

DOI: 10.24143/2073-5529-2018-1-35-48
УДК 597.8: 597.442-113

А. М. Камакин, Р. П. Ходоревская, Ю. А. Парицкий

ВЛИЯНИЕ НОВОГО ВСЕЛЕНЦА ГРЕБНЕВИКА *MNEMIOPSIS LEIDYI* (A. AGASSIS, 1865) НА ОСНОВНЫЕ ЗВЕНЬЯ ЭКОСИСТЕМЫ КАСПИЙСКОГО МОРЯ

На основании многолетних данных экологических мониторинговых исследований (1999–2016 гг.) изучено влияние относительно нового для Каспия вселенца – гребневика *Mnemiopsis leidy* (A. Agassis, 1865) – на морские и анадромные виды рыб. В частности, проведен анализ неблагоприятного влияния гребневика *Mnemiopsis leidy* на численность морских, проходных, полупроходных рыб и каспийского тюленя. Рассмотрены механизм, последовательность и степень влияния гребневика на ихтиофауну и морских млекопитающих через кормовую базу. Отмечается, что распределение мнемииопсиса соответствует сезонному распределению зоопланктона и меропланктона, при этом как организм с агрессивной «r-стратегией» развития вида гребневик влияет на ихтиофауну как напрямую (путем поедания пелагической икры и личинок морских рыб), так и опосредованно (через кормовую базу). Резкое снижение уловов каспийской тюльки, в частности анчоусовидной и большеглазой тюльки, обусловлено пищевой конкуренцией между данными видами и гребневиком *Mnemiopsis leidy*. В свою очередь, сокращение численности каспийской тюльки привело к изменению рациона питания осетровых (русского осетра, севрюги, белуги) и уменьшению их численности и промысловых запасов. Намечены пути решения данной экологической проблемы, предложены меры по восстановлению запасов осетровых. Результаты научно-исследовательской работы могут быть использованы при прогнозировании запасов промысловых видов рыб Каспийского бассейна, а также для определения ущерба при ежегодных инвазиях мнемииопсиса (*Mnemiopsis leidy*) в северной части Каспия (как наиболее продуктивном районе моря).

Ключевые слова: бентосоядные рыбы, вселенец, зообентос, зоопланктон, Каспийское море, мнемииопсис, осетровые, тюлька, экосистема.

Введение

Основной целью данной работы является анализ влияния вселенца гребневика *Mnemiopsis leidy* на морские и анадромные виды рыб Каспийского моря, а также определение пути решения данной экологической проблемы. Необходимо отметить, что к решению проблемы «вселенцев» необходимо подходить комплексно и всесторонне. Положительный эффект возможен только при совместных усилиях разнопрофильных специалистов – ихтиологов и гидробиологов всех прикаспийских государств.

Массовое развитие вселенца гребневика мнемииопсиса повлияло на все трофические уровни экосистемы Каспийского моря – от фитопланктона до каспийского тюленя (*Pusa caspica* Gmelin, 1788) [1–3]. Такое негативное воздействие гребневика-мнемииопсиса в первую очередь и наиболее сильно отразилось на рыбах-планктофагах, особенно на самом массовом виде ихтиофауны Каспия – анчоусовидной кильке (*Clupeonella engrauliformes* Borodin, 1904), также тронув и осетровых (сем. Acipenseridae), для старшевозрастных групп которых каспийские тюльки (род *Clupeonella*) являются одним из основных видов корма. Поэтому после массовой гибели анчоусовидной и большеглазой тюлек в 2001 г. их запасы до настоящего времени не могут восстановиться [4–7].

В 50–60 гг. XX в. ученые, зная прогнозы строительства гидроэлектростанций на Волге, разработали целый комплекс мероприятий по сохранению популяций осетровых: разработка биотехнологии искусственного воспроизводства; строительство осетровых рыбоводных заводов, которые стали выращивать молодь с 1955 г.; дополнительное строительство рыбопропускных сооружений, которых не было в предыдущих конструкциях плотин. Такой компенсационный подход был необходимой мерой из-за сокращения площадей естественных нерестилищ после строительства Волгоградского гидроузла в 1958 г.

С целью сохранения молоди представителей семейства осетровых в местах нагула в Каспийском море, а также увеличения ее выживаемости, в 1962–1964 гг. был введен запрет на морской

промысел проходных и полупроходных видов рыб. Однако в настоящее время этого уже недостаточно, т. к. появился новый вселенец, подорвавший кормовую базу морских гидробионтов. Таким образом, на сегодняшний день одной из причин снижения запасов рыб, в том числе и осетровых, является массовое развитие нового каспийского вселенца – гребневика *Mnemiopsis leidy*.

Осетровые виды большую часть жизни проводят в море. В самом начале своего жизненного цикла личинки и молодь совершают пократную миграцию; далее, нагуливаясь в море, они достигают половой зрелости и уже во взрослом состоянии мигрируют в реки для размножения. Соответственно, в море на трофические условия молоди и взрослых особей осетровых при таком длительном периоде жизни не могут не влиять изменения трофических связей, вызванные массовым развитием популяции *Mnemiopsis leidy* и оказывающие существенное воздействие на процессы роста и полового созревания видов из семейства Acipenseridae.

В последние десятилетия нелегальный промысел, многократно превышая официальный по объемам вылова рыбы, стал ведущим фактором, препятствующим воспроизводству осетровых видов рыб [8]. Численность ежегодного пропуска производителей осетровых на сохранившиеся нерестилища Волги в 2003–2011 гг., по сравнению с началом 1980-х гг., сократилась более чем в 40 раз. В настоящее время она не превышает 22 тыс. экз. Острый дефицит производителей отрицательно отражается на объемах естественного нереста и индустриального воспроизводства. В результате выпуск заводской молоди стал уменьшаться: с 77–82 млн экз. в 90-х гг. XX в. [9] до 37 млн экз. в 2014 г. [10, 11].

Резкое сокращение масштабов естественного воспроизводства, состояние кормовой базы для осетровых, усиленное негативным влиянием массового развития гребневика-мнемиопсиса, потребовали принятия срочных мер, направленных на обеспечение рыбоводных заводов (ОРЗ) производителями.

Согласно приказу Правительства Российской Федерации [11], с начала с 2000 г. промысел белуги (*Huso huso* Linnaeus, 1758) для коммерческих целей был запрещен. С 2005 г. такая мера применена для осетра (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1833) и севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771). Все это должно было способствовать увеличению количества производителей осетровых на местах сохранившихся естественных нерестилищ. К сожалению, введение запрета на промысел осетровых не дало положительного результата, численность их популяций и величина промысловых запасов продолжает снижаться. В настоящее время изъятие белуги, осетра и севрюги может осуществляться только как прилов с приоритетом для выполнения научно-исследовательских программ по искусственному воспроизводству осетровых.

Материал и методика исследований

В работе представлены данные многолетних (с 1999 по 2016 гг.) мониторинговых исследований, собранных и обработанных сотрудниками ФГБНУ «КаспНИРХ» [4]. За 18 лет исследований было выловлено около 709 тыс. экз. гребневика *Mnemiopsis leidy*, из которых морфометрическому анализу было подвергнуто примерно 18,5 тыс. экз. Большой объем первичного материала, собранного во все сезоны года в основных районах моря (северном, среднем и южном), позволяет говорить о высокой достоверности и репрезентативности полученных данных.

При проведении исследований наибольшее внимание было уделено изучению районов миграций, нагула морских, проходных и полупроходных видов рыб, в том числе и осетровых.

Гидробиологический и ихтиологический материал собирался в районах моря с широким диапазоном глубин – от 2 м в северном районе Каспия до 1 025 м в Южно-Каспийской котловине. Отлов гребневика *Mnemiopsis leidy* производился зоопланктонными сетями Джели, Апштейна, ИКС. На акватории с глубинами менее 50,0 м облов мезозоопланктона осуществлялся тотально, т. е. от дна до поверхности, а летом в районах с глубинами более 50 м облавливался только верхний, наиболее продуктивный слой, 0–50 м. В зимний период, при наличии гомотермии, облавливался более глубокий слой, 0–100 м. Для изучения вертикального распределения мнемиопсиса помимо классических гидробиологических методов использовались подводные (подводная фото-, видео- и телесъемка) [2, 12–14], ранее применявшиеся коллегами-гидробиологами на Черном море [15, 16]. Параллельно осуществлялся сбор фоновых данных по гидрологии и гидрохимии в соответствии с общепринятыми методиками для аналогичных видов НИР.

За весь период исследований гребневика мнемипсиса в Каспийском море (1999–2016 гг.) с сотрудниками КаспНИРХ проводили совместные НИР ведущие специалисты других профильных институтов и научных центров: Института океанологии им. П. П. Ширшова (ИО РАН), Зоологического института (ЗИН РАН), Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина (ИБВВ РАН), Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), Азовского научно-исследовательского института рыбного хозяйства (АзНИИРХ), Астраханского государственного технического университета (АГТУ) и др.

Результаты исследований

Влияние на зоопланктон. Корреляционный анализ показал, что среди биотических факторов с биомассой мнемипсиса наиболее тесно связана биомасса зоопланктона (до $[+0,72]$) и меропланктона (до $[-0,50]$), в частности личинки двустворчатых моллюсков (кл. *Bivalvia*). Это подтверждает картина распределения гребневика мнемипсиса и основных объектов его питания, т. е. распределение мнемипсиса соответствует сезонному распределению зоопланктона и меропланктона (рис. 1) [2, 17, 18].

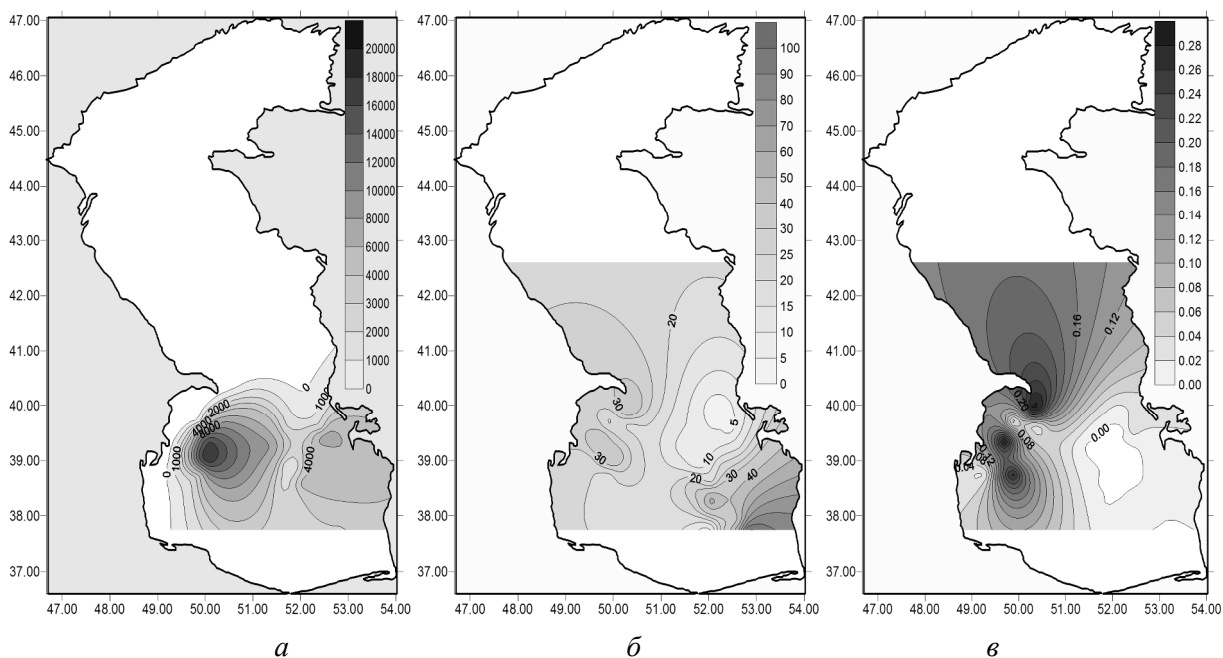


Рис. 1. Карты-схемы распределения в Каспийском море *Mnemiopsis leidyi* (А. Agassis, 1865) и основных объектов его питания в январе 2002 г.:
 а – *Mnemiopsis leidyi* (экз./м³); б – зоопланктон (г/м³); в – меропланктон (экз./м³)

Вселенец гребневик *Mnemiopsis leidyi* является активным зоопланктофагом с высокой межвидовой конкуренцией, его можно классифицировать как организм с агрессивной «r-стратегией» развития вида [1, 19]. Соответственно, он влияет на ихтиофауну как напрямую, за счет поедания пелагической икры и личинок морских рыб, так и опосредованно – через кормовую базу [1, 2].

Летом в среднем и южном районах Каспия от 77 до 100 % биомассы скоплений вселенца *Mnemiopsis leidyi* были сосредоточены над слоем температурного скачка – это слой с глубиной менее 35 м, который, в свою очередь, является «инкубатором» и «яслями» для всех трех видов каспийских тюлек. В летний период здесь сосредоточено 98–99 % всей икры и личинок представителей рода *Clupeonella* [20]. Так, в гастроваскулярной полости (ГВП) каспийского *Mnemiopsis leidyi* были обнаружены пелагическая икра (рис. 2) и личинки (рис. 3) каспийских тюлек, являющихся одними из самых массовых представителей ихтиофауны Каспийского моря, а также основным пищевым конкурентом гребневика *Mnemiopsis leidyi* [4–7, 21, 22].



Рис. 2. Пелагическая икра каспийских килек в ГВП *Mnemiopsis leidyi*



Рис. 3. Личинка анчоусовидной кильки (*Clupeonella engrauliformes* Borodin, 1904) в ГВП *Mnemiopsis leidyi*

Материалы многолетних исследований показывают, что в 2000 г., в период натурализации вселенца *Mnemiopsis leidyi*, зоопланктон южного района Каспия был представлен 22 видами, а уже в 2002 г. он состоял всего из 9 видов. Кроме этого, с 1999 по 2002 г. численность зоопланктона упала в 4–10 раз в зависимости от районов [23]. В настоящее время основу зоопланктонного сообщества определяет всего один вид – *Acartia sp.* (до 91 % численности и 98 % биомассы) [4, 5].

Массовое развитие такого активного зоопланктофага, как гребневик-мнемиопсис, с 1999 г. привело к тому, что из состава зоопланктонного сообщества в средних и южных районах Каспия стали исчезать такие эндемики моря, как *Eurytemora grimmeri* (G. O. Sars, 1897) и *Eurytemora minor* (Behning, 1938) [23]. До инвазии мнемиопсиса эти зоопланктеры были одними из самых массовых видов и составляли основу кормовой базы рыб-зоопланктофагов, таких как каспийские тюльки и каспийские морские сельди (род *Alosa*) [21–23]. Кроме этого, в качественном составе меропланктона сократилась численность личинок двустворчатых моллюсков. По данным КаспНИРХ, начиная с 2000 г. наблюдается устойчивая тенденция к сокращению биомассы зообентосных организмов – двустворчатых моллюсков и многощетинковых червей (кл. *Polychaeta*), имеющих на этапе личиночного развития планктонную стадию. Например, по данным А. А. Поляниновой и других исследователей [23], у восточного шельфа южного района моря двустворчатый моллюск *Mytilaster*, ранее встречавшийся в составе зообентоса в значительных количествах (до 52 г/м²), уже в 2002 г. в пробах исчез.

Влияние на морских рыб-зоопланктофагов. Негативное воздействие гребневика-мнемиопсиса сказалось в первую очередь на рыбах-планктофагах, особенно на самом массовом виде Каспия – анчоусовидной тюльке. Иранскими коллегами [21, 22] установлено, что гребневик является основным пищевым конкурентом для каспийских тюлек и некоторых видов нехищных сельдей. Кроме того, этот вселенец, кроме пищевой конкуренции, оказывает прямое влияние, питаясь пелагической икрой и личинками вышеуказанных видов рыб. Соответственно, это привело к уменьшению запасов рыб-зоопланктофагов, особенно в южном районе Каспия, где желетельные осуществляют свое трофическое воздействие в течение всего года. Например, уловы каспийских тюлек у иранского побережья в 2002 г., по сравнению с 1992 г., снизились в 2,7 раза [21, 22].

На Каспии в зимний период популяция *Mnemiopsis leidyi* в основном сосредоточена в южном районе Каспия с глубинами более 200 м. Это центральный, удаленный от берега, открытый район моря, который совпадает с зимним ареалом анчоусовидной тюльки. Соответственно, здесь будет максимально проявляться пищевая конкуренция между данным видом и гребневиком *Mnemiopsis leidyi* [4–7].

Влияние вселенца также можно проследить по данным многолетних уловов годовиков анчоусовидной тюльки: прослеживался их спад в исследовательских уловах в те годы, когда был отмечен рост численности нового вселенца *Mnemiopsis leidyi* (рис. 4).

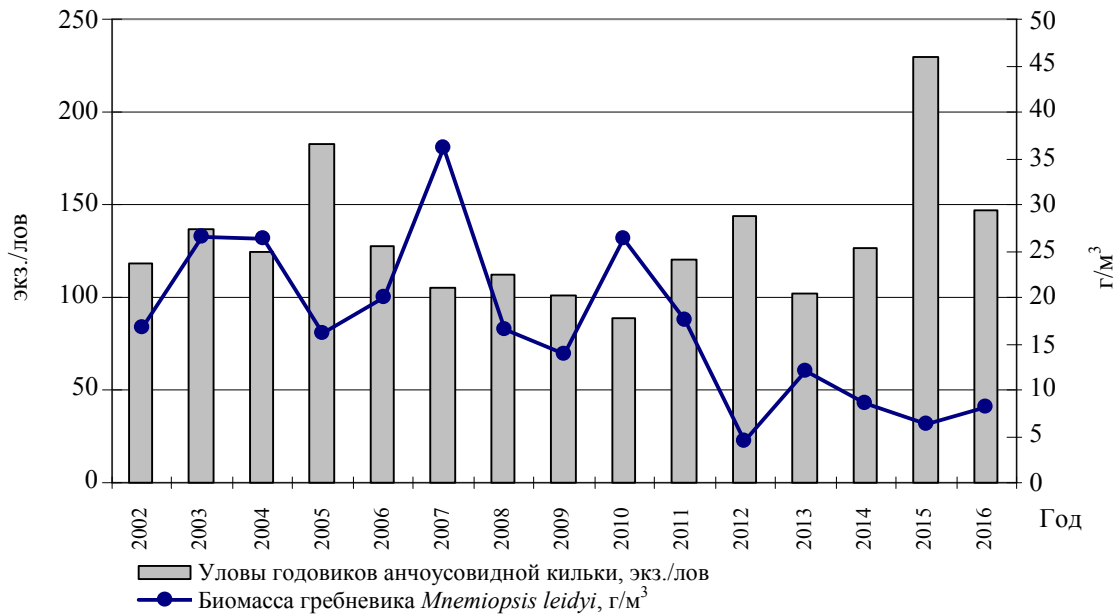


Рис. 4. Многолетние колебания исследовательских уловов годовиков анчоусовидной тюльки и средней биомассы гребневика мнемипсиса в Каспии

В последнее десятилетие уловы анчоусовидной тюльки стали меньше примерно в 10–11 раз по сравнению с показателями «догребневикового» периода (рис. 5) [4–7].

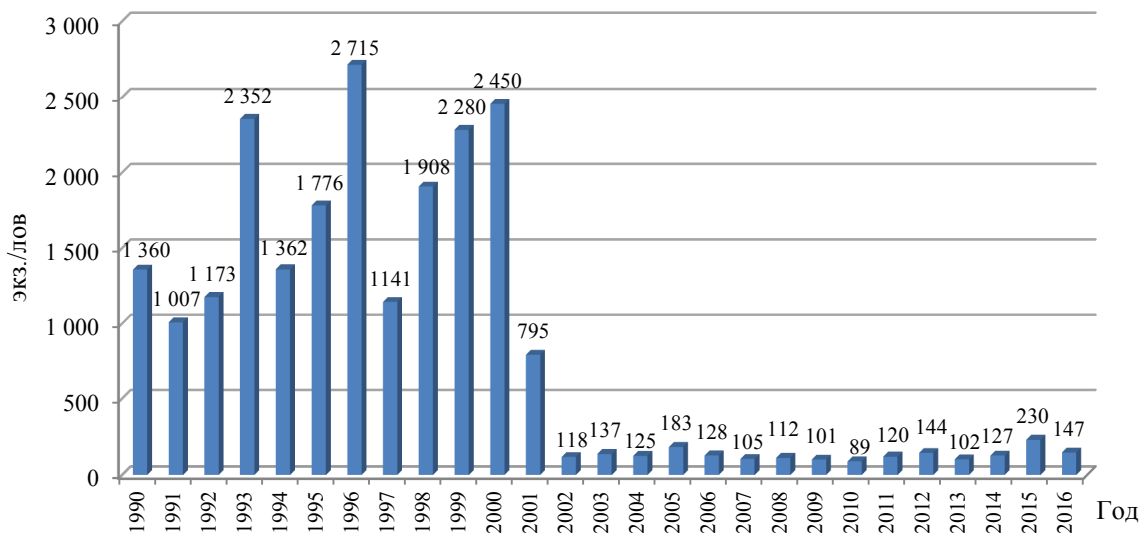


Рис. 5. Динамика исследовательских уловов годовиков анчоусовидной тюльки

Зимняя гомотермия в центральной глубоководной части моря [18] приводит к равномерному вертикальному распределению *Mnemiopsis leidy* до глубины порядка 100 м, т. е. до слоя с температурой 7,4 °С в Южном и 5,3 °С в Среднем Каспии [9]. Такая глубина (более 70 м) является характерным биотопом для большеглазой тюльки (*Clupeonella grimmi*), следовательно, зимой в этом районе моря на указанных глубинах у *Mnemiopsis leidy* пищевая конкуренция с данным видом тюльки проявляется максимально [4–7].

Влияние на рыб-бенитофагов. Анализ многолетнего распределения *Mnemiopsis leidy* показал, что в аномально теплые годы концентрация гребневика в море значительно увеличивает-

ся, что приводит к его более раннему (на 2–5 недель) проникновению летом в северный район Каспия, где в холодное время года (зима, весна) он отсутствует. Мелководность северного района Каспия (средняя глубина 5,5 м) [24] и предпочтение гребневиком в питании меропланктона в значительной степени усиливают трофический пресс мнемипсиса на местных гидробионтах, что в итоге отражается на кормовой базе не только зоопланктофагов, но и бентосоядных рыб и, в частности, таких полупроходных рыб-моллюскоедов, как вобла (*Rutilus rutilus caspicus* Jacowlew, 1870), лещ (*Abramis brama* Linnaeus, 1758), сазан (*Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758) и представителей осетровых (сем. Acipenseridae) [25].

Необходимо отметить, что в отличие от мелководий Южного Каспия, в Северном Каспии термофильность *Mnemiopsis leidy* компенсирует негативное влияние, которое наблюдается лишь в ограниченный теплый период года – с июля по октябрь, а в ноябре он вымерзает и в остальное время года (до июля) отсутствует.

Аналогичный механизм отрицательного воздействия гребневика-мнемипсиса на стада воблы, леща и морского подвида сазана наблюдался и на юге Каспийского моря, особенно у туркменского шельфа, но из-за климатических и гидрологических особенностей [24] это воздействие происходит в течение почти всего года [2, 4–7, 14, 18].

Влияние на осетровые виды рыб. После 2003 г., с началом массового развития *Mnemiopsis leidy* в Каспийском море, стало наблюдаться резкое ухудшение условий нагула осетровых видов. Главной пищей русского осетра являются двустворчатые моллюски (рис. 6) [26, 27], хотя молодь и взрослые особи также питаются каспийскими тюльками, в частности анчоусовидной, обыкновенной (*Clupeonella delicatula* Nordmann, 1840) и большеглазой. Начиная с 1999 г. отмечено уменьшение потребления русским осетром и севрюгой моллюсков (род *Mutilus*) и каспийских тюлек [20, 21].

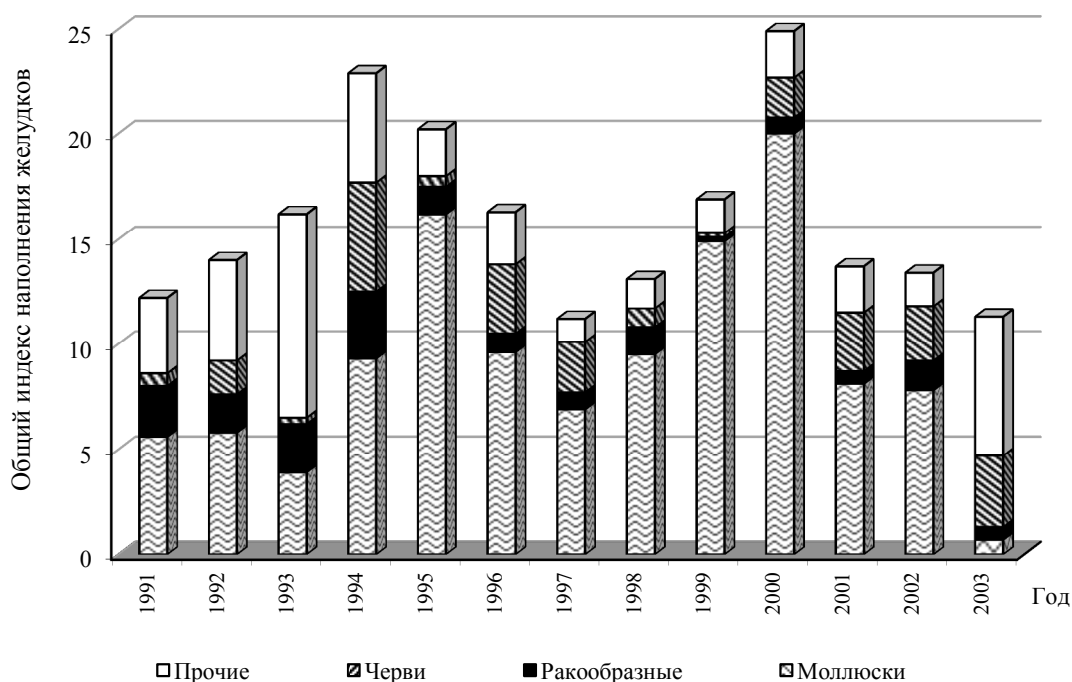


Рис. 6. Многолетняя динамика общего индекса наполнения желудков осетра в Северном Каспии: «прочие» – рыба

Таким образом, в 2003 г. в северной части Каспийского моря потребление двустворчатых моллюсков русским осетром сократилось в среднем в 8–10 раз (рис. 6), а обыкновенной тюльки таким хищником-ихтиофагом, как белуга, – более чем в 12 раз [23, 26, 27].

В Среднем и Южном Каспии в питании осетровых велика роль каспийских тюлек, их объем в рационе доходил до 40 %. В частности, в питании осетра и севрюги стабильно высокое содер-

жание тюлек постоянно наблюдалось в зимний и весенний периоды и достигало 20–40 % [28, 29]. Необходимо отметить, что в отдельные годы (1994, 1995, 2000 гг.), до проникновения в Каспийское море гребневика мнemiопсиса, накормленность осетра приближалась к оптимальным величинам и составляла 20–22 ‰.

Необходимо отметить, что по данным осетровых экспедиций за 1988–1998 гг., летом в отдельные годы в различных районах в питании старшевозрастных групп русского осетра и севрюги каспийские тюльки играли значительную роль. Например, в 1990 г. у русского осетра они составляли свыше 65 % пищевого рациона, а у севрюги эта цифра достигала более 40 % (табл. 1).

Таблица 1

Многолетняя динамика содержания представителей каспийских тюлек в рационе русского осетра и севрюги в летний период, % от массы пищевого комка

Год	Северный		Средний		Южный		Все Каспийское море	
	Осетр	Севрюга	Осетр	Севрюга	Осетр	Севрюга	Осетр	Севрюга
1988	5,2	9,0	25,2	15,4	13,2	13,0	17,0	13,3
1989	5,1	4,4	35,4	29,7	27,1	28,0	18,8	15,1
1990	3,7	0	65,6	41,8	48,6	15,7	35,3	14,9
1993	3,4	6,4	29,2	4,8	25,3	0	14,3	6,4
1998	46,4	0	0,8	32,8	11,7	7,0	11,7	13,3
1999	2,2	5,5	2,6	0	2,6	0	2,6	1,8
2000	0	1,5	2,6	0	0	0	–	–
2001	1,0	0	0	0	0	0	–	–
2002	1,0	0	1,6	2,8	1,7	23,8	1,3	0,6

Согласно полученным результатам, первой на повсеместное сокращение численности анчоусовидной тюльки отреагировала половозрелая часть популяции севрюги (табл. 1), а в южном районе Каспия – особи осетра.

Необходимо отметить, что согласно последней ревизии систематики рыб персидский осетр (*Acipenser persicus* Borodin, 1897) не является валидным видом, поэтому данные по его вылову мы суммировали с русским осетром [30, 31]. В 90-х гг. XX в., т. е. до вселения гребневика *Mnemiopsis leidyi*, в Северном Каспии степень наполнения желудка у белуги обыкновенной килькой составляла в среднем 2,2 ‰ [26, 27, 29].

После появления в Каспийском море нового вселенца – гребневика (*Mnemiopsis leidyi*) [32] – наметилась тенденция к резкому снижению численности и промысловых запасов осетровых, что нашло свое отражение и в величине уловов (рис. 7) [8–10, 33].

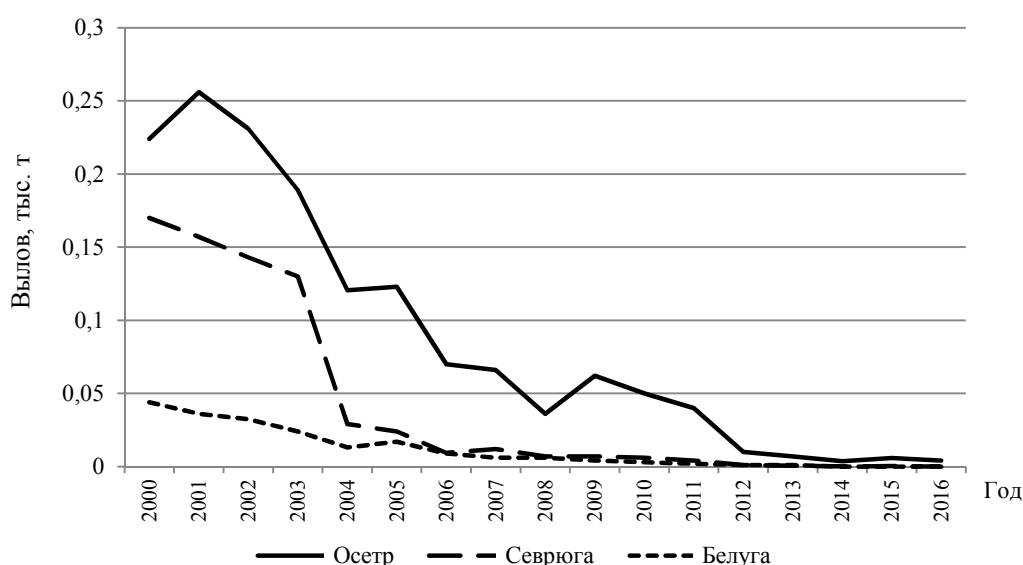


Рис. 7. Вылов осетровых до и после введения запрета на промышленный лов в Российской Федерации

С большей степенью вероятности можно предположить, что сокращение в рационе питания количества каспийских тюлек у русского осетра и других видов осетровых (табл. 2) явилось одной из причин снижения их запасов в Волго-Каспийском регионе.

Таблица 2

**Содержание каспийских тюлек в летнем рационе русского осетра
в российской части акватории Северного Каспия**

Год	Осетр, % от массы пищевого комка
2003	0,3
2004	2,4
2005	11,2
2006	2,2
2007	4,5
<i>Среднее за 2003–2007</i>	<i>4,1</i>
2008	3,3
2009	0
2010	9,7
2011	3,6
2012	1,8
<i>Среднее за 2008–2012</i>	<i>3,7</i>
2013	4,9
2014	9,6

После массовой гибели представителей каспийских тюлек в 2001 г. восстановление их численности происходит очень медленно. Прежде всего, это связано с тем, что гребневик *Mnemiopsis leidyi* является одним из основных факторов, препятствующих полному быстрому восстановлению популяции такого короткоциклического вида, как анчоусовидная тюлька. Необходимо также отметить, что численность и биомасса популяции севрюги сокращалась более стремительно по сравнению с русским осетром (рис. 8).

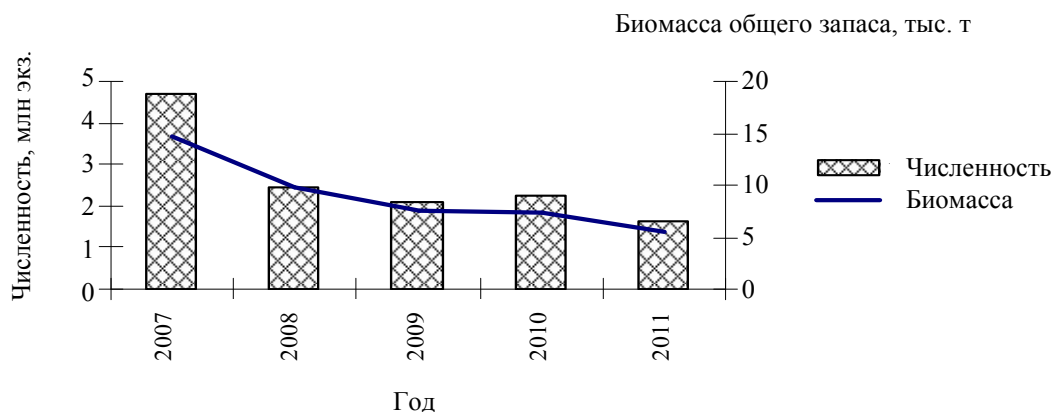


Рис. 8. Численность и биомасса общих запасов севрюги
в российской акватории Каспия

Влияние на каспийского тюленя. Сокращение запасов самого массового вида ихтиофауны Каспия – анчоусовидной тюльки – не могло не привести к ухудшению условий нагула морских хищников. Таким образом, последствия инвазии гребневика в Каспийское море отразились на всех видах, потребляющих тюльку, в том числе и на «вершине» трофической пирамиды морской экосистемы – каспийском тюлене. Так, низкая накормленность каспийского тюленя [3] отрицательно отразилась на морфофункциональном состоянии его воспроизводительной системы, что явилось причиной задержки его постнагульных миграций в северный район Каспия.

Обсуждение результатов

Подавление численности мнемнописиса. Прежде всего, необходимо принять и реализовать предлагаемые мероприятия по пресечению дальнейшего проникновения новых подобных аутоакклиматизантов с агрессивной «*r*-стратегией» развития вида [1]. Необходимы разработка и принятие комплекса мер по подавлению численности в Каспийском море такого нежелательного вселенца, как гребневик-мнемнописис, например, внедрения в экосистему узкоспециализированных хищников, паразитов и возбудителей заболеваний [17, 34]. К примеру, существует другой вид гребневика – *Beroe ovata* (Bruguière, 1789). Из всех видов гидробионтов он способен в значительной степени подавить численность негативного вселенца *Mnemiopsis leidyi*, при этом он не обладает побочным действием на экосистему Каспийского моря, т. к. является представителем того же отряда – хищником, но с узким спектром питания и предпочитающим исключительно желетельных «сородичей». Соответственно, условия обитания и толерантность к внешним факторам среды этих двух близкородственных видов весьма идентичны. Благодаря вышеуказанным видовым особенностям *Beroe ovata* способен в максимально короткие сроки образовать жизнеспособную многочисленную популяцию и подавить численность *Mnemiopsis leidyi* [17, 34].

Меры по восстановлению запасов осетровых. К мерам по восстановлению запасов осетровых относятся:

- усиление контроля за развитием осетровых на местах их нагула, зимовки и миграционных путях, как в море, так и в реках Каспийского бассейна;
- развитие товарного осетроводства, что позволит сократить товарный дефицит и снизить промысловую нагрузку браконьерского лова;
- создание благоприятных условий для размножения производителей осетровых на местах еще сохранившихся естественных нерестилищ, восстановление заброшенных нерестилищ, а также осуществление постоянного выпуска в море жизнестойкой молоди от промышленного воспроизводства в достаточном объеме;
- обеспечение программы нулевого сброса для всех компаний, добывающих углеводородное сырье в Каспийском море.

Вышеперечисленные мероприятия позволят восстановить численность популяций каспийских осетровых в естественной среде обитания и, соответственно, компенсировать воздействие такого негативного вселенца, как *Mnemiopsis leidyi*.

Выводы

1. Негативное воздействие гребневика-мнемнописиса сказалось в первую очередь на рыбах-зоопланктофагах – на самом массовом виде каспийской ихтиофауны – анчоусовидной тюльке.
2. Через потребление меропланктона гребневик *Mnemiopsis leidyi* в значительной степени может оказывать влияние на бентосоядных рыб, например на полупроходных рыб-моллюскоедов, таких как вобла, лещ, сазан, осетр и севрюга.
3. С 1999 г. отмечено сокращение потребления русским осетром, белугой и севрюгой каспийских тюлек, что непосредственно связано с началом натурализации и массовым развитием гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Каспийском море.
4. Значительное и резкое сокращение численности каспийских килек (род *Alosa*) привело к неудовлетворительной накормленности каспийского тюленя, что, в свою очередь, отрицательно сказалось на морфофункциональном состоянии его воспроизводительной системы и, соответственно, явилось одной из причин задержки его поствагальных миграций в Северный Каспий.

В заключение можно сказать, что инвазия вселенца с такой агрессивной «*r*-стратегией», как у *Mnemiopsis leidyi* [17], затронула практически все уровни организации живого в море – популяционный, экосистемный, уровень сообществ, – что нашло свое отражение в процессах дальнейшего формирования уникального комплекса биоресурсов Каспийского моря [9]. Также необходимо отметить, что к изучению проблемы «вселенцев» на Каспии следует подходить комплексно, а поиск положительного решения возможен только при совместных усилиях специалистов не только прикаспийских государств, но и других бассейнов, где данная проблема проявилась гораздо раньше. Только при таких условиях возможно восстановление и сохранение биоресурсов Каспийского моря.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: в 3-х т. / пер. с англ. М.: Мир, 1990. Т. 2. 325 с.
2. Камакин А. М., Егоров С. Н. Влияние популяции *Mnemiopsis leidyi* на различные трофические уровни экосистемы Каспийского моря // Актуальные проблемы современной науки: тр. I Междунар. форума (6-й Междунар. конф.). Естественные науки. Самара: Изд-во СамГТУ, 2005. Ч. 13: Экология. С. 65–72.
3. Хураськин Л. С., Захарова Н. А. Современные условия формирования биоресурсов популяции каспийского тюленя // Морские млекопитающие Голарктики: материалы Междунар. конф. (Архангельск, 21–23 сентября 2000 г.). Архангельск: Изд-во ПИПРО, 2000. С. 414–417.
4. Камакин А. М., Парицкий Ю. А., Асейнова А. А., Разенков В. П., Никулина Л. В. Негативное влияние вселенца гребневика *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1865) на гидробионтов пелагиали Каспийского моря // Материалы I Всерос. междисц. науч.-практ. конф. (с междунар. участием) «Крымская инициатива» – Экологическая безопасность регионов: концептуально-теоретические, практические, природоохранные и мировоззренческие аспекты» (Симферополь, 5–7 октября 2017 г.). Симферополь, 2017. 5 с.
5. Камакин А. М., Парицкий Ю. А., Никулина Л. В., Стольникова Н. В. Влияние *Mnemiopsis leidyi* на различные элементы морских экосистем Каспия // Сохранение биологических ресурсов Каспия: материалы и докл. Междунар. науч.-практ. конф. (Астрахань, 18–19 сент. 2014 г.). Астрахань: Изд-во АГТУ, 2014. С. 197–203.
6. Камакин А. М., Чиженкова О. А., Зайцев В. Ф. Влияние *Mnemiopsis leidyi* на некоторые трофические звенья Каспийского моря // Юг России: экология, развитие. 2010. № 2. С. 33–42.
7. Katakina A. M., Paritskiy U. A., Nikulina L. V. The impact of invader *Mnemiopsis leidyi* on aboriginal fauna of the Caspian Sea // IV International Symposium "Invasion of alien species in Holarctic" (Borok - 4), 2013, Russia: Programme & Book of abstracts. Yaroslavl: Publisher's bureau «Филигрань», 2013. P. 69.
8. Ходоревская Р. П., Калмыков В. А. Формирование популяций осетровых (*Acipenseridae*) Волго-Каспийского бассейна // Вопросы ихтиологии. 2014. Т. 54. № 5. С. 584–590.
9. Ходоревская Р. П., Рубан Г. И., Павлов Д. С. Поведение, миграции, распределение и запасы осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2007. 242 с.
10. Асанов Р. Т., Барскова Е. Н., Пальцев В. Н., Шипулин С. В. Материалы 36 заседания комиссии по водным биологическим ресурсам Каспийского моря // «Каспий – море дружбы и надежд»: материалы конф., посв. 85-летию Дагестан. гос. ун-та. Махачкала: ИПЭ РД – «Эко-пресс», 2016. С. 175–180.
11. Протоколы 20–36 заседаний Комиссии по водным биологическим ресурсам Каспийского моря 2003–2016 гг. URL: docs.entd.ru, document / 902106930 (дата обращения: 17.11.17).
12. Камакин А. М., Ушивцев В. Б., Коренек В. Г. Вертикальное распределение популяции гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Каспийском море // Тр. КаспНИРХ. Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2003 г. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2004. С. 191–198.
13. Камакин А. М., Ушивцев В. Б., Николаев Г. Ю. Вертикальное распределение гребневика мнемипсиса в Каспийском море в 2004 г. // Тр. КаспНИРХ. Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2004 г. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2005. С. 174–178.
14. Чиженкова О. А., Камакин А. М., Зайцев В. Ф. Результаты использования подводного телевизионного комплекса при изучении вертикального распределения *Mnemiopsis leidyi* // Материалы и докл. Междунар. симпозиума «Тепловодная аквакультура и биологическая продуктивность водоемов аридного климата» (Астрахань, 16–18 апреля 2007 г.). Астрахань: Изд-во АГТУ, 2007. С. 236–239.
15. Виноградов М. Е., Флинт М. В., Шушкина Э. А. Исследование вертикального распределения мезопланктона с использованием подводного обитаемого аппарата «Аргус» // Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987. С. 172–186.
16. Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. Оценка концентрации черноморских медуз, гребневиков и калануса по наблюдениям из подводного аппарата «Аргус» // Океанология. 1987. № 22 (3). С. 473–479.
17. Камакин А. М. Особенности формирования популяции вселенца *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) (STENOPHORA: LOBATA) в Каспийском море: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань: Изд-во АГТУ, 2005. 24 с.
18. Камакин А. М., Зайцев В. Ф. Закономерности многолетней и межсезонной динамики популяции гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Каспийском море // Юг России: экология, развитие. 2012. № 1. С. 96–103.
19. Каревич А. Ф. Акклиматизация гидробионтов и научные основы аквакультуры // Избранные тр.: в 2-х т. М.: Изд-во ВНИРО, 1998. Т. 2. 870 с.
20. Парицкий Ю. А., Разинков В. П. Биология и состояние запасов большеглазой тюльки (*Chupeonella grimmeri*) в 2013 году // Современное состояние биоресурсов внутренних вод: материалы докл. II Всерос. конф. с междунар. участием (6–9 ноября 2014 г., Борок, Россия). М.: ПОЛИГРАФ-ПЛЮС, 2014. Т. 2. С. 437–442.
21. Аббаси К., Адели Ю., Сабкьяра Д. Изучение численности и некоторых биологических характеристик пузанков на иранском побережье Каспийского моря в 2002–2003 гг. // Тез. докл. IX Всерос. конф. по

пробл. рыбопромышленного прогнозирования (19–21 октября 2004 г., г. Мурманск). Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2004. С. 18–20.

22. *Адели Ю., Аббаси К., Ганинежад Д.* Изучение улова и размерно-массовой структуры пузанков на иранском побережье Каспийского моря // Тез. докл. IX Всерос. конф. по пробл. рыбопромышленного прогнозирования (19–21 октября 2004 г., г. Мурманск). Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2004. С. 22–23.

23. *Полянинова А. А., Татаринцева Т. А., Терлецкая О. В., Тиненкова Д. Х., Петренко Е. Л., Кочнева Л. А.* Гидробиологическая обстановка в Среднем Южном Каспии при биологической инвазии водоема гребневиком *Mnemiopsis leidyi* // Рыбохозяйственные исследования на Каспии: рез-ты НИР за 2002 г. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2003. С. 121–134.

24. *Каспийское море: гидрология и гидрохимия* / отв. ред. С. С. Байдин; А. Н. Косарев. М.: Наука, 1986. 261 с.

25. *Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России* / отв. ред. Ю. С. Решетников. М.: Наука, 2004. 220 с.

26. *Молодцова А. А., Полянинова А. А.* Питание осетра, севрюги и белуги в Каспийском море // Вопр. рыболовства. 2009. Т. 10. № 4 (40). С. 718–740.

27. *Молодцова А. И., Полянинова А. А.* Питание осетровых рыб в Каспийском море в 2005 году // Рыбохозяйственные исследования на Каспии: результаты НИР за 2005 г. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2006. С. 133–140.

28. *Сафаралиев И. А.* Современное состояние запасов, распределение и качественная структура севрюги *Acipenser stellatus* каспийской популяции // Вопр. рыболовства. 2012. Т. 13. Вып. 4 (52). С. 841–854.

29. *Тихонова Э. Ю.* Особенности питания русского и персидского осетра в Северном Каспии // Рыбохозяйственные водоемы России – фундаментальные и прикладные исследования: материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию ГосНИОРХ. СПб.: ГосНИОРХ, 2014. С. 738–743.

30. *Ruban G. I., Kholodova M. V., Kalmykov V. A., Sorokin P. A.* A review of the taxonomic status of the Persian sturgeon (*Acipenser persicus* Borodin) // Journal of Applied Ichthyology. 2011. Vol. 27 (2). P. 470–477.

31. *Ruban G. I., Kholodova M. V., Kalmykov V. A., Sorokin P. A.* Morphological and molecular-genetic study of the Persian sturgeon *Acipenser persicus* Borodin (*Acipenseridae*) taxonomic status // Journal of Ichthyology. 2008. Vol. 48. No. 10. P. 891–903.

32. *Ivanov V. P., Kamakin A. M., Ushivtzev V. B., Shiganova T. A., Zhukova O., Aladin N., Susan I., Wilson S. I., Harbison G. R. & Dumont H. J.* Simultaneous invasion of the Caspian Sea by two jellies *Mnemiopsis* and *Aurelia*. J. of Invasion. Journal Biological Invasions. Kluwer Academic Publishers, Printed in the Netherlands, 2000. No. 2. P. 255–258.

33. *Коноплева И. В., Иванова Л. А.* Современное состояние запасов и структура популяции русского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1883) в Волго-Каспийском районе // Вестн. Астрахан. гос. техн. ун-та. Сер.: Рыбное хозяйство. 2013. № 3. С. 31–38.

34. *Гребневик Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) в Азовском и Черноморском морях: биология и последствия вселения / под науч. ред. д. б. н., проф. С. П. Воловика. Ростов-на-Дону: БКИ, 2000. 500 с.

Статья поступила в редакцию 05.12.2017

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Камакин Андрей Михайлович – Россия, 414056, Астрахань; Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства; канд. биол. наук; старший научный сотрудник лаборатории морских рыб; kamakin_a@mail.ru.

Хогоревская Раиса Павловна – Россия, 414056, Астрахань; Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства; г-р биол. наук; ведущий научный сотрудник информационно-аналитического отдела; chodor@mail.ru.

Парицкий Юрий Александрович – Россия, 414056, Астрахань; Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства; канд. биол. наук; ведущий научный сотрудник лаборатории морских рыб; kaspriy-info@mail.ru.



A. M. Kamakin, R. P. Khodorevskaya, Yu. A. Paritskij

INFLUENCE OF INVADER CTENOPHORAN *MNEMIOPSIS LEIDYI* (A. AGASSIS, 1865) ON THE GENERAL PARTS OF THE CASPIAN SEA ECOSYSTEM

Abstract. The article presents annual data (1999-2016) of ecological surveillance on the influence of newish for the Caspian Sea invader *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassis, 1865) on marine and anadromous fish species. There has been given the analysis of unfavourable effect of invader *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassis, 1865) on the abundance of marine, anadromous, semi-anadromous fishes and Caspian seal. There have been considered mechanisms, sequence and degree of impact of ctenophoran on ichthyofauna and marine mammals via a nutritive base. It has been stated that *Mnemiopsis* distribution corresponds to seasonal distribution of zooplankton and meroplankton, whereas ctenophoran being an organism with aggressive "r-strategy" of development influences ichthyofauna both directly (eating pelagic roe and larvae of sea fish) and indirectly (via nutritive base). Drastic reduction of catches of the Caspian sprat, in particular anchovy sprat and big-eyed sprat, is stipulated by nutritional competence between these fish species and ctenophoran *Mnemiopsis leidyi*. In turn, decrease in number of the Caspian sprat resulted in change of the nutrient budget of the sturgeon (Russian sturgeon, stellate sturgeon, beluga) and in decrease of their number and commercial stocks. There have been offered the solutions to the ecological problem and measures to restore sturgeon stocks. Results of the research can be used in forecasting commercial fish species stocks in the Caspian Sea and in determining the damage from annual invasions of *Mnemiopsis* (*Mnemiopsis leidyi* (A. Agassis, 1865)) in the northern part of the Caspian Sea.

Key words: benthophage fish, invader, zoobenthos, zooplankton, the Caspian Sea, *Mnemiopsis*, sturgeons, sprat, ecosystem.

REFERENCES

1. Grin N., Staut U., Teilor D. *Biologiya: v 3-kh tomakh* [Biology: in 3 volumes]. Perevod s angliiskogo. Moscow, Mir, 1990. Vol. 2. 325 p.
2. Kamakin A. M., Egorov S. N. Vliianie populiatsii *Mnemiopsis leidyi* na razlichnye troficheskie urovni ekosistemy Kaspiiskogo moria [Impact of *Mnemiopsis leidyi* population on various trophic levels of the Caspian ecosystem]. *Aktual'nye problemy sovremennoi nauki: trudy I Mezhdunarodnogo foruma (6-i Mezhdunarodnoi konferentsii). Estestvennye nauki*. Samara, Izd-vo SamGTU, 2005. Part 13: Ekologiya. Pp. 65-72.
3. Khuras'kin L. S., Zakharova N. A. Sovremennye usloviia formirovaniia bioresursov populiatsii kaspiiskogo tiulenia [Current condition of forming bioresources of population of the Caspian seal]. *Morskie mlekopitaiushchie Golarktiki: materialy Mezhdunarodnoi konferentsii (Arkhangel'sk, 21–23 sentiabria 2000 g.)*. Arkhangelsk, Izd-vo PINRO, 2000. Pp. 414-417.
4. Kamakin A. M., Paritskii Iu. A., Aseinova A. A., Razenkov V. P., Nikulina L. V. Negativnoe vliianie vselentsa grebneviika *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1865) na gidrobiontov pelagiali Kaspiiskogo moria [Negative effect of invader ctenophoran *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1865) on pelagial hydrobionts of the Caspian Sea]. *Materialy I Vserossiiskoi mezhdistsiplinarnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii (s mezhdunarodnym uchastiem) «Krymskaia initsiativa» – Ekologicheskaiia bezopasnost' regionov: kontseptual'no-teoreticheskie, prakticheskie, prirodookhrannye i mirovozzrencheskie aspekty (Simferopol', 5–7 oktiabria 2017 g.)*. Simferopol', 2017. 5 s.
5. Kamakin A. M., Paritskii Iu. A., Nikulina L. V., Stol'nikova N. V. Vliianie *Mnemiopsis leidyi* na razlichnye elementy morskikh ekosistem Kaspiia [Influence of *Mnemiopsis leidyi* on different elements of marine ecosystems of the Caspian Sea]. *Sokhranenie biologicheskikh resursov Kaspiia: materialy i doklady Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii (Astrakhan', 18–19 sentiabria 2014 g.)*. Astrakhan, Izd-vo AGTU, 2014. Pp. 197-203.
6. Kamakin A. M., Chizhenkova O. A., Zaitsev V. F. Vliianie *Mnemiopsis leidyi* na nekotorye troficheskie zven'ia Kaspiiskogo moria [Influence of *Mnemiopsis leidyi* on some trophic parts of the Caspian Sea]. *Iug Rossii: ekologiya, razvitie*, 2010, no. 2, pp. 33-42.
7. Kamakin A. M., Paritskiy U. A., Nikulina L. V. The impact of invader *Mnemiopsis leidyi* on aboriginal fauna of the Caspian Sea. *IV International Symposium "Invasion of alien species in Holarctic" (Borok - 4), 2013, Russia: Programme & Book of abstracts*. Yaroslavl: Publisher's bureau «Filigran'», 2013. P. 69.
8. Khodorevskaiia R. P., Kalmykov V. A. Formirovanie populiatsii osetrovyykh Volgo-Kaspiiskogo basseina [Forming populations of sturgeon (Acipenseridae) of the Volga-Caspian basin]. *Voprosy ikhtiologii*, 2014, vol. 54, no. 5, pp. 584-590.
9. Khodorevskaiia R. P., Ruban G. I., Pavlov D. S. *Povedenie, migratsii, raspredelenie i zapasy osetrovyykh ryb Volgo-Kaspiiskogo basseina* [Biheviour, migration, distribution and stocks of the sturgeon in the Volga-Caspian basin]. Moscow, Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2007. 242 p.

10. Asanov R. T., Barskova E. N., Pal'tsev V. N., Shipulin S. V. Materialy 36 zasedaniia komissii po vodnym biologicheskim resursam Kaspiiskogo moria [Materials of the XXXVI session of the Commission on aqueous bioresources of the Caspian Sea]. «Kasp'ii – more družby i nadezhd»: materialy konferentsii, posviashchennoi 85-letiiu Dagestanskogo gosudarstvennogo universiteta. Makhachkala, IPE RD – «Eko-press». Pp. 175-180.
11. Protokoly 20–36 zasedanii komissii po vodnym biologicheskim resursam Kaspiiskogo moria 2003–2016 gg. [Protocols of 20-36 sessions of the Commission on aqueous bioresources of the Caspian Sea in the period of 2003-2016]. Available at: docs.entd.ru, document / 902106930 (accessed: 17.11.17).
12. Kamakin A. M., Ushivtsev V. B., Korenek V. G. Vertikal'noe raspredelenie populatsii grebnevika Mnemiopsis leidy v Kaspiiskom more [Vertical distribution of population of ctenophoran Mnemiopsis leidy in the Caspian Sea]. *Trudy KaspNIRKh. Rybokhoziaistvennye issledovaniia na Kaspii: Rezul'taty NIR za 2003 g.* Astrakhan, Izd-vo KaspNIRKh, 2004. Pp. 191-198.
13. Kamakin A. M., Ushivtsev V. B., Nikolaev G. Iu. Vertikal'noe raspredelenie grebnevika mnemiopsisa v Kaspiiskom more v 2004 g. [Vertical distribution of ctenophoran Mnemiopsis leidy in the Caspian Sea in 2004]. *Trudy KaspNIRKh. Rybokhoziaistvennye issledovaniia na Kaspii: Rezul'taty NIR za 2004 g.* Astrakhan, Izd-vo KaspNIRKh, 2005. Pp. 174-178.
14. Chizhenkova O. A., Kamakin A. M., Zaitsev V. F. Rezul'taty ispol'zovaniia podvodnogo televizionnogo kompleksa pri izuchenii vertikal'nogo raspredeleniia Mnemiopsis leidy [Results of using submersible television complex in the research of vertical distribution of Mnemiopsis leidy]. *Materialy i doklady Mezhdunarodnogo simpoziuma «Teplovodnaia akvakul'tura i biologicheskaia produktivnost' vodoemov aridnogo klimata (Astrakhan', 16–18 apreliia 2007 g.)*. Astrakhan, Izd-vo AGTU, 2007. Pp. 236-239.
15. Vinogradov M. E., Flint M. V., Shushkina E. A. Issledovanie vertikal'nogo raspredeleniia mezoplanktona s ispol'zovaniem podvodnogo obitaemogo apparata «Argus» [Study of the vertical distribution of mesoplankton using a submersible manned craft "Argus"]. *Sovremennoe sostoianie ekosistemy Chernogo moria*. Moscow, Nauka Publ., 1987. Pp. 172-186.
16. Vinogradov M. E., Shushkina E. A. Otsenka kontsentratsii chernomorskikh meduz, grebnevikov i kalianusa po nabliudeniim iz podvodnogo apparata «Argus» [Evaluating concentration of the Black Sea jellyfish, ctenophoran and calanus using observations from submersible craft "Argus"]. *Okeanologiya*, 1987, no. 22 (3), pp. 473-479.
17. Kamakin A. M. *Osobennosti formirovaniia populatsii vselemtsa Mnemiopsis leidy (A. Agassis) (CTENOPHORA: LOBATA) v Kaspiiskom more: avtoreferat dis. ... kand. biol. nauk* [Features of forming population of invader Mnemiopsis leidy (A. Agassis) (CTENOPHORA: LOBATA) in the Caspian Sea: Diss. Abstr. ... Cand.Biol.Sci.]. Astrakhan, Izd-vo AGTU, 2005. 24 p.
18. Kamakin A. M., Zaitsev V. F. Zakonomernosti mnogoletnei i mezhsezonnnoi dinamiki populatsii grebnevika Mnemiopsis leidy v Kaspiiskom more [Regularities of long-term and off seasonal dynamics of ctenophoran Mnemiopsis leidy in the Caspian Sea]. *Iug Rossii: ekologiya, razvitie*, 2012, no. 1, pp. 96-103.
19. Karpevich A. F. Akklimatizatsiia gidrobiontov i nauchnye osnovy akvakul'tury [Acclimatization of hydrobionts and scientific grounds of aquaculture]. *Izbrannye trudy: v 2-kh tomakh*. Moscow, Izd-vo VNIRO, 1998. Vol. 2. 870 p.
20. Paritskii Iu. A., Razinkov V. P. Biologiya i sostoianie zapasov bol'sheglazoi tiul'ki (Clupeonella grimmi) v 2013 godu [Biology and stocks of big-eyed kilka (Clupeonella grimmi) in 2013]. *Sovremennoe sostoianie bioresursov vnutrennikh vod: materialy dokladov II Vserossiiskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem (6–9 noiabria 2014 g., Borok, Rossiia)*. Moscow, POLIGRAF-PLIuS Publ., 2014. Vol. 2. Pp. 437-442.
21. Abbasi K., Adeli Iu., Sabk'ara D. Izuchenie chislennosti i nekotorykh biologicheskikh kharakteristik puzankov na iranskom poberezh'e Kaspiiskogo moria v 2002–2003 gg. [Research of population and some biological characteristics of the Caspian shed on the coast of Iran in 2002-2003]. *Tezisy dokladov IX Vserossiiskoi konferentsii po problemam rybopromyslovogo prognozirovaniia (Murmansk, 19–21 oktiabria 2004 g.)*. Murmansk, Izd-vo PINRO, 2004. Pp. 18-20.
22. Adeli Iu., Abbasi K., Ganinezhad D. Izuchenie ulova i razmerno-massovoi struktury puzankov na iranskom poberezh'e Kaspiiskogo moria [Research of the catch and of size and mass structure of the Caspian shed on the coast of Iran]. *Tezisy dokladov IX Vserossiiskoi konferentsii po problemam rybopromyslovogo prognozirovaniia (Murmansk, 19–21 oktiabria 2004 g.)*. Murmansk, Izd-vo PINRO, 2004. Pp. 22-23.
23. Polianinova A. A., Tatarintseva T. A., Terletskaiia O. V., Tinenkova D. Kh., Petrenko E. L., Kochneva L. A. Gidrobiologicheskaia obstanovka v Srednem luzhnom Kaspii pri biologicheskoi invazii vodoema grebnevikom Mnemiopsis leidy [Hydrobiological environment in the middle of the Southern part of the Caspian Sea in conditions of invasion of ctenophoran Mnemiopsis leidy]. *Rybokhoziaistvennye issledovaniia na Kaspii: rezul'taty NIR za 2002 g.* Astrakhan, Izd-vo KaspNIRKh, 2003. Pp. 121-134.
24. *Kaspiiskoe more: gidrologiya i gidrokhiimiia* [The Caspian Sea: hydrology and hydrochemistry]. Otvetstvennye redaktory S. S. Baidin, A. N. Kosarev. Moscow, Nauka Publ., 1986. 261 p.
25. *Annotirovannyi katalog kruglorotykh i ryb kontinental'nykh vod Rossii* [Annotated catalogue of Cyclostomata and fish species of inland waters of Russia]. Otvetstvennyi redaktor Iu. S. Reshetnikov. Moscow, Nauka Publ., 2004. 220 p.

26. Molodtsova A. A., Polianinova A. A. Pitanie osetra, sevriugi i belugi v Kaspiiskom more [Nutrition of sturgeon, stellate sturgeon and beluga in the Caspian Sea]. *Voprosy rybolovstva*, 2009, vol. 10, no. 4 (40), pp. 718-740.
27. Molodtsova A. I., Polianinova A. A. Pitanie osetrovyykh ryb v Kaspiiskom more v 2005 godu [Nutrition of sturgeons in the Caspian Sea in 2005]. *Rybokhoziaistvennye issledovaniia na Kaspii: rezul'taty NIR za 2005 g.* Astrakhan, Izd-vo KaspNIRKh, 2006. Pp. 133-140.
28. Safaraliev I. A. Sovremennoe sostoianie zapasov, raspredelenie i kachestvennaia struktura sevriugi *Acipenser stellatus* kaspiiskoi populiatsii [Current condition of stocks, distribution and quality structure of stellate sturgeon *Acipenser stellatus* of the Caspian population]. *Voprosy rybolovstva*, 2012, vol. 13, iss. 4 (52), pp. 841-854.
29. Tikhonova E. Iu. Osobennosti pitaniia russkogo i persidskogo osetra v Severnom Kaspii [Features of nutrition of Russian and Persian sturgeons in the North part of the Caspian Sea]. *Rybokhoziaistvennye vodoemy Rossii – fundamental'nye i prikladnye issledovaniia: materialy Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii, posviashchennoi 100-letiiu GosNIORKh.* Saint-Petersburg, GosNIORKh, 2014. Pp. 738-743.
30. Ruban G. I., Kholodova M. V., Kalmykov V. A., Sorokin P. A. A review of the taxonomic status of the Persian sturgeon (*Acipenser persicus* Borodin). *Journal of Applied Ichthyology*, 2011, vol. 27 (2), pp. 470-477.
31. Ruban G. I., Kholodova M. V., Kalmykov V. A., Sorokin P. A. Morphological and molecular-genetic study of the Persian sturgeon *Acipenser persicus* Borodin (*Acipenseridae*) taxonomic status. *Journal of Ichthyology*, 2008, vol. 48, no. 10, pp. 891-903.
32. Ivanov V. P., Kamakin A. M., Ushvtzev V. B., Shiganova T. A., Zhukova O., Aladin N., Susan I., Wilson S. I., Harbison G. R. & Dumont H. J. Simultaneous invasion of the Caspian Sea by two jellies *Mnemiopsis* and *Aurelia*. *J. of Invasion. Journal Biological Invasions.* Kluwer Academic Publishers, Printed in the Netherlands, 2000, no. 2, pp. 255-258.
33. Konopleva I. V., Ivanova L. A. Sovremennoe sostoianie zapasov i struktura populiatsii russkogo osetra (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1883) v Volgo-Kaspiiskom raione [Modern condition of stocks and population structure of Russian sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1883) in the Volga-Caspian region]. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khoziaistvo*, 2013, no. 3, pp. 31-38.
34. *Grebnevik Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) v Azovskom i Chernomorskom moriakh: *biologiia i posledstviia vseleniia* [Ctenophoran *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) in the Azov and Black Seas: biology and consequences of invasion]. Pod nauchnoi redaktsiei d.b.n., professora S. P. Volovika. Rostov-on-Don, BKI, 2000. 500 p.

The article submitted to the editors 05.12.2017

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Kamakin Andrey Mikhailovich – Russia, 414056, Astrakhan; Caspian Scientific Research Institute of Fisheries; Candidate of Biology; Senior Researcher of the Laboratory of Sea Fishes; kamakin_a@mail.ru.

Khodorevskaya Raisa Pavlovna – Russia, 414056, Astrakhan; Caspian Scientific Research Institute of Fisheries; Doctor of Biology; Leading Researcher of Information and Analytical Department; chodor@mail.ru.

Paritskiy Yuri Aleksandrovich – Russia, 414056, Astrakhan; Caspian Scientific Research Institute of Fisheries; Candidate of Biology; Leading Researcher of the Laboratory of Marine Fishes; kaspjy-info@mail.ru.

