающей среды, морфометрии водоёмов и т.д., повлекших за собой преодоление и/или частичное снятие барьеров, сдерживающих естественное расселение; (4) преднамеренной интродукции и реинтродукции важных с утилитарной точки зрения («полезных») организмов; (5) случайных заносов (с балластными водами, с импортной сельскохозяйственной продукцией, вместе с «полезными» интродуцентами, багажом, упаковкой и т.п.). В узком смысле биологической инвазией считают лишь три последние типа расселения, в разной степени прямо или косвенно индуцированные человеком (антропогенные, *men-induced*, *men-mediated*). Во всех трёх случаях имеет место именно антропогенное преодоление организмами барьеров различной природы в результате транспортировки или антропогенного устранения (снятия) самого барьера.

БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ, ср., биозагрязнение, биологическое засорение (Реймерс, Яблоков, 1982; Израэль, Семевский, 2000; Elliot, 2003). 1. Присутствие нежелательного чужеродного вида в сообществах экосистемы, непосредственно угрожающее биологическому разнообразию и/или численности аборигенных видов, и/или стабильности экосистемы, и/или хозяйственной деятельности человека, а также эксплуатации местных растительных и животных ресурсов. 2. Процессы и их последствия, которые возникают в экосистеме вследствие нарушений её естественного состояния в результате жизнедеятельности чужеродных организмов.

БИССУС, м. Вещество сложного состава (доминируют фенольные протеиды с высоким содержанием глицина), продуцируемое клетками *биссусной железы* двустворчатых моллюсков.

*При выделении имеет жидкую форму, попадая в воду, застывает в виде тонких эластичных нитей, служащих для прикрепления животных к твёрдому субстрату.

БИССУСНАЯ ЖЕЛЕЗА, ж. Железа двустворчатых моллюсков, продуцирующая биссус.

*Расположена в толще ноги животного. Представляет собой разветвлённую полость, выстланную клетками железистого эпителия и сообщаемую со средой единым протоком.

БОКОВАЯ ЗАТЫЛОЧНАЯ КОСТЬ, ж. *os exoccipitale*, мн. *ossa exoccipitalia*; *os occipitale laterale*, мн. *ossa occipitalia lateralia*. Парная эндохондральная кость в задней части неврокrania, образующая боковой край большого затылочного отверстия (*foramen magnum*).

БОКОВАЯ ЛИНИЯ, ж.; канал боковой линии, м.; туловищный сейсмo-сенсорный канал, м. ***linea lateralis*, мн. *lineae laterales*.** 1. Специализированный кожный орган, расположенный на туловище и состоящий из невромастов, обычно погружённых в ямки, желобки или каналы, функциональное значение которого состоит в восприятии лёгких движений и колебаний воды небольшой частоты (ниже 160–200 Hz).

*Боковая линия иннервируется блуждающим нервом (X парой головных нервов); у низших акул и цельноголовых органы боковой линии (невромасты) лежат в открытых желобках, а у всех прочих рыб преимущественно в замкнутых каналах, погружённых более или менее глубоко в кожу; каналы открываются наружу отверстиями — порами; у рыб с костным скелетом каналы боковой линии проходят в чешуях и в покровных костях; на каждой стороне тела может быть один или несколько (обычно два или три) канала боковые линии; канал может быть полным (доходящим до конца хвостового стебля) или неполным, или прерывающимся. См. *Каналы боковой линии головы*. 2. Вся система органов боковой линии (сейсмoсенсорных органов) на голове и туловище.

БРЫЗГАЛЬЦЕ, ср. *spiraculum*, мн. *spiraculi*. Отверстие позади глаза, ведущее в ротовую полость, у некоторых рыб, например, *Elasmobranchii*, *Acipenseridae*, — остаток гиодной жаберной дуги.

*Брызгальце нередко включает в себе небольшую жабру, так называемую *ложножабру*.

БРЮШНОЙ ПЛАВНИК, м. *pinna abdominalis*, мн. *pinnae abdominales*; *pinna ventralis*, мн. *pinnae ventrales*. Парный плавник, расположенный на вентральной стороне тела впереди от *анального плавника*, служащий, главным образом, в качестве руля глубины, а также для торможения и ускорения движения.

*По расположению брюшного плавника относительно *грудного плавника*, выделяют *абдоминальный*, *субабдоминальный*, *торакальный* и *югулярный* брюшные плавники (рис. 8); может отсутствовать или может быть значительно редуцирован или видоизменён в диск-присоску.

ВЕБЕРОВ АППАРАТ, м. *apparatus Weberei*. Видоизменённые первые четыре или пять позвонков и их элементы у *Ostariophysi*, связывающие плавательный пузырь с внутренним ухом и служащие для передачи звука и восприятия изменений давления.

ВЕБЕРОВСКИЕ КОСТОЧКИ, ж. *ossa Weberei*; *ossa auditoria*. Четыре косточки, составляющие основную часть веберова аппарата (*pars auditum*), подвижно сочленённые с соответствующими телами позвонков и соединённые связками друг с другом: (спереди назад) *claustrum*, *scaphium*, *intercalarium* и *tripus*. См. *Веберов аппарат*.

ВЕЛЯРНЫЕ ЩУПАЛЬЦА, ср. Короткие щетинистые усики или щупальца, отходящие от нёбной перегородки у *Amphioxī* или расположенные на границе глотки и пищевода у *Petromyzontidae*.

*Полагают, что они препятствуют попаданию нежелательных объектов в пищеварительный тракт.

ВЕНТРАЛЬНЫЙ, ventralis, -е. Расположенный на брюшной стороне тела или находящийся ниже другого обсуждаемого элемента.

ВЕРХНЕПРЕДКРЫШЕЧНАЯ КОСТЬ, ж. os suprapraeoperculare, мн. ossa suprapraeopercularia; os suprapraeoperculum, мн. ossa suprapraeopercula; suprapraeoperculum, мн. suprapraeoperculis. Небольшая покровная кость, которая имеется у некоторых таксонов костистых рыб, лежащая выше верхнего конца *предкрышечной кости* и одевающая самый верхний участок предкрышечно-нижнечелюстного сейсмосенсорного канала перед его соединением (если таковое имеется) с височным (заглазничным) участком *подглазничного сейсмосенсорного канала*.

ВЕРХНЕЧЕЛЮСТНАЯ КОСТЬ, ж., максилла, ж.; челюстная кость, ж. os maxilla, мн. ossa maxillae; os maxillare, мн. ossa maxillaria. Покровная кость, участвующая в образовании верхней челюсти.

*Обычно несёт зубы; в филогении костистых рыб по мере усиления боковых движений челюстной подвески у ранних неоптеригий верхнечелюстная кость отделяется от костей щеки и жаберной крышки; медиальный отросток, прикрепляющийся к нёбной кости позади *предчелюстной кости*, делает возможным отведение задней части кости вниз и вперёд, что позволяет значительно изменять форму рта; парные верхнечелюстные кости образуют латеральные части края верхней челюсти у примитивных *Teleostomi*, и исключены из образования края (располагаются конутри от предчелюстных костей) — у более продвинутых форм.

ВЕРХНЕЧЕЛЮСТНАЯ ПЛАСТИНКА, ж. У современных миног: роговая пластинка, несущая зубцы (зубы), расположенная над ротовым отверстием.

ВЕРХНЯЯ ЗАТЫЛОЧНАЯ КОСТЬ, ж. os supraoccipitale, мн. ossa supraoccipitalia. Непарная кость смешанного происхождения в верхней части затылочного отдела невробрания.

*У большинства неоптеригий образуется из окостенения крыши слухового отдела (*tectum synoticum*) и соединительно тканной срединной септы передних мышц туловища; часто несёт гребень; образует верхний край большого затылочного отверстия (*foramen magnum*) отсутствует у *Chondrostei* и *Holostei*.

ВЕРХНЯЯ ОБОНЯТЕЛЬНАЯ КОСТЬ, ж. supraethmoideum, мн. supraethmoidea; dermethmoideum, мн. dermethmoidea; os supraethmoideum, мн. ossa supraethmoidea. Парная покровная кость, лежащая над этмодом и обычно к нему прирастающая.

*В онтогенезе парные зачатки обычно срастаются с образованием одной плоской кости, которая контактирует по заднему краю с парными лобными костями.

ВЕРХНЯЯ ЧЕЛЮСТЬ, ж. Скелетная опора верхнего края ротового отверстия.

*У хрящевых рыб имеется так называемая первичная верхняя челюсть, которая образована нёбноквадратным (мандибулярным) хрящом; у костистых рыб вторичная верхняя челюсть состоит из покровных костей — верхнечелюстной и межчелюстной, которые могут быть с зубами или без зубов; с челюстной дугой вторичная верхняя челюсть не связана.

ВЕТВИСТЫЙ ЛУЧ, м. Мягкий членистый (сегментированный) плавниковый луч, который дистально разделяется на две или более ветвей. Ср. *Неветвистый луч*.

ВЕЩЕСТВО ИСПУГА, ср., торибон, м. Феромон, выделяемый при повреждении кожи булавовидными клетками эпидермиса, например, у *Ostariophysi* и *Gonorynchiformes*.

*Вещество испуга воспринимается органом обоняния и вызывает реакцию испуга у других представителей того же вида, находящимся поблизости (иногда и у особей других видов); реакция на вещество, выделяемое раненой (или убитой) хищником рыбой, представляет собой алаптацию на популяционном уровне, когда полезный для популяции эффект избегания хищника достигается ценой гибели одной или нескольких особей; химический состав вещества испуга сходен или идентичен у изученных видов (гипоксантин-3*N*-оксид, содержащий пуриновую основу с N-O функциональной группой); чувствителен к незначительным изменениям pH воды.

ВИД-ВСЕЛЕНЕЦ, м. См. *Чужеродный вид*.

ВНУТРЕННЕЕ УХО, ср. Орган слуха и равновесия, расположенный в слуховой капсуле и состоящий из полукружных каналов, ампул, овального мешочка (utricle), круглого мешочка (sacculus), улитки (lagena), эндилимфатического синуса и эндолимфатического протока, вместе образующих перепончатый лабиринт.

*Функцией внутреннего уха является чувство равновесия, восприятие звуковых колебаний и ускорения, а также регуляция мышечного тонуса; иннервация внутреннего уха осуществляется VIII парой черепных нервов; в ряде групп рыб внутреннее ухо может иметь более или менее непосредственное соединение с плавательным пузырьком (например, у *Otophysi*, см. *Веберов аппарат*). См. *Перепончатый лабиринт*, *Отолиты*.

ВНУТРЕННЯЯ КРЫЛОВИДНАЯ КОСТЬ, ж. os endopterygoideum, мн. ossa endopterygoidea; os metapterygoideum, мн. ossa metapterygoidea; os mesopterygoideum, мн. ossa mesopterygoidea. 1. Парная эндохондральная кость, образующая заднюю часть нёбно-квадратного комплекса и соединяющаяся с гиомандибулой; отсутствует у многих современных *Teleostei*. 2. Передняя часть парного эндохондрального крыловидного окостенения, если она представлена костью, отдельной от задней крыловидной кости, например, у *Cyprinidae*. См. *Задняя крыловидная кость*; ср. *Наружная крыловидная кость*.

ВОЗДУШНЫЙ ПРОТОК, *м. ductus pneumaticus*, *мн. ducti pneumatici*. Трубка, соединяющая кишечник с плавательным пузырём. См. *Плавательный пузырь*.

ВОСХОДЯЩИЙ ОТРОСТОК предчелюстной кости, *м. processus ascenden-*
s, *мн. processus ascendentes*. Вертикальный отросток в передней части *пред-*
челюстной кости у большинства Teleostei; не гомологичен похожей структуре у *Amia* and *Lepisosteus*, которую обычно называют назальным отростком.

ВЫДВИЖНАЯ ВЕРХНЯЯ ЧЕЛЮСТЬ, *жс*. Подвижность верхней челюсти относительно нев록rania.

*У костистых рыб выдвижение верхней челюсти происходит посредством движения предчелюстной, а у некоторых рыб и верхнечелюстной кости вперёд и вниз за счёт специфического строения этих костей и их связок, в частности, благодаря наличию восходящего отростка на предчелюстной кости. См. *Верхняя челюсть*.

ВЫДВИЖНОЙ РОТ, *м*. См. *Выдвижная верхняя челюсть*.

ГАНОИДНАЯ ЧЕШУЯ, *жс. squama ganoidea*, *мн. squamae ganoideae*. Многослойная чешуя, в состав которой входят: на поверхности — ганоин (эмалеподобный дентин), в средней части — космин (может отсутствовать), в основании — изопедин.

*Ганоидная чешуя обычно имеет ромбическую форму; характерна для ископаемых палеонисков и костных ганоидов, а также современных многоперообразных и панцирных щук; образовалась в результате срастания первичных плакоидных чешуй; на теле рыбы располагается кольцами, образуя панцирь, который, помимо защитной функции, дает опору мускулатуре и обеспечивает необходимую для движения упругость тела; растет в течение всей жизни организма, не сменяется.

ГЕМИТРИХИЙ, *м. hemitrichium*, *мн. hemitrichia*. Один из пары элементов, образующих луч-лепидотрихий парных и непарных плавников у Teleostomi; см. *Лепидотрихий*.

ГЕНИТАЛЬНЫЙ СОСОЧЕК, *м*. Мясистый вырост, на конце которого располагается половое отверстие.

ГЕРМАФРОДИТ, *м*. Обоеполое животное, продуцирующее и мужские и женские гаметы (одновременно или попеременно) в двух разных специализированных железах (семенники и яичники) либо в одной универсальной гермафродитной железе. См. *Гермафродитизм*, *Протогинный гермафродит*, *Протандрический гермафродит*.

ГЕРМАФРОДИТИЗМ, *м*. Состояние, при котором у одной особи имеются и яичник, и семенник (например, в семействах Cyprinodontidae, Sparidae; Serranidae) или одна общая гермафродитная железа (например, у моллюсков)

*Гермафродитизм может быть синхронным (в гонаде формируются ооциты и сперматозоиды одновременно) и последовательным (протерогиния или протерандрия). См. *Гермафродит*.

ГЕТЕРОЦЕРКАЛЬНЫЙ ХВОСТОВОЙ ПЛАВНИК, м. Неравнолопастной (внешне асимметричный) хвостовой плавник, с асимметричным строением, в котором позвоночный столб заходит либо в более длинную верхнюю лопасть (эпицеркальный хвостовой плавник), либо в более длинную нижнюю лопасть (гипоцеркальный хвостовой плавник). См. *Эпицеркальный хвостовой плавник*, *Гипоцеркальный хвостовой плавник*.

ГИОМАНДИБУЛА, ж. hyomandibula, мн. hyomandibulae; os hyomandibulare, мн. ossa hyomandibularia. Верхний элемент (хрящевой или костный замещающий) гиоидной дуги, который обычно участвует в подвеске челюсти и поддерживает крышечную кость.

*В верхней части гиомандибула сочленяется со слуховой капсулой, несущей специальную суставную ямку, а в нижней — с квадратной и дополнительной костями; у Teleostei прободена отверстием гиомандибулярной ветви лицевого (VII) нерва. См. *Гиоидная дуга*.

ГИПУРАЛИЯ, ж. os hypurale, мн. ossa hypuralia. Один из основных элементов скелета хвостового плавника, поддерживающий лучи — уплощенный, расширенный дистально гемальный остистый отросток одного из уральных позвонков.

*Число гипуралий варьирует от 10 (*Amia*) или 7 (*Salmo*) до 2-6 у большинства продвинутых костистых; во многих группах прослеживается срастание гипуралий. Ср. *Паргипуралия*.

ГЛАЗНИЧНО-КЛИНОВИДНАЯ КОСТЬ, ж., глазничноклиновидная кость, ж. orbitosphenoideum, мн. orbitosphenoidea; os orbitosphenoideum, мн. ossa orbitosphenoidea. Парная или непарная эндохондральная кость, лежащая ниже лобных костей и образующая внутреннюю стенку глазницы.

*У костных ганоидов глазнично-клиновидная кость парная; у костистых рыб стенки орбиты обычно сратаются между собой, образуя межглазничную перегородку, и парное образование превращается в непарную кость; у большинства вышших лучепёрых эта кость редуцируется, и вся межглазничная перегородка превращается в тонкую перегородку; отсутствует у Salmonidae и Gadidae.

ГЛОТКА, ж. pharynx. Отдел пищеварительного тракта, расположенный между ротовой полостью и пищеводом, в который у рыб открываются жаберные мешки или жаберные щели; у моллюсков протоки слюнных желез и радулярный мешок.

ГЛОТОЧНЫЕ ЗУБЫ, м. dens pharyngealis, мн. dentes pharyngeales. Зубы, расположенные на глоточных (фарингеальных) костях, т.е. костях, составляющих жаберные дуги.

*Могут располагаться на верхних и нижних ветвях дуг, что наблюдается у большинства Teleostei; верхние глоточные зубы находятся на зубной пластине четвёртой фарингобранхиалии, и нижние глоточные зубы — на зубной пластине пятой цератобранхиалии (у Cyprinidae и Catostomidae развиты только нижние глоточные, или нижнеглоточные, зубы).

ГОМОПАЗИЯ, ж. Сходство, основанное на конвергенции, параллелизме или реверсии, т.е. результат независимых эволюционных изменений, не обусловленных общим происхождением.

ГОМОЦЕРКАЛЬНЫЙ ХВОСТОВОЙ ПЛАВНИК, м. Наружно симметричный (равнолопастный), но внутренне асимметричный хвостовой плавник, в котором окончание позвоночника заходит в верхнюю лопасть (скрытая эпицеркия); характерен для большинства костистых рыб.

ГОНОПОДИЙ, м. gonopodium, мн. gonopodia. Видоизменённые лучи в передней части анального плавника у самца, образующие желоб или трубку и используемые для введения спермы в половое отверстие самки, например, у Poeciliidae, Horaichthyinae и Embiotocidae.

ГОРЛО, ср. Пространство на нижней стороне головы между нижней местом прикрепления жаберных перепонки (истмусом) и основаниями грудных плавников.

ГРУДНОЙ ПЛАВНИК, м. pinna pectoralis, мн. pinnae pectorales; homopterygium, мн. homopterygia. Парный плавник, расположенный на боковой стороне тела за головой (обычно за жаберным отверстием), служащий в качестве руля, для торможения и ускорения движения.

*Грудной плавник обычно крупнее брюшного плавника, и его положение менее изменчиво; в целом, он занимает более низкое положение у примитивных рыб и более высокое — у продвинутых костистых.

ГРУДЬ, ж. Передняя часть брюшной поверхности туловища под грудными плавниками сразу за горлом.

ДЕРМОПАЛАТИНА, ж. dermopalatinum, мн. autopalatina; os autopalatinum, мн. ossa autopalatina. Парное покровное (дермальное) окостенение в крыше ротовой полости впереди от крыловидных костей и сбоку от сошника.

*Покрывает и часто срастается с одноимённой эндохондральной костью (автоопалатиной, autopalatinum); во многих таксонах несёт зубы. См. *Нёбная кость*.

ДЕТРИТ, м. Донные дезинтегрированные отложения.

*Обычно этот термин употребляют в отношении органического детрита, т.е. детрита, состоящего из органического вещества растительного и животного происхождения.

ДЕТРИТОФАГ, м. Организм, питающийся *детритом*.

ДЕФИНИТИВНЫЙ, definitivus. Окончательно установленный или сформированный, свойственный взрослому организму (план строения, признак или орган). Иногда термин употребляется для определения собственно возрастной стадии соответствующей взрослому, окончательно сформированному организму. Ант. *ювенильный*. В паразитологии — употребляется для обозначения окончательного хозяина — организма, в котором паразит достигает половой зрелости и переживает половое размножение.

ДИАДРОМНЫЙ. Термин, обозначающий особь, популяцию или таксон, которые совершают миграции из континентальных водоёмов в морские (океани-

ческие) и наоборот для осуществления нереста (т.е. нерестящиеся и нагуливающиеся в средах, различающихся степенью солёности и морфологией биотопов); различают *анадромные* и *катадромные* формы.

ДИСК, м. 1. См. *Присоска*. 2. Передняя уплощённая часть тела скатов (*Rajiformes*) округлой формы, в образовании которой участвуют и грудные плавники, заметно отграниченная от хвостового отдела и брюшных плавников.

ДИСТАЛЬНЫЙ, distalis, -е. Находящийся дальше от центра, от медиальной линии или от места прикрепления.

ДИСТАЛЬНЫЙ ПТЕРИГИОФОР, м. pterygiophorus distale, мн. pterygiophori distalia. Дистальный, т.е. расположенный дальше от позвоночника, элемент птеригиофора (луча внутреннего скелета непарного плавника), к которому причленяется луч; см. *Птеригиофор*.

ДИФИЦЕРКАЛЬНЫЙ ХВОСТОВОЙ ПЛАВНИК, м. Вторично наружно и внутренне симметричный хвостовой плавник, например, у *Dipnoi*, *Gadidae*, *Lotidae*. См. *Изоцеркальный*.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ КОСТЬ, ж. symplecticum, мн. symplectica; os symplecticum, мн. ossa symplectica. Небольшая замещающая кость, соединяющая *квадратную кость* и *гиомандибулу*, и поддерживающая *интергалию* в случае подвески челюсти по типу *гиостилии* (см.).

*Не окостеневает у *Acipenser* и отсутствует у *Siluroidei* и *Anguilloidei*. См. *Гиоидная дуга*.

ДРИФТЕРНАЯ СЕТЬ, ж. Морская плавная сеть.

*Крепится к общему канату-вожаку и дрейфуют вместе с судном. См. *Дрифтерный лов*.

ДРИФТЕРНЫЙ ЛОВ, м. Лов рыбы с промысловых судов-дрифтеров с помощью плавных (дрифтерных) сетей, обладающих свойством задерживать прикоснувшихся к ним рыб; пытаюсь пройти сквозь сеть и не ощущая сетного полотна как преграды своему движению, рыба натягивает ячейю сети на себя до плавников, поэтому не может перемещаться дальше вперёд; при попытке отойти назад рыба не может снять с себя ячейю.

*Наиболее широко развит дрифтерный лов сельди; дрифтерная сеть для лова сельди имеет прямоугольную форму (длина около 30 м, высота 10–12 м). Связанные между собой (до 100–150 штук) сети образуют дрифтерный порядок. Основой его служит так называемый вожак — канат, который располагается либо ниже, либо выше сетной стены. В соответствии с этим различают и два типа оснастки дрифтерных сетей: шотландскую и голландскую. Поддержание дрифтерного порядка и его улова обеспечивается буйками и поплавками, прикрепляемыми к верхним подборам сетей. Цикл работы судна-дрифтера складывается из следующих процессов: вымётывания порядка сетей, дрейфа, т.е. основного процесса, в течение которого происходит запутывание (лов) рыбы, выборки порядка, освобождения его от улова и подготовки порядка к следующему дрейфу (последние три процесса выполняются одновременно).

ДОРСАЛЬНЫЙ, dorsalis, -е. Расположенный на спинной стороне тела или находящийся выше другого обсуждаемого элемента.

ЕРИК, м. Мелководная протока в дельте шириной до 30 м.

ЖАБЕРНАЯ ДУГА, жс. arcus branchialis, мн. arcus branchiales. Эндохондральная скелетная опора, несущая жаберные лепестки и жаберные тычинки.

*Жаберная дуга состоит из *фарингобранхиалии, эпибранхиалии, цератобранхиалии* и *гипобранхиалии*; у костистых рыб обычно 4 жаберные дуги, у бесчелюстных — до 16.

ЖАБЕРНАЯ КРЫШКА, жс. Складка, которая закрывает снаружи жаберную полость с жабрами.

*У высших лучепёрых рыб жаберная крышка обычно поддерживается четырьмя костями: крышечной, или *крышкой*, подкрышечной, или *подкрышкой*, предкрышечной, или *предкрышкой*, межкрышечной, или *межкрышкой*.

ЖАБЕРНАЯ ПЕРЕПОНКА, жс. Кожная перепонка, или оторочка, лежащая вдоль нижнего края крышечной кости.

*Жаберная перепонка поддерживается лучами жаберной перепонки, которые могут отсутствовать, и участвует в образовании вентролатеральной стенки жаберной полости, замыкая жаберное отверстие во время заглатывания воды; жаберные перепонки правой и левой сторон могут быть 1. раздельны и не приращены к истмусу, 2. соединены, но не приращены к истмусу с образованием складки под горлом, 3. приращены к истмусу без образования складки или свободного края.

ЖАБЕРНАЯ ТЫЧИНКА, жс. Одно из серии костных или хрящевых образований на внутренней стороне жаберной дуги.

*Макро- и микроструктура жаберных тычинок служат для удержания пищевых частиц в ротовой полости; планктонофаги обычно имеют многочисленные, близко сидящие, удлинённые жаберные тычинки, а хищники — редкие, укороченные и толстые.

ЖАБЕРНОЕ ОТВЕРСТИЕ, ср. Наружное отверстие жаберной полости, через которое выводится вода после омывания жабер для осуществления дыхания.

*У современных бесчелюстных наружных жаберных отверстий от 1 до 16, они имеют округлую форму; у других рыб жаберные отверстия, как правило, имеют вид щелей более или менее удлинённых в вертикальном направлении, 5–7 у Elasmobranchii, одно — у цельноголовых и костных рыб.

ЖАБЕРНЫЙ ЛЕПЕСТОК, м. folium branchialis, мн. folia branchiales. Пальцевидный или пластинкообразный вырост, пронизанный сетью кровеносных сосудов (капилляров) и образующий элемент собственно жабры.

*Служит для дыхания и экскреции, находится на внешней поверхности жаберной дуги.

ЖЕРНОВОК, м. Роговое образование на верхней стороне глотки (твёрдое у Cyprinidae, мягкое у Catostomidae), поддерживаемое задним отростком основной затылочной кости и взаимодействующее с *глочными зубами* для первичной обработки пищи.

ЖИВОРОЖДЕНИЕ, ср. Рождение активно питающихся, свободно плавающих личинок.

*Наблюдается у форм с внутренним оплодотворением и развитием эмбрионов в полости гонады самки; при этом яйцевые оболочки не развиваются, желток отсутствует или его количество сравнительно мало, а основное питание эмбрион получает за счёт организма матери (matrotrophic viviparity). Ср. *Яйцезиворождение*.

ЖИРОВОЕ ВЕКО, ср. Полупрозрачная перепонка, частично закрывающая глаз спереди и сзади, например, у Scombridae, Clupeidae, Albulidae, Mugilidae, служащая для создания обтекаемой формы и защиты глаза.

ЖИРОВОЙ ПЛАВНИК, м. pinna adiposa, мн. pinnae adiposae. Небольшой мясистый непарный плавник, расположенный сзади от спинного плавника, лишённый истинных лучей или колючек (у некоторых видов сомообразных может быть одна колючка или немного мягких лучей), но усиленный актинотрихиями, например, у Salmonidae, Osmeridae, Argentinidae, Myctophidae, Ictaluridae, Percopidae.

ЖУЧКА, м. scutum, мн. scuta. Одна из костных пластин с конической вершиной, расположенных на теле у Acipenseridae.

ЗАДНЕВИСОЧНАЯ КОСТЬ, ж. os posttemporale, мн. ossa posttemporalia. Поверхностная Y-образная покровная кость, соединяющая вторичный пояс грудного плавника с черепом.

*Верхняя часть задневисочной кости соединяется с *верхнеушной* или с *верхней затылочной* костью, а нижняя — с *заднеушной костью*; через задневисочную кость проходит канал боковой линии.

ЗАДНЕПОДЪЯЗЫЧНАЯ КОСТЬ, ж. os urohyale, мн. ossa urohyalia. 1. Непарное (срединное) эндохондральное окостенение, лежащее ниже цератогалии. 2. Кость, образованная путём окостенения связки, лежащей в перегородке между продольными мышцами *истмуса*; отсутствует у низших рыб, например, *Lepisosteus*.

ЗАДНЕУШНАЯ КОСТЬ, ж. 1. opisthoticum, мн. opisthotica; os opisthoticum, мн. ossa opisthotica. Эндохондральная кость, образующая нижнюю часть слуховой капсулы, одевающая ампулу заднего полукружного канала *внутреннего уха* у ископаемых Crossopterygii и Actinopterygii.

*Отсутствует у *Amia*, *Lepisosteus* и современных Teleostei, и, таким образом, использование названия 'intercalare' является более правильным.

2. **os intercalare, мн. ossa intercalaria.** Отдельная сесамовидная кость, образующая заднюю стенку слуховой капсулы, располагающаяся между *переднеушной*, *крыловидно-ушной* и *боковой затылочной* костями и связанная с нижним отростком *задневисочной кости* у лучепёрых рыб.

*Отсутствует, например, у *Dallia*, Siluridae, Batrachoidiformes.

ЗАДНИЙ АДДУКТОР, м., musculus adductor posterior. Мощная мышца, производная мантийной мускулатуры у двустворчатых моллюсков.

*Располагается в задней части створки ближе к дорзальному краю. Вместе с *передним аддуктором* соединяет створки раковины и является антогонистом *лигамента*. При сокращении этих мышц створки смыкаются.

ЗАДНИЙ РЕТРАКТОР, м., *musculus retractor posterior*. Мышца ноги двустворчатых моллюсков одним концом крепящаяся к задней части створок раковины, как правило, недалеко от места прикрепления *заднего аддуктора*. За счёт её сокращения нога опускается вниз и смещается назад.

*У форм, обладающих *биссусом*, задний ретрактор ноги обычно превращается в сильно развитую биссусную мышцу, соединяющую тело моллюска с нитями биссуса, прикреплёнными к субстрату.

ЗАДНЯЯ КИШКА, ж., тонкая кишка, *intestinum tenue*. У моллюсков — часть пищеварительной системы, начинающаяся на границе со *средней кишкой* и заканчивающаяся анальным отверстием. Возникает за счёт дифференцировки энтодермального зачатка.

*На всех стадиях онтогенеза представлена трубчатым образованием. У взрослых особей большинства групп однократно или многократно петлеобразно изогнутая. У представителей *Caudofoveata* и *Solenogasters* — более или менее прямая. У брюхоногих моллюсков кроме этого спирально закручена в соответствии с формой внутренностного мешка. Не гомологична задней кишке позвоночных животных, так как формируется за счёт преобразования энтодермального зачатка. В разных работах фигурирует под разными наименованиями: задняя или тонкая кишка.

ЗАДНЯЯ КРЫЛОВИДНАЯ КОСТЬ, ж. *os metapterygoideum*, мн. *ossa metapterygoidea*. 1. Парная эндохондральная кость, образующая заднюю часть нёбно-квадратного комплекса и соединяющаяся с гиомандибулой; синоним *os endopterygoideum*, *внутренней крыловидной кости*. 2. Задняя часть парного эндохондрального крыловидного окостенения, если она представлена костью, отдельной от *внутренней крыловидной кости*, синоним *os mesopterygoideum*.

ЗАДНЯЯ НОЗДРЯ, ж. *naris posterioris*, мн. *nares posteriores*. Заднее отверстие двойной ноздри (ноздри, представленной двумя отверстиями, разделёнными более или менее развитым промежутком или лопастью). См. *Ноздря*.

ЗАКИДНОЙ НЕВОД, м. Сетное отцеживающее орудие лова рыбы, которое закидывается с берега и затем вытягивается на него (притоняется). См. *Невод*.

ЗАКИЛЕВОЕ ПОЛЕ, ср., заднее поле ср., крыло ср., анальное поле, *regio postcarinata*, *area analis*. У двустворчатых моллюсков — часть наружной поверхности раковины, прилегающая к заднему краю и отделённая от переднего поля килевым перегибом.

ЗАКРЫТОПУЗЫРНЫЙ, *physoclistus*, мн. *physoclisti*. Индивидуум или таксон, у которого не имеется соединения плавательного пузыря с кишечником.

*Для осуществления первичного наполнения плавательного пузыря воздухом у личинки такое соединение имеется, а взрослые секретируют газы против градиента давления посредством газовой железы (красного тела). См. *Плавательный пузырь*.

ЗАМЕЩАЮЩАЯ КОСТЬ, ж., хондральная кость, *ж.*, хондральное окостенение, *ср.* Кость, сформированная из предшествующего хрящевого элемента за счёт образовательной деятельности остеобластов хряща в области надхрящницы (*перихондральная кость*, см.) или погружённых внутрь хряща (*эндохондральная кость*, см.).

*У костных рыб хрящ во внутреннем скелете более или менее редуцируется, замещаясь костью; замещающие и покровные кости могут вступать в тесный контакт, образуя комплексные (смешанные) кости. Ср. *Покровная кость*.

ЗАМЕЩАЮЩЕЕ НАЗВАНИЕ, ср. Термин зоологической номенклатуры: любое пригодное название, в том числе новое замещающее название (*new replacement name*; *nomen novum*), использованное для замещения более старого пригодного названия.

ЗАТЫЛОК, м. Пространство на верхней поверхности головы непосредственно перед началом спины (местом прикрепления спинных мышц).

ЗУБ, м. dens, мн. dentes. У позвоночных животных — один из зубов в узком смысле (в отличие от кожного зуба), а именно скелетный элемент, связанный с захватом и первичной обработкой пищи. У двустворчатых моллюсков — вырост расширенного (утолщенного) участка дорзального края одной из створок направленный более или менее перпендикулярно плоскости смыкания раковины и, погружающийся при смыкании, в симметричное углубление на дорзальном крае противоположной створки.

*У рыб во вполне сформированном зубе различают очень твёрдый богатый известью поверхностный слой эмали, под которым располагается дентин, обладающий призматическим строением с многочисленными ветвистыми канальцами; зубы располагаются на челюстях и на других костях ротовой полости (сошнике, нёбных, крыловидных), а также на языке, губах и глоточных костях; мелкие челюстные зубы, так называемые волосовидные или щетиновидные, служат исключительно для удержания захваченной добычи; у хищных рыб могут быть развиты увеличенные в размере зубы — клыки или клыковидные зубы; резцевидные зубы имеют плоский режущий край на вершине; по мере изнашивания зуба он выпадает, а ему на смену вырастает новый, и такая замена происходит у низших позвоночных в течение всей жизни организма; у бесчелюстных настоящих зубов нет (так называемые зубы в ротовой воронке миног являются бугорками ороговевшего эпителия).

У двустворчатых моллюсков совокупность зубов и выемок образует замок, который корректирует угол при смыкании створок, а также препятствует сдвигу створок относительно друг друга при закрытой раковине. Число, форма и расположение зубов имеют большое значение в систематике класса Bivalvia.

ЗУБНАЯ КОСТЬ, ж. os dentale, мн. ossa dentalia. Основная покровная кость нижней челюсти лучепёрых рыб, несущая зубы.

*Зубные кости правой и левой стороны образуют *симфиз* нижней челюсти; в задней части зубной кости развит направленный вертикально вверх короноид-

ный (венечный) отросток (processus coronoideus), по наружной стороне проходит передний участок *предкрышечно-нижнечелюстного сейсмосенсорного канала*.

ИЗОЦЕРКАЛЬНЫЙ ХВОСТОВОЙ ПЛАВНИК, м. См. *Дифицеркальный хвостовой плавник*.

ИЛЬМЕНЬ, м. Мелкий озеровидный водоём, часто пересыхающий в межень.

*Образуется из залива морского края дельты. В дельте Волги ильмени расположены между бэровскими буграми, глубина до 1,5 м. Минерализация ильменей зависит от связи с волжской дельтой. Чем дальше от дельты и чем менее выражена связь с ней, тем более минерализованы ильмени.

ИЛЬМЕНЬ ПОДСТЕПНОЙ, м. В дельте Волги: озеро, находящееся в степи, вдали от главного протока реки и пополняющееся водой в половодье или при нагоне ветром воды из моря.

*Заполнен водой круглый год. Подстепные ильмени примыкают к дельте Волги с запада и востока (ильменно-бугровые районы); могут быть пресные, солоноватые и сильно минерализованные.

ИНТЕРГЕМАЛИЯ, ж. os interhaemale, мн. ossa interhaemalia. Одна из медиальной серии костей, лежащих в медиальной миосепте между гемальными остистыми отростками.

*Название интергемалия может применяться к: 1. одной из серии дополнительных костей, лежащих между гемальными остистыми отростками и птеригофорами анального плавника, например, у Gempylidae и Trichiuridae; 2. проксимальному птеригофору анального плавника, например, у Percidae. Ср. *Интерневрاليا*.

ИНТРОДУКЦИЯ, ж. вселение, перемещение. 1. Механическое перемещение особей определённого вида человеком или домашними животными за пределы исторического ареала через барьеры, вероятность естественного преодоления которых этим видом приближается к нулю; частный случай инвазии. 2. Первая стадия процесса биологической инвазии.

ИНФАУНА, ж. Водные донные беспозвоночные, обитающие в грунте. См. *бентос*.

ИСТМУС, м. isthmus. Участок вентральной поверхности тела, разделяющий нижние края жаберных щелей или отверстий. См. *Межжаберный промежуток*.

ИСТОРИЧЕСКИЙ АРЕАЛ, м. Естественный ареал, первичный ареал, анцестральный ареал. Ареал, в котором вид был распространён до неолита (второй половины голоцена); условная область распространения вида, где он был зарегистрирован до появления первых сообщений о расселении за её пределы.

КАНАЛЫ БОКОВОЙ ЛИНИИ ГОЛОВЫ, м. сейсмосенсорные каналы на голове. Специализированный кожный орган, расположенный на голове и состоящий из каналов, погружённых в кожу или покровные кости, и расположенных в каналах невромастов.

*В наиболее типичных случаях имеется надглазничный канал, который иннервируется, в основном, поверхностной глазничной ветвью лицевого нерва,

подглазничный канал, который иннервируется щёчной ветвью лицевого нерва, подъязычно-челюстной (предкрышечно-нижнечелюстной) канал, который иннервируется подъязычно-челюстной ветвью лицевого нерва, и надвисочный (задне-теменной) канал, соединяющий каналы правой и левой сторон тела в затылочной области, который иннервируется боковой ветвью блуждающего нерва; все каналы могут быть в большей или меньшей степени укорочены, фрагментированы или редуцированы. Ср. *Боковая линия*.

КАТАДРОМНЫЙ. Термин, обозначающий особь, популяцию или таксон, которые идут на нерест вниз по течению, например, *Anguilla*; термин, противоположный понятию *анадромный* и обычно применим к рыбам, выходящим на нерест в эстуарии или в океан.

КВАДРАТНАЯ КОСТЬ, ж. os quadratum, мн. ossa quadrata. Замещающая кость в задней части нёбно-квадратного комплекса, производное нёбноквадратного хряща.

*У лучепёрых рыб соединяет задний конец нижней челюсти со сводом черепа через подвесок — дополнительную кость и *гиомандибулу дугой* и с этмоидным отделом через кости нёбно-квадратного комплекса; строение состава между квадратной костью и сочленовной костью нижней челюсти определяет степень и характер отведения нижней челюсти.

КИЛЕВЫЕ ЧЕШУИ, ж. scutum, мн. scuta. Увеличенные и снабжённые гребнем, реже шипом, чешуи, расположенные вдоль средней линии брюха или спины.

*Килевые чешуи, как вентральные, так и предорсальные, наиболее характерны для Clupeomorpha. Термином ‘scute’ в английском языке обычно называют любую увеличенную орнаментированную чешую, в том числе, и жучки осетровых.

КИЛЬ, м. Гребень или узкая складка.

* У рыб брюшной (вентральный) киль (заострённое по средней линии брюхо) может быть голым или покрытым чешуёй (например, у Cyprinidae); в последнем случае чешуи могут быть увеличены и снабжены гребнем, иногда шипом, например, у Clupeidae (см. *Килевые чешуи*); киль бывает также вдоль средней линии спины (предорсальный киль у некоторых Clupeomorpha) и на боках хвостового стебля.

*У моллюсков — острая грань, складка или пластинчатое ребрышко на вершине *килевого перегиба*.

КИЛЕВОЙ ПЕРЕГИБ, м. perflexio cariniformis. Сравнительно резкий перегиб наружной поверхности оборота спиральной завитой раковины (Gastropoda) или отчётливый, но не резкий перегиб створки (Bivalvia), но без образования собственно кия.

КИНЭТМОИД, м. kinethmoideum, мн. kinethmoidea. Небольшая непарная кость, располагающаяся сзади и сверху от предчелюстных костей и соединённая связкой с *восходящими отростками* этих костей.

*Считается, что кинэтмоид возник как окостенение центральной части этой связки, идущей от восходящих отростков предчелюстных костей к этмоидному

отделу черепа; кроме того, связки соединяют кинэтмоид с этмоидным отделом невробранхия, нёбными и верхнечелюстными костями; кинэтмоид способствует выдвиганию предчелюстных костей.

КЛЕЙТРУМ, *м. cleithrum, мн. cleithra; os cleithrale, мн. ossa cleithralia*. Основная покровная кость вторичного пояса грудного плавника.

*Прочно соединяется с черепом через *супраклейтрум* и *задневисочную кость*; в нижней части контактирует с *лопаткой* и *коракоидом*, а по средней линии брюха под сердцем плотно соединяется с одноимённой костью другой стороны, образуя *симфиз*. См. *Пояс грудного плавника*.

КЛИНОВИДНО-УШНАЯ КОСТЬ, *жс.*, клиновидноушная кость, *жс. sphenoticum, мн. sphenotica; os sphenoticum, мн. ossa sphenotica*. Парная кость смешанного происхождения, лежащая ниже *лобной кости* над *крыло-клиновидной костью*.

*Эндохондральный элемент этой кости называют *autosphenoticum*.

КОЛЮЧКА, *жс. spina, мн. spinae*. Твёрдый, заострённый на вершине, часто утолщённый несегментированный луч плавника, который утратил подразделение на гемитрихии; колючка может быть гладкой или зазубренной. См. *Луч плавника*. В английском языке термин «spine» используется также для обозначения шипа. Ср. *Ложная колючка, Шип*.

КОЛЮЧКОВИДНЫЙ ЛУЧ, *м.* См. *Ложная колючка*.

КОРАКОИД, *м. 1. cartilago coracoidea, мн. cartilagines coracoideae*. U-образный хрящ, образующий нижнюю часть скапулоракоида у *Elasmobranchii*, который, если представлен отдельным элементом, сочленяется сверху с лопаточным хрящом; поддерживает лучи плавника. См. *Пояс грудного плавника*. 2. **os coracoideum, мн. ossa coracoidea**. Нижняя эндохондральная кость пояса грудного плавника, к которой крепятся радиалии.

*Сверху коракоид сочленяется с лопаткой; вырезка по верхнему краю коракоида образует, вместе с подобной вырезкой на лопатке, скапулярное отверстие. См. *Пояс грудного плавника*.

КРЫЛОВИДНАЯ КОСТЬ, *жс. os pterygoideum, мн. ossa pterygoidea*. См. *Наружная крыловидная кость*.

КРЫЛОВИДНО-УШНАЯ КОСТЬ, *жс.*, крыловидноушная кость, *жс. pteroticum, мн. pterotica; os pteroticum, мн. ossa pterotica*. Парная кость смешанного происхождения, образующая у лучепёрых рыб боковую часть крыши черепа между *теменной костью* и *гиомандибулой* и одевающая ампулу горизонтального полукружного канала *внутреннего уха*.

*Эндохондральный элемент этой кости называют *autopteroticum*; покровный элемент несёт височный (заглазничный) участок *подглазничного сейсмочувствительного канала*. Для этой кости также используют название 'чешуйчатая кость' (*os squamosale* или *squamosus*), но чешуйчатая кость четвероногих не гомологична крыловидно-ушной кости рыб.

КРЫЛО-КЛИНОВИДНАЯ КОСТЬ, *жс.*, крылоклиновидная кость, *жс. pterosphenoidum, мн. pterosphenoida; os pterosphenoidum, мн. ossa pterosphe-*

noidea. Парная эндохондральная кость, образующая крышу черепа и лежащая сбоку (снизу) от лобной и сзади от глазнично-клиновидной.

*Для этой кости используют также названия ‘*alisphenoideum*’ и ‘*pleurosphenoideum*’, но эти кости у млекопитающих и рептилий, соответственно, не гомологичны крыло-клиновидной кости рыб.

КРЫШЕЧНАЯ КОСТЬ, жс., крышка, жс. **operculum**, мн. **operculi**; os operculare, мн. ossa opercularia; os operculum, мн. ossa opercula. Основная, самая крупная кость жаберной крышки.

*Передний верхний угол крышечной кости несёт суставную ямку для прикрепления к головке гиомандибулы, что позволяет приводить и отводить жаберную крышку; ниже крышечной кости лежат *подкрышечная кость* и *лучи жаберной перепонки*. См. *Жаберная крышка*.

КСЕНОРАЗНООБРАЗИЕ, ср. Биологическое разнообразие, обусловленное неаборигенными (чужеродными) видами (Leppäkoski, Olenin, 2000).

КТЕНОИДНАЯ ЧЕШУЯ, жс. **squama ctenoidea**, мн. **squamae ctenoideae**. Тип костной чешуи, характерный для многих групп высших костистых рыб, при котором каждая чешуйка несёт по заднему краю или на заднем наружном поле колючки или шипики (ctenii). Ср. *Циклоидная чешуя*.

КУЛТУК, м. Мелкий морской залив.

ЛАТЕРАЛЬНЫЙ, lateralis, -е. Расположенный на боковой поверхности тела или сбоку от средней линии тела.

ЛЕПИДОТРИХИЙ, м. **lepidotrichium**, мн. **lepidotrichia**. Дефинитивный плавниковый луч, образованный покровными костями у Teleostomi.

*Каждый лепидотрихий образован двумя гемитрихиями, тесно соединенными вдоль всей своей длины, за исключением основания, где они причленяются к птеригофору; считается, что лепидотрихии произошли из чешуй; они развиваются на основе роговых фибрилл-актинотрихий, но покрываются костной тканью, разделяются на сегменты и могут ветвиться. См. *Луч плавника*.

ЛЕПТОЦЕФАЛ, м. **leptocephalus**, мн. **leptocephali**. Листовидная или лентовидная личинка рыб отрядов Elopiformes, Albuliformes, Anguilliformes, Saccopharyngiformes. См. *Личинка*.

ЛИГАМЕНТ, м. **ligamentum**. Эластичная связка, образованная необызвествлённой кутикулой, соединяющая две створки раковины на дорзальной стороне двустворчатых моллюсков.

*Лигамент выполняет функцию «пружины» размыкающей створки при расслаблении *переднего* и *заднего аддукторов*. Он может располагаться равномерно вперед и назад от макушки (амфидонтный тип) или только назад (опистодонтный тип). Как правило это монолитное образование, но у некоторых моллюсков (представители родов *Pedalion* и *Crenatula*) он может быть расчленен на ряд фрагментов, перемежающихся известковыми частями раковины. По способу локализации относительно раковины различают наружный (располагающийся на поверхности створок) и внутренний (находящийся в специальных углублениях замочной пло-

щадки) лигамент. В первом случае он крепится к краям створок и его наружный слой переходит непосредственно в периостракум. Во втором случае — к стенкам специальных углублений, либо к выростам замочного края, выступающим в просвет между створками. Строение лигамента сильно варьирует. У представителей разных семейств он может быть наружный, наружный и внутренний или только внутренний. У сверлящих моллюсков семейств Pholadidae, Teredinidae наблюдается редукция лигамента.

ЛИЧИНКА, ж. larva, мн. larvae. Организм в течение личиночного периода, или фазы личинки, от момента резорбции (окончания рассасывания) желтка до окончания превращения в малька, или неполовозрелую особь (что может сопровождаться метаморфозом).

*Окончание фазы личинки обычно совпадает с полной дифференциацией плавников, появлением чешуй на боках тела и с принятием мальком облика, сходного с обликом взрослых особей вида; личинки отдельных групп рыб характеризуются развитием специфических личиночных органов или модификаций, например, лептоцефал у Eloromorpha. Фазы C₁–D₂ в схеме онтогенетического развития костистых рыб Васнецова (1953). См. *Личиночный период, Лептоцефал*.

ЛИЧИНОЧНЫЙ ПЕРИОД, м. Период онтогенетического развития от перехода на экзогенное (внешнее) питание до времени превращения в малька, или неполовозрелую особь.

*Обычно характеризуется наличием временных личиночных органов, которые по его завершении замещаются дефинитивными органами; переход от личиночного к ювенильному периоду может сопровождаться значительными анатомическими перестройками (метаморфозом); личиночный период может отсутствовать (например, у Salmonidae) или длиться 1–3 года (у Anguilliformes). См. *Личинка*; ср. *Эмбриональный период*.

ЛОБ, м. Пространство на верхней поверхности головы между глазами.

ЛОБНАЯ КОСТЬ, ж. os frontale, мн. ossa frontalia. Поверхностная покровная кость крыши черепа, расположенная над глазом.

*Лобная кость обычно парная, но может быть и одна кость, образованная срастанием костей двух сторон; традиционно эту кость называют 'лобная' (т.е. её латинское название в литературе обычно приводится как os frontale), но frontale рыб негомологично лобной кости четвероногих, представляя собой prae frontale последних; по лобной кости проходит основная часть *надглазничного сейсмического канала*; лобная кость может срастаться с *боковой затылочной костью* и образовывать соединение (швы) с *надглазничными костями*, *клиновидно-ушной* и *крыловидно-ушной костями*; в так называемом латеропариетальном черепе (например, у Gadidae) теменные кости разобщены и лобные кости контактируют с *верхней затылочной костью*. Ср. *Теменная кость*.

ЛОЖНАЯ КОЛЮЧКА, ж. Утолщённый луч непарного плавника, подобный колючке, но сохраняющий членистость на вершине, например, в спинном и анальном плавнике у Ictaluridae, Notacanthidae, некоторых Cyprinidae. Ср. *Колючка*.

ЛУЧ ЖАБЕРНОЙ ПЕРЕПОНКИ, м.; бранхиостегальный луч, жаберный луч; **os branchiostegale, мн. ossa branchiostegalia.** Хрящевая или костная (покровная) опора жаберной перепонки, крепящаяся на эпигиалии и/или цератогиалии, а также иногда на интергиалии и гипогииалии.

*Форма и число лучей жаберной перепонки значительно варьирует в зависимости от таксономической принадлежности рыб.

ЛУЧ ПЛАВНИКА, м. radius pinnae, мн. radii pinnae. Дистальный элемент скелета плавника, поддерживающий собственно лопасть плавника.

*Луч может быть хрящевым, эластоидиновым, костным (покровным); костный луч бывает членистым (сегментированным) и нечленистым (несегментированным); членистый луч может быть неветвистым и ветвистым; нечленистый неветвистый луч может быть мягким или твёрдым (часто колючим), иногда сильно увеличенным и утолщённым. См. *Дерматотрихий, Колючка, Лепидотрихий, Цератотрихий.*

МАЛЁК, м., сеголеток, ювенильная особь младших возрастов. Этап в развитии костистых рыб, следующий за личиночным, характеризующийся тем, что тело сформировано и напоминает таковое у взрослых рыб, но отличается от них пропорциями отдельных частей (плавников, глаз и т.п.).

*Стадия оформившихся мальков (Расс, 1953). Этапы развития костистых рыб F-H (Васнецов, 1953).

МЕДИАЛЬНЫЙ, medialis, -е. Расположенный по средней линии тела.

МЕЖЖАБЕРНЫЙ ПРОМЕЖУТОК, м. См. *Истмус.*

МЕЖКРЫШЕЧНАЯ КОСТЬ, ж., межкрышка, *ж. interoperculum, мн. interoperculi; os interoperculare, мн. ossa interopercularia; os interoperculum, мн. ossa interopercula.* Кость жаберной крышки, лежащая впереди от подкрышечной кости ниже предкрышечной кости.

*Участвует не только в образовании жаберной крышки, но и в подвеске нижней челюсти — передний конец соединяется короткой сильной связкой с задним концом нижней челюсти, а с медиальной стороны межкрышечной кости прикрепляется *интергиалия*. Межкрышка отсутствует у Chondrostei, и её появление у ранних неоптеригий связано с развитием нового механизма опускания челюсти — она направляет силу, передаваемую связкой от крышечных костей, к точке на нижней челюсти ниже и позади зоны её сочленения с *квадратной костью*. См. *Жаберная крышка.*

МЕЗОКОРАКОИД, м. os mesocoracoideum, мн. ossa mesocoracoidea. Заменяющая (эндохондральная) кость пояса грудного плавника, располагающаяся между *клеитрумом* (сверху) и *коракоидом* и *лопаткой* (снизу), которая сохраняется, как правило, у низших костистых, например, Ostariophysi, Protacanthopterygii. См. *Пояс грудного плавника.*

МЕЗОЛИМНИЧЕСКИЙ, талассоид. Вид или другой таксон семейства, близкого к морским или морского (Старобогатов, 1970).

*Термин, применяемый обычно только к беспозвоночным животным. На недавнее морское происхождение таксона указывает наличие планктонной личинки или спектр перехода от личиночного развития к живорождению.

МЕТАМОРФОЗ, *м.* **metamorphosis**, *мн.* **metamorphoses**. Значительная структурная перестройка морфофункциональной и физиологической организации особи при переходе от личиночного периода к ювенильному периоду (в случае, если последний не выражен, то непосредственно к периоду взрослого организма), например, у *Petromyzontidae*, *Elopomorpha*, *Molidae*.

МИОДОМ, *м.* Одно из углублений в нижней части неврокrania, в которых крепятся мышцы глаза.

*В переднем миодоме в этмоиде крепятся косые (верхняя и нижняя) мышцы, а в заднем миодоме, расположенном в заглазничном отделе неврокrania, — прямые мышцы глаза (наружная, нижняя, внутренняя и верхняя); *Actinopterygii* обычно имеют хорошо развитые миодомы, но у некоторых таксонов ими утрачены, например, у *Acipenser*, *Lepisosteus*, *Siluridae*.

МИОМЕР, *м.* Мышечный сегмент тела.

*Миомеры разделены соединительнотканными перегородками — миосептами; мускульные волокна миомера лежат параллельно продольной оси тела и крепятся к миосептам и, через них, к позвонкам, а некоторые миомеры крепятся непосредственно к невральным и гемальным остистым отросткам; каждый миомер имеет V- или W-образную форму, с вершиной, направленной вперёд; поверхностные мускульные волокна отделены от внутренних; первые (*musculus lateralis superficialis*) имеют более мелкие волокна и больше кровеносных сосудов, чем вторые (*musculus lateralis profundus*).

МОЛОДЬ, *ж.* Сборное название для молодых рыб, не достигших половой зрелости, но, в целом, внешне сходных с взрослыми (т.е. неполовозрелые особи после личиночной стадии, если таковая выражена). См. *Ювенильная особь*, ср. *Малёк*.

МОНАНДРИЯ, *ж.* Протогиния, при которой все самцы в популяции ранее функционировали как самки. См. *Протогиния*; ср. *Диандрия*.

МОНОТИПИЧЕСКИЙ ТАКСОН, *м.* Таксон, в составе которого только один включённый таксон более низкого ранга, например, монотипический род включает только один вид.

МОНОФИЛЕТИЧЕСКАЯ ГРУППА, *ж.* Таксономическая группа, включающая в свой состав предка (возможно, гипотетического), общего для всех её членов.

*Различают строго монофилетическую (голофилетическую) группу и нестрогое монофилетическую (парафилетическую) группу. См. *Монофилетический таксон*, *Голофилетическая группа*, *Парафилетическая группа*; ср. *Полифилетическая группа*.

МОНОФИЛЕТИЧЕСКИЙ ТАКСОН, *м.* См. *Монофилетическая группа*; ср. *Полифилетическая группа*.

МОНОФИЛИЯ, *ж.* Объединение в один таксон двух и более монофилетических групп, имеющих ближайшего общего предка.

*Различают строгую монофилию, или голофилию, и нестрогую монофилию, или парафилию.

НАДВИСОЧНЫЙ СЕЙСМОСЕНСОРНЫЙ КАНАЛ, *м. canalis supratemporalis*. Поперечный канал боковой линии на голове, соединяющий системы головных каналов обеих сторон в затылочной области. См. *Каналы боковой линии головы*.

НАДГЛАЗНИЧНЫЙ СЕЙСМОСЕНСОРНЫЙ КАНАЛ, *м. canalis supraorbitalis*. Канал боковой линии на голове, проходящий от ноздри назад над глазом и оканчивающийся самостоятельно или соединяясь с подглазничным каналом. См. *Каналы боковой линии головы*.

НАДЖАБЕРНЫЙ ОРГАН, *м.* Парный дорсальный дивертикул в задней части глотки у некоторых рыб-микрофагов.

*У всех форм, имеющих этот орган (Chanoidei, Gonorynchoidei, Clupeidae, Engraulidae, *Heterotis niloticus*, Characidae, *Hypophthalmichthys*), за исключением некоторых видов из Characidae, увеличенные жаберные тычинки проникают в полость этого органа, разделяя его на две части, одна из которых сообщается с ротовой полостью, а другая — с жаберной полостью; мелкие пищевые частицы (обычно планктон) задерживаются жаберными тычинками, скрепляются слизью и проталкиваются в пищевод.

НАДЧЕЛЮСТНАЯ КОСТЬ, *ж. os supramaxilla, мн. ossa supramaxillae; os supramaxillare, мн. ossa supramaxillaria*. Покровная кость, прилегающая к верхнему краю *верхнечелюстной кости* в её задней части.

*Возникает у низших неоптеригий после отделения верхнечелюстной кости от щеки, одна (у низших неоптеригий и некоторых более продвинутых групп, например, у Salmonidae) или две (например, у Sternoptychidae); утрачена у наиболее продвинутых Teleostei. Ср. *Предчелюстная кость*.

НАРУЖНАЯ КРЫЛОВИДНАЯ КОСТЬ, *ж. os ectopterygoideum, мн. ossa ectopterygoidea*. Парная покровная кость, образующая крышу ротовой полости, сочленяющаяся впереди с нёбной костью, сзади — с квадратной и медиально — с внутренней крыловидной костью, если последняя имеется.

*У *Amia* несёт один или два ряда зубов; наружную крыловидную кость иногда называют крыловидной костью (pterygoideum), если внутренней крыловидной кости (endopterygoideum) нет, например, у Siluriformes. Ср. *Внутренняя крыловидная кость*.

НАТУРАЛИЗАЦИЯ, *ж.*, акклиматизация. Образование чужеродным видом устойчивых самовоспроизводящихся популяций в области инвазии в результате интродукции или саморасселения.

НЁБНАЯ КОСТЬ, *ж. palatinum, мн. palatina; os palatinum, мн. ossa palatinae*. 1. Парное эндохондральное окостенение в крыше ротовой полости впереди от крыловидных костей и сбоку от сошника; синоним autopalatinum, *автопалатины*; обычно покрыто одноимённой покровной костью — дермопалатиной (dermopalatinum), несущей зубы. 2) Парное смешанное окостенение, результат срастания автопалатины и дермопалатины.

НЁБО, *ср.* Верхний свод ротовой полости.

*В определённом контексте, например, при обсуждении 'нёбных зубов', термин нёбо включает кости свода рта, прежде всего, *сошник*, парные нёбные кости, крыловидные кости, *парасфеноид*, а также, часто, кости *верхней челюсти*.

НЕВЕТВИСТЫЙ ЛУЧ, м. Мягкий членистый (сегментированный) плавниковый луч, который дистально не разделяется, в отличие от ветвистого луча. Ср. *Ветвистый луч*.

НЕВОД, м. Сетное отцеживающее орудие лова рыбы.

*Различают неводы закидные (в морском, речном и озёрном рыболовстве), закидываемые с берега и затем вытягиваемые на него, и обкидные (в морском). Последние делятся на пелагические (лов в толще воды) и донные (выбрасываются с судна и поднимаются на его борт). Разновидности пелагического невода: кошельковые, распорные и кольцевые.

НЕВРАЛЬНАЯ ДУГА, ж. arcus neuralis, мн. arcus neurales. Дуга, закрывающая спинной мозг на дорсальной стороне позвонка.

*В невральной дуге у *Acipenseridae* имеется два канала — верхний для продольной связки и нижний для спинного мозга. См. *Позвонок*.

НЕВРАЛЬНЫЙ ОСТИСТЫЙ ОТРОСТОК, м. processus spinosi neuralis, мн. processus spinosi neurales. Более или менее удлинённый непарный отросток, образованный выше соединения невральных дуг.

НЕВРОКРАНИЙ, нейрокраниум, нейрокраний, м. neurocranium, мн. neurocrania. Часть черепа (скелета головы), непосредственно окружающая головной мозг, включая обонятельную, глазную и слуховую капсулы и передний конец хорды (составляющие эндокраний) и серию накладных покровных костей (дермокраний).

НЕВРОМАСТ, м., нейромаст, м. Сенсорная (чувствительная) клетка с волосковидным отростком, способная воспринимать движение или колебания жидкости.

*Невромасты могут располагаться неупорядоченно или рядами, открыто на коже, в ямках или в сейсмодатчиковых каналах на туловище и голове, которые открываются наружу порами, или в полукружных каналах внутреннего уха.

НЕВЫДВИЖНАЯ ВЕРХНЯЯ ЧЕЛЮСТЬ, ж. Отсутствие подвижности верхней челюсти относительно неврокрания.

*Одним из вариантов невыдвижной верхней челюсти является голостилия — срастание нёбноквадратного хряща и основания черепа, характерное для наземных позвоночных, *Dipnoi*, *Holocerphali*; в некоторых группах костистых рыб утрата выдвижения верхней челюсти происходит за счёт неподвижного соединения или срастания предчелюстной и верхнечелюстной костей. См. *Верхняя челюсть*.

НЕВЫДВИЖНОЙ РОТ, м. См. *Невыдвижная верхняя челюсть*.

НЕОЛИМНИЧЕСКИЙ. Вид или другой таксон, обитающий в пресных или солоноватых водах эволюционно недавно; представитель типично морского или близкого к морским семейства (Старобогатов, 1970).

*Термин, применяемый обычно только к беспозвоночным животным.

НЕПАРНЫЙ ПЛАВНИК, *м. pinna im-parilis, мн. pinnae im-pariles; pinna im-par, мн. pinnae im-pares*. Плавники, расположенные по средней линии тела: спинной, анальный и хвостовой. Ср. *Парные плавники*.

НЕПРЕДНАМЕРЕННАЯ ИНТРОДУКЦИЯ, *жс.* попутная интродукция, бракеражная акклиматизация, случайная интродукция. Случайный занос в ходе планомерной акклиматизации; случайное, незапланированное, неосознанное человеком механическое перемещение особей определённого вида за пределы исторического ареала.

НЕЧЛЕНИСТЫЙ ЛУЧ, *м.* Плавниковый луч, не подразделённый на части (членики или сегменты). См. *Колючка*; ср. *Членистый луч*.

НИЖНЕЧЕЛЮСТНАЯ ПЛАСТИНКА, *жс.* У современных миног: роговая пластинка, несущая зубцы (зубы), расположенная ниже ротового отверстия.

НИЖНЕЧЕЛЮСТНАЯ КОСТЬ, *жс.* См. *Зубная кость*.

НИЖНЯЯ ЧЕЛЮСТЬ, *жс.* Скелетная опора нижнего края ротового отверстия.

*У костистых рыб представлена *зубной (нижнечелюстной) костью*, несущей зубы, которая прикрепляется к сочленовной и угловой костям, первая из которых причленяется к квадратной кости подвешочного аппарата, состоящего также из ряда костей; у хрящевых рыб представлена крупным меккелевым хрящом, который у костистых рыб сохраняется в виде рудиментарного хряща на внутренней стороне сочленовной кости и одной или нескольких небольших замещающих костей.

НОЗДРЯ, *жс. naris, мн. nares*. Отверстие носовой (обонятельной) полости.

*Наружная ноздря располагается на поверхности головы и у большинства рыб парная, т.е. имеется пара ноздрей (по одной с каждой стороны головы); каждая ноздря может быть одинарной (т.е. представленной одним отверстием) или двойной (т.е. представленной двумя отверстиями, обычно передним и задним, разделёнными более или менее развитым промежутком или лопастью); внутренняя ноздря соединяет носовую полость с ротовой полостью (у Dipnoi; аналогична, но не гомологична хоане высших Sarcopterygii); непарная срединная ноздря миксин открывается в ротовую полость. См. *Передняя ноздря*, *Задняя ноздря*; ср. *Хоана*.

НОСОВАЯ КОСТЬ, *жс. os nasale, мн. ossa nasalialia*. Покровная кость, которая располагается между *предчелюстной костью* и *лобной* у внутреннего края *ноздри* и обычно включает передний отдел *надглазничного сейсмочувствительного канала*.

ОБЛАСТЬ ИНВАЗИИ, *жс.*, новый ареал, новоприобретённый ареал, приобретённый ареал, *м.* Территории и биотопы за пределами исторического ареала, на которых появляется вид вследствие расширения исторического ареала или изменения его конфигурации.

ОБОНЯТЕЛЬНАЯ КОСТЬ, *жс.*, решётчатая кость, *жс.*, этмоид, *м. os ethmoideum, мн. ossa ethmoidea; os ethmoidale, мн. ossa ethmoidalia*. Перихондральная замещающая кость, окостеневающая в перегородке обонятельного отдела впереди от глазницы.

*В онтогенезе обычно срастается с *верхней обонятельной костью* и подстиляется *сошником*; у некоторых костистых рыб этmoid может оставаться хрящевым.

ОБЩАЯ ДЛИНА, ж., TL. Длина тела от наиболее выступающей передней точки головы до заднего конца более длинной лопасти хвостового плавника при её нормальном положении. Ср. *Стандартная длина*.

ОЗИМАЯ РАСА, ж. Внутривидовая форма (способ) анадромной нерестовой миграции, при которой рыбы входят в низовья рек летом или осенью года, предшествующего году нереста, зимуют в реке и весной продолжают миграцию вверх по течению; нерестятся весной, раньше *яровой расы*.

*Рыбы озимой расы совершают более протяжённые миграции вверх по течению, достигая более отдалённых от мест нагула нерестилищ; разделение на озимые и яровые расы позволяет увеличить количество используемых нерестилищ; озимая раса может дальше подняться вверх по реке и достигнуть нерестилищ в верховьях.

ОСНОВНАЯ ЗАТЫЛОЧНАЯ КОСТЬ, ж. *os basioccipitale*, *мн.* *ossa basioccipitalia*. Непарная эндохондральная кость в задней части дна черепа, которая образует соединение с позвоночником.

*Образует нижний край большого затылочного отверстия (*foramen magnum*). У Cyprinidae несёт глоточный отросток (*processus pharyngealis*), на котором располагается специальная площадка для *жерновка* и к задней части которого крепятся мышцы, отводящие *глоточную кость* с зубами.

ОСНОВНАЯ КЛИНОВИДНАЯ КОСТЬ, ж. *basisphenoideum*, *мн.* *basisphenoidea*; *os basisphenoideum*, *мн.* *ossa basisphenoidea*. Небольшое непарное Y-образное эндохондральное окостенение, образующее часть дна неврокrania и основание заднего миодома у лучепёрых рыб.

*Может оставаться хрящевой, например, у Ostariophysi, или утрачиваться, например, у Gadidae.

ОСНОВНАЯ ПОДЪЯЗЫЧНАЯ КОСТЬ, ж., базигиалия, *ж.*, базихиалия, *ж.* *os basihyale*, *мн.* *ossa basihyalia*. Самый передний срединный хрящевой или костный (эндохондральный) элемент в серии *базибранхиалий*.

*У Elasmobranchii базигиалия — самый передний хрящ в серии гиалий, поддерживающий язык; у Teleostei основная подъязычная кость соединяет нижние отделы парных гиоидных дуг и образует скелет *языка*; с дорсальной стороны может нести покровную пластину с зубами, называемую *глоссогиалией*; может оставаться хрящевой, например, у Salmonidae.

ОСНОВНОЙ ЛУЧ ХВОСТОВОГО ПЛАВНИКА, м. Ветвистый или неветвистый луч хвостового плавника, крепящийся к элементам скелета хвостового стебля, в основном, к гипуралиям.

*Основные лучи заметно длиннее дополнительных лучей, расположенных дорсально и вентрально перед основными лучами; основные лучи у взрослых особей обычно включают ветвистые лучи плюс два (краевых) неветвистых луча. Ср. *Дополнительный луч хвостового плавника*.

ОТКРЫТОПУЗЫРНЫЙ, *physostomatus*, *мн. physostomati*. Индивидуум или таксон, у которого имеется соединение плавательного пузыря с кишечником. См. *Плавательный пузырь*.

ОТОЛИТ, *м. otolithus*, *мн. otolithi*; *otoconium*, *мн. otoconii*. Один из «камешков», лежащих во внутреннем ухе и служащих для восприятия ускорения и силы гравитации (т.е. для чувства равновесия).

*Состоит из арагонита — формы карбоната кальция и белка (до 10%); лапиллус расположен в овальном мешочке, сагитта — в круглом мешочке, астериск — в улитке.

ПАЛЕОИНВАЗИЯ, *жс*. Преголоценовые случаи быстрого расселения видов в результате экстраординарных климатических или геологических явлений, свойственные ряду современных инвазионных родов и видов.

*Наличие палеоинвазий позволяет рассматривать инвазии таких видов как случаи реколонизации, а все инвазии делить на две группы: инвазии, проходящие по типу реколонизации и инвазии *de novo*.

ПАЛЕОЛИМНИЧЕСКИЙ. Вид или другой таксон, приспособленный ко всему разнообразию жизни в континентальных водоёмах, не состоящий в родстве с морскими группами, для которого предполагают давнее (палеозойские) проникновение в пресные воды (Старобогатов, 1970).

ПАРАЗИТ, *м*. Индивидуум, живущий более или менее длительный период своего жизненного цикла в тесной связи с другим организмом (хозяином) для получения выгоды или преимущества и наносящий хозяину ущерб (вплоть до гибели хозяина).

ПАРАПОФИЗ, *м. parapophysis*, *мн. parapophyses*. Боковой отросток туловищного позвонка, к которому прикрепляются эпиплевральные рёбра (если последние имеются).

*Парапофиз может прирастать или не прирастать (у Cypriniformes, Clupeiformes) к телу позвонка.

ПАРАСФЕНОИД, *м. parasphenoideum*, *мн. parasphenoidea*; *os parasphenoideum*, *мн. ossa parasphenoidea*. Длинная непарная покровная кость, лежащая в основании черепа лучепёрых рыб сзади от *сошника* и впереди от *основной затылочной кости*.

*Часто несёт зубы. По-видимому, гомологичен сошнику (*os vomere*) четвероногих.

ПАРАФИЛЕТИЧЕСКАЯ ГРУППА, *жс*. Таксономическая группа, включающая в свой состав предка, общего для всех её членов, но не всех его потомков, т.е. нестрогая монофилетическая группа. См. *Парафилетический таксон*, *Монофилетическая группа*.

ПАРАФИЛЕТИЧЕСКИЙ ТАКСОН, *м*. См. *Парафилетическая группа*, *Монофилетическая группа*.

ПАРАФИЛИЯ, *жс*. Нестрогая монофилия, или объединение в один таксон нескольких, но не всех, монофилетических групп, имеющих одного и того же ближайшего общего предка. См. *Монофилия*.

ПАРГИПУРАЛИЯ, *жс. os parhypurale, мн. ossa parhypuralia*. Один из элементов скелета хвостового плавника, поддерживающий самые нижние основные лучи хвостового плавника, например, у Siluriformes и Cypriniformes; производное гемального остистого отростка первого преурального позвонка.

*Паргипуралия несёт гипуропофиз и имеет вырезку для выхода хвостовой артерии из гемального канала. Ср. *Гипуралия*.

ПАРНЫЙ ПЛАВНИК, *м. pinna parilis, мн. pinnae pariles; pinna par, мн. pinnae pares; artiopterygium, мн. artiopterygia*. Плавники, расположенные попарно с двух сторон тела: *грудной и брюшной*. Ср. *Непарные плавники*.

ПЕЛАГИАЛЬ, *жс.*, пелагическая зона, *жс.* Область открытой толщи воды.

ПЕРЕДНЕУШНАЯ КОСТЬ, *жс. prooticum, мн. prootica; os prooticum, мн. ossa prootica*. Покровное окостенение в передней части слуховой капсулы.

*Обычно имеет отверстие(я) для выхода лицевого (V) нерва; у *Amia* переднеушная кость — единственная кость ушной капсулы. См. *Bulla prootica*.

ПЕРЕДНИЙ АДДУКТОР, *м., musculus adductor anterior*. Мощная мышца, производная мантийной мускулатуры у двустворчатых моллюсков. Располагается в передней части створки ближе к спинной стороне. Вместе с *задним аддуктором* соединяет створки раковины и является антогонистом *лигамента*. При сокращении этих мышц створки смыкаются.

*В некоторых группах (например, Anomiidae, Ostreidae, Spondylidae, Pectinidae) передний аддуктор редуцирован.

ПЕРЕДНИЙ РЕТРАКТОР, *м. musculus retractor anterior*. Мышца ноги двустворчатых моллюсков одним концом крепящаяся к передней части створок раковины, как правило, недалеко от места прикрепления *переднего аддуктора*. За счёт её сокращения нога приподнимается вперед и вверх.

ПЕРЕДНЯЯ КИШКА, *жс. stomodaeum*. У моллюсков — часть пищеварительной системы, тянущаяся от ротового отверстия и до *средней кишки*; возникающая за счёт впячивания эктодермального зачатка.

*Представлена в качестве трубчатого образования на ранних стадиях онтогенеза. В процессе дефинитивного органогенеза преобразуется в глотку, пищевод и радулярный мешок.

ПЕРЕДНЯЯ НОЗДРЯ, *жс. naris anterioris, мн. nares anteriores*. Переднее отверстие двойной ноздри (ноздри, представленной двумя отверстиями, разделёнными более или менее развитым промежутком или лопастью). См. *Ноздря*.

ПЕРИКАРДИАЛЬНАЯ ЖЕЛЕЗА, *жс.*, Кеберов орган, *м. glandula pericardialis*. Выделительные органы у некоторых моллюсков. Формируются за счёт железистой дифференцировки клеток перикарда и/или выпячиваний стенки перикарда в околосоердечную полость.

*У моллюсков перикардиальные железы (если имеются), как правило, парные. В них накапливаются экскреты, которые выводятся в полость перикарда, затем через реноперикардиальный протоки/проток попадают в почки/почку и далее удаляются из организма.

ПЕСКОРОЙКА, ж. Личинка миноговых.

ПИЛОРИЧЕСКИЙ ПРИДАТОК, м. pyloric caecum, мн. pyloric caeca. Слепо оканчивающийся вырост кишечника, служащий у многих рыб для увеличения пищеварительной поверхности последнего и нейтрализации пищи при переходе её из кислой среды желудка в щелочную кишечника.

*Пилорические придатки обычно отходит от начала тонкой кишки, вблизи выходной или непосредственно от пилорической части желудка; у осетровых пилорические придатки многочисленные, объединённые соединительной тканью в так называемый осетровый пупок — один разветвлённый придаток, соединённый с кишечником общим отверстием; у большинства костистых рыб пилорические придатки открываются в кишечник поодиночке, иногда небольшими группами или соединяются в пучки или единое образование.

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ ЖЕЛЕЗА, ж., hepatopancreas. У моллюсков — орган пищеварительной системы, ответственный за синтез ферментов и поглощение переваренной пищи. Вместе со средней и задней кишками формируется за счёт дифференциации общего энтодермального зачатка. У дифинитивных особей как правило представлена несколькими лопастями и занимает большую часть объёма внутренностного мешка. Протоки железы открываются в среднюю кишку или её производные.

ПИЩЕВОД, м. oesophagus. Отдел пищеварительного тракта, расположенный за глоткой и служащий только для проведения пищи.

*От следующего отдела, желудка, пищевод обычно наружно ясно не отграничен (если желудок слабо развит), но отличается от него строением и функцией эпителия.

ПЛАВАТЕЛЬНЫЙ ПУЗЫРЬ, м. vesica natatoria. Непарный или парный орган у Actinopterygii, имеющий одну, две или три камеры (отдела), развивающийся как вырост передней части кишечника и заполненный газом, состав которого отличается от состава воздуха.

*Выполняет гидростатическую, реже акустическую или дыхательную функции, а также роль резонатора и преобразователя звуковых волн; у одних рыб связан с кишечником посредством воздушного протока (открытый плавательный пузырь), у других полностью изолирован (закрытый плавательный пузырь); регулирование содержания газом в плавательном пузыре осуществляется посредством красного тела (газовой железы); у придонных рыб может отсутствовать. См. *Закрытопузырный, Открытопузырный; ср. Воздушный проток.*

ПЛАВНАЯ СЕТЬ, ж., речная плавная сеть. Объячеивающее сетное орудие лова; сеть, плывущая по течению реки в процессе лова и улавливающая рыбу, идущую навстречу. См. *Дрифтерная сеть.*

ПЛАНКТОН, м. Преимущественно мелкие водные организмы, взвешенные в толще воды и пассивно перемещаемые течениями (в отличие от nektona — более крупных организмов, которые обладают локомоторной силой и перемещаются в толще воды независимо от направления течений).

*Животные организмы в планктоне составляют зоопланктон, растительные — фитопланктон; по размеру организмов, составляющих планктон, выделяют микропланктон (длиной менее 1 мм), мезопланктон (длиной 1–10 мм) и макропланктон (длиной более 10 мм или более 1 мм, если категория “мезопланктон” не выделяется); кроме того, выделяют меропланктон (хемипланктон; планктонные икринки и личинки, а также организмы на других жизненных стадиях, временно присутствующие в планктоне), потамопланктон (реопланктон, речной планктон), талассопланктон (талассопланктон, морской планктон), галипланктон (планктон солёных и солоноватых вод), сапропланктон (планктон, развивающийся на разлагающемся органическом веществе на поверхности стоячих вод).

ПЛАНКТОНОФАГ, *м.*, планктофаг. Организм, питающийся *планктоном*.

ПЛЕЗИОМОРФИЯ, *жс.* Состояние признака, которое унаследовано от более или менее далёкой предковой группы; примитивный признак (состояние признака).

*Определяется в сравнительном аспекте: состояние признака может быть плезиоморфией (плезиоморфным состоянием) на одном иерархическом уровне, но апоморфией (апоморфным состоянием) на другом. См. *Примитивный признак*.

ПЛЕЗИОН, *м.* Систематическая группа, диагностируемая плезиоморфиями, но условно считающаяся монофилетической.

ПЛЕЧЕВОЙ ПОЯС. См. *Пояс грудного плавника*.

ПОДБОРОДОК, *м.* Пространство на нижней стороне головы между нижней челюстью и местом прикрепления жаберных перепон.

ПОДГЛАЗНИЧНЫЕ КОСТИ, *жс. os infraorbitale, мн. ossa infraorbitalia; os suborbitale, мн. ossa suborbitalia*. До шести костей, лежащих вдоль переднего, нижнего и заднего края глаза, ассоциированные с *подглазничным сейсмо сенсорным каналом*, См. *Слёзная кость*.

*Название ‘подглазничные кости’ (suborbitalia) применяют также к цепочке небольших костей, лежащих ниже подглазничного канала и с ним не связанных, например, у палеонисков; подобные кости отсутствуют у современных костистых.

ПОДГЛАЗНИЧНЫЙ СЕЙСМОСЕНСОРНЫЙ КАНАЛ, *м. canalis infraorbitalis*. Канал боковой линии на голове, проходящий в подглазничных костях и крыловидно-слуховой кости (или канал на последней считается отдельным — височным, или темпоральным, — каналом). См. *Каналы боковой линии головы*.

ПОДКРЫШЕЧНАЯ КОСТЬ, *жс.*, подкрышка, *жс. suboperculum, мн. suboperculi; os suboperculare, мн. ossa subopercularia; os suboperculum, мн. ossa subopercula*. Кость *жаберной крышки*, лежащая ниже *крышечной кости*.

*Подкрышечная кость и *лучи жаберной перепонки* соединены связками с гиоидной дугой; их совместные движения обеспечивают замыкание жаберного отверстия и расширение рото-жаберной полости при дыхании. См. *Жаберная крышка*.

ПОЗВОНОК, *м. vertebra, мн. vertebrae*. Костный или хрящевой элемент, окружающий хорду или замещающий её.

*Состоит из 1) тела позвонка, образованного двумя плевроцентрами и двумя интерцентрами или их частями, 2) невральной (верхней) дуги, образованной парными интердорзалиями и базидорзалиями (исходно, две пары в каждом миомере), 3) неврального остистого отростка, который может срастаться с невральной дугой, 4) гемальной (нижней) дуги, образованной парными интервентралиями и базивентралиями (исходно, две пары в каждом миомере), и 5) гемального остистого отростка, срастающегося с гемальной дугой; у *Petromyzontidae* нет тел позвонков, а у *Elasmobranchii* тело позвонка представлено внутренним кольцом хряща, окружающим хорду (хордацентр; *chordacentrum*), к которому крепятся невральная и гемальная дуги (acrocentры; *argocentra*), и наружным кольцом хряща (автоцентр; *autocentrum*) (хрящ обызвествляется); различают туловищные и хвостовые позвонки; у туловищного позвонка нет гемальной дуги, но имеются боковые отростки (парапофизы), к которым прикрепляются ребра; боковые отростки могут отсутствовать, и тогда рёбра прикрепляются прямо к телу позвонка. См. *Тело позвонка*, *Парапофиз*, *Невральная дуга*, *Гемальная дуга*, *Невральный остистый отросток*, *Гемальный остистый отросток*.

ПОКРОВНАЯ КОСТЬ, ж., покровное окостенение, *ср.*, кожная кость, *ж.* Кость, сформированная в коже (дермисе) непосредственно из соединительной ткани в результате деятельности остеобластов и не имеющая предшествующей хрящевой стадии.

*Примитивные рыбы, например, *Ostracodermi*, имеют больше покровных костей, чем более продвинутые; П.к. может быть двух основных типов: 1. сформированная в связи с органами *боковой линии* как на голове, так и на теле, 2. непосредственное производное мезенхиматозной ткани. Ср. *Замещающая кость*.

ПОЛИФИЛЕТИЧЕСКАЯ ГРУППА, ж. Таксономическая группа, в составе которой либо нет предка, общего для всех её членов, либо отсутствуют некоторые переходные формы, соединяющие общего предка этой группы с каким-либо из её членов. См. *Полифилетический таксон*; ср. *Монофилетическая группа*.

ПОЛИФИЛЕТИЧЕСКИЙ ТАКСОН, м. См. *Полифилетическая группа*; ср. *Монофилетическая группа*.

ПОЛИФИЛИЯ, ж. Объединение в один таксон двух и более монофилетических групп, не имеющих ближайшего общего предка.

ПОЛОЙ, м. Заливное место, берег, луг, пойма, мелкие впадины, куда полая вода заливается, застаиваясь после межени; устье или пролив, стоящий только в половодье.

ПОЛУКРУЖНЫЙ КАНАЛ, м. *canalis semicircularis*, *мн. canales semicirculares*. Один из каналов перепончатого лабиринта (внутреннего уха), развивающихся из складок верхней части слухового пузыря.

*У челюстноротых имеется три полукружных канала, у миног — два, у миксин — один; ископаемые бесчелюстные имели до 7 и более полукружных каналов. См. *Внутреннее ухо*.

ПОПЕРЕЧНАЯ ЯЗЫЧНАЯ ПЛАСТИНКА, жс. передняя язычная пластинка, жс. **lamina linguale transversum**. У современных миног: роговая пластинка, расположенная на языке, наряду с продольной, или задней, язычной пластинкой, обычно несущая зубцы (или зубы), которые могут быть одно- или двухвершинными.

ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНЫЙ ГЕРМАФРОДИТ, м. Организм, гонада которого сначала функционирует как яичник, затем как семенник (протогинный гермафродит) или сначала как семенник, а затем как яичник (протандрический гермафродит).

ПОСТКЛЕЙТРУМ, м. postcleithrum, мн. postcleithra; os postcleithrale, мн. ossa postcleithralia. Покровная кость, которая располагается сзади от клейтрума, прикрепляясь к нему верхним концом.

*Может быть от одного (у большинства Cypriniformes) до нескольких (три у некоторых Characiformes и Gymnotiformes) постклейтрумов с каждой стороны (чаще два) или постклейтрум отсутствует (например, у Gonorynchiformes и Siluriformes). См. *Пояс грудного плавника*.

ПОСТЛИЧИНКА, жс. postlarva, мн. postlarvae. То же самое, что и личинка — организм в течение личиночного периода от момента резорбции (окончания рассасывания) желтка до окончания превращения в малька, или неполовозрелую особь (что может сопровождаться метаморфозом). См. *Личинка, Личиночный период*; ср. *Предличинка*.

ПОЯС БРЮШНОГО ПЛАВНИКА, м., тазовый пояс. Скелетная опора брюшных плавников.

*У хрящевых рыб пояс брюшного плавника представлен парной или непарной (но образованной из парного зачатка) хрящевой пластиной (basipterygia); парные базиптеригии соединяются в передней части с образованием *симфиза*; у лучепёрых рыб хрящевые базиптеригии окостеневают, но рудиментарны, а у высших форм полностью исчезают и замещаются вторичным кожным скелетом — парой покровных (дермальных) костей; базиптеригий или покровную кость пояса называют также *тазовой костью*, к которой причленяются радиалии или лучи брюшного плавника; пояс брюшного плавника может быть свободен или прикреплён в передней части к парному поясу грудных плавников, у некоторых может отсутствовать.

ПОЯС ГРУДНОГО ПЛАВНИКА, м., плечевой пояс, м. Скелетная опора грудного плавника.

*Пояс грудного плавника располагается сзади от жабер и обычно прикреплён к задней части черепа; первичный пояс грудного плавника состоит у хрящевых рыб из хрящевой дуги, которая подразделяется на спинной (лопаточный) отдел (pars scapularis) и брюшной (коракоидный) отдел (pars coracoideum) (этот единый хрящ называют *скапулокоракоид*; у низших лучепёрых рыб первичный пояс грудного плавника непосредственно поддерживает плавниковые лучи и представлен эндохондральными *лопаткой* и *коракоидом*, радиалиями (см. *радиалия*), а также

хрящевым или костным (эндохдральным) *мезокоракоидом*, которого может не быть. Вторичный пояс грудного плавника (в его наиболее примитивной форме) включает покровные кости — *задневисочную*, *супраклейтрум*, ключицу (у хрящевых ганоидов), *клейтрум* (у костистых рыб), *постклейтрум* (один или два), которые не имеют непосредственной связи с лучами плавника.

ПРЕДГЛАЗНИЧНАЯ КОСТЬ, *жс. os praeorbitale, мн. ossa praeorbitalia*. То же, что и *Слёзная кость*.

*Первая кость в серии подглазничных костей; в морфологии ряда семейств для неё не используют специального названия.

ПРЕДКРЫШЕЧНАЯ КОСТЬ, *жс. praeperculum, мн. praeperculi; os praeperculare, мн. ossa praepercularia; os praeperculum, мн. ossa praepercula*. L-образная кость *жаберной крышки*, лежащая впереди от *крышечной кости* над *межкрышечной костью* и несущая верхний (вертикальный) участок *предкрышечно-нижнечелюстного сейсмо сенсорного канала*.

*Участвует не только в образовании жаберной крышки, но и в подвеске нижней челюсти — по заднему краю она крепится к вертикальному гребню на гиомандибуле, а её передний конец соединяется с квадратной костью и задним концом нижней челюсти, усиливая движение, направляемое на нижнюю челюсть и ограничивая излишнее отведение подвеска в сторону; отсутствует у *Siluriformes*. См. *Жаберная крышка*.

ПРЕДКРЫШЕЧНО-НИЖНЕЧЕЛЮСТНОЙ СЕЙСМОСЕНСОРНЫЙ КАНАЛ, *м. canalis praeperculo-mandibularis*. Канал боковой линии на голове, проходящий по нижней челюсти и предкрышке (а также, у некоторых рыб, по переднему отростку крышечной кости).

*Верхняя часть канала может соединять с подглазничным (височным) каналом, участки канала на предкрышке и нижней челюсти могут быть разобщены и в разной степени укорочены (редуцированы). См. *Каналы боковой линии головы*.

ПРЕДЛИЧИНКА, *жс. praelarva, мн. praelarvae*. Организм в течение фазы предличинки, или фазы свободного эмбриона, — заключительной фазы эмбрионального периода (если она выражена), во время которой развитие идёт вне оболочки, но выклюнувшаяся свободноживущая особь питается за счёт желтка.

*Фазы А и В в схеме онтогенетического развития костистых рыб Васнецова (1953).

ПРЕДНАМЕРЕННАЯ ИНТРОДУКЦИЯ, *жс.* Механическое осознанное перемещение особей определённого вида за пределы исторического ареала с любой осознанной — утилитарной или неутилитарной — целью.

ПРЕДОРСАЛИЯ, *жс. os praedorsale, мн. ossa praedorsalia*. Одна из медиальной серии костей, лежащих в медиальной миосепте между черепом и спинным плавником. См. *Супраневрاليا*.

ПРЕДХВОСТОВОЙ ПОЗВОНОК, *м. vertebra praecaualis, мн. vertebrae praecaualis*. См. *Туловищный позвонок*.

ПРЕДЧЕЛЮСТНАЯ КОСТЬ, жс., межчелюстная кость, *жс.*; **os praemaxilla**, *мн. ossa praemaxillae*; **os praemaxillare**, *мн. ossa praemaxillaria*. Покровная кость, участвующая в образовании верхней челюсти, располагающаяся впереди от *верхнечелюстной кости*.

*Отсутствует у Chondrostei; у Holostei (*Lepisosteus* и *Amia*) имеет два центра окостенения, т.е. является двойным образованием; обычно снабжена зубами; парные предчелюстные кости образуют среднюю часть края верхней челюсти у примитивных Teleostomi, и весь край — у более продвинутых. Предчелюстные кости подвижны относительно этмоидного отдела невробрания и верхнечелюстных костей, являясь основным элементом выдвижного ротового аппарата у неоптеригий; у Diodontidae парные предчелюстные кости срастаются с образованием единой кости.

ПРЕУРАЛЬНЫЙ ПОЗВОНОК, м. *vertebra praeuralis*, *мн. vertebrae praeurales*. Один из позвонков, расположенных в хвостовом отделе позвоночника впереди от места бифуркации хвостовой артерии по выходе последней из гемального канала.

*Тело первого преурального позвонка несёт паргипуралию; у высших лучепёрых рыб один или несколько преуральных позвонков сливаются между собой и с уральными позвонками с образованием уростилярного комплекса (называемого также последним комплексным позвонком); преуральные позвонки обозначают PU1, PU2 и т.д., считая по направлению вперёд от первого урального позвонка. Ср. *Уральный позвонок*.

ПРЕЭТМОИД, м. *praeethmoideum*, *мн. praeethmoidea*; **os praeethmoideum**, *мн. ossa praeethmoidea*. Одна из двух парных замещающих костей, лежащих между сошником и этмоидом.

*Преэтмоид известен у *Amia* и *Esox*; похожая кость, лежащая на отростке головки сошника, имеется у Cypriniformes.

ПРИСОСКА, жс. Орган для прикрепления к различным поверхностям, образованный модифицированными плавниками, например, видоизменённые грудные плавники у Gobiessoidae, Gobiidae и Liparidae или головная присоска, образованная первым спинным плавником, у Echeineidae. См. *Диск*.

ПРОХОДНОЙ. См. *Диадромный*.

ПТЕРИГИОФОР, м. *pterygiophorus*, *мн. pterygiophori*; **•pterygiophore**, *мн. pterygiophores*. Хрящевая или костная опора (луч внутреннего скелета непарного плавника), на внешнем конце которой располагается луч непарного плавника и к которой крепятся выпрямляющие и депрессорные мышцы плавника.

*У низших ганоидов, например, у Acipenseridae, число лучей плавника может заметно превосходить число птеригиофоров (базалий); типичным является наличие трёх хрящей, которые окостеневают в проксимальный, срединный (медианный) и дистальный птеригиофоры (называемые также, соответственно, axonost, mesonost и baseost или epibaseost). См. *Базалия*, *Дистальный птеригиофор*, *Проксимальный птеригиофор*.

РАДИАЛИЯ, *жс.* **os radiale**, *мн.* **ossa radialia**. Костная или хрящевая опора луча или колючки парного плавника, обычно состоящая из трёх элементов: проксимальной радиалии, срединной радиалии и дистальной радиалии; если проксимальная радиалия заметно больше по размеру, её обычно называют базалией; у Teleostei между лучами плавника и поддерживающим скелетом обычно один ряд из пяти радиалий (называемых actinosts); у более примитивных форм радиалий больше, например, 13 у *Polyodon*, 9 у *Acipenser*.

РАДУЛА, *жс.*, **radula**. Совокупность зубцов (образованных хитином, конхиолином и твердыми минеральными солями), сгруппированных в продольные и поперечные ряды на общей мембране, покрывающей внутренний мускулистый вырост вентральной стенки глотки.

*Радула формируется в специальном выпячивании передней кишки — радулярном мешке (влагалище) в течение всей жизни моллюска. За счёт движения мускульного выроста глотки радула может выдвигаться изо рта и, нажимая на субстрат, стирать с него обрастания. У хищных моллюсков зубцы радулы стилетоподобной формы и служат для поражения, захвата и удержания жертвы. У хитонов и ряда групп брюхоногих моллюсков признаки радулы (количество и форма зубцов) имеют важное таксономическое значение. У двустворчатых моллюсков, питающихся за счёт фильтрации, а также у некоторых бороздчатобрюхих и брюхоногих, которые высасывают пищевой субстрат — радула отсутствует.

РАНГ, *м.* В зоологической номенклатуре: уровень, на котором находится таксон в таксономической иерархии (например, все семейства относятся к одному уровню, лежащему между надсемейством и подсемейством).

*Ранги в группе семейства, родовой и видовой группах, в которых могут быть установлены номинальные таксоны, указаны в ст. 10.3, 10.4, 35.1, 42.1 и 45.1 Международного кодекса зоологической номенклатуры.

РЕБРО, *ср.* **costa**, *мн.* **costae**. Одна из серии длинных тонких костей, причленяющихся к апофизам позвонков и поддерживающих туловищную мускулатуру.

*Выделяют два типа рёбер: спинное (эпиплевральное или истинное) ребро, которое отходит от поперечного отростка на теле позвонка и лежит в поперечной септе эпаксиальной мускулатуры (гомолог рёбра позвоночных), и брюшное (плевральное или плевроперитонеальное) ребро, которое сочленяется с парапофизом и непосредственно окружает полость тела; брюшные рёбра имеются у *Elasmobranchii*, брюшные и спинные рёбра — у *Teleostomi*; у *Holocerphali* рёбер нет.

РЕГИОН-ДОНОР, *м.*, экосистема-донор. Регион в пределах исторического ареала вида, из которого перемещается представитель данного вида.

РЕГИОН-РЕЦИПИЕНТ, *м.*, экосистема-реципиент. Регион (экосистема) за пределами исторического ареала вида, куда перемещается представитель этого вида.

РЕДУКЦИЯ, *жс.* Уменьшение элемента (структуры, органа) или числа элементов (структур, органов) вплоть до исчезновения.

РЕЛИКТОВЫЙ, реликт. Таксон или форма, сохранившаяся в современной биоте или в определённом регионе как остаток предковой группы, более широко

распространённой или игравшей большую роль в экосистемах в прошедшие геологические эпохи.

РЕЦЕНТНЫЙ. Современный, ныне живущий.

РОТ, м. Название «рот» применяют в общем смысле для обозначения ротового отверстия или *ротовой щели, ротовой полости* и верхней челюсти; в последнем случае говорят, например, о *выдвижном рте* или *невывдвижном рте*.

РОТОВАЯ ЛОПАСТЬ, ж., palpus oris. Складкообразные выросты в передней части тела двустворчатых моллюсков, берущие начало от основания жабр и свободно свисающие в просвет мантии в области ротового отверстия. Четыре ротовых лопасти покрыты мерцательным эпителием, биение ресничек которого способствует направлению пищевых частиц к ротовому отверстию.

РОТОВАЯ ПОЛОСТЬ, ж. orus, мн. ori. Передний отдел пищеварительного тракта — полость между ротовым отверстием и первым рядом жаберных тычинок. См. *Рот*.

РОТОВАЯ ЩЕЛЬ, м. Край ротового отверстия при закрытом рте при виде сбоку.

*Говоря о положении и форме ротовой щели, её обычно называют «рот»; различают верхний, полуверхний, конечный, полунижний и нижний рот по (положению вершины рта, т.е. верхней точки ротовой щели); поперечный, полулунный, подковообразный и т.п. рот (по форме ротовой щели); завороченный, или вертикальный, косой (по положению ротовой щели). См. *Рот*.

РУДИМЕНТАРНЫЙ. Зачаточный, недоразвитый, дегенерировавший.

РЫЛО, ср. Часть головы впереди от глаз.

САМООПЛОДОТВОРЯЮЩИЙСЯ ГЕРМАФРОДИТ, м. Синхронный гермафродит, у которого яйцеклетки оплодотворяются сперматозоидами того же индивидуума.

СВЯЗКА БОДЕЛО, ж. ligamentum Baudeloti. Связка, соединяющая верхний конец *пояса грудного плавника* с телом первого позвонка или с *основной затылочной костью* у лучепёрых рыб.

СЕГОЛЕТОК, м. Молодь рыбы рождения текущего года летом или осенью (до наступления следующей весны).

СЕПТА, ж., septum, мн. septi. У некоторых двустворчатых моллюсков (например, у видов семейства Dreissenidae) — расположенная в каждой створке вблизи макушек пластинка, параллельная плоскости смыкания. Служит местом прикрепления переднего аддуктора и переднего ретрактора.

СЕСТОН, м., seston. Совокупность мелких планктонных организмов (см. *планктон*), и взвешенных в воде неорганических и органических частиц (см. *детрит*).

СЕСТОНОФАГ, м. Организм, питающийся сестоном.

СЕСТРИНСКАЯ ГРУППА, ж. Таксономическая группа, имеющая ближайшего общего предка с другой таксономической группой.

СЕТЬ, ж., сетное орудие лова. 1. Рыболовное орудие, основной строительный материал которого сетное полотно. 2. объячеивающее сетное орудие лова.

*По способу захвата рыбы *сетные орудия лова* подразделяют на три основных группы: обьёживающие (собственно сети), ловушки-лабиринты и отцеживающие.

СИМПЛЕЗИОМОРФИЯ, ж. Общий примитивный признак или состояние признака, которое имеется у двух или более групп организмов и унаследовано от относительно далёкого предка.

*Диагностирует парафилетическую группу.

СИМФИЗ, м., симфизис, *м. symphysis, мн. symphyses.* Место соединения костей (обычно парных) без образования истинного сустава.

*У рыб симфизами обычно называют 1) симфиз нижней челюсти (или симфиз зубных костей), 2) симфиз верхней челюсти (или верхнечелюстных костей), 3) симфиз клейтрумов.

СИНАПОМОРФИЯ, ж. Общий продвинутый признак или состояние признака, которое имеется у двух или более групп организмов и унаследовано от непосредственного или ближайшего общего предка.

*Общая специализация; диагностирует монофилетическую группу.

СИНОНИМ, м. В номенклатуре: каждое из двух или более названий одинакового ранга, употреблённых для обозначения одного и того же таксономического таксона.

СИНХРОННЫЙ ГЕРМАФРОДИТ, м. Организм, гонада которого одновременно функционирует и как яичник, и как семенник.

СКАПУЛОКОРАКОИД, м. скапуло-коракоид, *м. scapulocoracoideum, мн. scapulocoracoidea.* Первичный плечевой пояс грудного плавника у хрящевых рыб, подразделяемый местом прикрепления плавника на спинной (лопаточный) отдел (*pars scapularis*) и брюшной (коракоидный) отдел. См. *Пояс грудного плавника.*

СЛЁЗНАЯ КОСТЬ, ж. os lacrymale, мн. ossa lacrymalia. Первая, обычно самая крупная, подглазничная кость.

СОШНИК, м. os praevomere, мн. ossa praevomeria. Парная или непарная (но обычно в онтогенезе наблюдается парная закладка) покровная кость, лежащая под *обонятельной костью.*

*Часто несёт зубы. Традиционно эту кость называют 'сошник' (т.е. её латинское название в литературе обычно приводится как *os vomere, мн. ossa vomeria*), но сошник рыб негомологичен сошнику четвероногих.

СПИННАЯ АОРТА, м. aorta dorsalis. Основная непарная срединная артерия туловища, образованная соединением выносящих жаберных артерий.

*Вдоль всей спинной аорты к стенкам тела отходят метамерно расположенные сосуды и более крупные артерии, снабжающие кровью все основные органы; после отхода подвздошных артерий спинная аорта продолжается назад как хвостовая артерия.

СПИННОЙ ПЛАВНИК, м. pinna dorsalis, мн. pinnae dorsales; notopterygium, мн. notopterygia. Непарный плавник, расположенный по средней линии спи-

ны (может быть один, два или три спинных плавника или он может отсутствовать); служит в качестве верхнего кия, позволяющего избежать кручения при движении.

СПИРАЛЬНЫЙ КЛАПАН, м. Идущая по спирали складка в средней кишке ряда низших групп рыб (Petromyzontiformes, Elasmobranchii, Holoccephali и некоторые Teleostomi), служащая для увеличения пищеварительной поверхности кишечника без увеличения его длины.

СРЕДНЯЯ КИШКА, ж. estenteron. У моллюсков — часть пищеварительной системы между *передней кишкой* и *задней (тонкой) кишкой*; возникающая за счёт дифференцировки энтодермального зачатка.

*У большинства видов представлена в виде трубчатого образования на ранних стадиях онтогенеза, в процессе дефинитивного органогенеза за счёт расширения и неравномерного утолщения стенок преобразуется в одно- или многокамерный «желудок». У некоторых представителей легочных моллюсков (Pulmonata sensu lato) морфологически желудок не выражен, средняя кишка сохраняет трубчатое строение на протяжении всей жизни животного. В среднюю кишку (или желудок) впадают парные протоки пищеварительной железы.

СТАВНАЯ СЕТЬ, ж. Объячеивающее сетное орудие лова; сеть, закрепленная тем или иным способом, которая стоит в процессе лова неподвижно на одном месте и улавливает рыбу, пытающуюся пройти сквозь неё.

СТАВНОЙ НЕВОД, м. Ловушка, или сетное стационарное орудие лова рыбы, или пассивное прибрежное орудие лова; его устанавливают на пути хода рыбы, которая, упираясь в сетную стену, называемую крылом, и пытаясь обойти её, входит в ловушку, устроенную таким образом, что вход в неё удобен, а выход затруднён.

СТАНДАРТНАЯ ДЛИНА, ж., SL. Длина тела от переднего конца верхней челюсти (даже если нижняя челюсть выступает вперёд по отношению к верхней челюсти) до заднего края гипуральной пластины или срединной гипуралии у основания лучей хвостового плавника (рис. 32). Ср. *Общая длина*.

СТАТОЦИСТ, м., statocystum, мн. statocysti. Механорецепторные органы равновесия у беспозвоночных, имеющие вид погруженных под покров тела пузырьков, либо ямок или колбообразных выпячиваний покровов.

*У большинства моллюсков имеются два статоциста (отсутствуют у Loricata и Solenogasters) на голове, либо по краям мантии. Каждый статоцист представляет собой пузырек, в стенке которого находятся чувствительные клетки, тогда как внутренняя полость содержит одно крупное или много мелких известковых телец). Давление в том или ином участке на стенку пузырька дает возможность моллюску ориентироваться в пространстве.

СТЕРНОГИОИДНАЯ МЫШЦА, ж. musculus sternohyoideus. Крупная мышца, отходящая от нижнего конца постклейтрума и крепящаяся с боковых сторон урогиалии.

*Функция стерногиоидной мышцы — быстрое открывание рта и расширение ротовой полости.

СУБАБДОМИНАЛЬНЫЙ БРЮШНОЙ ПЛАВНИК, м. *pinna ventralis subabdominalis*, мн. *pinnae ventrales subandominales*. Брюшной плавник, расположенный в передней части брюха (рис. 8в), но не имеющий связи с поясом грудного плавника. Ср. *Абдоминальный брюшной плавник*.

ТАКСОН, м. В номенклатуре: названная или не названная таксономическая единица, т.е. популяция или группа популяций организмов, относительно которых обычно подразумевают, что они филогенетически родственные, и которые обладают общими признаками, дифференцирующими эту единицу от других таких единиц (например, географическая популяция, род, семейство, отряд).

*Таксон охватывает все включённые в него единицы более низкого ранга и индивидуальные организмы; часто употребление термина *таксон* подразумевает *таксономический таксон* — таксон (например, семейство, род, вид), включая любые номинальные таксоны и экземпляры, которые в какое-либо данное время считает относящимися к нему зоолог, стремящийся определить границы зоологического таксона; таксономический таксон обозначается валидным названием, определённым из числа пригодных названий включённых в него номинальных таксонов.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ РАНГ, м. См. *Ранг*.

ТЕЛО ПОЗВОНКА, ср. *centrum*, мн. *centra*. Центральная часть позвонка, непосредственно окружающая хорду. См. *Позвонок*.

ТЕМЕННАЯ КОСТЬ, ж. *os parietale*, мн. *ossa parietalia*. Поверхностная покровная кость крыши черепа, расположенная за *лобной костью* над слуховой областью.

*Парные теменные кости соединяются вдоль средней линии крыши черепа или разобщены *верхней затылочной костью*; череп, в котором теменные кости соединяются по средней линии, полностью разобщая верхнюю затылочную и лобные кости, называется медиопариетальным, например, у *Amia*, *Elopidae*, *Cypriniformes*; череп, в котором теменные кости не соединяются, будучи разобщёнными располагающимися между ними лобными и верхней затылочной, называется латеропариетальным, например, у *Gadidae*; теменных костей нет (апариетальный череп), например, у *Syngnathoidei*, *Siluridae*.

ТЕМЯ, ср. Пространство на верхней поверхности головы за глазами перед *затылком*.

ТОРАКАЛЬНЫЙ БРЮШНОЙ ПЛАВНИК, м. *pinna abdominalis thoracalis*, мн. *pinnae andominales thoracales*. Брюшной плавник, расположенный под грудными плавниками (рис. 8б) и обычно имеющий связь с поясом грудного плавника. См. *Брюшной плавник*.

ТУЛОВИЩНЫЙ ПОЗВОНОК, м. *vertebra abdominalis*, мн. *vertebrae abdominales*. Один из позвонков переднего отдела позвоночника, не имеющий гемальной дуги, гемального канала и гемального остистого отростка.

*Туловищные позвонки (все или их большая часть) несут эпиплевральные рёбра или их производные; задние туловищные позвонки, имеющие редуциро-

ванные парапофизы и рёбра и не полностью сформированную гемальную дугу, образуют промежуточный отдел (переходный к хвостовому отделу). См. *Предхвостовой позвонок*.

УРАЛЬНЫЙ ПОЗВОНОК, *м. vertebra uralis*, *мн. vertebrae urales*. Один из позвонков, расположенных в хвостовом отделе позвоночника сзади от места бифуркации хвостовой артерии по выходе последней из гемального канала, образованного гемальными дугами.

*Тело урального позвонка несёт гипуралии; у высших лучепёрых рыб уральные позвонки сливаются между собой и с одним или несколькими преуральными позвонками с образованием уростилярного комплекса (называемого также последним комплексным позвонком); уральные позвонки обозначают U1, U2 и т.д., считая спереди назад. Ср. *Преуральный позвонок*.

УРОНЕВРАЛИЯ, *ж. os uroneurale*, *мн. ossa uroneuralia*. Одна из пары удлинённых эндохондральных костей, отходящих от боковых поверхностей уростиля — гомолог невральной дуги одного из уральных позвонков.

УРОСТИЛЬ, *м. urostylus*, *мн. urostyli*. Самый задний, загибающийся кверху отдел позвоночника, образованный узким палочковидным, заострённым на конце хрящом и слившимися телами позвонков и связанных с ними элементов скелета гомоцеркального хвостового плавника у Teleostomi.

*Над уростилем располагаются эпуралии, под уростилем — гипуралии; уростилем или уростилярным комплексом называют также весь скелет хвостового плавника, поддерживающий лучи, включая тела преуральных и уральных позвонков, эпуралии и гипуралии.

УСИК, *м.* Удлинённый кожный вырост, расположенный в передней части головы (обычно около рта, на подбородке, на рыле), выполняющий чувствительную — вкусовую или тактильную — функцию, например, у Acipenseridae, Gadidae, Ictaluridae, Cyprinidae, *Benthophilus*.

ФИЛОГЕНИЯ, *ж.*, филогенез, *м.* Историческое развитие организмов, всей их совокупности или отдельных систематических групп.

ФИТОПЛАНКТНОФАГ, *м.*, фитопланктофаг. Организм, питающийся фитопланктоном. См. *Планктон*.

ХВОСТОВОЙ ПЛАВНИК, *м. pinna caudalis*, *мн. pinnae caudales*; *pinna cercalis*, *мн. pinnae cercales*. Плавник на заднем конце тела, скелет которого образован элементами заднего конца позвоночника; является, как правило, основным движителем.

*Может иметь вентральное (у Centriscidae) или дорсальное (у Trachipteridae) положение; обычно хорошо отделён от других плавников и имеет две лопасти (нижнюю и верхнюю), но в некоторых группах рыб может быть более или менее редуцирован и/или может сливаться со спинным и/или анальным плавниками (например, у Zoarcidae, Anguillidae); в зависимости от формы и длины лопастей, а также расположения и формы скелета хвостового плавника, выделяют *гетероцеркальный хвостовой плавник*, *гипоцеркальный хвостовой плавник*, *гомоцеркальный хвостовой*

вой плавник, дифицеркальный хвостовой плавник, протоцеркальный хвостовой плавник, эцицеркальный хвостовой плавник.

ХВОСТОВОЙ ПОЗВОНОК, *м. vertebra caudalis, мн. vertebrae caudales.*

Один из позвонков заднего отдела позвоночника, имеющий, кроме невральной дуги и неврального остистого отростка, гемальную дугу, гемальный канал и гемальный остистый отросток.

*Первый хвостовой позвонок обычно располагается около вершины первого проксимального птеригофора анального плавника (если он имеется). См. *Туловищный позвонок*.

ХВОСТОВОЙ СТЕБЕЛЬ, *м.* Задняя часть тела рыбы сзади от конца основания анального плавника и впереди от хвостового плавника.

ХОНДРАЛЬНАЯ КОСТЬ, *жс.* См. *Замещающая кость*.

ЦЕРАТОБРАНХИАЛИЯ, *жс. os ceratobranchiale, мн. ossa ceratobranchialia.*

Самая длинная замещающая кость жаберной дуги, расположенная между эпибранхиалией и гипобранхиалией.

*Обычно имеется пять пар цератобранхиалий или они отсутствуют (у некоторых *Anguillidae*, *Polypterus* и *Calamoichthys*); у *Cypriniformes* и *Siluriformes* пятая пара модифицирована в мощную, несущую зубы кость, которую называют нижнеглоточной костью. См. *Жаберная дуга*.

ЦИКЛОИДНАЯ ЧЕШУЯ, *жс. squama cycloidea, мн. squamae cycloideae.*

Тип костной чешуи, характерный для многих групп сравнительно примитивных костистых рыб, при котором каждая чешуйка имеет вид гладкой пластинки овальной или округлой формы. Ср. *Ктеноидная чешуя*.

ЧЕЛЮСТНАЯ КОСТЬ, *жс.* См. *Верхнечелюстная кость*.

ЧЕШУЯ, *жс.* Твёрдые скелетные пластинки, лежащие в соединительнотканной части кожи, обычно налагающиеся друг на друга черепицеобразно.

*Различают плакоидные, *ганоидные* и костные *циклоидные* и *ктеноидные* чешуи.

ЧЛЕНИСТЫЙ ЛУЧ, *м.* Плавниковый луч, подразделённый на части (членики или сегменты), которые подвижно причленяются друг к другу посредством коллагеновых волокон, а в дистальной части (вершине) луча соединяются, срастаясь с актинотрихией. Ср. *Нечленистый луч*.

ЧУЖЕРОДНЫЙ ВИД, *м.*, неаборигенный, адвентивный, экзотический, интродуцированный. Вид за пределами своего исторического ареала; вид, появившийся в рассматриваемом регионе после неолита.

ШИП, *м. spina, мн. spinae.* Твёрдый, часто заострённый вырост различной величины на костях черепа (носовых, глазничных, теменных, крышечных и др.) или на чешуях, например, у скатов (в отличие от колючки — твёрдого заострённого луча плавника). Ср. *Колючка*.

ЩЕКА, *жс.* Пространство на боковой поверхности головы между глазом и задним краем предкрышки.

ЭНДОКРАНИЙ, *м.*, эндокраниум. Компоненты черепа позвоночных, развивающиеся непосредственно из эмбрионального хрящевого черепа (хондрокраниума).

*Подразделяется на мозговой череп и висцеральный череп; не включает кожных окостенений черепа (дерматокраниум).

ЭКСТРАСКАПУЛА, ж. extrascapula, мн. extrascapulae; os extrascapulare, мн. ossa extrascapularia. Одна из двух-восьми небольших покровных косточек, называемых также *табличными* или *надвисочными* костями, лежащих в области между *заднеушной* и *крыловидно-ушной* костями.

*Через экстраскапулы проходит *надвисочный сейсмосенсорный канал*; эти кости обычно небольшого размера, образует задний край крыши черепа у низших Teleostomi, у Cyprinidae связана с задним отделом височного участка *подглазничного сейсмосенсорного канала* перед его соединением с *надвисочным сейсмосенсорным каналом*. См. *Надвисочная кость*.

ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ПЕРИОД, м. Период онтогенетического развития от оплодотворения (у гиногенетических рыб от инициации деления) до перехода на экзогенное (внешнее) питание; зародышевый период.

*Во время этого периода эмбрион (embryo, embryon) осуществляет эндогенное (внутреннее) питание за счёт желтка яйца или, у живородящих рыб, частично или полностью за счёт питательных веществ материнского организма; эмбриональный период подразделяют на два подпериода (или фазы): 1) икринки, или собственно эмбриона, когда развитие происходит в оболочке; 2) свободного эмбриона (предличинки; prelarval phase, eleutheroembryonic phase), когда развитие идёт вне оболочки, но выклюнувшаяся свободноживущая особь питается за счёт желтка. См. *Предличинка*.

ЭНДОСКЕЛЕТ, м., внутренний скелет, *м.*, первичный скелет, *м.* Собственно скелет тела, т.е. внутренние опорные структуры, первоначально представленные только хордой, плотной соединительной тканью и хрящом.

ЭПИФАУНА, ж. Прикреплённые или малоподвижные (сидячие) водные донные беспозвоночные, обитающие на поверхности грунта, в расщелинах скал, среди камней и т. п.

*К эпифауне относятся животные, образующие обрастания, свободно лежащие на грунте (некоторые моллюски), медленно ползающие по дну (многие моллюски, иглокожие, полихеты, некоторые ракообразные, актинии). См. *бентос*.

ЭПИЦЕРКАЛЬНЫЙ ХВОСТОВОЙ ПЛАВНИК, м. Гетероцеркальный (наружно асимметричный) хвостовой плавник, в котором позвоночный столб заходит в более длинную верхнюю лопасть, например, у Elasmobranchii, Acipenseridae, Polyodontidae и личинок многих Teleostomi. См. *Гетероцеркальный хвостовой плавник*; ср. *Гипоцеркальный хвостовой плавник*.

ЭПУРАЛИЯ, ж. os epurale, мн. ossa epuralia. Удлинённая изолированная кость в скелете хвостового плавника, расположенная над уростилем и за последним невральным остистым отростком.

*Эпуралии, возможно, являются производными невральных остистых отростков уростилярных позвонков, их число варьирует от одной (у высших костистых) до трёх у примитивных лучепёрых.

ЮВЕНИЛЬНАЯ ОСОБЬ, ж. Неполовозрелая особь после личиночной стадии. См. *Ювенильный период*.

ЮВЕНИЛЬНЫЙ ПЕРИОД, м. Период онтогенетического развития, следующий за личиночным периодом, когда плавники полностью дифференцированы, а временные личиночные органы, если имелись, замещены дефинитивными органами; период неполовозрелого организма.

*Переход от личиночного к ювенильному периоду может сопровождаться значительными анатомическими перестройками (метаморфозом); ювенильный период завершается ко времени созревания гамет, т.е. к половому созреванию; иногда этот период подразделяют на мальковый период (до дифференциации пола) и собственно ювенильный период (период усиленного развития половых желез до наступления половозрелости, включая развитие вторичных половых признаков). Ср. *Личиночный период*.

ЮГУЛЯРНЫЙ БРЮШНОЙ ПЛАВНИК, м. *pinna abdominalis jugularis*, *mn. pinnae abdominales jugulares*. Брюшной плавник, расположенный на горле перед грудными плавниками (рис. 8а) и обычно имеющий связь с поясом грудного плавника. Ср. *Торкальный брюшной плавник*.

ЯЗЫК, м. См. *Основная подъязычная кость*.

ЯЙЦЕЖИВОРОЖДЕНИЕ, ср. Откладка хорошо развитых яиц, из которых сразу выходят личинки, или рождение активно питающихся, свободно плавающих личинок, выклев которых происходит в яйцеводе самки непосредственно перед рождением.

*Наблюдается у форм с внутренним оплодотворением и развитием эмбрионов в полости гонады самки; при этом яйцевые оболочки развиваются и питание эмбриона происходит за счёт желтка, а не за счёт организма матери. Ср. *Живорождение*.

ЯРОВАЯ РАСА, ж. Внутривидовая форма (способ) анадромной нерестовой миграции, при которой рыбы входят в реки весной или летом со зрелыми половыми продуктами и нерестятся в том же году позже *озимой расы*.

*Рыбы яровой расы совершают менее протяжённые миграции вверх по течению, чем рыбы озимой расы.

BULLA PROOTICA, ж. *bulla prootica*. У Clupeiformes: полость переднеушной кости, видимая снаружи как шаровидное вздутие, в которой помещены отростки переднего конца плавательного пузыря.

RECESSUS LATERALIS, м. У Clupeidae: «боковая борозда» — внутричелюстная полость в слуховой области невзрачия, в которую открываются основные сейсмодатчики каналы; отделена от пространства внутреннего уха перепончатым отверстием.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

ВИДОВОЙ СОСТАВ И СОСТОЯНИЕ ИХТИОФАУНЫ НИЗОВЬЕВ ДЕЛЬТЫ ВОЛГИ В 2006–2011 ГГ. В ПРЕДЕЛАХ АСТРАХАНСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА

К.В. Литвинов, С.А. Подоляко

Астраханский государственный природный биосферный заповедник

Астраханский государственный заповедник расположен в низовьях дельты Волги. Заповедник состоит из трёх участков — Дамчикского (западного), Трехизбинского (центрального) и Обжоровского (восточного), охватывающих нижнюю и култучную зоны дельты, а также островную зону авандельты [выделение зон сделано Белевич (1963)] (рис. 167). Широтное расположение участков позволяет выявлять особенности протекания природных процессов в западной, центральной и восточной частях дельты.

Ихтиологические наблюдения на данной территории ведутся с момента создания заповедника, однако до 1950-х гг. они носили отрывочный характер. С се-

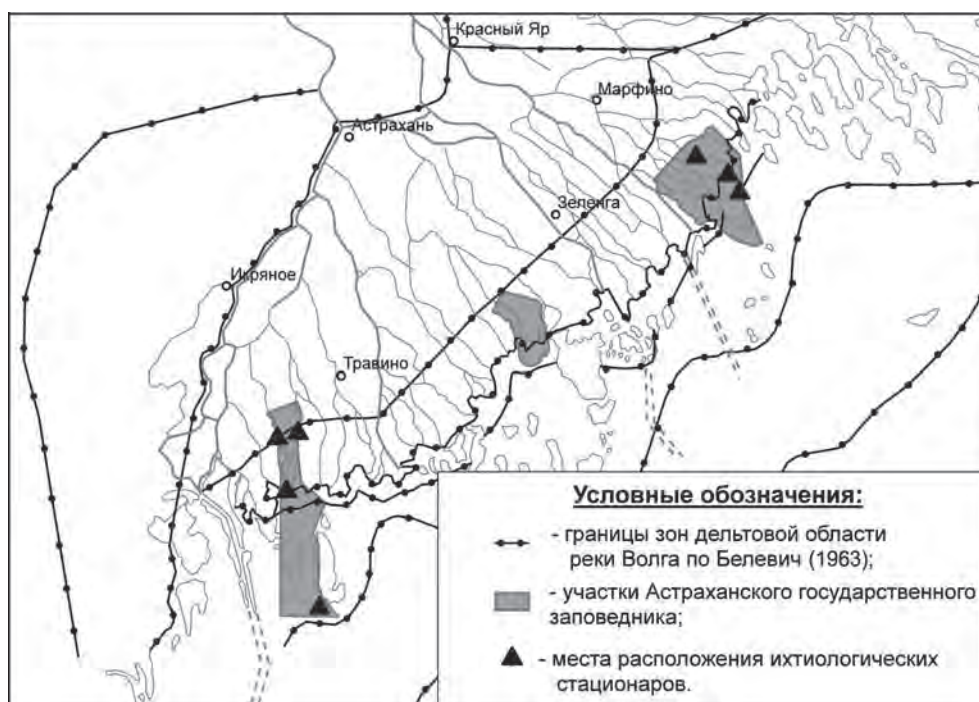


Рис. 167. Карта дельты Волги с участками Астраханского государственного заповедника.

редины прошлого столетия на территории заповедника создана сеть ихтиологических стационаров (рис. 167), действующих до настоящего времени. Основу современных мониторинговых исследований рыбного населения составляют сетные ловы, еженедельно проводящиеся в нижней зоне дельты и ежемесячно в култушной зоне дельты и островной зоне авандельты. Информацию о распределении молоди рыб, а также рыб морского комплекса, не улавливаемых сетными орудиями, получают при проведении ловов тканкой на стационарах, охватывающих, помимо протоков, и временные водоёмы. Непрерывность мониторинговых исследований позволяет отслеживать и анализировать влияние глобальных воздействий на ихтиофауну волго-каспийского региона. К числу наиболее значимых факторов воздействия относятся гидрологический режим реки Волги и колебания уровня Каспийского моря.

Изучению влияния уровня Каспийского моря на ихтиофауну дельты Волги посвящены работы многих авторов. Материалы Астраханского заповедника по этой проблеме обобщены, например, в работах Тряпициной (1965), Коблицкой (1981), Кизиной (1995, 1999, 2003). Структура, численность и распределение рыбного населения дельты в значительной мере зависят от уровня Каспийского моря. При этом туводные и мигрирующие (проходные и полупроходные) рыбы по-разному реагируют на изменение экологической обстановки, вызванной колебаниями уровня моря. Особенно динамично меняется качественный и количественный состав рыб в низовьях дельты Волги.

При понижении уровня моря в 1930–1940 гг. обмелевшая култушная зона стала для мигрантов естественным барьером, преодолевать который они могли только по каналам-рыбоходам. 1950–1970-е гг. были периодом резкого снижения промысловых запасов полупроходных рыб (судака, воibly, леща, частично сазана) из-за сокращения морских пастбищ преимущественно в восточной части моря. Распределение этих видов в период нерестовых миграций определялось, в основном, режимом весенних попусков, параметры которых стали резко отличаться от таковых естественных паводков. Ситуация с проходными рыбами в 1970-е гг. усугубилась тем, что зарастание мелководья островной зоны авандельты макрофитами стало для них непреодолимой преградой, особенно для осетровых. В этот период проходные осетровые и сельдьевые практически выпали из уловов заповедника. Напротив, зарастание мелководья макрофитами при ослаблении проточности и минимальных отметках уровня моря способствовало расширению к югу ареалов туводных видов (густеры, краснопёрки, речного окуня, щуки, сома, жереха, линя).

С 1980-х гг. на распределении рыб в низовьях дельты Волги стало сказываться повышение уровня моря. Подтопление островной зоны авандельты и морского устьевого бара благоприятствовало улучшению условий обитания большинства туводных рыб и расширению за счёт култушной зоны площадей нагула полупроходных рыб. Но уже в 1990-е гг. южная часть этой акватории стала малопривлекательной для обитания «зарослелюбивых» видов из-за деградации подводной и над-

водной растительности (Кизина, 1999). После кратковременной стабилизации уровня Каспийского моря в начале века с 2006 г., по данным Гидрометцентра России, началось устойчивое снижение его уровня. В период с 2006 по 2010 г. уровень моря упал на 35 см. Особенно существенное падение уровня наблюдалось в 2010 г., в числе причин которого указывается уменьшение речного стока (на 20% от среднееголетнего) и повышение испаряемости воды в связи с аномально жарким летом (Координационный комитет..., 2011). Столь существенные изменения гидрологического режима не могли не оказать воздействия на рыбное население. Уменьшение объёмов стока привело к снижению скорости течения в протоках дельты, что способствовало массовому развитию высшей водной растительности в руслах ериков и стариц и повлекло за собой ещё большее снижение скорости течения в них, интенсифицировало кумулятивные процессы. Развитие водной растительности способствовало увеличению численности «зарослелюбивых» видов в нижней зоне (красноперки, серебряного карася, линя, сома). Доля реофилов, прежде всего, густеры, в меньшей мере, синца, судака и чехони в уловах, напротив, несколько сократилась.

Кратковременность весенних попусков вызывает недостаточное по длительности заливание полоев — временных водоёмов, образующихся при разливах на межрусловых островах дельты во время паводка, что лишает полупроходных рыб возможности нормального нереста и полноценного развития личинок. В сложившихся экологических условиях наименее подверженными воздействию факторов внешней среды оказываются порционно нерестующие виды, способные нереститься повторно после миграции в авандельту по достижении в ней благоприятных температурных и кормовых условий.

За период с 2006 по 2010 г. на территории Астраханского заповедника и прилегающих районов зафиксированы (по данным контрольных ловов и наблюдений) представители 39 видов рыб, относящихся к 12 семействам. Интродуцированные и инвазионные виды отмечены «*».

Семейство PETROMYZONTIDAE

1. *Caspiomyzon wagneri* (Kessler, 1870) Редкий проходной вид. Мигрирует по водотокам с сильным течением. В 1949–1980-е гг. не встречался. Зарегистрирован однажды в 2010 г. в нижней зоне Обжоровского участка и однажды — в 2011 г. в авандельте Дамчикского участка.

Семейство ACIPENSERIDAE

2. *Acipenser stellatus* Pallas, 1771. Очень редкий вид. Последний раз пойман в 2003 г. Ежегодно поступают сообщения о поимках одиночных особей севернее границ Обжоровского участка (нижняя зона восточной части дельты).

Семейство CLUPEIDAE

3. *Alosa kessleri* (Grimm, 1887). Редкий проходной вид. Основные пути нерестовой миграции проходят по каналам-рыбоходам, и в уловах заповедника фиксируют лишь единичных покатных особей в июне–августе. В целом по дельте с 2009 г. наблюдается рост численности мигрирующих рыб.

4. *Clupeonella caspia* Svetovidov, 1941. Очень редкий вид. В июле 2010 г. в пробах молоди, взятых в нижней зоне Дамчикского участка, зарегистрировано несколько поздних личинок.

Семейство CYPRINIDAE

Подсемейство Cyprininae

5. *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758). Малочислен в нижней зоне дельты и авандельте. Предпочитает обильно заросшие водной растительностью ерики и старицы. Практически не отмечен в протоках и ериках с сильным течением. Редок в култушной зоне дельты и в авандельте. Численность несколько выше в ильменах западного ильменно-бугрового района. Образует гибриды с серебряным карасём.

6. **Carassius gibelio* (Bloch, 1782). Многочислен. Распространился в водоёмах заповедника в конце 1960-х гг. Массовым видом стал с середины 1970-х гг. В 2006–2010 гг. составлял до 10% экземпляров всех видов в контрольных уловах. В период нагула предпочитает заросшие водной растительностью водоёмы с небольшим течением. Значительно менее требователен к скоростям течения, чем золотой карась. Постоянный обитатель авандельты, нижней и култушной зон дельты. Авандельтовая популяция совершает осенние (зимовальные) миграции в нижнюю и култушную зоны. Зимовка косяков серебряного карася (зачастую совместно с сазаном) проходит на зимовальных ямах или в зарослях лотоса.

7. *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758. Обычен. Ввиду особенностей биологии редко встречается в уловах. Постоянный обитатель авандельты и култушной зоны дельты. В период миграций обычен и в нижней зоне. Совершает осенние миграции, скапливаясь совместно с серебряным карасем на зимовальных ямах нижней зоны, либо в лотосово-рогозовых зарослях култушной зоны.

Подсемейство Hypophthalmichthyinae

8. **Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844). Малочислен. В 2006–2011 гг. белого толстолобика встречали во всё возрастающих количествах (от единичных экземпляров в 2006 г. до косяков в 50 особей в настоящее время) в протоках нижней зоны западной части дельты. Некрупных особей отмечают на зимовках совместно с серебряным карасем и сазаном. За рассматриваемое пятилетие в култушной зоне и авандельте не отмечен. В 2010 г. в западной части нижней зоны дельты при проведении ловов тканкой в течение месяца (в мае–июне) отловлено около 50 экземпляров белого толстолобика от стадии *B* (предличинки) до стадии *G* (раннего малька) [по Васнецову (1953)], что подтверждает факт

успешного развития молоди этого вида в дельте Волги и может служить основанием для предположения о естественном воспроизводстве популяции белого толстолобика в низовьях Волги.

Подсемейство *Gobioninae*

9. *Romanogobio albiguttatus* (Lukash, 1933). Многочисленный вид. Предположительно, является обычным видом, но в силу особенностей экологии (обитания на дне центральной русловой части водотоков) не попадает в применяемые обычные орудия лова (ставные сети, тканку).

Подсемейство *Leuciscinae*

10. *Abramis brama* (Linnaeus, 1758). Вид представлен немногочисленной жилой и многочисленной полупроходной формами. Туводный лещ встречается в нижней зоне единичными экземплярами, крайне редок в култушной зоне и авандельте. Полупроходного леща ловили в массе в период нерестового хода. Последние годы скат был несколько растянут, и покатных особей встречали вплоть до конца июня. Уловы колеблются в зависимости от урожайности отдельных поколений.

11. *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758). Массовый туводный вид, один из наиболее многочисленных в дельте, предпочитает проточные мелководные участки водотоков, но в период половодья заходит и во временные водоёмы. Ввиду небольших размеров не попадает в сетные орудия лова, но зачастую встречается в пробах молоди. Обитает во всех зонах. Образует крупные скопления на многолетних местах зимовок в нижней зоне.

12. *Aspius aspius aspius* (Linnaeus, 1758). Обычен в нижней зоне, малочислен в култушной зоне дельты и авандельте. Населяет преимущественно проточные водоёмы. За последнее пятилетие отмечен незначительный рост доли в уловах западной части дельты.

13. *Ballerus ballerus* (Linnaeus, 1758). Полупроходной малочисленный вид, единичными экземплярами встречается в уловах нижней зоны в период нерестового хода, несколько чаще в восточной части дельты. Не отмечен в уловах култушной зоны дельты и авандельте (по причине непродолжительного нерестового хода и менее частой постановки сетей в этих зонах).

14. *Ballerus sapo* (Pallas, 1814). Полупроходной малочисленный вид. Встречен в уловах преимущественно в период нерестовой миграции, заметно чаще в восточной части дельты. Единичные, но регулярные, случаи поимки синца с августа по ноябрь позволяют предположить существование немногочисленной туводной популяции.

15. *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758). Многочисленный вид, составляет от 15% (западная часть дельты) до 33% (восточная часть дельты) уловов в нижней зоне. Намного реже попадает в уловы в култушной зоне и авандельте. Отмечена некоторая тенденция к росту численности в западной части дельты и к снижению в восточной.

16. *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758). Немногочисленный туводный вид. Встречен в уловах единично, чаще в нижней, изредка в култушной зоне дельты.

17. *Rutilus caspicus* (Yakovlev, 1870). Многочислен в период нерестовых миграций. Доля в уловах достигает 7–8% в зависимости от урожайности конкретного года. Основные нерестилища располагаются в Волго-Ахтубинской пойме, однако многочислен и в полях нижней зоны дельты. Нерест непродолжительный, отмечен в нижней зоне дельты с конца апреля по начало июня. В 2009–2010 гг. наблюдали незначительное увеличение доли в уловах в октябре-ноябре, чего не происходило с 2004 г.

18. *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758). Обычный туводный вид, в незначительном количестве фигурирует в уловах в течение всего года, предпочитает малопроточные ерики и старицы нижней зоны дельты, в авандельте малочислен.

19. *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758). Многочисленный, наиболее массовый вид в уловах. Доля в уловах в отдельные годы достигает 40% в нижней зоне и 56% в авандельте. Населяет все типы водоёмов дельты Волги. Избегает участков с сильным течением. Наиболее часто регистрируется в уловах нижней зоны в период нерестового хода (апрель–июнь). Относится к порционно нерестующим видам и способна выметывать икру 3–4 порциями. Обычно первых нерестующих особей отмечают в начале апреля на наиболее прогреваемых участках култушной зоны и в авандельте. Повторный и, наиболее массовый, нерест протекает на пойменных нерестилищах в мае. Третья и последующие порции икры выметываются с июля по август в авандельте и ериках, заросших водной растительностью. Ранние личинки краснопёрки обнаруживаются в пробах молоди, взятых в авандельте вплоть до начала сентября. В сложившихся гидрологических условиях этот вид имеет преимущества, о чем свидетельствует рост доли в уловах во всех зонах.

20. *Squalius cephalus* (Linnaeus, 1758). Редкий туводный вид. За последнее пятилетие в сетных уловах не отмечен. Имеется несколько сообщений о поимке половозрелых особей голавля в протоках нижней зоны дельты. В мае 2011 г. молодь голавля зарегистрирована в уловах тканкой в култушной зоне восточной части дельты.

Подсемейство *Squaliobarbinae

21. **Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844). Редок. В уловах не отмечен. Имеется несколько сообщений о поимке взрослых особей в нижней зоне дельты. Размножение в естественных условиях в дельте Волги не подтверждено.

Подсемейство Pelecinae

22. *Pelecus cultratus* (Linnaeus, 1758). Обычный полупроходной вид. Основные маршруты нерестовых миграций проходят по рыбоходным каналам. В уловах заповедника встречаются, как правило, покатных особей. В последние годы скат чехони более растянут и длится с мая по октябрь, достигая максимума в июле.

Подсемейство Tincinae

23. *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758). Обычен. Наиболее часто был встречен в уловах в култушной зоне дельты и в авандельте. В нижней зоне — обитатель малопроточных и непроточных водоёмов. Доля в уловах не превышает 2%. В нижней зоне уловы возрастают в мае-июле в период нерестовой миграции.

Семейство COBITIDAE

24. *Cobitis melanoleuca* Nichols, 1925. Обычный вид. Экология в дельте Волги не изучена. До 2011 г. всех отловленных особей щиповок относили к *C. taenia*. В 2011–2012 гг. были достоверно определены несколько экземпляров в култушной зоне западной и восточной частей дельты.

25. *Cobitis taenia* Linnaeus, 1758. Обычный вид. Отлавливают круглогодично во всех зонах. В период зимовки могут образовывать крупные скопления.

26. *Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758). Очень редок. Населяет все зоны. В 2010 г. было поймано два экземпляра вьюна в восточной части авандельты.

Семейство SILURIDAE

27. *Silurus glanis* Linnaeus, 1758. Обычный туводный вид. Населяет все зоны дельты и авандельту. Поимка в сетные орудия лова носит случайный характер.

Семейство ESOCIDAE

28. *Esox lucius* Linnaeus, 1758. Многочислен. Населяет все водоёмы дельты Волги. Предпочитает водоёмы с небольшими скоростями течения. Наиболее часто встречен в уловах нижней зоны в марте-июне в период нерестовой миграции. Обычен в култушной зоне дельты и в авандельте.

Семейство LOTIDAE

29. *Lota lota* (Linnaeus, 1758). Очень редок. В заповеднике обитает только в нижней зоне дельты. Одна особь налима была поймана в 2007 г. в центральной части нижней зоны дельты севернее границ заповедника.

Семейство GASTEROSTEIDAE

30. *Pungitius platygaster* (Kessler, 1859). Обычный эвригалинный вид. Встречен преимущественно в авандельте. Изредка отмечают в уловах молоди нижней и култушной зон.

Семейство SYNGNATHIDAE

31. *Syngnathus caspius* Eichwald, 1831. Обычный вид; держится преимущественно в зарослях водной растительности. Обитает постоянно во всех зонах, в том числе заходит во временные водоёмы нижней зоны дельты. В авандельте особенно многочислен. В июле-августе в ловах тканкой отмечены самцы с икрой.

Семейство PERCIDAE**Подсемейство Percinae**

32. *Gymnocephalus cernua* (Linnaeus, 1758). Немногочисленный вид, обитает преимущественно в нижней зоне. Ранних личинок изредка встречают на пойменных нерестилищах. Годовики ерша отмечаются в култушной зоне. В авандельте не отмечен. В зимний период образует немногочисленные скопления на проточных участках дна водоёмов нижней зоны.

33. *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758). Многочисленный вид, один из наиболее массовых видов в нижней зоне дельты (до 46% улова), несколько реже встречен в култушной зоне и авандельте (25–30% улова) превосходя, однако, речных особей по размеру. В ряду лет наблюдается снижение доли в уловах западной части нижней зоны дельты (с 46% в 2006 г. до 30% в 2010 г.) и незначительные колебания в восточной части нижней зоны дельты. Наиболее массовый за пятилетие нерестовый ход отмечен 2006 г. (более 40 экз./сеть в апреле).

Подсемейство Luciopercinae

34. *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758). Малочислен. Образует более многочисленную полупроходную и малочисленную туводную формы. Круглогодично регистрируется в уловах нижней зоны, редок в уловах авандельты. Частота встречаемости в восточной и западной частях дельты сопоставима и не превышает 1,5% от годового улова нижней зоны.

35. *Sander volgensis* (Gmelin, 1789). Редок. При проведении контрольных ловов изредка отмечают единичных особей. Не отмечен в култушной зоне дельты и в авандельте.

Семейство GOBIIDAE

36. *Benthophilus abdurahmanovi* Ragimov, 1978. Очень редок. Единственный за пятилетие случай регистрации одного экземпляра этого вида относится к лову мальковой волокушей в июне 2011 г. в западной части авандельты.

37. *Neogobius melanostomus affinis* (Eichwald, 1831). Малочислен. Отмечены единичные экземпляры в авандельте восточной части дельты, а также в култушной зоне.

38. *Ponticola gorlap* (Iljin, 1949). Малочислен. Отмечен в култушной зоне дельты и в авандельте на песчаных грунтах. Часто в зарослях валлиснерии вместе с бычком-цуциком.

39. *Proterorhinus* sp. Многочисленный вид. Массово ловится мальковой волокушей во всех зонах. Молодь бычка-цуцика поздних возрастов концентрируется в июле августе в зарослях валлиснерии островной зоны авандельты. Взрослых особей чаще встречают в нижней зоне дельты.

Протекающие в первом десятилетии XXI века процессы (падение уровня Каспийского моря, изменение гидрологического режима Волги) безусловно отразились на количественном соотношении различных видов рыб. На фоне существенного снижения численности густеры (доминирующего вида в уловах 2006 г.) возросла доля краснопёрки, наиболее значительно в нижней зоне дельты. Обнаружение личинок белого толстолобика в естественных водоёмах, а также образование его локальных групп, свидетельствует о благоприятных экологических условиях для формирования естественной популяции данного вида-интродукта. Фактов естественного размножения белого амура и пёстрого толстолобика не отмечено, известны лишь единичные случаи поимки взрослых особей.

Специальных исследований, посвящённых изучению видов морского комплекса на территории Астраханского государственного заповедника не проводили более двух десятилетий. В приведённом выше списке указаны только виды, отловленные при проведении контрольных ловов молоди видов этой группы в 2010–2011 гг.

Согласно архивным и опубликованным данным (Коблицкая и др., 1991; Кизина, Коблицкая, 1999), в водоёмах заповедника отмечали, главным образом изредка или единично, ещё 20 видов осетровых, сельдёвых, карповых, сиговых, атеринных и бычковых, которые не были зарегистрированы нами. Список этих видов приведён ниже.

Acipenseridae:

Acipenser gueldenstaedtii Brandt et Ratzeburg, 1833

A. huso Linnaeus, 1758

A. ruthenus Linnaeus, 1758

Clupeidae

Alosa (caspi) caspia (Eichwald, 1838)

Alosa volgensis (Berg, 1913)

Cyprinidae:

**Aristichthys nobilis* (Richardson, 1845)

Chondrostoma variable Yakovlev, 1870

Luciobarbus brachycephalus caspius (Berg, 1914)

Rutilus kutum (Kamensky, 1901)

Vimba persa (Pallas, 1814)

Coregonidae:

Stenodus leucichthys (Gueldenstaedt, 1772)

Atherinidae:

Atherina caspia Eichwald, 1831

Gobiidae:

Babka macrophthalma (Kessler, 1877)

Benthophilus granulatus Kessler, 1877

B. leobergius Berg, 1949

B. macrocephalus (Pallas, 1787)

Caspiosoma caspium (Kessler, 1877)

Knipowitschia caucasica (Berg, 1916)

K. longicaudata (Kessler, 1877)

Neogobius pallasii (Berg, 1916)

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ТАКСОНОВ¹

- abaster*, *Syngnathus* 90, 232, 239
abdurahmanovi*, *Benthophilus 76, 85, 269*, 270, 271, **272**, 523
abdurahmanovi, *Benthophilus magistri* 272
abichi, *Pyrgula* 301
Abra 306, **389**, 390
Abramidini 73, **180**
Abramis 68, 73, 159, **180**, 182
abruptus, *Leucaspis* 190
Acanthalburnus 68
Acanthodii 68
Acanthomorpha **225**
Acanthopterygii 225, **230**, 231, 493
Acerina 241
acerina, *Perca* 241
Acheilognathinae 72, 157, **164**
Achondrostoma 193
Acipenser 54, 68, 71, **108**, 110, 114, 194
Acipenseridae 68, 71, 82, 83, 89, 97, **107**, 108, 194
Acipenseriformes 68, 97, **107**
Acipenserinae **108**, 110
Acipenserini 108
Acrossocheilus 166
Actinopterygii 68, 96, 106, **107**
aculeatus, *Benthophilus* 276
aculeatus*, *Gasterosteus 75, 90, 235, **236**
acus, *Syngnathus* 238
acuta, *Litorinella* 52
acuticosta*, *Adacna 305, 371, 374*, **379**
acuticosta, *Hypanis* 379
Adacna 40, 41, 49, 51, 52, 305, 333, 337, **358**, 359, 362, 377, 379, 385, 386, 387
adpersa, *Tenellia* 304
adpersus, *Palaemon* 394, 399
aenigma, *Pyrgula* 301
aestivalis, *Alosa* 125
aestuarina*, *Alosa (caspia) 64, 71, 72, **137**
aestuarina, *Caspialosa caspia* 64
- aethiops*, *Leuciscus* 203
affinis*, *Gambusia **234**
affinis, *Gobius* 39, 281
affinis, *Heterandria* 234
affinis, *Monoporeia*
affinis*, *Neogobius melanostomus 14, 39, 77, 81, 88, 260*, 280, **281**, 523
agdamicus, *Squalius* 200
Agnatha 67
Agnathomyzon 103, 104
agrachanica*, *Alosa (braschnikowi) 72, 130, **131**
agrachanica, *Caspialosa brashnikovi* 131
alabamae, *Alosa* 125
alasanicus, *Alburnus* 189
alausea, *Clupea* 124
albida*, *Adacna 48, 305, 362, 373, 376*, **380**
albida, *Hypanis* 380
albipinnatus, *Gobio* 177
albipinnatus*, *Romanogobio 70, 73, 154*, 155*, **177**, 520
Albulidae 485
Albuliformes 491
albuloides, *Leuciscus* 188
Alburnini 73, **186**
Alburnoides 68, 186, 189
Alburnus 68, 73, 85, 160, **186**, 187
alburnus*, *Alburnus 70, 73, 187, **188**, 520
alburnus, *Cyprinus* 186, 188
alibajramliensis, *Didacna* 352
Allocinma 300
Alosa 59, 68, 71, 78, 81, 83, 84, 122, **124**, 126
alosa, *Alosa* 125
Alosinae **124**
altior, *Cardium edule* var. 342
amarus, *Cyprinus* 165
amarus, *Rhodeus* 164, 165
Amblyopinae 246
Amia 481, 485, 495, 500, 506, 511
Amphidesma 42

¹ Полу жирным шрифтом выделены валидные названия таксонов, описанных в книге, а также номера страниц страниц, на которых начинается описание таксона; звездочкой (*) отмечены страницы с рисунками.

- amphilekta*, *Cobitis* 211*, **212***, 215
 Amphioxii 488
 Amphipoda 398
 Anaspida 67
Anatirostrum 69, 76, 78, 87, 248, 254*, **261**
anatolica, *Dreissensia* 328
andrusovi, *Andrusovia* 300
andrusovi, *Dreissena polymorpha* 305, 322, 323, **329***, 330
Andrusovia 300
andrussowi, *Turricaspia* 51, 303
Anguilla 71, **121**, 489
anguilla, *Anguilla* 71, 89, 92, **121**
anguilla, *Muraena* 121
Anguillidae 71, 89, 97, **120**, 512, 513
Anguilliformes 120
 Anguilloidei 483
angustiformis, *Dreissena polymorpha* var. 328
Anisus 304
 Annelida 407
Anodonta 306
 Anomiidae 500
Antaceus 108
Aphia 248
Apollonia 280
aquaedulcis, *Calanipeda* 398
aralensis, *Alburnus chalcoides* 85, 188
aralensis, *Cobitis aurata* 215
aralensis, *Pungitius platygaster* 237
arca, *Mytilus* 328
arenaria, *Mya* 402
 Argentinidae 485
argus, *Channa* 90
Aristichthys 73, 157, **178**, 179
arnouldi, *Dreissensia* 328
 Arthropoda 398
aspera, *Adacna* 379
 Aspinini 191
Aspiobarbus 166
Aspius 68, 74, 161, **191**, 194
aspius, *Aspius* 161, 191
aspius, *Aspius aspius* 74, 191, **192**, 205, 520
aspius, *Cyprinus* 191, 192
Asra 69, 70, 262, 263
 Ateleopodomorpha 225
Atherina 69, 75, 85, **231**, 239
Atherinidae 69, 75, 82, 85, **231**, 524
Atheriniformes 99, **231**
Atherinomorpha 231
aurata, *Cobitis* 46, 215
aurata, *Liza* 88
aurata, *Sabanejewia* 46, 70, 75, 214, **215**
auratus, *Carassius* 89
auratus, *Chelon* 75, 88, 90, **228**
auratus, *Mugil* 228
aurita, *Aurelia* 397
 Autobranchia 310
autumnalis, *Alosa (braschnikowi)* 64, 72, 129, 130, **132**
autumnalis, *Caspialosa braschnikowi* 64
autumnalis, *Caspialosa brashnikovi* 132
avirostris, *Penilia* 398

Babka 69, 77, 87, 248, 249, 260, **283**
baeri, *Benthophilus* 47, 76, 86, 265*, 267*, 268, 269*, 271, **273**
baeri, *Cardium* 48, 352
baeri, *Didacna* 40, 42, 48, 306, 344, 345, 347, 349*, **352**
baerii, *Acipenser* 81, 109, 111, **112**
baerii, *Caspia* 51, 300
baicalensis, *Acipenser baerii* 89
bakuana, *Pyrgula* 301
balcanica, *Cobitis* 214
baldi, *Mytilus* 316
 Balitoridae 208
Ballerus 69, 73, 159, 180, **182**
ballerus, *Ballerus* 70, 73, **182**, 520
ballerus, *Cyprinus* 182
baltica, *Paludina* 51
Barbatula 69
barbatus, *Mullus* 91, 92
Barbinae 72, 89, 154, **165**, 203
Barbodes 166
Barbot-de-Marnii, *Cardium* 48, 353
barbotdemarnii, *Didacna* 48, 306, 344, 345, 350, 351*, **353**, 354, 355
Barbus 68, 72, 162, **166**, 167
barbus, *Aspius* 37
barbus, *Cyprinus* 166
basalis, *Pyrgula basalis* 301
batesoni, *Cardium edule* var. 342
bathybius, *Chasar* 47, 77, 82, 261, 284, **285**
bathybius, *Gobius* 285
batrachocephalus, *Gobius* 285
batrachocephalus, *Mesogobius* 285, 286
 Batrachoidiformes
baunti, *Coregonus* 90
bedoti, *Dreissensia* 328
behningi, *Pyrgula* 301

- belgrandi*, *Dreissensia* 328
Belgrandiinae 300
belticum, *Cardium* 342
beluga, *Acipenser* 113
benedeni, *Barentsia* 399
Benthophilina 87, 248
Benthophilinae 76, 83, 86, 87, 88, 248, 249, **261**, 280
Benthophilini 76, 87, 248, 249, **261**
Benthophiloides 69, 70, 76, 87, 248, 255, 261, **262**
Benthophilus 39, 69, 76, 78, 82, 85–88, 248, 249, 254*, 255, 261, **265**, 270, 512
bergi, *Abramis brama* 181
bergi, *Abramis sapa* 181, 183
bergi*, *Ballerus sapa 73, **183**
bergi, *Caspialosa volgensis* 140
bergi, *Hyracanogobius* 77, 257*, **292**
Bertinichthys 166
Bertinius 166
bilkewitschi, *Barbus* 169
Bithynia 300
Bithyniidae 300
Bivalvia 60, 299, 304, **307**, 309, 310, 312
bjoerkna, *Blicca* 38, 160, 520
bjoerkna*, *Blicca bjoerkna 73, **184**, 205
bjoerkna, *Cyprinus* 184
blennioides, *Gobius* 290
Blicca 69, 73, 160, 180, **183**
blicca, *Cyprinus* 183
bogatscheviana, *Turricaspia* 303
bogdanowi, *Gobius* 287, 288
bogensis, *Turricaspia* 303
borysthenicus, *Petroleuciscus* 194
Botiinae 208
bourguignati, *Dreissensia* 328
boyeri, *Atherina* 232
brachycephalus, *Luciobarbus* 168
brama*, *Abramis 73, 159, **181**, 205, 520
brama, *Cyprinus* 180, 181
brandti, *Oxynoemacheilus* 47
brardi, *Dreissena* 330
braschnicowii, *Alosa* 128
braschnikowi*, *Alosa 59, 81, 82, 84, 126, **128**, 130
braschnikowi*, *Alosa (braschnikowi) 64, 72, **130**
braschnikowi, *Clupea caspiopontica* var. 59
braschnikowi, *Clupea caspio-pontica* var. 130
brashnikovi, *Alosa* 128
brauneri*, *Benthophiloides 76, 255, **262**, 263
brevis, *Syndesmya segmentum* var. 391
brotzkajae, *Caspia* 300
brusinai, *Andrusovia* 300
brusiniana, *Pseudamnicola* 48, 52, 300
brusiniana, *Zagrabica* 52
Bryozoa 409
bubalus, *Ictiobus* 89
Bubyr 293
bugensis*, *Dreissena 305, 322, 323, 325*, **331**, 332*, 333
bulatmai, *Cyprinus* 169
bulgarica, *Alosa* 135
Butidae 246

cailliaudi, *Syndesmya* 391
Calamoichthys 523
capito, *Cyprinus* 39
capito, *Luciobarbus* 38, 39, 168
capito*, *Luciobarbus capito 73, **169**, 204
capito, *Mugil* 228
Capoeta 68, 72, 162, **167**
capoeta, *Capoeta* 38
capoeta, *Cyprinus* 38
caragana, *Mactra* 41
Carasobarbus 166
Carassius 68, 73, 161, **171**
carassius*, *Carassius 70, 73, 171, 173, 205, **172**, 519
carassius, *Cyprinus* 171, 172
Cardia 50
Cardiidae 50, 51, 305, 311, 313, **333**, 334
Cardioidea 311
Cardium 45, 50, 51, 52, 385
carinata, *Didacna* 354, 355
carpio*, *Cyprinus 73, 161, 173, **174**
carteri, *Lophopodella* 399
casachicus*, *Benthophilus 76, 86, 265*, 267*, 269*, 272, **273**
casachicus, *Benthophilus stellatus* 273
casachiens, *Benthophilus stellatus* 273
Caspia 50, 300
caspia*, *Adacna **380**, 381
caspia*, *Adacna caspia 40, 305, 369*, **380**, 381
caspia*, *Alosa 39, 59, 82, 84, 127, **135**
caspia*, *Alosa (caspia) 72, 136
caspia, *Amphidesma* 42, 378, 379
caspia*, *Atherina 14, 75, 81, **232**
caspia, *Atherina presbyter* var. 39, 232
caspia, *Clupea* 39, 135, 136, 141
caspia*, *Clupeonella 72, 78, 144, **145**, 146

- caspia*, *Clupeonella delicatula* 145
caspia, *Cobitis* 39, 215
caspia, *Corbula* 40, 42, 48, 379, 380, 381
caspia, *Crassatella* 41
caspia, ***Dreissena*** 41, 48, 49, 305, 317, 321, 322*, 330
caspia, *Dreissena* (*Dreissena*) 403
caspia, *Dreissena brardi* var. 48
caspia, *Hydrobia* 48, 51
caspia, *Micromelania* 51
caspia, *Rissoa* 41, 51
caspia, ***Sabanejewia*** 39, 70, 75, 212, 214, **215**
caspia, *Turricaspia* 41, 48, 51, 303
Caspialosa 78, 124
caspica, *Allocinma* 300
caspica, *Pholadomya* 42
caspicum, *Pentacoelium* 397
caspicus, *Agnathomyzon* (*Haploglossa*) 104, 105
caspicus, *Cyprinus carpio* var. 174
caspicus, *Huso huso* 113
caspicus, *Leuciscus rutilus* 46, 195
caspicus, ***Rutilus*** 46, 64, 74, **195**, 197, 205, 521
caspicus, *Rutilus rutilus* 196
Caspiohydrobia 301
Caspiomyzon 68, 70, 71, 83, **103**, 104
Caspiosoma 69, 76, 78, 87, 248, 249, 255, 261, **279**
caspium, *Cardium* 48, 381
caspium, ***Caspiosoma*** 47, 76, 255, 263, **280**, 525
caspium, *Gobiosoma* 279, 280
caspium, *Barbus brachycephalus* 64, 168
caspium, *Gobius* 39, 281
caspium, *Leuciscus frisia* 197
caspium, *Lithoglyphus* 48, 52
caspium, ***Luciobarbus brachycephalus*** 64, 73, **168**, 204, 524
caspium, ***Neogobius*** 39, 77, 82, 280, **281**
caspium, ***Salmo*** 47, 75, **222**
caspium, *Salmo trutta* 222, 223
caspium, ***Syngnathus*** 14, 39, 75, 81, 82, 232, **239**, 522
caspium, *Syngnathus nigrolineatus* 239
catillus, *Cardium* 48, 356
catillus, *Monodacna* 41, 48
catla, *Catla* 93
Catostomidae 89, 491, 494
caucasica, *Cobitis* 215
caucasica, ***Knipowitschia*** 77, 292, **292**, 294, 525
caucasica, ***Sabanejewia*** 70, 75, 214, **215**
caucasicus, *Gasterosteus platygaster* var. 237
caucasicus, *Gobius* 295
caucasicus, *Leucaspium delineatus delineatus* natio 190
caucasicus, *Pomatoschistus* 293, 295
Caudofoveata 486
Centriscidae 512
cephalus, *Cyprinus* 200
cephalus, *Leuciscus* 194
cephalus, *Mugil* 227
cephalus*, *Squalius 70, 74, **200**, 521
Cerastoderma 37, 38, 305, 307, 333, 334, **338**, 339, 340, 344, 353, 385
Cercopagidae 26
Cernua 241
cernua*, *Gymnocephalus 40, 76, **241**, 523
cernua, *Perca* 241
cernuus, *Gymnocephalus* 241
Chaetognata 399
Chalcalburnus 186
chalcoides*, *Alburnus 38, 39, 73, 85, 187, **188**, 205
chalcoides, *Cyprinus* 186, 188
chalybatus, *Cyprinus* 38, 169
chalybeus, *Cyprinus* 169
Chama 37
Channidae 90
Chanoidei 495
chantrei, *Dreissensia* 328
Characidae 495
Characiformes 504
charusini, *Alburnus* 188
Chasar 69, 70, 77, 78, 87, 248, 259*, 261, **284**
chatys, *Acipenser baerii* 89
chelo, *Mugil* 228
Chelon 75, **228**
chemnitzi, *Tichogonia* 328
Chondrichthiomorphi 68
Chondrichthyes 68, 106
Chondrostei 68, 97, **107**, 478, 493, 506
Chondrostoma 69, 72, 158, **193**, 195
Chordata 96
Chromogobius 248
chrysochloris, *Alosa* 125
chrysopsis, *Caspiohydrobia* 301
cincta, *Pyrgula* 51, 302
Cirripedia 408
ciscaucasicus, *Barbus* 47, 166, 168
ciscaucasicus, *Romanogobio* 177
ciscaucasicus*, *Salmo 75, **233**
ciscaucasicus, *Salmo trutta* 233

- Cladistia 68
 Cladocera 398
clausi, *Acartia* (*Acartiura*) 398
Clessinia 50
clodiense, *Cardium* 342
Clupeidae 68, 69, 71, 81–84, 101, **122**, 123, 485, 489, 495, 515, 519, 524
Clupeiformes 101, **122**, 499, 515
Clupeinae 72, 124, **143**, 144
Clupeoidei **122**
clupeoides, *Cyprinus* 38, 188
Clupeomorpha 120, **121**, 489
Clupeonella 59, 68, 72, 78, 82–84, 122, **143**, 144
 Cnidaria 6, 407
Cobitidae 69, 74, 82, 101, **207**, 208
 Cobitididae 208
 Cobitinae 208
Cobitis 69, 74, 208, 209*, **210**–212*
 Cobitoidea 207
 Coelacanthimorpha 68
colchicus, *Acipenser* 83, 110
colchicus, *Rhodeus* 165
colorata, *Adacna* 48, 305, 362, 371, 372*, **383**
colorata, *Glycimeris* 358, 383
coloratum, *Cardium* 383
columna, *Pyrgula* 302
complanata, *Dreissensia* 328
compressa, *Dreissena rostriformis* 305, 322, 326, 327*, 330, **331**
concinna, *Pyrgula* 302
confusus, *Mytilus* 316
Conger 318, 319
conica, *Caspiohydrobia* 301
 Conodonta 67
conus, *Eulima* 48, 51
conus, *Nematurella* 52
conus, *Rissoa* 41, 52
conus, *Turricaspia conus* 41, 48, 52, 303
convexa, *Caspiohydrobia* 301
 Copepoda 6, 408
 Corbiculidae 312
Coregonidae 69, 75, 82, 90, **218**, 221, 524
 Coregoninae 100, 218
Coregonus 69, 218, 219
cornuliformis, *Dreissena* 328
 Cottidae 69
Cottus 69
 Craniata 96
crassum, *Cardium* 40, 42, 48, 352
crassum, *Cardium glaucum* var. 342
Crenatula 491
Crinozoma 105
crispa, *Pholadomya* 42, 385
crispus, *Mytilus* 316
 Crossopterygii 495
 Crustacea 26, 408
crustulenta, *Einhornia* 399
crustulenta, *Membranipora* 399
ctenolepidus, *Benthophilus* 47, 59, 76, 265*–269*, 271, **274**, 278
ctenolepidus, *Benthophilus ctenolepidus* 278
Ctenopharyngodon 74, 155, **203**
 Ctenophora 6, 407
cucumis, *Beroe* 407
cultratus, *Cyprinus* 2071
cultratus, *Pelecus* 74, 158, **201**, 205, 521
Cultrinae 73, 89, 154, **170**
cultriventris, *Clupeonella cultriventris* 145
cultriventris, *Clupeonella* 78, 84, 145
curensis, *Alosa* 59, 72, 79, 82, 126, 128, **132**
curensis, *Alosa* (*braschnikowi*) *curensis* 128
curensis, *Clupea* (*Alosa*) 132
curta, *Caspiohydrobia* 301
curta, *Dreissensia* 328
curta, *Pyrgula* 302
 Cyclosquamata 225
cygnea, *Anodonta* 306
cylindrica, *Caspiohydrobia* 301
cyprinellus, *Ictiobus* 89
Cyprinidae 63, 68, 69, 72, 82, 84, 88, 89, 101, **149**, 154, 185, 204, 251, 475, 479, 481, 484, 489, 492, 498, 512, 514, 519, 524
Cypriniformes 101, **148**, 499, 500, 504, 506, 511, 513
Cyprininae 73, 154, 161, 165, **170**, 203, 519
 Cyprinodontidae 480
Cyprinodontiformes 233
 Cyprinoidea 149
Cyprinus 68, 73, 161, 171, **173**
 Cyrenidae 312
cyrensis, *Acipenser stellatus stellatus* natio 64, 117
cyri, *Barbus* 45, 70, 72, 162, **166**
cyri, *Barbus lacerta* 167
cyri, *Chondrostoma* 47, 193
cyrius, *Ponticola* 47
dabryanus, *Acipenser* 108
dagestanica, *Turricaspia* 303
dagestanicus, *Alburnus alburnus charusini* natio 189, 190

- Dallia* 485
danubicus, *Acipenser gueldenstaedtii* 83
danubicus, *Alburnus* 85, 188
danubii, *Dythalmia* 328
dauricus, *Huso* 109
Decapoda 399
delicatula, *Clupea* 78
delicatula, *Clupeonella* 145
***delineatus*, *Leucaspius* 70, 74, 157*, 190**
delineatus, *Squalius* 190
denticulatus, *Mytilus* 316
depressispira, *Pseudamnicola* 300
derbentina, *Turricaspia* 303
derjavini, *Acipenser nudiventris* 114
derjavini, *Blicca bjoerkna* 184
derjugini, *Alburnus* 85, 188
derzhavini, *Caspialosa brashnikovi* 134
derzhavini, *Pyrgula* 302
***Didacna* 40, 51, 52, 306, 333, 335, 344, 343, 345, 358, 385**
dimidiata, *Hydrobia* 48
dimidiata, *Micromelania* 51
dimidiata, *Pyrgula* 41, 48, 51, 302
dimidiata, *Rissoa* 41, 48
Dipnoi 68, 483, 496, 497
***distincta*, *Dreissena rostriformis* 305, 322, 326, 327*, 331**
distincta, *Dreissensia rostriformis* var. 330
diversicolor, *Hediste* 395, 402, 403
Dolichthyidae 248, 249
Dolichthys 248
Dreissena 60
Dreisseina 60
***Dreissena* 60, 61, 304, 309, 312, 318, 319, 321, 322, 323, 331, 344, 387**
Dreissencia 60
Dreissenia 60
***Dreissenidae* 304, 310, 313, 318, 319**
Dreissenoidea 310
Dreissensa 60
Dreissensia 60, 61
Dreissina 60
Dreistena 60
Dreysseina 60
Dreysseina 60
Dreysseina 60
Dreissensia 60
dubia, *Caspiohydrobia* 301
dubia, *Pyrgula* 302
durrelli, *Benthophilus* 85, 277
dybowskii, *Andrusovia* 300
ebersini, *Pyrgula* 302
eburnea, *Turricaspia* 303
eburneus, *Amphibalanus* 398
Echeneidae 506
edentula, *Adacna* 38, 48, 379, 384
edentula, *Glycymeris* 38, 40, 358
edentula, *Monodacna* 383
edentula, *Mya* 38, 40, 48, 379, 383, 384, 387
edule, *Cardium* 37, 38, 40, 47, 338, 343
edulis, *Mytilus* 37
edulis, *Ostrea* 394
eichwaldi, *Anisus* 48, 49, 52, 304
eichwaldi, *Bithynia* 48, 52
eichwaldi, *Cardium* 42, 342, 352
eichwaldi, *Nematurella* 52
eichwaldi, *Paludina* 42
eichwaldi, *Planorbis* 52
eichwaldiana, *Caspiohydrobia* 41, 52, 301
eichwaldii, *Alburnoides* 46, 189
eichwaldii, *Alburnus* 46, 189
Elasmobranchii 477, 484, 490, 498, 503, 507, 510, 514
elata, *Alburnus alburnus charusini* natio 189
elata, *Caspialosa brashnikovi* morpha 131
elata, *Dreissena* 305, 317, 321*
elata, *Dreissena* (*Dreissena*) 403
elegans, *Palaemon* 395, 399
elegantula, *Micromelania* 51
elegantula, *Turricaspia* 51, 303
Eleotridae 246
elongata, *Dreissensia* 328
Elopidae 511
Elopiformes 491
Elopomorpha 120, 494
Embiotocidae 482
encrasicolus, *Engraulis* 88, 91
Engraulidae 91, 495
engrauliformis, *Clupea* 59, 146
***engrauliformis*, *Clupeonella* 59, 72, 133, 144, 146**
enigmaticus, *Ficopomatus* 391, 407
Entosphenus 103
erythrophthalmus, *Cyprinus* 199
***erythrophthalmus*, *Scardinius* 74, 160, 199, 205, 521**
erythrostromus, *Aspius* 192
***Esocidae* 69, 75, 82, 100, 224, 542**
***Esociformes* 100, 224**

- esocinus, Luciobarbus* 168
Esox 69, 75, **224**, 506
Eudontomyzon 68, 103
Eulima 52
eulimellula, Pyrgula 302
Europisidium 306
eurystomus, Gobius 289
eurystomus, Neogobius syrman 289
eurystomus, Ponticola syrman 47, 77, 287, **289**
Euteleostei 120, **218**
euxinus, Calanus 398
exigua, Paludina 41, 52
exigua, Pseudamnicola 41, 300
eximia, Dreissensia 328
- fabula, Scrobicularia* 391
fallax, Alosa 125
faridpaki, Cobitis 213
fario, Salmo 37
fedorovi, Pyrgula 302
filatovae, Adacna caspia 48, 49, 305, 370*, **381**
filatovae, Hypanis caspia 381
filippii, Alburnus 70, 74, 187, **189**
flesus, Platicthys 91
fluminea, Corbicula 41
fluviatilis, Cyprinus carpio 174
fluviatilis, Dreissena 328
fluviatilis, Gobius 38, 280, 282
fluviatilis, Lampetra 104
fluviatilis, Leuciscus rutilus var. 198
fluviatilis, Neogobius 90, 280, 282
fluviatilis, Nerita 40
fluviatilis, Perca 70, 76, 240, 241, **242**, 523
fluviatilis, Theodoxus 40
fontinalis, Physa 304
fossilis, Cobitis 214
fossilis, Misgurnus 70, 75, 208, **214**, 522
fragilis, Gastrana 37
fragilis, Tellina 37, 40
franciscana, Garveia 397, 401
fundulus, Capoeta 168
fundulus, Cyprinus 38, 167
fusca, Cyrena 41
- Gadidae 481, 483, 492, 498, 511, 512
Gadiformes 97, **225**
gaillardi, Caspia 300
gairdnerii, Oncorhynchus mykiss 92
gallandi, Dreissensia 328
gallina, Chamelea 38
- gallina, Venus* 38, 39
galloprovincialis, Mytilus 394
Gambusia 75, **233**, 234
Gasterosteidae 68, 75, 82, 90, 98, **235**, 236, 522
Gasterosteiformes **235**
Gasterosteidae **235**
Gasterosteus 75, **236**, 237
 Gastropoda 60, 299
gegarkuni, Salmo ischchan 47
gemmata, Caspiohydrobia 301
 Gempylidae 498
geoktschaicus, Rutilus rutilus caspicus natio 196
gibbosus, Cyprinus 38, 184
gibelio, Carassius 73, 171, 172, **173**, 205, 519
gibelio, Cyprinus 173
glaber, Acipenser 108
glabra, Adacna 379
glabra, Adacna vitrea 42, 305, 363–364, 367*, **379**
Gladostomus 108
glanis, Silurus 37, 75, 216, **217**, 522
glaucum, Cardium 342
glaucum, Cerastoderma 40, 41, 306, 339, 340*, **341**, **342**
glenii, Percottus 90
Glycymeris 38, 40, 50, 358
gmelini, Acipenser 116
gmelini, Caspia 51, 300
 Gnathostomata 67, 68, **106**
 Gobiessoidae 516
Gobiidae 68, 69, 76, 81–83, 85, 86, 90, 100, 149, 246, **247**, 250*, 252*, 253, 523, 524
 Gobiinae 246, 247
Gobio 68, 73, 154, **175**
gobio, Cyprinus 175
gobio, Gobio cf. 89
Gobioidei **245**
 Gobionellidae 246, 291
 Gobionidae 149
Gobioninae 154, 158, 165, 171, **175**, 176, 520
Gobius 248, 249
goebelii, Gobius 288
goebelii, Neogobius ratan 288
goebelii, Ponticola 43, 47, 77, 82, **287**, 288
goktschaicus, Barbus 47
 Gonorynchiformes 504
 Gonorynchoidei 495
gorbuscha, Oncorhynchus 90
gorlap, Neogobius kessleri 288
gorlap, Ponticola 77, 260*, 287, **288**, 523

- gracilis, Capoeta capoeta* 167
gracilis, Capoeta capoeta aff. 167
***gracilis, Capoeta* cf. 70, 72, 162, 167**
gracilis, Mytilus 330
gracilis, Scaphiodon 167
gracilis, Urnatella 167
***granulosus, Benthophilus* 43, 47, 76, 85, 264*, 266, 269*, 272, 274, 524**
grimmi, Adacna 386, 387
***grimmi, Alosa (braschnikowi)* 72, 128, 130, 132**
***grimmi, Benthophilus* 76, 85, 86, 265, 268*, 269*, 272, 275**
grimmi, Caspia 51
grimmi, Caspiohydrobia 52, 301
grimmi, Clupea caspiopontica var. 59
grimmi, Clupea caspio-pontica var. 132
***grimmi, Clupeonella* 47, 72, 84, 143, 144*, 146**
grimmi, Didacna protracta var. 356
grimmi, Dreissena 330
***grimmi, Dreissena rostriformis* 48, 49, 305, 322, 327*, 331**
grimmi, Hydrobia 52
grimmi, Micromelaniai 51
grimmi, Pyrgula 51, 302
gubkini, Dreissena 328
***gueldenstaedtii, Acipenser* 55, 71, 83, 109–111*, 112, 524**
güldenstädti, Acipenser 115
güldenstädtii, Acipenser 112
***Gymnocephalus* 68, 76, 240*, 241**
Gymnotiformes 514
gymnotrachelus, Babka 90
gymnotrachelus, Gobius 283
gymnotrachelus, Neogobius 283

haematocheilus, Chelon 90, 92
haematopterus, Cyprinus carpio 174
hagenii, Mytilus 328
Haploglossa 104
harrisii, Rhithropanopeus 316
Helix 37
hellenica, Dreissensia 328
helops, Acipenser 38
***Hemiculter* 73, 154, 170**
hepsetus, Atherina 231
heratensis, Capoeta 89
hermosa, Dreissensia 328
Hexacanthus 249, 263
***hohenackeri, Alburnus* 47, 70, 74, 187, 188, 189**
hohenackeri, Cobitis 47, 215

***holbrooki, Gambusia* 75, 90, 234**
Holocephali 506, 517, 520
Holostei 488, 516
holurus, Gobio 176
Homalopteridae 208
Horaichthyinae 492
Hucho 69
Husinae 108
Huso 108, 109
***huso, Acipenser* 37, 71, 108–111*, 113, 114, 524**
huso, Huso 109
Husiones 108
Hydrobiidae 300
Hydrobiinae 300
***Hypanis* 306, 333, 337, 358, 359, 379, 384, 385, 386, 387**
Hyperoartii 102
***Hypophthalmichthyinae* 73, 89, 155, 178, 519**
Hypophthalmichthyini 178
***Hypophthalmichthys* 73, 157, 178, 179, 495**
***Hyrcanogobius* 70, 77, 78, 87, 246, 247, 256*, 291**

Iberochondrostoma 193
Ictaluridae 90, 415, 492, 512
***idella, Ctenopharyngodon* 74, 89, 155, 203, 521**
idella, Leuciscus 203
idus, Cyprinus 194
Idus 193
***idus, Leuciscus* 37, 70, 74, 194, 521**
***iljini, Knipowitschia* 64, 77, 82, 257*, 294, 296**
iljini, Neogobius 288
improvisus, Amphibalanus 398, 400–403
inaequivalvis, Anadara (Scapharca) 402
incrassata, Syndesmya segmentum var. 391
intermedia, Monodacna 41
intermedius, Podon 398
iranicus, Chalcaburnus chalcoides 188
ischchan, Salmo 47
isseli, Pyrgula 302
istanbulensis, Alburnus 85, 188
isthmicum, Cardium 342

jeses, Cyprinus 37

kaidakensis, Caspialosa caspia 138
kambai, Dreissena 328
kenderlensis, Caspialosa brashnikovi 133
***kessleri, Alosa* 59, 72, 84, 126, 140, 141, 519**
kessleri, Alosa kessleri 140, 141

- kessleri, Alosa pontica* 140, 141
kessleri, Benthophilus 64, 76, 85, 86, 266, 268*, 272, **275**
kessleri, Benthophilus grimmi var. 64, 275
kessleri, Clupea 140
kessleri, Gasterosteus pungitius var. 237
kessleri, Gobius 289
kesslerii, Gobio 177
keta, Oncorhynchus 90, 91
keyvani, Cobitis 70, 74, 211*, 212*, **213**
kisselevitshi, Alosa (braschnikowi) 72, 129, 130, **133**
kisselevitshi, Caspialosa 133
kisutch, Oncorhynchus 90, 92
knipowitchi, Caspia 301
knipowitschi, Adacna caspia 305, 362, 368, 369*, **381**, 382
knipowitschi, Alosa (caspia) 64, 72, 136, **137**
knipowitschi, Caspialosa 135, 137
knipowitschi, Hypanis caspia 381
knipowitschi, Rutilus rutilus caspicus natio 196
Knipowitschia 69, 77, 87, 232, 246, 247, 255, 256*, 291, **293**, 294
kolesnikovi, Anisus 304
kolesnikoviana, Pyrgula 302
kopetdagica, Dreissena 328
Kosswigobarbus 166
koster, Acipenser 116
kostera, Acipenser 114
kowalewskii, Caspia 51
kowalewskii, Pyrgula 51, 302
Kraemeriidae 246
Kraemeriinae 246
kurensis, Rutilus rutilus caspicus natio 64, 196
kutum, Cyprinus 197
kutum, Leuciscus frisii var. 197
kutum, Rutilus 74, 85, 195, **197**, 205

labrosus, Chelon 228
lacerta, Barbus 166
lactea, Amphidesma 391
lacunosa, Dreissensia 328
laeviuscula, Adacna 40, 42, 305, 363*, **377**
laeviuscula, Adacne 377
laeviuscula, Glycymeris 40, 42, 358, 377
lamarcki, Cardium 343
lamellosa, Ostrea 394
Lampetra 68, 103, 105
Lampetrinae **103**
Lampriiformes 230

Lampriomorpha 225
laticarinata, Pyrgula basalis 301
laticeps, Ctenopharyngodon 203
latifrons, Alburnus hohenackeri var. 189
latissimus, Alburnus 188
lavaretus, Coregonus cf. 90
leidy, Mnemiopsis 147, 396, 397, 400, 402, 403
lencoranica, Pyrgula 52, 302
lencoranicus, Benthophilus magistri 274
lenkoranicus, Gobius 295
lenkoranica, Knipowitschia 295
leobergi, Alburnus 85, 188
leobergi, Benthophilus 276
leobergius, Benthophilus 64, 76, 85, 86, 265*, 267*, 269*, 270, **276**, 524
leobergius, Benthophilus stellatus 64, 276
lepidus, Leuciscus 194
Lepisosteus 480, 485, 494
Leptobarbidae 149
leptocephalus, Benthophilus 47, 59, 76, 86, 266, 267*, 271, **276**
leptorhynchus, Benthophilus 47, 76, 85, 86, 264*, 266*, 271, **276**
Lethenteron 103, 104
letourneuxi, Dreissensia 328
Leucalburnus 69
Leucaspis 69, 74, 157*, **190**
leucichthys, Salmo 39, 219
leucichthys, Stenodus 39, 75, **219**, 220, 524
Leuciscidae 149
Leuciscinae 73, 170, 171, 178, **180**, 186, 193, 195, 201, 202*, 520
Leuciscini 74, **191**
leucisculus, Culter 170
leucisculus, Hemiculter 73, 89, 154, **170**
Leuciscus 69, 74, 161, 191, **193**, 194
leuciscus, Cyprinus 193, 194
leuciscus, Leuciscus 194
leucocephala, Clupeonella 64
leucophaeata, Mytilopsis 319, **320***
leucophaeatus, Mytilus 319, 320
Limnocardiinae 333
Limnocardium 51
lineatus, Mytilaster 304, 315, **316***, 317, 318, 321, 330, 353
lineatus, Mytilus 315, 316
Lionisci 108
Lioniscus 108
Liparidae 506
lirata, Pyrgula 302

- liturata*, *Neritina* 41, 52
Liza 228
locardi, *Dreissensia* 328
longecaudata, *Knipowitschia* 47, 77, 247, 257*, 294, 295, **296**, 525
longecaudatus, *Gobius* 292
longipes, *Cardium* 48, 354
longipes, *Didacna* 48, 49, 306, 344, 345, 347, 349*, 353, **354**, 355
longissimus, *Alburnus* 188
Loricata 510
Lota 69, 75, **226**
lota, *Gadus* 226
lota, *Lota* 70, 75, **226**, 522
Lotidae 75, **226**, 522
lovetzkyi, *Acipenser* (*Sterletus*) 116
Luciobarbus 68, 72, 84, 162, 166, 167, **168**
lucioperca, *Perca* 242, 243
lucioperca, *Sander* 76, 242, **243**, 523
Luciopercinae 76, **242**, 523
lucius, *Esox* 70, 75, 224, **225**, 522
lunata, *Dreissena* 328
luscus, *Platichthys flesus* 88
lutetiana, *Dreissensia* 328
lutokka, *Coregonus* 90
Lutraria 45
Lymnocardiinae 333

mackenzii, *Salmo* 219
macrocephalus, *Benthophilus* 38, 76, 86, 262, 263, 266*–269*, 270–273, **277**, 525
macrocephalus, *Gobius* 38, 277
macrophthalmus, *Babka* 47, 77, 260, **283**, 284–286, 524
macrophthalmus, *Gobius* 283, 284
macropterus, *Alburnus lucidus* var. 189
macropterus, *Romanogobio* 177
maeotica, *Odessia* 397
maeotica, *Psetta* 91
maeoticus, *Huso huso* 113
magistri, *Benthophilus* 85, 86, 273
magistri, *Benthophilus ctenolepidus* 273
magistri, *Benthophilus macrocephalus* 273
magnifica, *Dreissensia* 328
mahmudbecovi, *Benthophilus* 277
mahmudbejovi, *Benthophilus* 59, 76, 85, 86, 265*–267*, 269*, 270, 272, **277**
mandrensis, *Alosa* 85, 188
marcenoides, *Coregonus* 90
marginata, *Pyrgula* 302

mariae, *Eudontomyzon* 104
marina, *Andrusovia* 300
marina, *Lucioperca* 244
marinus, *Sander* 76, 81, 82, 243*, **244**
marmoratus, *Gobius* 290
marmoratus, *Proterorhinus* 290, 291
marsi, *Cardium glaucum* 342
martensii, *Clessinia* 51
martensii, *Turricaspia* 51, 303
media, *Didacna protracta* var. 356
mediocris, *Alosa* 125
medirostris, *Acipenser* 108
megas, *Bougainvillia* 397, 401
melanoleuca, *Cobitis* 70, 74, 211*, 212*, **213**, 522
melanoleuca, *Cobitis taenia* 213
melanops, *Vimba* 185
melanostomus, *Neogobius melanostomus* 88, 91
meneghiniana, *Turricaspia* 303
mentoides, *Alburnus* 85, 188
meridionalis, *Rhodeus* 165
Mesogobius 69, 77, 78, 82, 87, 248, 249, 259*, 260, 283, 284, **285**
Mesopotamichthys 166
Messinobarbus 166
Microdesminae 246
microlepis, *Abramis* 46
microlepis, *Acanthalburnus* 46
micromphalus, *Planorbis* 48, 52
miliaris, *Barbus* 45
minima, *Adacna* **378**, 379
minima, *Adacna vitrea* var. 379
minima, *Hypanis* 378
minor, *Cerastoderma rectidens* var. 342
minor, *Cyprinus brama* 183
Misgurnus 69, 74, 208, **214**
Molidae 494
molitrix, *Hypophthalmichthys* 73, 89, 157, **179**, 205, 519
molitrix, *Leuciscus* 179
Mollusca 298
Monodacna 40, 51, 52, 358, 359, 361, 367, **379**, 385, 386
Moronidae 91
mrigala, *Cirrhinus* 93
Mugil 227*, 228, **229**
Mugilidae 75, 88, 90, 99, **227**, 228
Mugiliformes 99, **227**
Mullidae 91
mursa, *Cyprinus* 38–39

- mursa*, *Luciobarbus* 38–39, 45–46, 168
 Myacea 50
 Myctophidae 485
mykiss, *Oncorhynchus* (*Rhabdofario*) 90
***Mylopharyngodon* 74, 155, 203**
 Myoida 50
 Mysorellinae 300
mystaceus, *Cyprinus* 38, 169
***Mytilaster* 304, 309, 312, 314, 315, 330, 344**
***Mytilidae* 304, 310, 313, 314**
 Mytiloida 310
 Mytiloidea 310
***Mytilopsis* 318, 319**
Mytilus 60
Myxinomorphi 67
- nalivkini*, *Dreissena* 328
nana, *Pyrgula* 302
nasalis, *Gobius* 46, 290
***nasalis*, *Proterorhinus* 46, 77, 81, 257, 290**
nasus, *Chondrostoma* 37
nasus, *Cyprinus* 37, 193
naticoides, *Lithoglyphus* 52
nelma, *Stenodus* 92
nelma, *Stenodus leucichthys* 219
Nemacheilidae 64, 208
Nemacheilinae 208
***Neogobiini* 76, 87, 88, 249, 261, 263, 280**
Neogobius 69, 76, 78, 87, 248, 249, 258*, 260*, 261, 280, 285, 286
***Neopterygii* 68, 97, 119**
***Neoteleostei* 225**
Nereis 402
Neritidae 299
niger, *Gasterosteus* 237
niger, *Gasterosteus pungitius* var. 237
niger, *Gobius* 282
niger, *Ictiobus* 89
nigra, *Caspialosa caspia* 130, 139
nigrolineatus, *Syngnathus* 85, 232, 239
nigronotatus, *Gobius* 284, 286
nigronotatus, *Mesogobius* 47, 283, 284, 285, 286
nilotica, *Perca* 37
niloticus, *Heterotis* 495
***nirchi*, *Alosa* (*braschnikowi*) 72, 129, 133**
nirchi, *Caspialosa* 133
nirgonotatus, *Gobius* 286
nivalis, *Teredo* 39
***nobilis*, *Aristichthys* 73, 89, 157, 178, 205, 524**
nobilis, *Leuciscus* 178
- nonultimus*, *Gobius* 286
***nonultimus*, *Mesogobius* 77, 260, 284, 285, 286**
nordmanni, *Alosa* 135
nordmanni, *Alosa tanaica* 84
nossovi, *Pyrgula* 302
Notacanthidae 492
nuda, *Pygosteus platygaster* 237
***nudiventris*, *Acipenser* 38, 71, 109, 111*, 112*, 114, 340**
nudus, *Benthophilus* 86
- obtusirostris*, *Barbus* 168
occidentalis, *Dreissensia* 328
***Odontobutidae* 90, 246**
Oncorhynchus 221
orientale, *Corophium* 398
orientalis, *Abramis brama* 181
***orientalis*, *Alosa* (*braschnikowi*) 72, 129, 130, 134**
orientalis, *Caspialosa brashnikovi* 134
orientalis, *Cyrena* 41
orientalis, *Leuciscus* 200
***orientalis*, *Squalius* 46, 70, 74, 200**
orientalis, *Squalius cephalus* 200
ornatum, *Cardium* 41, 342
orthii, *Caspia* 51
Osmeridae 69, 489
Osmerus 69
Ostarioclupeomorpha 120
***Ostariophysi* 148, 477, 479, 493, 498**
Osteoglossomorpha 120
Osteotracomorphi 67
Ostracodermi 67, 503
Ostreidae 394, 500
***ostroumovi*, *Adacna minima* 305, 364*, 378**
ostroumovi, *Hypanis minima* 378
Otocephala 120
***Otophysi* 148**
ovata, *Abra* 390
ovata, *Beroe* 397
ovata, *Beroe* cf. 397, 401
ovata, *Erycina* 391
ovata, *Syndesmya* 391
oviformis, *Caspihydrobia* 301
ovum, *Turricaspia* 304
Oxudercinae 246
Oxynoemacheilus 69
oxyrhynchum, *Chondrostoma* 47, 193
- palaeostomi*, *Caspialosa tanaica* 84, 135

- pallasi*, *Gobius fluviatilis* 64, 282
pallasi*, *Neogobius 38, 64, 77, 81, 260*, 281, 282, 525
pallasi, *Theodoxus* 41, 49, 52, 300
pallasii, *Caspia* 51
pallasii, *Pyrgula* 51, 302
paludosa, *Cardium edule* var. 342
Paracanthopterygii 225
Paracobitis 69
paradoxa, *Dreissensia* 328
parallela*, *Didacna 49, 306, 344, 347, 350*, 355
parmatus, *Paramugil* 228
Parasinosturio 108
parva, *Caspiohydrobia* 301
parva*, *Pseudorasbora 73, 89, 158, 176
parvus, *Leuciscus* 176
Pectinidae
Pedalion
Pegasidae 238
Pelecinae 74, 158, 171, 201, 521
Pelecus 69, 74, 158, 201, 202*
peled, *Coregonus* 90
pengoi, *Cercopagis* 405
pentatrichus, *Romanogobio* 177
Perca 69, 76, 240, 248
Percidae 69, 76, 81, 82, 240, 488, 523
Perciformes 99, 239
Percinae 76, 241, 523
Percocypris 166
Percoidea 240
Percoidei 240
Percomorpha 235
Percopsidae 483
persa, *Cyprinus* 37, 38, 185
persa*, *Vimba 32, 38, 73, 85, 150, 158, 185, 186, 205, 524
persa, *Vimba vimba* 185
persica*, *Alosa (caspia) 59, 72, 136, 138
persica, *Caspialosa caspia* var. 135, 138
persicus*, *Acipenser 55, 71, 83, 110, 112*, 115*
Petroleuciscus 194
Petromyzontida 96
Petromyzontidae 68, 71, 82, 83, 96, 102, 478, 494, 503, 518
Petromyzontiformes 96, 102
Petromyzontomorphi 67, 102
Pholadidae 387
Pholadomya 42, 50, 385
Phoxinus 69
Physa 304
Physidae 304
piceus, *Leuciscus* 204
piceus*, *Mylopharyngodon 74, 89, 155, 204
pictorum, *Unio* 306
pinchuki*, *Benthophilus 60, 76, 86, 267*, 269*, 272, 278
pinchuki, *Benthophilus ctenolepidus* 278
Pisidiidae 306
Placodermi 68
Placodermiomorphi 68
planeri, *Lampetra* 104
Planorbidae 304
Planorbinae 304
platycephalus, *Barbus capito capito* natio 169
platygaster, *Gasterosteus* 237
platygaster*, *Pungitius 75, 237, 522
Platyhelminthes 397
Pleuronectidae 88, 91
plicata, *Adacna* 38, 386, 387
plicata, *Glycimeria* 386
plicata, *Glycymeris* 40, 42, 358, 384, 385, 387
plicata*, *Hypanis 38, 40, 42, 306, 385, 386, 387, 388*
plicatus, *Hypanis* 385
plicatus, *Hypanis plicatus* 385, 386
plicata, *Pholadomya* 385
plicatum, *Cardium* 387
Poeciliidae 75, 90, 101*, 233, 482
Poeciliinae 233
Polychaeta 6, 397
Polymixiomorpha 225
polymorpha*, *Adacna 38, 305, 371, 373*, 383
polymorpha, *Adacna angusticostata* 38
polymorpha*, *Dreissena 37, 38, 40, 49, 320, 322, 323, 328, 330, 333
polymorpha*, *Dreissena polymorpha 305, 322, 323, 329*
polymorpha, *Hypanis angusticostata* 383
polymorphus, *Mytilus* 38, 40, 60, 61, 321, 328
Polyodon 507
Polyodontidae 89, 108
polyphaemoides, *Pleopis* 396, 402
Polypteriformes 68
Polypterus 513
Pomatoschistus 246, 247
Pomolobus 125
ponderosa, *Anodonta* 48
ponderosum, *Collettepterus ponderosum* 48
pontica, *Adacna* 48, 60
pontica, *Atherina mochon* 85, 232

- pontica*, *Alosa kessleri* 84
Ponticola 69, 77, 78, 87, 248, 249, 258*, 260, 283, **286**, 287
Ponticolini 7, 87, 88, 263, **283**
ponticus, *Huso huso* 113
pontocaspica, *Dreissena rostriformis* 305, 322, 327*, 330, **331**
pontocaspica, *Dreissensia tschadae* var. 330
Pontodreissena 321
Porolepidimorpha 68
priscus, *Donax* 41
profundicola, *Didacna* 306, 344, 350, 351*, **356**
profundorum, *Anatirostrum* 59, 63, 76, 82, 254*, **261**
profundorum, *Benthophilus* 261
propinqua, *Monodacna* 41
Protacanthopterygii **218**, 493
Proterorhinus 69, 77, 78, 87, 248, 249, 253*, 257, 258*, 283, **290**
Protobranchia 307
Protochondrostoma 193
protracta, *Adacna* 41, 356
protracta, *Didacna* 40, 41, 48, 49, 344, 350, 352*, **356**, 357
protracta, *Didacna protracta* 306, 356, 357
protractum, *Cardium* 40, 41, 356
Pseudamnicola 300
Pseudaspinini 180
pseudobacuaana, *Pyrgula* 302
Pseudobarbus 166
pseudocardium, *Cardium* 48, 60
pseudocardium, *Monodacna* 60
pseudocatillus, *Cardium* 48, 380
Pseudochondrostoma 193
pseudodimidiata, *Pyrgula* 302
pseudoharengus, *Alosa* 125
Pseudophoxinus 69
Pseudorasbora 73, 158, 159*, **176**
pseudospica, *Pyrgula* 303
Psilorhynchidae 149
Pteraspodomorphi 67
Ptereleotridae 246
Ptereleotrinae 246
pulla, *Pyrgula* 303
pullula, *Turricaspia* 304
Pulmonata 298
punctata, *Gambusia* 233
punctatus, *Ictalurus* 90
Pungitius 69, 75, 236, **237**
pungitius, *Gasterosteus* 237
pungitius, *Pungitius* 90, 235
Puntius 166
pupa, *Nerita* 38, 52
pusilla, *Hydrobia* 52
pusilla, *Paludina* 41, 52
pusillus, *Leuciscus* 176
pyramidata, *Didacna* 48, 306, 344, 345, 347, 348*, 353, **357**
pyramidatum, *Cardium* 48, 357
Pyrgula 301
Pyrgulinae 300
quadrata, *Cardium edule* var. 342
ragimovi, *Benthophilus* 76, 86, 267*, 268, 269*, 272, **278**
Rajiformes 483
ramada, *Liza* 228
Rasboridae 149
ratan, *Gobius* 286, 289
ratzeburgii, *Acipenser* 117
razelmiana, *Monodacna colorata* var. 383
recta, *Dreissensia* 328
rectidens, *Cardium glaucum* var. 342
regularis, *Hypanis* 385, 386, 387
relicta, *Hypanis* 385, 386, 387
relicta, *Hypanis plicata* 386
relictus, *Hypanis plicatus* 385, 386
reticulata, *Poecilia* 90
Rhizodontimorpha 68
Rhodeus 68, 72, 157, **164**
rhomboides, *Cardium* 343
rhomboides, *Cerastoderma* 40, 49, 306, 339, 341*, 342, **343**
Rhyacichthyidae 246
rohita, *Labeo* 93
Romanogobio 68, 73, 154*, 155*, 175, **177**
rostrata, *Anguilla* 121
rostriformis, *Dreissena* 41, 48, 49, 322, 323, **330**, 331, 332
rostriformis, *Dreissena (Pontodreissena)* 403
rostriformis, *Dreissensia* 396
rostriformis, *Mytilus* 330
rubrofusus, *Cyprinus* 174
rudis, *Pyrgula* 303
rusticum, *Cardium* 37, 38, 40, 342
ruthenus, *Accipenser* 37
ruthenus, *Acipenser* 37, 71, 109, 111*, **116**, 524
Rutilus 69, 74, 158, **194**, 195
rutilus, *Cyprinus* 37, 198

rutilus, **Rutilus** 37, 70, 195, **198**, 521

Sabanejewia 69, 75, 208, 210, **214**

Saccopharyngiformes 491

sajenkovae, *Turricaspia* 304

salar, *Salmo* 90, 221, 222

saliens, **Chelon** 75, 88, 90, 228, **229**

saliens, *Liza* 88

saliens, *Mugil* 29

salina, **Alosa (caspia)** 71, 72, 81, 95, 136, **138**

salina, *Caspialosa caspia* 65, 135, 138

Salmo 69, 75, **221**

Salmonidae 69, 75, 82, 90, 100*, 218, **221**, 474, 481, 485, 492, 495, 498

Salmoniformes 100, **218**

Salmoninae 218

Sander 69, 76, 241, **242**

sapa, **Ballerus** 38, 182*, 205, 520

sapa, **Ballerus sapa** 73, **183**

sapa, *Cyprinus* 38, 183

sapidissima, *Alosa* 125

saposchnikovi, *Alosa* 138

saposchnikowii, **Alosa** 72, 79, 82, 127, **138**

saposchnikowii, *Clupea* 138

saraica, *Caspialosa caspia knipowitschi* natio 64, 137

Sarcopterygii 68, 106, 497

sarensis, **Alosa (braschnikowi)** 72, 129, **134**

sarensis, *Caspialosa brashnikovii* 134

sarensis, *Caspialosa caspia knipowitschi* natio 137

sarmaticus, *Alburnus* 85, 188

satunini, *Cobitis* 212

satunini, *Cobitis taenia* 212

saxatilis, *Morone* 91

scaber, *Mytilus* 316

Scaphirhynchinae 108

Scaphirhynchini 108

scardafa, *Leuciscus* 198

Scardinius 69, 74, 160, 195, **198**

Schindleriinae 246

shipa, *Acipenser* 114

schischkovi, *Alburnus* 85, 188

schorygini, *Pyrgula* 303

schraetser, *Perca* 241

schrenckii, *Acipenser* 109

schultzii, *Neritina* 48, 52

schultzii, *Theodoxus* 48, 52, 300

schypa, *Acipenser* 108, 114

Scombridae 88, 91

scombrus, *Scomber* 88, 91

Scopelomorpha 225

Scophthalmidae 91

segmenta, **Abra** 306, 340, 389, 390, **391***

segmentina, *Abra* 391

segmentum, *Syndesmya* 391

Semelidae 306, 311, 314, **388**

semipellucida, **Adacna** 48, 305, 372, 373, 375*, **384**

semipellucida, *Hypanis* 384

semipellucidus, *Gobius* 291

semipellucidus, **Proterorhinus** 47, 70, 77, **291**

sericeus, *Rhodeus* 165

Serranidae 480

serratus, *Barbus capito* 169

servaini, *Dreissensia* 328

setosa, *Parasagitta* 399

seurati, *Conopeum* 399

seuruga, *Acipenser* 117

sevangi, *Capoeta* 46

shablensis, *Iphigenella* 399

Sicydiinae 246

sieversii, *Turricaspia* 52

sieversii, *Nematurella* 52

siliqua, *Ensis* 39

siliqua, *Solen* 39

Siluridae 69, 75, 82, 100, **216**, 485, 494

Siluriformes **216**

Siluroidei 289

Silurus 69, 75, **216**

similis, *Oithona* 398

similis, *Pyrgula* 303

simplex, *Pyrgula* 303

sinensis, *Eriocheir* 399

Sinocyclocheilus 166

Sinosturio 108

siouffi, *Dreissensia* 328

Solenogasters 486

Solenostomidae 238

sowerbii, *Craspedacusta* 397

sowinskyi, *Pyrgula* 303

sp., *Cerastoderma* 37

sp., *Cobitis* 213

sp., *Eulima* 52

sp., *Proterorhinus* 91, 523

sp., *Rhodeus* 70, 72, 157, **165**

sp., *Sphaerium* 41

Sparidae 480

spasskii, *Turricaspia* 304

spathula, *Polyodon* 89, 91

- Sphaeriidae 312
Sphaerium 41
sphaerion, *Pseudamnicola* 52, 300
***sphaerocephala*, *Alosa* 64, 72, 82, 127, 139**
sphaerocephala, *Clupeonella* 64, 139
spica, *Hydrobia* 48, 51
spica, *Micromelania* 51
spica, *Paludina* 41, 51
spica, *Turricaspia* 41, 48, 51, 304
Spinibarbus 166
***spinosus*, *Benthophilus* 47, 76, 86, 265*, 267*, 269*, 271, 279**
 Spondylidae 500
Sprattus 143
spumigenia, *Nodularia* 403
spurius, *Salmo* 38, 223
squalidermis, *Mytilus minimus* var. 316
***Squaliobarbinae* 74, 89, 154, 203, 521**
Squalius* 69, 74, 160, 191, 193, 194, 199, 200, 202
squalus, *Leuciscus* 199
squamatus, *Benthophilus* 274
stagnalis, *Hydrobia* 52
stelfoxi, *Europisidium* 306
***stellatus*, *Acipenser* 38, 64, 71, 108, 109, 111*, 117, 518**
stellatus, *Benthophilus* 86
stellatus, *Dolichichthys* 263
***Stenodus* 69, 75, 219**
Stenopterygii 225
striatus, *Alburnus* 190
Sturio 108
sturio, *Acipenser* 108
subconvexa, *Caspiohydrobia* 301
submedia, *Didacna protracta* 306, 356, 357*
submedia, *Didacna protracta* var. 356
subrostrata, *Syndesmya segmentum* var. 391
succinea, *Alitta* 397
sulcata, *Dreissensia* 328
sulcatus, *Anisus* 304
sulcatus, *Gobius* 282
suworowi, *Clupeonella* 64
***svetovidovi*, *Benthophilus* 76, 85, 86, 264*, 266, 268*, 272, 275, 279**
***Syngnathidae* 69, 75, 82, 85, 90, 97, 238, 522**
***Syngnathoidei* 238, 511**
***Syngnathus* 69, 75, 85, 238**
syrman, *Neogobius* 289
syrman, *Ponticola* 290
syrcticum, *Cardium glaucum* var. 342
trachurus, *Gasterosteus aculeatus* 236
***taenia*, *Cobitis* 70, 74, 210, 212, 213, 522**
***taeniatus*, *Aspius aspius* 37, 39, 74, 192, 205**
taeniatus, *Cyprinus* 39, 192
taimen, *Hucho* 38
taimen, *Salmo* 38
tanaica, *Alosa* 84, 135
tanaica, *Alosa caspia* 84
tanaica, *Clupea* 135
tanaisiana, *Monodacna colorata* var. 383
 Tanichthyidae 149
***Teleostei* 97, 120**
Teleostomi 68, 106, 478, 480, 491, 506, 507, 510, 512, 514
Telestes 69, 193, 194
 Tellinoidea 311
Tenellia 304
tentaculata, *Bithynia* 300
tenuis, *Mactra* 389
 Teredinidae 307
 Tergipedidae 304
Tetrapleurodon 103
 Tetrapoda 67, 68
 Thelodonti 67
Theodoxus 299
thiesae, *Dreissensia* 328
 Thymallidae 69, 218, 221
 Thymallinae 218
Thymallus 69
Tichogona
tiflissica, *Barbus capito* var. 169
***Tinca* 69, 74, 154, 204**
tinca, *Cyprinus* 37, 204
***tinca*, *Tinca* 37, 70, 74, 154, 204, 205, 522**
***Tincinae* 74, 154, 171, 202, 522**
tonsa, *Acartia*
tonsa, *Acartia* (*Acantacartia*)
Tor 166
 Trachipteridae 512
***transcaucasica*, *Blicca bjoerkna* 64, 73, 184, 205**
transcaasicus, *Aspius* 192
 Trematoda 394
 Trichiuridae 488
tricuspis, *Venus* 40
tridentatus, *Rhithropanopeus harrisii* 399, 401, 402
trigonoides, *Cardium* 37, 38, 40, 343, 358
***trigonoides*, *Didacna* 37, 38, 40, 44, 306, 344, 345, 346, 348*, 353, 358**
trilaterum, *Cardium* 37

- triton*, *Bythinia* 51
triton, *Clessinia* 51
triton, *Paludina* 41, 51
triton, *Turricaspia* 41, 51, 304
trivialis, *Turricaspia* 51, 304
trutta, *Salmo* 38
tscharchalensis, *Clupeonella* 84, 145
tscharchalensis, *Clupeonella cultriventris* 145
tumida, *Dreissensia* 328
Turbellaria 397
turcomanus, *Asra* 262, 263
turcomanus, *Benthophiloides* 76, 82, 255, 262, 263
turkmenica, *Pyrgula* 303
Turricaspia 303
turricula, *Micromelania* 51
turricula, *Turricaspia* 51, 304
turrita, *Caspihydrobia* 301

ulskii, *Caspia* 51
ulskii, *Pyrgula* 51, 303
umbonatum, *Cardium edule* var. 342
Unio 306
Unionidae 306, 312
uralensis, *Pyrgula* 303
usturtensis, *Bullina* 41
usturtensis, *Cyclas* 41
ustürtensis, *Pholas* 41

Vaillantellidae 208
variabile, *Chondrostoma* 46, 70, 74, 158, **193**, 524
variabilis, *Clessinia* 51
variabilis, *Paludina* 41, 51
variabilis, *Turricaspia* 41, 42, 48, 51, 52, 304
Varicorhinus 167
Venerida 310
venosa, *Rapana* 402

ventrosa, *Dreissensia* 328
Venus 45
Vimba 69, 73, 85, 158, 180, **185**, 202*
vimba, *Cyprinus* 185
vimba, *Vimba* 85, 185, 186
vinogradovi, *Turricaspia* 304
virginica, *Blackfordia* 397, 401
vistonica, *Alosa caspia* 135
vistonicus, *Alburnus* 85, 188
vitrea, *Adacna* 37, 40, 365, 366*, **378**
vitrea, *Adacna vitrea* 305
vitrea, *Glycymeris* 40, 358, 378
vitrea, *Hypanis* 379
vivipara, *Paludina* 39
Viviparidae 300
Viviparus 300
viviparus, *Viviparus* 39, 300
volgae, *Mytilus* 328
volgensis, *Alosa* 64, 72, 126, **140**, 524
volgensis, *Alosa kessleri* 140, 141
volgensis, *Alosa pontica* 140, 141
volgensis, *Clupea caspia* var. 140
volgensis, *Clupeonella caspia* 64, 140
volgensis, *Gobio* 70, 73, 154*, 155*, **176**
volgensis, *Mytilus* 328
volgensis, *Perca* 244
volgensis, *Sander* 76, 242, 243*, **244**, 523
volutator, *Corophium* 399
vulgaris, *Alausa* 124
vulgaris, *Sturio* 108

wagneri, *Caspiomyzon* 47, 71, 104, **105**
wagneri, *Petromyzon* 104, 105
westerlundi, *Dreissensia* 328

Zoarcidae 512
Zosterisessor 248

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
Введение к 1-му тому Определителя	7
Глава 1. Физико-географический очерк	11
Глава 2. Введение в геологическую историю Каспийского моря	25
Развитие водоёмов Каспийской и Эвксинской котловин в составе единого бассейна	27
Раздельное развитие водоёмов в Эвксинской и Каспийской котловинах	28
Заключение	33
Глава 3. История зоологических и промысловых исследований (развитие представлений о фауне рыб и моллюсков)	35
Краткий исторический обзор первых описательных сведений о Каспийском бассейне (до 1768 г.)	35
Первые научные экспедиции 1768–1888 гг.	36
Рыбопромысловые и фаунистические исследования 1887–1904 гг.	53
Ихтиологическая лаборатория при Управлении каспийско-волжскими рыбными и тюленьими промыслами	61
Каспийские экспедиции 1912–1915 годов	63
Исследования 1917–1940 гг.	64
Глава 4. Рыбы Каспийского моря	67
4.1. Комментарии к классификации таксонов высокого ранга бесчелюстных и рыб	67
4.2. Аборигенная фауна рыб современного бассейна Каспийского моря (включая бассейны рек до верховий и связанные с ними озёра)	68
4.3. Фауна рыб, обитающих и встречающихся в Каспийском море и дельтах рек	69
4.4. Сравнение фаун рыб Каспийского и Чёрного морей	83
4.5. Интродукции и инвазии рыб в Каспийское море. Акклиматизированные (неаборигенные) виды и их современный статус	88
4.6. Рыболовство и рыбные ресурсы	93
4.7. Определительные таблицы и таксономические очерки	96
Глава 5. Моллюски Каспийского моря	298
Глава 6. Биологические инвазии — один из современных процессов, определяющих состояние природных ресурсов Каспийского моря	393

Причины и динамика инвазий, способы интродукции беспозвоночных в Каспийское море	394
Источники инвазий и особенности распределения вселенцев в Каспийском море	400
Особенности ксеноразнообразия свободноживущих беспозвоночных Каспийского моря	401
Значение биологических инвазий для формирования биологических ресурсов Каспийского моря	402
Инвазии и палеоинвазии	404
Список литературы	406
Приложение 1. Прикнижный толковый словарь терминов	473
Приложение 2. Видовой состав и состояние ихтиофауны низовьев дельты Волги в 2006–2011 гг. в пределах Астраханского государственного природного заповедника (<i>К.В. Литвинов, С.А. Подоляко</i>)	516
Алфавитный указатель латинских названий таксонов	526

Научное издание

**ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ РЫБ И БЕСПОЗВОНОЧНЫХ
КАСПИЙСКОГО МОРЯ. Том 1. Рыбы и моллюски.**

Москва: Товарищество научных изданий КМК.

2013. 543 с., ил., 28 цв. вкл.

при участии ИП Михайлова К.Г.

Верстка: *Т.А. Горлина*

Для заявок: 123100, Москва, а/я 16, Издательство КМК

электронный адрес mikhailov2000@gmail.com

<http://avtor-kmk.ru>

Подписано в печать 14.10.2013. Формат 70×100/16. Объём 34 + 1,75 п.л.

Бумага офсетн. и мелов. Тираж 600 экз. Заказ № 4151

Отпечатано в ППП «Типография «Наука»,

121099 Москва, Шубинский пер., 6

