

УДК 597.442-152.6(262.81)

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ОСЕТРОВЫХ В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ КАСПИЙСКОГО МОРЯ (ОБЗОР)

© 2019 г. Г. И. Рубан¹, *, Р. П. Ходоревская², М. И. Шатуновский¹

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия

²Волжско-Каспийский филиал ФГБНУ ВНИРО (КаспНИРХ), ул. Савушкина, 1, Астрахань, 414056 Россия

*e-mail: georgii-ruban@mail.ru

Поступила в редакцию 26.11.2018 г.

После доработки 06.02.2019 г.

Принята к публикации 09.04.2019 г.

За последний полувек условия обитания и распределение осетровых рыб в Каспийском море претерпевали существенные изменения. Самый продолжительный ряд наблюдений за распределением осетровых проведен для северной части Каспийского моря, имеющей наибольшее значение для их нагула. Суммированы и проанализированы изменения в распределении белуги *Huso huso* L., 1758, русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1833 и севрюги *Acipenser stellatus* Pallas, 1771 с 1970 по 2014 гг. в северной части Каспийского моря, а также биотические и абиотические факторы этих изменений. Показано влияние колебаний уровня моря, биомассы кормовых организмов и общей численности исследуемых видов на их распределение.

Ключевые слова: белуга, русский осетр, севрюга, распределение, Каспийское море

DOI: 10.1134/S0320965219040314

ВВЕДЕНИЕ

Каспийское море — нагульный водоем для анадромных видов осетровых, обитающих в его бассейне. Эти виды большую часть жизненного цикла проводят в море, покидая его лишь на период размножения. Мелководная, хорошо прогреваемая и наиболее продуктивная северная часть Каспийского моря имеет максимальное значение для их нагула. Принятое географическое деление Каспийского моря на части [19] показано на рис. 1.

Исследование распределения видов в пределах естественного ареала — важная часть познания их экологии, а в случае промысловых видов имеет большое значение для организации рационального освоения и охраны их запасов.

К настоящему времени накоплены данные о распространении осетровых в различных частях Каспийского моря [1–3, 5–7, 12–14, 16, 17, 21, 23–27, 29, 33, 34, 42, 46, 47, 50, 53, 59, 62–67 и др.].

Систематическое изучение распределения осетровых в море началось с 1960-х гг. Последняя по всему Каспию траловая съемка была в 2004 г., в дальнейшем наблюдения ограничивались зоной ответственности РФ в северной части Каспийского моря. Наиболее длительные наблюдения за распределением осетровых, проведенных по единой методике, относятся к северной части моря.

Принимая во внимание это обстоятельство, а также особое значение северной части моря для

нагула осетровых, цель работы — анализ многолетних изменений распределения белуги *Huso huso* L., 1758, русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1833 и севрюги *Acipenser stellatus* Pallas, 1771 в северной части Каспийского моря.

Распределение осетровых в Каспийском море претерпевает сезонные изменения. Образование ледового покрова в северной части моря зимой препятствует проведению съемок, поэтому для сравнительного анализа использовали данные летних съемок в северной части моря по принятой сетке станций [64].

При анализе распределения осетровых в Каспийском море в понятие “распределение” вкладывали как распространение, так и плотность скоплений видов в местах их обитания. Плотность скоплений может быть выражена в относительных величинах — улов на промысловое усилие стандартным орудием лова или на определенном объеме воды, процеженной орудием лова, с учетом его уловистости. В качестве такой единицы принимали количество экземпляров на 10 тыс. м³ процеженной тралами воды.

Общие сведения о летнем распределении осетровых в северной части Каспийского моря. Многолетние исследования [64] распределения осетровых в Каспийском море показали, что летом в северной части моря для белуги характерно мозаичное распределение при температуре воды 20–31°C, связь

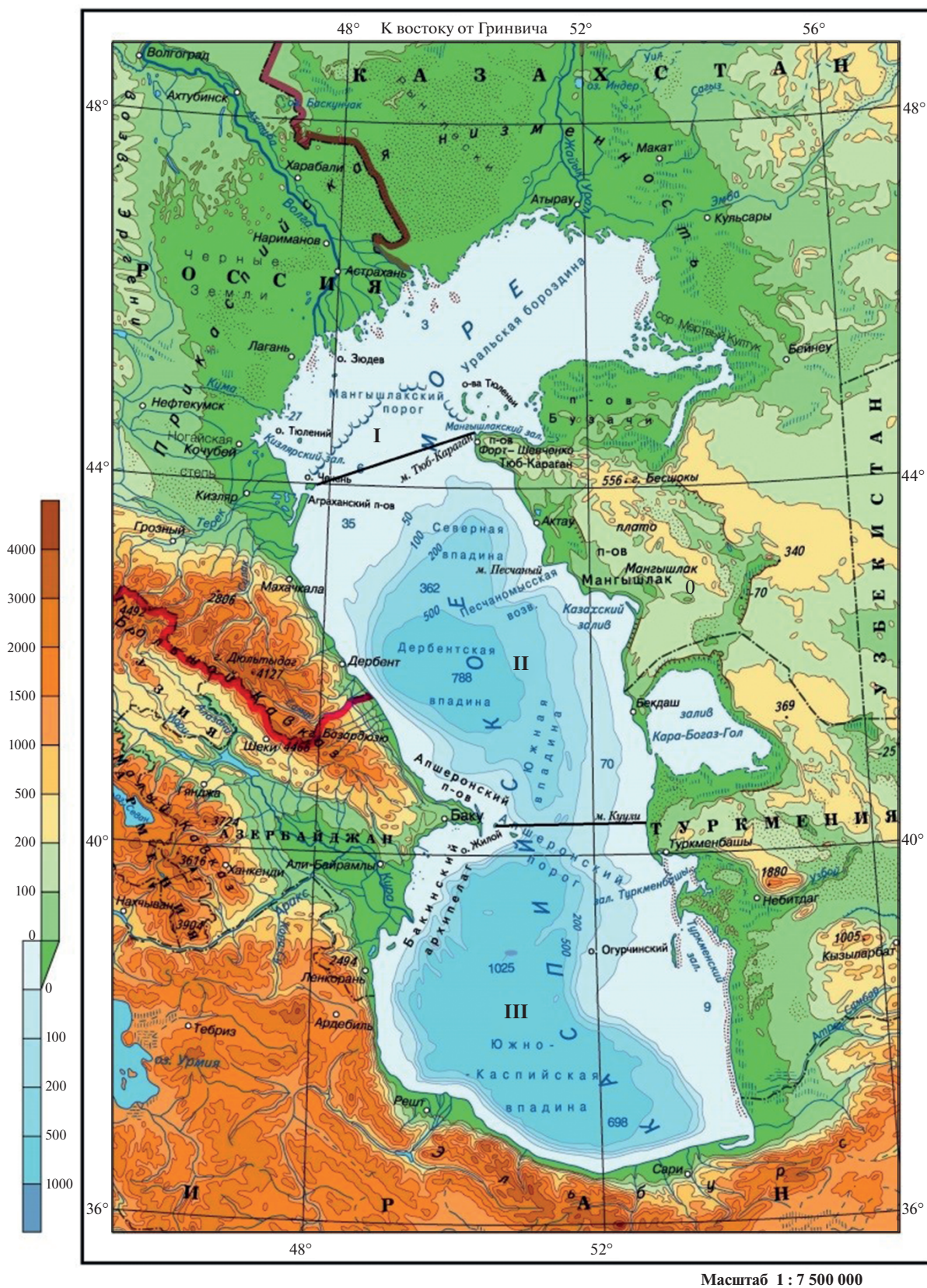


Рис. 1. Физико-географическое деление Каспийского моря [19]. Части моря: I – северная, II – средняя, III – южная. Границы между частями Каспийского моря показаны утолщенной горизонтальной линией.

плотности скоплений белуги с температурой воды становилась более тесной, чем в другие сезоны года, корреляционное отношение для половозрелых и неполовозрелых особей достигало 0.74 и 0.71 соответственно. В местах с температурой воды 30°C плотность скоплений половозрелых особей была выше, чем при более низких температурах. Белуга в основном встречалась на участках глубиной 3–11 м, при этом половозрелых особей, в отличие от молоди, отлавливали в более глубоких местах. Белуга нагуливалась на участках моря с соленостью 0.1–11.0‰ и прозрачностью воды от нескольких сантиметров до 5 м.

Половозрелые особи русского осетра образуют наиболее плотные скопления в местах с температурой воды 21°C, связь плотности скоплений неполовозрелых особей с температурой не обнаружена. Осетр нагуливается на глубине 3–12 м, наиболее плотные скопления половозрелых особей наблюдаются на участках глубиной 3 м. Распределение его молоди не связано с соленостью воды в пределах 0.1–14.0‰, однако половозрелые особи предпочитают более опресненные зоны моря с соленостью 3.0–7.0‰ [64].

Сеvрюга нагуливается в диапазоне температур воды 21–31°C, повышенные ее концентрации наблюдались в районах с температурой воды 24–31°C. Она использует для нагула воды глубиной 3–14 м и соленостью 2.0–7.0‰, максимальные плотности скоплений были в зоне соленостью 2.0 и 5.0‰ [26, 64].

На распределение исследуемых видов на местах нагула оказывает влияние характер их питания. Русский осетр и сеvрюга – бентофаг, белуга – хищник. Молодь (сеголетки и годовики) всех трех видов осетровых питается в основном высшими донными ракообразными: Gammaridae, Corophiidae, Cumacea, Mizidae [30]. Однако по мере роста наблюдается расхождение в спектрах питания этих видов (у осетра и сеvрюги длиной тела >80 см, у белуги – >140 см), каждый вид занимает свою трофическую нишу. В пище молоди длиной 41–80 см уменьшается количество мелких ракообразных (амфипод, кумацей и мизид) и возрастает потребление червей, моллюсков. Белуга уже на первом году жизни начинает активно использовать в пищу мелких рыб: бычковых, килек, молодь карповых [30].

Распределение осетровых в 1970-е гг. Эти годы характеризовались высокой численностью осетровых и их максимальными уловами [13, 25, 26, 39, 51, 52]. Однако снижение уровня Каспийского моря в 1963–1977 гг. до минимальной отметки (–28.9 БС) привело к ухудшению условий обитания рыб во всех частях моря, в том числе и в северной части вследствие зарастания мелководья растительностью, сокращения площадей нагула на 10 тыс. км² и увеличения минерализации вод [18, 22, 39, 48]. С повышением средней солености вод северной части Каспия до 11.0‰ изменился состав бентоса за счет развития видов морского комплекса с пре-

обладанием вселенцев – моллюска *Abra ovata* (Philippi, 1836) и *Cerastoderma lamarcki* (Reeve, 1845), мидии *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791) и полихеты *Hediste diversicolor* (O.F. Müller, 1776). Биомасса ракообразных, каспийских полихет и личинок хирономид снизилась, по сравнению с 1957–1962 гг. Общая биомасса донных беспозвоночных в 1963–1977 гг. сократилась до 53.4 г/м² [28].

Вследствие этих изменений в северной части моря в 1976–1979 гг. плотность скоплений рыб была в 2 раза ниже, чем в 1971–1975 гг. [17]. К 1978 г. резко сократилось количество молоди русского осетра, сеvрюги и белуги (до 0.053–0.064 и 0.008–0.016 экз./10 тыс. м³). Молодь осетровых, скатывающаяся из рек Волга и Урал, перестала задерживаться на нагул в этой части моря [40] и в основном мигрировала на западный шельф средней части моря. Численность половозрелых особей осетровых также сократилась.

В период постепенного понижения уровня моря в северной части моря в желудках русского осетра впервые обнаружен акклиматизированный моллюск *Abra ovata*, ставший излюбленной пищей осетра. Второстепенной пищей был другой акклиматизированный организм, многощетинковый червь нереис (*Hediste diversicolor*), на долю которого приходилось почти 1/3 пищевого рациона осетра. Накормленность осетра составила 17.4‰. В этот период у сеvрюги также изменился характер питания. Нереис стал главным объектом ее питания. Накормленность рыб не превышала 10‰. Главным кормом белуги были рыбы, среди которой доминировали бычки и пуголовки. Общий индекс наполнения желудков был 21.6‰. Встречаемость рыб с пустыми желудками – 15.2% [30].

Снижению относительной численности молоди осетровых в 1978–1980 гг. способствовало также уменьшение пополнения популяций из-за незначительных объемов весеннего половодья и, соответственно, сокращения масштабов естественного воспроизводства.

В восточных районах северной части моря (Гурьевской бороздине и в зоне влияния пресного стока р. Урал), несмотря на высокую биомассу бентоса [32], в 1977–1978 гг. плотность скоплений осетровых была низкой, встречались единичные экземпляры. В это время основная их масса (80–90.0%) концентрировалась в западных и центральных районах северной части моря [64].

Распределение осетровых в 1980-е гг. Период с 1981 по 1990 г. характеризовался быстрым повышением уровня моря. Численность осетровых, нагуливавшихся в его северной части, в начале 1980-х годов уменьшилась. Общая их численность в Каспийском море в этот период снизилась в >2 раза (русского осетра со 120 до 42–60 млн экз., сеvрюги – с 83–90 до 36.7 млн экз. [24, 41]. Это связано как с выходом из промысла многочисленных поколений рыб, в первую очередь сеvрюги и русского осетра, появившихся до зарегулирования стока р. Волги, так и с уменьшением естественного воспро-

Таблица 1. Численность осетровых в Каспийском море в целом, млн экз. [7–10, 47, 56, 57]

Годы	Русский осетр	Севрюга	Белуга
1968	113.2	79	—
1969	94	90	—
1970	74	87	—
1972	71	78	—
1973	70	—	—
1974	76	62	—
1978	60.5	69.7	12.1
1983	46.6	53.1	15.0
1987	42.2	44.9	13.8
1988	42.7	41.8	—
1991	38.1	37.9	10.0
1994	21.2	13.6	8.9
1998	23.0	11.6	7.6
1999	29.2	13.8	9.3
2001	24.4	14.8	9.3
2002	33.4	15.6	11.6
2003	—	8.72	8.5
2004	35.9	7.3	5.2

изводства вследствие потери нерестилищ, отрезанных плотинами Волгоградского гидроузла. Сокращение естественного воспроизводства лишь частично компенсировалось работой рыболовных заводов [64].

В период подъема уровня моря в пище осетра доминировали моллюски. Общий индекс наполнения желудков был 16.4%. У севрюги спектр питания не изменился (нерейды и ракообразные). Общий индекс наполнения желудков был 8.5%. Белуга питалась рыбами (93%), среди которых преобладали бычки. Общий индекс наполнения ее желудков снизился с 21.6 до 17.2% [30].

Численность белуги (табл. 1) и плотность ее скоплений в Каспийском море в 1981–1990 гг. достигли максимума у западного побережья [64]. В это время кормовая база белуги, ее промысел, по оценкам ряда авторов, был в 12 раз больше официального, а общий нелегальный вылов белуги, русского осетра и севрюги больше суммарного легального вылова в 35 раз [4]. В период запрета промысла белуги в 2010 и 2011 г. нелегальный вылов превышал легальный в 76 и 127 раз соответственно [55].

Распределение белуги в 1994 г. в северной части моря изменилось, ее скопления сместились из западного района несколько восточнее, что вызвало существенное сокращение ее скоплений в этом районе [53, 64].

Нагульные площади русского осетра в северной части Каспийского моря в 1990-е гг. не уменьшились, но плотность его скоплений была вдвое ниже, чем в 1981–1985 гг., что соответствовало снижению его численности (табл. 1). В отличие от предыдущего десятилетия основные места нагула осетра, так же как и белуги, сместились не-

сколько восточнее — в центральные районы этой части моря [53, 55, 56, 64].

В период стабилизации уровня моря характер питания осетра почти не изменился. Главной пищей были моллюски, второстепенной — нереиды, ракообразные и рыба. Общий индекс наполнения желудков (14.8%) оказался ниже оптимальной величины [30]. У белуги резко снизилось значение бычковых рыб из-за резкого уменьшения их запасов. Главной пищей стали полупроходные виды рыб (вобла, лещ, судак). В связи с низкими запасами объектов питания степень накормленности хищника невысокая — 15.2% [30, 49].

Распределение севрюги в северной части Каспийского моря в 1990-е годы по сравнению с предыдущим десятилетием более равномерно. Наиболее плотные ее скопления отмечались в центральных районах, что, по-видимому, связано с перераспределением, поскольку площадь и плотность ее концентраций в восточных районах средней части моря уменьшились по сравнению с 1980-ми гг. [64]. Однако к концу 1990-х гг. наблюдалось перераспределение севрюги в северной мелководной части Каспийского моря вследствие значительного нелегального вылова в ее западных районах, уменьшения зон гипоксии, а также распреснения восточных районов. По данным летней траловой съемки 1999 г. в западных районах уловы оказались наименьшими, а в восточных (в районе Уральской бороздины) — наибольшими [14, 47].

Распределение осетровых после 2000 г. Сведения о распределении осетровых в Каспийском море, начиная с 2000 г., фрагментарны в связи с катастрофическим снижением численности и введением запрета на их промысел (белуги с 2000 г., се-

врюги и русского осетра с 2005 г.) [11, 44]. В эти годы широкомасштабный нелегальный промысел осетровых продолжался, несмотря на введение запрета на коммерческий лов осетровых [60, 61]. Последняя траловая съемка по всему Каспию проведена в 2004 г. После 2005–2006 гг. съемки проводились лишь в северной части моря, в зоне ответственности Российской Федерации, сотрудниками Каспийского НИИ рыбного хозяйства.

Распределение белуги летом 2004 г. характеризовалось дальнейшим снижением плотности ее скоплений. Лишь в северной части моря наблюдались ее скопления небольшой площади и плотности, она нагуливалась в основном в восточном районе этой части моря. Наибольшее количество ее выловлено на акватории Уральской Бороздины и юго-восточнее о. Укатный. В центральном районе северной части моря белуга нагуливалась южнее свалов Сухобелинского банка и Хохлатского осередка, в западной части она встречалась на свале Сетного осередка [64].

Летние траловые съемки 2000–2013 гг. показали, что устойчивые нагульные концентрации севрюги в мелководной северной части Каспийского моря располагались в ее восточных районах – от о. Тюлений до входа в Урало-Каспийский канал [46].

Анализ межгодовой динамики средней плотности скоплений севрюги в летний период в Каспийском море в 2000–2013 гг. выявил общую тенденцию снижения средней плотности во всех районах. Средняя плотность скоплений севрюги в 2008–2013 гг. по сравнению с 2000–2007 гг. в западном мелководном и глубоководном районах северной части Каспийского моря сократилась в 3 и 2.5 раза соответственно [46].

Летом 2004 г. основные нагульные скопления севрюги были в восточном районе северной части Каспийского моря у Уральской Бороздины. Единичные экземпляры зарегистрированы на акватории у островов Новинский и Бороздиный. Наибольшие концентрации севрюги в этой части моря отмечены в районе банки Малая Жемчужная [46]. Учитывая, что в 2003 г. индекс наполнения желудков севрюги в восточном районе был 12.1%, а в западном районе – 2.7% [31], можно полагать, что такое распределение обусловлено трофическими условиями. Однако связь распределения севрюги с условиями нагула, вероятно, сложнее, чем можно судить по приведенным выше сведениям. В 2006 г. общий индекс наполнения желудков у севрюги с длиной тела 40–80 см в восточном районе северной части моря был выше, чем в западном (15 и 4% соответственно). В то же время накормленность половозрелых особей большего размера в западном районе значительно превышала таковую в восточном районе [43].

Более поздними исследованиями [46] установлена положительная связь средней силы между плотностью скоплений севрюги, биомассой полихеты *Hediste diversicolor* и температурой воды. Однако в диапазоне высоких температур при от-

сутствии *H. diversicolor* и ракообразных (*Crustacea*) эта связь отрицательная. Установлено, что при биомассе моллюска *Abra ovata* на локальных участках моря >6.4 г/м² севрюга не встречалась, несмотря на присутствие на некоторых станциях *Hediste diversicolor*. Минимальная плотность скоплений севрюги отмечена на участках моря, где ракообразные отсутствовали, а максимальная – на участках с биомассой ракообразных 4.0–5.9 и 14.0–15.9 г/м². Снижение плотности скоплений севрюги на участках моря с биомассой ракообразных 6.0–13.9 г/м² и >16.0 г/м² связано с возрастанием биомассы моллюска *Abra ovata*, который ограничивает освоение севрюгой кормовой базы на локальных участках моря.

После 2000 г. снижение численности русского осетра и плотности его скоплений продолжалось, популяция вида за последние десять лет сократилась в >3 раза [20].

В маловодные 2014–2015 гг. при пониженном стоке р. Волги вследствие осолонения моря сократилась опресненная зона в его северной части, где в июле–августе наблюдался повышенный прогрев моря. В связи с этим, летом 2014 г. основная часть русского осетра нагуливалась на мелководьях, расположенных от выходного участка Волго-Каспийского морского судоходного канала до свала Хохлатского, на глубинах 3.8–6.0 м при температуре воды в придонном слое 25.5–29.8°C. В 2015 г. скопления осетра были сосредоточены от о. Тюлений до банки Ракушечная. Повышенный прогрев моря в июле в районе о. Укатный (28.4°C), а также сокращение зон с соленостью 0–2‰ в середине лета обусловило отсутствие осетра на востоке обследованных мелководий. Наибольшие уловы в 2014 г. были восточнее о. Малый Жемчужный и в районе банки Большая Жемчужная. В 2015 г. на остальной обследованной акватории плотности скоплений осетра невысоки [20].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ранее было показано [64], что распределение осетровых в Каспийском море характеризуется стабильной локализацией мест их концентрации и нестабильной плотностью скоплений рыб. Эта нестабильность может быть обусловлена как изменением общей численности, так и перераспределением рыб в связи с изменением экологической обстановки в водоеме.

Летнее распределение белуги, русского осетра и севрюги в северной части Каспийского моря, начиная с 1970 г. по настоящее время, претерпело ряд изменений. Снижение уровня Каспийского моря до минимальной отметки в 1977 г. привело к осолонению мелководий в северной части моря и их зарастанию жесткой растительностью, сопровождавшихся перераспределением плотностей скоплений исследуемых видов южнее. Наибольшие по площади плотные скопления на-

блюдались в центральных и западных районах этой части моря.

В 1980-х гг. численность белуги достигла максимума, ее наиболее плотные скопления зарегистрированы в западных районах северной части моря. Численность русского осетра и севрюги в эти годы снижалась. Локализация основных скоплений осетра не изменилась по сравнению с предыдущим десятилетием, но их плотность уменьшилась. Распределение севрюги претерпело ряд изменений — площадь и плотность ее скоплений снизилась, как за счет общего снижения численности вида, так и ее перераспределения в восточные районы средней части моря. В связи с этим плотность скоплений севрюги в западных районах северной части моря резко снизилась, скопления максимальной плотности наблюдались в ее центральных районах.

В 1990-е гг. уменьшение общей численности исследуемых видов продолжалось, что обуславливало снижение плотности их скоплений. В эти годы зарегистрировано перераспределение наиболее плотных скоплений белуги, русского осетра и севрюги на восток из западных районов в центральный и восточный районы северной части моря.

После 2000 г. снижение численности и плотности скоплений белуги, осетра и севрюги также продолжалось, при этом наблюдалось перераспределение белуги и севрюги в восточные районы северной части моря. Скопления русского осетра выявлены, как и в 1990-е гг., в центральных районах. В маловодные 2014 и 2015 гг. основные концентрации осетра были у выходного участка Волго-Каспийского морского судоходного канала.

Имеющиеся данные показывают, что связь наблюдаемых изменений в распределении осетровых с биотическими и абиотическими факторами не всегда очевидна и требует более подробного изучения с учетом изменений в питании рыб по мере их роста, кормовой базы осетровых и условий их обитания, вызванных антропогенной трансформацией водоема.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке программы Президиума РАН № 41 “Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Бабушкин Н.Я.* Биология и промысел каспийской белуги // Тр. Всесоюз. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океаногр. 1964. Т. 52. Сб. 1. С. 183–259.
2. *Бабушкин Н.Я., Борзенко М.П.* Осетровые рыбы Каспия. М.: Пищепромиздат, 1951. 68 с.
3. *Борзенко М.П.* Севрюга (*Acipenser stellatus* Pall.) // Бюл. Всекаспийской научно-рыбохозяйственной экспедиции. 1932. Вып. 5–6. С. 77–84.
4. *Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Криксунов Е.А., Шатуновский М.И.* Биотическое сообщество Северного Каспия: проблемы управления биологическими ресурсами // Успехи соврем. биол. 2009. Т. 129. № 6. С. 589–609.
5. *Борзенко М.П.* Каспийская севрюга (систематика, биология и промысел) // Изв. Азерб. рыбохоз. ст. 1942. 7. С. 24–44.
6. *Борзенко М.П.* Современное состояние и прогноз изменений запасов севрюги в Каспийском море при зарегулированном стоке // Тр. Всесоюз. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океаногр. 1964. Т. 52. С. 259–286.
7. *Борисов П.Г.* Из истории научно-промысловых ихтиологических исследований на морских и пресных водоемах СССР. М.: Высш. шк., 1939. 197 с.
8. *Власенко А.Д., Распопов В.М., Лагунова В.С. и др.* Оценка запасов каспийского осетра и прогноз его вылова на 2002 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Астрахань: Изд-во Каспийск. НИИ рыб. хоз-ва, 2001. С. 145–154.
9. *Власенко А.Д., Распопов В.М., Лагунова В.С. и др.* Оценка запасов осетра в Каспийском море и прогноз его вылова на 2003 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Астрахань: Изд-во Каспийск. НИИ рыб. хоз-ва, 2002. С. 156–168.
10. *Власенко А.Д., Левин А.В., Распопов В.М. и др.* Состояние промысловых запасов осетровых, мигрирующих в реки России и прогноз возможной величины прилова осетровых на 2004 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Астрахань: Изд-во Каспийск. НИИ рыб. хоз-ва, 2003. С. 174–184.
11. *Власенко А.Д., Левин А.В., Распопов В.М. и др.* Оценка состояния запасов каспийских осетровых и прогноз их вылова на 2004 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Астрахань: Изд-во Каспийск. НИИ рыб. хоз-ва, 2003. С. 161–174.
12. *Державин А.Н.* Воспроизводство запасов осетровых рыб. Баку: Изд-во АН Азерб. ССР, 1947. С. 248.
13. *Захаров С.С.* Современное состояние численности осетровых в Северном Каспии // Тр. Всесоюз. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океаногр. Т. 108. “Биологическая продуктивность Каспийского моря”. М.: Пищ. пром-сть, 1975. С. 99–108.
14. *Зыкова Г.Ф.* Влияние температурного фактора на распределение севрюги в Каспийском море // Тез. докл. IX Всесоюз. конф. по проблемам промыслового прогнозирования. Мурманск, 2004. С. 80–85.
15. *Зыкова Г.Ф., Журавлева О.Л., Красиков Е.В.* Оценка неучтенного и браконьерского вылова русского осетра в р. Волге и Каспийском море // Тез. докл. Междунар. конф. “Осетровые на рубеже 21 века”. Астрахань, 2000. С. 54–56.
16. *Казанчев Е.Н.* О распределении осетровых рыб в промысловой зоне Северного Каспия в связи с запрещением их морского лова // Тр. Каспийск. фил. Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океаногр. 1965. Т. 20. С. 17–31.
17. Каспийское море. Ихтиофауна и промысловые ресурсы. М.: Наука, 1989. 289 с.
18. *Катунин Д.Н.* Гидроэкологические основы формирования экосистемных процессов в Каспийском море и дельте реки Волги. Астрахань: Изд-во Каспийск. НИИ рыб. хоз-ва, 2014. 478 с.
19. *Книпович Н.М.* Гидрологические исследования в Каспийском море в 1914–1915 гг. // Тр. Каспий-

- ской экспедиции 1914–1915 гг. Петербург: Первая гос. типография, 1921. Т. 1. 943 с.
20. Коноплева И.В., Иванова Л.А. Мониторинговые исследования состояния популяции русского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1833) в Волго-Каспийском бассейне в 2014–2015 гг. // Экологический мониторинг и биоразнообразие. 2016. № 1(11). С. 56–59.
 21. Коробочкина З.С. Распределение осетра и севрюги в Северном Каспии в зависимости от водности года // Тр. Всесоюз. НИИ рыб. хоз-ва и океаногр. 1970. Т. 74. С. 125–133.
 22. Кушнаренко А.И. Экологические аспекты воспроизводства промысловых рыб Северного Каспия: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2001. 50 с.
 23. Легеза М.И. Закономерности распределения осетровых рыб в Каспийском море // Тез. докл. отчетной сессии Центр. н.-и. осетр. рыб. хоз-ва. Астрахань: Типография Волга, 1966. С. 47–49.
 24. Легеза М.И. Закономерности распределения и формирование численности осетровых в Каспийском море: Автореф. дис. ... на соиск. уч. ст. докт. биол. наук. Баку: Калининград. техн. ин-т рыб. пром. и хоз-ва. 1969. 34 с.
 25. Легеза М.И. Количественное распределение осетровых (сем. Acipenseridae) в Каспийском море // Тр. Центр. н.-и. осетр. рыб. хоз-ва. 1970. Т. 2. С. 57–63.
 26. Легеза М.И. Распределение осетровых рыб в Каспии // Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 13. Вып. 6(83). С. 1008–1015.
 27. Легеза М.И., Пироговский М.И., Ходоревская Р.П. Экология, воспроизводство и запасы рыб и нерыбных объектов промысла. Распределение, качественная структура популяций и численность осетровых в море // Каспийское море. Ихтиофауна и промысловые ресурсы. М.: Наука, 1989. С. 72–76.
 28. Малиновская Л.В., Зинченко Т.Д. Многолетняя динамика сообществ макрозообентоса Северного Каспия // Изв. Самарск. науч. центра РАН. 2010. Т. 12. № 1. С. 179–184.
 29. Мирзоев М. Белуга *Huso huso* // Бюл. Всекаспийск. науч. рыбохоз. экспедиции. Баку. 1932. № 5–6.
 30. Молодцова А.И., Полянинова А.А. Питание осетра, севрюги и белуги в Каспийском море // Вопр. рыболовства. 2009. Т. 10. № 4(40). С. 718–740.
 31. Молодцова А.И., Полянинова А.А., Кащенко А.И., Камелов А.К. Состояние нагула осетровых в Каспийском море в 2003 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Результаты НИР за 2003 г. Астрахань: Изд-во Каспийск. НИИ рыб. хоз-ва, 2004. С. 215–225.
 32. Осадчих В.Ф. Моллюск *Syndesmya ovata* в Северном Каспии // Тр. Каспийск. НИИ рыб. хоз-ва. М.: Пищ. пром-сть, 1965. Т. 20. С. 35–39.
 33. Павлов А.В., Захаров С.С. Распределение, качественный состав и численность осетровых в Северном Каспии в 1967 г. // Разработка биологических основ и биотехнического развития осетрового хозяйства в водоемах СССР. Астрахань: Изд-во Волга, 1968. С. 49–54.
 34. Павлов А.В., Захаров С.С. Распределение, качественный состав и численность осетровых в Северном Каспии в 1967 г. // Тр. Центр. н.-и. осетр. рыб. хоз-ва. М.: Пищ. пром-сть, 1971. Т. 3. С. 235–268.
 35. Пальгуй В.А. Численность и распределение осетровых в Северном Каспии // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань, 1984. С. 248–249.
 36. Пальгуй В.А. Распределение и численность севрюги в Каспийском море 1983–1985 гг. // Формирование запасов осетровых в условиях комплексного использования водных ресурсов: Кратк. тез. науч. докл. к предстоящему Всесоюз. совещ. (октябрь 1986 г.). Астрахань, 1986. С. 255–257.
 37. Пальгуй В.А. Состояние и причины сокращения запасов каспийских осетровых по материалам 1983–1991 гг. // Биологические ресурсы Каспийского моря. Астрахань: Изд-во Волга, 1992. С. 292–297.
 38. Пальгуй В.А., Красиков Е.В., Шеходанов К.Л. Колебания численности осетровых рыб в Северном Каспии // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Крат. тез. докл. к предстоящему Всесоюз. совещ. (ноябрь, 1989 г.). Ч. 1. Астрахань. 1989. С. 242–244.
 39. Пироговский М.И. Экология молодой белуги в морской период жизни // Тр. Всесоюз. НИИ рыб. хоз-ва и океаногр. 1974. Т. 102. С. 45–55.
 40. Пироговский М.И. Влияние уровня моря на динамику численности осетровых в Северном Каспии // Рациональные основы ведения осетрового хозяйства. Волгоград: Изд-во Волгоградская правда, 1981. С. 197–198.
 41. Пироговский М.И. Распределение, структура и состояние запасов каспийских осетровых // Рациональные основы ведения осетрового хозяйства. Волгоград: Изд-во Волгоградская правда, 1981. С. 193–195.
 42. Пискунов И.А. Распределение осетровых в Каспийском море // Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последнее десятилетие. М.: Наука, 1965. С. 213–233.
 43. Полянинова А.А., Молодцова А.И. Сравнительный анализ состояния нагула осетровых рыб на летних пастбищах западного и восточного районах Северного Каспия // Рыб. хоз-во. 2011. № 4. С. 57–58.
 44. Романов А.А., Власенко А.Д., Левин А.В. и др. Динамика численности и биологические показатели производителей осетровых, мигрирующих в р. Волга в 2004 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Астрахань: Изд-во Каспийск. НИИ рыб. хоз-ва, 2005. С. 268–275.
 45. Рубан Г.И., Ходоревская Р.П., Кошелев В.Н. О состоянии осетровых в России // Астрахан. вестн. экол. образования. 2015. № 1(31). С. 42–50.
 46. Сафаралиев И.А. Современное распределение севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771) в Каспийском море и оценка запасов ее волжской популяции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2018. 25 с.
 47. Сливка А.П., Зыкова Г.Ф., Красиков Е.В. и др. Качественная структура, динамика численности, распределение и состояние запасов осетровых в Каспийском море в 1999 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 1999 год. Астрахань: Изд-во Каспийск. НИИ рыб. хоз-ва, 2000. С. 154–160.
 48. Соколова Н.Ю. Питание осетровых рыб в Северном Каспии после вселения *Nereis succinea* // Сб. работ по акклиматизации *Nereis succinea* в Каспийском море. М.: Изд-во Москов. об-ва испыт. природы, 1952. С. 44–56.

49. Степанова Т.Г. Бычки как элемент Северного Каспия, их биология и значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань: Наука, 1998. 23 с.
50. Тарвердиева М.И. Роль акклиматизированных организмов в питании осетровых // Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия. М.: Наука, 1965. С. 234–256.
51. Ходоревская Р.П. Состояние запасов осетровых в Каспийском бассейне // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Волгоград: Типография Волгоградская правда, 1984. С. 373–376.
52. Ходоревская Р.П. Состояние промысловых запасов осетровых и определение величины их допустимых уловов в Волго-Каспийском районе // Динамика численности промысловых рыб. М.: Наука, 1986. С. 189–199.
53. Ходоревская Р.П. Поведение, распределение и миграция осетровых Волго-Каспийского бассейна: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2002. 49 с.
54. Ходоревская Р.П., Довгопол Г.Ф., Журавлева О.Л., Красиков Е.В. Ихтиологический мониторинг за состоянием запасов осетровых в Каспийском море // Мониторинг биоразнообразия. М.: Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океаногр., 1997. С. 159–163.
55. Ходоревская Р.П., Калмыков В.А. Современное состояние популяции белуги в Волго-Каспийском рыбохозяйственном бассейне после запрета Российской Федерацией ее промыслового изъятия // Вопр. рыболовства. 2012. Т. 13. № 4(52). С. 887–894.
56. Ходоревская Р.П., Красиков Е.В., Довгопол Г.Ф., Журавлева О.Л. Ихтиологический мониторинг за состоянием запасов осетровых рыб в Каспийском море // Экосистемы Прикаспия – XXI веку: Матер. междунар. науч. конф. 23–30.05.1998. Элиста; Астрахань, 1999. С. 67–71.
57. Ходоревская Р.П., Полянинова А.А. Оценка условий нагула белуги (*Huso huso* L.) в северо-западной части Северного Каспия // Морские гидробиологические исследования. М.: Тр. Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океаногр., 2000. С. 205–209.
58. Ходоревская Р.П., Красиков Е.В. Современное состояние запасов осетровых в Каспийском море: Тез. междунар. конф. “Каспий – настоящее и будущее”. Астрахань, 1995. С. 223–225.
59. Ходоревская Р.П., Красиков Е.В., Федин А.А. и др. Численность и распределение русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* в Каспийском море // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41. № 3. С. 324–331.
60. Ходоревская Р.П., Калмыков В.А., Новикова А.С. и др. Оценка состояния запасов каспийской белуги и стерляди и прогноз их вылова на 2002 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Астрахань: Изд-во Каспийск. НИИ рыб. хоз-ва, 2001. С. 164–172.
61. Ходоревская Р.П., Калмыков В.А., Новикова А.С. и др. Динамика численности и биологические показатели популяции белуги (*Huso huso*) и стерляди (*Acipenser ruthenus*) в Волго-Каспийском бассейне // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Астрахань: Изд-во Каспийск. НИИ рыб. хоз-ва, 2002. С. 183–202.
62. Ходоревская Р.П., Красиков Е.В., Федин А.А. и др. Численность и распределение белуги *Huso huso* в Каспийском море // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42. № 1. С. 56–63.
63. Ходоревская Р.П., Романов А.А. Изменение распределения и численности осетровых в Каспийском море // Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития. М.: ВНИРО, 2006. С. 12–15.
64. Ходоревская Р.П., Рубан Г.И., Павлов Д.С. Поведение, миграции, распределение и запасы осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна. М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2007. 242 с.
65. Чуканов В.А., Красиков Е.В., Федоров В.А., Шведов В.В. Особенности распределения севрюги в Северном Каспии // Тез. докл. Междунар. конф. “Осетровые на рубеже XXI века”. Астрахань, 2000. С. 110–111.
66. Vlasenko A.D., Pavlov A.V., Sokolov L.I., Vasil'ev V.P. *Acipenser gueldenstaedti* Brandt, 1833 // The Freshwater Fishes of Europe. V. 1. Part II. Wiesbaden: AULA-Verlag, 1989. P. 294–344.
67. Vlasenko A.D., Pavlov A.V., Vasil'ev V.P. *Acipenser persicus* Borodin // The Freshwater Fishes of Europe. V. 1. Part II. Wiesbaden : AULA-Verlag, 1989. P. 345–366.

Long-Term Dynamics of Sturgeon Distribution in the Northern Part of the Caspian Sea (Review)

G. I. Ruban^{a,*}, R. P. Khodorevskaya^b, and M. I. Shatunovskiy^a

^aSevertsov Institute of Ecology and Evolution Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

^bVolga-Caspian Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Astrakhan, 414056 Russia

*e-mail: georgii-ruban@mail.ru

During the past half century period habitat conditions and distribution of sturgeon in the Caspian Sea have significantly changed. The most long-term records of sturgeon distribution are obtained for the northern part of the sea, which is extremely important for foraging of these species. In the review changes in the distribution of the beluga *Huso huso* L., 1758, Russian sturgeon *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1833 and stellate sturgeon *Acipenser stellatus* Pallas, 1771 in the northern part of the sea from 1970 until 2014 and biotic and abiotic factors of these changes are summarized and analyzed. The effect of the sea level fluctuations, biomass of food organisms, and total abundance of the fish species under study on their distribution is demonstrated.

Keywords: beluga sturgeon, Russian sturgeon, stellate sturgeon, distribution, Caspian Sea