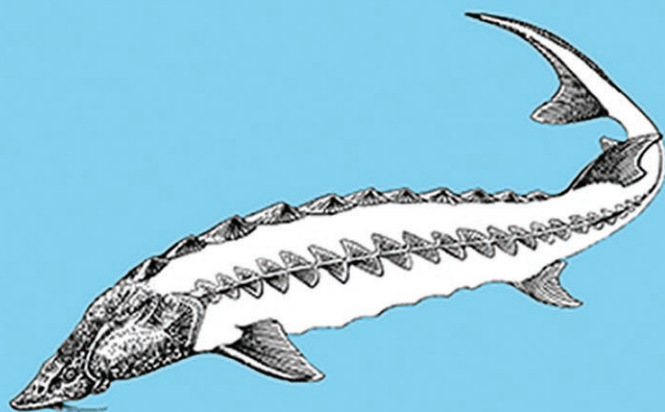


Р.П. Ходоревская, Г.И. Рубан, Д.С. Павлов

**ПОВЕДЕНИЕ, МИГРАЦИИ,
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЗАПАСЫ
ОСЕТРОВЫХ РЫБ
ВОЛГО-КАСПИЙСКОГО БАССЕЙНА**



Москва ❖ 2007

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова

Федеральное государственное унитарное предприятие
«Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства»

Программа фундаментальных исследований ОБН РАН
«Биологические ресурсы России: фундаментальные основы
рационального использования»

Р.П. Ходоревская, Г.И. Рубан, Д.С. Павлов

**ПОВЕДЕНИЕ, МИГРАЦИИ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
И ЗАПАСЫ ОСЕТРОВЫХ РЫБ
ВОЛГО-КАСПИЙСКОГО БАССЕЙНА**

Товарищество научных изданий КМК

Москва ♦ 2007

УДК 597.442
ББК У 28.693.32
Х 694

Ходоревская Р.П., Рубан Г.И., Павлов Д.С. Поведение, миграции, распределение и запасы осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2007. 242 с.

В книге проанализированы и обобщены результаты многолетних экспериментальных и полевых исследований изменения поведения в онтогенезе анадромных и потамодромных осетровых Волго-Каспийского бассейна их нерестовой, посленерестовой миграций и покатной миграции молоди, а также закономерностей распределения в Каспийском море, состояния запасов, развития промысла этих видов и связи их распределения в море с численностью.

Научный редактор: проф., д.б.н. *М.И. Шатуновский*

Рецензенты: д.б.н. *А.Д. Мочек*
проф., д.б.н. *Е.В. Микодина*

Монография подготовлена при поддержке Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования»

СОДЕРЖАНИЕ

СОДЕРЖАНИЕ	3
ВВЕДЕНИЕ	6
Глава 1. Характеристика района работ	8
Глава 2. Нерестовая миграция осетровых в Волгу	16
2.1. О типах нерестовых миграций у осетрообразных	17
2.2. Материал и методы исследования	35
2.2.1. Изучение динамики интенсивности нерестовой миграции осетровых в р. Волге и их численности	35
2.2.2. Изучение влияния факторов среды на интенсивность нерестовой миграции осетровых	37
2.2.3. Изучение сезонной и суточной динамики нерестовой миграции осетровых в р. Волге	37
2.2.4. Изучение распределения производителей осетровых в период нерестовой миграции	38
2.2.5. Изучение плавательной способности производителей осетровых в полевых условиях	39
2.3. Временная характеристика нерестовой миграции осетровых	40
2.3.1. Сезонная динамика нерестовой миграции осетровых	41
2.3.2. Суточная динамика нерестовой миграции производителей осетровых	46
2.4. Пространственная характеристика нерестовой миграции осетровых ...	52
2.4.1. Общие сведения о нерестовых частях ареалов и миграциях анадромных видов осетровых в р. Волге	52
2.4.2. Вертикальное распределение осетровых во время нерестовой миграции	60
2.4.3. Горизонтальное распределение производителей осетровых в русле реки	61
2.4.4. Скорость нерестовой миграции осетровых в реке	63
Глава 3. Посленерестовые миграции осетровых в реке	67
Глава 4. Особенности поведения молоди осетровых рыб в процессе покатной миграции	76
4.1. Материал и методы исследования	76
4.1.1. Изучение поведения личинок и мальков осетровых в экспериментальных условиях	76

4.1.2. Определение плавучести предличинок, личинок и мальков осетровых	81
4.1.3. Определение плавательной способности предличинок, личинок и мальков осетровых выращенных на рыбоводных заводах	81
4.1.4. Изучение плавательной способности у молоди осетровых, скатывающейся с естественных нерестилиц	82
4.1.5. Изучение питания молоди	83
4.1.6. Исследование покатной миграции молоди осетровых в реке Волге	83
4.1.7. Определение скорости покатной миграции	87
4.2. Особенности движения предличинок и личинок осетровых	87
4.3. Влияние факторов среды на интенсивность «свечек».	97
4.4. Влияние накормленности мальков осетровых на их плавательную способность	102
4.5. Временная структура распределения покатной молоди осетровых	105
4.5.1. Сезонная динамика распределения молоди в русле реки	105
4.5.2. Суточная динамика покатной миграции молоди	110
4.6. Пространственное распределение покатной молоди осетровых	115
4.6.1. Вертикальное распределение	115
4.6.2. Горизонтальное распределение молоди осетровых по ширине русла реки при покатной миграции	119
4.6.3. Продольное распределение молоди осетровых в реке и скорость ее покатной миграции	123
4.7. Питание мальков осетровых в р. Волге	127
Глава 5. Распределение осетровых в Каспийском море	132
5.1. Материал и методы	133
5.2. Сезонная динамика распределения осетровых в различных районах Каспийского моря	135
5.2.1. Белуга	135
5.2.2. Русский осетр	140
5.2.3. Севрюга	144
5.3. Влияние факторов среды на распределение осетровых в Каспийском море	148
5.3.1. Белуга	148
5.3.2. Русский осетр	153
5.3.3. Севрюга	157
5.4. Связь распределения осетровых в Каспийском море с их относительной численностью	161
5.4.1. Белуга	161
5.4.2. Русский осетр	162
5.4.3. Севрюга	165

5.5. Вертикальное распределение осетровых в северной части Каспийского моря	166
5.5.1. Сезонная динамика вертикального распределения осетровых	166
5.5.2. Суточная динамика вертикального распределения осетровых	167
5.5.3. Связь вертикального распределения осетровых с атмосферным давлением	170
5.6. Многолетние изменения распределения осетровых в Каспийском море и их связь с абиотическими и биотическими факторами	171
5.6.1. Распределение осетровых в 1970-е гг.	171
5.6.2. Распределение осетровых в 1980-е гг.	181
5.6.3. Распределение осетровых в 1990-е гг.	183
5.6.4. Распределение осетровых в 2004 г.	183
Глава 6. Промысел осетровых и основные тенденции изменения их запасов в Волго-Каспийском бассейне	187
6.1. Общие сведения о развитии промысла осетровых в Каспийском бассейне	187
6.2. Промысловые уловы отдельных видов осетровых	190
6.3. Основные тенденции изменения запасов осетровых в связи с влиянием ряда антропогенных факторов в Волго-Каспийском бассейне	194
6.4. Влияние режима промысла на численность и структуру нерестовой части популяций осетровых в Волго Каспийском районе	201
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	209
ЛИТЕРАТУРА	214

ВВЕДЕНИЕ

Миграции рыб, как и других животных, представляют собой широко распространенное биологическое явление. Формируясь в процессе эволюции видов, они расширяют ареалы популяций, позволяют достичь большей численности и являются необходимым звеном жизненного цикла. Их адаптивное значение состоит в обеспечении благоприятных условий существования и воспроизводства популяций (Васнецов, 1953; Никольский, 1963; Павлов Д.С., 1979). Изучение миграций рыб является важным направлением ихтиологических исследований (Meek, 1916; Державин, 1922; Roule, 1929; Scheuring, 1928, 1930; Heape, 1931; Шмидт, 1936; Кожов, 1952; Fage, Fontaine, 1958; Мантейфель, 1959, 1961; Hasler, 1966; Harden Jones, 1968; Зуссер, 1971; Баранникова, 1975; Baker, 1978; Павлов Д.С., 1979; McKeown, 1984; McDowal, 1988, 1992; Bemis, Kynard, 1997; Павлов Д.С. и др., 2002).

Осетровые (*Acipenseridae*) представляют собой одну из наиболее древних среди ныне живущих групп рыб и имеют наибольшую хозяйственную ценность. Из 17 видов рода *Acipenser* 12 являются диадромными (анадромные и амфидромные) и лишь 5 видов представляют потамодромные формы. Несмотря на важность миграций в формировании и реализации жизненных стратегий этих групп осетровых, они остаются мало изученными. К настоящему времени исследованы некоторые аспекты миграций у белуги *Huso huso*, калуги *H. dauricus*, русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii*, севрюги *A. stellatus*, белого осетра *A. transmontanus*, короткорылового осетра *A. brevirostrum*, китайского осетра *A. sinensis*, а также *A. dabryanus*, *A. oxyrinchus oxyrinchus*, *Scaphirhynchus albus*, *S. platorhynchus* (Державин, 1922; 1947; Гербильский, 1957а, 1972; Баранникова, 1950, 1975; Bain, 1997; Bemis, Kynard, 1997, Kynard, 1997; Pavlov D.S. et al., 2002; Kynard, Horgan, 2002; Kynard et al 2002а, b; Ping Zhuang et al., 2002а, b; Kynard et al., 2002).

В Волго-Каспийском бассейне обитают наиболее многочисленные популяции анадромных осетровых — русского осетра, белуги, севрюги и потамодромного вида — стерляди (*Acipenser ruthenus*). До недавнего времени у этих видов оставались не изученными: покатная миграция молоди, ее механизмы и адаптации, связанные с этой миграцией; миграционное поведение и распределение в речном потоке производителей во время нерестовой и посленерестовой миграций; влияние абиотических факторов на интенсивность нерестовой миграции; распределение в Каспийском море и его связь с факторами среды и др. Исследование этих вопросов необходимо для познания закономерностей распределения и миграций осетровых Волго-Каспийского бассейна, для выявления комплекса морфологических и поведенческих адаптаций и механизмов миграций, а также определения специфики миграционных циклов осетровых, реализующие различные жизненные стратегии.

Современное катастрофическое снижение численности осетровых в Каспийском море вследствие нерационального промысла, сокращения миграционных путей и естественного воспроизводства определяет необходимость выработки действенных мер по их сохранению. Эти меры должны учитывать видоспецифические комплексы адаптаций и механизмы миграций осетровых. Вскрытие закономерностей миграционного поведения осетровых имеет решающее значение не только для сохранения естественного воспроизводства, но и для совершенствования биотехники промышленного осетроводства.

В связи с этим при написании настоящей монографии основными целями были выявление закономерностей миграций, миграционного поведения, распределения осетровых Волго-Каспийского бассейна и адаптивных механизмов их реализации, а также обобщение информации по этим вопросам за период времени, когда численность исследуемых видов еще была достаточно высока.

Глава 1

Характеристика района работ

Материалы для настоящего исследования были собраны в Волго-Каспийском бассейне.

Каспийское море расположено на границе Европы и Азии, его воды омывают берега Российской Федерации (далее Россия), Республики Казахстан (далее Казахстан), Туркменистана (далее Туркмения), Исламской Республики Иран (далее Иран) и Азербайджанской республики (далее Азербайджан). Оно представляет собой замыкающий водоприемник крупных речных систем (Волга, Урал, Терек, Кура и др.), по количеству принимаемых им пресных вод превосходит все озера мира (Мировой водный баланс и водные ресурсы Земли, 1974) и более чем в 3–4 раза превосходит объем таких морей, как Балтийское (21 500 км³) и Желтое (16 000 км³) (Атлас океанов, 1974, 1977, 1980).

Каспийское море — гигантский солоновато-водный водоем, возникший около 6 млн. лет назад. Оно имеет сложную геологическую историю, особенностью которой были частые трансгрессии и регрессии с максимальной амплитудой до 25 м за последние 10 тыс. лет и до 15 м за последние 2,5 тыс. лет (Латыпов, 1997).

Уровень воды в Каспийском море 12–20 тыс. лет назад был на отметке +50 м, и воды моря достигали предгорных равнин Кавказа, а по долине Волги подни-

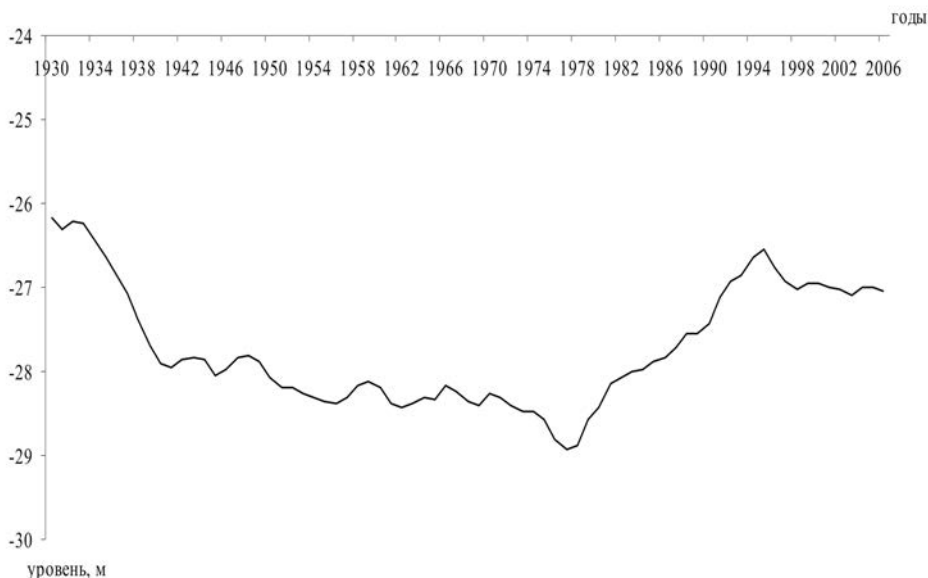


Рис. 1. Изменения уровня Каспийского моря (уровень моря по Балтийской системе) (Вестник Каспия, 1996; Катунин и др. 2003, по данным Гидрометцентра РФ).

мались глубоким заливом до устья Камы. Новокаспийский водоем возник приблизительно 5–6 тыс. лет назад (Федоров, 1995; Латыпов, 1997; Аладин, Плотников, 2000). Максимальный уровень этого водоема был на 20–23 м ниже абсолютной отметки Мирового океана (Аладин, Плотников, 2000). За время своего существования он претерпевал колебания уровня и солености (Катунин и др., 1976; 1994; 1997, 1998, 1999).

Неоднократные колебания уровня моря отмечались с середины XVI в. Наиболее высокая отметка –22 м уровня зафиксирована в 1805 году. В 1932 г. уровень моря был –26,2 м, позже, до 1977 г. наблюдалось значительное падение уровня (Алигаджиев, 1989). С 1978 г. началось резкое повышение уровня Каспийского моря. К 1983 году он поднялся на 1 м, достигнув отметки –27,94 м, а к июлю 1994 г. увеличился более чем на 2 м (рис. 1). В 1996 году наблюдалось снижение уровня моря, сопровождавшееся массовой гибелью моллюсков *Cerastoderma glaucum* и *Abra ovata* (Алигаджиев, 1989).

В настоящее время, не ясно является ли это снижение уровня началом очередной регрессии или кратковременной осцилляцией на фоне общего повышения уровня моря.

Несмотря на отсутствие связи с Мировым океаном, прервавшейся около 6 млн. лет назад, Каспийское море обладает всеми признаками морского бассейна, оставшимися от недавнего геологического прошлого (Зонн, 1999). Оно заполняет глубокую континентальную тектоническую депрессию меридианального простираения, и его уровень находится ниже уровня Мирового океана. Акватория Каспийского моря условно делится на три части — северную, среднюю и южную (Зонн, 1999). Естественными границами частей моря служат Мангышлакский и Апшеронский подводные пороги. Первый отделяет северную часть моря от средней, второй — среднюю часть от южной. По площади северная, средняя, южная части Каспийского моря составляют 25, 36, 39% площади моря (табл. 1), а по объему вод — 0,5; 33,9; 65,6% соответственно. Максимальные глубины этих частей моря соответственно равны 27, 788 и 1025 м, средние глубины — 4,4; 192; 345 м (Зонн, 1999). Около 20% площади северной части моря имеют глубины менее 1 м (рис. 2).

В настоящее время Каспийское море — водоем с сильно развитой шельфовой зоной, 62,6 % акватории моря (238,4 тыс. км) имеют глубину не более 100 м. Здесь происходит нагул и зимовка ценных промысловых рыб. Более 44,0% (116 тыс. км²) этой площади приходится на высокопродуктивные опресненные участки с глубинами до 10 м. Практически вся эта площадь приходится на северную, наиболее продуктивную часть Каспийского моря. Именно она служит основным местом нагула ценных промысловых видов рыб.

Море имеет ряд крупных заливов — Комсомолец, Мангышлакский, Казахский, Кара-Богаз-Гол, Красноводский, Туркменский, Кызылагачский, Аграханский, Кизлярский. В Каспийском море находится 50 островов площадью 350 км²,

Таблица 1. Физические параметры Каспийского моря (Зонн, 1999).

Площадь	Общая	371000–429140 км ²
	Северная часть	92750–126596 км ²
	Средняя часть	133560–151626 км ²
	Южная часть	144690–151018 км ²
Объем	Общий	75600 км ³
	Северная часть	900 км ³
	Средняя часть	26400 км ³
	Южная часть	48300 км ³
Протяженность	С севера на юг	1204–1225 км
	С запада на восток	330 км (средняя)
Средняя/ максимальная глубина	Северная часть	3,5/20 м
	Средняя часть	190/788 м
	Южная часть	300/978(1025) м
Протяженность береговой линии	Общая	6500–6700 км с островами до 7000 км
	Российская часть	755 км
	Казахстанская часть	2300 км
	Туркменская часть	1200 км
	Азербайджанская часть	600 км
	Иранская часть	724 км
Соленость	Общая (средняя)	12,85 ‰
	Северная часть	5–10 ‰
	Средняя часть	12,7 ‰
	Южная часть	13,0 ‰

ряд из которых объединены в два архипелага. Наиболее крупными островами являются — Тюлений, Чечень, Артема, Огурчинский, Жилой и др.

Температура воды зимой в южной части моря опускается до +13 °С, а в северной – ниже 0 °С, летом в северной части моря температура воды повышается до +25, +30 °С. На глубине в этом районе температура воды постоянная +5–6 °С. Соленость варьирует от 0,3‰ вблизи устья Волги, что позволяет считать северную часть моря опресненным морским водоемом, до 14‰ на юго-востоке до 300‰ и более в заливе Кара-Богаз-Гол.

Из-за большого притока взвешенных речных наносов, прозрачность воды Каспия невелика, особенно около устьев рек и мелководных зонах (до 0,2 м). В открытых частях моря прозрачность воды достигает 15–17 м.

Воды Каспия относительно бедны солями натрия и хлора, но богаты карбонатом магния и кальция, а также сульфатами. Основная часть аборигенной фауны избегает солености более 15‰ (Катунин и др., 1976, 1981, 1994).

Материковый сток, поступающий в море, является основной приходной частью водного баланса и пространственно распределен очень неравномерно. В Каспийское море впадает более 130 рек, на долю 7–8 основных рек приходится около 98,0% стока (Иванов и др., 1999; Катунин и др., 1999). Волга дает более 2/3

суммарного объема матери-
кового стока и в решающей
степени определяет уровень
моря (Зайков, 1948). Ее про-
тяженность 3531 км, пло-
щадь водосбора составляет
1360 тыс. км² (табл. 2).

Общий вылов рыбы в
Волго-Каспийском районе в
1988 г. составил 76,5 тыс. т
(в 1930 г. — 614 тыс. т, в
1956 г. — 298,5 тыс. т) (Ива-
нов, Мажник, 1997), в том
числе в водохранилищах
Волжско-Камского каскада -
около 30 тыс. т (Водохрани-
лища и их воздействия ...,
1986).

Волга соединена с Бал-
тийским морем Волго-Бал-
тийским водным путем, с
Белым морем — Северо-
Двинской системой и Бело-
морно-Балтийским каналом,
с Азовским и Черным моря-
ми — Волго-Донским кана-
лом.

Ниже Волгограда от Вол-
ги отделяется рукав Ахту-
ба, который на протяжении
450 км, следует параллельно коренному руслу Волги. Полоса волжской долины, окаймленная с запада Волгой, а с востока Ахтубой, называется Волго-Ахтубинской поймой (Байдин и др., 1956). В нижней своей части, начиная от места отделения от Волги наиболее крупного ее рукава Бузан, Волго-Ахтубинская пойма резко расширяется и переходит в дельту Волги. В 80 км от моря, Волга делится на два больших рукава — Бахтемир и Старую Волгу.

В море Волга впадает через 800 устьев рукавов, протоков и ериков (среди них — судоходный рукав Бахтемир). Ширина дельты возрастает примерно в 10 раз от вершины к ее морскому краю. У вершины дельты расстояние между коренными берегами не превышает 15–17 км, а у моря возрастает до 200 км. Общая площадь дельты 19 тыс. км². Острова дельтовой равнины большей частью вытянуты по течению, размеры их колеблются от нескольких до десятков тысяч гектаров.

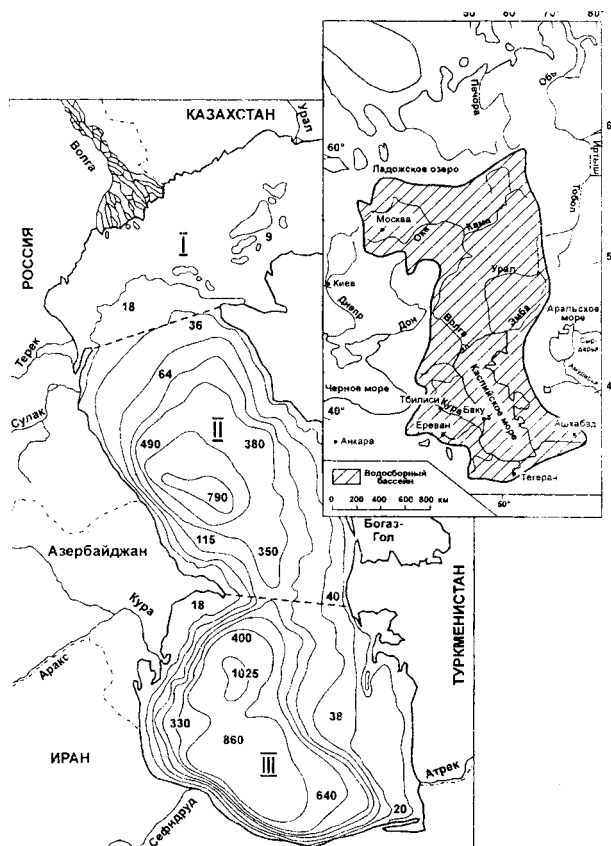


Рис. 2. Схема деления Каспийского моря (Зонн, 1999).
I — северная часть моря; II — средняя часть моря;
III — южная часть моря.
— — — — — границы между частями моря.

Таблица 2. Характеристика крупных рек Каспийского бассейна (Зонн, 1999)

Название рек	Площадь дельты, км ²	Сток воды, км ³		Сток наносов, млн. т	
		в вершине дельты	в море	в вершине дельты	в море
Урал	500	7	6,6	2,7	2,7
Волга	18000	243	233	14	6
Терек	8900	8,9	8,4	15,1	11,9
Сулак	70	4,4	4	13,2	1,6
Самур	80	1,63	1,63	4,7	
Кура	204	7,8	15,5	39,7	17,1
Сефидруд	1800	4,67	3,93	31	31
Хараз	315	0,96	0,67	2,4	1,7
Горганруд	630	0,49	0,39	3,1	2,5

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.

Десятью километрами ниже Астрахани Волга делится на два крупных рукава. Один из них — с названием Старая Волга — уходит на юго-восток, а Волга поворачивается на запад, но уже через три километра, у поселка Красные Баррикады, она кончается. Продолжением Волги служит Бахтемировский рукав (Главный банк), переходящий в Волго-Каспийский судоходный канал, внешне не отличающийся от других рукавов дельты.

Нерестовая миграция осетровых и покатная миграция их молоди происходят преимущественно по Главному банку, что связано с его большой глубиной и высоким расходом воды. Скорость течения здесь выше, чем в других протоках дельты реки (Москаленко, 1968). Глубина Главного банка варьирует от 8 до 27 м, дно выстлано в основном остатками раковин моллюсков с небольшой примесью песка (Винников, 1968; Грановский, 1970).

Кировский банк является нижней частью рукава Камызяк, он делится на несколько протоков, впадающих в море. Общая протяженность рукава Камызяк составляет 74 км, а Кировского банка — 19 км. Русло его ровное, с небольшими плавными изгибами. В месте впадения Кировского банка глубина моря более одного метра. Но дальше на мелководье глубины уменьшаются до 0,7 м.

В восточной части дельты Волги имеется рукав Болда протяженностью 99 км (Белевич, 1963). Нижняя часть этого рукава, протяженностью 25 км, носит название Белинского банка. Глубина Белинского банка менее 1 м.

Реки в нижней части волжского бассейна имеют равнинный характер, текут в широких долинах, уклоны и скорости течения небольшие, в межень образуют плесы, соединенные мелкими протоками. Некоторые из них летом пересыхают, а зимой промерзают до дна. Многие малые реки теряются в сухих западинах

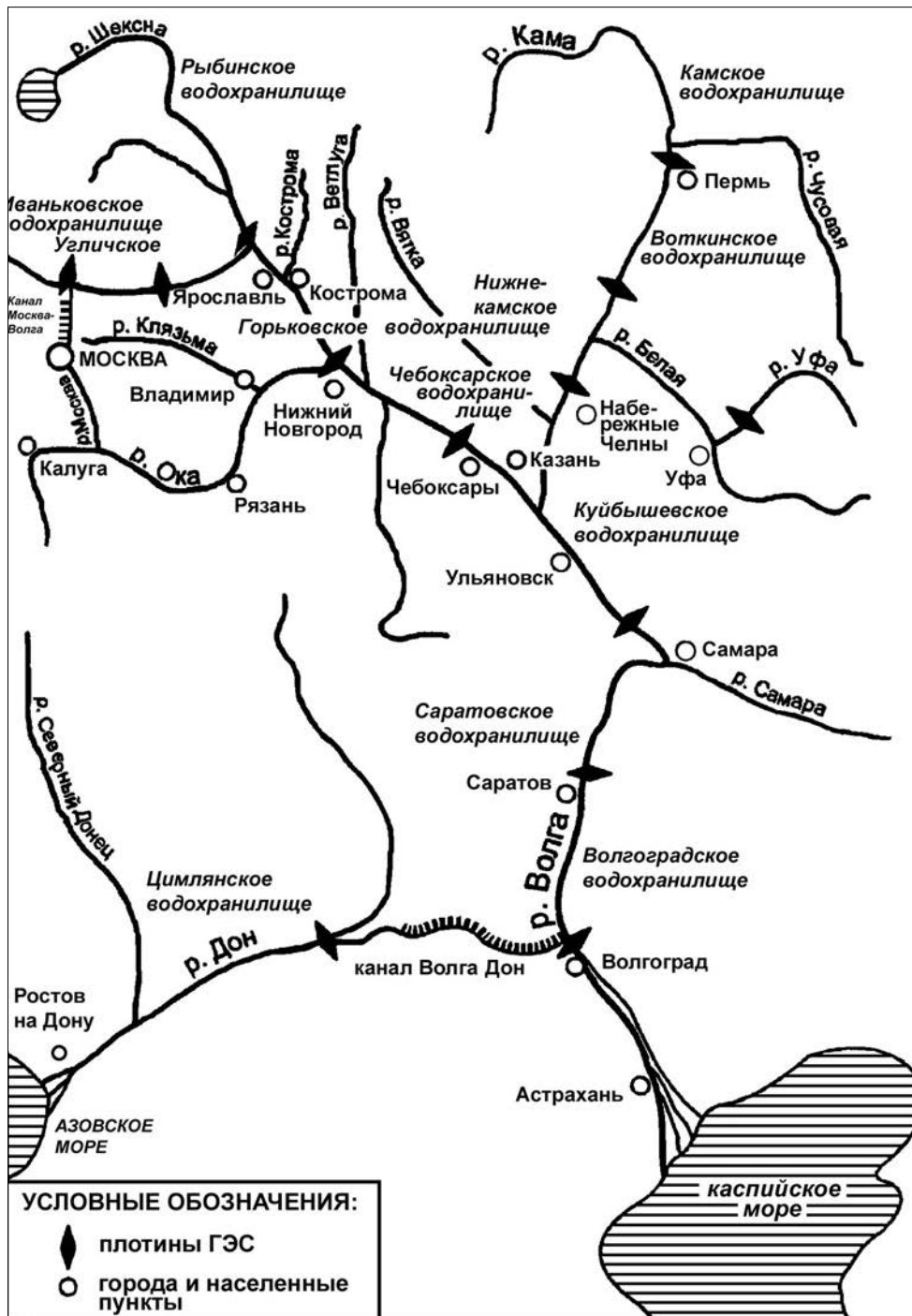


Рис. 3. Схема Волжско-Камского каскада ГЭС (по Розенберг, Краснощеков, 1996).

или впадают в озера (район Сарпинских озер). Притоки р. Волги немногочисленны. Подземное питание в степной зоне не превышает 20% у рек с наиболее обширным водосбором. Основная часть стока Волги в средней полосе приходилась на весеннее половодье — около 70–80% (с максимумом в мае — 30–40%). Суммарный сток в зимнее время составлял 5–8%, с минимумом в январе-марте, когда истощается подземное питание. На лето приходилось 7–9%, а на осень — 14–18 % годового стока Волги (Розенберг, Краснощеков, 1996).

В настоящее время сток Волги и ее притоков зарегулирован плотинами ГЭС (рис. 3). Создание водохранилищ существенно изменило сезонное распределение стока в р. Волге (Природные условия..., 1967).

Годовой объем стока р. Волги в настоящее время незначительно отличается от периода до зарегулирования реки. Так, в 1930–1955 гг. он составлял в среднем 236 км³, в 1960–1985 гг. — 234,6 км³, а в последние годы — 254 км³. Однако резко изменилось внутригодовое распределение стока.

Если до гидростроительства объем зимнего стока р. Волги составлял 30 км³ (12,5% годового стока), то после он увеличился вдвое и достиг 64,1 км³ (25% годового стока), а в 1984–1985 гг. — 80 км³, превысив весенний паводок (70,9 км³).

Уровненный режим регулируется гидротехническими сооружениями. На всех водохранилищах, заполняемых в период весеннего половодья, наблюдается быстрый подъем уровня в начале наполнения, а после наполнения летом и осенью уровень поддерживается на отметках, близких к проектному или постепенно снижается по мере использования запаса воды. Резкое понижение уровня происходит во время ледостава или предвесенней сработки водохранилищ.

Строительство плотин существенно изменило скорость течения Волги, которая стала значительно выше в период сброса воды из водохранилищ в период весеннего половодья и ниже во время меженного периода. В целом скорость течения реки снизилась. До строительства гидроузла волжская вода проходила от Рыбинска до Волгограда за 50 суток (в половодье за 30 суток), а теперь за 1,5 года (400–500 суток).

После постройки Волгоградской и Саратовской гидроэлектростанций участок Нижней Волги от Волгоградской плотины до взморья полностью определяет масштабы естественного воспроизводства проходных осетровых в реке. В р. Волге ниже Волгограда насчитывается до 260 га нерестилищ осетровых, из которых 108 га — весенне-затопляемых и 152 га русловых каменистых гряд, без учета нерестилищ, расположенных в пределах Волгограда и Красноармейска (Танасийчук, Хорошко, 1958; Танасийчук, 1963). А.Д. Власенко (1979б) выделил три зоны нерестилищ осетровых в русле Волги (без Ахтубы) — верхнюю, среднюю и нижнюю.

Верхняя зона, протяженностью 120 км, расположена от Волгоградской плотины до с. Светлый Яр. Большинство нерестовых гряд здесь находится вдоль правого обрывистого коренного берега. Дно выстлано в основном галькой и

крупнозернистым песком. Наиболее интенсивно осетровыми осваиваются правобережные каменистые россыпи.

Средняя зона, протяженностью 80 км, расположена от с. Светлый Яр до с. Каменный Яр. Нерестовый субстрат представлен мелкой галькой, раковинами дрейсены, плотной глиной и крупнозернистым песком.

Нижняя зона, протяженностью 250 км, находится от с. Каменный Яр до с. Сероглазовка.

В рукаве Ахтуба количество действующих нерестилищ осетровых значительно меньше, чем в Волге, их площади составляют 50,4 га (Хорошко, Власенко, 1971а).

Воды Волги в значительной степени загрязнены, интенсивность процессов самоочищения снижена, что неоднократно приводило к массовой гибели рыб, в том числе осетровых (Розенберг, Краснощеков, 1996). Поступление загрязняющих веществ привело к появлению у осетровых массового заболевания: расслоения мышц и ослабления оболочек икры. В 1987 г. у 70–80% производителей осетровых, мигрирующих на нерест, было отмечено расслоение мышц. Наряду с этим отмечены серьезные изменения состояния почек, дистрофия и некроз печени, отклонения в гормональной регуляции, анемия, нарушение углеводного и липидного обменов, аномально высокое истощение рыб. Наблюдающиеся нарушения гамето- и гонадогенеза приводят к снижению воспроизводительной способности осетровых, а в конечном итоге к сокращению пополнения их популяций (Физиолого-биохимический статус ..., 1990; Евгеньева, 2000).

После распада Советского Союза масштабы промышленного производства предприятий волжского бассейна резко сократились, в результате чего снизилось поступление загрязняющих веществ в реку, качество воды и состояние рыб улучшилось (Гераскин и др., 2001).

Глава 2

Нерестовая миграция осетровых в Волгу

Согласно теории происхождения нерестовых миграций В.В. Васнецова (1953), они носят приспособительный характер и направлены, прежде всего, на сохранение и увеличение численности мигрирующих видов. Г.В. Никольский (1963, 1976) считал, что миграции способствуют расширению ареала видов, выводу молоди из-под пресса хищников, освоению новых нагульных ареалов.

Весьма важным аспектом рассмотрения миграций является вопрос об их адаптивном значении. Заслуга отечественных ихтиологов состоит в том, что они связали вопрос о причинах миграций с их адаптивным значением. В.В. Васнецов (1953) показал, что нерестовые миграции проходных рыб в реки есть приспособление к защите икры от донных хищников - икроедов, которыми изобилует море. Было установлено, что вертикальные миграции рыб представляют собой главным образом адаптации к питанию и защите от хищников (Мантейфель, 1959, 1961; Кожов, 1952; Зуссер, 1971). В.Д. Лебедев (1960а) рассматривал миграции угря как адаптации к «увеличению нагульных площадей». Обобщая эти представления, Б.П. Мантейфель (1959, с. 5) пишет, что периодические миграции «следует рассматривать как адаптации данной (мигрирующей) популяции вида к использованию конкретных условий своего ареала в соответствии с меняющимися потребностями животных на разных отрезках жизненного цикла и с изменением внешних условий». Такой взгляд на миграцию, при котором мигрирующая популяция и условия ее существования тесно взаимосвязаны и взаимообусловлены, резко отличается от гипотез об одностороннем влиянии факторов среды.

К настоящему времени выполнены глубокие и крупные исследования, авторы которых, принимая во внимание адаптивное значение миграций, детально исследуют их механизмы (Гербицкий, 1965; Зуссер, 1971; Шульман, 1972; Баранникова, 1975). В противоположность этим работам отечественных авторов зарубежные исследователи редко уделяют внимание адаптивному значению тех или иных сторон миграций рыб. Достаточно сказать, что эти вопросы практически полностью опущены в монографии Харден Джонса (Harden Jones, 1968), обобщающей в то же время огромное количество интересного фактического материала по многим сторонам миграций рыб и их механизмам. Следует также отметить и то, что зарубежные исследователи почти не знакомы с работами отечественных ученых.

В целом при рассмотрении конкретных работ по миграциям и экологии рыб нетрудно заметить, что вопрос о причинах миграций выглядит порой еще весьма запутанным. Трудность, на наш взгляд, состоит в том, что многие исследователи нарушают или оставляют без внимания «субординацию» причин миграции. В результате, в ранг основ миграционного поведения рыб часто оказыва-

ются возведенными те или иные его механизмы и непосредственные стимулы, включающие эти механизмы. В последнее время причины миграций связываются не только с внешними факторами, но также и с особенностями состояния организма мигрантов (миграционного состояния), особенно состоянием нейроэндокринной системы и обменных процессов, в частности с жировым обменом (Fontaine, 1954; Гербильский, 1957 а, 1965а, б; Баранникова, 1964; 1965, 1967, 1968; 1975; Шульман, 1972; и др.) В связи с этим следует напомнить справедливое высказывание В.В. Васнецова (1953) о том, что необходимо разграничивать «вопрос о возникновении миграций в процессе исторического развития и вопрос о факторах, вызывающих миграции и обуславливающих их характер в настоящее время» (с. 227–228). Миграции рыб развились в процессе эволюции, как и всякая другая адаптация (Васнецов, 1953). «Установление действительных причин миграций» связано с «выяснением их адаптационного значения» (Мантейфель, 1959). Поэтому, на наш взгляд, все непосредственные причинно-следственные связи, способствующие осуществлению миграций, правильнее (для избежания путаницы в объяснениях разных авторов) рассматривать как механизмы миграций, т. е. понимать под общим детерминизмом миграции ту историческую причину, которая в процессе естественного отбора привела к появлению такого приспособления, как миграции, а под механизмами — звенья той цепи причинно-следственных явлений, благодаря которым миграции осуществляются в настоящее время.

В задачи настоящей главы входило, во-первых, проанализировать существующие представления о типах нерестовых миграций осетрообразных, во вторых, используя данные собственных наблюдений, охарактеризовать временные и пространственные особенности нерестовых миграций анадромных видов осетровых Волго-Каспийского бассейна и выявить влияние различных факторов среды и физиологического состояния особей на интенсивность их миграции.

2.1. О типах нерестовых миграций у осетрообразных

Миграции рыб, являющиеся необходимым звеном их жизненного цикла, издавна привлекали внимание исследователей. Сами миграции чрезвычайно разнообразны в своих проявлениях, что вызывает необходимость их классификации. В этой связи следует отметить, что при классификации миграций рыб в литературе выделяются два достаточно хорошо выраженных подхода.

Первый из них условно может быть назван «функциональным» и рассматривает миграционные циклы в целом, выделяя в нем типы миграций в соответствии с их биологическим значением в онтогенезе рыб: нерестовые, нагульные, зимовальные (Никольский, 1963; Павлов Д.С., 1979). В рамках этого подхода весьма важна работа Хэйпа (Неаре, 1931), содержащая анализ миграций, позволивший выделить несколько хорошо различимых типов перемещений популяций, которые большинство предыдущих авторов необоснованно включали в

понятие «миграция». К таким типам относятся предложенные им понятия «эмиграция» (однократное перемещение без возврата на прежнее место), и «номадизм» (более или менее бесцельное блуждание). Кроме того, Хейпом были выделены три основных типа миграций: «gametic migration» — регулярные сезонные перемещения на места размножения, расположенные за пределами обычных мест обитания вида, а также «climatic migration» и «alimential migration», являющиеся регулярными сезонными перемещениями, предпринимаемыми для самосохранения и вызываемыми факторами среды, в том числе трофическими.

Основным принципом второго подхода является экологическая классификация рыб, базирующаяся на характеристике их образа жизни. В рамках таких классификаций выделяются группы видов в соответствии с направлением нерестовой миграции и наличием или отсутствием смены среды во время этой миграции. Первой попыткой классифицировать рыб по их образу жизни была работа К.Ф. Кесслера (1877), который ввел в обращение термины — морские, солоноватоводные, разноводные, а также проходные, полупроходные и пресноводные виды, положив в основу деления рыб их образ жизни, в первую очередь, их отношение к солености. Этот принцип впоследствии сохранился и во многих других классификациях.

В данной работе мы не ставим целью проанализировать все разработанные к настоящему времени классификации миграций рыб и соответствующие термины, содержащиеся во множестве работ, посвященных этой теме (Кесслер, 1877; Смирнов, 1924; Мейснер, 1933; Шмидт, 1936; Иогансен, 1947; Владимиров, 1957; Бурмакин, Тюрин, 1959; Подлесный, 1968; Баранникова, 1957; Шубников, 1976; Павлов Д.С., 1979; Kyle, 1926; Meek, 1916; Roule, 1929; Sheuring, 1929; 1930; Norman, 1931; 1937; Harden Jones, 1968; Baker, 1978; McKeown, 1984; McDowall, 1988, 1992; Pavlov et al., 2002). Тем не менее, необходимо обратить внимание на те из них, которые оказали наибольшее влияние на современное представление о миграциях рыб.

Прилагательные «анадромный» и «катадромный» издавна употреблялись ихтиологами для характеристики видов рыб, мигрирующих из соленой воды в пресную и из пресных вод в соленые для размножения. Александер Мик (Meek, 1916) придал более широкое значение терминам «анадромные» и «катадромные» миграции: «анадромные» для любых миграций вверх по течению или из глубин моря к берегу и «катадромные» — для любых миграций, направленных к морю, от берегов вглубь моря и миграций вниз по течению. Однако это изменение значения терминов было принято не всеми ихтиологами (Norman, 1931). Миком (1916) также были введены термины «денатантные» и «контрнатантные» миграции, т.е. по течению или против течения. Если для характеристики самих миграций предложенная Миком классификация представляется более или менее приемлемой, то для характеристики видов рыб, как отмечал Шмидт (1936), она не удобна, поскольку в разные периоды жизни мигрирующие рыбы являются как анадромными, так и катадромными, как денатантными, так и контрнатантными.

Следующей важной публикацией по этой проблеме можно считать работу Мейснера (1933), создавшего наиболее подробную для того времени экологическую классификацию рыб. В этой классификации Мейснер вслед за Кесслером (1877) выделяет морских, проходных, полупроходных и пресноводных рыб. Внутри этих групп рыбы разделяются по местообитанию (пелагические, придонные, рыбы текучих вод, рыбы стоячих вод), по местам размножения (генеративно-солонатоводные, генеративно-пресноводные, генеративно-реофильные, генеративно-стагнофильные), по способности образования стаи (стайные, временно стайные, рассеянно живущие) и по местам нагула (трофически морские, трофически солонатоводные, трофически пресноводные). Однако Шмидт (1936) отмечал громоздкость этой классификации.

Пожалуй, наиболее универсальную экологическую классификацию рыб по типу их миграций предложил Майерс (Myers, 1949), считавший, что наиболее практичной системой классификации должна быть такая, которая базируется на физическом типе миграционного пути и его направлении. В соответствии с этой классификацией Майерс разделяет рыб на следующие группы:

Диадромные. Истинно мигрирующие рыбы, совершающие миграции между морем и пресными водами. Здесь и далее под «истинно мигрирующими» рыбами автор, вероятно, понимал виды, перемещения которых не подпадают под понятия «эмиграция» и «номадизм». Термин «диадромные» рыбы совпадает, по мнению Майерса (Myers, 1949), с русским термином «проходные» рыбы в понимании Кесслера (1877), Мейснера (1933) и Шмидта (1936). Заметим, что, рассматривая диадромных рыб (за исключением амфидромных), Майерс учитывал направление именно нерестовых миграций, а предложенное Миком (Meek, 1916) расширение понятий анадромных и катадромных миграций (см. выше) им не было принято, что, по нашему мнению, совершенно справедливо.

Диадромные рыбы включают анадромные, катадромные и амфидромные формы.

Анадромные. Диадромные рыбы, большую часть жизни проводящие в море и мигрирующие в пресные воды для размножения. При этом автор отмечает, что остается проблема обозначения морских видов, заходящих в эстуарии и солонатовые воды для нереста.

Катадромные. Диадромные рыбы, большую часть жизни проводящие в пресных водах, и мигрирующие в морские воды для размножения.

Амфидромные. Диадромные рыбы, чьи миграции из пресных вод в морские или наоборот, не связаны с размножением, но происходят регулярно на какой-либо иной определенной стадии жизненного цикла. По-видимому, наиболее близким аналогом этого термина являются «разноводные» виды по К.Ф.Кесслеру (1877). Майерс отмечает, что амфидромные миграции не являются «gametic migrations» в понимании Хэйпа (Heape, 1931) и это является доводом в пользу выделения их в отдельный тип. Для образа жизни амфидромных видов, чьи особи, в том числе и половозрелые, годами обитают в пресной воде и выходят

в соленые воды лишь случайно, впоследствии был введен специальный термин «пресноводная амфидромия» (Kieffer, Kynard, 1993). Несмотря на то, что далее в нашей работе термин «амфидромные рыбы» будет упоминаться, их амфидромные миграции, не являющиеся по определению нерестовыми, нами рассматриваться не будут.

Потамодромные. Истинно мигрирующие рыбы, чьи миграции происходят полностью в пресной воде. Термин предложен специально для чрезвычайно многочисленных видов речных рыб, которые мигрируют на большие расстояния вверх по течению для нереста, но также может быть использован при необходимости для любых истинно мигрирующих рыб, обитающих постоянно в пресной воде, в частности для озерных видов, совершающих вертикальные или направленные к берегу нерестовые миграции, а также некоторых тропических рыб, мигрирующих для нереста из русла реки в затопленные леса при половодье.

Океанодромные. Истинно мигрирующие рыбы, обитающие всю жизнь в море.

По мнению Майерса, эти термины не исчерпывают все многообразие миграций, однако, если встречаются иные миграции, которые являются истинными в понимании Хэйпа (Неаре, 1931), то можно использовать для их обозначения и другие термины.

Таким образом, начиная с первой классификации Кесслера, в основе разделения рыб по типу нерестовых миграций лежит отношение к солености, поскольку именно наличие физиологического механизма осморегуляции, способного сохранять гомеостаз при переходе из морской воды в пресную и наоборот, может служить надежным критерием для отнесения вида к проходным рыбам (Шубников, 1976). Это требует специальных исследований устойчивости видов к солености (Краюшкина, 1967, 1974, 1983, 1998, Краюшкина, Моисеенко, 1977 а, б; Краюшкина и др., 1989; 1996; 2001а, б) и разделения их по этому признаку (Краюшкина, 1998; Krayushkina et al., 1995). К сожалению, данные по осморегуляции большинства видов осетровых, полученные как в природных, так и экспериментальных условиях, чрезвычайно скудны, для большинства видов не известны пороговые значения солености, которые выдерживают разные возрастные группы рыб, устойчивость к этому важнейшему фактору среды анадромных видов и т.д.

Отсутствие во многих случаях более или менее полных экспериментальных данных об устойчивости к солености или не придание должного значения способности рыб к сохранению гомеостаза при изменении солености делает отнесение какого-либо конкретного вида к той или иной группе затруднительным. Проиллюстрируем это на ряде примеров.

В соответствии с определением Кесслера (1877, стр. 313) сибирский осетр *Acipenser baerii* относится к полупроходным рыбам, «...которые частью находятся на постоянном пребывании в реках и пресноводных озерах, частью име-

ют жительство в солоноватых озерах или в устьях рек, но в последнем случае во время нереста вдаются в самые реки, хотя и не предпринимают по ним таких дальних странствований, как рыбы проходные». Обская популяция сибирского осетра по Иоганзену (1947) относится к проходным рыбам (живет в Обской губе и прилежащей части Карского моря, откуда для размножения идет в речную систему); сибирский осетр, ранее населявший оз. Зайсан — к «общепресноводным» (постоянно живет в пресных водах — реках и озерах). Сибирский осетр из низовьев рек Лены, низовьев рек Лены, Енисея, Оби по Владимирову (1957) должен быть отнесен к «полупроходным пресноводным коренноводным» формам. По Бурмакину и Тюрину (1959), эти популяции осетра должны быть классифицированы как «проходные солоноватоводные рыбы», а другие популяции этого вида — как «непроходные речные рыбы», байкальская же популяция сибирского осетра должна быть отнесена к «пресноводным проходным рыбам». Следуя классификации Мейснера (1933), популяции сибирского осетра, населяющие низовья рек и выходящие для нагула в опресненные заливы, являются «полупроходными, приустьевыми, генеративно-реофильными», а жилые популяции, обитающие в реках, относятся к «пресноводным рыбам текучих вод, генеративно-реофильным». Байкальская популяция сибирского осетра должна быть отнесена к «пресноводным рыбам стоячих вод, генеративно-реофильным». Термин «генеративно-реофильный» в данном случае означает приуроченность периода размножения к текучим водам рек. Енисейская популяция сибирского осетра, по мнению Подлесного (1954; 1955; 1958; 1963; 1968), относится к проходным рыбам. Приведенные примеры иллюстрируют достаточно большую путаницу в классификации миграций рыб, связанную с отсутствием общепринятых принципов их классификации.

Результаты экспериментальных работ (Краюшкина, Моисеенко, 1977) показывают, что у проходных видов осетровых (у русского осетра), перемещенных из пресной воды в соленую, в течение первых 12 часов происходит повышение осмолярности сыворотки крови до значений внешней среды. В течение последующих 5 суток наблюдается постепенное снижение осмолярности сыворотки крови до исходных значений в результате деятельности хлоридсекретирующих клеток и интерренальной ткани. У пресноводных видов (*A. baerii*, *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*) осмолярность сыворотки крови после помещения рыб в гипертоническую среду увеличивается более медленно и только и по прошествии 3 суток достигает осмолярности внешней среды. В отличие от проходных видов у пресноводных осетровых не происходит последующего снижения осмолярности сыворотки крови (Краюшкина, Моисеенко, 1977). Молодь сибирского осетра выдерживает соленость 10,5‰ в течение 6 суток (Краюшкина, Моисеенко, 1977), а соленостью 10‰ — 15 суток (Кузьмичев, 2005; Кузьмичев и др., 2005). Однако выращивание этого вида в садках показало высокую смертность при солености выше 5‰ (В.А. Пегасов, устное сообщение). Таким образом, пресноводные виды лишены физиологического механизма снижения

осмолярности внутренней среды при попадании в соленую воду. У осетровых, обитающих при различной солености обнаружены различия в строении почек (Краюшкина, Семенова, 2006) — у пресноводных и солоноватоводных осетровых в отличие от видов, обитающих при океанической солености отсутствует дифференциация проксимального отдела нефрона на переднюю и заднюю части, за исключением эвригалинной севрюги у которой такая дифференциация хотя и существует, но выражена незначительно.

Взяв за основу наиболее распространенную в настоящее время экологическую классификацию рыб Майерса (1949), можно сказать, что среди осетрообразных представлены диадромные (анадромные и, возможно, амфидромные) и потамодромные виды.

Миграции анадромных видов наиболее сложны как в пространственно-временном аспекте, так и в отношении физиологических перестроек при переходе из соленой воды в пресную и наоборот. Некоторые из этих видов образуют внутривидовые формы, поднимающиеся в реки для нереста на различное расстояние и проводящие здесь разное время. Для таких форм Берг (1934) ввел термины «яровая» и «озимая расы»: группировка анадромных рыб, мигрирующих в реки и нерестящихся в том же году обозначаются им как яровая раса, а зимующие в пресной воде и нерестящиеся в следующем году — как озимая раса. Введение этих терминов инициировало большое количество работ (Баранникова, 1957; Гербильский, 1957; Казанский, 1962; Артюхин, 1988), выполненных в основном на понто-каспийских осетровых. В пределах этих рас были выделены еще более мелкие, так называемые внутривидовые биологические группы. Однако не все ихтиологи признавали существование этих биологических групп (Державин, 1947). Более того, даже Гербильский (1957) отмечал, что в некоторых популяциях русского осетра, в частности, нерестящейся в р. Самур, нет никаких внутривидовых биологических групп. Заметим, что в этом случае, поскольку зимовка осетра в Самуре, по мнению Гербильского, невозможна, следовало бы отнести эту популяцию к яровой форме. Следует отметить, что на практике отнесение производителей осетровых к озимой или яровой расе встречает определенные трудности, связанные с тем, что нерестовая миграция в ряде случаев не прекращается и зимой подо льдом, хотя ее интенсивность существенно ниже, чем весной и летом. Многочисленными исследованиями (Елизаров, 1968; Павлов А.В., Сливка, 1972; Путилина, Распопов, 1984; Распопов, Путилина, 1989) показано, что на Волге в зимний период (с декабря по март) продолжается нерестовая миграция белуги (*Huso huso*) и русского осетра. Выловленные производители имели гонады на III и IV стадиях зрелости. В Дунае нерестовая миграция белуги наблюдается в течение всего года, но при этом отмечаются два пика хода, свойственные яровой и озимой группировкам (Pirogovsii et al., 1989). Нерестовая миграция севрюги (*A. stellatus*) в Куре и Волге и Дону также наблюдается в течение всего года, хотя и имеет два пика весной и осенью (Державин, 1922, 1947; Борзенко, 1932, 1964; Shubina et al., 1989).

Таким образом, трудности, связанные с использованием терминов «яровая» и «озимая» раса, заключаются в том, что не всегда можно связать время миграции, места нереста и конкретных мигрантов. Перенос этих терминов на условия североатлантических рек Америки, многие из которых короче, чем большие реки Каспийского и Черноморского бассейнов, для которых эта терминология была изначально разработана, также затруднителен. В связи с этим Бемисом и Кайнардом (Bemis, Kynard, 1997) на основе схемы миграций осетровых, предложенной Гербильским (1957), была разработана упрощенная схема. В этой схеме нерестовые миграции в зависимости от промежутка времени между собственно миграцией и нерестом разделяются на одно- и двухшаговые. В свою очередь одношаговые и двухшаговые нерестовые миграции в зависимости от их протяженности могут быть длинными и короткими. Эту схему авторы используют для описания нерестовых миграций анадромных, амфидромных и потамодромных осетровых и индивидуальных вариаций внутри популяций.

В соответствии с классификацией Бемиса и Кайнарда (Bemis, Kynard, 1997) нерестовая миграция называется одношаговой в случае, когда рыба движется вверх по течению реки непосредственно к нерестилищу, нерестится и скатывается вниз. Это аналогично миграции яровой расы проходных осетровых. Авторы считают, что одношаговая миграция совершается мигрантами, относимыми Гербильским (1957) к I типу, для которых характерны наиболее короткий срок пребывания производителей в реке и весенний нерест преимущественно на нижних участках каменистых грунтов данной реки. У этих производителей к началу миграции ооциты достигают дефинитивного размера и сперматогенез завершается. Запасы жира в соединительной ткани и мышцах исчерпаны, желудок и пищеварительный тракт пусты и неактивны, указывая на то, что питание прекращено задолго до начала миграции. В зависимости от энергетических ресурсов миграция может быть длинной или короткой и происходить зимой или весной. Бемис и Кайнард (1997) полагают, что одношаговая нерестовая миграция является наиболее общим типом для ныне живущих осетрообразных.

Короткие двухшаговые нерестовые миграции включают миграции производителей вверх по течению, обычно осенью, с зимовкой около нерестилищ, сопровождаемые очень короткой миграцией к нерестилищам следующей весной (Bemis, Kynard, 1997). Такой тип дает возможность использовать энергетические резервы, созданные во время летнего нагула перед исходной длительной миграцией вверх по течению. Как видно из описания двухшаговых нерестовых миграций, они характерны для озимой расы осетровых. По мнению авторов, короткие двухшаговые миграции совершают мигранты II типа по Гербильскому (1957). К началу миграций у них происходят завершающие стадии оогенеза, ооциты все еще заключены в жировую ткань и уже наблюдается первая волна деления сперматоцитов. В соединительной ткани и спинной мускулатуре есть запасы жира, гепатоциты увеличены за счет жировых включений. Пища, присутствующая в желудке и пищеварительном тракте, указывает, что питание

продолжается вплоть до начала миграции. Эти рыбы обычно нерестятся в среднем и верхнем течении многих рек, таких, как Волга, Урал, Дунай, Гудзон или Коннектикут.

Длинные двухшаговые миграции свойственны рыбам, которые, совершив начальную миграцию вверх по течению, проводят затем зиму или лето или и то, и другое в реке и затем продолжают протяженную миграцию к нерестилищам. Рыбы с таким образом жизни могут находиться в пресной воде без питания до 12-15 месяцев. Бемис и Кайнард (Bemis, Kynard, 1997) считают, что такие мигранты более или менее соответствует III типу мигрантов по Гербилю (1957). Однако Гербилю считал, что мигранты III типа близко примыкают к мигрантам I типа и, хотя и проводят длительное время в реке, но относятся к яровой расе и в реке не зимуют. Этот автор характеризовал III тип мигрантов как промежуточный между I и II типами. У мигрантов III типа при заходе в реку ооциты еще не имеют конечных размеров, количество жировой ткани в яичниках незначительно, волна сперматогенеза достигает максимума. К мигрантам этого типа он относил рыб, считавшихся в то время позднерывыми производителями русского осетра, для которых характерно длительное пребывание в реке, но без зимовки, нерест в конце лета или осенью при более высоких температурах на верхних участках нерестовой зоны (в Куре в у Мингечаура, в Араксе в у Карадонлы, в среднем течении Волги и в Каме). Впоследствии было показано, что рыбы, относимые Гербилю к позднерывой форме русского осетра, в действительности являются персидским осетром *A. persicus*, видовой статус которого был восстановлен сравнительно недавно на основании результатов биохимических и морфологических исследований (Лукьяненко, 1973; Лукьяненко и др., 1973, 1974; Каратаева и др., 1974; Путилина, 1981, 1983; Артюхин, 1983).

Приведенные факты свидетельствуют, что в противоположность мнению Бемиса и Кайнарда производители осетрообразных, совершающие длинные двухшаговые нерестовые миграции, могут относиться как к III типу по Гербилю (яровые, проводящие в реке только лето), так и к II типу (озимые, зимующие в реке и проводящие в ней до 12–15 месяцев).

Сопоставление типов мигрирующих производителей по Гербилю и типов их нерестовых миграций по Бемису и Кайнард показывает их неполное соответствие. Так, с одной стороны, яровые формы (мигранты I и III типов) могут совершать как длинные и короткие одношаговые миграции (мигранты I типа), так и длинные двухшаговые миграции (мигранты III типа). С другой стороны, длинные двухшаговые миграции могут совершать как яровые формы (мигранты III типа), так и озимые формы (мигранты II типа).

По мнению Бемиса и Кайнарда (Bemis, Kynard, 1997) для рыб среднего и малого размера в связи с отсутствием достаточных энергетических запасов длинные двухшаговые миграции невозможны. Лишь для очень крупных видов, таких, как белуга и китайский осетр (*A. sinensis*), вероятно, свойственен этот тип миграций. Единственное место в Северной Америке, где данный тип миг-

рации возможен — это река Колумбия, где очень крупный белый осетр (*A. transmontanus*) исторически нерестился в верховьях. К видам, совершающим длинные двухшаговые миграции, очевидно, также следует отнести белугу и русского осетра.

Для анадромных видов в зависимости от величины реки и протяженности миграционного пути характерно образовывать как яровые формы, совершающие одношаговые миграции, так и озимые, для которых характерны короткие и длинные двухшаговые миграции (Bemis, Kynard, 1997; Гербильский, 1957). Для каждой из этих форм существует своя биологическая специфика, выражающаяся помимо различий во времени захода производителей, степени их готовности к нересту и местах размножения также и в неодинаковой скорости адаптации молоди к солености. Молодь яровых форм этих видов быстрее адаптируется к солености, так как ее покатная миграция короче, а у озимых, скатывающаяся молодь приобретает устойчивость к солености позже. Исследование устойчивости к солености молоди севрюги, белуги и русского осетра разного возраста показало, что уже предличинки севрюги в возрасте 6–8 часов хорошо выдерживают соленость от 8,7 до 10,5‰, такая солеустойчивость у молоди русского осетра возникает лишь в возрасте 17–20 дней, а у белуги на 25 день (Краюшкина, Дюбин, 1974). Экспериментально показано, что личинки адриатического осетра в возрасте 4–12 суток способны выдерживать соленость около 10‰, а особи старше 150 дней — 23‰ (Cataldi et al. 1999).

Прежде чем перейти к анализу типов нерестовых миграций отдельных представителей осетрообразных следует сделать ряд важных замечаний:

1) Следует особо подчеркнуть, что классификация Майерса, так же как и другие, подобные ей, является экологической классификацией видов, а не их нерестовых миграций, хотя в ней и учитывается характер этих миграций. При этом, если для таких групп видов как анадромные, катадромные, потамодромные и океанодромные из самого их определения следует, что они совершают соответственно анадромные, катадромные, потамодромные и океанодромные нерестовые миграции, то для амфидромных форм характер нерестовой миграции может быть различным.

Амфидромные виды не являются аналогом полупроходных рыб по классификации Кесслера (1877), поскольку выходят и в воды с океанической соленостью (например, *Acipenser brevirostrum*), а скорее, как указывалось выше, соответствуют группе «разноводных» по этой классификации. В соответствии с определением амфидромных рыб их миграции из соленой воды в пресную и наоборот, не связаны с размножением. Следовательно, в процессе нерестовых миграций этих видов не происходит смена солености среды. В связи с этим представляется логичным полагать, что у амфидромных рыб, размножающихся в пресной воде, нерестовые миграции могут быть отнесены к потамодромным миграциям (происходят полностью в пресной воде), а у видов, размножающихся в соленой — к океанодромным (происходят полностью в морской воде).

В соответствии с этим разделяют «пресноводную амфидромию» и «морскую амфидромию» (Bemis, Kynard, 1997).

2) Деление осетрообразных на анадромные и потамодромные виды, видимо, не совсем корректно и, в определенной мере условно, поскольку некоторые из видов осетрообразных, относимых к анадромным, образуют и потамодромные формы и популяции. Следовательно, такое деление на видовом уровне искажает представление о биологическом разнообразии форм этих видов. В связи с этим более корректным представляется выделение анадромных и потамодромных форм на популяционном уровне.

3) Отнесение нерестовой миграции к тому или иному типу затрудняется рядом объективных обстоятельств, таких как отсутствие для большинства видов экспериментальных данных по устойчивости взрослых особей к солености, отсутствие четких критериев для определения момента начала нерестовой миграции, расплывчатость понятий «длинная» и «короткая» миграции, отсутствие для большинства видов и популяций данных телеметрии, позволяющих выделить одношаговые и двухшаговые миграции.

Поскольку в классификации Бемиса и Кайнарда нет объективного критерия для разделения миграций на короткие и длинные в предлагаемой нами классификации оно исключено. Возможно, появление в дальнейшем более подробной информации позволит установить такой критерий.

В предлагаемой нами классификации отнесение видов к анадромным сделано на основании данных об их встречаемости в соленой воде и устойчивости рыб к солености. Критерием разделения нерестовых миграций на одношаговые и двухшаговые служили данные об остановке рыб на зимовку, т.е. данные о наличии озимых форм.

С учетом этих замечаний и имеющейся в литературе информации попытаемся определить вероятные типы нерестовых миграций осетрообразных (табл. 3). Представленные ниже сведения относятся к периоду до зарегулирования стока рек плотинами.

В таблице 3 не выделены одношаговые и двухшаговые потамодромные миграции, поскольку информация о нерестовых миграциях потамодромных видов осетрообразных в настоящее время весьма скудна. Одношаговые и двухшаговые потамодромные нерестовые миграции достоверно установлены лишь для короткорылового осетра (*A. brevirostrum*) (Kynard, 1997). Существование этих типов нерестовой миграции не исключено также у сибирского осетра в р. Лене (Соколов, Малютин, 1977).

К анадромным видам относятся белуга (*Huso huso*), калуга (*H. dauricus*), два вида атлантического осетра (*Acipenser sturio* и *A. oxyrinchus*), зеленый осетр (*A. medirostris*), сахалинский осетр (*A. mikadoi*), китайский осетр (*A. sinensis*), белый осетр (*A. transmontanus*), русский осетр (*A. gueldenstaedtii*), персидский осетр (*A. persicus*), адриатический осетр (*A. naccarii*), шип (*A. nudiventris*), севрюга (*A. stellatus*) и псефурус *Psephurus gladius*.

Атлантический осетр (*Acipenser sturio*). Взрослые особи встречаются в Восточной части Атлантического океана до солености 32‰, молодь может несколько лет жить в пресной воде. Имеет яровую и озимую формы (Holcik et al., 1989). Вид предположительно имел туводную (потамодромную) форму в Ладожском озере (Павлов Д.С. и др., 1994). В связи с низкой современной численностью экология этого вида мало изучена. Однако существование у него анадромных яровой и озимой форм, а также потамодромной формы дает основание предполагать, что нерестовые миграции атлантического осетра могут быть как одношаговые и двухшаговые анадромные, так и потамодромные.

Атлантический осетр (*A. oxyrinchus*). Совершает протяженные нагульные миграции в море, однако его крупные неполовозрелые особи могут возвращаться в реку. Самки мигрируют на нерест в р. Гудзон в середине мая и движутся непосредственно к нерестилищам. Сразу после нереста они скатываются в море. Самцы заходят на нерест в апреле, после нереста некоторые из них задерживаются в реке до ноября (Bain, 1997; Smith, Clugston, 1997). Нерестовые миграции этого вида могут быть отнесены к одношаговым анадромным (Bemis, Kynard, 1997).

Русский осетр (*A. gueldenstaedtii*) имеет яровую и озимую формы, в Волге нерестовая миграция достигает максимума в середине лета, но не прекращается полностью и зимой, когда зарегистрированы, хотя и редкие, поимки мигрирующих производителей (Кувшинников, 1937; Лукин, 1947; Елизаров, 1968; Перепелкин, 1970; Павлов А.В., Сливка, 1972; Путилина, Распопов, 1984). В Урале пик хода приходится на конец апреля, в Днепре — в апреле-начале мая. В Куре производители мигрируют с января по октябрь, пик хода наблюдается в апреле-мае. В Дунае отмечаются два пика хода. В Волге вид предположительно образовывал также пресноводную форму (Vlasenko et al., 1989a), однако четких доказательств существования этой формы нами в литературе не обнаружено. В пределах естественного ареала для русского осетра, очевидно, характерны одношаговые и двухшаговые анадромные нерестовые миграции, а для пресноводной формы потамодромные нерестовые миграции.

Персидский осетр (*A. r. persicus*) идет на нерест преимущественно в горные реки (Сефид-Руд и Горган), заходит также на нерест в Волгу. В бассейне Черного моря и Северной части Каспийского моря представлен яровой формой, в р. Самур и реках Южной части Каспийского моря образует яровую и озимую формы (Vlasenko et al., 1989b). В связи с этим нерестовые миграции персидского осетра могут быть отнесены к одношаговым и двухшаговым анадромным.

Адриатический осетр (*A. naccarii*) на нерест идет в первые месяцы года. Размножается в феврале-марте (Павлов Д.С. и др., 1994). В силу небольшого размера нерестовых рек (реки По, Адиджа, Брента, Ливенца, Цетина и др.) и короткого промежутка времени между заходом в реки и нерестом можно полагать, что этот вид совершает одношаговые анадромные нерестовые миграции.

Севрюга (*A. stellatus*). В Волге выделяются яровая и озимая расы, в Куре и Дону нерестовая миграция наблюдается в течение всего года, но имеет два пика — весной и осенью (Shubina et al., 1989). Молодь севрюги, начиная с размера 15,2 см, свободно выдерживает соленость 12,5‰ (Краюшкина, 1983). Существование у севрюги яровых и озимых форм позволяет считать, что этот вид совершает одношаговые и двухшаговые анадромные нерестовые миграции.

Шип (*A. nudiventris*) имеет анадромную и потамодромную (Волга, Урал, Дунай) формы. У анадромной формы в Куре существуют яровая и озимая расы, в Урале — только яровая, в реках Аральского бассейна имел только озимую форму, в Дунае представлен только потамодромной формой (Павлов Д.С. и др., 1994; Sokolov, Vasil'ev, 1989a; Hensel, Holcik, 1997). Очевидно, что эти формы шипа совершают потамодромные, а также одношаговые и двухшаговые анадромные нерестовые миграции.

Таблица 3. Типы нерестовых миграций осетрообразных

Вид	Тип нерестовой миграции			Источник данных
	Потамо- дромная	Анадромная		
		Одно- шаговая	Двух- шаговая	
1	2	3	4	5
<i>Acipenser sturio</i>	+?	+	+	Соколов, 1983; Павлов Д.С. и др., 1994; Holcik et al., 1989
<i>A. gueldenstaedtii</i>	+?	+	+	Гербильский, 1957; Соколов, 1983; Vlasenko et al., 1989a
<i>A. persicus</i>		+	+	Vlasenko et al., 1989b
<i>A. naccarii</i>		+		Павлов Д.С. и др., 1994; Bemis, Kynard, 1997
<i>A. stellatus</i>		+	+	Shubina et al., 1989
<i>A. nudiventris</i>	+	+	+	Sokolov, Vasil'ev, 1989a; Павлов Д.С. и др., 1994
<i>A. mikadoi</i>		+?	+?	Артюхин, Андронов, 1990; Павлов Д.С. и др., 1994
<i>A. sinensis</i>			+	Qiwei Wei et al., 1997
<i>A. oxyrinchus</i>		+		Bain, 1997; Smith, Clugston, 1997
<i>A. medirostris</i>		+?	+?	Соколов, 1983; Bemis, Kynard, 1997
<i>A. transmontanus</i>			+	Bemis, Kynard, 1997
<i>A. brevirostrum</i>	+	+	+	Bain, 1997; Kynard, 1997
<i>A. ruthenus</i>	+			Sokolov, Vasil'ev, 1989b
<i>A. baerii</i>	+			Подлесный, 1955; Соколов, Малютин, 1977; Рубан, 1999; Sokolov, Vasil'ev, 1989c
<i>A. dabryanus</i>	+?			Ping Zhuang et al., 1997

Таблица 3 (ркончание)

1	2	3	4	5
<i>A. shrenckii</i>	+?			Свирский, 1967; Krykhtin, Svirskii, 1997
<i>A. fulvescens</i>	+?			Павлов Д.С. и др., 1994; Bemis, Kynard, 1997; Ferguson, Duckworth, 1997
<i>Huso huso</i>		+	+	Pirogovskii et al., 1989
<i>H. dauricus</i>	+?	+?	+?	Свирский, 1967; Krykhtin, Svirskii, 1997
<i>Polyodon spathula</i>	+?			Павлов Д.С. и др., 1994; Bemis, Kynard, 1997; Graham, 1997
<i>Psephurus gladius</i>	+?	+?	+?	Zhu, 1963; Li, 1965; Anonimus, 1988; Bemis, Kynard, 1997; Qiwei Wei et al., 1997;
<i>Scaphirhynchus albus</i>	+?			Bemis, Kynard, 1997; Keenlyne, 1997
<i>S. platorhynchus</i>	+?			Bemis, Kynard, 1997; Keenlyne, 1997
<i>S. suttkusi</i>	+?			Bemis, Kynard, 1997; Keenlyne, 1997
<i>Pseudoscap hirhynchus fedtschenkoi</i>	+?			Birstein, 1997; Zholdasova, 1997
<i>P. hermanni</i>	+?			Тлеуов, Сагитов, 1973; Birstein, 1997; Zholdasova, 1997
<i>P. kaufmanni</i>	+?			Тлеуов, Сагитов, 1973; Birstein, 1997; Zholdasova, 1997

Примечание. Знаком +? обозначены вероятные, но точно не установленные типы нерестовых миграций.

Сахалинский осетр (*A. mikadoi*) заходит на нерест в основном в короткую и быструю реку Туманная (бывш. Тумнин), впадающую в Татарский пролив. Вероятно, имеет обе сезонные формы — яровую и озимую (Артюхин, Андронов, 1990; Павлов Д.С. и др., 1994). В целом биология этого редкого вида изучена еще очень слабо. Предположительное существование яровой и озимой форм, в свою очередь, дает основание предполагать, что они совершают одношаговые и двухшаговые анадромные нерестовые миграции.

Китайский осетр (*A. sinensis*). Производители заходят в р. Янцзы в июне-июле из Восточно-Китайского моря, до строительства плотин они поднимались вверх по реке на 2500–3300 км. Вероятно, этот вид представлен озимой формой, поскольку зрелые производители встречались в районе нерестилищ в октябре и ноябре. Взрослые особи массой 25–250 кг встречаются в Восточно-

Китайском и в Желтом морях (Qiwei Wei et al., 1997). Предположительно совершает двухшаговые анадромные нерестовые миграции (Bemis, Kynard, 1997).

Зеленый осетр (*A. medirostris*), заходящий в реки восточной части Тихого океана, совершает анадромные нерестовые миграции (Павлов Д.С. и др., 1994; Bemis, Kynard, 1997). Более подробные сведения отсутствуют.

Белый осетр (*A. transmontanus*) совершает двухшаговые анадромные нерестовые миграции. До строительства плотин мигрировал на нерест в верхние участки р. Колумбия (Bemis, Kynard, 1997).

Короткорылый осетр (*A. brevirostrum*). Миграции этого вида детально изучены методами телеметрии, поэтому мы остановимся на них более подробно. В крайней северной части ареала взрослые особи обитают в соленой воде в течение всего года или большую его часть. Некоторые взрослые особи зимуют в морской воде с соленостью 30‰ (Kynard 1997). Вероятно, нерестовые миграции этих популяций являются анадромными. Взрослые рыбы из рек, расположенных южнее, ближе к центру ареала (от Мерримак Ривер до Дэлавер Ривер) используют соленую воду в наименьшей степени. Взрослые питаются и нерестятся в пресной воде годами и заходят в соленую воду обычно только случайно (Kynard 1997). Такой способ использования пресной и соленой воды называется пресноводной амфидромией (Kieffer, Kynard, 1993). Нерестовые миграции этих популяций происходят полностью в пресной воде и могут считаться потамодромными. Взрослые особи в южных реках Кэйп ФEAR (Cape Fear), Пи Ди (Pee Dee), Саванна (Savannah) и Алтамаха (Altamaha) питаются или на стыке пресных и соленых вод или немного выше по течению, заходя в воду с высокой соленостью или случайно, или на длительный период осенью и зимой. Эти южные популяции, по-видимому, используют пресные воды в наименьшей степени, по сравнению с другими (Kynard 1997). Нерестовые миграции этих популяций, видимо, следует считать анадромными.

У короткорылого осетра тип нерестовой миграции варьирует. Выделяются одношаговая миграция, совершаемая весной за несколько недель до нереста в конце зимы или весной перед нерестом и двухшаговая миграция, состоящая из осенней миграции, в результате которой рыбы перемещаются к местам вблизи нерестилищ для зимовки, и, затем, из короткой миграции, сходной с одношаговой, для нереста. Половозрелые рыбы в реках Мерримак (Merrimack), Коннектикут (Connecticut) и Делавэр (Delaware), зимующие на расстоянии менее 25 км ниже нерестилищ, совершают одношаговую миграцию. В р. Коннектикут из производителей осетра, которые осенью, предшествующей нересту должны преодолеть 80 км или более, 70% совершают двухшаговую миграцию и 30% совершают одношаговую миграцию весной. У производителей осетра в этой реке, которые в связи с их осенней дислокацией должны преодолевать 140 и более км чтобы отнереститься, одношаговая весенняя миграция не обнаружена (Kynard, 1997). В Сент Джон Ривер (Saint John River) производители осетра совершают двухшаговую нерестовую миграцию (Kynard, 1997). Большая часть

производителей в южных реках (Саванна, Алтамаха, Пи Ди) совершают одношаговую миграцию протяженностью 200 км и более в конце зимы. В р. Алтамаха отмечены и осенние и весенние миграции осетра. Несмотря на то, что некоторые производители короткорылового осетра мигрируют в южных реках осенью, а другие весной, все они нерестятся вместе в одно и то же время (Kupard, 1997). Таким образом, короткорылый осетр в северной части ареала совершает двухшаговые нерестовые миграции; в центральной части ареала — одношаговые и двухшаговые потамодромные нерестовые миграции; в южной части ареала — одношаговые анадромные нерестовые миграции.

Белуга (*Huso huso*) на всем ареале образует яровую и озимую формы. В Дунае нерестовая миграция наблюдается в течение всего года, но при этом отмечаются два пика хода, свойственные яровой и озимой группировкам (Pirogovsii et al., 1989). Учитывая наличие сезонных рас и протяженность нерестовых миграций до зарегулирования нерестовых рек, можно сказать, что белуге были свойственны одношаговые и двухшаговые анадромные нерестовые миграции.

Калуга (*H. dauricus*) обитает в р. Амуре и образует 4 популяции: первая живет в эстуарии и солоноватых водах Охотского и Японского морей, вторая — в нижнем течении Амура, третья в среднем течении Амура, четвертая в нижнем течении рек Зея и Буряя (Свирский, 1967, Krykhtin, Svirskii, 1997).

Первая, эстуарная популяция имеет две экологические формы — пресноводную и солоноватоводную. Пресноводная, наиболее многочисленная, питается только в пресной воде. Солоноватоводная зимует в реке или эстуарии и в конце июня — июле мигрирует в солоноватые воды эстуария, северную часть Татарского пролива и в южную часть Сахалинского залива в воды с соленостью до 12-16‰. Осенью с повышением солености она возвращается в реку. Нерестовая миграция большей части эстуарной популяции происходит осенью и в начале зимы, производители зимуют в реке и нерестятся весной в 50-1000 км от устья Амура. Лишь около 5% производителей этой популяции мигрируют на нерест весной. Часть молодежи эстуарной популяции задерживается в нижнем Амуре на 2–5 лет и питается вместе с молодеью нижеамурской популяции.

Существование отдельной нижеамурской популяции, на наш взгляд, сомнительно, поскольку она нерестится в то же время и на тех же нерестилищах, что и эстуарная, и каких-либо критериев разделения этих популяций авторы не приводят (Krykhtin, Svirskii, 1997). Видимо, речь может идти о единой лиманной популяции, часть особей которой выходит на нагул в прибрежные воды Охотского и Японского морей, а на зимовку возвращаются в реку, т.е. совершают обычную зимовальную миграцию и, таким образом, эта популяция калуги может рассматриваться как амфидромная.

Среднеамурская и зейско-буреинская популяции калуги крайне малочисленны и недостаточно изучены.

Приведенные данные свидетельствуют о нечеткости выделения отдельных популяций и форм калуги. Тем не менее, имеющиеся сведения не позволяют исключить возможность существования у калуги ни одного из указанных в таблице 1 типов нерестовых миграций.

Псефурус (*Psephurus gladius*) в настоящее время крайне малочислен, населяет среднее течение Янцзы и ряд ее крупных притоков. Известно, что ранее выходил в Восточно-Китайское море (Anonymous, 1988), встречается в реке Желтой и Желтом море (Zhu, 1963; Li, 1965), поэтому он предположительно считается анадромным видом. Его миграции, в том числе нерестовые не изучены (Quiwei Wei, et al., 1997). На наш взгляд, можно предположить, что этому виду наряду с анадромными свойственны и потамодромные нерестовые миграции.

К потамодромным видам можно отнести сибирского осетра, озерного осетра (*Acipenser fulvescens*), амурского осетра (*A. schrenckii*), стерлядь (*A. ruthenus*), речного осетра (*A. dabryanus*), веслоноса (*Polyodon spathula*), лопатоносов (*Scaphirhynchus albus*, *S. platorhynchus*, *S. suttkusi*), лжелопатоносов (*Pseudoscaphirhynchus fedtschenkoi*, *P. kaufmanni*, *P. hermanni*).

Сибирский осетр (*Acipenser baerii*) в больших реках (Лена, Енисей) образует непрерывные ряды популяций — популяционные континуумы (Рубан, 1998, 1999), при которых популяция осетра данной реки состоит из ряда популяций более низкого ранга, населяющих определенный участок реки. Такая популяционная структура возможна лишь в случае, когда в онтогенезе особи отдельных популяций, составляющих популяционный континуум, совершают кольцевые миграции, описанные для других пресноводных рыб (Павлов Д.С., 1986), т.е. молодь после вылупления скатывается на определенное расстояние и затем поднимается вверх по течению реки, осваивая нагульный ареал популяции, включающий также и площадь нерестилищ. Нерестовые миграции сибирского осетра изучены недостаточно, однако, по имеющимся данным (Подлесный, 1955; Соколов, Малютин, 1977, Рубан, 1999) можно предполагать, что для этого вида характерны как одношаговые, так и двухшаговые потамодромные нерестовые миграции.

Речной осетр (*A. dabryanus*) — встречается в среднем и верхнем течении Янцзы, ряде ее крупных притоков и озерах Донтиху и Поян, соединяющихся с Янцзы. Он не совершает протяженных миграций, в этом отношении его поведение сходно с амурским осетром. Мечением установлено, что он в течение 2–240 дней перемещается всего на несколько километров вверх или вниз по течению. При нерестовой миграции не образует скоплений, производители перемещаются поодиночке (Ping Zhuang et al., 1997). Нерестовые миграции этого вида, вероятно, можно отнести к одношаговым потамодромным.

Стерлядь (*A. ruthenus*). Популяционная структура и миграционные циклы, вероятно, сходны с описанными для сибирского осетра. Для волжской стерляди показано, что ее молодь скатывается с мест размножения вплоть до дельты реки, ее мальки встречаются в протоках дельты, преимущественно в их верх-

них участках и не выходят в море (Чугунов, 1928; Константинов, 1953; Павлов Д.С. и др., 1981; Калмыков, 2005). Нерестовые миграции этого вида изучены недостаточно, но видимо, также как и у сибирского осетра могут быть отнесены к одношаговым и двухшаговым потамодромным миграциям (Калмыков, 2005).

Амурский осетр (*A. schrenckii*). Нерестовые миграции этого вида изучены недостаточно. Его производители начинают подниматься к нерестилищам осенью, нерестовая миграция продолжается весной. В целом его нерестовые миграции сходны с таковыми у калуги (Свирский, 1967; Krykhtin, Svirskii, 1997) и их можно предположительно отнести к одношаговым и двухшаговым потамодромным.

Озерный осетр (*A. fulvescens*). Его миграции изучены недостаточно. Обитание этого вида в крупных пресноводных бассейнах Миссисипи и Великих озер дает возможность предполагать, он совершает одношаговые и двухшаговые потамодромные нерестовые миграции (Павлов Д.С. и др., 1994; Bemis, Kynard, 1997; Ferguson, Duckworth, 1997).

Лопатоносы. Их миграции, в том числе нерестовые, практически не изучены. Однако, обнаруженные у *Scaphirhynchus platorhynchus* из разных участков Миссури морфологические различия (Keenlyne et al., 1994) свидетельствуют о наличии ряда оседлых популяций, не совершающих протяженных миграций. Вероятно, этот вид совершает одношаговые или двухшаговые потамодромные нерестовые миграции.

Лжелопатоносы (*Pseudoscaphirhynchus fedtschenkoi*, *P. kaufmanni*, *P. hermanni*) — типично речные рыбы (Тлеуов, Сагитов, 1973; Павлов Д.С. и др., 1994; Birstein, 1997; Zholdasova, 1997). Их нерестовые миграции несомненно являются потамодромными, но более подробная их классификация требует специальных исследований.

Веслонос (*Polyodon spathula*) — потамодромный вид, населяет бассейн р. Миссисипи (притоки Огайо, Миссури, Иллинойс) и другие реки, впадающие в Мексиканский залив (Павлов Д.С. и др., 1994; Bemis, Kynard, 1997; Graham, 1997). Данные о миграциях не обнаружены. В силу пресноводного образа жизни нерестовые миграции должны быть отнесены к потамодромным.

В рассмотренных выше экологических классификациях рыб, в частности осетровых, основное внимание уделяется нерестовым миграциям, значительно меньшее — остальным миграциям: покатным, зимовальным, нагульным, которые вместе с нерестовыми составляют миграционный цикл того или иного вида. Имеющаяся к настоящему времени информация о миграционных циклах, устойчивости осетровых к солености недостаточна для больших обобщений и подчас не дает возможности с определенностью отнести вид к потамодромным или анадромным. В частности, как было показано выше, калуга нижне-амурской популяции может с равным успехом быть отнесена, как к анадромным, так и к амфидромным рыбам. Тем не менее, рассматривая миграционный

цикл осетровых в целом, можно выявить ряд интересных моментов.

Для потамодромных видов, таких, как сибирский осетр и стерлядь характерен ряд адаптаций, сокращающих покатную миграцию личинок и молоди и предотвращающих их выход в соленые воды.

В случае с сибирским осетром ограничению пассивного сноса молоди течением способствует более высокая по сравнению с анадромными осетровыми Каспийского бассейна скорость постэмбрионального развития и практически полное отсутствие у личинок периода питания в толще воды (Яковлева, 1954; Малютин, 1980). Молодь стерляди также имеет ряд адаптаций, ограничивающих покатную миграцию и снижающих ее скорость. С началом активного питания стерлядь практически полностью переходит к донному образу жизни и не совершает подъемов в толщу воды, ее плавательная способность меньше, чем у севрюги, она предпочитает находиться в углублениях дна реки, где нет прямодействующих потоков воды, практически не отрывается от дна и имеет с ним тактильную связь (Павлов Д.С. и др., 1981).

Особенности покатной миграции молоди анадромных видов в значительной степени определяются ее протяженностью, зависящей от расположения нерестилищ и, соответственно от протяженности нерестовой миграции производителей. У волжской белуги, совершавшей до зарегулирования реки более протяженные нерестовые миграции, чем русский осетр и севрюга, предличинки относительно дольше находятся в толще воды по сравнению с осетром, имеют большую плавучесть, их энергетические затраты на поддержание в толще воды меньше. Плавательная способность у мальков белуги меньше, чем у русского осетра и севрюги. В связи с этим скорость покатной миграции молоди белуги больше по сравнению с молодью этих видов (Павлов Д.С. и др., 1981).

Таким образом, у осетровых, представленных в основном анадромными и потамодромными видами, существует четкая связь между типом нерестовой миграции производителей и особенностями покатной миграции молоди.

В целом можно прийти к заключению, что осетрообразные обладают значительным разнообразием нерестовых миграций как в пределах отряда, так и внутри отдельных видов. В связи с этим представляется более целесообразным характеризовать нерестовые миграции отдельных популяций и внутривидовых форм, а не видов в целом. Объективные трудности в классификации нерестовых миграций связаны не только с отсутствием для большинства видов экспериментальных данных по устойчивости взрослых особей к солености, о чем было сказано выше, но также и четких критериев для определения момента начала нерестовой миграции, данных телеметрии, позволяющих выделить одношаговые и двухшаговые миграции и расплывчатостью понятий «длинная» и «короткая» миграции. Несомненно, что получение недостающих данных поможет уточнить предлагаемую классификацию нерестовых миграций осетрообразных.

2.2. Материал и методы исследования

Материалы для изучения нерестовых, посленерестовых миграций, оценки численности и биомассы нерестовых частей популяций белуги, русского осетра и севрюги в Волге были собраны на экспериментальных тоневых участках Центрального научно-исследовательского института осетрового рыбного хозяйства (ЦНИОРХ) и Каспийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства (КаспНИРХ) в 1977–1999 гг.

2.2.1. Изучение динамики интенсивности нерестовой миграции осетровых в р. Волге и их численности

Проведение этих исследований базируется на анализе одних и тех же данных — величине улова на промысловое усилие, что следует учитывать при чтении разделов книги, касающихся оценки численности нерестовых частей популяций осетровых. В работе использованы данные, собранные на протяжении 22 лет с 1978 по 1999 г. на контрольных тоневых участках (тонях) ЦНИОРХ и КаспНИРХ, расположенных в различных участках дельты р. Волги — тонях «Мужичья» и «Балчуг» (выше зоны промысла), тоне «Чкаловская» (лицевая тonya на Главном банке в западной части дельты), тоне «Средне-Рытая» (центральная часть дельты реки, Кировский банк), тоне «5-я Огневка» (восточная часть дельты на Белинском банке) (рис. 4). Лов рыбы производился с марта по ноябрь речными закидными неводами. Всего было проанализировано более 136 тыс. севрюги, 55 тыс. белуги, 250 тыс. экз. русского осетра. Мигрирующих производителей осетровых измеряли, взвешивали. Возраст оценивали по спицам маргинальных лучей грудного плавника (Чугунова, 1959).

В работе также использованы опубликованные материалы по промысловым уловам (Гуревич, Лопатин, 1962; Коробочкина, 1964; Лопатин, Ворошили-на, 1974; ежегодные статистические сборники ЦНИОРХ и КаспНИРХ; данные АО Каспрыба, АОЗТ АРКС), возрасту, численности, биомассе осетровых (Павлов А.В., 1971, 1972; Павлов А.В. и др., 1986; Сливка и др., 1979, 1982, Распопов, 1992); пропуску производителей осетровых на нерестилища (Павлов А.В., Сливка, 1972).

Относительную численность мигрирующих производителей осетровых оценивали по средним уловам на одно притонение речного закидного невода. Абсолютная численность мигрирующих в Волгу осетровых рассчитывалась как сумма количества выловленных и пропущенных на нерестилища рыб. За промысловый запас принимали общую биомассу производителей, зашедших в реку для нереста, оцененную по биостатистическому методу (Державин, 1922, 1947). При изучении состояния запасов учитывали величину ежегодного пополнения за счет искусственного и естественного воспроизводства. Пополнение от естественного

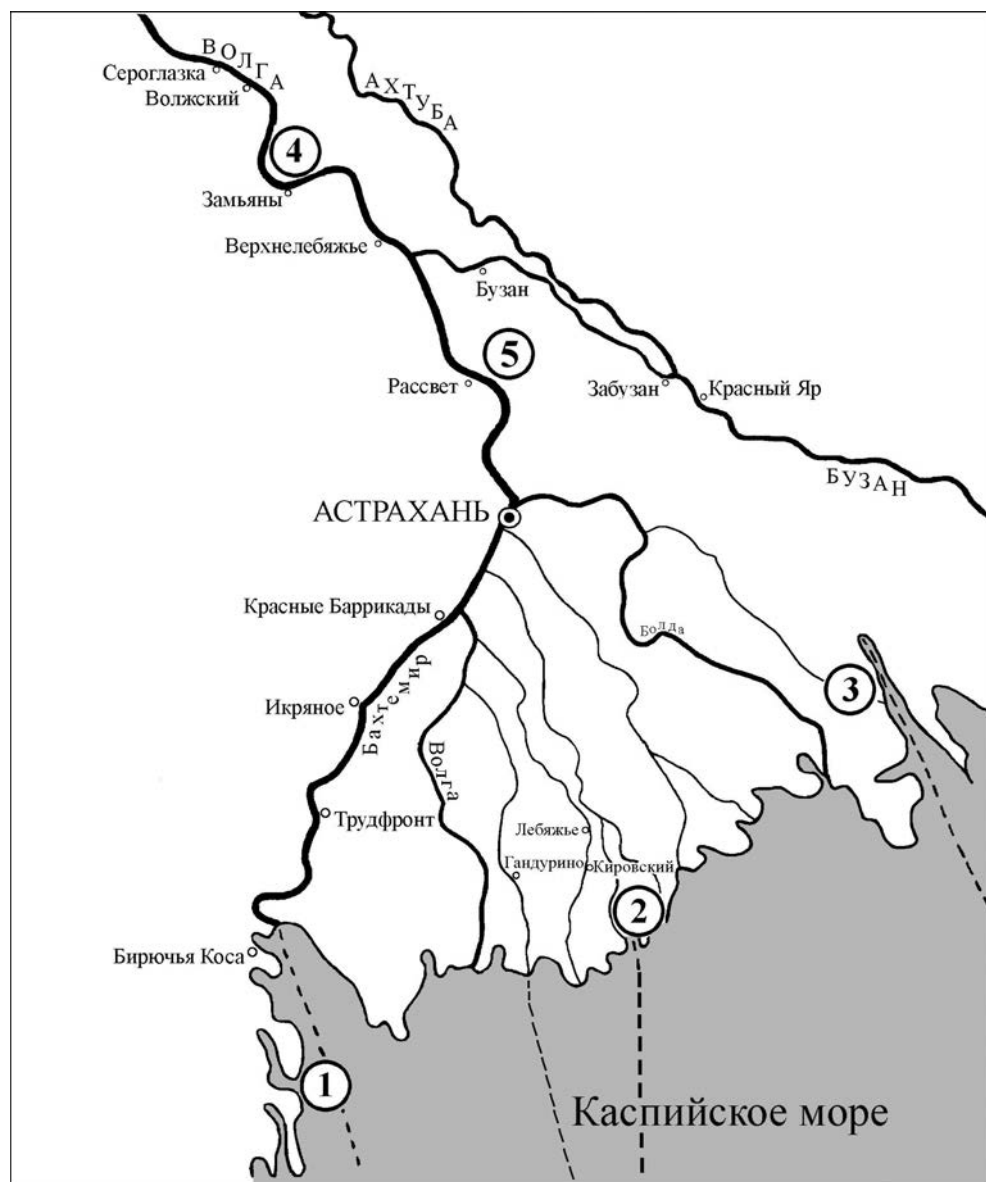


Рис. 4. Схема расположения контрольных тоневых участков ЦНИОРХ и КаспНИРХ. 1 — тоня «Чкаловская» (Главный банк), 2 — тоня «Средне-Рыгтая» (Кировский банк), 3 — тоня «5-я Огневка» (Белинский банк), 4 — тоня «Мужичья» (р. Волга выше зоны промысла), 5 — тоня «Балчуг» (р. Волга выше зоны промысла).

го воспроизводства оценивали по данным количественного учета икры и личинок в реке (Дюжиков, 1960; Шилов, 1966; Алявдина, 1951; Хорошко, 1967, 1970, 1972 1973; Хорошко и др. 1971, 1972; Власенко, 1978, 1979; Сливка и др. 1984; Вещев, 1989, 1991, 1992, 2000; Новикова, 1989, 1992; Распопов и др., 1991, 1992).

Сведения об объемах выпуска молоди волжскими рыболовными заводами взяты из ежегодных статистических сборников ЦНИОРХ и КаспНИРХ.

В настоящей работе использованы опубликованные данные о количестве пропускаемых на нерестилища Нижней Волги производителей осетровых (Павлов А.В., 1967, 1972; Сливка, Павлов, 1982; Ходоревская, 1986, 1997; Ходоревская и др., 1997), которые в основном были рассчитаны по методике используемой в КаспНИРХ и разработанной Е.Л. Вереиным. В соответствии с этой методикой абсолютная численность производителей осетровых, прошедших на нерестилища через створ контрольной тони выше зоны промысла («Мужичья») (N_m) за период времени « m » суток, определяется по формуле:

$$N_m = a \times A_{\text{ср}} \times Q_{\text{ср}},$$

где a — коэффициент, равный 432×10^3 при $m = 5$ суток и 864×10^3 при $m = 10$ суток; при $m = 6$ или 11 суток, он равен $518,4 \times 10^3$ и $950,4 \times 10^3$, соответственно,

$Q_{\text{ср}}$ — средний вылов мигрирующих производителей на одно притонение в экземплярах, за период m суток,

$A_{\text{ср}}$ — коэффициент пропуска рыбы через тоню, зависящий от уровня воды.

2.2.2. Изучение влияния факторов среды на интенсивность нерестовой миграции осетровых

Исследования влияния температуры воды, уровня режима и мутности на интенсивность нерестовой миграции осетровых проводили в основном на тоне «Чкаловская» с 1974 по 1995 г. Значения указанных факторов были получены в Гидрометеоцентре г. Астрахани. Тоня «Чкаловская» расположена наиболее близко к морю, поэтому на полученных здесь данных об интенсивности миграции производителей не сказывается влияние промысла.

Для анализа интенсивности нерестовой миграции нами использованы относительная величина улова на промысловое усилие (экз./ притонение).

Оценка влияния указанных факторов среды на количественные показатели нерестовой миграции производителей осетровых проводилась методами регрессионного многофакторного анализа. При этом за пороговый уровень значимости принято значение вероятности равное 0,05.

2.2.3. Изучение сезонной и суточной динамики нерестовой миграции осетровых в р. Волге

Исследование поведения производителей осетровых во время их нерестовой миграции в р. Волге выполнено на многолетних материалах, собранные на контрольных тоневых участках, расположенных в различных районах дельты Волги. Проанализированы промысловые уловы осетровых 1978–1981 гг. в различное время суток на Главном банке — лицевой тоне «Чкаловская» на Кировском банке — тоне «Средне-Рытая» и выше зоны промысла — на тоне «Балчуг» (рис. 4).

Таблица 4. Объем исследованного материала при анализе суточной динамики нерестовой миграции осетровых

Сезон наблюдений	Количество суточных станции	Число притонений	Число рыб		
			Осетр	Севрюга	Белуга
Главный банк, тона «Чкаловская», 1978–1981 г.					
Весна	18	439	7231	15111	49
Лето	29	451	20685	5943	47
Осень	6	158	3003	358	86
Кировский банк, тона «Средне-Рытая», 1979 г.					
Весна	5	122	2784	2497	
Лето	11	209	4052	177	
Осень	4	125	654	133	
Зона выше промысла, тона «Балчуг», 1978 г.					
Лето	7	57	2675	1478	22

Таблица 5. Продолжительность временных периодов с различным уровнем освещенности

Сезон наблюдений	Периоды суток			
	Предрассветный	Дневной	Сумеречный	Ночной
Весна	5.00–6.30	6.31–20.25	20.26–21.50	21.51–4.59
Лето	3.50–5.40	5.41–21.40	21.41–23.05	23.06–3.49
Осень	5.24–7.00	7.01–18.30	18.31–20.20	20.21–5.23

Наблюдения вели весной летом и осенью. Лов производили речными закидными неводами. Всего проконтролировано 1 561 притонение, выполнено 80 суточных станций, отловлено 76 985 экз. осетровых (табл. 4).

При анализе суточной динамики интенсивности нерестовой миграции за светлое время принимали время от восхода солнца до заката, за темное — от заката до восхода. Для получения более точных результатов сутки подразделяли на: предрассветный, дневной, сумеречный и ночной периоды. Время наступления и окончания каждого периода указано в таблице 5.

2.2.4. Изучение распределения производителей осетровых в период нерестовой миграции

Исследования проводились в мае-июне 1973 г. на Главном банке, тоне «9-я Огневка». При исследовании горизонтального распределения было поймано 171 экз. севрюги и 102 экз. русского осетра. Распределение осетровых в русле реки определялось по объячеиванию производителей в плавных сетях. Экспериментальный участок шириной 150–180 м был разбит от правого к левому берегу на

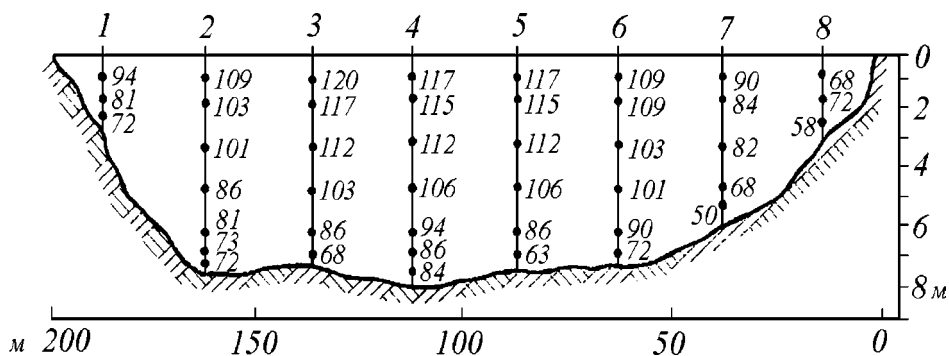


Рис. 5. Гидравлический разрез экспериментального участка по изучению нерестовой миграции рыб. На вертикалях с точками указаны скорости течения (в см/сек), по горизонтали указана ширина реки (в м), по вертикали — глубина (в м) (Павлов Д.С., 1979).

8 равных зон (рис. 5). Плавная сеть длиной 100 м захватывала при облове одновременно 4 зоны (иногда 3), лов производили через каждые 2 часа. Всего проведено 4 суточных станции.

2.2.5. Изучение плавательной способности производителей осетровых в полевых условиях

Для изучения плавательной способности производителей осетровых использовали гидродинамический лоток размером 6,0 × 0,8 × 1,0 м (рис. 6), выполненный

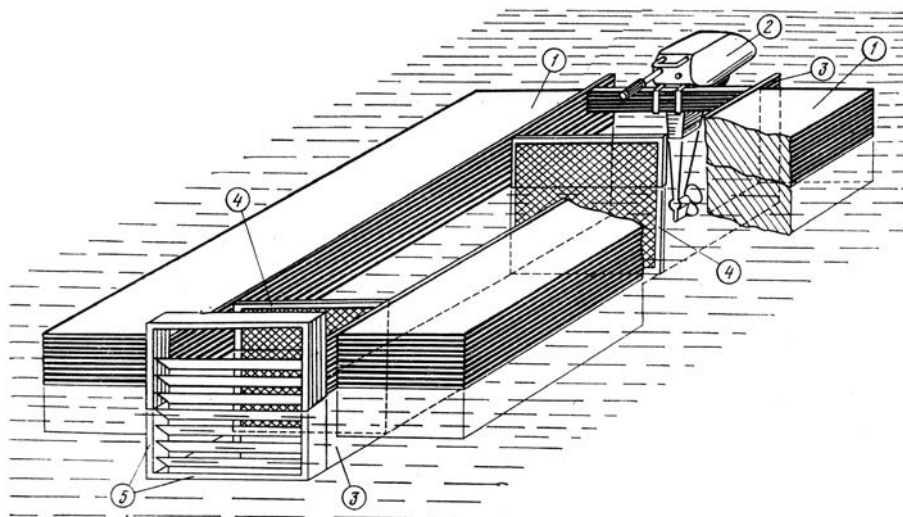


Рис. 6. Плавучий гидродинамический лоток. 1 — понтон; 2 — мотор; 3 — лоток; 4 — заградительные решетки; 5 — распределительная решетка (Павлов Д.С., 1979).

ный из дерева, обтянутый полиэтиленовой пленкой. Работы проводили в мае - июне 1973 г. на Главном банке, на тоне «Чкаловская». Создание потока воды в эксперименте осуществлялось за счет транзитной скорости течения реки с дополнительным увеличением ее до 0,95–1,1 м/с за счет отсасывания воды винтом подвешенного лодочного мотора «Нептун» (выхлопные газы от мотора отводили в сторону). При работе использовано 73 экз. севрюги и 45 экз. русского осетра. До опыта рыба содержалась в прорези в течение 24–48 час.

2.3. Временная характеристика нерестовой миграции осетровых

Анадромная нерестовая миграция в Волгу у осетровых осуществляется после периода нагула рыб в Каспийском море. Рыбы перестают потреблять пищу и начинают миграцию в реку. По мнению Н.Л. Гербильского (1957), необходимым условием начала анадромной миграции производителей осетровых является достижение определенной стадии зрелости гонад. Повышение активности нейросекреторной и эндокринной систем, стимулируют начало этой миграции (Баранникова, 1975). Обнаружена тесная связь уровня метаболизма осетровых со сроками их миграции в реку (Шелухин, 1974). Кроме этого показано, что такие факторы как: температура, уровень и мутность воды являются важными внешними стимулами нерестовой миграции анадромных осетровых (Баранникова, 1951; Городничий, 1955; Козловский, 1956; Rostami, 1961; Песериди, Чертихина, 1967; Harden Jones, 1968; Павлов А.В., Журавлева, 1989; Журавлева, 2000; Сливка, Довгопол, 1982).

Структура разных популяций осетровых неодинакова, что связано с особенностями обитания вида в разных частях ареала (Баранникова, 1975). Мигрирующие в Волгу осетровые, разделяются на две формы или расы (Берг, 1934). Одна часть производителей мигрирует в реку незадолго до нереста весной или летом и называется яровой. Другая часть производителей начинает миграцию поздней весной или летом, проводит в реке до нереста многие месяцы, зимуя в ней, и размножается весной. Эти особи названы озимыми (Берг, 1934, 1953). Производители этих двух рас осетровых мигрируют в различном физиологическом состоянии.

Перед началом нерестовой миграции осетровых производители подходят к устьям рек. Яровые производители осетровых мигрируют осенью из среднего и южного районов в северную часть Каспийского моря и с понижением температуры воды до 4–6 °С начинают концентрироваться на свале глубин и во впадинах северной части Каспийского моря. Наибольшие их скопления на протяжении последних 45 лет наблюдались в западном районе северной части моря в районе банок Тбилиси и Средней Жемчужной. В центральном и восточном районах северной части моря у банки Ракушечная и в Уральской впадине концентрации осетровых в это

время незначительны и представлены главным образом русским осетром и белугой (Державин, 1922; Легеза, Маилян, 1972; Легеза, 1974; Пироговский, 1978, 1981; Ходоревская, Красиков, 1995, 1999, 2000). Производители яровой расы зимуют в предустьевых пространствах рек на глубине 1,8–3,6 м, где доля половозрелых рыб у белуги составляла 66,7–83,0 %, у осетра — 63,1–75,0 %, у севрюги — 100,0 % (Сливка, 1974). Низкие температуры воды не являются препятствием для их зимовки и питания в этом районе (Сливка, 1974; Пироговский, 1978, 1981).

Производители озимой расы также концентрируются в северной части моря. С конца весны и до глубокой осени начинают свою нерестовую миграцию в реку и, достигнув мест нереста, они зимуют. Зимовка происходит в глубоководных частях рек (Павлов А.В., Елизаров, 1968). Весной производители нерестятся на сохранившихся нерестилищах Волги.

2.3.1. Сезонная динамика нерестовой миграции осетровых

Белуга. По мнению многих исследователей, миграция белуги в реку начинается подо льдом, в январе – начале апреля (Гримм, 1898; Бабушкин, Борзенко, 1951; Баранникова, 1975; Распопов, 1992). Максимум миграции отмечен осенью — в августе-сентябре. Однако известно, что производители белуги совершают нерестовую миграцию в течение всей зимы. Белуга даже в суровые зимы (1968–1969 гг.), когда температура воды у дна не превышала 0–0,2 °С, не прекращала своей миграции к местам размножения, хотя в меньших количествах, чем осенью (Елизаров, 1968; Перепелкин, 1970; Павлов А.В., Сливка, 1972; Распопов, Путилина, 1989). Нерестовая миграция производителей белуги зимой нами наблюдалась с января до распаления льда в марте. Зимой во время нерестовой миграции до 70% особей белуги избирали поверхностные слои воды, в толще воды мигрировали 30%, интенсивность миграции увеличивалась от января к марту, достигая максимума в конце февраля – середине марта (Распопов, Путилина, 1989). Двигается она, как в придонных слоях, так и непосредственно подо льдом, касаясь спинными жучками его нижней поверхности, о чем свидетельствуют стертые жучки мигрантов. По нашим данным пик весеннего хода белуги приходится обычно на начало или середину апреля (рис. 7), с начала мая он начинает затухать.

Весной, по нашим наблюдениям, нерестовая миграция белуги происходила при температуре воды от 0,5 до 7–8 °С, осенью при более широком диапазоне температур от 26 до 10 °С.

Наибольшее количество производителей белуги озимой расы мигрировало в Волгу в сентябре-октябре (рис. 8). Эта раса в Волге составляла по численности около 70–75 % от общего количества рыб этого вида.

Анализ множественной корреляции между интенсивностью нерестовой миграции белуги, уровнем воды в реке, ее температурой и мутностью показал, что существует отрицательная связь интенсивности нерестовой миграции яровой

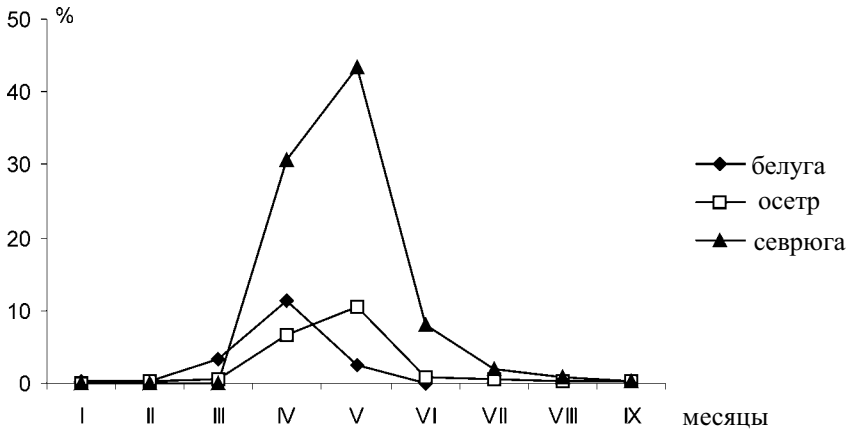


Рис. 7. Динамика нерестовой миграции производителей яровых рас осетровых в Волгу (за 100% принята суммарная численность производителей соответствующего вида за 1978–1996 гг.: белуги 13261 экз., русского осетра 507 123 экз., севрюги 357 877 экз.)

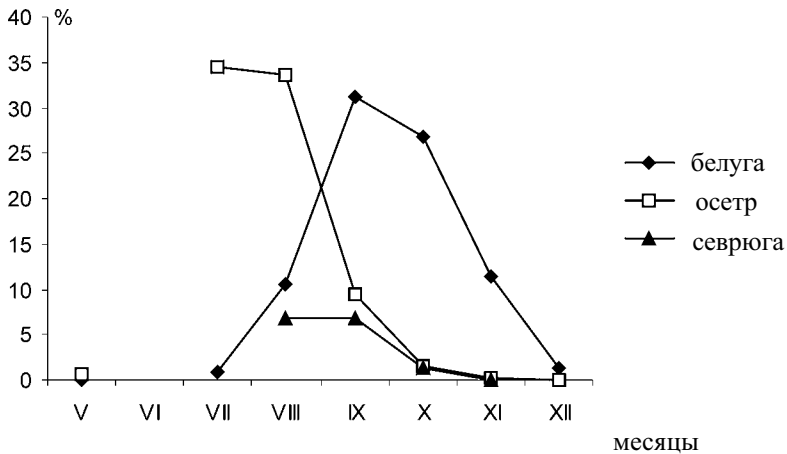


Рис. 8. Динамика нерестовой миграции производителей озимой расы осетровых в Волгу (за 100% принята суммарная численность производителей соответствующего вида за 1978–1996 гг.: белуги 13261 экз., русского осетра 507 123 экз., севрюги 357 877 экз.)

расы и температуры при исключенном влиянии уровня и мутности воды (табл. 6). При максимальных температурах воды производители белуги в уловах в дельте реки практически не встречались. Поскольку температура воды прямо связана с солнечной радиацией, то повышение последней вызывает снижение интенсивности анадромной миграции. Связь между уровнем воды в реке и интен-

Таблица 6. Значения частных коэффициентов корреляции (r) интенсивности нерестовой миграции производителей белуги с температурой воды при исключенном влиянии уровня и мутности воды

Сезонная раса	r	P
Яровая	-0,39	<0,001
Озимая	-0,10	>0,05

сивностью миграции белуги при исключенном влиянии температуры и мутности не обнаружена.

Связь между интенсивностью миграции белуги и мутностью воды при исключенном влиянии ее температуры и уровня также не обнаружена.

Русский осетр. В литературе существуют различные точки зрения на динамику нерестового хода осетра. Приверженцы точки зрения о существовании двух максимумов хода осетра считали, что они приходятся на весну и осень (Тихий, 1933; Голованов, 1940; Державин, 1947) или на конец мая и июнь – июль (Беляев, 1932). Другие исследователи считали, что существует один летний пик нерестовой миграции (Киселевич, 1926; Бабушкин, Борзенко, 1951; Французов, 1960; Павлов А.В., 1964, 1970, 1971, 1972, 1973, 1974, 1976, 1986; Батычков, 1965; Вовк, 1966). Следует отметить, что указанные точки зрения не учитывали существования у русского осетра сезонных рас.

Нерестовая миграция русского осетра начинается при низких температурах воды (0,2–4 °С) в марте (Гримм, 1898; Державин, 1913; Беляев, 1932; Кувшинников, 1937; Голованов, 1940; Берг, 1953; Бабушкин, Борзенко, 1951; Павлов А.В., 1964, 1970, 1971, 1972, 1973, 1974, 1976, 1986; Вовк, 1966; Батычков, 1965; Баранникова, 1975; Журавлева, Павлов, 1986; Журавлева, 2000), ее интенсивность увеличивается в апреле и достигает максимума в мае (рис. 7). В это время на нерест мигрируют производители яровой расы осетра. Ее основной ход происходит при температуре 6–9 °С и уровнях воды в реке 376–421 см (водопост Оля). В конце апреля и первой декаде мая встречаемость ярового осетра снижается, и в начале июня вылавливаются уже единичные экземпляры (Ходоревская и др., 1989, 1993, 1994, 1996, 2000). Численность этой расы невелика и составляет 15–20% от общей численности русского осетра, мигрирующего в Волгу.

Для ярового осетра определяющими внешними стимулами нерестовой миграции являются повышение температуры воды и появление паводковых вод (Баранникова, 1975). Нерест производителей ярового осетра осуществляется сразу после достижения ими нерестилищ.

Нерестовая миграция производителей озимой расы осетра происходит при более высоких температуре и прозрачности воды и низкой скорости течения, чем яровой расы (Гербильский, 1957; Баранникова, 1957; Песериди, 1971а, 1971б).

Первые особи озимого осетра начинают мигрировать в Волгу в середине мая (Павлов А.В., 1964; Журавлева, 1994). Ход резко возрастает в конце мая и достигает максимума в конце июня – начале июля и совпадает с высокими температурами воды и минимальными уровнями реки (Павлов А.В., 1973, 1974, 1986; Ходоревская и др., 1989; Журавлева, 2000). Миграция озимого осетра наиболее интенсивна при температуре воды 22–27 °С и уровнях 361–381 см (водопост Оля). Это же характерно и для миграции озимого осетра в других реках Каспийского бассейна (Песериди и др., 1986). В Волге на протяжении всего периода наших наблюдений преобладали производители осетра, мигрирующие летом, т. е. озимая раса. Максимум миграции этой расы летом наступал при температуре воды 24–25 °С. В связи с высокой численностью озимой расы по сравнению с яровой, максимум интенсивности нерестовой миграции русского осетра приходится на время летней межени (рис. 8).

Анализ множественной корреляции между интенсивностью нерестовой миграции осетра, уровнем воды в реке, ее температурой и мутностью показал, что у озимой расы существует отрицательная связь интенсивности нерестовой миграции и уровня воды при исключенном влиянии температуры и мутности воды (табл. 7). Корреляция между интенсивностью миграции озимого осетра и температурой воды при исключенном влиянии уровня и мутности воды, а также между интенсивностью миграции и мутностью воды при исключенном влиянии температуры и уровня воды не обнаружена.

Интенсивность нерестовой миграции осетра отрицательно скоррелирована не только с уровнем воды в реке, но и со скоростью его падения после паводка ($r = -0,6$) и повышения в начале паводка ($r = -0,6$), последнее справедливо и для белуги ($r = -0,56$).

Многие авторы связывали заход нерестовых мигрантов в реки с весенним поднятием уровня воды. При этом отмечалось, что заход одних рыб происходит при подъеме уровня, а других — при его спаде, и в межень (Державин, 1922; Шмидт, 1936; Данильченко, 1936; Семко, 1939; Никольский, 1963; Борзенко, 1964; Баранникова, 1975; и др.). Подобная связь представляется нам опосре-

Таблица 7. Значения частных коэффициентов корреляции интенсивности нерестовой миграции производителей русского осетра с температурой и уровнем воды.

Сезонные расы	Корреляция интенсивности миграции и температуры воды при исключенном влиянии уровня и мутности воды		Корреляция интенсивности миграции с уровнем воды при исключенном влиянии температуры и мутности воды	
	r	P	r	P
Яровая	0,09	>0,05	0,002	>0,05
Озимая	0,03	>0,05	-0,24	<0,01

дованной. Уровень воды в реке определяется, как правило, расходом (в м³/сек) и сопровождается увеличением скорости течения. Чем больше расход воды и скорость течения, тем больше зона привлечения рыб из приустьевого пространства, т.е. та зона, где скорости течения превышают пороговые величины для реореакции. Поэтому увеличение уровня (речь идет не об уровне в устье реки, который часто связан с направлением ветра), естественно, должно сопровождаться увеличением количества заходящих в реку рыб. В этой связи весьма интересны также данные А. Е. Городничего (1955), показавшего, что при заполнении Цимлянского водохранилища, когда скорость течения в Дону составляла всего 0,1 м/сек, осетр и белуга зашли на нерест в приток Дона — Северный Донец, где был бурный паводок и скорости течения составляли 1,5–2 м/сек. До этого они всегда размножались в Дону, выше Северного Донца, и не входили в него.

Но не только расход воды и связанная с ним скорость течения определяют привлечение нерестовых мигрантов в реку. Естественно, большое значение имеет физиологическая подготовленность производителей к миграции и степень их удаленности от устья реки (Французов, 1966; Баранникова, 1975 и др.). Так, например, пик хода ярового осетра, который зимует вблизи устья реки, совпадает с максимальным уровнем в реке, а озимый осетр, зимующий дальше в море, в значительном количестве появляется в реке только при спаде половодья и в межень, с некоторым опозданием за кривой стока. В то же время озимый осетр, зимующий не в море, а в реке на ямах, начинает миграцию также с появлением паводковых вод (Алявдина, 1956; Дюжиков, 1960; Петкевич, 1952). Миграция в реку на спаде паводка и после его окончания отмечается и у аральского усача, чавычи и других рыб. При этом Г.В. Никольский (1961) справедливо связывал такую динамику хода не только с периодом привлечения рыб к устью, но и с тем, что их движение при спаде паводка, когда скорости течения понижены, оправдано понижением энергетических расходов для достижения мест нереста. Судя по этим примерам, влияние уровня не может быть однозначным для всех рыб. Неоднозначно и влияние других факторов на заход рыб в реку.

К концу октября, по нашим наблюдениям, численность мигрирующих производителей осетра достигает минимума. Однако его нерестовая миграция зимой полностью не прекращается, поскольку и в этот период отмечались, хотя и редкие, поимки производителей при температуре воды у дна 0–0,2 °С (Кувшинников, 1937; Лукин, 1947; Елизаров, 1968; Перепелкин, 1970; Павлов А.В., Сливка, 1972; Путилина, Распопов, 1984).

В теплые весны происходит увеличение интенсивности хода ярового осетра и максимум интенсивности нерестовой миграции, в этом случае, может отмечаться раньше в связи с более ранним прогревом воды. Во время холодной весны, наоборот, интенсивность нерестовой миграции снижается, и массовый ход смещается на более поздние сроки. В конце лета и осенью прогрев воды свыше 26 °С приводит к усилению хода осетра в августе-сентябре.

Северюга. Протяженность нерестовой миграции северюги до строительства плотин была наименьшей, по сравнению с другими анадромными видами осетровых Волго-Каспийского бассейна. Она составляла не более 700–900 км, чаще 100–300 км (Поддубный, Малинин, 1988). В Волгу мигрирует в основном яровая раса северюги, ее доля составляет 80–90% от числа мигрирующих в реку производителей этого вида (Гримм, 1893; Бабушкин, Борзенко, 1951; Баранникова, 1975; Сливка, Довгопол, 1979, 1982; Довгопол, Озерянская, 1994).

По нашим данным (Ходоревская, 1983, 1986; Ходоревская и др., 1986) весной миграция северюги в Волгу начинается при температуре 6–8 °С, максимума интенсивность миграции северюги достигает при температуре 10–12 °С в мае (рис. 7).

При ранней и теплой весне нерестовая миграция северюги происходит активно и дружно, а при пониженных температурах воды во время затяжной весны и сброса большого объема холодных вод из нижнего горизонта водохранилища она задерживается на 10–15 суток, по сравнению со среднемноголетними данными и растягивается до июня.

Данные за период с 1974 г. по 1996 г. свидетельствуют, что для яровой и озимой рас северюги характерна положительная связь интенсивности нерестовой миграции с температурой воды. Связь интенсивности нерестовой миграции этих рас с уровнем воды неодинакова — у яровой северюги она положительная, а у озимой — отрицательная (табл. 8).

Таблица 8. Значения частных коэффициентов корреляции интенсивности нерестовой миграции производителей северюги с температурой и уровнем воды.

Сезонные расы	Корреляция интенсивности миграции и температуры воды при исключенном влиянии уровня воды		Корреляция интенсивности миграции с уровнем воды при исключенном влиянии температуры воды	
	r	P	r	P
Яровая	0,49	<0,001	0,38	<0,001
Озимая	0,60	<0,001	-0,31	<0,001

2.3.2. Суточная динамика нерестовой миграции производителей осетровых

Биологические ритмы — сезонные, суточные и другие — прослеживаются в различные периоды развития животных. Любой биологический ритм проявляется в адаптивных реакциях организма на изменение факторов среды. Из всех абиотических факторов освещенность — наиболее изменчивый и в тоже время самый постоянный по своей регулярности. В зависимости от приспособлений к

световому фактору каждый вид завоевывает определенную «нишу времени», когда он проявляет максимум активности (Лобашев, Савватеев, 1959). Чем точнее биологические процессы организованы во времени, тем эффективнее ответы популяции животных на внешние воздействия, тем выше их адаптивность. Освоение специфического времени повлекло за собой приспособительное изменение трех основных групп признаков — морфологических, физиологических и поведенческих (Калабухов, 1950). К наиболее лабильным функциям организма относят изменения в поведении, которые имеют большое значение во взаимоотношениях организма со средой, в том числе, связанных с нерестовыми миграциями.

Данные о суточной активности животных обобщены в сводных работах Н.И. Калабухова (1940), В.Е. Лобашева и В.Б. Савватеева (1959), В.Р. Протасова и Д.И. Бобыревой (1959), Т.С. Лещевой (1967), В.Е. Соколова и Г.В. Кузнецова (1978). У различных видов осетровых во время их нерестовой миграции в Волгу суточные ритмы также играют важную роль в приспособлении к условиям обитания. Некоторые сведения о суточной ритмике нерестовой миграции производителей осетровых имеются в работах Н.И. Французова (1966), Д.С. Павлова (1979) и Г.В. Казанцевой (1981), однако реакция анадромных мигрантов на освещенность до настоящего времени остаётся недостаточно изученной.

Белуга. Численность нерестовой части популяции белуги незначительна, что затрудняет оценку суточной динамики интенсивности ее нерестовой миграции. Белуга в Волге представлена в основном производителями озимой расы, чья нерестовая миграция начинается в конце августа. Установлено (Ходоревская, 1996), что весной и летом на участках дельты Волги, прилегающих к морю (лицевая тonya Чкаловская), у яровой и озимой белуги суточные изменения интенсивности миграции выражены нечетко. Интенсивность нерестовой миграции озимой белуги осенью в ночной период в 1,4–2,2 раза выше, чем днем (рис. 9, табл. 9). По мере продвижения производителей белуги вверх по реке суточная

Таблица 9. Интенсивность миграции производителей белуги в течение суток (экз./ притонение) на тоне «Чкаловская» в 1979 и 1981 гг.

Время года	Годы	Количество пойманных особей, экз.	Уловы, экз./притонение	
			Период суток	
			дневной	ночной
Весна	1979	24	0,07	0,16
	1981	25	0,16	0,09
Лето	1979	21	0,2	0,1
	1981	26	0,04	0,06
Осень	1979	39	0,3	0,7
	1981	47	0,6	0,83

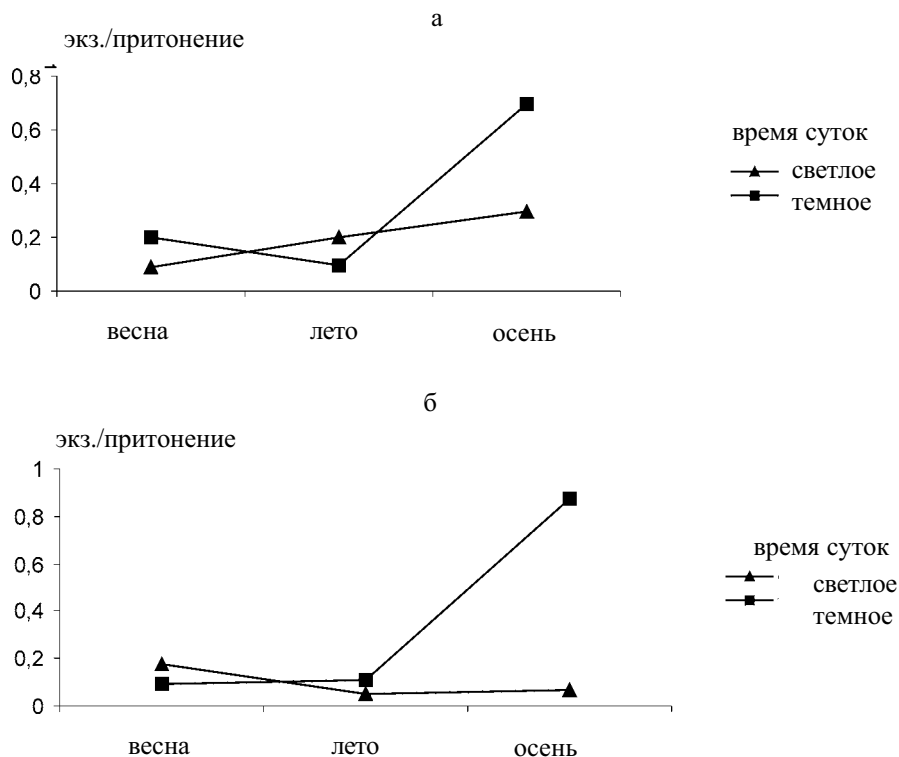


Рис. 9. Сезонные изменения интенсивности нерестовой миграции белуги (р. Волга, тоня «Чкаловская»), а — 1980 г., б — 1981 г. (количество пойманных особей белуги весной 49 экз., летом — 47 экз., осенью — 86 экз.).

Таблица 10. Интенсивность нерестовой миграции осетровых в течение суток летом 1978 г. на тоне «Балчуг» (экз./притонение)

Виды рыб	Количество пойманных особей, экз.	Период суток			
		предраcсветный	дневной	сумеречный	ночной
Осетр	2675	629,0	463,0	296,0	462
Севрюга	1478	81,0	48,3	21,6	49,7
Белуга	22	1,0	0,03	0,12	0,12

динамика интенсивности их миграции изменяется. В летнее время на расстоянии 140 км от моря (тоня «Балчуг») максимум интенсивности миграции наблюдается в предраcсветный период (табл. 10), а днем снижается в 33,3 раза.

Русский осетр. Ранней весной у производителей яровой расы осетра в 1978 г. интенсивность нерестовой миграции достигала 32,9 экз./притонение. Летом интенсивность нерестовой миграции осетра повышается за счет подхода его наиболее многочисленной озимой расы и достигала в 1978–1979 гг. 68 и 75 экз. за притонение невода, соответственно. Осенью интенсивность нерестовой миграции озимого осетра снижается (табл. 11).

Нами проанализирована интенсивность нерестовой миграции осетра в 1978 и 1979 гг. в различных рукавах дельты Волги — по Главному банку — на тоне «Чкаловская» и по Кировскому банку — на тоне «Средне-Рытая». В 1978 и 1979 гг. на Главном банке (тона «Чкаловская») и Кировском банке (тона «Средне-Рытая») минимальная интенсивность нерестовой миграции наблюдалась в дневной период суток. В сумеречный, ночной и предрассветный периоды интенсивность миграции была выше. Максимум интенсивности миграции в разные сезоны года и в разные годы приходился на сумеречный, ночной или предрассветный периоды суток, но чаще на сумеречный и ночной периоды (табл. 11, рис. 10).

По мере продвижения осетра вверх по реке суточная динамика становится более выраженной. Так, на расстоянии 140 км от взморья на тоне «Балчуг» интенсивность миграции летом была максимальна перед рассветом, в 2,1 раза превышая минимальный уровень, наблюдавшийся в сумеречное время (табл. 10).

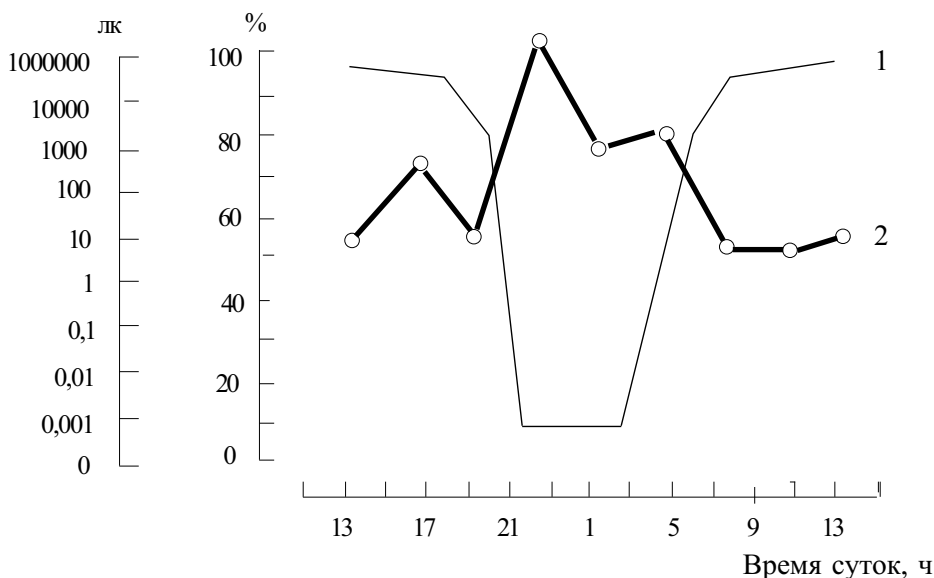


Рис. 10. Суточный ритм нерестовой миграции русского осетра в дельте Волги (по Павлов Д.С., 1979). 1 — освещенность, лк; 2 — интенсивность нерестовой миграции в % от ее максимального значения за сутки.

Таблица 11. Суточная динамика интенсивности нерестовой миграции русского осетра (экз./притонение)

Сезон года	Период суток				Число рыб, п
	предзвездный	дневной	сумеречный	ночной	
Главный банк, тоня «Чкаловская», 1978 г.					
Весна	22,1	19,8	29,6	32,9	1124
Лето	57,8	50,3	53,1	68	14257
Осень	7,3	5,1	16	8,9	2016
Главный банк, тоня «Чкаловская», 1979 г.					
Весна	16	12,6	7	15,1	607
Лето	64,5	51,9	75	57,3	6428
Осень	7	6,8	6,7	7,9	987
Кировский банк, тоня «Средне-Рытая», 1979 г.					
Весна	15,5	20,8	42,5	28,7	2784
Лето	21,6	17,4	28	26	4052
Осень	3,7	4,7	5,5	5,5	654

Севрюга. По данным двухлетних наблюдений (табл. 12) интенсивность нерестовой миграции севрюги по главному миграционному пути – Главному банку изменяется в течение суток. Изменение суточной динамики интенсивности миграции носит сезонный характер. Весной наибольшая интенсивность нерестовой миграции яровой расы севрюги приходилась на ночной период суток (табл. 12, рис. 11). Летом в целом интенсивность нерестовой миграции яровой севрюги в 4-5 раз ниже, чем весной, и ее максимум приходился на дневной период суток. Осенью, когда на нерест мигрируют производители озимой расы севрюги

Таблица 12. Суточная динамика интенсивности нерестовой миграции севрюги (экз./ притонение)

Сезон года	Период суток				Число рыб, п
	предзвездный	дневной	сумеречный	ночной	
Главный банк, тоня «Чкаловская», 1978 г.					
Весна	33,3	29,7	25	36,1	11823
Лето	5	7,1	5,5	6,7	3795
Осень	2,5	3,3	3,7	3,3	197
Главный банк, тоня «Чкаловская», 1979 г.					
Весна	33	32,1	30,5	35,2	3288
Лето	6,5	10,7	8,5	8,1	2148
Осень	2,5	2,3	5,5	2,7	161
Кировский банк, тоня «Средне-Рытая», 1979 г.					
Весна	14,5	24,6	29,5	22,8	2497
Лето	1,1	0,71	1,4	1,5	177
Осень	2,4	0,9	1,6	1,7	133

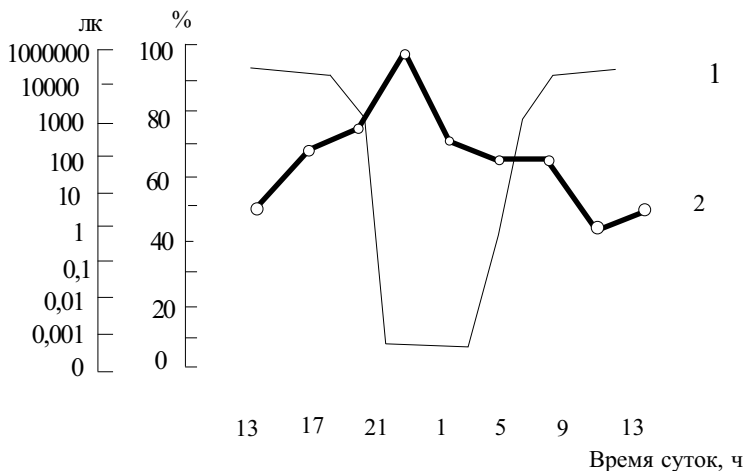


Рис. 11. Суточный ритм нерестовой миграции севрюги в дельте Волги (по Павлов Д.С., 1979). 1 — освещенность, лк; 2 — интенсивность нерестовой миграции в % от ее максимального значения за сутки.

ги, интенсивность миграции достигала максимума в сумеречный и ночной периоды суток. Эти изменения сохранялись независимо от величины стока Волги (табл. 12). Наиболее многоводным был 1979 г., объем весеннего половодья был выше, чем в предыдущие 12 лет и составил 145,6 км³.

В различных участках дельты Волги суточная динамика интенсивности нерестовой миграции неодинакова. В отличие от Главного банка, на Кировском банке суточный максимум интенсивности миграции весной наблюдался в сумеречный период, летом — в ночной, а осенью — в предрассветный.

На расстоянии 140 км от моря (тоня «Балчуг») максимум интенсивности миграции производителей севрюги летом наблюдался в предрассветный период (табл. 10).

Как было показано ранее (Павлов Д.С., 1979), интенсивность нерестовой миграции анадромных осетровых, в том числе севрюги тесно связана с освещенностью (рис. 10, 11). Поэтому различия в суточной динамике интенсивности нерестовой миграции в различных участках миграционного пути в одни и те же сезоны года, вероятно, можно объяснить различиями в мутности воды, которая непосредственно влияет на освещенность и связана со скоростью течения. Последний параметр существенно различается в исследованных участках реки и ее дельты.

Суточная динамика интенсивности нерестовой миграции севрюги становится более выраженной по мере продвижения рыб вверх по реке. Так, если в дельте Волги разница между максимумом и минимумом интенсивности миграции составляет около 50 % (табл. 12, Павлов Д.С., 1979), то выше дельты реки, в 140 км от моря, это различие становится четырехкратным (табл. 10). Эта тенденция сохраняется и выше по реке у Волгоградской плотины (Павлов Д.С., 1979).

Подводя итог настоящего раздела, можно сказать, что нерестовые миграции всех исследованных видов осетровых относятся к круглосуточному типу (Павлов Д.С., 1979), характерному для донных рыб, в основном с тактильным механизмом ориентации. Максимальная интенсивность нерестовой миграции приходится на сумеречный, ночной и предрассветный периоды, но днем миграция не прекращается и ее интенсивность также высока.

2.4. Пространственная характеристика нерестовой миграции осетровых

2.4.1. Общие сведения о нерестовых частях ареалов и миграциях анадромных видов осетровых в р. Волге

До зарегулирования стока Волги нерестовые миграции белуги и русского осетра были самыми протяженными, их нижние нерестилища были расположены дальше от устья реки, чем у севрюги. Наиболее протяженные миграции совершали озимые мигранты II типа по Гербилюскому (1957), имеющие крупные размеры и значительные энергетические запасы.

Строительство плотин в бассейне Волги резко замедлило течение реки, сократило протяженность миграционных путей белуги и русского осетра примерно в 6 раз с 3500 км до 750 км, а севрюги в 2-3 раза (рис. 12). В настоящее время миграции этих видов ограничены Волгоградской плотиной.

Белуга. Белуга была распространена в бассейне Волги чрезвычайно широко (Соколов, Цепкин, 1971, 1996). Она встречалась почти до самых верховьев реки, заходила на нерест и в многочисленные ее притоки, по которым поднималась также очень высоко (рис. 13). Костные остатки крупных белуг найдены при раскопках славянского поселения Белоозеро XI–XIV вв. на р. Шексна (1) (Соколов, Цепкин, 1971, 1996), в которой ее промысел существовал вплоть до XIX века, а в конце XIX века отмечены лишь редкие случаи поимки белуги у г. Череповец (2, 3) (Кириков, 1966).

Еще в конце XVIII века белугу изредка вылавливали в устье р. Шоши (4), а во второй половине XIX века она, хотя и редко, попадалась у Ярославля (5) (Берг, 1948). В XVI столетии белугу добывали в Оке у г. Муром (6) (Гербштейн, 1908), а в XIX веке она встречалась там крайне редко (7) (Кириков, 1966). В XI–XIV вв. белуга встречалась даже в ее притоке — р. Москва (8) (Цепкин, 1972). По Оке еще в XVIII в. она изредка доходила до Калуги (10) (Лебедев, 1960). В кухонных остатках, относящихся к X–XI вв., обнаружены кости белуги в Старой Рязани (11) (Соколов, Цепкин, 1996). Редкие случаи поимки белуги в Оке отмечались в конце XIX – начале XX вв. у села Терехово (12) (Селезнев, 1963) (Берг, 1948). Белуга мигрировала и в другие притоки Волги — Суру (13)

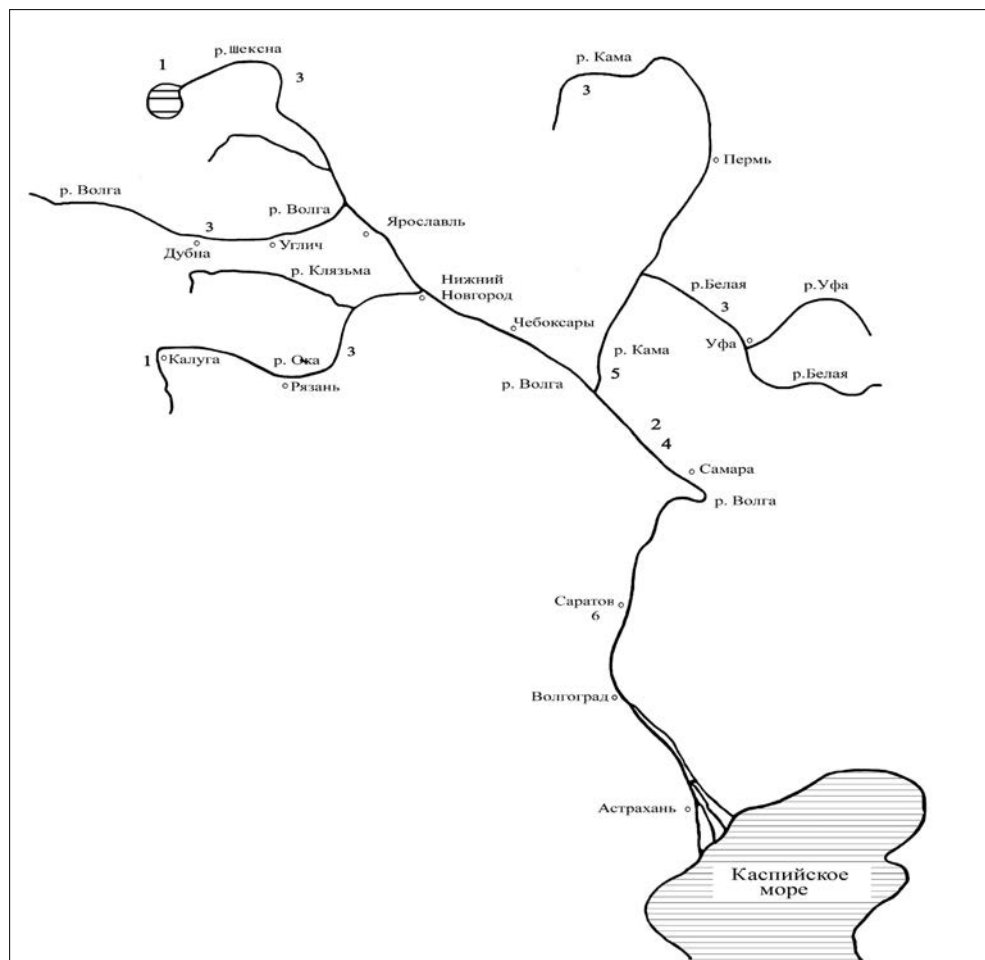


Рис. 12. Схема расположения верхних границ нерестовых частей ареалов осетровых (обозначено цифрами) до постройки плотин на Волге.

1 — озимая раса белуги, 2 — яровая раса белуги, 3 — озимая раса русского осетра, 4 — яровая раса русского осетра, 5 — озимая раса севрюги, 6 — яровая раса севрюги.

(Сабанеев, 1911), Каму, в бассейне которой бассейне она была очень широко распространена до конца XIX – начала XX столетий (15–20) (Сабанеев, 1911; Берг, 1948; Кириков, 1966), а также Самару (22, 23).

По численности белуга всегда уступала другим видам осетровых. В средневолжских городах Больмеры (14), Именьково (20), Березовское (21), в VI–XIV веках на долю белуги приходилось от 2,1 до 17,2 % промысловых уловов (Цепкин, Соколов, 1971).

Из других рек Каспийского бассейна белуга была весьма многочисленна в р. Куре, по которой мигрировала до г. Тбилиси (Сабанеев, 1911). По Тереку в

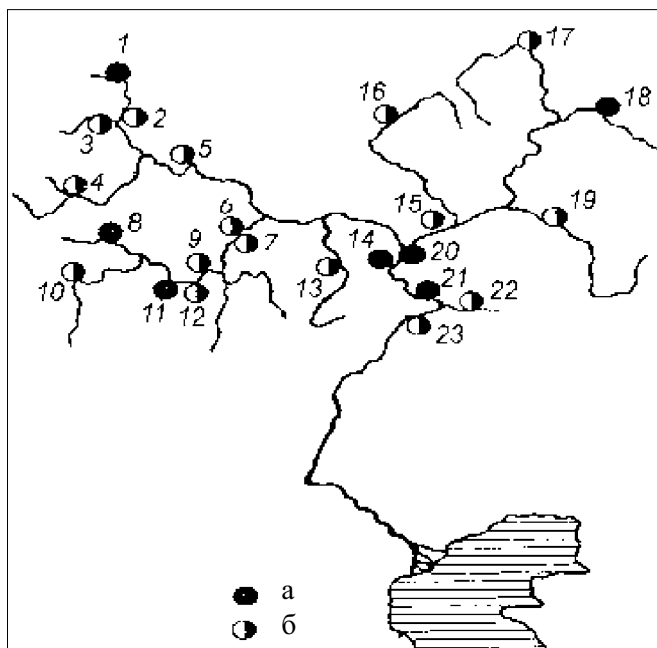


Рис. 13. Часть исторического ареала белуги в бассейне Волги по археологическим находкам (а) и письменным источникам (б) (по Л.И. Соколову и Е.А. Цепкину, 1996): 1 — р. Шексна, поселение Белоозеро; 2 — г. Череповец; 3 — р. Шексна; 4 — р. Шоша; 5 — р. Волга, г. Ярославль; 6 — р. Ока, г. Муром, XVI в.; 7 — р. Ока, г. Муром, XIX в.; 8 — р. Москва; 9 — р. Ока, г. Спасск; 10 — р. Ока, г. Калуга; 11 — р. Ока, г. Старая Рязань; 12 — р. Ока, г., с. Терехово; 13 — р. Сура; 14 — р. Волга, городище Больмеры; 15 — 20 — бассейн р. Кама, конец XIX — начало XX столетий; 20 — р. Волга, городище Именьково; 21 — р. Волга, городище Березовское; 22 — р. Самара; 23 — р. Волга, г. Самара.

начале XX в. она мигрировала до г. Моздок (Берг, 1948). По Уралу белуга поднималась до Оренбурга (Сабанеев, 1911) и вылавливалась в его притоке — р. Самара (Берг, 1948).

По данным Н.Я. Бабушкина и М.П. Борзенко (1951) до строительства Волгоградской плотины производители белуги в дельте Волги мигрировали преимущественно по Главному банку (60,3%), а на Кировском, Белинском и Иголкинском банках встречалось до 15,9%, 18,7% и 5,1% производителей соответственно. После строительства плотины Волгоградского гидроузла распределение мигрирующих производителей белуги по всем основным рукавам дельты Волги не изменилось (табл. 13). Более 75% производителей белуги мигрируют в Волгу по рукавам западной части дельты и только сравнительно небольшое их количество заходит в Волгу по рукавам восточной части дельты. Однако такой характер распределения мигрирующих производителей был не всегда. В дельте Волги происходит постепенное смещение стока реки из восточных рукавов в запад-

Таблица 13. Распределение, мигрирующих производителей, белуги по основным рукавам дельты Волги (экз./притонение)

Годы	n	Глав- ный банк	Кировский банк	Белин- ский банк	Иголкин- ский банк	Зона выше промысла
1976–1980	2691	0,27	Нет данных	0,034	Нет данных	0,36
1981–1985	3654	0,36	Нет данных	0,046	Нет данных	0,31
1986–1990	4826	0,39	Нет данных	0,042	Нет данных	0,28
1991–1995	2331	0,33	Нет данных	0,02	Нет данных	0,16
1996–1999	759	0,22	0,01	0,015	0,044	0,13

Таблица 14. Динамика нерестовой миграции белуги (в % от общего числа рыб, пойманных в отдельном рукаве дельты) различными банками дельты Волги

Название рукава	Месяцы												Источник, n
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Главный банк	0,4	0,3	3,3	11,4	2,4	–	0,8	10,5	31,2	26,9	11,5	1,3	Наши данные, 1978–1999 гг. n=13261
Кировский банк	–	0,1	2,2	12,6	4,7	0,6	1,3	6,1	32,8	26,6	12,6	0,4	
Белинский банк	–	–	0,7	11,2	5,0	–	0,1	1,9	27,7	34,9	18,2	0,3	
Иголкинский банк	–	–	–	22,9	13,5	–	–	1,3	23,3	24,2	14,8	–	

ные. До 1930-х гг. 60–70% волжского стока поступало в Каспийское море через восточные и центральные рукава — Ахтуба, Бузан, Болда, затем самым многоводным стал Главный Банк. В соответствии с перераспределением стока изменились и миграционные пути осетровых (Поддубный, Малинин, 1988).

Нами установлено, что как весной, так и осенью нерестовая миграция белуги начинается раньше по Главному банку, а в восточной части дельты миграция производителей белуги начинается позже (табл. 14).

Миграция яровой расы белуги в восточной части дельты заканчивалась раньше, чем в юго-западной. Озимая раса белуги заканчивала нерестовую миграцию во всех частях дельты одновременно.

Продолжительность нерестовой миграции белуги в различных рукавах дельты Волги неодинакова. Она наиболее продолжительна на Главном банке. До строительства плотин наименее продолжителен ход белуги был в Иголкинском банке, самом восточном рукаве дельты (табл. 15).

В последние годы интенсивность миграции по Иголкинскому банку снизилась вследствие его обмеления и заиления русла, в связи с чем он практически потерял свое значение в качестве миграционного пути.

Таблица 15. Распределение мигрирующих производителей белуги и среднемноголетние сроки их нерестовой миграции в различных рукавах дельты Волги.

Различные показатели нерестового хода	Рукав			
	Главный банк	Кировский банк	Белинский банк	Иголкинский банк
Годы, источник данных	1978–1999 гг., наши данные (n= 13261)			1948–1949 гг. (Бабушкин, Борзенко, 1951)
Улов в % от общего числа выловленной белуги	71,3	10,9	15,7	2,1
Дата начала миграции яровой расы белуги	15 февраля	9 марта	19 апреля	27 апреля
Дата начала миграции озимой расы белуги	20 июня	11 июля	15 августа	11 сентября
Дата массовой миграции озимой расы белуги	20 сентября	10 октября	16 октября	20 октября
Продолжительность весенней миграции, в сутках	50	38	25	18
Продолжительность летне-осенней миграции, в сутках	127	107	105	77
Общая продолжительность миграции, в сутках	177	145	130	95

Строительство гидроэлектростанций резко сократило протяженность нерестовой миграции белуги. До постройки Волгоградской ГЭС ее нерест на участке ниже Волгограда никогда не наблюдался. При значительной удаленности естественных нерестилищ от моря молодь белуги за время покатной миграции достигала массы 400–800 г (Чугунов, 1928). В настоящее время прежние нерестилища белуги отрезаны Волгоградской плотиной, на оставшемся не зарегулированном участке Волги численность нерестящихся производителей и скатывающейся молоди крайне незначительна, ее средняя масса во время покатной миграции достигает всего лишь в среднем 3 г (Французов, 1960; Ходоревская, Новикова, 1995).

Русский осетр. В бассейне Волги был распространен повсеместно (рис. 14). Он мигрировал до г. Ржев (3) (Берг, 1948). Во второй половине XVII в. осетров вылавливали в верхнем притоке Волги — р. Шексна на так называемом Цыланском «ёзе» — заграждении (1) (Кириков, 1966). Попадались они у г. Череповец и в начале XX в. (2) (Берг, 1948).

В бассейне р. Оки и ее притоках осетр был распространен очень широко (4–13). В XI–XIII в. его добывали жители Старой Рязани (13) (Лебедев, 1969).

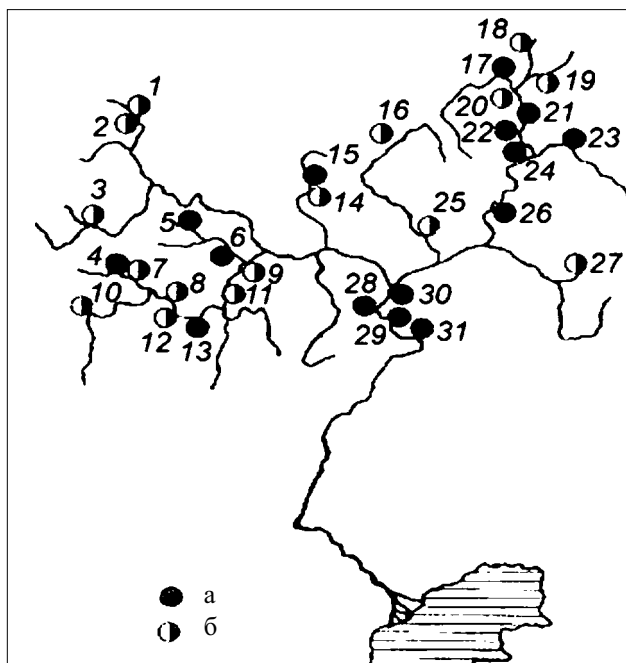


Рис. 14. Часть исторического ареала русского осетра в бассейне Волги по археологическим находкам (а) и письменным источникам (б) (по Л.И. Соколову и Е.А. Цепкину, 1996): 1 — р. Шексна, Цыланский «ез»; 2 — г. Череповец; 3 — р. Волга, г. Ржев; 4 — р. Москва; 5 — оз. Сахтыш, бассейн р. Клязьма II–II тысячелетия до н. э.; 6 — р. Клязьма, Пирово городище, XI–XIII вв.; 7 — р. Москва; 8 — р. Ока, с. Дединово; 9 — р. Ока, г. Муром; 10 — р. Ока, г. Калуга; 11 — р. Ока, г. Касимов; 12 — р. Ока, с. Белоомут; 13 — р. Ока, г. Старая Рязань; 14, 15 — р. Ветлуга; 16–27 — бассейн р. Кама; 28–31 — р. Волга, средневожские поселения VI–XIV вв.

В XVI–XVII вв. осетров промышляли на «ёзах», расположенных по Оке у сел Дединово (8), Белоомут (12) и у городов Касимов (11) и Муром (9) (Кириков, 1966). Верхней границей распространения этого вида в Оке был г. Калуга (10) (Берг, 1948). Осетр прежде встречался и в р. Москве (4, 7), вплоть до середины XVIII века (Рулье, 1845, с. 89). Очень широко встречался этот вид в бассейне Камы (16–27), где на протяжении многих столетий являлся довольно многочисленным и служил важным объектом промысла (Соколов, Цепкин, 1996). В различных средневожских поселениях VI–XIX вв. (28–31) (Цепкин, Соколов, 1970), где осетровые составляли основу рыбного промысла, на долю русского осетра приходилось от 7,1 до 40,4 % (Соколов, Цепкин, 1996). В низовьях Волги осетр имел наибольшую численность.

В настоящее время русский осетр совершает нерестовую миграцию преимущественно по Главному банку, в меньшей степени по Кировскому банку (табл. 16). Летом количество производителей осетра, мигрирующих по Глав-

Таблица 16. Относительная численность производителей русского осетра, совершающих нерестовую миграцию в Волгу (экз./притонение)

Годы	Главный банк	Кировский банк	Белинский банк	Иголкинский банк	Зона выше промысла
1976–1980	25,5	Нет данных	4,7	Нет данных	125,1
1981–1985	21,4	Нет данных	4,1	Нет данных	34,5
1986–1990	16,8	Нет данных	2,9	Нет данных	24,8
1991–1995	12,7	Нет данных	2,1	Нет данных	11,8
1996–1999	8,5	0,66	1,8	0,3	2,2

ному банку, в 3 раза выше, чем по Кировскому. В восточной части дельты Волги — на Белинском и Кировском банках (рис. 4) производители осетра встречаются значительно реже.

Севрюга. Ареал севрюги также чрезвычайно широк (Соколов, Цепкин, 1969а) и охватывал бассейны все рек черноморского, азовского и каспийского бассейнов почти до верховьев.

Наиболее высоко севрюга мигрировала по Волге, заходя в ее многочисленные притоки (рис. 15). Вплоть до середины XIX столетия она вылавливалась в г. Рыбинске (1) (Кеслер, 1877). В XII–XIV вв. заходила в Клязьму, где ловилась в устье Нерли (3) (Цепкин, 1977), встречалась и в среднем течении р. Москва (2) (Цепкин, 1972). В XIV веке ее добывали в Оке у г. Муром (5) (Герберштейн, 1908) и в р. Жиздра (4). Особенно много севрюги ловилось в Средней Волге в VII–XIV вв. в городищах Больмеры, Именьково, Березовское (13–17) (Соколов, Цепкин, 1969а), где на долю севрюги приходилось от 9,5 до 39,5% (Соколов, Цепкин, 1996). Вплоть до XVII столетия существовал промысел севрюги в Каме, по которой она поднималась почти до верховьев (6–11) (Букирев, 1956; Лебедев, 1960, 1969). И уже в начале XX в. она изредка встречалась лишь в нижнем течении этой реки, от устья (12) до г. Чистополь (11) (Берг, 1948).

В дельте Волги производители севрюги мигрируют на нерестилища преимущественно по Главному банку, в меньшей степени по Кировскому банку и еще

Таблица 17. Относительная численность производителей севрюги, совершающих анадромную миграцию в Волгу (экз./притонение).

Годы	Главный банк	Кировский банк	Белинский банк	Иголкинский банк	Зона выше промысла
1976–1980	13,0	н/д	1,4	н/д	10,4
1981–1985	15,8	н/д	2,5	н/д	14,2
1986–1990	17,8	н/д	3,4	н/д	17,3
1991–1995	15,0	н/д	0,61	н/д	8,0
1996–1999	10,1	1,53	7,1	1,08	3,34

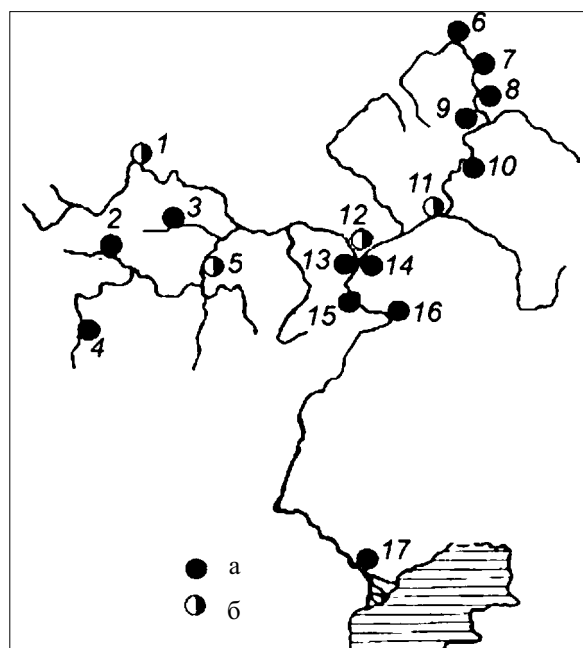


Рис. 15. Часть исторического ареала севрюги в бассейне Волги по археологическим находкам (а) и письменным источникам (б) (по Л.И. Соколову и Е.А. Цепкину, 1996): 1 — р. Волга, г. Рыбинск; 2 — р. Москва; 3 — р. Клязьма XII–XIV вв.; 4 — р. Жиздра; 5 — р. Ока, г. Муром; 6–11 — бассейн р. Кама Кама, г. Чистополь.

менее по протокам восточной части дельты (табл. 17). После начала трансгрессии Каспийского моря численность производителей севрюги стала увеличиваться в восточной части дельты Волги. Это вызвано также заилением миграционных каналов, расположенных в центральной и западной части дельты.

Размеры и масса производителей осетровых, мигрирующих в разное время не одинаково. Яровые расы, мигрирующие весной, имеют меньшие размеры и массу, по сравнению с производителями озимых рас, мигрирующих осенью (Сливка, Довгопол, 1979).

2.4.2. Вертикальное распределение осетровых во время нерестовой миграции

На основании анализа уловов плавных сетей и подводных визуальных наблюдений мы собрали материал по вертикальному распределению осетра, севрюги. Осетровые во время нерестовой миграции придерживаются дна реки и придонных слоев. Это хорошо известно и учитывается рыбаками при промысле. Для осетра и севрюги этот факт отмечен и в литературе (Державин, 1922; Шмидт, 1936; Павлов Д.С. и др., 1969; Малинин, 1973; Поддубный, 1971; Сливка, 1972).

За время работы в дельте Волги в результате работ с плавными сетями на участках с глубинами от 3 до 12 м нами было поймано около 500 экз. производителей осетровых рыб. При этом все они (за исключением двух экземпляров стерляди) были пойманы в сети, плывущие у дна реки. Эти данные не противоречат результатам других исследований (Поддубный, Малинин, 1988), показавшим, что диапазон вертикального распределения производителей русского осетра, мигрирующих на нерест, охватывает почти всю толщу воды от придонных слоев до поверхности. При этом горизонт нахождения рыб в значительной степени определяется общей глубиной проходимого рыбой участка. В центральной части русла с глубиной более 15 м значительная масса осетров мигрирует в средних и верхних слоях. Вблизи склонов русла осетры чаще придерживаются придонного горизонта. На ровных участках Главного банка дельты Волги вблизи дна мигрировали около 70% производителей.

Многолетние биотелеметрические исследования показали, что основная часть производителей русского осетра во время нерестовой миграции в реке придерживается склонов русла. Наблюдения за мечеными осетрами в районах Астрахани и Волгограда показали, что основную часть времени (60–80%) они плывут над глубинами 7–20 м, не отдаляясь более чем на 120–200 м от склонов русла при общей ширине реки 600–700 м (Поддубный, Малинин, 1988).

Визуальные подводные наблюдения, проведенные в 1960 г. под Волгоградской плотиной показали, что осетр и севрюга двигаются против течения непосредственно у самого дна, не выше, чем на 5–15 см от него (Павлов Д.С., 1979). По материалам А.П. Сливки (1972), проанализировавшего попадание рыб по высоте плавной сети, русский осетр, севрюга и белуга идут над дном на расстоянии около 30–50 см. Дополнительный материал, собранный нами совместно с А.П. Сливкой в 1972 г., подтвердил его прежние выводы. Самки исследованных видов осетровых мигрируют значительно ближе ко дну, чем самцы, которые предпочитают мигрировать на расстоянии 15–50 см от дна (Сливка, 1972). Наиболее высоко от дна держится белуга.

Производители осетровых, мигрирующие в Волгу, совершают периодические подъемы в толщу воды и к ее поверхности, что сопровождается эффективным «выпрыгиванием» из воды при этом хвост рыбы находится в воде. Рыба на очень короткое время остается в этом положении. Чаще всего подъемы совершает осетр, реже севрюга, а белуга очень редко. Такое поведение характерно на протяжении всего пути нерестовой миграции. Роль выпрыгивания производителей пока остается не выясненной. Наиболее часто совершают подъемы к поверхности производители осетра.

2.4.3. Горизонтальное распределение производителей осетровых в русле реки

Горизонтальное распределение производителей севрюги было впервые исследовано А.Н. Державиным (1922) в русле р. Куры. Он считал, что производи-

Таблица 18. Количество рыб у дна по стрежню (глубина 16–21 м) и по правому берегу (глубина 2,5–6 м) реки в районе тони «Маячная» в 1968 г.

Показатели	4 мая						22 мая					
	Стрежень			Правый берег			Стрежень			Правый берег		
V, см/с	70			45			91			70		
Число сплавов	14			5			33			58		
Вид	N	n	%	N	n	%	N	n	%	N	n	%
Осетр	10	0,71	78	1	0,2	22	38	1,15	56	53	0,91	44
Севрюга	33	2,36	70	5	1	30	41	1,24	44	92	1,57	56

(N – общее количество пойманных рыб, экз.; n — средний вылов рыбы за один сплав, экз.; % — доля рыб, пойманных в разных частях русла; V, см/с — скорость течения)

тели севрюги мигрируют близко от дна, придерживаясь прибрежных струй, избегая приглубых яров. Самки держатся ближе ко дну и к берегам, чем самцы. По данным Т.Н. Шубиной (1969, 1971, 1972а, 1972б, 1974), ходовые севрюги, помеченные поплавковыми метками (р. Волга, тоня «Мужичья»), также предпочитали мигрировать в более отмелой левой части реки и избегали правого берега, где глубина и скорости течения были больше.

На тоне «Маячное» нами сравнивались уловы плавными сетями у рыбаков, работавших по правому берегу и по стрежню реки (табл. 18) 4 мая, когда скорость течения по стрежню у дна составляла 70 см/с, 78% осетра и 70% севрюги ловилось в этом районе. Позже, 22 мая, когда скорости по стрежню возросли до 90 см/с, уловы осетра в этом районе снизились на 22%, а севрюги — на 26%. Соответственно увеличилось количество этих рыб в уловах по правому берегу, где скорость течения 22 мая стала равна 70 см/с (Павлов Д.С., 1979). Плавательная способность севрюги при скорости течения 95 см/с составляла в среднем примерно 29 мин (при длине тела 101–110 см — 15 мин и 46 мин при длине 113–140 см), т.е. данная скорость для севрюги находится в зоне максимальных скоростей (Павлов Д.С., 1979). Поэтому 22 мая большая часть севрюги двигалась не по стрежню реки, а по правому, более отлогому берегу реки на меньших глубинах и при меньших скоростях течения. Плавательная способность осетра почти в 1,5 раза выше, чем у севрюги, и увеличение скорости течения 22 мая оказало на его распределение менее значительное влияние, чем на севрюгу.

При сборе материала на тоне «9-я Огневка» русло реки было разбито по ширине на восемь равных зон (рис. 5). Максимальные уловы отмечались в зонах с глубиной 5–8 м: севрюги — в зонах 2, 6 и 7, где скорость течения на расстоянии 0,5 м от дна составляла 74, 81 и 59 см/с соответственно, осетра — в зонах 2 и 6 (скорость течения составляла 74 и 81 см/с соответственно) (табл. 19). В зонах 1 и 8, где глубина была в основном менее 3 м, а также в зонах 3–5 (скорость течения — 77, 87 и 84 см/с) осетр и севрюга встречались в значи-

Таблица 19. Горизонтальное распределение русского осетра и севрюги на тоне «9-я Огневка» (Главный банк, 25 мая – 6 июня 1973 г.).

Показатель	Номер зон по ширине реки							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Скорость течения на расстоянии 0,5 м от дна, см/с	76	74	77	87	84	81	59	72
Число уловов в зоне	30	31	37	39	20	20	14	10
Общее число рыб, экз.								
осетр	12	36	11	10	9	24	4	2
севрюга	2	16	4	5	3	6	6	0
В среднем за лов, экз.								
осетр	0,4	1,16	0,29	0,25	0,45	1,2	0,28	0,2
севрюга	0,07	0,52	0,11	0,13	0,15	0,3	0,21	0

тельно меньших количествах. Хотя средние скорости течения в зонах 3–5 были несколько выше (83 см/с), чем в зонах 2, 6 и 7 (скорость течения — 71 см/с), но это различие не так велико, как в предыдущем примере (тоня «Маячная») (Павлов Д.С., 1979). К тому же значения скорости течения лежат в пределах зоны крейсерских скоростей как для осетра, так и для севрюги. Поэтому вряд ли в распределении осетровых в данном случае фактор течения был определяющим. Видимо в этих условиях, когда эпюра скоростей течения (не превышающих критическую скорость потока) близка к равномерной, распределение осетровых по горизонтали русла реки определяется предпочтением рыбами зон с резким перепадом глубин (свал глубин), что особенно относится к условиям в зонах 2 и 7 (Павлов Д.С., 1979).

По наблюдениям Т.Н. Шубиной (1971), распределение севрюги на тоне «Му-жичья» определяется рельефом дна и скоростями течения. Скорости течения в придонном слое были низкими и составляли у правого берега, где находился фарватер, всего 31–36 см/с. Эти значения лежат в начале зоны крейсерских скоростей для производителей севрюги и лишь немного выше пороговых скоростей течения.

Нами установлено, что плавательная способность производителей осетровых возрастает с увеличением их размеров. Так, при скорости течения воды 0,95 м/сек севрюги размером 101–110 см способны двигаться против течения 15 мин, а производители длиной 131–140 см — 45 минут. Повышение скорости течения резко снижает сопротивляемость потоку. Так, максимальное время пребывания в потоке со скоростью воды 0,95 м/с, у севрюги достигло 2 часа 25 минут, а при 1,1 м/сек — 58 минут (Павлов Д.С., 1979). Эти результаты объясняют характер распределения производителей осетровых в речном русле. Мелкие особи, обладая меньшей сопротивляемостью потоку, мигрируют в основ-

ном в прибрежной полосе, крупные ближе к фарватеру. С понижением скорости течения в период межени до 0,5–0,7 м/с, большинство производителей осетра и севрюги мигрируют по середине фарватера.

Таким образом, распределение осетровых в русле реки во время нерестовой миграции зависит от многих факторов, главным образом, от скорости течения, рельефа дна, а также соотношения плавательной способности рыб и скорости течения (Державин, 1922; Шубина, 1971; Сливка, 1974; Ходоревская и др., 1974; Павлов Д.С., 1979).

2.4.4. Скорость нерестовой миграции осетровых в реке

В период паводка в дельте Волги миграция производителей осетра происходит в зоне реки со скоростью течения 75–90 см/с, севрюги 60–80 см/с (Павлов Д.С., 1979). По другим данным (Поддубный, Малинин, 1988) производители осетра выбирают участки, где скорость течения составляет 60–80 см/с, при этом верхним пределом оптимальной для миграции рыб на Нижней Волге является скорость 90–100 см/с.

По данным многих авторов (Александров, 1927; Лукин, 1947; Батычков, 1965; Павлов А.В., Елизаров, 1967, 1968; Шубина, 1971; Сливка, 1974) скорость миграции осетра в Волге относительно берега составляет 15–36 км/сутки, а севрюги 8–17,6 км/сутки, причем значительное количество производителей мигрирует с более низкой скоростью (от 0,72 до 3,5 км/сутки). Ориентируясь на эти данные мы рассчитали, что абсолютные скорости миграции (относительно воды) в период паводка составляют у осетра 92–125 см/с, у севрюги — 69–95 см/с. Пересчитав данные разных авторов в единую систему единиц (см/с), мы получили величины абсолютных скоростей движения производителей осетровых в различных условиях (табл. 20).

С помощью мечения было определено, что русский осетр во время нерестовой миграции перемещается за сутки на расстояние 7,5–17,6 км относительно берега и около 100 км относительно воды при скорости потока 0,94 м/с, а севрюга — 110 км относительно воды (Красиков, 1981а, 1981б). Скорость миграции производителей осетровых относительно берега, не дают истинного представления о скорости миграции осетровых в реке. Скорость течения воды в реке, ее протоках и на разных участках русла варьирует в широких пределах. Чем больше скорость течения, тем меньше расстояния преодолевают производители относительно берега в течение суток.

Во время миграций производители совершают сложные передвижения. А.Г. Поддубный (1971) указывает, что, если принять в качестве критерия ориентационной способности отношение фактически пройденного пути к спрямленному расстоянию между точками начала и конца движения, нетрудно заметить, что разрешающая способность навигационного комплекса рыб невелика, но она увеличивается по мере того, как упрощаются условия среды. В русле

Таблица 20. Значения абсолютной скорости миграций осетровых в реке ($v_{p.a}$) и скорости миграции относительно берега

Вид	Скорость миграций			Скорость течения, м/с	Место наблюдений	Источник
	Относительно берега, км/сутки	Абсолютная ($v_{p.a}$)				
		В среднем км/сут.	На опред. дистанциях, м/с			
Русский осетр	18–20	50	–	0,23–0,28	Волга	Шубина, 1971
	18–36	100	–	0,94	–	Сливка, 1974
	24–36	–	0,35–0,7	0,1–0,3	Волгоградское водохранилище	Поддубный, 1971
	–	–	0,85–0,96	0,4–0,8	Волга	тот же
	–	–	1,1	0,7–1,2	–	–
Севрюга	11–15	35–85		0,3–0,9	Волга	Шубина, 1971
	–	–	0,43–0,48	0,3	–	тот же
	7,5–17,6	100		0,94	–	Сливка, 1974
	20	92	–	0,83	Кура	Шмидт, 1947
	24	–	0,83	0,5–0,6	Кубань	Малинин, 1973

реки, где условия миграции наиболее просты и течение четко выражено, величина «непродуктивного пути» (Поддубный, 1971) составляет у осетра 23%, а в водохранилище, где условия значительно сложнее — 42%.

Внутривидовая дифференциация анадромных видов осетровых на яровые и озимые расы имеет большое биологическое значение и позволяла до зарегулирования стока Волги плотинами использовать нерестилища на всем протяжении реки (Гербильский, 1957).

Перекрытие Волги плотиной Волжской ГЭС не привело к исчезновению озимых и яровых рас анадромных видов осетровых, но протяженность нерестовых миграций озимой и яровой рас белуги и озимой расы русского осетра сократилась. Произошел сдвиг сроков начала нерестовой миграции яровых рас анадромных осетровых и максимумов ее интенсивности на 2–4 недели в связи со сбросом холодных вод из нижних горизонтов водохранилища.

Сроки начала и завершения нерестовой миграции яровой и озимой рас белуги, а также распределение их производителей в рукавах дельты Волги не одинаковы. Начало нерестовой миграции производителей яровой расы белуги весной и озимой – осенью приурочено к протоке Главный банк. Чем дальше на северо-восток от Главного банка расположены протоки дельты Волги, тем позже в них

начинается миграция производителей. Миграция яровой расы белуги заканчивается в восточных рукавах дельты Волги раньше, чем в западных. Интенсивность нерестовой миграции производителей озимой расы белуги снижается поздней осенью и в начале зимы везде одновременно.

Распределение производителей белуги по рукавам дельты Волги во время их нерестовой миграции не изменилось после зарегулирования стока реки. В дельте Волги производители осетровых мигрируют на нерест по всем рукавам, но большая их часть мигрирует по рукаву Главный банк. Скорости течения в этих рукавах различны. Наибольшие скорости течения реки отмечены в западных рукавах дельты, минимальные — в восточных. Неодинаковая плавательная способность производителей осетровых определяет и размеры производителей, мигрирующих по разным рукавам дельты. Наиболее крупные производители идут по западным рукавам дельты, а в восточных — размеры мигрирующих производителей меньше. По самому мелководному восточному рукаву Волги — Иголкинскому банку мигрируют в основном мелкие, впервые нерестующие самцы.

Интенсивность нерестовой миграции производителей осетровых связана с факторами среды. У яровой расы белуги связь интенсивности миграции с температурой отрицательная, а у яровой расы севрюги — положительная. Эти различия можно объяснить неодинаковыми сроками хода. Яровая белуга начинает нерестовую миграцию еще зимой подо льдом и к моменту распаления льда и прогрева воды в дельте Волги она заканчивается. Яровые производители севрюги, чьи нерестилища были до зарегулирования Волги расположены ниже, чем у всех остальных видов и рас анадромных осетровых, мигрируют на нерест во время паводка, при высоких скоростях течения. У озимой расы русского осетра связь интенсивности нерестовой миграции с уровнем воды в реке отрицательная. Производители этой расы осетра мигрируют во время спада половодья, снижении уровня воды и скорости течения. Их нерестилища до строительства плотин были расположены в верхнем и среднем течении реки.

Анадромная миграция производителей осетровых, осуществляемая против течения реки, в целом имеет активный характер. Однако при испуге, наличии механических преград, высоких скоростях течения реки производители осетровых останавливаются, залегают на дно или перемещаются на ниже расположенные участки реки (Поддубный, 1971).

Нерестовые миграции исследованных видов осетровых протекают круглосуточно, что характерно для донных рыб, в основном с тактильным механизмом ориентации. Максимальные значения интенсивности миграции приходится на сумеречный, ночной и предрассветный периоды, днем миграция не прекращается, но ее интенсивность снижается. Суточная ритмика нерестовых миграций определяется типом поведения.

Распределение производителей осетровых в речном потоке определяется их плавательной способностью. У всех исследованных анадромных осетровых

основная часть производителей перемещается в придонном слое воды, где скорости течения понижены. Виды с высокой плавательной способностью (русский осетр), мигрируют преимущественно в стрежневой части речного потока, а виды с низкими значениями этой характеристики (севрюга) передвигаются ближе к берегам, где течение слабее. Сходная тенденция прослеживается и у производителей одного вида, но разного размера. Мелкие особи с пониженной плавательной способностью также мигрируют в зоне потока с низкой скоростью течения.

Проведенное исследование позволило показать, что ряд параметров нерестовой миграции (суточная динамика, распределение рыб в речном потоке) сходны у яровых и озимых рас анадромных видов Волго-Каспийских осетровых, совершающих, соответственно, одношаговые и двухшаговые миграции. В то же время связь интенсивности нерестовой миграции у этих форм с факторами среды отличается и определяется ее сроками. В свою очередь, наблюдаемые различия между видами и сезонными расами осетровых в сроках нерестовой миграции, можно интерпретировать, как адаптивные, позволявшие озимым формам (двухшаговые миграции), нерестившимся до зарегулирования реки на участках среднего и верхнего течения Волги, снизить расход энергии за счет перемещения в условиях пониженной скорости течения.

Глава 3

Посленерестовые миграции осетровых в реке

Материалы для изучения посленерестовых миграций осетровых были собраны на экспериментальных тоневах участках Центрального научно-исследовательского института осетрового рыбного хозяйства (ЦНИОРХ) и Каспийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства (КаспНИРХ): «Чкаловская», «Средне-Рытая», «Брянская» и «Мужичья» (рис. 4). В работе использованы данные, собранные на протяжении 23 лет — с 1978 по 2002 гг. Наблюдения велись с марта по ноябрь. Контролировалось ежегодно не менее 848 притонений, отловлено 18 590 экз. осетровых, в том числе: русского осетра 15 473 экз., севрюги — 2 849 экз., белуги — 268 экз. Лов рыбы производили речными закидными неводами. Мигрирующих после нереста производителей осетровых измеряли и взвешивали.

Для анализа интенсивности посленерестовой миграции нами использована относительная величина улова на промысловое усилие (экз./притонение).

Производители анадромных видов осетровых после размножения начинают миграцию в море к местам нагула. Следуя классификации А. Мика (Meek, 1916), посленерестовую миграцию производителей осетровых следует отнести к катадромным или денатантным миграциям.

Основные данные о сроках миграции и численности производителей волжских осетровых после нереста относятся к периоду после зарегулирования стока реки плотиной Волгоградской ГЭС в 1958 г. Их скат происходил в основном в течение лета и заканчивался осенью, однако не все они мигрировали к местам нагула в Каспийском море в год нереста (Павлов А.В., 1964, 1972). Зимой 1969–1970 гг., т.е. сразу после зарегулирования стока, в Волге в уловах особи белуги после нереста составляли 58,3–62,0%. Количество русского осетра было меньше, однако этот вид чаще встречался на зимовальных ямах. При этом на зимовальных ямах ловились преимущественно отнерестившиеся особи, а в реке — производители, мигрирующие на нерест (Павлов А.В., Сливка, 1972). На зимовальных ямах до 90% осетровых, за исключением белуги, не питались (Елизаров, 1968). В желудках 80% скатывающихся особей белуги зимой в реке обнаружены: бычки и другие виды рыб, раки, моллюски (Павлов А.В., Сливка, 1972).

Посленерестовая миграция производителей осетровых наблюдается во всех рукавах дельты Волги. Время пребывания производителей анадромных осетровых в реке определяется несколькими факторами: протяженностью нерестовой миграции, плавательной способностью и физиологическим состоянием производителей, сроками их миграции, наличием благоприятных условий для нереста и зимовки (Лукин, 1949; Павлов А.В., 1974).

Самки русского осетра и севрюги теряют до 30% массы тела после нерестовой миграции и нереста (Сливка, 1974). Наиболее существенные снижение

массы производителей наблюдаются у озимых рас всех исследованных видов (Сливка, 1974).

Сроки начала потребления пищи производителями после нереста определяют и скорость их миграции в море. До зарегулирования стока Волги значительное количество производителей русского осетра, отнерестившихся ранней весной, задерживалось в реке на кормных местах от года до нескольких лет. Здесь они активно питались даже при низкой температуре воды (Борзенко, 1942; Лукин, 1947, 1949). Белуга скатывалась в год нереста, начиная интенсивно питаться в реке, вследствие чего, местное население называло ее «обжорой» (Линдберг, 1972). Протяженность нерестовой миграции севрюги была меньше, чем у русского осетра и белуги, она более теплолюбива, вероятно, в меньшей степени обеспечена пищей в реке и испытывала наибольшее истощение после нереста, поскольку мигрировала на нерест во время весеннего половодья и сразу после размножения скатывалась в море. Длительность ее пребывания на нерестилищах не превышала 40 суток (Борзенко, 1942). Однако сильное истощение после нереста не увеличивает естественную смертность у осетровых (Павлов А.В., 1974).

В отличие от производителей, совершающих нерестовую миграцию, рыбы, скатывающиеся после нереста, не останавливаются на отдых. Их скат в основном происходит по фарватеру. Принимая направление головой против течения, они хорошо ориентируются в потоке и скорость их миграции значительно меньше скорости придонных течений (Шубина, 1974, Сливка, 1974). В р. Волге севрюга после нереста скатывается с большей скоростью, чем русский осетр — 0,29 км/ч (Шубина, 1974). По данным Н.Е. Песериди (1986), скат производителей севрюги в р. Урал происходит по фарватеру со скоростью 75 км/сутки или 3,12 км/ч.

Учитывая, что нерест яровых и озимых рас различных видов осетровых в р. Волге происходит практически одновременно, определить расовую принадлежность производителей после нереста невозможно. В связи с этим в дальнейшем посленерестовые миграции производителей осетровых рассматриваются без их разделения на расы.

Белуга. Интенсивность посленерестовой миграции белуги в конце 1970-х гг. была одинаковой как выше дельты Волги (тоня «Мужичья»), так и по ее восточному рукаву Бузан (Белинский банк, тоня «Брянская»), и составляла 0,27–0,28 экз./притонение (табл. 21). Такое положение сохранялось до 1991 г. Интенсивность посленерестовой миграции в восточных рукавах дельты реки до 1999 г. была существенно выше. Начиная с 1995 г. интенсивность миграции в целом резко уменьшилась в связи с сокращением общей численности производителей.

Посленерестовая миграция производителей белуги происходила на протяжении всего сезона наблюдений (с марта до ноября). На рисунке 16 показана динамика посленерестовой миграции белуги за время наблюдений (апрель–октябрь 1971–1997 гг.).

Таблица 21. Интенсивность посленерестовой миграции белуги в различных участках р. Волги.

Годы	Число рыб, экз.	Интенсивность посленерестовой миграции, экз./притонение		
		Главный банк, тоня "Чкаловская" тоня "Брянская"	Белинский банк, рукав Бузан,	Зона выше дельты Волги, тоня "Мужичья"
1978–1980	73	0	0,28	0,27
1981–1985	84	0	0,29	0,32
1986–1990	67	0	0,21	0,22
1991–1995	31	0,04	0,065	0,03
1996–1999	8	0,001	0,01	0,007
2000–2002	5	0,003	н/д	0

н/д — наблюдения не проводились.

Максимальное (0,33–0,45 экз. за притонение) количество скатывающихся особей, как выше дельты Волги, так и в восточной ее части вылавливалось в июне (рис. 16). Как правило, значительное число производителей белуги скатывалось в июне до наступления летнего максимума температуры воды, на месяц позже наибольших весенних уровней воды.

Большая часть рыб (82–84%) начинала скатываться в июне, непосредственно после нереста. Небольшое количество (16–18%) отнерестовавших особей белуги вылавливалось в апреле-мае. Эти рыбы после нереста в предыдущем году задерживались в реке на участке от нижнего бьефа Волгоградского гидроузла до вершины дельты Волги и только после зимовки скатывались в море для нагула. В нижнем бьефе Волгоградского гидроузла задержка производителей после нереста составляла от 1–3 месяцев (Дубинин, 1987) до 1 года.

На динамику посленерестовой миграции производителей белуги оказывают влияние сроки и интенсивность их нерестовой миграции, которые зависят от ряда факторов среды. Например, в 1985 г. условия нерестовой миграции и нереста белуги были нарушены из-за изменения внутригодового распределения стока. Значительное, более чем в 2,5 раза, увеличение объема зимнего стока привело к более позднему нересту белуги и, как следствие, сопровождалось смещением максимума интенсивности ее посленерестовой миграции на тоне «Мужичья» с июня на конец лета – начало осени. В восточной части дельты было два пика миграции — в апреле и в августе вместо одного, обычно наблюдаемого в июне.

Интенсивность посленерестовой миграции белуги, как выше дельты (тоня Мужичья), так и в восточной ее части (тоня Брянская), достигает максимума в июне, когда температура воды повышается. Однако позже, при дальнейшем повышении температуры, интенсивность миграции снижается. Максимальная

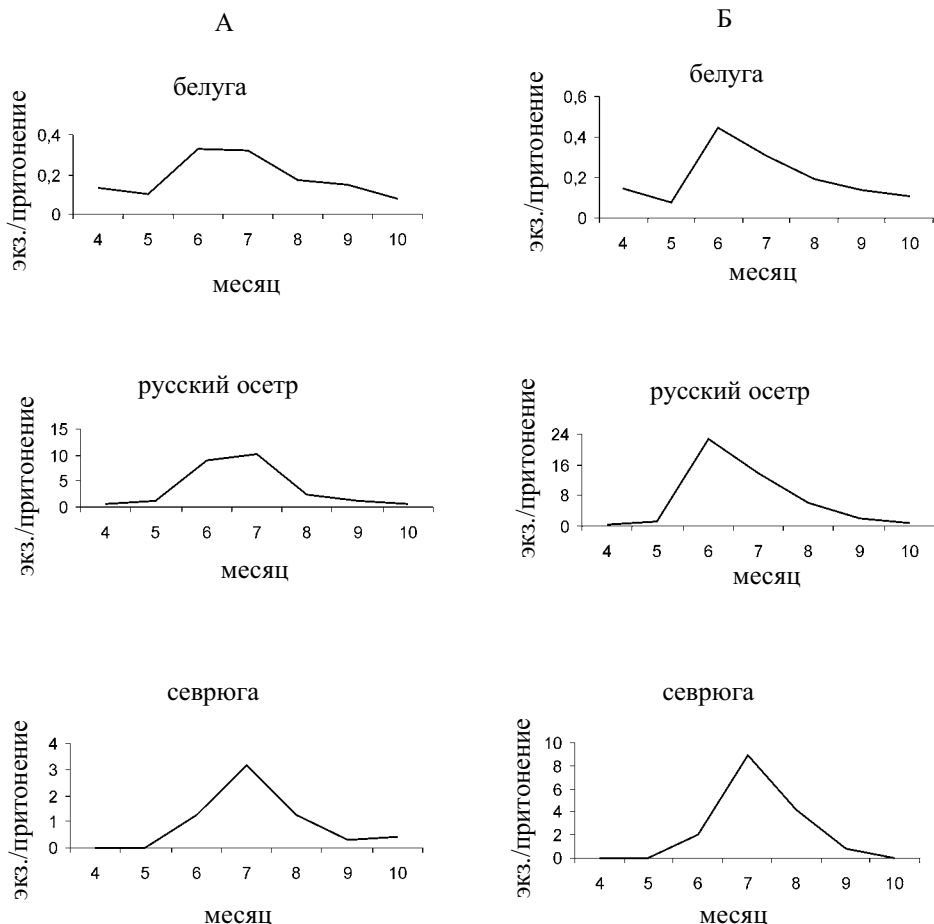


Рис. 16. Интенсивность посленерестовой миграции (экз./притонение) производителей осетровых (1978–1999 гг. отловлено: белуги 268 экз., русского осетра 15 473 экз., севрюги 2849 экз.): А — выше дельты Волги (тона «Мужичья»); Б — по рукаву Бузан, восточная часть дельты Волги (тона «Брянская»).

интенсивность миграции на этих участках наблюдается через месяц после пика весеннего половодья. Выше дельты Волги максимальные значения интенсивности миграции и мутности воды совпадают по времени, в восточной части дельты связи интенсивности посленерестовой миграции с мутностью не обнаружено (рис. 16, 17).

Русский осетр. В 1978–1980 гг. количество производителей мигрирующих на нерест и, соответственно, отнерестовавших особей было максимальным —

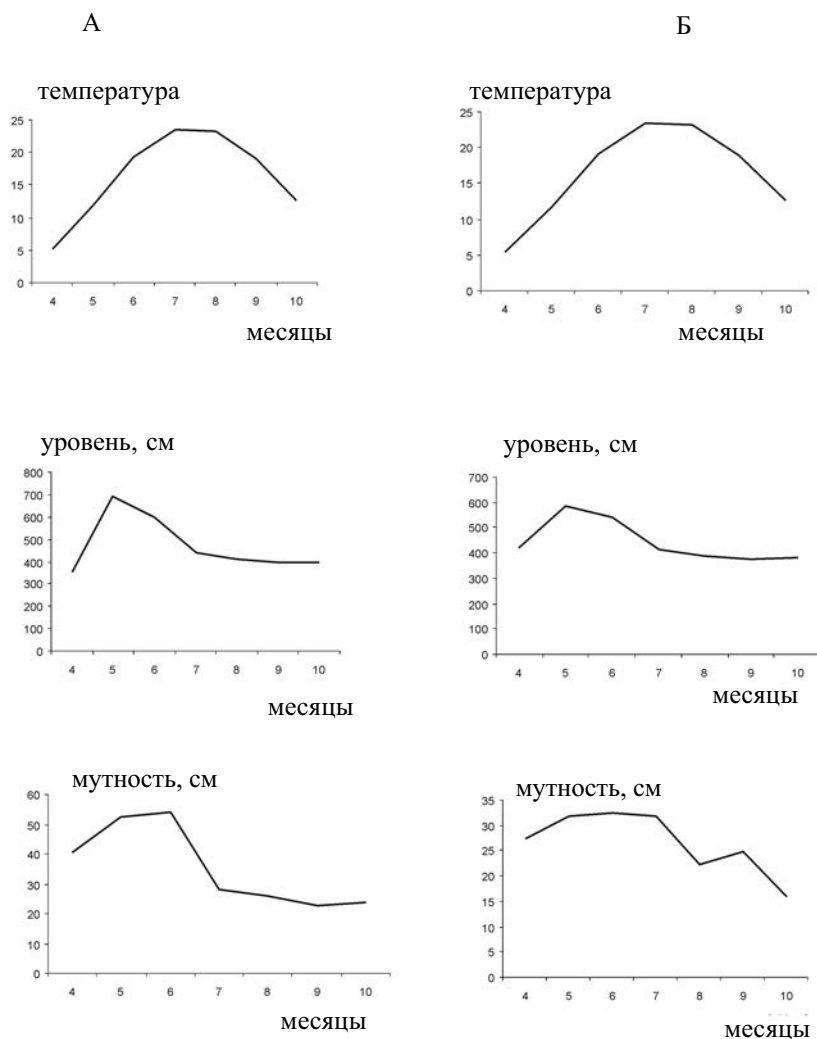


Рис. 17. Сезонные изменения факторов среды по усредненным данным за 1971–1997 гг. в основном русле Волги (А — тона «Мужичья», водопост «Верхнее Лебяжье») и в рукаве Бузан (Б — восточная часть дельты Волги, тона «Брянская», водопост «Красный яр»).

их относительная численность в среднем за год составляла 14,2 экз./притонение. В последующие годы при сокращении нерестовой части популяции, она уменьшилась до 0,01 экз./притонение (табл. 22).

После зарегулирования стока Волги посленерестовая миграция русского осетра происходит, главным образом, восточными рукавами дельты (Красиков, 1981; Поддубный, Малинин, 1988). При высокой численности производителей осетра в конце 1970-х гг. интенсивность их посленерестовой миграции осетра выше

Таблица 22. Интенсивность посленерестовой миграции русского осетра в различных участках р. Волги

Годы	Число рыб, экз.	Интенсивность посленерестовой миграции, экз./притонение	
		Главный банк, тоня «Чкаловская»	Белинский банк, рукав Бузан, тоня «Брянская»
1978–1980	4177	0	14,2
1981–1985	6779	0	8,5
1986–1990	3893	0	5,1
1991–1995	450	0	0,45
1996–1999	156	0,01	0,03
2000	18	0,1	н/д

н/д — наблюдения не проводились

дельты Волги (тоня «Мужичья») и по ее восточным рукавам (тоня Брянская) различалась незначительно, а, начиная с 1980-х гг., эти различия стали больше. В 1986–1995 гг. интенсивность миграции по Белинскому банку была вдвое больше, чем в вершине дельты Волги. Интенсивность посленерестовой миграции в западной части дельты на протяжении периода наблюдений была крайне низкой (табл. 22). Производители осетра мигрировали преимущественно по рукаву дельты с меньшей скоростью течения.

Интенсивность посленерестовой миграции русского осетра изменялась в течение сезона наблюдений. Увеличение в уловах количества производителей осетра после нереста происходило постепенно с ранней весны, достигало максимума летом и уменьшалось к осени (рис. 16). Продолжительность интенсивного ската в вершине дельты Волги больше (июнь-июль), чем в восточной части дельты (июнь). В вершине дельты реки доля производителей, скатывающихся летом, составляла 86,7%, а в восточной части дельты — 91,3% (рис. 16). По многолетним наблюдениям посленерестовая миграция начинается при достижении температуры воды 13,5 °С. Повышение температуры воды сопровождается увеличением интенсивности ската (рис. 16).

Температура воды влияет на время и продолжительность посленерестовой миграции. Так, в 1983 г. прогрев воды в реке до нерестовых температур наблюдался на месяц раньше среднеголетних сроков, соответственно, начало нерестовой и посленерестовой миграций было на месяц раньше.

Максимум посленерестовой миграции осетра в 1978–1999 гг. наблюдался в июле (тоня «Мужичья»), через месяц наступления максимальных значений уровня весеннего половодья (май). В восточной части дельты наибольшее количество производителей скатываются в июне, т.е. в следующем месяце после пика половодья (рис. 16, 17).

Связь интенсивности посленерестовой миграции осетра в различных участках реки с мутностью воды сходна с таковой у белуги. Выше дельты Волги миграция происходит при более высокой мутности, чем в восточной части дельты. По данным А.Г. Поддубного (1971), для мигрирующих после нереста производителей русского осетра характерно чередование периодов активного и пассивного ската. При этом скорость движения русского осетра на 0,36–0,43 км/ч меньше скорости течения (1,22 км/ч) (Шубина, 1971).

Рыбы скатываются почти по всему сечению реки с небольшим преобладанием их числа в ее стрежневой части, где скорость течения наибольшая (Поддубный, Малинин, 1988).

Анализ материала, полученного с помощью мечения производителей русского осетра на тоне «Мужичья» буйками, позволил оценить величину скорости покатной миграции осетра по основному руслу Волги, которая в 1976 г. составляла 0,18 км/ч, в 1977 г. — 0,21 км/ч, в 1980 г. — 0,15 км/ч. Эти результаты согласуются с данными других авторов (Поддубный, Малинин, 1988; Павлов А.В., Елизаров, 1969).

Севрюга. Производители этого вида, как до, так и после зарегулирования стока реки задерживались в реке после нереста на менее продолжительное время, чем русский осетр, и скатывались в море в том же году, в котором нерестились (Лукин, 1949; Бабушкин, Борзенко, 1951; Павлов А.В., 1964; Довгопол, Озерянская, 1994).

В конце 1970-х гг. посленерестовая миграция севрюги проходила в основном по восточным рукавам дельты Волги, где ее интенсивность была примерно вдвое выше, чем в вершине дельты реки. В последующие годы такой характер распределения сохранился (табл. 23).

Посленерестовая миграция производителей севрюги начиналась в мае и продолжалась до октября-ноября (рис. 16). Максимум ее интенсивности наблю-

Таблица 23. Интенсивность посленерестовой миграции севрюги в различных частях дельты Волги

Годы	Число рыб, экз.	Интенсивность посленерестовой миграции, экз./притонение		
		Главный банк, тоня «Чкаловская» тоня «Брянская»	Белинский банк, рукав Бузан,	Вершина дельты Волги, тоня «Мужичья»
1978–1980	876	0	3,6	1,3
1981–1985	913	0	3,2	1,8
1986–1990	898	0	2,6	1,5
1991–1995	93	0,01	0,84	0,33
1996–1999	48	0,026	0,08	0,04

дался в июле. Сроки и интенсивность посленерестовой миграции севрюги, как и у других исследованных видов осетровых, зависят от температурного режима, который определяет время ее нереста, а численность производителей после нереста — от общего числа особей участвующих в процессе размножения.

Нетипичные условия года, например, такие как высокий зимний паводок 1985 г., приводят к смещению сроков нерестовой миграции севрюги и, как следствие, к скату производителей на месяц позже, чем в предыдущие годы.

Максимум интенсивности посленерестовой миграции в вершине дельты Волги наблюдался на месяц позже пика мутности реки, а в восточной части дельты — одновременно с максимумом мутности и температуры воды (рис. 16). На наблюдаемых участках пики ската севрюги наблюдаются на следующий месяц после достижения максимума весеннего половодья (рис. 17).

Сразу после нереста скат производителей севрюги происходит преимущественно при высоких скоростях течения реки, затем, с повышением температуры воды и снижением скорости течения реки, производители севрюги предпочитали мигрировать восточными рукавами дельты при минимальных скоростях потока.

При написании настоящей главы, также как и предыдущей, авторы испытывали недостаток данных широкомасштабных телеметрических наблюдений перемещений рыб в реке, аналогичных имеющимся в настоящее время по *A. brevirostrum* (Kynard, 1997). Тем не менее, полученные результаты дают основание считать, что посленерестовая миграция у разных видов осетровых имеет ряд отличий. До зарегулирования стока Волги производители белуги после размножения на непродолжительное время задерживались в районе нерестилищ, а затем преодолевали значительное расстояние от нерестилищ до взморья. В связи с этим их посленерестовая миграция занимала 3–4 месяца. До наступления зимы практически все производители достигали взморья и не оставались на зимовку в реке. В процессе ската они начинали питаться и заканчивали миграцию уже не столь истощенными, как в ее начале.

В условиях зарегулированного стока Волги производители белуги, также как и до постройки плотин, задерживаются на нерестилищах после размножения и начинают питаться в реке. При этом часть производителей белуги зимуют в реке и скатываются на следующий год после нереста. Эта особенность в настоящее время характерна только для белуги.

Производители озимой расы русского осетра до зарегулирования стока Волги после размножения в верховьях реки скатывались с остановками, находили места с обильной кормовой базой, задерживались на них. В отличие от белуги, их посленерестовая миграция могла затянуться на несколько лет. Даже после постройки Куйбышевской плотины в районе Саратова встречались отнерестившиеся производители осетра, скатывающиеся с мест нагула. Их упитанность и

накормленность были выше, чем у рыб непосредственно после нереста. После зарегулирования стока основная часть русского осетра сразу же после нереста скатывается в море, при этом лишь очень незначительная доля производителей задерживается в реке на 1–5 месяцев с мая до октября.

Как до зарегулирования стока Волги, так и после производители севрюги после нереста практически не задерживаются в реке и не питаются. Поэтому среди исследованных видов осетровых скорость ее посленерестовой миграции максимальна.

Производители исследованных видов осетровых после нереста скатываются по фарватеру реки, рукавов или проток дельты.

В дельте Волги пути посленерестовой миграции производителей осетровых не совпадают с путями их нерестовой миграции и пролегают преимущественно в восточных рукавах дельты.

Распределение скатывающихся после нереста производителей всех видов осетровых в русле реки и ее рукавах зависит от скорости течения. В первой половине лета, когда скорости течения в Волге и рукаве Бузан наиболее высоки, интенсивность ската здесь приблизительно одинакова. С уменьшением скорости течения в восточной части дельты до 0,3 м/с, большинство производителей предпочитает скатываться по этому рукаву.

Сроки и продолжительность посленерестовой миграции производителей осетровых зависят от сроков и продолжительности их размножения и факторов среды. При повышенных температурах воды миграция начинается раньше и быстрее заканчивается. Увеличение скорости течения в годы с большим объемом весеннего половодья сокращает продолжительность миграции у всех исследованных видов осетровых.

Глава 4

Особенности поведения молоди осетровых рыб в процессе покатной миграции

Покатная миграция молоди анадромных рыб, в том числе и осетровых, является важным звеном их жизненного цикла. В процессе этой миграции происходит их постэмбриональное развитие, переход на внешнее питание, формирование физиологических механизмов поддержания гомеостаза в условиях перехода к обитанию в соленой воде и др. Различные виды анадромных осетровых отличаются протяженностью нерестовых миграций и, соответственно, протяженностью и длительностью покатной миграции молоди с нерестилищ. Это в свою очередь обуславливает различия видов в возрасте, размерах и стадиях развития молоди при попадании в Каспийское море (Чугунов, 1928; Алявдина, 1951; Солдатова, 1968; Водовозова, 1973; Захарян, 1972).

Покатные миграции молоди, в течение которых протекает значительная часть раннего онтогенеза, могут рассматриваться как один из факторов формирования численности видов. В частности, изучение этих миграций у видов, различающихся по экологии и протяженности покатной миграции, может выявить поведенческие механизмы, определяющие успешность этой миграции к местам нагула и, тем самым, влияющих на формирование их численности. В связи с этим исследование указанных аспектов представляется актуальными.

В настоящей главе даны результаты исследований развития поведения в онтогенезе у белуги, русского осетра и севрюги, влияния на него факторов среды, а также особенностей покатной миграции молоди этих видов и механизмов ее регулирующих.

4.1. Материал и методы исследования

Исследования поведения предличинки, личинок и мальков проводили на волжских рыбоводных заводах (Волжском, Икрянинском, Волгоградском) в 1968–1975 гг., а также на р. Волге от Волгограда до взморья, включая рукав Бузан в 1975–1978 гг.

4.1.1. Изучение поведения личинок и мальков осетровых в экспериментальных условиях

Поведение предличинки осетровых от стадии вылупления до перехода на экзогенное питание изучали в условиях рыбоводных заводов, как при выращивании в производственных прудах, так и в условиях эксперимента.

При изучении поведения предличинок после вылупления, их плавательной способности, интенсивности вертикальных перемещений, поведенческих механизмов во время покатной миграции молоди было проведено 6426 опытов с использованием в них более 4,5 млн. экз. предличинок, личинок и мальков осетровых. Данные о числе проведенных опытов и количестве исследованных предличинок, личинок и мальков осетровых в зависимости от типа исследования представлены в таблице 24.

Во время проведения экспериментов регистрировали температуру воды, содержание в ней кислорода и углекислоты, рН, освещенность. Содержание растворенного в воде кислорода определяли по Винклеру. В течение опытов оно не выходило за пределы нормальных для осетровых величин.

Исследования особенностей покатной миграции молоди осетровых, скатывающихся с естественных нерестилищ, включая скорость и характер ее миграции, а также оценку значения реореакции, проводили в полевых условиях с марта по сентябрь 1968–1975 гг. на незарегулированном участке Волги от г. Волгограда до острова Искусственный.

Периодизация онтогенеза рыб, т.е. количество выделяемых этапов и их границы в работах разных авторов неодинаковы (Садов, 1941; Яковлева, 1952, 1964; Дислер, 1960; Матвеев, 1953; Шмальгаузен, 1955; Бабурина, 1957 и др.). В наших исследованиях была использована периодизация развития осетровых, принятая Б.С. Матвеевым (1953), О.И. Шмальгаузен (1955) и Е.А. Бабуриной (1957):

I этап — от вылупления до начала пассивного жаберного дыхания;

II этап — от начала появления жабр до появления ритмичных движений висцерального аппарата;

III этап — от начала активного движения жаберного аппарата до начала питания внешней пищей;

IV этап — от начала активного захвата внешней пищи до полной резорбции желтка;

V этап — питание только внешней пищей и окончательная резорбция желтка, до появления зачатков боковых и брюшных жучек;

VI этап — от появления боковых жучек до появления брюшных жучек;

VII этап — от появления брюшных жучек до появления лучей во всех плавниках, кроме дорсальной лопасти хвостового плавника;

VIII этап — от появления лучей во всех плавниках до дефинитивного состояния малька;

IX этап — от дефинитивного состояния малька до половозрелой особи;

X этап — зрелая особь.

Этапы развития личинок определяли на живом и фиксированном 4 % раствором формальдегида материале.

Морфологические особенности осетровых на разных этапах развития описаны в ряде работ, приведенных выше. Поведение личинок до перехода на экзотическое питание описано по нашим данным.

Таблица 24. Объем использованного материала при изучении поведения предличинки, личинок и мальков осетровых

Тип исследований	Белуга		Русский осетр		Севрюга		Стерлядь	
	Число опытов	Число рыб	Число опытов	Число рыб	Число опытов	Число рыб	Число опытов	Число рыб
Наблюдения за поведением предличинки после вылупления:	644	6440	340	3400	340	3400	10	100
	10700	2,2 млн.	650	1,3 млн.	540	0,9 млн.		
Изучение интенсивности «свечек» в зависимости от:	250	1820	100	1440	70	1950		
	244	2940	120	2450	90	2040		
	75	480	70	450	60	400		
	10	100	5	50	10	100		
Определение плавательной способности в зависимости от размеров рыб и условий выращивания	1619	36876	847	32225	720	25091	10	202
Изучение поведенческих реакций во время покатной миграции:		25		3382		108		219
				963		1082		676

Предличинки и личинки измеряли под биноклем с окуляр-микрометром, мальков — линейкой, производителей — сантиметровой лентой. Точность измерения абсолютной длины тела предличинки и личинки составляла 0,05 мм, мальков — 1 мм, производителей — 5 мм.

Статистическую обработку результатов проводили с использованием общепринятых методов (Плохинский, 1970; Урбах, 1975).

Для понимания механизмов поклатной миграции нами были исследованы особенности проявления врожденных поведенческих реакций, связанные с пространственным распределением молоди, к которым, относятся периодические вертикальные перемещения предличинки и личинки осетровых, так называемые, «свечки» (Крыжановский, 1949) и реореакция (Lyon, 1905; Д.С. Павлов Д.С., 1979).

Р.Ю. Касимовым (1972) при определении суточной активности у личинок курунских осетровых была использована методика, разработанная Т.С. Лещевой (1967), в которой за «активное» время принималась продолжительность плавания рыб в течение 30 минут опыта.

В настоящей работе общую активность личинок осетровых оценивали по пройденному за единицу времени расстоянию во время горизонтальных и вертикальных перемещений.

Нами в экспериментальных условиях были исследованы траектории, интенсивность (количество перемещений за единицу времени) и скорость перемещений предличинки в зависимости от вида грунта (стекло, мелкозернистый речной песок, галька размером 2–3 см), глубины аквариума (10, 15, 20, 50 и 100 см), освещенности, содержания растворенного в воде кислорода. Опыты проводили в 3-кратной повторности. Время подъема, спуска и отдыха предличинки на дне измеряли секундомером в 7, 13 и 19 часов. Измерения проводили не ранее, чем через 1 час после помещения предличинки в аквариум. Температура воды в экспериментах с предличинками и личинками белуги варьировала от 14,4 до 18,3 °С, осетра от 19,1 до 21,5 °С, севрюги от 21,1 до 23,1 °С.

Для выяснения влияния резкого перепада глубины на активность и поведение предличинки был изготовлен гидролоток с переменной глубиной (рис. 18 А), состоящий из подводящего и отводящего лотков, глубина воды в которых составляла 2 см. Между ними расположена зона глубиной 40 см. В устройстве поддерживался постоянный поток воды. Скорость течения в поверхностном слое воды варьировала от 0,05 до 0,2 м/с.

При изучении влияния освещенности и ее суточного ритма на интенсивность «свечек» подсчет частоты всплываний в темное время суток производили при красном свете с длиной волны 680 нм, который не воспринимается осетровыми (Сбкин, 1973). Освещенность измеряли люксметром Ю-16.

В экспериментальных исследованиях влияния концентрации кислорода на интенсивность «свечек» повышенное содержание кислорода в воде создавали путем аэрации, а пониженное — предварительным ее кипячением. Для опреде-

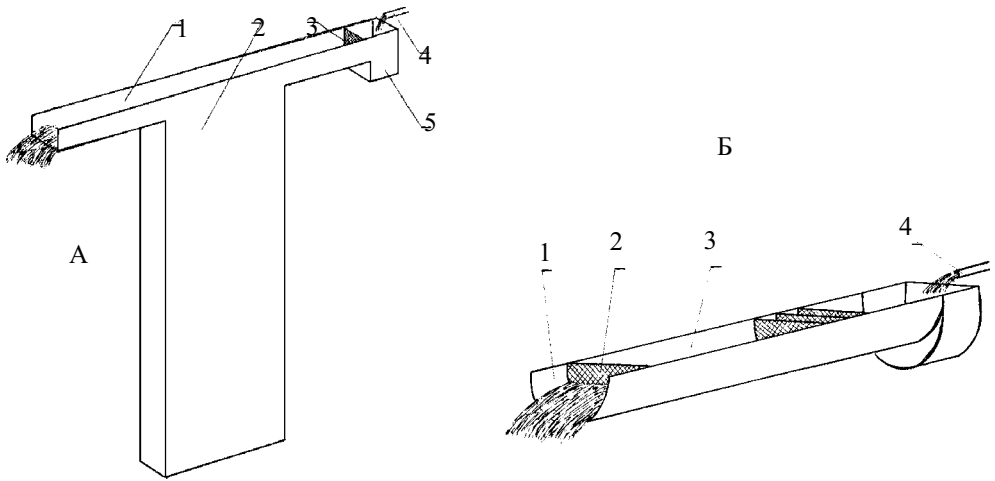


Рис. 18. А — гидролоток с переменной глубиной (1 — лоток; 2 — глубинная зона; 3 — сетка; 4 — подача воды; 5 — колодец); Б — гидролоток с постоянной глубиной (1 — лоток; 2 — сетка; 3 — зона измерений; 4 — подача воды).

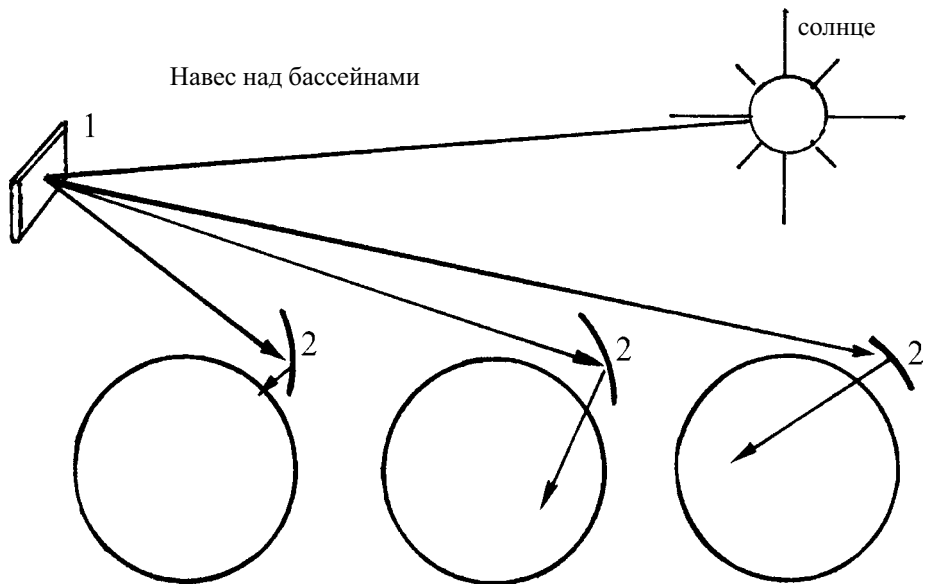


Рис. 19. Схема экспериментальной системы для исследования изменения положения скопления предличинки осетровых при действии солнечного света (→ — направление лучей солнца, 1 — зеркало, 2 — отражатель).

ления порогового содержания кислорода, вызывающего обратимый шок у предличинок осетровых, использовали методику М.Ф. Вернидуб (1951).

Для выяснения влияния света на поведение предличинок нами применялась система (рис. 19), состоящая из двух зеркал: первое концентрировало лучи солнца и направляло их на второе зеркало, поставленное непосредственно у опытного бассейна. Изменяя угол наклона зеркала 2, мы направляли поток света в заданную точку бассейна.

Наблюдения за поведением предличинок и личинок проводили ежедневно в 6, 12 и 20 ч.

4.1.2. Определение плавучести предличинок, личинок и мальков осетровых

Исследования плавучести рыб проводили на живых особях. Перед опытом с поверхности их тела удаляли влагу фильтровальной бумагой. Объем молоди определяли по объему вытесненной ею воды. Плотность тела рыб и воды, в которой они содержались, вычисляли с точностью до 0,01 г/см³.

За показатель плавучести водных организмов принимали величину — «фактора погружения» (Sf), равную отношению плотностей тела рыбы и воды, умноженному на 1000 (Lowndes, 1942).

$Sf = 1000 \text{ Дт/Дв}$, где: Дт — плотность тела, Дв — плотность воды. При значении фактора погружения равном 1000, тело в воде имеет нейтральную плавучесть, когда Sf меньше 1000 — положительную, а при Sf больше 1000 — отрицательную.

4.1.3. Определение плавательной способности предличинок, личинок и мальков осетровых выращенных на рыбоводных заводах

Реореакция (Павлов Д.С., 1966), или так называемый реотаксис (Lyon, 1905) заключается в том, что, находясь в потоке воды, рыбы, как правило, двигаются против течения. Эта безусловно-рефлекторная реакция обнаружена у представителей разных классов животных, начиная от инфузорий и кончая амфибиями (Павлов Д.С., 1972). Одним из количественных показателей реореакции, является плавательная способность рыб.

Плавательная способность (Tv) — это время, в течение которого рыба может двигаться в потоке воды с определенной скоростью (Павлов Д.С., Сабуренков, 1974).

Плавательная способность молоди осетровых, начиная со стадии вылупления предличинок до малька, была определена нами в экспериментальных условиях с применением гидролотка с постоянной глубиной (рис. 18 Б), при конструировании которого, в качестве прототипа был использован лоток Бэмса (Vams, 1967). Гидролоток был

изготовлен из белой жести. Радиус изгиба дна равен 150 мм, общая длина 1200 мм. Равномерность распределения скоростей потока по лотку достигалась применением водобойного колодца (4) и системы сеток (2). При работе с предличинками осетровых до их перехода на экзогенное питание скорость течения в лотке поддерживали равной 15,8 см/с, а на более поздних стадиях развития — 20,6 см/с. Скорость течения определяли объемным методом и при помощи трубки Пито.

Равномерность распределения скоростей по сечению лотка контролировали с помощью струи воды, подкрашенной перманганатом калия.

При проведении каждого опыта плавательную способность определяли у 35–100 особей. Время нахождения в потоке воды измерялось у каждой рыбы индивидуально, но было ограничено продолжительностью опыта, не превышавшей 1 час. Началом эксперимента считался момент установления четкой ориентации молоди против течения. В некоторых случаях рыба скатывалась вниз при испуге или делала бросок против течения, не испытывая при этом утомления, а при ударе о сетку вновь устремлялась вверх. Опыт считался оконченным, когда молодь прижималась к сетке, установленной на выходе из лотка.

Плавательную способность предличинок с момента их вылупления и до перехода на экзогенное питание оценивали 1 раз в сутки. После перехода на внешнее питание личинок выращивали в бассейнах ВНИРО или пересаживали в пруды. Опыты с молодью из бассейнов проводили через 3–5 суток, а с молодью, выращиваемой в прудах, — через 5–10 суток. Использовали молодь белуги из 40 прудов, осетра — из 28 и севрюги — из 18 прудов. Молодь вылавливали из пруда и помещали в бассейны ВНИРО, где выдерживали до начала опыта в течение 1–12 часов. На рыбоводных заводах выпуск мальков из прудов начинался при достижении ими нормативных размеров и массы. Для экспериментов мальков брали в начале, в середине и в конце процесса спуска прудов. Выращиваемую в бассейнах молодь осетровых кормили дафниями, циклопами, олигохетами (*Enchytraeus albidus*), а молодь белуги, начиная с 35-суточного возраста, дополнительно еще и рыбным фаршем.

Изучение влияния длительного (более двух месяцев) пребывания молоди осетровых в прудах на ее устойчивость к потоку воды проводили на белуге, русском осетре и севрюге выращиваемых до возраста 120, 80 и 70 суток соответственно. Температура воды в прудах варьировала от 15,2 до 26,5 °С, содержание растворенного в воде кислорода — от 6,7 до 12,1 мг/л, содержание растворенной в воде углекислоты не превышало 22,9 мг/л, активная реакция среды рН составляла 6,82–9,3.

4.1.4. Изучение плавательной способности у молоди осетровых, скатывающейся с естественных нерестилищ

Для изучения плавательной способности мальков осетровых скатывающихся с естественных нерестилищ их вылавливали в нескольких участках дельты Вол-

ги: на тоне «Мужичья» (80–87 км выше 0 км Волго-Каспийского канала), в районе вододельителя (р. Волга, рукав Бузан — 45 км выше 0 км Волго-Каспийского канала), у села Рассвет (25 км выше 0 км Волго-Каспийского канала), пос. Труд-Фронт (55 км ниже 0 км Волго-Каспийского канала), на тоне «Чкаловская» (105–110 км ниже 0 км Волго-Каспийского канала). Плавательную способность мальков определяли также в гидродинамическом лотке с постоянной глубиной (см. раздел 4.1.3), установленном на научно-исследовательском судне. Скорость течения в лотке составляла 0,2 м/сек. Плавательная способность была определена у 1911 мальков севрюги, у 95 экз. русского осетра и 102 экз. стерляди.

4.1.5. Изучение питания молоди

При изучении питания молоди определяли индексы наполнения отделов пищеварительного тракта с использованием весового метода (Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях, 1961; Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях, 1974).

4.1.6. Исследование покатной миграции молоди осетровых в реке Волге

Изучение покатной миграции молоди осетровых в бассейне Нижней Волги проводили в 1972, 1974, 1975, 1979 гг. в р. Волге (от г. Волгограда до взморья), в рукаве Ахтуба (на нерестилище, расположенном в 97 км ниже Волгограда), в дельте Волги (в рукаве Бузан от вододельителя до взморья). Всего собрано 1780 проб, насчитывающих более 17 тыс. экз. (табл. 25) и проведено 4773 эксперимента, в которых использовано около 100 тыс. экз. рыб.

Для отлова молоди использовали икорные сети, трал, мальковые ловушки. Икорными сетями было поймано 4016 экз. личинок, тралом и мальковыми ловушками — 13323 и 601 мальков соответственно.

Работу проводили в различные по водности годы — средние по водности, с объемом весеннего половодья 94,2 км³, многоводные — 124,9–145,6 км³, маловодные — 56,8 км³.

При исследовании распределения предличинок и личинок по поперечному профилю реки проводили лов на разных глубинах. С помощью лебедки за борт судна опускали икорные сети, изготовленные из капронового газа № 10. Сети отличались от икорных сетей Расса прямоугольным входным отверстием, размером 40х60 см. Три икорные сети устанавливали на металлическом шесте длиной 3 м, нижний конец которого прикреплялся к якорной цепи, а верхний соединялся с лебедкой на борту судна (рис. 20).

Шест с икорными сетками вначале опускали на дно и брали три пробы на расстоянии 0–0,5; 1–1,5; 2,5–3 м от дна (время экспозиции 10 мин.). Затем брали пробы у поверхности и в толще воды.

Таблица 25. Объем материала для исследования покатной миграции прудличинок и личинок (отмечено звездочкой) и мальков осетровых

Вид исследований	Район работ	Период работ	Количество	
			проб	проанализированных рыб, экз.
Сезонное распределение	Р. Волга (с. Замьяны, с. Рассвет) рук. Бузан	Май-август 1974, 1975	144	4379
		Июль-август 1979	71	1156
Суточная динамика	Р. Волга* (с. Каменный Яр – вододелитель*)	Май-июнь 1974–1975	995	371
		Июнь-август 1974–1975	501	1770
			1117	–
		Рук. Ахтуба*	Июнь, 1979	88
	Рук. Бузан	Июль-август, 1979	1701	41
Вертикальное распределение	Р. Волга (с. Каменный яр – вододелитель*)	Май-июнь 1974, 1975	995	3710
		Июнь-август 1974–1975	485	560
			117	76
		Рук. Ахтуба	Июнь 1979	117
	Рук. Бузан	Июль-август 1979	88	41
Горизонтальное распределение	Р. Волга (с. Каменный яр – вододелитель)	Май-июнь 1972, 1974, 1975	126	1100
		Май-сентябрь, 1972, 1974–1975	345	2510
		Июнь, 1979	114	164
Продольное распределение	Р. Волга (с. Каменный яр – вододелитель)*	Май, июнь 1972 1974–1975	126	
		Май-сентябрь 1972, 1974–1975	126	1100
			Июль-август 1979	479
	Рук. Бузан		57	838
Наблюдения на водо-разборных сооружениях	Р. Волга (с. Каменный яр – с. Зюзино)	Май-сентябрь 1974–1975	640	344

Таблица 25 (окончание)

Вид исследований	Район работ	Период работ	Количество	
			проб	проанализированных рыб, экз.
	Рук. Ахтуба	Июнь 1979	19	50
	Рук. Бузан	Июль-август 1979	18	—

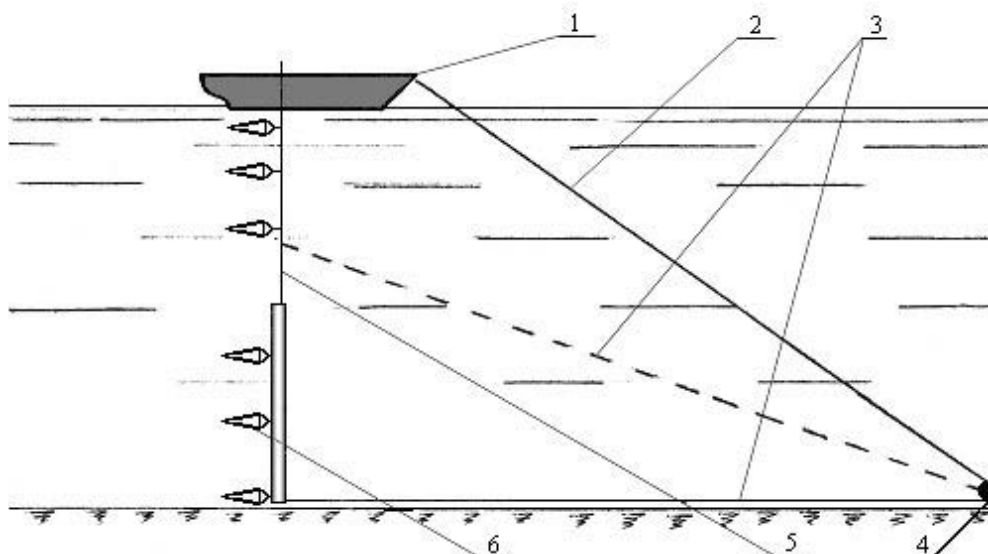


Рис. 20. Схема отбора проб в реке. 1 — плавсредство; 2 — якорная цепь; 3 — капроновый канат; 4 — якорь; 5 — шест; 6 — икорная сеть.

Для изучения суточного распределения личинок по вертикали пробы отбирали через каждые два часа икорными сетями в той же последовательности — у дна, в толще воды, у поверхности (время экспозиции — 10 минут).

Продольное распределение молоди в дельте Волги изучали в основных рукавах — Бахтемир (у пос. Рассвет, сел Маячное и Сергеевка, пос. Труд-Фронт, в Волго-Каспийском канале), Старая Волга (с. Житное) и Бузан (от плотины вододеливателя до устья) (рис. 21) с помощью 4,5-метрового трала, крылья и створ которого имели ячейку 14 мм, остальные детали — 6,5–8 мм. Траления проводили со скоростью 5–6 км/ч в течение 10 мин. При этом регистрировали глубину с помощью судового эхолота типа «Судак».

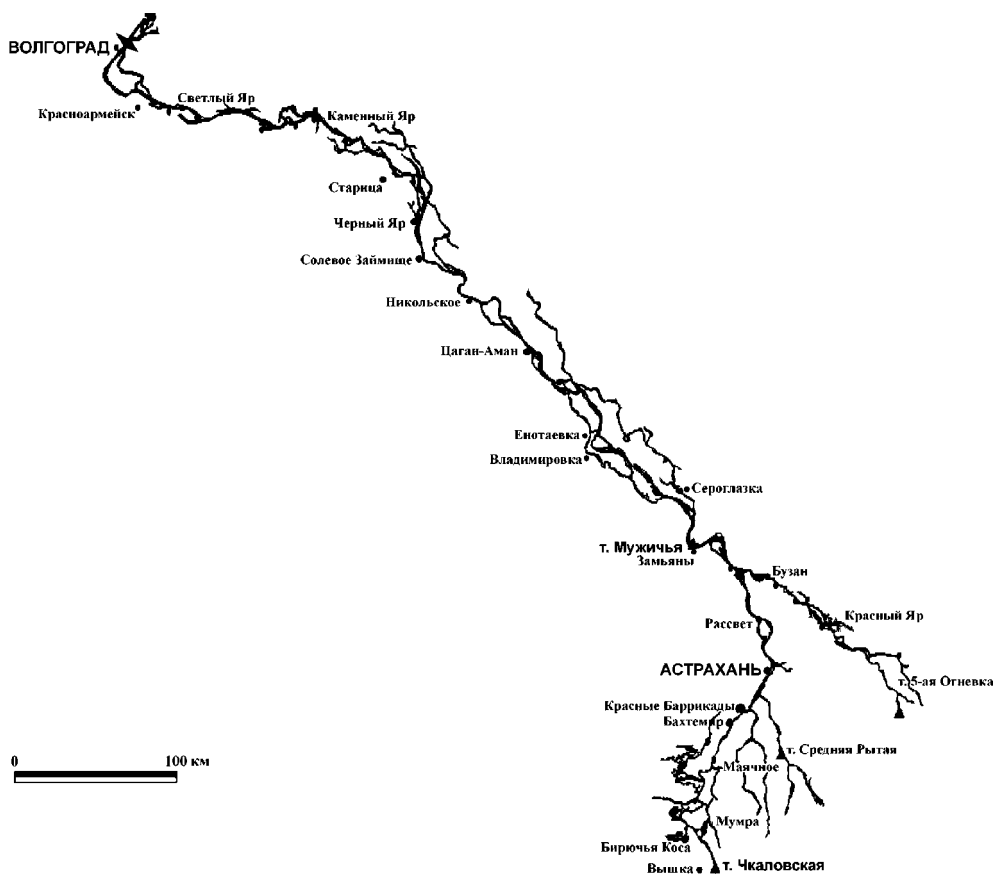


Рис. 21. Схема незарегулированного участка Нижней Волги.

С помощью траления можно получить представление о концентрации молоди в реке, но не о ее миграции. Поэтому мы применяли также пассивные орудия лова – мальковые ловушки длиной 2 м с входным отверстием 1 x 1 м. Отцеживающая их часть имела ячею 6-мм. Время экспозиции при работе с мальковыми ловушками составляло 1 час. При изучении распределение молоди по поперечному профилю реки пробы отбирали с периодичностью 1 час. Температуру воды измеряли 3 раза в сутки. Прозрачность в реке, определенная с помощью диска Секки, варьировала от 40 см в половодье до 70 см в межень. Освещенность измеряли у поверхности воды люксметром типа Ю-16, скорость течения — гидрометрической вертушкой ГТ-21.

На каждой станции проводили по три траления у берегов и на стрежне реки. Всего проведено 369 тралений. Всего при сборе материала в икорные сети было поймано 3710 личинок, из них — осетра 3382, севрюги — 108, стерляди — 219 экз. Тралами выловлено 2752 мальков осетра, 3756 — севрюги, 12 — белуги,

539 — стерляди. Мальковыми ловушками выловлено 560 мальков, из них: 211 экз. русского осетра, 330 — севрюги, 13 — белуги, 6 — стерляди.

Для определения объема воды, проходящего через орудия лова, измеряли скорость течения непосредственно в орудиях лова, их площадь и время работы.

4.1.7. Определение скорости покатной миграции

Изучение скорости покатной миграции молоди осетровых после выпуска в Волгу проводили на белуге, выращенной на Икрянинском рыбноводном заводе (1970, 1972 гг.). Перед выпуском в реку из прудов мальков накапливали в прорезях в количестве 180–340 тыс. экз. Всего было выпущено 4 группы мальков белуги. Средняя масса мальков в первой группе была 1,2 г, во второй — 2,8 г, в третьей — 3,6 г, в четвертой — 2,6 г. Стационарный пункт наблюдений находился в 22 км ниже по реке от места выпуска (у пос. Труд-Фронт). Одновременно изучали и плавательную способность мальков четвертой группы после их скаута на 30 и 80 км от места выпуска.

Аналогичные исследования были проведены на мальках белуги, выращенных на Волгоградском рыбноводном заводе. Их выпускали непосредственно в Волгу без предварительного накопления и отлавливали у тони «Райгородская» в 80 км ниже места выпуска. Всего в опытах была определена плавательная способность у 656 экз. белуги, выращенной на этом заводе.

Для определения скорости миграции и плавательной способности мальков, выпущенных с заводов, отлавливали в реке донными тралами размером 4,6 и 9,1 м, скорость траления была 5–6 км/час, а продолжительность — 10 мин. Выловленную молодь помещали в канны и опускали за борт судна на 10–12 час. Работа базировалась на научно-исследовательских судах «Профессор Чугунов», «СЧС-1289» и «Академик Державин».

Плавательную способность мальков белуги определяли в гидродинамическом лотке с постоянной глубиной (рис. 19), установленном на судне. Скорость течения в лотке составляла 0,2 м/сек.

4.2. Особенности движения предличинок и личинок осетровых

Многие исследователи (Казанский, 1925; Крыжановский, 1949; Дислер, 1949; Соин, 1951; Гербильский, 1953; Драгомиров, 1953а, 1957, 1961; Баранникова, 1975; и др.) отмечали наличие у предличинок и личинок осетровых вертикальных всплываний и спусков в толще воды. Эта поведенческая реакция, получившая название «свечек», большинством авторов связывалась с их покатной миграцией.

Рассмотрим особенности вертикальных и горизонтальных передвижений молоди осетровых на первых этапах онтогенеза.

I этап — от вылупления до начала пассивного жаберного дыхания.

В момент вылупления предличинки имели в среднем длину: белуга — 12,6, русский осетр — 10,3, севрюга — 9,2 мм. Желточный мешок у них яйцевидной формы, хвост прямой, задний конец хорды немного приподнят (рис. 22). И.В. Яковлева (1952, 1964) и О.И. Шмальгаузен (1975) считают основными особенностями предличинок на этом этапе - отсутствие жабр и дыхание за счет сети сосудов желточного мешка. Грудных плавников нет или они имеются в виде зачатков.

Движение предличинок характеризуется периодическими подъемами и спусками в толще воды — «свечками». Нашими исследованиями показано, что траектории подъема у предличинок исследованных видов различны, но в любом случае пологое в начальный момент всплывание переходит в подъем по вертикали. Характерной особенностью при этом является вращение предличинок вокруг продольной оси тела. При подъеме на 20 см число оборотов может варьировать от 7 до 15. Подъем вверх происходит за счет частых волнообразных

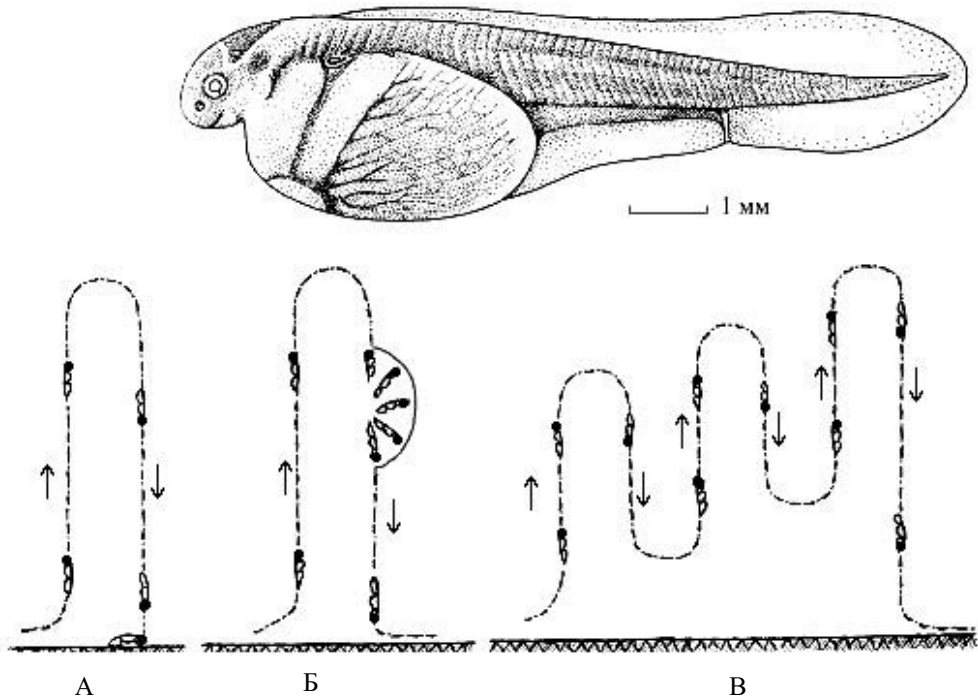


Рис. 22. Траектории «свечек» на первом этапе развития осетровых (направление движения предличинок указано стрелками, их головной отдел обозначен черным цветом, внешний вид приводится по Шмальгаузен, 1975). А — начало этапа; Б — середина этапа; В — конец этапа.

движений всего тела — от головного отдела до конца хвостовой плавниковой складки. При этом гибкая плавниковая складка позволяет предличинкам более эффективно использовать мускульные усилия организма. Колебания туловища характеризуются незначительной амплитудой и высокой частотой. После достижения верхней точки подъема предличинки переходят к пассивному плавному спуску. Этот переход осуществляется двумя способами (рис. 22). При первом — они сразу поворачиваются головным отделом вниз. При втором — начинают опускание на дно, оставаясь ориентированными головой к поверхности. Но отсутствие локомоций при спуске и большой вес переднего отдела тела способствуют тому, что предличинки в процессе спуска переворачиваются головным отделом вниз (рис. 22).

Опускание на дно, как правило, не сопровождается вращением вокруг оси тела. Во всех случаях предличинки вначале касаются дна головным отделом, затем опускаются на вентральную сторону желточного мешка или ложатся на бок. Подъем к поверхности происходит с большей скоростью, чем снижение. Последующий подъем может происходить не со дна (в 20% от общего числа всплываний), а с более высокого уровня (рис. 22), что позволяет предличинкам находиться значительное время в толще воды.

II этап — от начала появления жабр до появления ритмичных движений висцерального аппарата.

Второй этап начинается у севрюги в возрасте одних, у осетра — двух и у белуги — трех суток при средней длине тела 10,6; 13,1 и 15,3 мм соответственно. Для этого этапа характерно появление зачатков спинного и анальных плавников, полное освобождение среднего отдела кишечника от желтка. Грудные плавники имеют полукруглую форму. Появляются мускульные почки в спинном плавнике и звездчатые меланофоры в покровах тела (Шмальгаузен, 1955; Бабурина, 1957).

Тело предличинок при подъеме находится не строго перпендикулярно к поверхности, а наклонено под углом примерно 45° к поверхности воды (рис. 23). Вращения вокруг оси тела отсутствуют. Всплывание происходит не по вертикали, как на первом этапе развития, а по наклонной линии или по спирали, причем, наибольший диаметр спирали наблюдается в начале подъема (рис. 23). По мере роста предличинок диаметр витков при подъеме становится одинаковым. В конце второго этапа развития наибольший диаметр витка траектории подъема наблюдается у поверхности воды. Опускание их на дно происходит не по вертикали, как на первом этапе развития, а по наклонной линии или по спиральной траектории. Если на стадии вылупления предличинки, пассивно опускаясь вниз, достигают дна и некоторое время лежат на нем, то, после перехода на пассивное жаберное дыхание, они, прикоснувшись ко дну, тотчас же всплывают кверху. Длительность периода покоя на дне достигает минимальной величины. При опускании предличинки касаются дна не вентральной стороной желточного мешка, а латеральной. Медленнее всех других исследуемых осетровых опус-

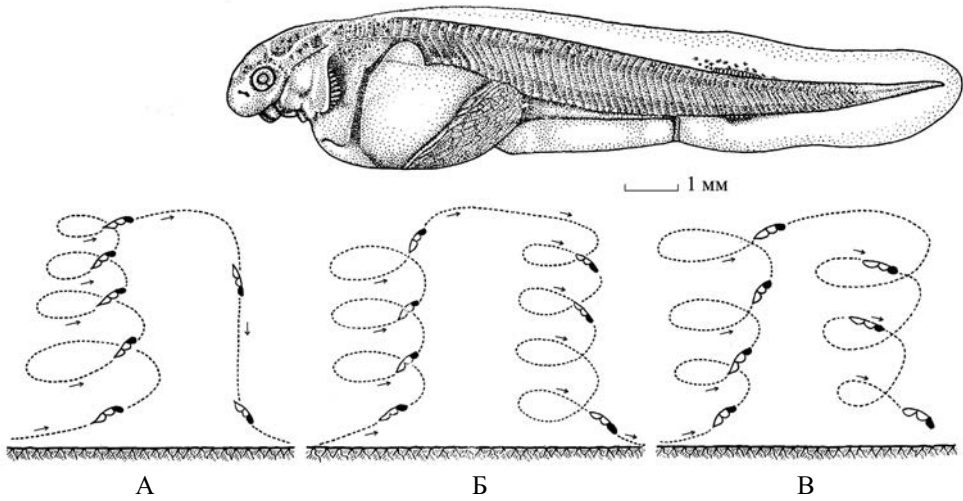


Рис. 23. Траектории «свечек» на втором этапе развития осетровых (направление движения предличинок указано стрелками, их головной отдел обозначен черным цветом, внешний вид приводится по Шмальгаузен, 1975). А — начало этапа; Б — середина этапа; В — конец этапа.

кается белуга, быстрее — русский осетр (рис. 24). Усложнению поведения предличинок, появлению у них способности плавать по спирали вверх и частично управлять своим движением при пассивном спуске соответствует появление зачатков полукружных каналов (Крыжановский, 1956; Сытина, 1975). Движение по такой траектории связано с наличием желточного мешка и отсутствием плавников.

III этап — от начала активного жаберного дыхания до начала питания внешней пищей.

Третий этап развития начинался у белуги на шестые, у русского осетра — на четвертые, у севрюги — на третьи сутки, при средней длине тела 17,8; 15,4 и 13,6 мм, соответственно.

Начало этапа, по данным Л.А. Сытиной (1972), характеризуется появлением ритмичных движений висцерального аппарата, образованием зачатков брюшных плавников и открытием жаберной щели, началом дифференцировки непарных плавников в плавниковой складке. Е.А. Бабурина (1957) относит к этому этапу предличинок, у которых основание грудных плавников располагается под углом к горизонтальной плоскости.

В начале III этапа предличинки способны задерживаться у поверхности воды, перемещаясь в разных направлениях (рис. 25). Н.И. Драгомиров (1953а, б, 1957, 1961) объяснял это явление недостатком кислорода и называл его «нектонной

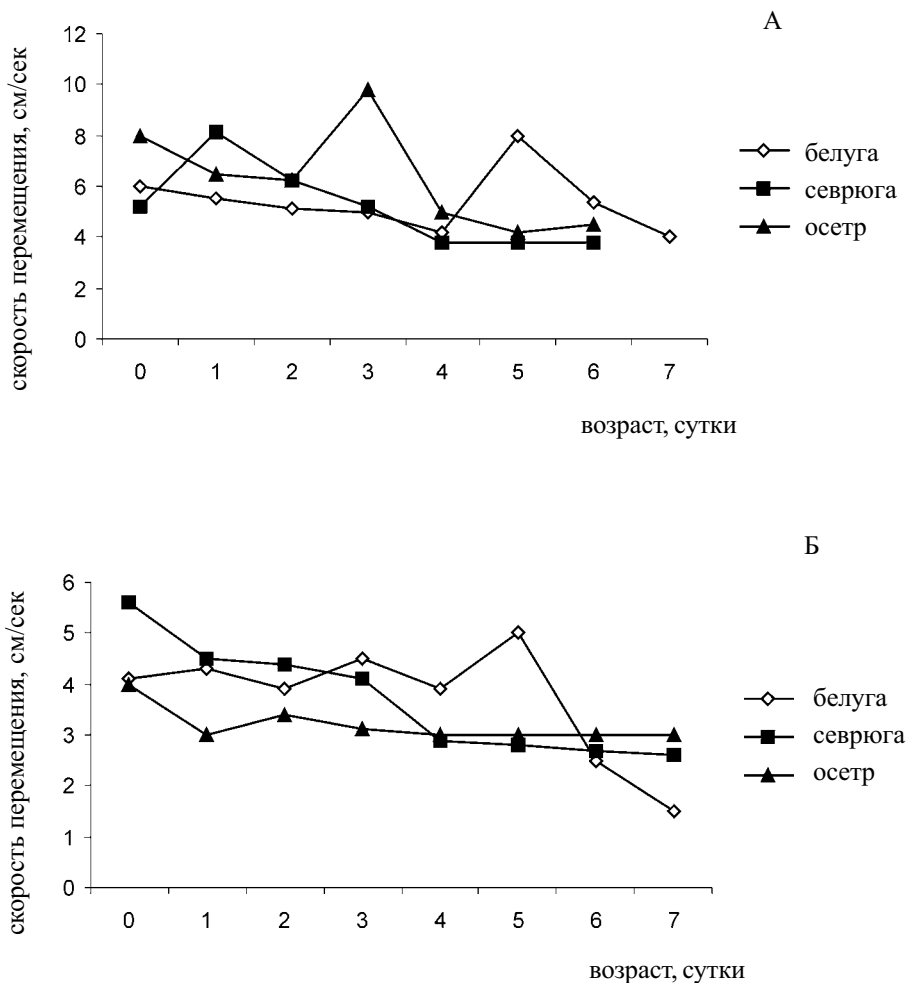


Рис. 24. Изменение скорости перемещения предличинки при подъеме (А) и при падении (Б). Эксперименты проведены в 1968–1974 гг., использовано 6440 предличинки белуги, русского осетра и севрюги по 3440 предличинки.

стадий». Положение тела при этом может быть вертикальным, наклонным или горизонтальным (рис. 25).

При переходе осетровых на активное жаберное дыхание их отношение к свету становится резко отрицательным (Бабурина, 1957, 1972). Предличинки опускаются в придонные слои, образуя в углах прямоугольного аквариума скопления так называемое «роение» (рис. 26), которое впервые описала Е.Б. Зарянова (1951) для русского осетра. При «роении» рыбы направлены головой в одну сторону и

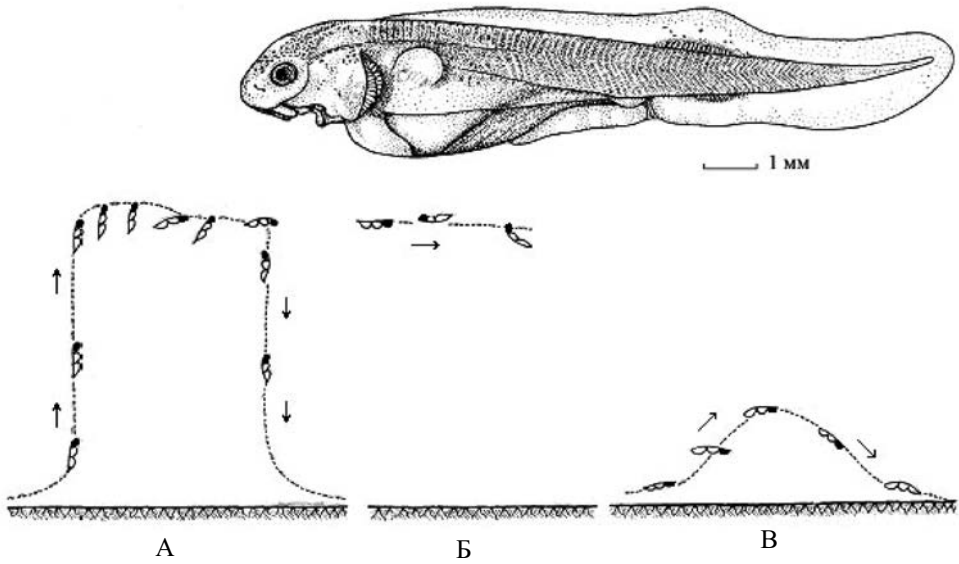


Рис. 25. Траектории «свечек» на третьем этапе развития осетровых (направление движения предличинки указано стрелками, их головной отдел обозначен черным цветом, внешний вид приводится по Шмальгаузен, 1975). А — начало этапа; Б — середина этапа; В — конец этапа.



Рис. 26. Феномен «роения» личинок осетровых.

непрерывно работают хвостовыми плавниками, что способствует созданию вокруг тела дополнительных токов воды.

В темноте роение не наблюдается. В отличие от белуги и русского осетра, у севрюги нет четко выраженного «роения» на дне.

IV этап — этап смешанного питания (от начала активного захвата внешней пищи до полной резорбции желтка).

В начале этого этапа развития средняя длина тела у белуги составляла — 22 мм, у осетра — 19,6 мм, у севрюги — 16,2 мм. На этапе смешанного питания спинные жучки выходят за пределы плавниковой каймы (Яковлева, 1952, 1964), усики начинают функционировать как органы осязания, появляются подвижный ротовой аппарата и зубы (Матвеев, 1953); предличинки способны плотно сжимать челюсти и имеют дефинитивное строение основных органов чувств, обеспечивающих поиск кормовых объектов (Сытина, 1972). Предличинки предпочитают плавание по горизонтали, используя в основном придонные слои воды.

V этап — начало только экзогенного питания (питание только внешней пищей и окончательная резорбция желтка).

Этот этап развития начинался у белуги при длине тела от 22,5 до 24 мм, у русского осетра — от 21,5 до 22 мм, у севрюги — от 17 до 18,6 мм. Характерными признаками перехода на активное питание являются полная резорбция желточного мешка, наличие пищевого комка в желудке, появление реакции хватания движущихся объектов (Сытина, 1972) и начало функционирования анального отверстия (Алявдина, 1951).

В условиях рыбоводных заводов на этом этапе развития при отсутствии кормовых организмов личинки белуги способны откусывать друг другу лопасти грудных и хвостового плавников. При этом они иногда образуются цепочки из двух и более личинок.

В раннем онтогенезе осетровых, как было показано выше, изменяется их распределение в толще воды. В связи с этим представляет интерес исследование их плавучести. Ранее определение удельного веса осетровых проводилось рядом исследователей (Шмальгаузен, 1916; Стась, 1941; Андрияшев, 1944; Алеев, 1963), однако, в их опытах использовались рыбы длиной преимущественно от 40 до 160 см.

Нами было установлено, что у осетровых на всех этапах развития от вылупления до возраста 85 суток плавучесть отрицательна (S_f — фактор погружения был выше 1001). Наибольшая величина плавучести была на I этапе (рис. 27), когда основным способом перемещения предличинок являются «свечки» и фактор погружения составлял 1018 для белуги, 1020—для севрюги и 1024—для русского осетра.

Повышенная плавучесть на первом этапе развития обусловлена наличием жировых включений в желточном мешке. По мере дальнейшего развития предличинкам приходится затрачивать все больше энергии для преодоления отрицательной плавучести. После перехода на экзогенное питание плавучесть

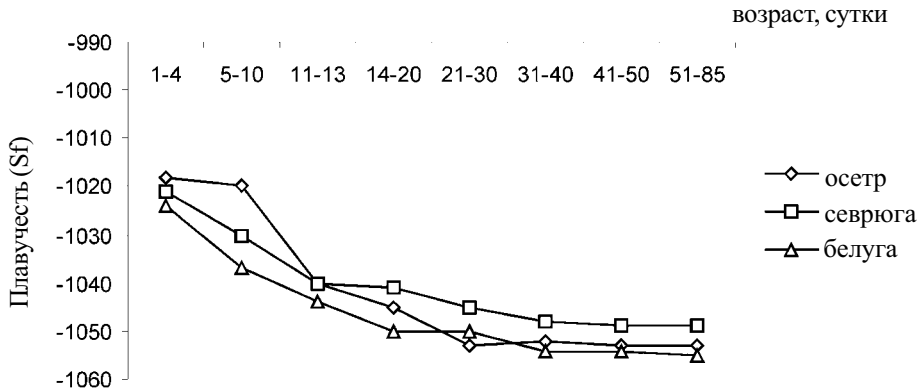


Рис. 27. Изменение плавучести (Sf) молоди осетровых в онтогенезе (количество особей в экспериментах (1968–1972 гг.): русского осетра 3674 экз., севрюги 4012 экз., белуги 3047 экз.).

личинки уменьшалась. У мальков всех изученных видов осетровых фактор погружения (Sf) достигал $-1050 \dots -1055$ относительных единиц. Это связано с изменением экологии осетровых, в частности с тем, что они начинают проводить значительную часть времени на дне и у дна. В данном случае отрицательная плавучесть способствует удержанию мальков на течении.

В раннем онтогенезе осетровых происходит изменение соотношения типов перемещений молоди осетровых. На первом этапе развития движение по вертикали составляет 100% от числа всех перемещений предличинки (рис. 28). Для второго этапа развития характерно уменьшение числа движений по вертикали и появление перемещений предличинки по горизонтали. На третьем этапе развития преобладают движения предличинки по горизонтали, но вертикальные перемещения еще совершаются и составляют 10–20% от общего числа перемещений. Начало экзогенного питания — IV этап — характеризуется плаванием личинки по горизонтали.

Рассматривая движение молоди по горизонтали, отметим, что у предличинки осетровых реореакция развита очень слабо. На первом этапе она практически отсутствует (табл. 26).

Первые признаки реореакции отмечены на II этапе развития. На III этапе по мере увеличения длины предличинки, уменьшения объема желточного мешка и развития плавников их плавательная способность возрастает (табл. 26, рис. 29).

Резкое увеличение плавательной способности обнаружено на стадии перехода на экзогенное питание. В этом возрасте из-за отсутствия желточного мешка личинки становятся более прогонистыми. На VIII этапе личинки превращаются в

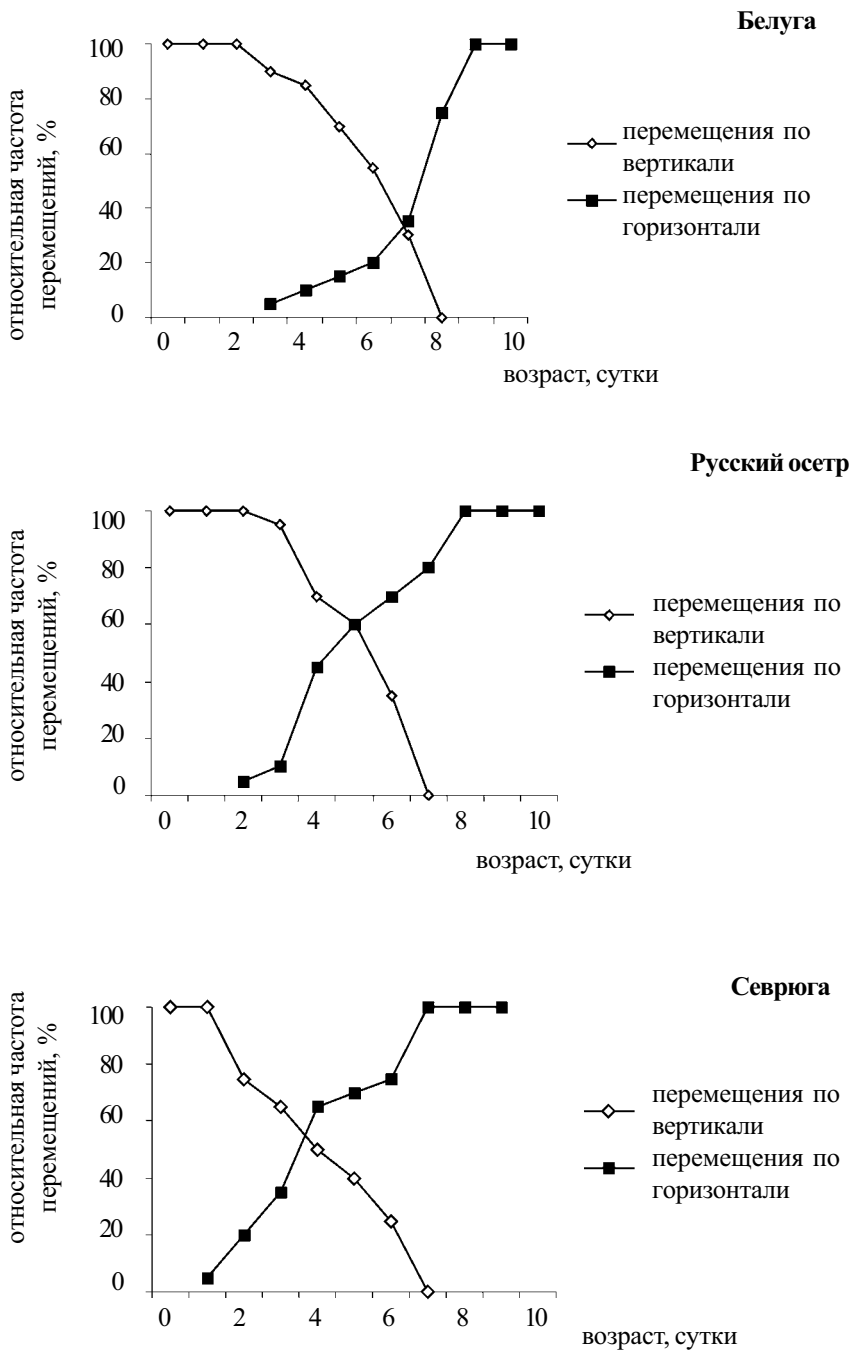


Рис. 28. Величина общей активности осетровых в раннем онтогенезе (эксперименты 1968–1972 гг., число использованных предличинок: белуга — 1820 экз., русский осетр — 1440 экз., севрюга — 1950 экз.).

Таблица 26. Изменение плавательной способности молоди осетровых в потоке воды со скоростью 20 см/с по мере роста (эксперименты 1968–1973 гг.).

Температура воды, °С	Этап развития	Возраст, сутки	Длина тела, мм	Масса тела, мг	Плавательная способность, сек.
Белуга, n=12380					
13,5–15,5	I	0–3	12,7–15,2	21,6–31,6	–
15,5–18,0	II	3–6	15,3–17,7	31,8–43,0	8,0
18,0–19,2	III	6–10	17,8–21,0	44,1–69,0	10,0
19,2–21,1	IV	10–11	21,5–22,0	69,5–72,4	30,8
21,5–22,5	V	12–15	22,5–27,4	72,4–80,4	53,0
22,5–22,9	VI	16–20	28,0–34,0	74,0–89,0	95,0
22,8–23,0	VII	21–29	34,5–75,5	95,0–1800,0	140,0
22,8–24,4	VIII	30–45	78,3–97,5	1500–3300	240,0
24,0	IX	46–120	98,0–120	3300–6500	1600,0
Русский осетр, n=13090					
18,0–18,3	I	0–2	10,4–12,5	14,6–16,8	–
18,3–18,4	II	2–4	12,5–15,4	16,8–23,4	12,7
18,4–19,5	III	4–8	15,4–18,6	23,0–32,7	19,5
19,5–21,6	IV	8–9	18,4–19,7	34,0–39,8	45,0
21,6–21,9	V	9–12	19,7–22,0	40,0–46,9	57,0
22,0–22,4	VI	13–18	23,4–25,0	48,0–79,3	64,0
22,4–22,5	VII	19–25	24,5–44,5	160–640	85,0
22,5–24,0	VIII	26–55	45,0–95,0	650–4000	300,0
24,0	IX	56–80	96,0–105	4000–8000	2500,0
Севрюга, n=9490					
22,0	I	0–1	8,9–9,1	10,2–13,5	–
22,5–23,0	II	1–3	10,6–13,6	14,6–18,9	6,4
22,8–23,1	III	3–5	14,3–14,9	15,7–22,2	8,7
22,3–22,4	IV	5–6	16,2–17,0	26,4–26,6	15,0
22,5–22,7	V	6–8	17,1–20,5	29,1–30,3	32,0
22,5–22,9	VI	8–15	21,0–23,4	31,0–65,0	48,0
22,8–22,9	VII	16–23	24,0–33,0	69,0–240	160,0
22,5–23,1	VIII	24–40	34,0–60,0	250–2600	350,0
24,0	IX	41–70	60,0–90,0	2600–4000	3600,0

мальков. По мере роста рыб происходит дальнейшее увеличение их плавательной способности, при этом севрюга, обладающая наиболее прогонистой формой тела, имеет наибольшую плавательную способность (рис. 29).

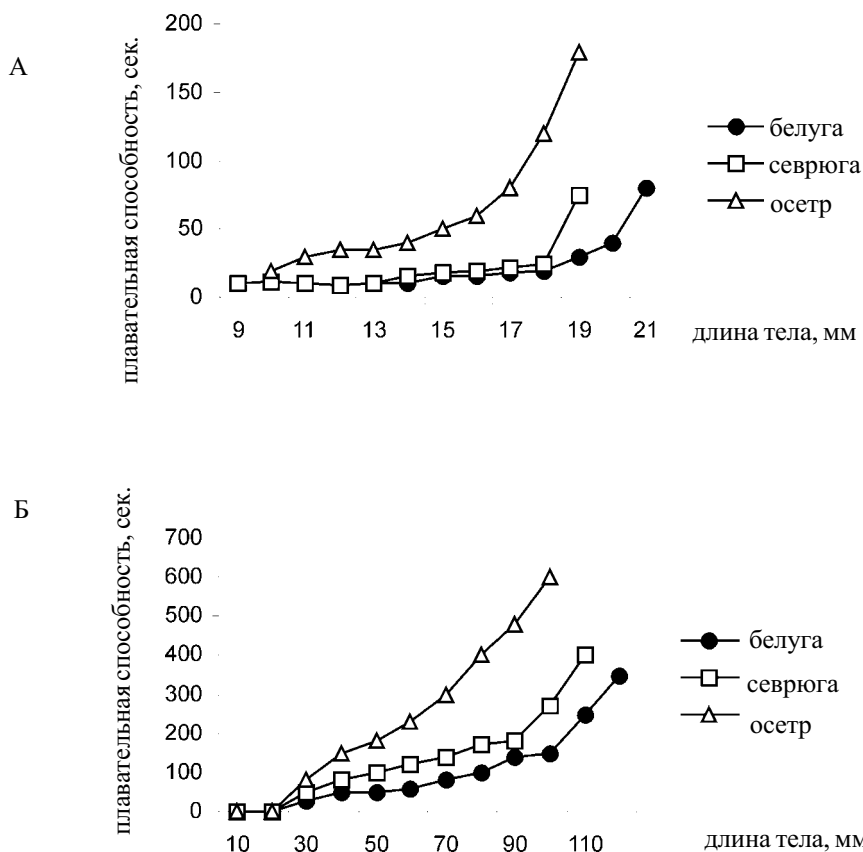


Рис. 29. Плавательная способность предличинки и личинки и мальков осетровых при скорости потока 15,8 см/с (А) и 20 см/с (Б) (эксперименты проведены в 1968–1975 гг., использовано 10 200 экз. молоди русского осетра, севрюги — 8 300 экз., белуги — 7430 экз.).

4.3. Влияние факторов среды на интенсивность «свечек»

Характер грунта оказывает существенное влияние на двигательную активность молоди осетровых, в частности на интенсивность «свечек».

Известно, что предличинки русского осетра и белуги забиваются под выступы галечного грунта. Это впервые отметил в условиях эксперимента В.И. Стрелковский (1940) для персидского осетра р. Куры, объяснив такое поведение его отрицательной реакцией на свет. У предличинки русского осетра, несмотря на их положительную фотореакцию, также наблюдается «залегание» под гальку (Бабурина, 1972).

Экспериментальные исследования, проведенные с различным покрытием дна аквариума (галька, песок, стекло), показали, что при наличии гальки на

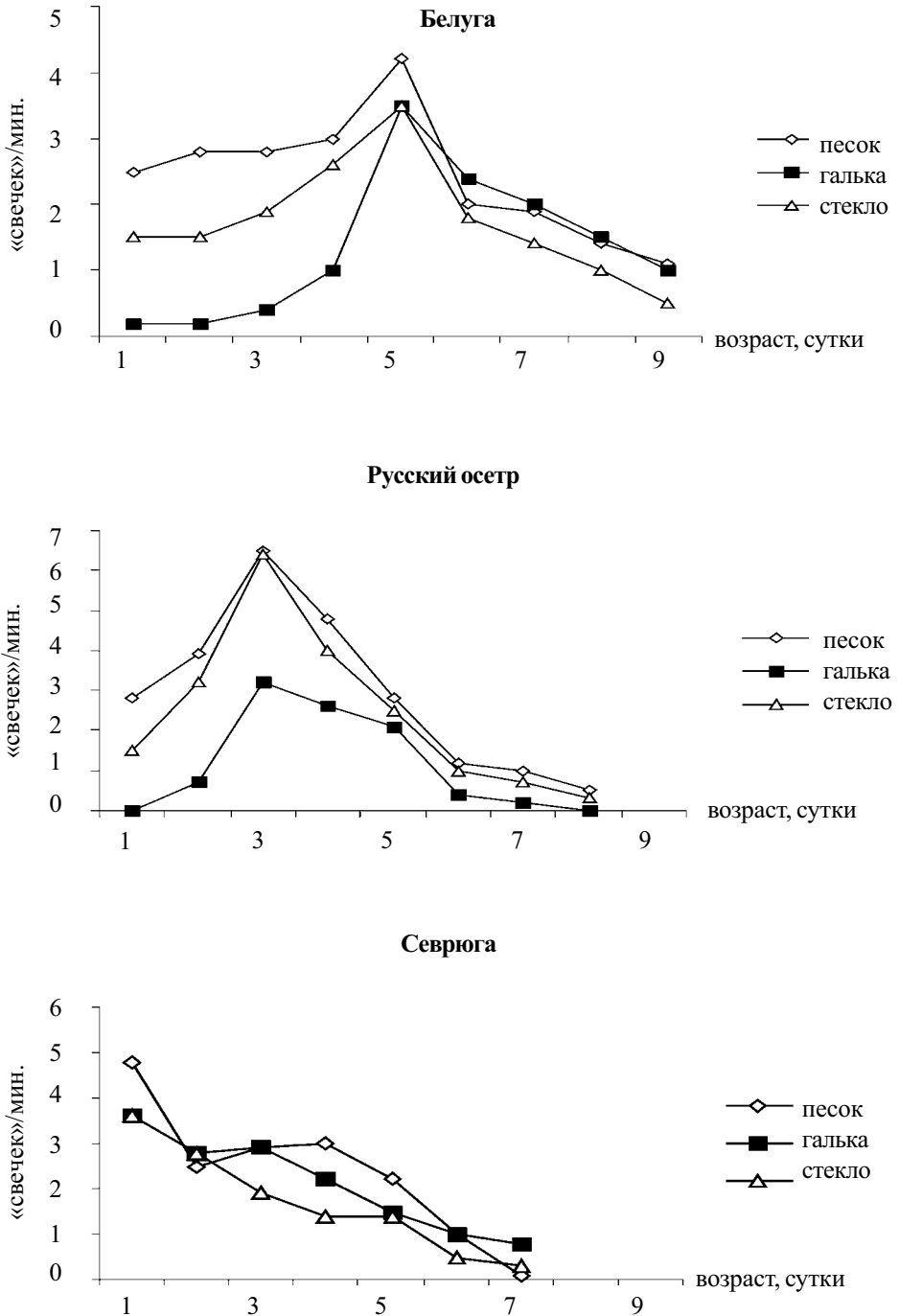


Рис. 30. Интенсивность «свечек» в зависимости от характера грунта в аквариуме. Эксперименты проведены в 1968–1973 гг., использовано предличинок: белуга 1820 экз., осетр 1440 экз., севрюга 1950 экз.

дне аквариума предличинки белуги и русского осетра залегают под нее на протяжении всего первого этапа развития, вследствие чего интенсивность свечек в этом случае ниже (рис. 30). Залегание под гальку (белуги в течение первых 4 суток после вылупления, осетра — 2 суток) свидетельствует о том, что с момента вылупления до перехода на пассивное жаберное дыхание предличинки способны обеспечить свое дыхание без «свечек». Изменение содержания кислорода от 3,4 до 8,9 мг/л не оказывало влияния на интенсивность «свечек» в тот период, когда они являются основным способом перемещения предличинок.

Интенсивность «свечек» у всех исследованных нами видов осетровых на песчаном грунте и стекле, как правило, выше, чем на галечниковом грунте.

У севрюги, по данным Ю.Н. Сбикина и А.С. Хоменкова (1983), также как и белуги и остра, наблюдается залегание предличинок под гальку. В наших экспериментах наличие галечного грунта на дне аквариума не вызывало залегания у предличинок севрюги (рис. 30, Ходоревская, 1969). В аквариумах, разделенных на зоны с различным донным покрытием (илистым, песчаным, галечным и с гладким дном — стекло, оргстекло), севрюга в первые дни развития в 45% случаев предпочитала дно, усыпанное галькой. Однако уже на 5–7-й день гладкое дно (песок, ил, стекло) оказывалось более привлекательным, это сохранялось на протяжении всего исследованного отрезка онтогенеза (рис. 30). Аналогичной была и реакция белуги длиной 14–90 мм (возраст 12–50 суток).

Отмеченное изменение отношения к характеру дна у молоди в течение онтогенеза, вероятно, может быть объяснено тем, что на первых этапах залегание на галечном грунте способствует удержанию личинок на нерестилищах, где они обеспечены хорошими условиями дыхания и имеют надежную защиту от хищников. На участках с илисто-песчаным грунтом условия обитания для предличинок менее благоприятны: может произойти заиливание, как правило, хуже кислородные условия и больше мелких хищников (пескари, бычки и др.). В связи с этим попадание предличинок на такие грунты и вызывает увеличение интенсивности «свечек», ведущее к их перемещению в толщу воды и сносу на участки дна с более благоприятным грунтом.

Изменение реакции рыб на характер покрытия дна по мере их дальнейшего развития связано, на наш взгляд, с их подготовкой к переходу на экзогенное питание, поскольку именно на «гладких» илистых и песчаных грунтах, находится наибольшее количество кормовых организмов.

Глубина воды. В Волге основное количество нерестилищ осетровых расположено на глубинах 3–8 м, а молодь этих видов скатывается на глубине от 3 до 19 м (Алявдина, 1951; Хорошко, Власенко, 1971).

Экспериментальные исследования показали, что количество «свечек», совершаемых в единицу времени (интенсивность «свечек»), при большей глубине меньше, но расстояние, пройденное в толще воды за это время, больше. Например, белуга совершает в аквариуме глубиной 20 см 1,2 «свечек»/мин, а в 100-сантиметровом аквариуме — 0,4 «свечки»/мин., средняя скорость перемещения при

совершении «свечек» в первом аквариуме составила 0,8 см/с, а во втором — 1,33 см/с (рис. 31). Различия интенсивности «свечек» всех видов осетровых в разных по глубине аквариумах (20 и 100 см) достоверны. Предличинки разных видов реагируют на глубину по-разному: севрюга и русский осетр при помещении из аквариума с глубиной 20 см в аквариум с глубиной 100 см увеличивают скорость движения в первые сутки после вылупления в 2,1–2,8 раза, белуга — в 1,6 раза.

Начиная с возраста 4-х суток, скорость движения предличинок при совершении «свечек» повышается у всех исследованных видов примерно в 3 раза.

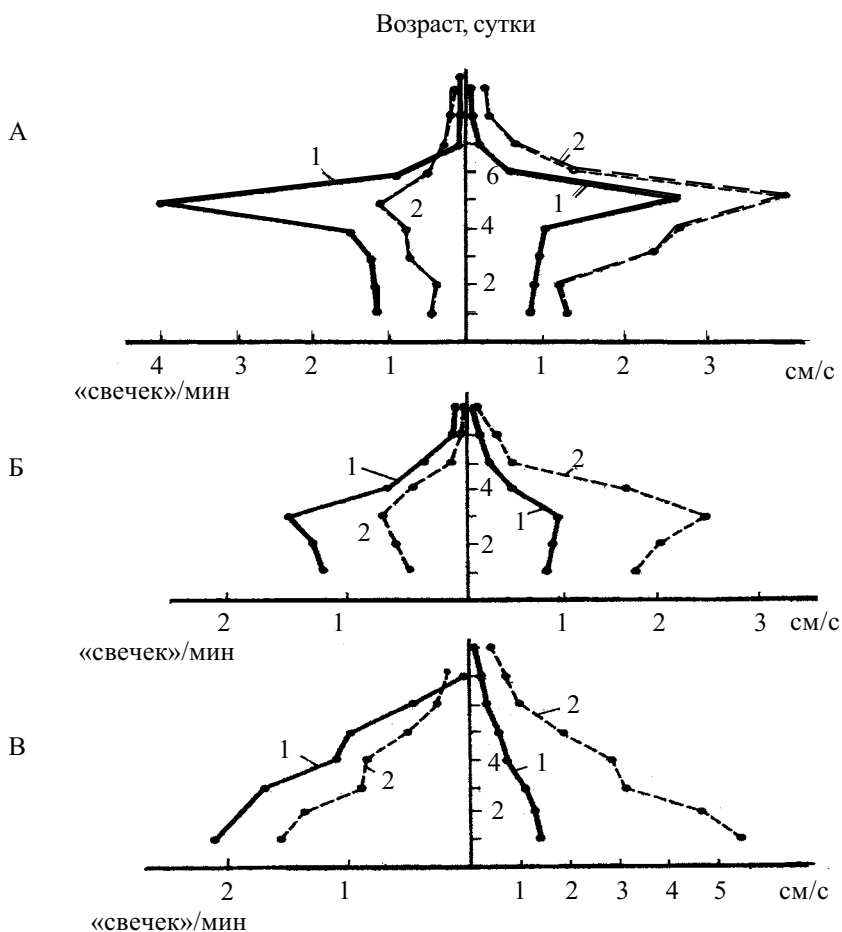


Рис. 31. Интенсивность подъемов предличинок («свечек»/мин — слева) и средняя скорость перемещения предличинок осетровых (см./с — справа) при глубине аквариума 20 см (1) и 100 см (2). А — белуга; Б — русский осетр; В — севрюга. Эксперименты проведены в 1968–1973 гг., использовано предличинок: белуга 2940 экз., осетр 2450 экз., севрюга 2040 экз.

Механизм восприятия рыбами глубины на ранних этапах их развития до настоящего времени неясен. С.Г. Крыжановский (1956) при изучении развития черноморской сельди (*Alosa meotica*) высказал предположение, что на ранних стадиях вестибулярный аппарат нужен лишь для восприятия подъема и падения. В какой мере этот орган выполняет указанную функцию — неизвестно. У осетровых, по данным Л.А. Сытиной (1975), закладка эндолимфатических протоков осуществляется рано, и к моменту вылупления они достигают значительных размеров. Это позволило автору предположить, что на ранних этапах развития осетровых различия в реакции на глубину связаны с неодинаковой степенью сформированности эндолимфатического протока слухового пузырька. У белуги при вылуплении эндолимфатический проток слухового пузырька сформирован в наименьшей степени по сравнению с другими исследованными видами осетровых, поэтому и реакция на глубину у нее гораздо слабее по сравнению с русским осетром и севрюгой. Наиболее сформирован эндолимфатический проток слухового пузырька у севрюги (Сытина, 1975), и, соответственно, ее реакция на глубину наиболее выражена.

Обнаруженное увеличение скорости движения во время «свечек» при возрастании глубин способствует быстрейшему расселению предличинок по акватории реки во время их покатной миграции. В естественных условиях миграция личинок происходит не только в участках реки с ровным дном, но и в местах с резким перепадом глубины (ямы). Подобные условия были смоделированы нами в разноглубинном лотке. При этом было установлено, что предличинки, попав в зону большей глубины, стремятся выйти из «ямы» на прежний горизонт. Подобная реакция в условиях реки с постоянно меняющимся рельефом дна предохраняет их от задержки и заиливания в углублениях дна реки, где скорость течения меньше. Исследование предличинок, оставшихся в глубокой части лотка (около 20%), показало, что они имеют отклонения в развитии (о чем свидетельствует низкое потребление ими кислорода) и имеют пониженную интенсивность «свечек». В дальнейшем эти предличинки, как правило, быстро погибают.

Исследование суточной динамики вертикальных перемещений предличинок показало, что они осуществляются круглосуточно. Такая же динамика характерна и для более поздних стадий развития. Мальки и половозрелые особи осетровых имеют круглосуточную активность (Касимов, 1961, 1963, 1970; Павлов Д.С., Пахоруков, 1973; Поддубный, 1972; Павлов Д.С., 1979; Ходоревская, 1980, 1996, 2002).

У предличинок осетра и белуги максимальные значения интенсивности «свечек» приходятся на 24 часа, а у севрюги — на 5 часов утра. Однако достоверных различий между тремя периодами времени (день — 12^{оо}, ночь — 24^{оо}, сумерки — 5^{оо}) не наблюдалось.

Подводя итоги предыдущих разделов главы, следует отметить, что «свечки», совершаемые предличинками осетровых на первых этапах постэмбрионального развития можно интерпретировать как адаптацию, направленную на

ускорение их покатной миграции и расселение, а также на более быстрое прохождение участков реки с неблагоприятными условиями. Залегание предличинки под гальку, особенно на первом этапе развития, замедляя покатную миграцию, снижает пресс хищников на предличинку и может рассматриваться как защитная реакция.

4.4. Влияние накормленности мальков осетровых на их плавательную способность

По имеющимся в литературе данным голодание и слабая накормленность влияют на плавательную способность и скорость плавания рыб (Павлов Д.С., Сабуренков, 1974; Павлов Д.С., 1979).

Установлено, что голодание в различной степени сказывается на реореакции у молоди разных видов. У леща и густеры размером 17–19 мм после первоначального увеличения плавательной способности в течение первых пяти дней голодания, на 7–9-й день происходило ее снижение в 2,3–2,9 раза. Критическая скорость течения у верховки такого же размера начинала снижаться на 5–6-й день. На 10-й день голодания критическая скорость течения у верховки снизилась в 1,3 раза по сравнению с первоначальным значением (Павлов Д.С. и др., 1981).

В отличие от костистых рыб у мальков осетровых в наших экспериментах (длина тела 70 мм, температура воды 20–22 °С) голодание оказывало более значительное влияние на плавательную способность (скорость течения 20 см/с) (рис. 32). Период возрастания плавательной способности был более коротким — 1 день, на третьи сутки происходило ее резкое снижение.

Результаты проведенного нами экспериментального исследования показали, что плавательная способность мальков зависела не только от количества корма, но и от его состава. При потреблении только планктонных организмов (дафнии и циклопы) плавательная способность мальков осетровых было во много раз ниже, по сравнению с контролем (в контроле рыб кормили олигохетами и дафниями), причем у белуги это снижение было наиболее выражено. Полученные результаты статистически достоверны (Ходоревская, 1979). Кормление молоди осетровых олигохетами приводило к увеличению длительности ее плавания в потоке воды по сравнению с молодью, получавшей планктонные организмы, в 10 раз у белуги, в 1,3 раза у осетра и в 1,2 раза у севрюги. Молодь русского осетра, севрюги и белуги, получавшая в рационе кормления одновременно планктонные организмы и олигохеты, а молодь белуги, начиная с 35-суточного возраста, дополнительно еще и рыбный фарш, характеризовалась максимальным значением плавательной способности. Эти результаты объясняют различия в плавательной способности молоди осетровых при ее прудовом, бассейновом выращивании и в естественных условиях. В прудах рыбы питаются преимущественно зоопланктоном, их кормовые ресурсы ограничены, плавательная способность снижается в процессе длительного выращивания. В отличие

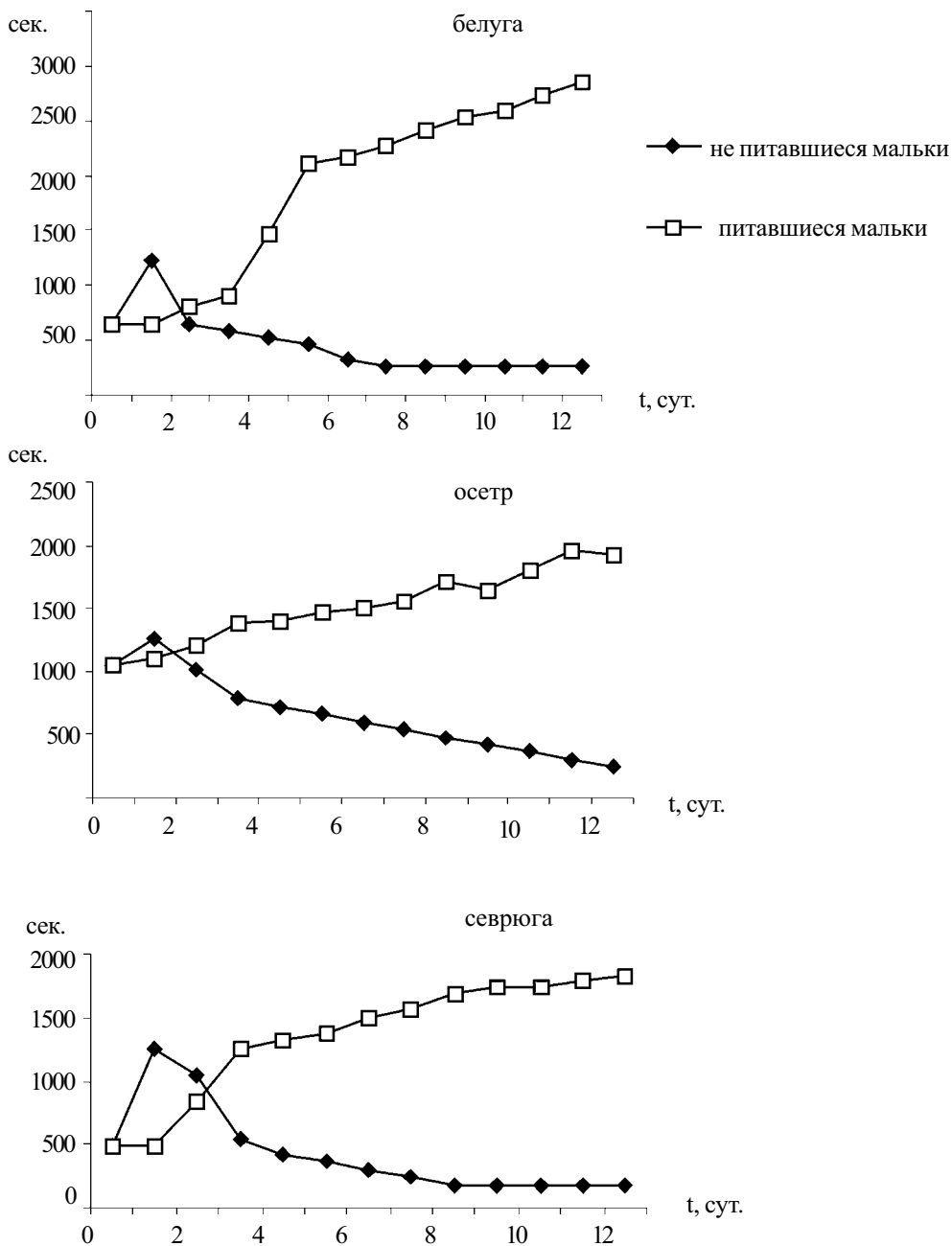


Рис. 32. Влияние времени голодания (t, сутки) на плавательную способность (сек.) молоди осетровых при скорости потока $V_n = 20$ см/с. Эксперименты проведены в 1968-1975 гг., использовано: белуги 4600 экз., осетра 2500 экз., севрюги 750 экз.

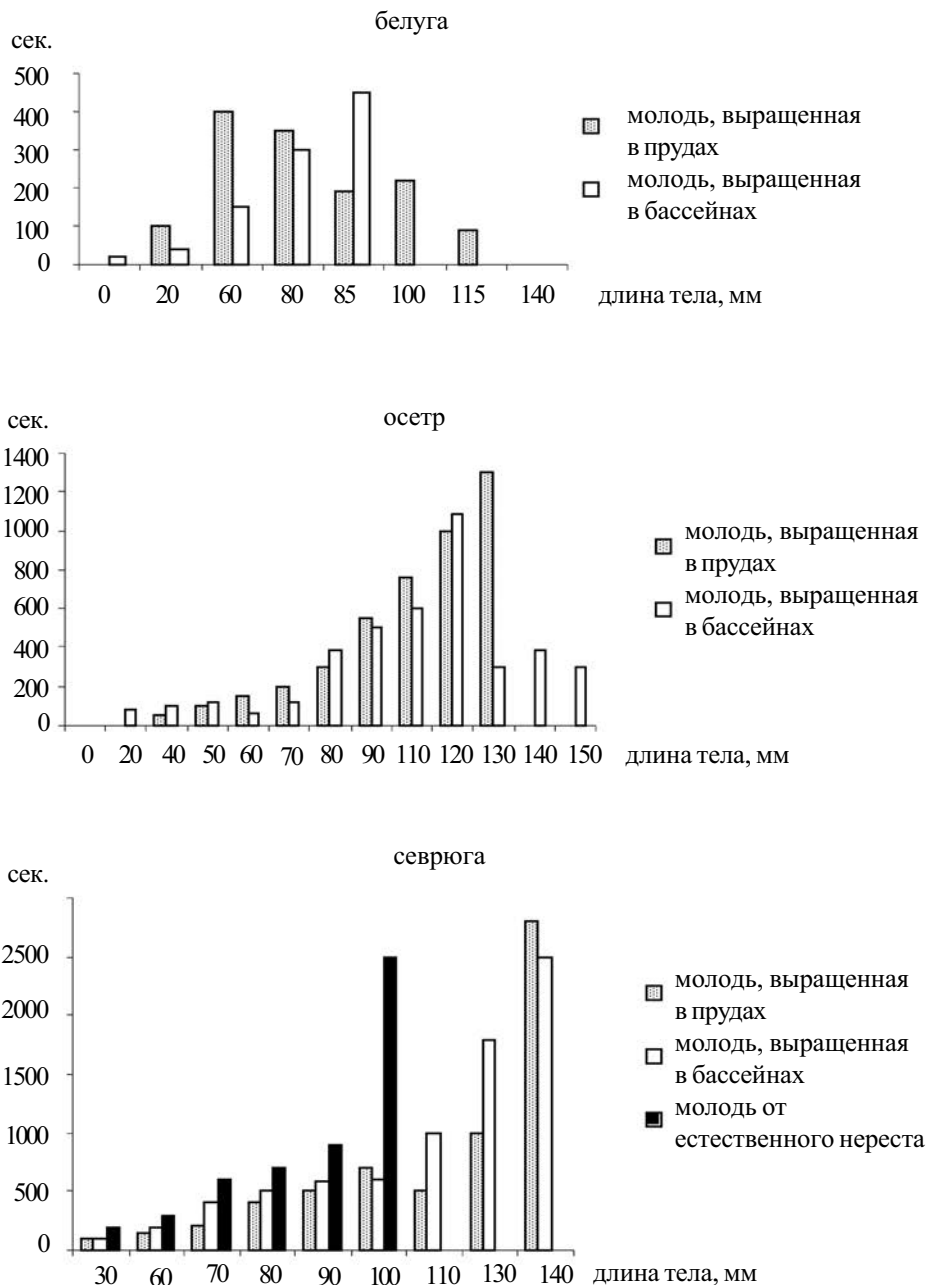


Рис. 33. Влияние условий выращивания (пояснения в тексте) молоди осетровых на их плавательную способность. Эксперименты проведены в 1970-1977 гг., использовано: белуга 19156 экз., осетр 14795 экз., севрюга 11211 экз.

от этого, при выращивании осетровых в бассейнах ВНИРО с достаточным обеспечением ее кормом (планктонные организмы и олигохеты, а молодь белуги, начиная с 35-суточного возраста, дополнительно и рыбный фарш) и наличием проточной воды происходит постепенное повышение плавательной способности рыб по мере их роста (рис. 33). Аналогично этому в прудах с обильной кормовой базой и крупными кормовыми организмами (жаброногие), как, например, это имело место на Волгоградском осетровом рыбоводном заводе, плавательная способность молоди увеличивается по мере роста рыб. Обильная кормовая база и разнообразный состав пищи в естественных условиях обуславливают наиболее высокую плавательную способность у молоди от естественного нереста.

4.5. Временная структура распределения покатной молоди осетровых

Временная структура покатной миграции во многом связана со сроками нереста рыб. Как известно, для русского осетра и севрюги характерен растянутый весенне-летний нерест, а для белуги и стерляди — относительно кратковременный, весенний. Эта специфика размножения находит свое отражение, прежде всего в сезонной динамике покатной миграции рассматриваемых видов.

4.5.1. Сезонная динамика распределения молоди в русле реки

Сезонная динамика покатной миграции может рассматриваться лишь применительно к конкретному участку реки. Особенно это относится к проходным рыбам, имеющим локальное расположение нерестилиц в реке и длинный миграционный путь. После зарегулирования Волги путь миграции осетровых можно разделить на два участка. На первом, расположенном между г. Волгоградом и с. Замьяны, скатываются преимущественно предличинки и личинки осетровых, мальки вылавливаются единично. К моменту достижения молодью с. Замьяны большая их часть становится мальками, миграция которых и наблюдается ниже по реке до ее устья.

Предличинки и личинки. Миграция осетровых на участке реки от Волгограда до с. Замьяны обычно начинается с конца мая и продолжается до середины августа. Максимальное количество мигрирующих рыб наблюдается в начале июня (русский осетр) и в июле (севрюга). Первыми скатываются предличинки, личинки белуги, осетра и стерляди, затем севрюги (Хорошко, 1970; Хорошко, Власенко, 1971а, б; 1972 а, б; Лагунова, 1979).

В районе с. Каменный Яр наибольшее количество осетра и стерляди встречалось в начале июня, а севрюги — в конце июня. В районе наблюдений предличинки осетра, севрюги, стерляди мигрировали на I—III этапах развития, причем предличинки на II этапе развития у осетра составляли 93%, у севрюги — 89%, у стерляди

97% от общего количества выловленных рыб каждого вида. Это соответствовало результатам экспериментальных исследований поведения предличинки на ранних этапах развития, показавших, что интенсивность «свечек» у всех исследованных видов наибольшая на II этапе. На III–IV этапах развития количество предличинки в речном потоке резко уменьшалось (осетр — 0,4%, севрюга — 0,8%, стерлядь — 1,2% от количества молоди каждого вида), поскольку интенсивность «свечек» у

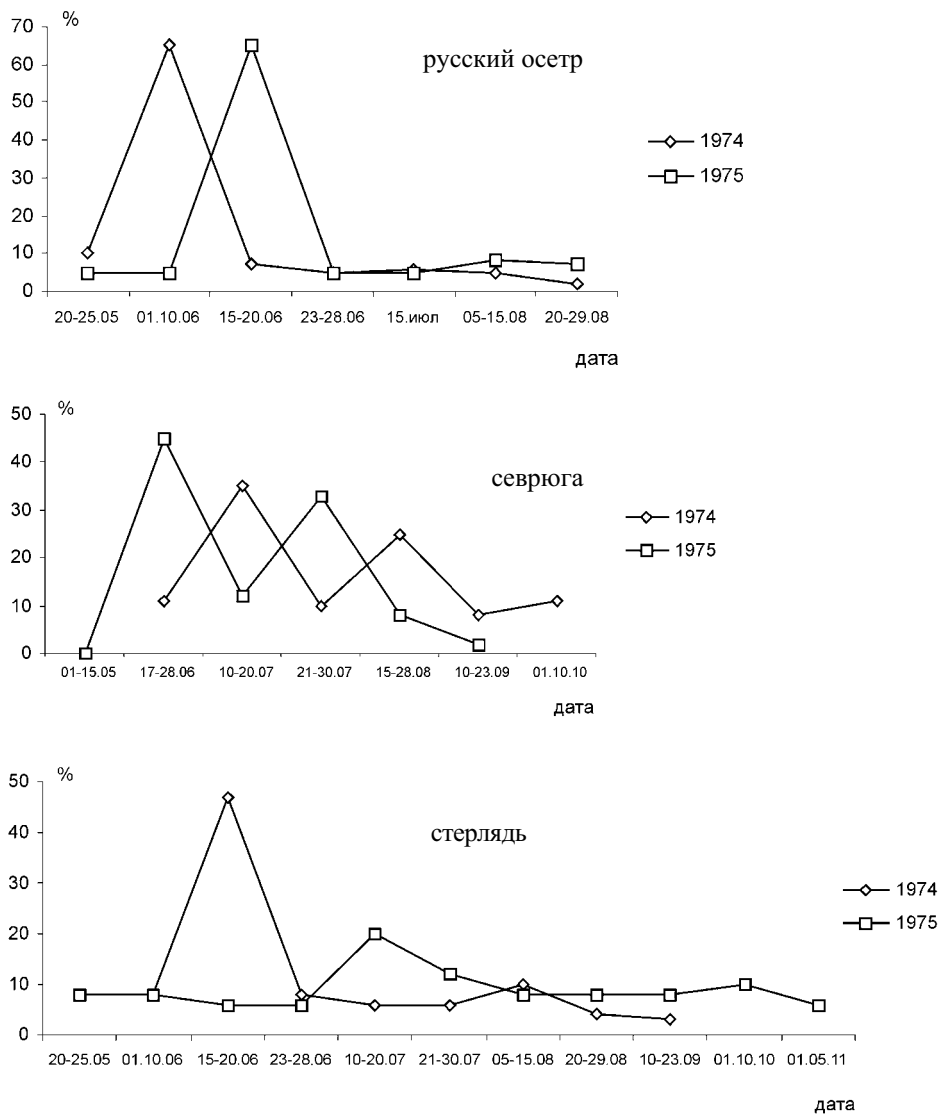


Рис. 34. Динамика ската молоди осетровых (в % от общего числа пойманных особей) в дельте Волги в 1974–1975 гг. Всего отловлено 2006 экз. осетра, севрюги — 1748 экз., стерляди — 625 экз. (по Ходоревская, Лагунова, 1976).

особей данного возраста резко снижается, и начинают преобладать горизонтальные перемещения предличинок у дна (Беляева, Ходоревская, 1972).

Личинки осетровых (V–VIII этапы развития) на участке Волги от Волгограда до с. Каменный Яр, протяженностью 293 км, в уловах не встречались, так как при существующей скорости покатной миграции они достигают этих стадий развития значительно ниже по реке.

Мальки. Сезонная динамика миграции мальков осетровых в р. Волге исследовалась у сел Замьяны и Рассвет (407 и 465 км от нерестилищ). Имеющийся в нашем распоряжении материал носит фрагментарный характер, поэтому рассмотрение этого вопроса проведено преимущественно на основе данных литературы.

Установлено, что в условиях зарегулированного стока Волги (Лагунова, 1979) соотношение количества мигрирующих мальков осетровых меняется по годам в следующих пределах: севрюга — 48,2–84,4%; осетр — 4,2–28,1%; стерлядь — 11,2–38,4% (рис. 34). Сеголетки белуги встречаются единично и составляют всего 0,1–0,5%.

Белуга. Количество мальков белуги в уловах на Нижней Волге незначительно (Чугунов, 1928; Константинов, 1953). По отношению к другим видам осетровых их численность до зарегулирования реки не превышала 1,0%. После зарегулирования стока Волги мальки белуги в уловах встречались крайне редко (Лагунова, 1979). Нам удалось обнаружить их, как в р. Волге выше дельты (3 экз.), так и в восточной части дельты (рукав Бузан) (31 экз.). В Волге мальки белуги были пойманы в III декаде июня, а в Бузане в I–III декадах июля (табл. 27). Это, в отличие от существующей точки зрения, подтверждает естественное воспроизводство белуги в современных условиях. Большая, чем в Волге, концентрация и более продолжительная встречаемость белуги в Бузане связана, вероятно, с меньшими скоростями течения и лучшими условиями питания. До зарегулирования Волги покатная миграция молоди белуги была весьма продолжительна — с конца мая по октябрь (Чугунов, 1928), что объяснялось большой протяженностью ее миграционного пути в реке.

Несмотря на то, что верхняя граница ареала белуги и русского осетра в Волге до ее зарегулирования совпадала (Соколов, Цепкин, 1971, 1996), мальки белуги, в отличие от осетра, не оставались в реке на зимовку (Баженов, 1906; Чугунов, 1928; Константинов, 1953 и др.). Годовики белуги в наших уловах в период с мая до ноября не встречались.

Русский осетр. До зарегулирования стока Волги основная масса мальков осетра достигала нижних участков дельты реки в конце июня.

Максимум интенсивности покатной миграции наблюдался в первой половине июля, а в августе-октябре она снижалась. Часть рыб оставалась на зимовку в реке (Чугунов, 1928). После зарегулирования стока Волги скатывающиеся мальки осетра в районе вододельителя встречались с июня по октябрь. Наибо-

Таблица 27. Сезонная динамика распределения мальков осетровых в Нижней Волге*

Вид	Показатель	Июнь			Июль			Август		
		1-10	11-20	21-30	1-10	11-20	21-30	1-10	11-20	21-30
Р. Волга										
Осетр	экз./1000м ³	1,61	2,2	10,8	60,0	8,7	0,6	0,6	0	0
	%	1,9	2,6	12,8	71,0	10,3	0,7	0,7	0	0
	длина, мм	37,0	46,3	59,5	76,0	89,4	98,8	71,5		
Севрюга	экз./1000м ³	0	0	10,2	6,2	637,8	394,2	260,2	12,6	13,2
	%	0	0	0,8	0,5	47,8	29,5	19,5	0,9	1,0
	длина, мм			15,4	28,4	65,0	78,6	21,4	86,1	87,0
Стерлядь	экз./1000м ³	00,3	7,2	9,0	62,4	36,0	18,0	2,4	0,6	0,6
	%	0,6	5,2	6,6	45,6	26,3	13,2	1,7	0,4	0,
	длина, мм	29,4	37,2	48,3	64,8	96,7	87,5	134,3	124,0	129,0
Рукав Бузан										
Белуга	экз./1000м ³	0	0	0	0,3	2,4	0	0	0,05	0
	%	0	0	0	10,9	87,2	0	0	1,9	0
	длина, мм				159,0	166,0	0		200,0	
Осетр	экз./1000м ³	0	0	0	6,6	15,0	1,8	0	0,12	0
	%	0	0	0	28,1	633	7,7	0	0,5	0
	длина, мм				58,0	70,3	106,0		185,5	
Севрюга	экз./1000м ³	0	0	0	0	21,0	18,0	0	0,5	0
	%	0	0	0	0	53,1	45,5	0	1,4	0
	длина, мм					61,1	70,2		60,4	
Стерлядь	экз./1000 м ³	0	0	0	0,1	34,8	16,2	0	0,2	0
	%	0	0	0	0,2	67,8	31,5	0	0,5	0
	длина, мм				65,5	85,3	98,0		122,6	

* — объединенные данные за 1974–1975 гг., за 100% принято общее количество рыб каждого вида — белуги 25 экз., осетра — 963 экз., севрюги — 1082 экз., стерляди 676 экз. (Ходоревская, Лагунова, 1976).

лее интенсивный их скат был с III декады июня по I декаду июля — 57,5–86,6% от общего количества молоди (Лагунова, 1979).

Наши материалы подтверждают эти сведения. Молодь осетра (длиной 24,7–45,0 мм) вылавливалась с конца июня до середины июля в течение 20–25 суток (табл. 27).

В многоводном 1974 г. наибольшая концентрация скатывающихся мальков на участке Волги, прилегающем к ее дельте, наблюдалась во время весеннего половодья, а в маловодный 1975 г. — в меженный период. Покатная миграция осетра здесь прекратилась во II декаде августа. Однако на участках, расположенных, ниже она длилась до октября. Незначительные количества мальков осетра задерживались и зимовали в низовьях дельты Волги.

Размеры скатывающейся молоди осетра в течение сезона на участках наблюдений увеличивались. Их уменьшение в августе свидетельствовало о преобладании в уловах мальков позднейровой расы осетра, размножающейся летом, в то время как в июне-июле происходил массовый скат молоди весенне-нерестующего осетра озимой и раннейровой рас.

В рукаве Бузан молодь осетра вылавливалась на протяжении всего периода наблюдений. Максимальное ее количество было отмечено с 11 по 20 июля. Вероятно, низкие скорости течения и лучшие условия питания в Бузаны способствуют задержке здесь не только белуги, но и осетра, который оставался даже на зимовку (Лагунова, 1979). При этом средний размер молоди осетра, начиная с последней декады июля, был существенно выше, чем в Волге.

Севрюга. До зарегулирования стока Волги молодь севрюги в основном мигрировала в июле, а в августе встречалась редко, средняя ее длина составляла 42–75 мм (Чугунов, 1928).

В настоящее время миграция севрюги происходит длительное время — до ноября, отдельные особи скатываются до ледостава. Наибольшее количество рыб отмечается с конца июня до конца августа (Лагунова, 1979). О продолжительности пребывания молоди севрюги в реке имеются противоречивые данные. Одни исследователи считают, что она вся мигрирует в море в год своего рождения (Чугунов, 1928; Гинзбург, 1951), другие — что севрюга способна задерживаться на зимовку в реке (Песериди, Бекешев, 1967; Лагунова, 1979). По нашим данным, покатная миграция мальков севрюги в Волге выше дельты начиналась с конца июня (табл. 27), т. е. на 20 суток позже, чем у осетра. Максимальное количество мальков скатывалось во II—III декадах июля при низких уровнях воды в реке. Мальки севрюги вылавливались до конца августа.

В рукаве Бузан мальки севрюги появились в середине июля и встречались в уловах до конца августа. Наибольшее их количество, так же как и в Волге, было отмечено во II—III декадах июля. Небольшое количество мальков севрюги зимовало в нижней части дельты реки.

Стерлядь. Мальки стерляди встречаются в Волге с июня до ледостава (Лагунова, 1979). По нашим данным они встречаются и в мае (рис. 34). Наибольшая их концентрация в 1974 г. отмечалась в конце июня, а в 1975 г. — в конце июля. Максимальное количество мальков стерляди в среднем было выловлено в I—II декадах июля (табл. 27). В рукаве Бузан наибольшая ее концентрация отмечалась во II—III декадах июля. Мальки стерляди не скатываются в море, а зимуют в реке (Чугунов, 1928; Константинов, 1953; Ходоровская, 1971, 1977 и др.). Ее концентрация в верхних районах дельты Волги выше, чем в устьевых (табл. 27).

Таким образом, покатная миграция молоди проходных видов осетровых рыб осуществляется в течение предличиночного, личиночного и малькового периодов развития и длится с конца мая по ноябрь. Интенсивность покатной миграции меняется по годам и связана с расходом и температурой воды в реке, а также с

продолжительностью нереста. Максимальная ее интенсивность приходится на II этап развития, когда у предличинок наблюдается наибольшая частота «свечек».

У мальков осетровых сезонная динамика интенсивности покатной миграции имеет видовые различия, определяемые спецификой поведения, а также временем и продолжительностью нереста. У белуги, нерестящейся раньше других исследованных видов (конец апреля – май) и в более короткие сроки, покатная миграция молоди наиболее кратковременна. Она заканчивается не позднее августа. На зимовку в реке мальки белуги не остаются. Мальки русского осетра и севрюги имеют более продолжительные сроки покатной миграции, что соответствует более длительному периоду нереста этих видов (осетр — конец мая – июль, севрюга — июнь – конец августа), и частично остаются на зимовку в реке. Мальки стерляди вылавливаются в реке в любое время года и практически не скатываются в море (Калмыков, 2005).

Сроки массового ската и его продолжительность после зарегулирования стока Волги изменились — длительность миграции молоди белуги резко уменьшилась, и в настоящее время ее мальки редко встречаются в августе в устье реки. Снизилась и их концентрация в реке. Массовый скат мальков осетра сместился на более поздние сроки, хотя начало их покатной миграции в настоящее время происходит раньше в связи с уменьшением протяженности миграционного пути. Продолжительность миграции мальков севрюги значительно увеличилась и в современных условиях она заканчивается поздней осенью. Это произошло в связи с увеличением продолжительности нерестового сезона (май-август, иногда до сентября включительно).

4.5.2. Суточная динамика покатной миграции молоди

Предличинки. Сведения о суточной динамике покатной миграции осетровых на первых этапах постэмбрионального развития немногочисленны. Покатная миграция предличинок в реках с низкой прозрачностью (р. Кубань) осуществляется круглосуточно и не зависит от уровня освещенности (Иванов, Печникова, 1967; Павлов Д.С., Пахоруков, 1973).

По нашим данным, в р. Волге и рукаве Ахтубе в условиях относительно высокой прозрачности воды (от 40 до 70 см) покатная миграция предличинок происходит также круглосуточно. Однако особенности суточной динамики миграции зависят от этапа развития. На I этапе максимальное количество предличинок русского осетра скатывалось в самое темное время суток, на втором и третьем этапах - суточная ритмика практически была не выражена (рис. 35). В предрассветные часы наблюдалось увеличение количества мигрирующих предличинок севрюги, а в ночные часы – стерляди.

Суточная динамика интенсивности покатной миграции предличинок неодинакова в различных горизонтах реки. В придонном слое, где скатывается основное количество предличинок русского осетра (74,3–87,6%), суточная ритмика не наблюдается. В толще воды и, особенно, у ее поверхности, интенсивность

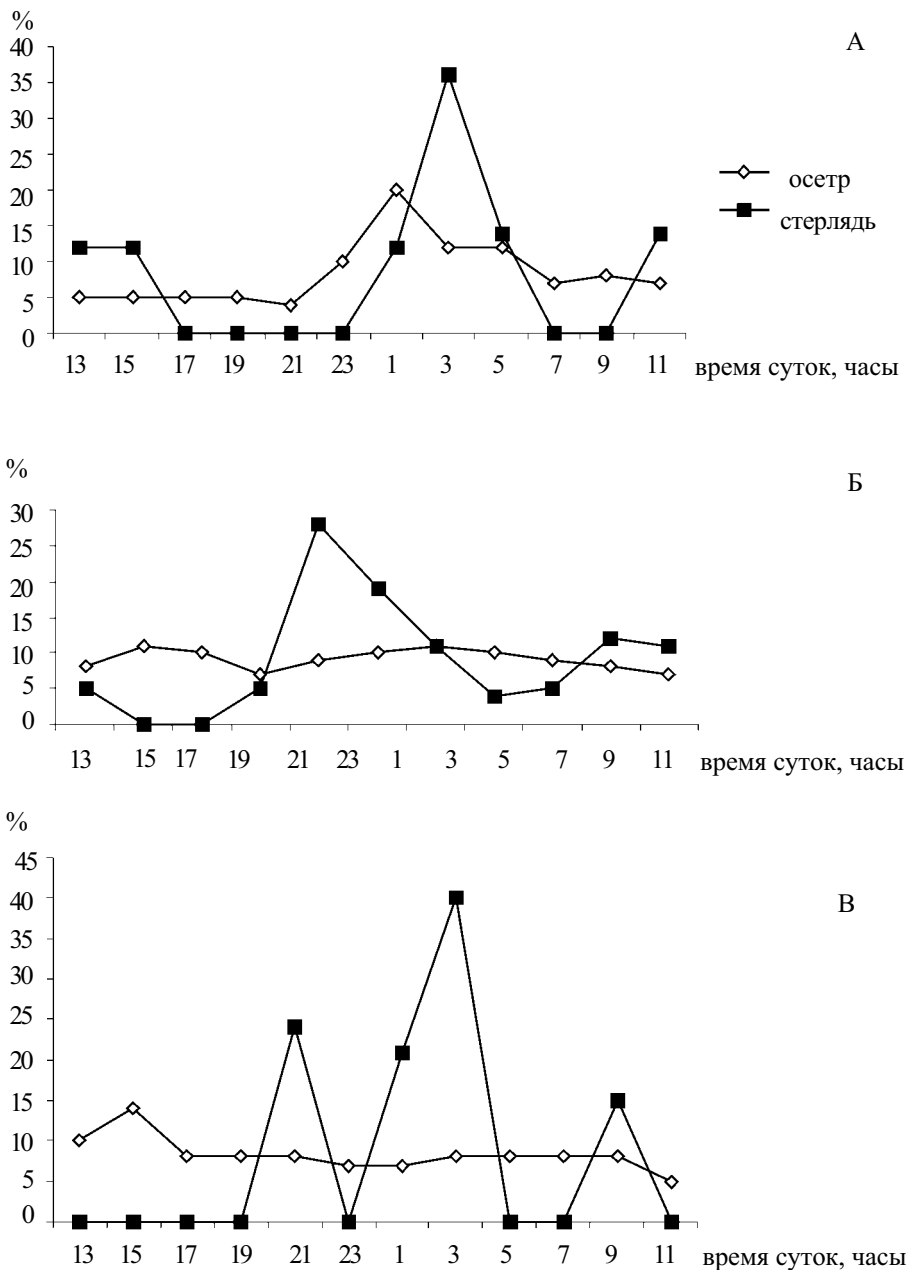


Рис. 35. Суточная динамика интенсивности покатной миграции предличинки осетровых (в % от числа выловленных предличинки за сутки) на I (А), II (Б) и III (В) этапах развития (р. Волга, с. Каменный Яр) в 1975–1978 гг., количество отловленных предличинки осетра — 3048, стерляди — 662 экз.

миграции максимальна в сумеречное и ночное время (рис. 35), когда освещенность низка.

Мальки. Имеющиеся в литературе сведения о суточной динамике покато-

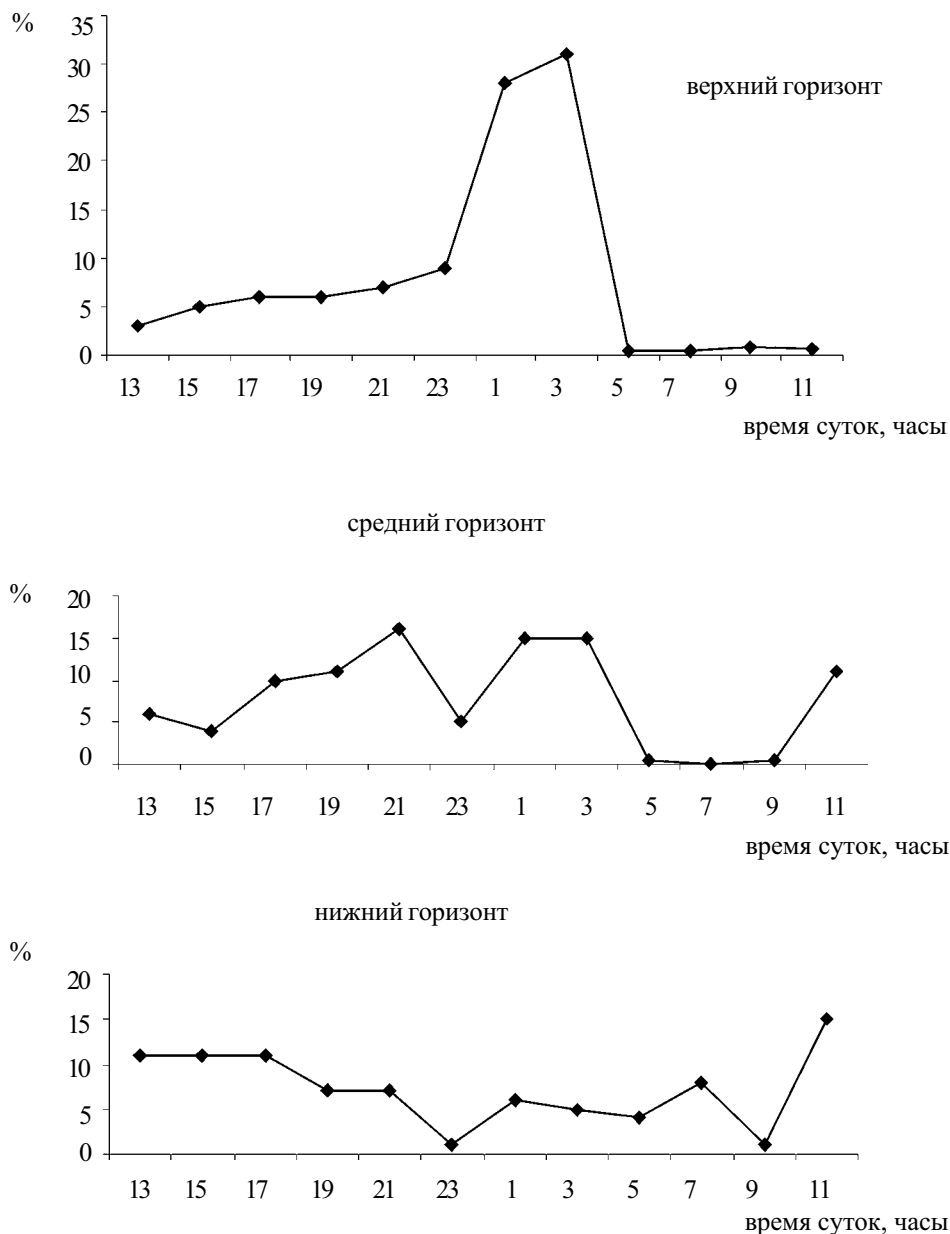


Рис. 36. Суточная динамика интенсивности покатоной миграции предличинок русского осетра (в % от числа выловленных предличинок за сутки в соответствующем горизонте воды) на разных горизонтах в 1975-1978 гг., всего отловлено 3382 экз.

ной миграции мальков осетровых получены с использованием активных орудий лова — донных тралов (Чугунов, 1928; Константинов, 1953; Захарян, 1969) и не отражают истинной картины, поскольку в трал попадают как мигрирующие, так и не мигрирующие особи. Поэтому нами были применены пассивные орудия лова — мальковые ловушки, в которые попадает только молодь, мигрирующая вниз по течению.

Покатная миграция мальков осетровых, как и их предличинок, в р. Волге происходила круглосуточно, но ее наибольшая интенсивность у русского осетра и севрюги наблюдалась в сумеречно-ночное время. Эта ритмика более четко была выражена в верхнем и среднем горизонтах воды (рис. 36, 37). У осетра в нижнем горизонте иногда наблюдалось увеличение количества рыб и днем. В отличие от р. Волги, в рукаве Бузан миграция мальков русского осетра и сев-

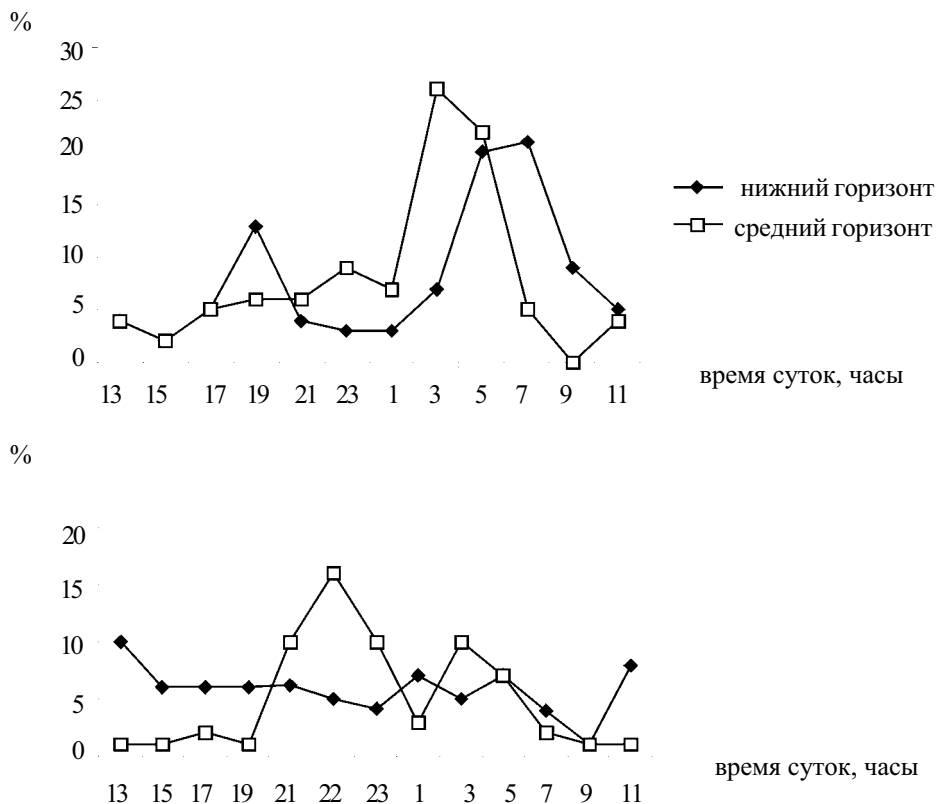


Рис. 37. Суточная динамика интенсивности покатной миграции мальков (в % от числа выловленных мальков за сутки в соответствующем горизонте воды) севрюги и осетра на разных горизонтах в р. Волге в 1975–1978 гг. Всего отловлено 963 малька осетра и 1082 — севрюги.

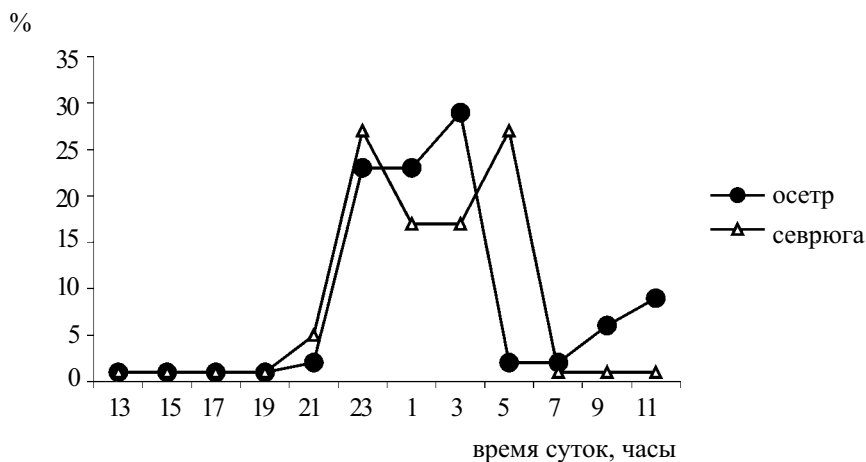


Рис. 38. Суточная динамика интенсивности покатной миграции мальков русского осетра и севрюги (в % от числа выловленных мальков за сутки) в рукаве Бузан в среднем горизонте воды в 1975–1978 гг. Всего отловлено 963 малька осетра и 1082 — севрюги.

рюги происходила преимущественно в сумеречно-ночное время и только в среднем горизонте воды (рис. 38).

Мальки белуги и стерляди как в р. Волге, так и в рукаве Бузан встречались в уловах очень редко и только в сумеречно-ночные часы. Редкая встречаемость мальков белуги во всех исследованных районах соответствовала их незначительной концентрации в реке (табл. 27). Практически полное отсутствие мальков стерляди в уловах пассивными орудиями лова свидетельствует об отсутствии у них покатной миграции. Так, из 7059 экз. молоди осетровых, пойманных тралами, мальки русского осетра составили 38,99%, севрюги — 53,2%, белуги — 0,17%, стерляди — 7,63%. Мальковыми ловушками было выловлено в реке 598 экз. осетровых из них мальки русского осетра составляли 37,29%, севрюги — 58,53%, белуги — 3,18%, 6 — стерляди — 1%. Как видно из приведенных данных, видовой состав уловов тралов и мальковых ловушек отличался. Доля мальков стерляди в траловых уловах была в 7 раз выше, чем в пассивных орудиях лова (мальковые ловушки).

Таким образом, покатная миграция предличинок осетровых происходит круглосуточно, что связано с отсутствием влияния освещенности на интенсивность их вертикальных перемещений («свечек»).

Покатная миграция мальков проходных видов осетровых может носить как круглосуточный, так и сумеречно-ночной характер. В придонных слоях реки при низкой освещенности миграция носит круглосуточный характер. В среднем горизонте воды у мальков осетровых проявляется ярко выраженный пик ската в ночные и предрассветные часы. Подъем мальков в толщу воды связан с поиском кормовых организмов.

Более высокая скорость покатной миграции молоди в русле реки выше дельты, по сравнению со скоростью в рукавах дельты, связана с меньшей скоростью течения в последних и лучшими условиями питания в них, что обуславливает большую плавательную способность мальков и, соответственно, их большую сопротивляемость потоку.

Молодь анадромных видов осетровых при покатной миграции из реки в море активно питается, растет и при наличии кормовых организмов предпочитает в светлое время суток задерживаться на местах с хорошей кормовой базой. У стерляди покатная миграция хорошо выражена только на предличиночных и личиночных этапах развития, у мальков «скат» к морю практически отсутствует.

4.6. Пространственное распределение покатной молоди осетровых

4.6.1. Вертикальное распределение

Предличинки. Покатная миграция предличинок осетровых на первых двух этапах развития происходит во всей толще воды в реке (рис. 39). Основное количество предличинок русского осетра (80,3–81,5%) скатывалось в р. Волге и протоке Дубовка в придонном слое. В слое воды 4–7 м от дна реки мигрировало 12,9–14,0% особей, а у поверхности воды (8–11 м от дна) только 5,4–5,6% от общего числа предличинок. Сравнение вертикального распределения предличинок осетра в р. Волге и протоке Дубовка при различных скоростях течения показало отсутствие существенных различий (табл. 28). По материалам Л.А. Алявиной (1951), П.Н. Хорошко, А.Д. Власенко (1971 б), в Волге 52–73% предличинок скатывается у дна, 23–46% — в толще воды и 0–9,3% у поверхности.

Таблица 28. Вертикальное распределение предличинок русского осетра в р. Волге (у с. Каменный Яр) и в протоке Дубовка (в % от общего числа отловленных особей) в мае-июне 1974–1975 гг.

Глубина, м	Р. Волга				Пр. Дубовка			
	Скорость течения, м/с	I этап	II этап	ОМА*	Скорость течения, м/с	I этап	II этап	ОМА*
Поверхность, 0–3	1,4	0,8	3,2	1,4	1,3	1,7	2,9	1,0
Толща, 6–9	1,3	0,4	11,1	2,8	1,0	4,0	7,9	1,0
Дно, 12–15	1,0	4,4	51,9	24,0	0,9	26,7	43,9	10,9
Число рыб, экз.	2946				274			

* ОМА — особи с морфологическими аномалиями.

Таблица 29. Вертикальное распределение предличинок осетровых в р. Волге у с. Каменный Яр в темный (21.00–6.00) и светлый (7.00–20.00 час) периоды суток (%) в 1974–1975 гг.

Глубина, м.	Скорость течения м/сек	Осетр		Стерлядь	
		Период суток			
		темный	светлый	темный	светлый
0–3 (верхний горизонт)	1,4	8,8	1,8	9,1	0
6–9 (средний горизонт)	1,2	16,9	11,2	10,6	13,5
12–15 (придонный горизонт)	1,0	74,3	87,0	80,3	86,5
Число рыб, экз.		3449		229	

Вертикальное распределение предличинок в период миграции зависит от этапа их развития. На первом этапе поверхности достигали всего 0,8–1,7% особей, на втором — 2,9–3,2%, а на третьем этапе развития предличинки у поверхности не встречались. Особи осетра, перешедшие на экзогенное питание (IV этап развития), находились только в придонных слоях. Предличинки, имеющие нарушения в морфологическом строении, находились в придонных слоях реки, к поверхности поднимались лишь те, у которых перикард был сильно увеличен (табл. 28).

Вертикальное распределение предличинок и личинок осетровых в Волге неодинаково у разных видов. Предличинки стерляди на ранних этапах развития в Волге встречались в поверхностных слоях реки реже, чем русского осетра. Основное их количество мигрировало в 3-метровом придонном слое (табл. 29).

В рукаве Ахтуба, по сравнению с Волгой, поверхностных слоев достигает большее количество предличинок (осетра — 16%, стерляди — 32%) (табл. 30).

Таблица 30. Вертикальное распределение предличинок осетровых в рукаве Ахтубе в июне 1979 г. (n=76).

Глубина, м	Скорость течения, м/с	Вид рыбы	Длина тела, мм	Этап развития	Концентрация	
					Экз. в 1000 м ³	%
0–3 (верхний горизонт)	0,7	Осетр	10,3–13,8	1–2	1,7	16,0
		Стерлядь	8,4–10,2	1–2	1,1	32,0
4–6 (средний горизонт)	0,7	Осетр	10,3–13,8	1–2	4,2	33,5
		Стерлядь	8,4–10,2	1–2	2,3	37,8
7–9 (придонный горизонт)	9,64	Осетр	10,3–13,8	1–2	5,1	50,5
		Стерлядь	8,4–10,2	1–2	1,2	30,2

Мальки. По данным лова тралом в Волге мальки осетровых встречались преимущественно в придонных слоях (Диксон, 1908; Бенинг, 1912; Чугунов, 1928; Алявдина, 1951; Константинов, 1953), а в Куре также и у поверхности воды (Захарян, 1971).

По нашим данным, полученным с помощью пассивных орудий лова, мальки осетровых имели при покатной миграции различное вертикальное распределение: белуга (84,3%) и севрюга (48,3%) находились в 3–4-м слое от дна, в отличие от них мальки стерляди (90%) и осетра (70%) предпочитали придонный слой реки толщиной 0–1 м (рис. 39). В ряду стерлядь – русский осетр – севрюга – белуга доля рыб, скатывающихся в толще воды, увеличивалась с 10 до 84,3%. Вертикальное распределение изменялось в зависимости от времени суток. Днем мальки севрюги и осетра скатывались преимущественно у дна, а в сумеречно-ночное время — в толще воды (табл. 31).

В темное время суток доля мальков русского осетра в придонном горизонте уменьшалось в три раза, а на расстоянии 3–4 м от дна их концентрация ночью возрастала в 8 раз. Концентрация мальков севрюги в придонном горизонте в течение суток не изменялась, однако на расстоянии 3–4 м от дна в ночное время их концентрация увеличивалась в 7 раз.

Мальки белуги предпочитали находиться в среднем горизонте, где их количество было в 4 раза больше, чем в придонном. Стерлядь в основном была сконцентрирована у дна.

В рукаве Бузан покатная миграция мальков осетровых у дна не наблюдалась. Они мигрировали только в среднем горизонте воды в сумеречно-ночное время (рис. 38).

Анализ размеров и массы молоди осетровых, мигрирующей на разных горизонтах, показал, что мальки русского осетра, мигрировавшие у дна, имели массу тела почти вдвое меньше, чем особи, поднимающиеся в средний горизонт воды, а мальки севрюги, выловленные в 3–4 м от дна, имели большую массу, чем скатывающиеся в придонном слое при одинаковой длине тела (табл. 32). Выявленная закономерность хорошо прослеживается при сравнении размеров рыб, выловленных тралом и ловушками.

Таблица 31. Вертикальное распределение мальков осетровых (в %) в Волге в темный (21.00–6.00 час) и светлый (7.00–20.00 час) периоды суток (материал собран с помощью пассивной ловушки) в 1975 г.

Вид	Периоды суток				Число рыб
	Темный		Светлый		
	Расстояние от дна, м				
	0–1	3–4	0–1	3–4	
Севрюга	26,9	41,8	25,3	6,0	350
Осетр	19,8	24,9	53,3	3,0	223
Белуга	11,2	75,9	0	6,9	19
Стерлядь	63,6	0	18,2	18,2	6

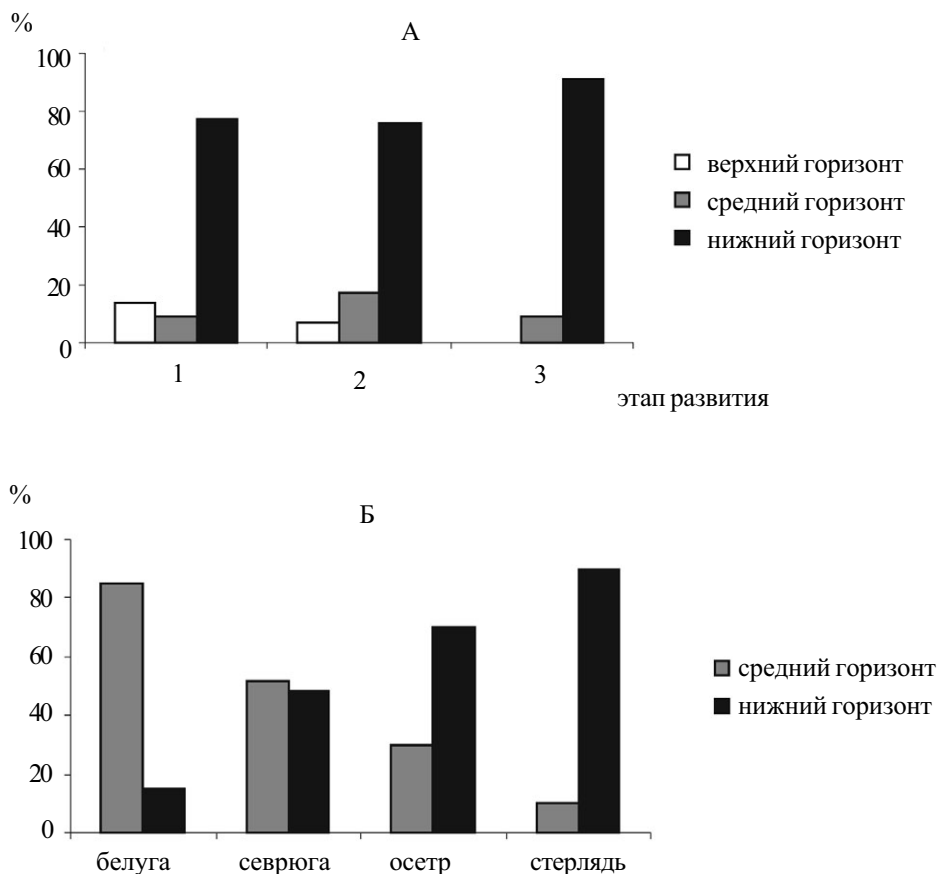


Рис. 39. Вертикальное распределение (в % от числа пойманных особей) скатывающихся предличинок осетровых на разных этапах развития (А) (верхний горизонт — 0–3 м от поверхности воды; средний горизонт — 7–10 м от дна; нижний горизонт — 0–3 м от дна) и мальков осетровых (Б) (средний горизонт — 3–4 м от дна, нижний горизонт 0–1 м от дна) в Нижней Волге в 1972, 1974, 1975 и 1979 гг. (всего поймано предличинок 2597 экз., мальков — 7387 экз.).

Таблица 32. Средняя длина (L, мм) и масса (Q, г) мальков осетровых рыб, выловленных в р. Волге на разной глубине в 1975 г.

Расстояние от дна, м	Осетр, n=223		Стерлядь, n=6		Севрюга, n=350	
	L	Q	L	Q	L	Q
0–1	80,9	2,9	116,5	17,5	87,4	1,9
3–4	99,9	6,6	—	—	87,4	2,3

Таблица 33. Сезонные изменения количества и размеров молоди осетровых, отловленных пассивными и активными орудиями лова (р. Волга, июль-август, 1974–1975 гг.).

Орудие лова	Показатели	Июнь	Июль			Август		
		20–31	1–10	11–20	21–30	1–10	11–20	21–30
Русский осетр								
Ловушка	Экз.	0	90	17	2	1	5	0
	Длина тела, мм		79,1	86,7	95,5	85,5	109,2	
Трал	Экз.	7	206	82	61	2	0	0
	Длина тела, мм	55,0	76,0	80,4	98,8	71,5		
Севрюга								
Ловушка	Экз.	0	5	2	19	11	85	30
	Длина тела, мм		56,7	87,6	77,3	93,4	92,7	105,4
Трал	Экз.	0	1	80	52	150	57	45
	Длина тела, мм		61,5	65,0	78,6	71,0	86,1	91,2
Стерлядь								
Ловушка	Экз.	0	3	0	0	2	1	0
	Длина тела, мм		76,2	0	0	148,5	149,5	
Трал	Экз.	0	6	74	13	5	4	0
	Длина тела, мм		64,8	96,5	99,4	134,3	140,3	

В пассивных орудиях лова мальки, как правило, крупнее (табл. 33). Это явление можно объяснить только тем, что в толщу реки поднимается от дна более крупная молодь.

Для гаммарид (основных кормовых организмов молоди русского осетра и севрюги) также характерны вертикальные миграции. Они в ночное время в большом количестве выходят из грунта в толщу воды, в 8 и 12 часов дня их концентрация в грунте составляет соответственно 0,4 г/м² и 25 экз./м², а в 24 часа она равна нулю (Бенинг, 1924; Полянинова, 1972). Подъем от дна в толщу воды более крупных мальков можно объяснить тем, что она приобретает способность длительное время сопротивляться потоку реки и активно осуществляет поиск кормовых организмов.

Вертикальное распределение мальков отличается у разных видов: белуга и севрюга, в отличие от русского осетра, и, особенно, стерляди, чаще отходят от дна и переходят в толщу потока. Это явление отмечается в основном в темное время суток и связано с их питанием.

4.6.2. Горизонтальное распределение молоди осетровых по ширине русла реки при покатной миграции

Предличинки, личинки. Распределение покатной молоди осетровых на первых этапах развития неравномерно не только по глубине, но и по ширине

Таблица 34. Горизонтальное распределение предличинок осетровых в Волге и рукаве Ахтуба в мае-сентябре 1974–1975, 1979 гг.

Участок русла реки	Глубина лова, м.	Скорость течения, м/с	Концентрация, экз./1000 м ³			
			Белуга	Осетр	Севрюга	Стерлядь
Волга у с. Каменный Яр, n=3610						
Левый берег	5–10	1,0	0	865,0	7,5	220,0
Стрежень	8–21	1,4	0	1325,0	50,0	370,0
Правый берег	5–20	0,6	0	600,0	95,0	0
Ахтуба, «97-й км» n=164						
Левый берег	7–11	0,7	0	2,1	0,4	1,2
Стрежень	7–8	0,9	0	1,0	0	0,4
Правый берег	5–6	0,9	0	1,7	0	0,4

реки (Чугунов, 1928; Алявдина, 1951; Пирогова, 1957; Мусатова, 1968; Захарян, 1972; Павлов Д.С., Пахоруков, 1973). В реке личинки могут встречаться, как по стрежню, так и у берегов. Горизонтальное распределение молоди осетровых ряд авторов связывает с гидравлической структурой потока и рельефом дна (Пирогова, 1957; Мусатова, 1968; Павлов Д.С., Пахоруков, 1973).

По нашим данным, при равномерном увеличении глубин от берега к середине Волги, наибольшее количество предличинок и личинок русского осетра и стерляди находилось в стрежневой части потока, а севрюги — у крутого правого берега реки (табл. 34). В рукаве Ахтуба, где распределение предличинок исследовалось на излучине реки, наибольшая концентрация предличинок отмечена у левого вогнутого берега (Павлов Д.С. и др., 1981).

В последнее годы были проведены экспериментальные исследования поведения молоди многих видов осетровых (*A. sinensis*, *A. dabryanus*, *A. brevirostrum*, *A. gueldenstaedtii*, *A. shrenkii*, *Huso dauricus*, *A. oxyrinchus oxyrinchus*, *Scaphirhynchus albus*, *S. platorhynchus*), выполненные по единой методике и имеющие целью смоделировать их покатную миграцию (Kynard, 1997; Kynard, Horgan, 2002; Kynard et al., 2002a, b; Ping Zhuang et al., 2002, 2003). На основании полученных результатов авторы выделяют виды, мигрирующие на предличиночных этапах и мигрирующие на мальковых этапах развития. Для ряда видов, в частности для русского осетра было показано (Kynard et al., 2002 b), что предличинки на 5–6-й день прекращают перемещение по течению в экспериментальном овальном замкнутом бесконечном бассейне длиной 5 м и скоростью течения в нем от 2,8 до 10,6 см/с (среднее значение 4,6 см/с). Личинок кормили науплиями артемии и искусственным кормом: в возрасте 10–17 дней 4 раза в день, в возрасте 18–28 дней 6 раз в день. Наблюдения показали, что личинки в бассейне не сносились течением, на основании этого был сделан вывод о том, что в естественных условиях личинки русского осетра не совершают покатной миграции. Однако, очевидно, что перенесение результатов этого эксперимента

на естественные условия не корректно. Во-первых, средняя скорость течения в реке, например в Волге, в 15–30 раз выше, чем в эксперименте, и составляет 60–140 см/с (табл. 34). Во-вторых, как показали наши исследования, плавательная способность личинок и мальков зависит от их накормленности. При обильном кормлении, как это было сделано в эксперименте, личинки были способны сопротивляться потоку воды с низкой скоростью течения. Таким образом, описанные экспериментальные данные не могут служить основанием для утверждения об отсутствии покатной миграции у личинок русского осетра. Вероятно, это относится и к остальным видам, исследованным с использованием описанной экспериментальной методики.

Мальки. Молодь осетровых вскоре после начала активного питания покидает стрежневой участок реки и отходит к берегам (Алявдина, 1951; Константинов, 1953). Однако в собственно прибрежной зоне, затонах со слабым течением и вязким дном, независимо от их глубины, она не встречается.

Применение нами пассивных орудий лова (мальковых ловушек), в отличие от предыдущих исследователей, позволило установить, что в период покатной миграции в русле реки распределение мальков определяется глубиной, скоростью течения, временем суток и несколько различается у рыб разных видов. Наибольшее количество мальков обычно находится на свале глубин и не встречается в прибрежном мелководье.

Анализ распределения мальков в разных частях дельты Волги (табл. 35) показал, что в главном ее рукаве (Бахтемир, Волго-Каспийский канал) они в основном концентрировались по стрежню и у правого берега. В восточной части дельты (рукав Бузан, у с. Мултаново) мальки севрюги концентрировались у

Таблица 35. Горизонтальное распределение мальков осетровых в различных частях дельты Волги в июне-сентябре 1974–1975, 1979 гг., (поймано мальков в рукаве Бахтемир — 10319 экз., в рукаве Бузан — 7570 экз.)

Участок русла реки	Глубина таления, м	Концентрация экз./1000 м ³			
		Белуга	Осетр	Севрюга	Стерлядь
Рукав Бахтемир, Волго-Каспийский канал					
Левый берег	7–15	0	4,2	4,5	1,1
Стрежень	10–20	0,03	13,8	15,7	7,6
Правый берег	6–10	0,04	11,0	13,2	9,8
Рукав Бузан, у с. Мултаново					
Левый берег	10–15	0	24,0	30,0	12,0
Стрежень	10–25	0,4	12,0	78,0	45,0
Правый берег	10–25	0,3	21,0	3,6	78,8
Устье рукава Бузан					
Левый берег	2–8	0,6	0	0	0
Стрежень	5–8	3,8	0,8	1,6	0
Правый берег	3–8	4,8	1,6	1,6	0

левого берега, а концентрация мальков русского осетра была больше у берегов, чем на стрежне реки.

Такое распределение молоди обусловлено, видимо, большей глубиной у правого берега на всех трех исследованных участках. В тех случаях, когда большие глубины были у левого берега, как, например, у с. Житное (рукав Бахтемир), относительное количество молоди было наибольшим у этого берега. Сосредоточение молоди осетровых в целом на больших глубинах характерно не только для Волги, но и других рек Урал, Кура, Северная Двина и др. (Егоров, 1941; Гинзбург, 1951; Курилов, 1951; Песериди, Бекешев, 1967).

Полученные результаты показывают, что в зонах с большими скоростями течения встречается более крупная молодь. Например, у с. Замьяны в стрежневой части реки средняя длина тела севрюги 77,2 мм, а у берегов — 57,7 мм. Та же закономерность выявлена на участке реки выше вододелителя. У правого берега, где скорости течения больше, средняя длина тела севрюги была 84 мм, а на стрежне — 48 мм.

Сравнительный анализ уловов мальков тралом в разное время суток показал, что покатная миграция осетровых сопровождается не только вертикальными, как было показано выше, но и горизонтальными перемещениями. В темное время суток происходит перераспределение мальков севрюги от стрежневой части реки к берегам. Количество рыб на стрежне уменьшалось с 94,9% в светлое время суток до 59,4% в темное время суток (табл. 36). Это, вероятно, связано с распределением кормовых организмов. Известно, что бентос на стрежне реки и по количеству и по качеству значительно беднее, чем в ее прибрежных участках (Полянинова, 1972).

Анализ питания мальков показал, что общие индексы наполнения у правого берега и на стрежне реки различались и составляли в среднем за сутки для осетра 291 и 186‰, для севрюги — 105 и 85‰, соответственно. Основу пищи составляли гаммариды (91–100% по весу). Вместе с тем, индекс наполнения желудков в светлое время суток значительно выше на стрежневой части реки, а в темное время суток — у берегов. У осетра на стрежне днем он составлял 360‰, а ночью — 124‰, а у правого берега 205 и 225‰ соответственно. Следовательно, условия питания лучше на стрежневой части реки днем, а у

Таблица 36. Уловы мальков севрюги, в течение суток по поперечному профилю Волги в районе вододелителя (1972, 1974 гг., в %) (всего поймано 1100 экз.).

Место лова	Скорость течения, м/с	Время суток	
		7.00–20.00	21.00–6.00
Левый берег	0,5	3,7	13,0
Стрежень	0,6	94,9	59,4
Правый берег	0,4	1,4	27,6

берега — ночью, что полностью соответствует изменениям горизонтального распределения мальков.

Таким образом, распределение молоди осетровых по ширине реки неравномерно, связано с глубиной, скоростью течения и распределением кормовых организмов. Оно неодинаково у разных видов осетровых, на разных этапах раннего онтогенеза и изменяется в течение суток.

4.6.3. Продольное распределение молоди осетровых в реке и скорость ее покатной миграции

Предличинки, личинки. Максимальное число предличинок вылавливалось во время исследований у сел Каменный Яр и Черный Яр. Их концентрация в этих районах достигала 22 тыс. экз. в 1000 м³ воды, а на расположенных ниже участках — была меньше и составляла всего 200–700 экз. на 1000 м³ воды (табл. 37). По мере удаления от основных нерестилищ встречаемость молоди на ранних этапах развития уменьшалась. Например, в районе вододелителя в уловах редко попадались предличинки на I и II этапах развития (0,03%). Уменьшение протяженности пути миграции молоди осетровых в связи с постройкой плотин привело к изменению возрастного состава молоди на путях ее миграции. Так, если, в районе с. Каменный Яр до строительства Волгоградской ГЭС предличинок и личинок севрюги на III–V этапах развития было в уловах 56,1–67,6% от общего их количества (Алявдина, 1951; Танасийчук, 1964), то в настоящее время — не более 5%, остальное составляют предличинки на I–II этапах развития (Танасийчук, 1964; Власенко, 1979).

С продольным распределением скатывающейся молоди в реке тесно связан и вопрос о скорости ее миграции. Скорость ската меченых предличинок севрюги в первые сутки после вылупления меньше скорости речного потока примерно в 0,8–0,9 раза (Хорошко, Власенко, 1972а). По мере роста их сопротивляемость потоку возрастает.

Нами установлено, что при скорости течения 3,6 км/ч скорость миграции предличинок осетра на первых двух этапах развития составляет от 0,69 до 2,9 км/ч. При этом максимальные значения скорости миграции отмечены у только что вылупившихся предличинок, минимальные — в конце II этапа их развития.

Мальки всех исследованных видов осетровых (кроме белуги) имели в Волге наибольшую концентрацию у сел Замьяны и Рассвет (80 км и 25 км выше 0 км Волго-Каспийского канала, соответственно) (табл. 37). Эти участки реки отличались от других более низкими скоростями течения, лучшими условиями питания. По мере приближения к морю, длина тела мальков осетровых возрастала. Так, у с. Замьяны длина молоди севрюги варьировала от 35 до 85 мм, у с. Рассвет — 45–100 мм, в Волго-Каспийском канале в 55 км ниже 0 км (с. Труд-Фронт) — 65–135 мм, а еще ближе к морю — 95–160 мм.

В рукаве Бузан наибольшее количество мальков севрюги и русского осетра было отмечено в его среднем течении; концентрация белуги последовательно

Таблица 37. Продольное распределение молоди осетровых в р. Волге и рукаве Бузан в мае-сентябре 1972, 1974–1975 гг. (всего поймано 10925 экз.).

Район работ	Расстояние от Волгограда, км	Глубина реки, м	Скорость течения у дна, м/с	Концентрация молоди, экз./1000 м ³			
				Осетр	Севрюга	Стерлядь	Белуга
Личинки, р. Волга							
с. Каменный Яр	137	5–10	0,3–1,3	22000	10000	600	0
с. Черный Яр	107	6–18	0,3–1,4	300	5000	20	0
с. Замьяны	407	5–20	0,2–0,5	20	300	0	0
Вододелитель	441	7–19	0,3–0,5	0	16	0	0
Мальки, р. Волга							
с. Каменный Яр	137	5–10	0,3–0,8	0	0	0,78	0
с. Черный Яр	207	6–13	0,3–0,6	0,36	0	3,0	0
с. Никольское	255	5–12	0,3–0,8	0,36	0,36	0,36	0
с. Цаган-Аман	292	6–10	0,5–0,9	0	0	0,42	0
с. Замьяны	407	7–20	0,03–0,6	34,2	421,8	966	0
Вододелитель	441	5–20	0,2–0,6	27,0	91,8	3,6	0,06
С. Рассвет	465	6–20	0,15–0,4	58,8	122,4	7,2	0
С. Житное - Старая Волга	550	6–12	0,3–0,7	44,4	42,6	3,6	1,8
Пос. Труд-Фронт	552	6–18	0,3–0,6	37,8	–	1,8	0
Волго-Каспийский канал	626	6–14	0,4–0,6	4,8	13,2	4,2	3
Мальки, рукав Бузан							
Верхнее течение	441–481	14–20	–	4,2	7,8	42,6	0,24
Среднее	481–516	8–10	–	10,8	25,2	24,0	1,2
Нижнее	516–529	4–10	–	10,8	4,2	2,4	2,7
Устье	541–641	3–6	–	2,4	0,54	7,2	3,6

уменьшалась вниз по течению, а у стерляди, напротив, увеличивалась от нижнего участка к верхнему. Сосредоточение белуги на нижних участках реки связано с большей, чем у осетра и севрюги, скоростью миграции.

Концентрация мальков стерляди в верхних участках Волги до строительства плотин определялось миграцией ее молоди, возвращающейся на места нереста из ниже расположенных участков реки, куда она перемещалась в результате покатной миграции (Константинов, 1953). В целом миграции стерляди имеют кольцевой характер (Павлов Д.С., 1986; Павлов Д.С. и др., 2000) и можно предположить, что стерлядь в р. Волге, аналогично сибирскому осетру в реках Сибири, образует непрерывные ряды популяций или популяционные континуумы (Рубан, 1998, 1999, Калмыков 2005).

Мальки исследованных видов осетровых начинают встречаться в Волге на расстоянии 400 км ниже нерестилищ в возрасте 50–60 суток. Средняя скорость

миграции молоди в течение этого периода варьировала от 0,17 до 2,16 км/ч, т. е. была всегда ниже скорости течения. По мере роста мальков скорость их миграции снижается от 0,2 до 0,05 км/ч (Лагунова, 1979).

Продольное распределение мальков и скорость их миграции тесно связаны со многими абиотическими и биотическими факторами и, в частности, со средней скоростью течения, которая зависит от расхода воды в реке. В многоводные годы скорость покатной миграции выше, поэтому в дельту Волги и в море скатывается более мелкая молодь в меньшем возрасте, чем в маловодные. В маловодном 1975 г. доля мальков русского осетра в уловах в верхней части дельты реки составляла 93%, а в многоводном (1974 г.) — не превышала 75% (Лагунова, 1979). Аналогичная задержка ската в маловодные годы наблюдалась и у севрюги.

Подобное различие в продольном распределении и скоростях миграции связано не только со снижением скорости течения в маловодные годы, но и с увеличением биомассы кормовых организмов в реке, т.е. с улучшением условий питания молоди.

В настоящее время в связи с интенсивным искусственным воспроизводством осетровых особый интерес представляет исследования скорости покатной миграции молоди, выращенной на рыбоводных заводах и выпущенной в реку.

В литературе имеются данные о том, что скорость ската мальков белуги, выпущенных с Волгоградского завода, в первые 24 часа составляет от 0,5–0,67 км/ч (Беляева, Лагунова, 1971) до 2,5 км/ч (Гинзбург, 1968).

Для определения скорости покатной миграции мальков белуги, выращенных на Икрянинском рыбоводном заводе, использовали участок реки протяженностью 80 км, расположенном между заводом и о-вом Искусственный, где мальки белуги от естественного нереста в период исследований практически не встречались. Всего было выпущено около 1200 тыс. экз., а отловлено — 253 малька белуги. По нашим наблюдениям, первые мальки белуги размером — 55,5–95,0 мм проходили 22-километровый участок русла за 10–20 ч, т.е. со средней скоростью 1,2–2,5 км/ч (табл. 38). Последние мальки встречались через 24–32 часа и скорость их покатной миграции составила всего 0,3–0,7 км/ч, т.е. была меньше средней скорости течения в реке (2,4 км/час). Скорость покатной миграции мальков, выращенных на заводе, уменьшалась с увеличением времени их нахождения в реке (табл. 39). Это обусловлено тем, что выращенные в прудах мальки белуги, как было показано выше, обеспечены кормом недостаточно, вследствие чего имели низкую плавательную способность.

После выпуска такой молоди в реку условия ее питания улучшаются (Полянинова, 1972) и плавательная способность увеличивается (табл. 40).

Таким образом, русло р. Волги ниже нерестилищ можно разделить на два участка. На первом, расположенном от нерестилищ до с. Замьяны, протяженностью около 400 км встречаются только предличинки и личинки осетровых, а

Таблица 38. Скорость миграции мальков белуги в р. Волге, выращенных на Икрянинском рыбоводном заводе в июне 1970 и 1972 гг. (выпущено в реку 1200 тыс. экз.)

Длина тела, мм	Скорость миграции, км/ч			Количество отловленных рыб		Средняя скорость течения, км/ч
	min	max	средняя.	экз.	%	
55,5	1,7	2,7	2,1	32	0,02	2,34
72,0	0,3	1,4	1,2	35	0,03	2,38
84,0	0,7	2,5	2,2	130	0,025	2,45
95,0	0,55	2,5	2,5	55	0,01	2,40

Таблица 39. Изменение скорости покатной миграции (скорость течения реки 2,38 км/ч) и плавательной способности мальков белуги (при $V_{\text{п}}=0,2$ м/сек), выращенных на Икрянинском рыбоводном заводе, в зависимости от времени пребывания в реке в июне 1970 и 1972 гг. (n=253)

Расстояние от места выпуска, км	Длина тела, мм	Время пребывания в реке, час.	Скорость миграции, км/ч	Плавательная способность, сек. при $V_{\text{п}}=0,2$ м/сек
0	95,0	0	0	106,0
25	95,0	10–20	0,7–2,5	315,0
40	96,0	22–26	0,6–2,0	370,0

Таблица 40. Изменение плавательной способности молоди белуги (при $V_{\text{п}}=0,2$ м/сек) после выпуска в реку (1970, 1972 гг., n=253)

Длина тела, мм	Время пребывания в реке, час.	Плавательная способность, сек.		Увеличение плавательной способности. %
		Перед выпуском в реку	После пребывания в реке	
55,5	9–18	38,0	87,2	129,4
72,0	17–23	180,0	410,2	127,8
84,0	10–32	140,0	430,0	207,1
95,0	10–26	106,0	350,0	230,2
97,0	36–52	168,0	1017,0	859,0

мальки вылавливаются единично. На втором участке от с. Замьяны до взморья, протяженностью около 200 км, мигрируют в основном мальки осетровых.

Продольное распределение покатной молоди осетровых связано как с различиями видов по расположению нерестилищ, срокам нереста и ската, так и со скоростью течения и условиями питания. На участках реки с хорошей кормо-

вой базой происходит задержка покатной молоди. В маловодные годы, когда уменьшаются скорости течения и улучшаются условия питания, наблюдается замедление покатной миграции.

4.7. Питание мальков осетровых в р. Волге

Во время покатной миграции в реке молодь активно питается. По мере роста молоди осетровых размеры потребляемых кормовых организмов возрастают.

Распределение кормовых организмов (ракообразных Crustacea, червей Vermes, личинок хирономид Chironomidae) по поперечному сечению реки неравномерно. Биомасса бентоса в стрежневой части реки беднее, чем в прибрежье. Распределение биомассы бентоса у берегов реки зависит от ее гидрологических параметров реки, температуры воды, скоростей течения, мощности и продолжительности паводка (Полянинова, Ходоревская, 1976). В годы с высоким и продолжительным паводком наибольшая биомасса бентоса отмечалась у более прогреваемого пологого берега с глинистыми и илистыми грунтами, с наибольшим содержанием органических веществ.

Малькам русского осетра в большей степени присуще питание бентосом. Их основными кормовыми организмами являются гаммариды (Gammaridae). Очень редко в их рацион входили кумовые (Crustacea), мизиды (Mysidacea) и хирономиды (Chironomidae). Мизиды встречались в пище молоди осетра и севрюги с длиной тела более 60 мм. У молоди, пойманной у дна и в толще воды, мизиды встречались в рационе, главным образом, в светлое время суток (Полянинова, Ходоревская, 1976).

Основу пищи молоди осетровых, на исследованных участках Волги, составляли гаммариды (91–100% по весу). Интенсивность питания скатывающейся молоди у берегов и на середине реки различалась. Общие индексы наполнения желудков у рыб, пойманных у правого берега и на середине реки, составили соответственно у осетра: 291 и 186‰, у севрюги — 105 и 85‰, у белуги — 271–246‰ (Полянинова, Ходоревская, 1976). Количество мальков, пойманных в стрежневой части реки на протяжении суток было больше, чем у берегов. В ночное время суток происходил подъем осетровых от дна и перераспределение их к берегам. Ночью на стрежневой части реки число мальков севрюги в траловых уловах сокращалось вдвое, а у берегов возрастало в 8 раз.

Наполнение пищей желудков молоди осетровых, выловленной на стрежневой части реки, днем было втрое выше, чем ночью. Например, у осетра в светлое время суток индекс наполнения желудка составил 369‰, а ночью — 124‰. У берегов интенсивность питания в течение суток была высокой, но ночью наблюдалось незначительное увеличение индекса наполнения желудков от 205 до 225‰.

Мальковыми ловушками основное количество молоди вылавливалось в темное время суток. Количество выловленной молоди белуги ночью составило 1,33 экз./час, днем 0,07 экз./час, осетра соответственно 8,1 и 3,3 экз./час, севрюги — 11,8 и 4,9 экз./час. Наиболее интенсивно молодь осетровых питалась в ночные часы (индексы наполнения желудков составляли у осетра 219‰, у севрюги-122‰). Днем интенсивность питания снижалась, общие индексы наполнения желудков уменьшались до 188‰ у русского осетра и до 97‰ у севрюги.

Различия в уловах мальков севрюги ловушками у дна реки ночью и днем незначительны. Но ночью на расстоянии в 3 м от дна наблюдалось резкое повышение количества вылавливаемых рыб, что свидетельствовало об их подъеме от дна в толщу воды.

Для основных кормовых организмов мальков русского осетра и севрюги — гаммарид, также характерны вертикальные миграции. Ряд авторов отмечает, что гаммариды в ночное время выходят из грунта в толщу воды. Их биомасса на Главном банке в конце 1960-х гг. в 8.00 составила 0,2 г/м² (10 экз./м²), в 12.00 — 0,4 г/м² (25 экз./м²), в 24.00 — гаммариды в пробах отсутствовали (Полянинова, 1974).

Таким образом, одной из основных причин подъема осетровых от дна можно считать следование за перемещающимися кормовыми организмами.

Исследование питания мальков осетровых, проведенное одновременно с изучением их распределения, показало, что суточный ритм питания мальков севрюги в придонных слоях и у дна идентичен. Максимальное потребление пищи отмечено в одни и те же часы. Полного прекращения питания у молоди осетровых не наблюдалось. У молоди севрюги (средняя масса 2,2–2,9 г), выловленной у дна, суточные рационы варьировали от 10,3 до 11,8%, а в толще воды — от 5,3 до 11,8% от массы тела (Полянинова, Ходоревская, 1976). У молоди русского осетра массой 2,0 г, суточный рацион питания выше у рыб, выловленных у дна (12,1 и 12,4%) по сравнению с рыбами, пойманными в толще воды (7,3 и 5,9%).

В ночное время отмечена вертикальная миграция молоди осетровых от дна в толщу реки вслед за основными кормовыми организмами — гаммаридами, которые также совершают вертикальные миграции.

Таким образом, покатная миграция предличинки, личинки и малька осетровых представляет собой сложную форму поведения и функционально является нагульной миграцией. В процессе этой миграции происходит развитие, питание и рост молоди рыб. Ее осуществление определяется действием различных механизмов. У предличинки и личинки наибольшее значение имеют так называемые механизмы первого порядка (по Д.С. Павлову и др., 1999), способствующие выходу рыб в поток, которые обеспечиваются морфологическими адаптациями, неспецифическими врожденными и специфическими поведенческими реакциями (Павлов Д.С. и др., 1999).

К морфологическим адаптациям исследованных видов относятся жировые включения в желточном мешке, снижающие удельный вес предличинок (плавучесть белуги и севрюги приближается к нейтральной) (рис. 40).

К неспецифическим врожденным поведенческим реакциям относятся вертикальные подъемы и спуски (т.н. «свечки») у предличинок. Высота подъема во время «свечек» больше у анадромных видов с более протяженной покатной миграцией и увеличивается при прохождении предличинками участков с медленным течением и большой глубиной. Выявленные морфологические особенности и поведенческие реакции можно интерпретировать как адаптации, направленные на ускорение покатной миграции (рис. 40).

«Затаивание» предличинок осетровых в галечном грунте является защитной реакцией от хищников и замедляет миграцию.

Покатная миграция предличинок и личинок анадромных и потамодромных видов осетровых связана с физической неспособностью сопротивляться потоку и поэтому должна быть отнесена к пассивным миграциям.

На III этапе развития у предличинок осетровых возникает отрицательное отношение к свету, появляется реореакция, они начинают придерживаться дна реки. У личинок, а позднее у мальков, увеличивается плавательная способность. Они имеют выраженную отрицательную плавучесть. На этом отрезке онтогенеза включаются механизмы покатной миграции второго порядка (по Д.С. Павлову и др., 1999). Происходит «нейтрализация» реореакции за счет прекращения тактильной связи с дном при подъеме мальков от дна в толщу воды. Скат мальков анадромных видов осетровых, как нами было показано, имеет место во время их подъема в толщу воды, т.е. при потере тактильного контакта с дном. У потамодромного вида — стерляди такая «нейтрализация» отсутствует, мальки стерляди находятся в постоянной тактильной связи с дном, что предотвращает их скат в море.

Мальки анадромных видов задерживаются на местах концентрации кормовых организмов. Голодание приводит к снижению их плавательной способности, утрате возможности сопротивления речному потоку и переходу к активно-пассивной миграции.

Пространственное распределение скатывающихся мальков формируется за счет горизонтальных и вертикальных перемещений (синхронно с кормовыми организмами и в противофазе с перемещениями хищников), которые могут быть отнесены к биологическим механизмам покатной миграции третьего порядка. При отсутствии корма в наибольшей степени возрастает скорость покатной миграции у белуги и севрюги.

Полученные результаты дают возможность полагать, что покатная миграция мальков анадромных осетровых является активно-пассивной, которая имеет место при резком снижении плавательной способности у голодных рыб.

Различия в образе жизни анадромных и потамодромных осетровых, отражающие их разные жизненные стратегии, проявляются, начиная с ранних этапов

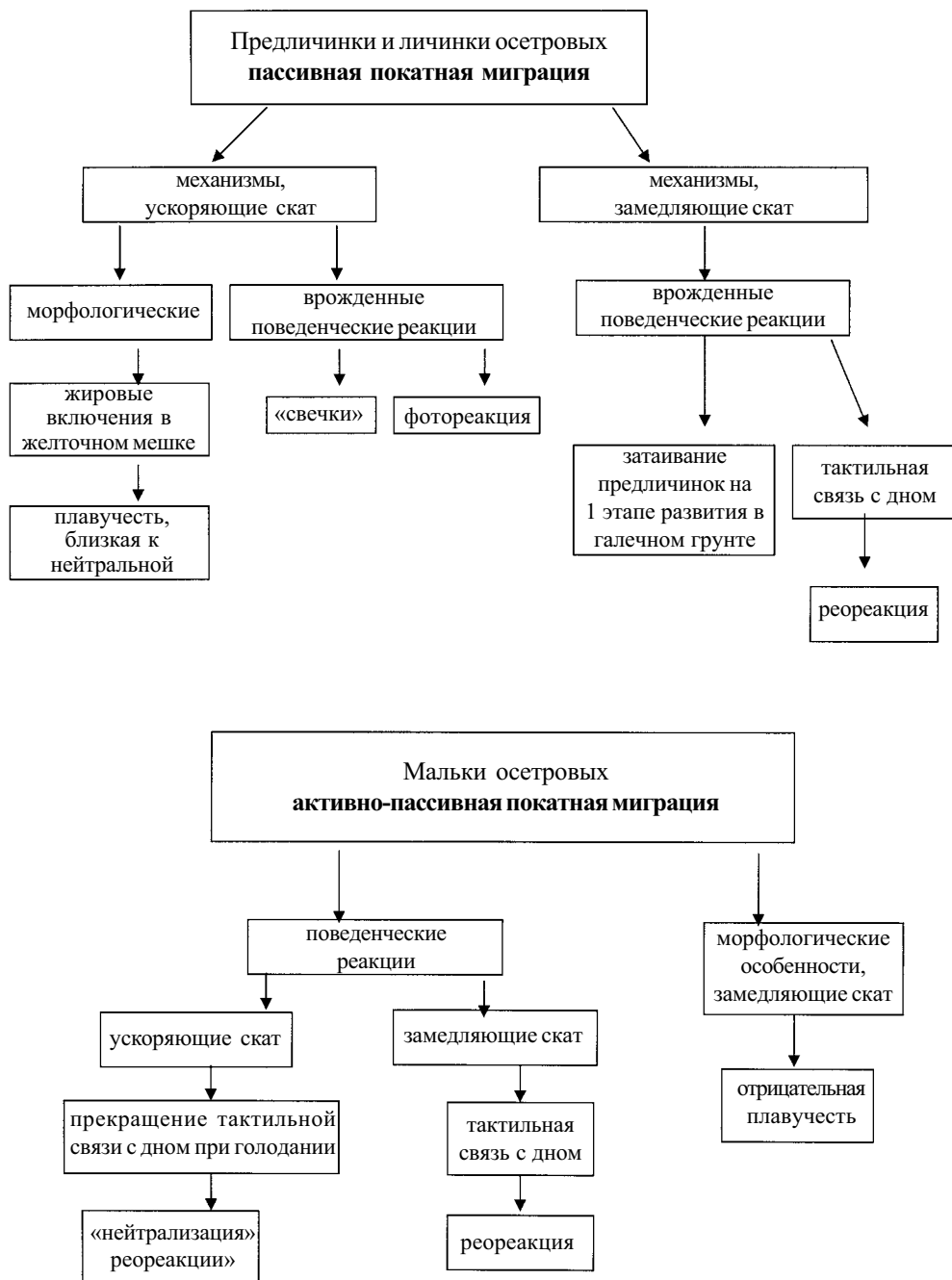


Рис. 40. Схема механизмов, регулирующих покатную миграцию молоди осетровых.

онтогенеза во время покатной миграции молоди. Они связаны с наличием (у анадромных видов) или отсутствием (у потамодромного вида) механизма «нейтрализации» реореакции. Отсутствие такого механизма у потамодромной стерляди служит причиной ее относительно короткой покатной миграции, не достигающей моря. В процессе ската молоди анадромных видов осетровых происходит смена пассивной формы миграции на активно-пассивную, а также адаптивных механизмов, регулирующих их скорость. У потамодромного вида — стерляди покатная миграция молоди представлена лишь пассивной формой.

Глава 5

Распределение осетровых в Каспийском море

Каспийское море является нагульным водоемом для анадромных видов осетровых, обитающих в его бассейне. Эти виды большую часть жизненного цикла проводят в море, покидая его лишь на период размножения.

Рассматривая распределение осетровых в Каспийском море, мы сталкиваемся с необходимостью определить понятие «распределение». Для многих исследователей в обычной практике слово «распределение» является синонимом слова «распространение». Однако последнее не полностью отражает смысл понятия «распределение». Понятие «распространение» отвечает лишь на вопрос, где встречается данный вид, но не характеризует плотность особей (количество особей на единицу площади) в данной части ареала. В настоящей работе мы вкладываем в понятие «распределение», как распространение, так и плотность видов в местах их обитания. Таким образом, в нашем случае, говоря о распределении, мы одновременно отвечаем на два вопроса — где распространен данный вид и сколько особей этого вида приходится на единицу площади в той или иной части его ареала. Последняя характеристика может быть выражена в относительных величинах, таких как улов на промысловое усилие стандартным орудием лова или в определенном объеме воды, процеженной орудием лова, с учетом его уловистости. В связи с этим, очевидно, что распределение вида в том или ином водоеме связано с его общей численностью.

Впервые распространение осетровых в Каспийском море описал Книпович (1921). К настоящему времени накоплено много данных о местах вылова осетровых в различных частях Каспийского моря (Мирзоев, 1932; Борисов, 1939; Державин, 1947; Борзенко, 1942, 1964; Бабушкин, Борзенко, 1951; Соколова, 1952; Бабушкин, 1964; Казанчеев, 1965; Пискунов, 1965; Таравердиева, 1965; Легеза, 1966, 1969, 1970, 1973; Павлов, Захаров, 1968, 1971; Коробочкина, 1970; Пироговский, 1974; Захаров, 1975; Ходоревская, 1984; Vlasenko et al., 1989 a; Vlasenko et al., 1989b; Каспийское море, 1989; Пальгуй, 1992; Ходоревская, Красиков, 1995, 1999; Ходоревская, Романов, 2006).

При написании настоящей главы авторы столкнулись с наибольшими трудностями. Это было связано с недостатком многих данных. В частности, имевшиеся в распоряжении авторов сведения, были ограничены техническими трудностями, вследствие невозможности проводить траления в море на глубинах более 100 м, а также в зимнее время в северной части моря. Отсутствовала также информация о распределении осетровых в средней и южной частях моря весной и осенью. Существенную помощь могли бы оказать и результаты массового мечения, отсутствующие в настоящее время. Эти данные позволили бы существенно уточнить картину миграций рыб в Каспийском море. В настоящее время отсутствуют достаточная и сопоставимая информация о сезонном распределении кормовой

базы осетровых в Каспийском море, которая могла бы послужить биологической основой для корректной интерпретации наблюдаемых сезонных изменений распределения осетровых в море. Здесь следует отметить, что с теми же трудностями сталкиваются и другие авторы, ибо их исследования основаны на тех же результатах траловых и гидробиологических съемок. В связи с этим, имеющиеся в различных публикациях схемы миграций осетровых в Каспийском море в течение года, носят в значительной мере умозрительный характер. Возможно, указанные пробелы будут заполнены последующими исследователями.

Распределение осетровых в Каспийском море формируется в процессе их нагульных и зимовальных миграций и в связи с этим можно полагать, что оно зависит от сезона года, факторов среды. Несмотря на обилие информации о местах поимки осетровых, т.е. об их распространении в Каспийском море, закономерности изменения распределения отдельных видов в зависимости от указанных параметров исследованы недостаточно полно.

5.1. Материал и методы

Сбор материалов осуществлялся в 1978–2004 гг., при проведении морских траловых учетных съемок осетровых в Каспийском море научно-исследовательскими судами Центрального научно-исследовательского института осетрового рыбного хозяйства (ЦНИОРХ) и Каспийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства (КаспНИРХ). Полученные данные по сезонному распределению осетровых в Каспийском море ограничены тем, что в северной части моря траловые съемки проводились весной, летом и осенью, а в средней и южной частях моря работы проводили, как правило, летом и зимой.

В северной части моря наблюдения за распределением и численностью осетровых проводили одновременно 2–4 судами с апреля по ноябрь. Лов осетровых велся 9-метровым тралом на глубинах от 2 до 16 м. В этой части моря за период наблюдений выполнено 9049 тралений. Траления осуществляли судами типа ДБЭ или «Ярославец» с главным двигателем мощностью 150–200 л.с.

В южной части моря лов осуществлялся 24,7 м тралом в западной и восточной прибрежных зонах по сетке станций на глубине от 5 до 110 м. Траловыми съемками не охватывались территориальные воды Ирана. В средней и южной частях моря всего было сделано 3978 тралений. Траления осуществлялись судами типа СРТМ-800 и РС-300.

В целом за период наблюдений (1978–2004 гг.) в море выполнено 13027 траловых станций, основная часть которых (69,5%) пришлась на северную часть моря. В процессе траловых съемок 1978–2004 гг. было поймано 43773 экз. осетровых рыб (табл. 41).

При тралении на глубинах до 16 м использовали ваеры тралов длиной 80–100 м, на глубинах 17–50 м — до 150 м, на глубинах свыше 50 м длина ваеров равнялась трем глубинам. Скорость траления составляла 2,5 узла (4,63 км/час).

Таблица 41. Объем материала, собранного во время траловых съемок в Каспийском море

Годы	Исследованная часть моря	Число тралений	Кол-во выловленных рыб, экз.		
			белуга	русский осетр	севрюга
лето 1978-1980	северная	382	33	160	210
	средняя	189	239	1246	1426
	южная	110	105	653	732
	Всего:	681	377	2059	2368
1981-1990	северная	1470	311	1753	1634
	средняя	555	483	2531	2143
	южная	427	279	1749	1589
	Всего:	2452	1073	6033	5366
1991-1999	северная	1527	181	952	811
	средняя	130	99	547	324
	южная	125	76	326	215
	Всего:	1782	356	1829	1350
2004	северная	205	17	463	25
	средняя	90	5	451	11
	южная	130	5	240	40
	Всего	425	27	1154	76
осень 1978-1980	северная	257	12	60	48
	средняя	87	28	150	147
	южная	39	32	148	179
	Всего:	383	72	358	374
1981-1990	северная	1238	199	1348	1235
	средняя	77	60	324	308
	южная	61	31	157	143
	Всего:	1376	290	1829	1686
1991-1999	северная	992	103	642	532
	Всего:	992	103	642	532
зима 1978-1980	средняя	189	76	257	173
	южная	110	39	162	194
	Всего:	299	115	419	367
1981-1990	средняя	489	497	2584	1986
	южная	410	161	840	748
	Всего:	899	658	3424	2734
1991-1999	средняя	54	28	146	121
	южная	71	8	45	29
	Всего:	125	36	191	150
весна 1978-1980	северная	257	146	740	539
	средняя	120	86	379	277
	южная	46	34	186	153
	Всего:	423	266	1305	969
1981-1990	северная	1289	141	940	822

Таблица 41

Годы	Исследованная часть моря	Число тралений	Кол-во выловленных рыб, экз.		
			белуга	русский осетр	севрюга
1991-1999	средняя	98	42	203	163
	южная	122	46	197	170
	Всего:	1509	229	1340	1155
	северная	1395	113	678	540
	средняя	31	10	45	11
	Всего:	1426	123	723	551
Итого за годы исследования		12772	3725	21302	17678

Продолжительность траления — 30 мин. Во-время работы измеряли температуру воды, соленость, прозрачность воды, глубину.

Все траловые съемки проводили по сетке станций. В каждом квадрате величиной по широте 10° (10 миль), по долготе 10° (7 миль) делали одно траление. Плотность скоплений осетровых рассчитывали исходя из улова на одно траление, объема процеженной тралом воды и коэффициента уловистости орудий лова (Легеза, 1973; Захаров, 1975).

Исследования вертикального распределения осетровых проводили весной, летом, осенью 1979–1980 гг. в западном районе северной части

Каспийского моря. В каждом сезоне наблюдения вели в течение двух суток. Всего выловлено 335 экз. осетра, 431 севрюги и 236 экз. белуги различной длины, массы и возраста. Работу проводили на трех участках с разной глубиной. Первый участок с глубиной 3 м (станция 1), второй участок — 6 м (станция 2) и третий участок — 9–10 м (станция 3). Вылов рыбы осуществлялся ставными сетями с ячеей 45, 90, 120 и 160 мм. Сети проверяли через 2 или 4 часа. На первой станции порядок сетей выставлялся в один ярус, на второй станции — в два яруса, и на третьей станции в три яруса. Длина каждого яруса 100 м, высота сетей составляла 3 м. На второй и третьей станциях сетные порядки устанавливались ступенчато с таким расчетом, чтобы вся толща воды от поверхности до дна перекрывалась ими. На каждой станции толщу воды условно разделяли на три равных по высоте слоя — верхний, средний и нижний. При выборке улова из орудий лова определяли глубину, на которой поймана рыба.

5.2. Сезонная динамика распределения осетровых в различных районах Каспийского моря

5.2.1. Белуга

Из рек Волги и Урала молодь белуги мигрирует в море на места нагула (Чугунов, 1928; Ходоревская, 1997). По мере роста роль беспозвоночных в ее

питании снижается и начинает преобладать рыбный корм. Переход на питание рыбой осуществляется постепенно в течение нескольких лет (Полянинова, 1972; Ходоревская и др., 1995; Полянинова, Ходоревская, Красиков, 2000; Ходоревская, Полянинова, 2000). В рацион белуги входят вобла (*Rutilus rutilus*), сазан (*Caprinus carpio*), сельди (*Clupeidae*), кильки (*Clupeonella*), раки (*Astacus*), бычки (*Gobiidae*), судак (*Stizostedion lucioperca*), птицы (*Aves*), осетровые (*Acipenseridae*), тюлень (*Phoca csapica*) (Khodorevskaya et al., 1995).

Белуга, по сравнению с другими видами осетровых, в море немногочисленна и имеет наиболее широкий нагульный ареал (Легеца, 1973; Пироговский, 1976, 1981; Пашкин, 1968).

Весной в 1978-2004 гг. белуга использовала для нагула всю акваторию северной части Каспийского моря (рис. 41 а), не образуя при этом значительных концентраций. В апреле-мае начинался подход неполовозрелой белуги (размером менее 180 см) в прибрежную зону моря, куда она мигрировала вслед за кормовыми объектами (сельдью, кильками, карповыми). Белуга встречалась также в районе устья Куры и на восточном шельфе моря (Легеца, 1973). Весной 1978 г. максимальные плотности скоплений белуги не превышали 1,5 экз./10000 м³ и только на свале глубин вблизи острова Чечень они доходили до 3,3 экз./10000 м³ (Каспийское море, 1989). В последующие годы максимальные уловы белуги в этом районе не превышали 0,83 экз./10000 м³.

Летом, по мере прогрева прибрежных вод встречаемость белуги на мелководье с глубинами от 3 до 50 м в северо-западном районе моря, и местах, пограничных со средней частью Каспийского моря увеличивалась (рис. 42 а). В северной части моря концентрации белуги были в среднем менее плотными, чем весной. Ее летние скопления располагались западнее весенних (рис. 41 а, 42 а). В средней части моря белуга встречалась, главным образом, вдоль западного берега; повышенная ее плотность отмечалась на Аграханском мелководье и у Апшеронского полуострова. В южной части Каспийского моря наиболее высокие концентрации наблюдались на юго-восточном мелководье.

В годы исследований область нагула белуги летом практически оставалась неизменной. В средней и южной частях моря она равномерно рассредоточивалась на местах откорма, не образуя значительных скоплений, плотность которых, как правило, составляла от 0,05 до 0,58 экз./10000 м³. Максимальные концентрации белуги наблюдались в северной части моря (рис. 42 а). В прибрежной зоне моря от г. Избербаша до устья р. Сулак плотность концентраций белуги в 1978 г. достигала 0,39 экз./10000 м³, а в последующие годы — 0,05–0,2 экз./10000 м³. Неполовозрелая белуга преимущественно откармливалась на мелководье в северной части моря и на юго-восточном мелководье южной части. В средней части Каспийского моря она встречалась на прибрежном мелководье севернее широты Махачкалы и на свале глубин против г. Хачмаса. Результаты летней траловой съемки в 1994 году (рис. 42) свидетельствовали о резком сокращении плотности белуги на местах нагула во всех районах моря. У западно-

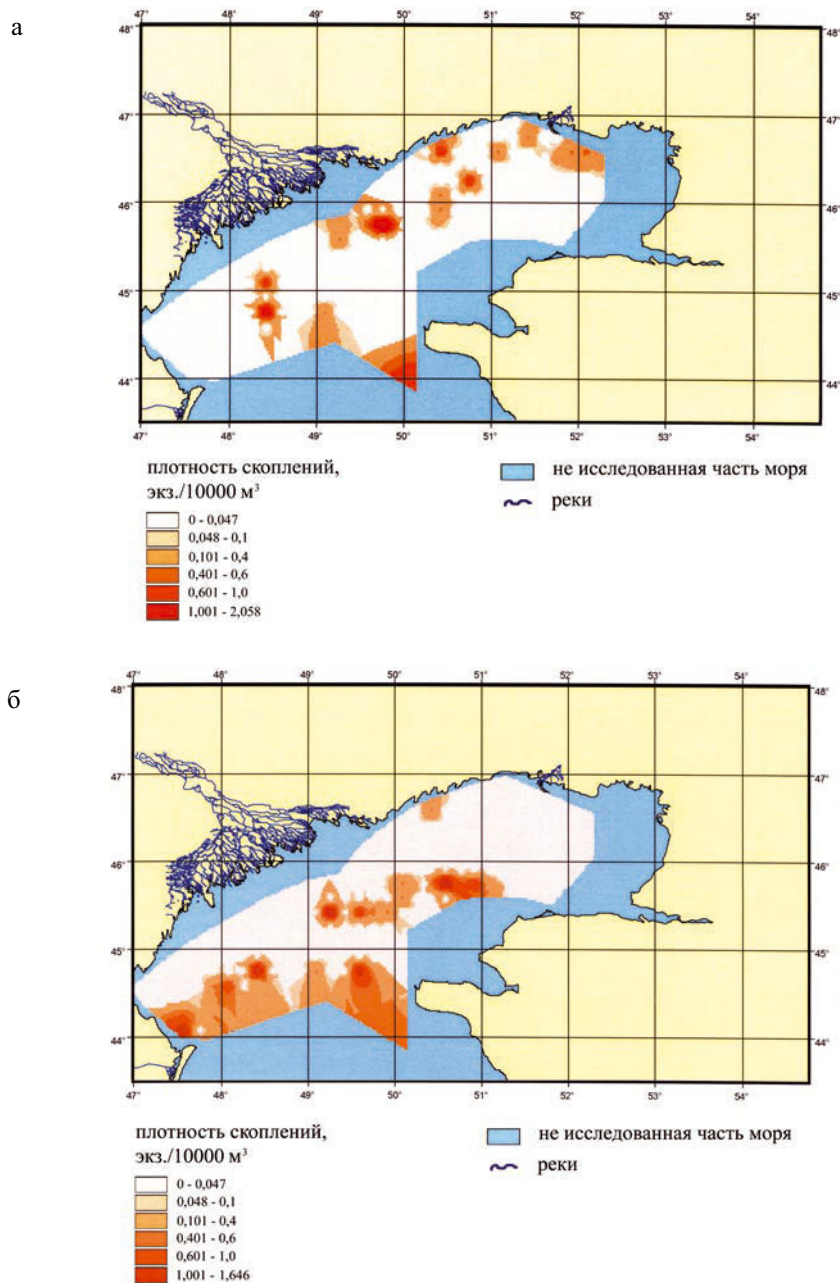


Рис. 41. Распределение белуги в северной части Каспийского моря весной (а) и осенью (б) по данным траловых съемок 1994 г. Здесь и далее синим цветом обозначена не исследованная часть моря, где по техническим причинам траление было невозможно (см. раздел 5.1 настоящей главы).

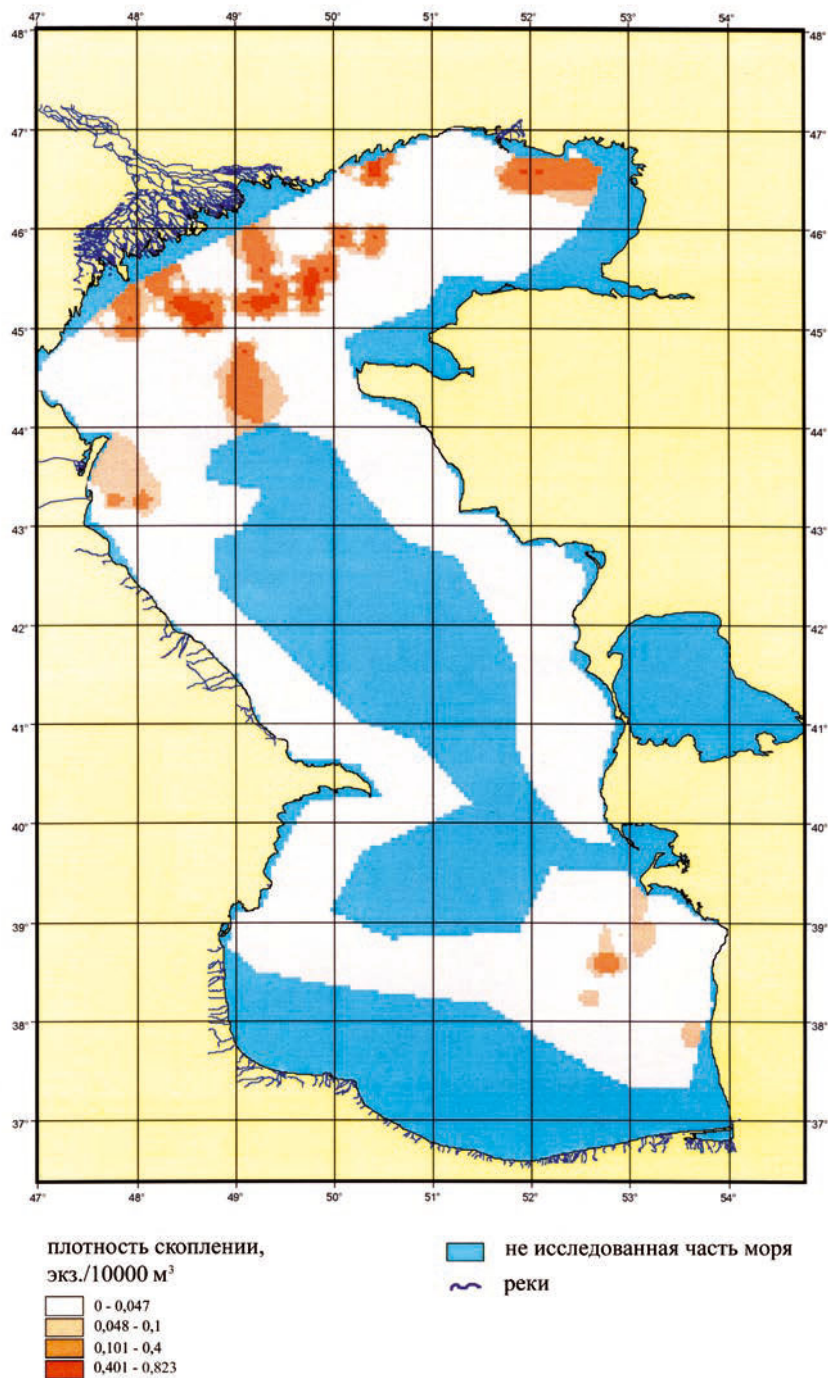


Рис. 42 а. Распределение белуги в Каспийском море летом по данным траловых съемок 1994 г.

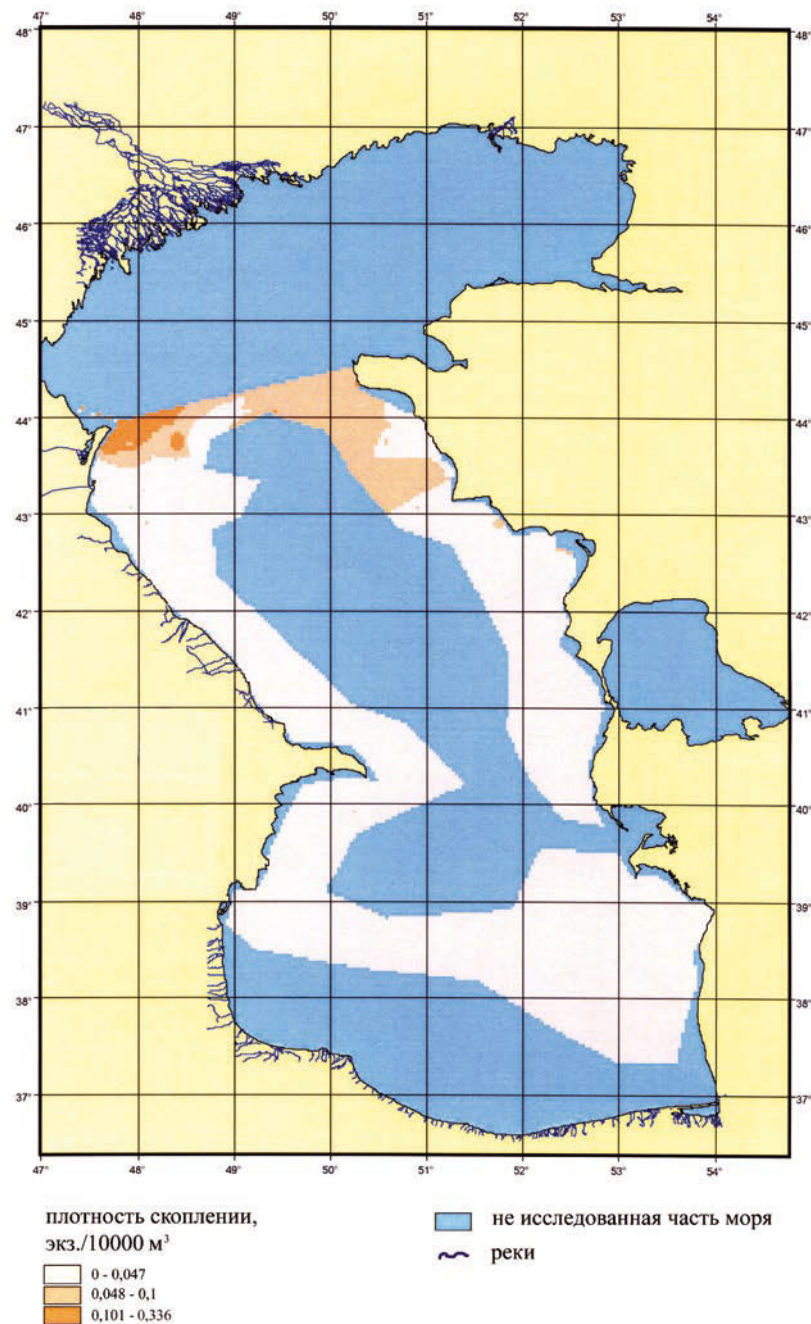
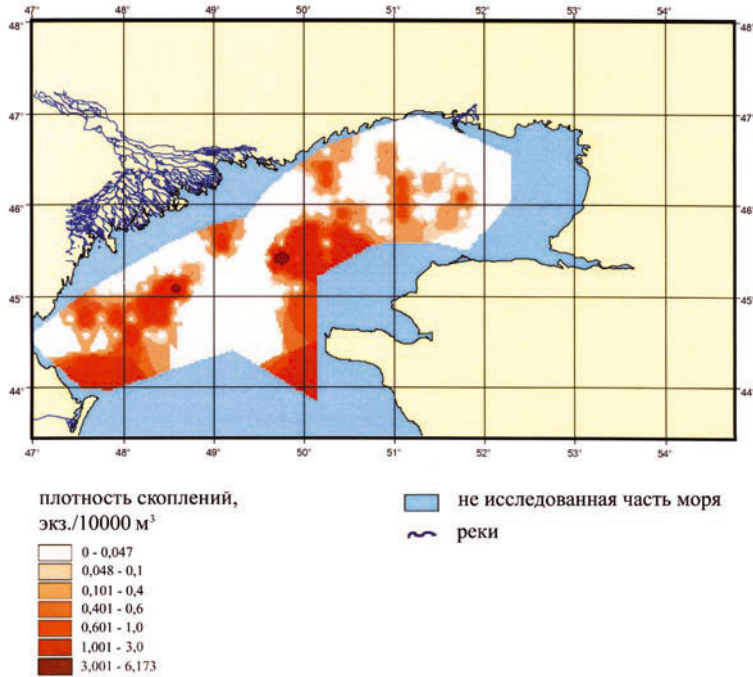


Рис. 42 б. Распределение белуги в Каспийском море зимой по данным траловых съемок 1994 г.

а



б

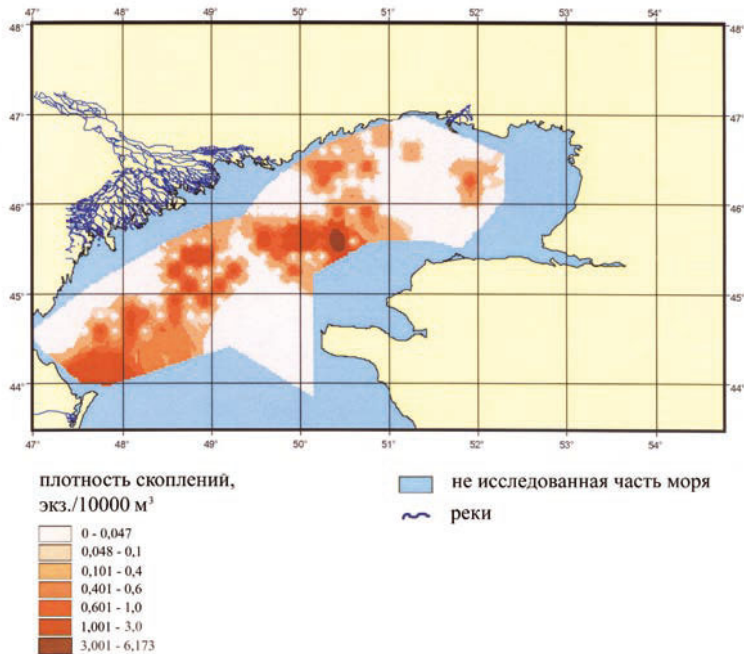


Рис. 43. Распределение русского осетра в северной части Каспийского моря по данным траловой съемки в 1994 г.: а — весна, б — осень.

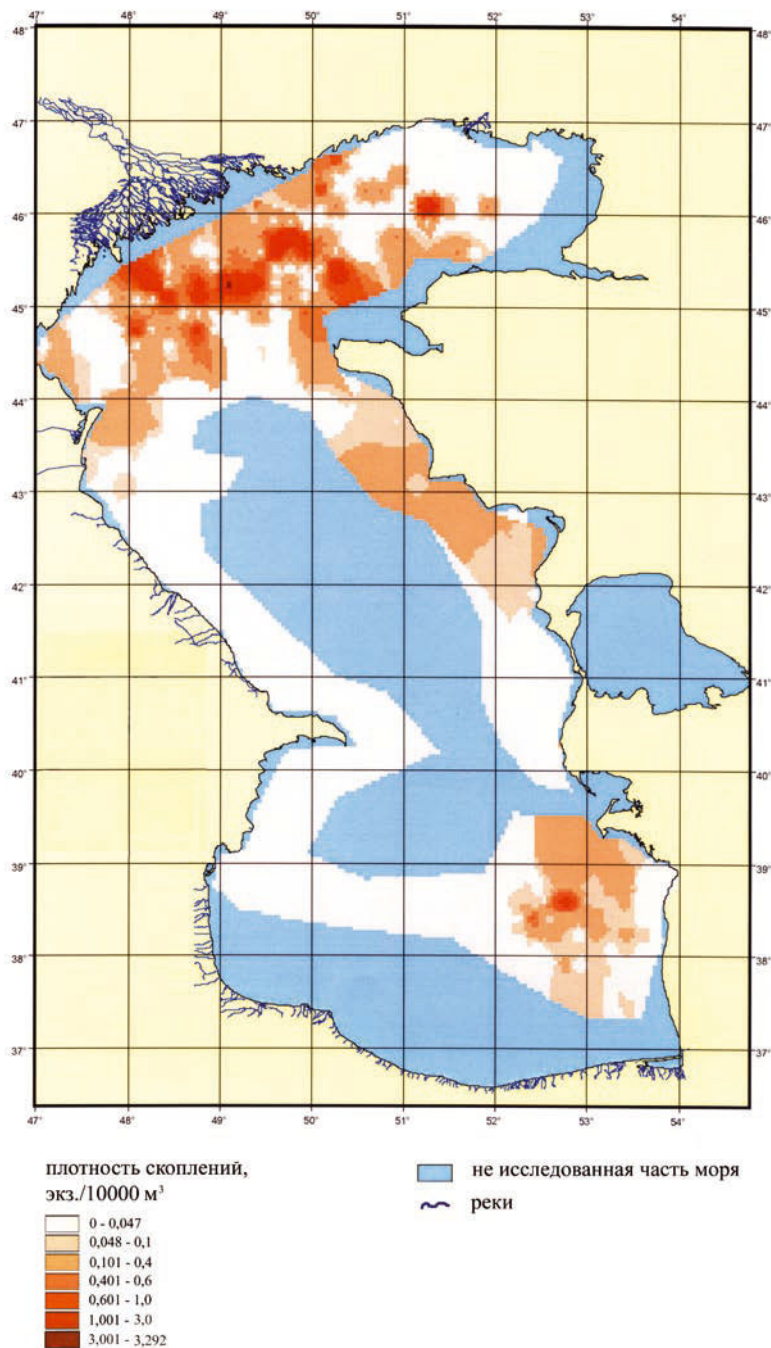


Рис. 44 а. Распределение русского осетра в Каспийском море по данным траловой съемки в 1994 г., лето.

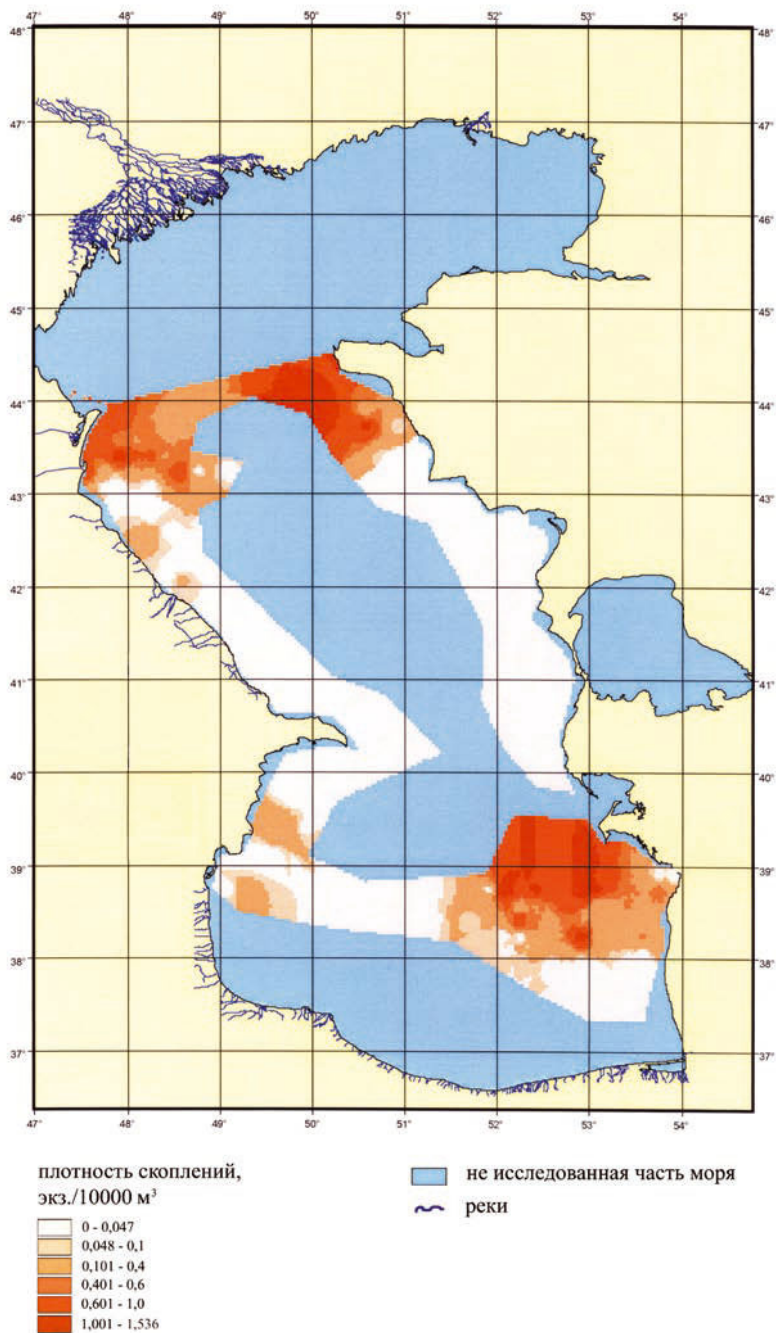


Рис. 44 б. Распределение русского осетра в Каспийском море по данным траловой съемки в 1994 г., зима.

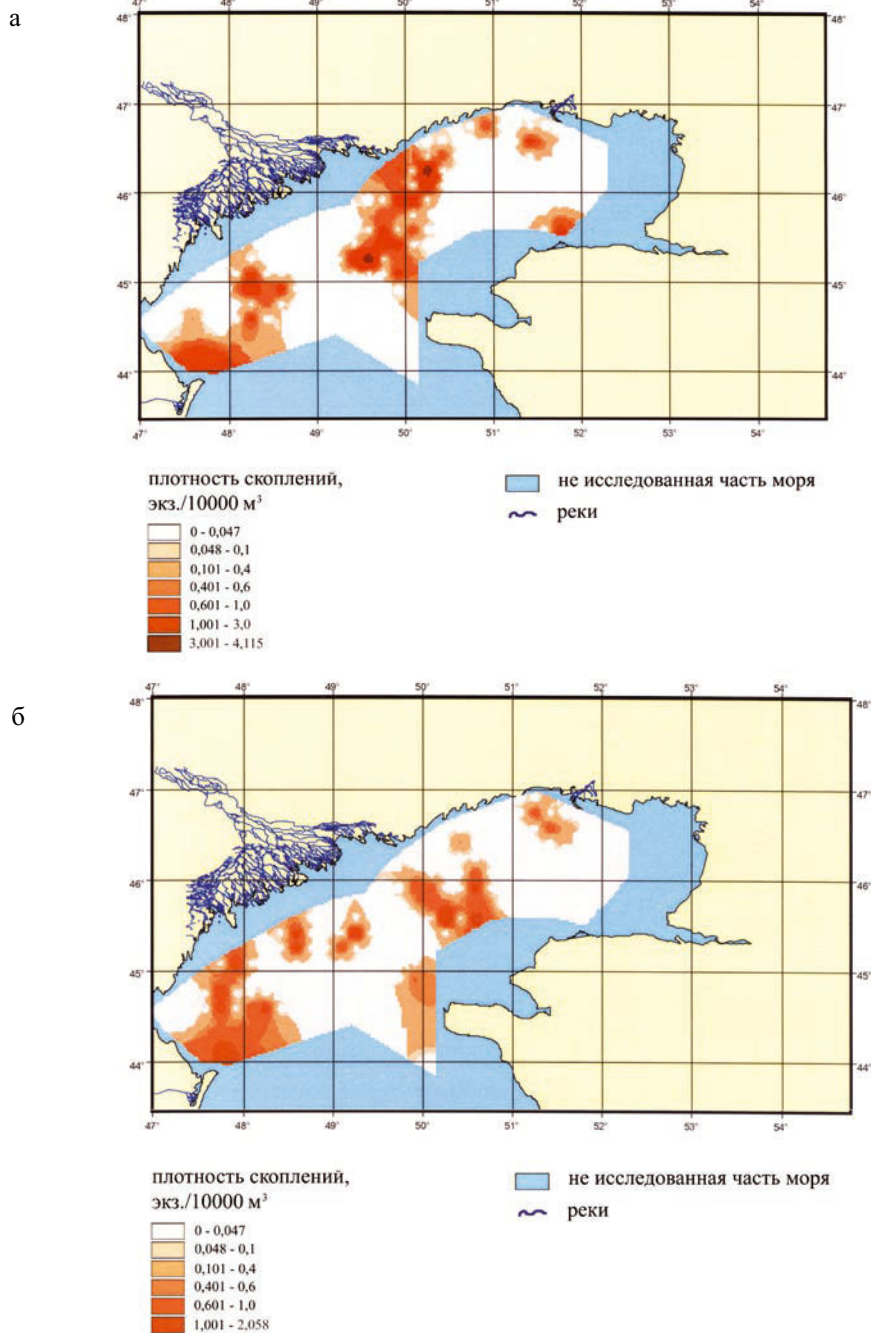


Рис. 45. Распределение севрюги в северной части Каспийского моря весной (а) и осенью (б) по данным траловых съемок 1994 г.

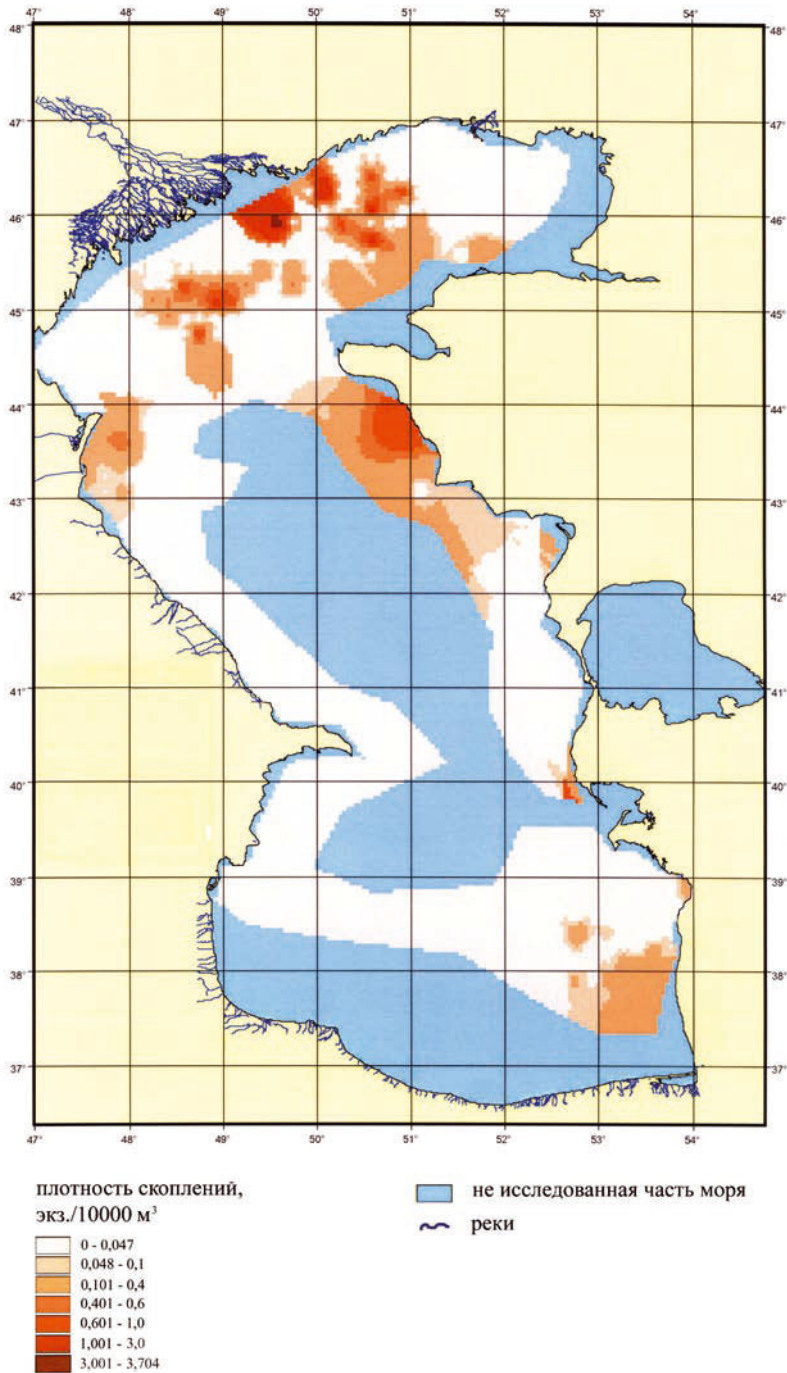


Рис. 46 а. Распределение севрюги в Каспийском море по данным траловой съемки в 1994 г., лето.

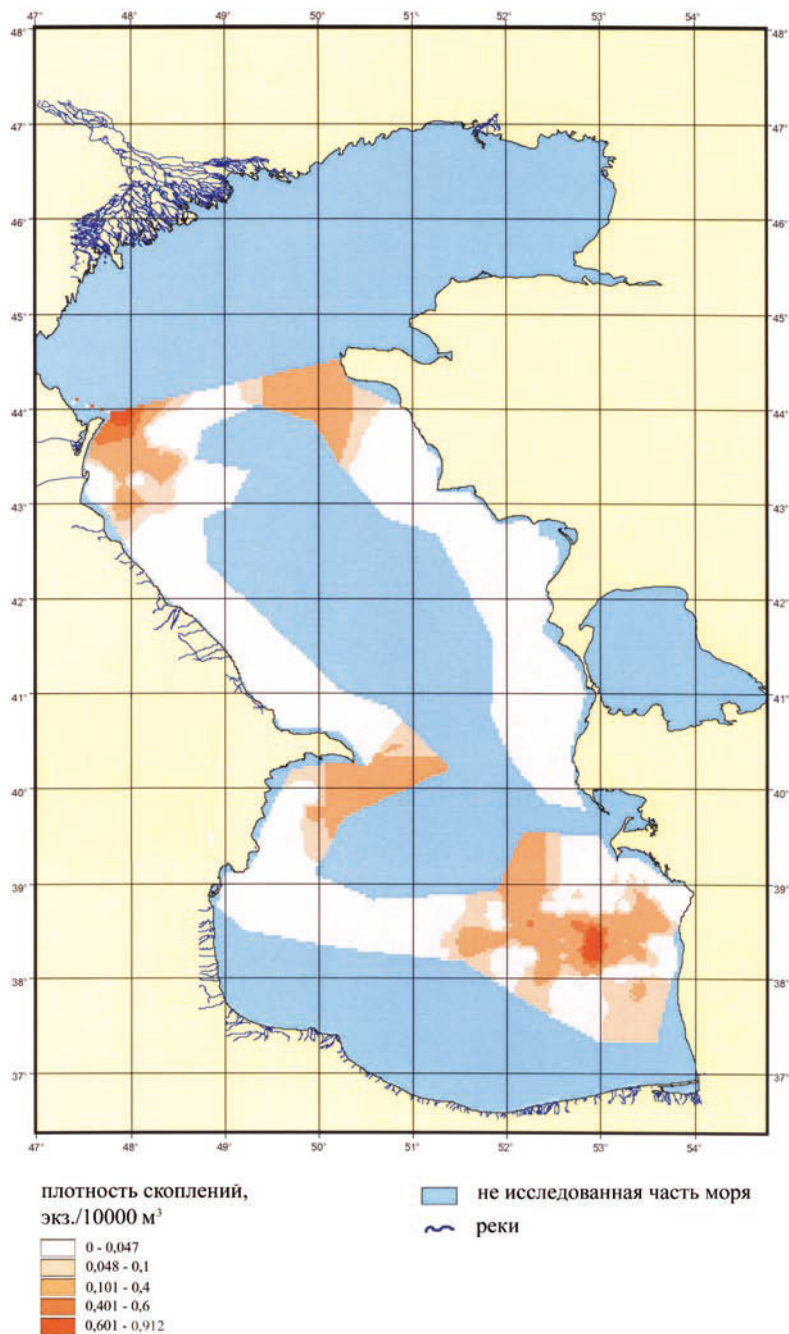


Рис. 46 б. Распределение севрюги в Каспийском море по данным траловой съемки в 1994 г., зима.

го побережья средней и южной частей Каспийского моря, как половозрелая, так и неполовозрелая белуга практически отсутствовала. Впервые было отмечено отсутствие белуги от полуострова Изербаш до г. Баку. В юго-восточной части Южного Каспия преобладали незрелые особи. Впоследствии белуга снова появилась в уловах у побережья Азербайджанской Республики только в 2003 г.

Осенью в северной части Каспийского моря наблюдалось резкое сокращение площади нагула у всех возрастных классов. В сентябре-ноябре, по мере охлаждения прибрежных вод, белуга перемещалась в более южные, глубоководные районы (рис. 41 б). Она была отмечена в уловах на свале глубин у Суюткинской косы. Вдоль восточного побережья она вылавливалась только у мыса Ракушечного и северной оконечности о. Огурчинского.

Зимой белуга мигрировала из северных районов Каспийского моря в средние и южные, где ее встречаемость возрастала. Особенно это хорошо заметно в северных районах средней части моря (рис. 42). Такие перемещения белуги в пределах материковой отмели обеспечивали постоянное обитание в водах с температурой, благоприятной для процессов питания и роста.

Зимой в средней части Каспийского моря максимальные концентрации белуги наблюдались на пространстве от о. Чечень до траверза Сулакского маяка, где их плотность достигала 3,33 экз./10000 м³. Устойчивые скопления белуги отмечались в районе г. Махачкалы и вдоль западного побережья от Дербента до Килязинской косы (0,13 до 0,16 экз./10000 м³). Южнее — до мыса Буйнак плотность скоплений не превышала 0,048–0,24 экз./10000 м³. От мыса Буйнак вдоль западного побережья средней части моря до г. Баку и г. Астары в южной части моря белуга отсутствовала. На востоке южной части моря зимой концентрация белуги была меньше, наиболее плотные скопления здесь наблюдались на свалах глубин банок Ульского (0,14 экз./10000 м³) и Грязный вулкан.

5.2.2. Русский осетр

Весной с началом прогрева воды русский осетр мигрирует в северную часть Каспийского моря и ряд других мелководных районов. Он нагуливается на всей акватории северной части моря, а также вдоль западного побережья средней части Каспийского моря до Апшеронского полуострова (Каспийское море, 1989) (рис. 43 а).

Русский осетр в южной части моря по наблюдениям М.И. Легезы (1970) встречается единично вблизи устьев рек. В северных районах моря скопления осетра также приурочены к зонам стока пресных вод. Вблизи дельты Волги в районе Главного банка, на свале глубин Кировского и Гандуринского банков. В 1978 г. на восточном подводном склоне о. Тюлений плотность скоплений осетра достигала 0,4–0,8 экз./10000 м³.

Летом в северной части моря концентрация русского осетра ниже, чем весной в связи с миграцией части половозрелых рыб в реки на нерест. Основные

места нагула осетра располагаются в центральных районах северной части Каспийского моря (рис. 44 а). Осенью сеголетки осетра мигрируют из северной части моря на юг до о. Тюленьего и банки Тбилиси.

Летом в средней части моря наибольшая плотность скоплений осетра (до 1,29 экз./10000 м³) наблюдалась в районе Сулакской бухты, а в южной части моря — в восточном районе (рис. 44 а).

Осенью распределение осетра в северной части моря сходно с весенним распределением. Основное его отличие состоит в повышенных плотностях скоплений в центральных районах этой части моря и пониженных плотностях в районах, прилегающих к северо-западной оконечности полуострова Мангышлак (рис. 43).

Зимой наиболее плотные скопления осетра наблюдались в северо-восточном и северо-западном районах средней части Каспийского моря, а в южной части моря — в ее восточных районах. В средней части моря большая часть рыб нагуливается вдоль западного побережья от о. Чечень до Куринской косы (рис. 44 б).

5.2.3. Севрюга

Зона нагула севрюги в Каспийском море простиралась от мелководий северной части моря до Иранского побережья (Пискунов, 1965; Легеза, 1973; Фадеева, Пироговский, 1981).

Весной (март-май), по нашим наблюдениям, начиналась интенсивная миграция севрюги на мелководья, расположенные в северной части Каспийского моря, причем наибольшие концентрации рыб отмечались у западного побережья этой части моря, а также в предустьевых районах восточной части дельты Волги (Белинский и Иголкинский банки) (рис. 45 а). В 1978 г. плотность севрюги в этом районе была менее 4,1 экз./10000 м³. На свалах глубин в западных районах северной части моря улов севрюги на усилии весной достигал 6,15–8,2 экз./10000 м³ (рис. 45 а).

Летом севрюга нагуливалась в более теплых водах, образуя наиболее плотные концентрации в западном районе средней части моря. Именно в этой части моря плотность скоплений севрюги достигала более 1,44 экз./10000 м³ (рис. 46 а). В конце 1970-х гг. концентрация севрюги у Дагестанского побережья (Каспийское море, 1989) была в 4 раза выше по сравнению с 1994 г. Во время траловой съемки в 1994 г. у Азербайджанского побережья были выловлены единичные экземпляры севрюги, что объясняется наличием большого количества браконьерских орудий лова. В районе о-ва Огурчинский в южной части моря у Туркменского побережья концентрация всех видов осетровых и, в частности, севрюги сохраняется высокой, но ее численность на шельфе сократилась в 3,4 раза по сравнению с летом 1991 г.

Осенью плотность скоплений севрюги в северной части моря сокращалась, и не превышала 0,04–0,2 экз./10000 м³. Севрюги единично встречались по все-

му району (рис. 45 б). В отличие от летнего распределения осенью большая часть особей концентрировалась в западном районе северной части моря.

Зимой 1994 г. севрюга встречалась от южной границы северной части моря до Куринской косы. Так же, как и летом, повышенная плотность была отмечена у Дагестанского и Туркменского побережий моря. Наибольшие скопления севрюги, как и осетра, наблюдались в средней части моря у юго-восточной оконечности о-ва Чечень. К югу плотность скоплений севрюги от г. Махачкала до г. Дербент снижалась. В южной части моря вдоль побережья Азербайджана до мыса Бялдован севрюга в уловах не встречалась. У побережья Туркмении зимние концентрации севрюги были более значительны, особенно в районе банки Грязный вулкан (рис. 46 б).

Таким образом, севрюга при нагуле использует всю исследованную площадь Каспийского моря, где она совершает регулярные сезонные перемещения. Зимой у севрюги, как и у русского осетра, основным местом обитания является средняя часть моря (Лебеза, 1970). Весной севрюга мигрирует на север, ее максимальная плотность наблюдается у западного побережья средней части моря на мелководьях, богатых кормовыми организмами (Лебеза, 1970), а позднее, в конце весны — на западном побережье северной части Каспийского моря. В начале весны половозрелые особи севрюги значительно раньше, чем молодь, мигрируют в северную часть моря, причем их концентрация здесь выше, чем неполовозрелых особей. Летом севрюга распределена более равномерно во всех обследованных районах моря, но ее плотность в северо-западном и юго-восточном районах моря несколько выше. Осенью севрюга раньше других видов осетровых начинает миграцию на юг, концентрируясь у западного побережья средней и у восточного побережья южной частей Каспийского моря (Лебеза, 1970).

5.3. Влияние факторов среды на распределение осетровых в Каспийском море

5.3.1. Белуга

Распределение белуги в Каспийском море связано с различными факторами среды (Книпович, 1921; Бабушкин, 1964; Пискунов, 1965, Лебеза, 1969, Захаров, 1975; Khodorevskaya, Krasikov, 1999).

Температура воды. Весной в северной части Каспийского моря белуга нагуливалась при температуре воды в море от 2 до 22 °С (рис. 47 а), причем половозрелые особи предпочитали низкую температуру воды — от 2 до 16 °С, а неполовозрелые — наиболее прогретые участки (от 7 до 22 °С). Весной корреляция плотности скоплений белуги и температуры воды наблюдалась только у половозрелых рыб (корреляционное отношение $\eta = 0,58$).

Летом при температуре воды 20–31 °С белуга мозаично распределялась в северной части моря. При 30 °С плотность скоплений половозрелых белуг была несколько выше. Летом связь плотности скоплений белуги и температуры воды

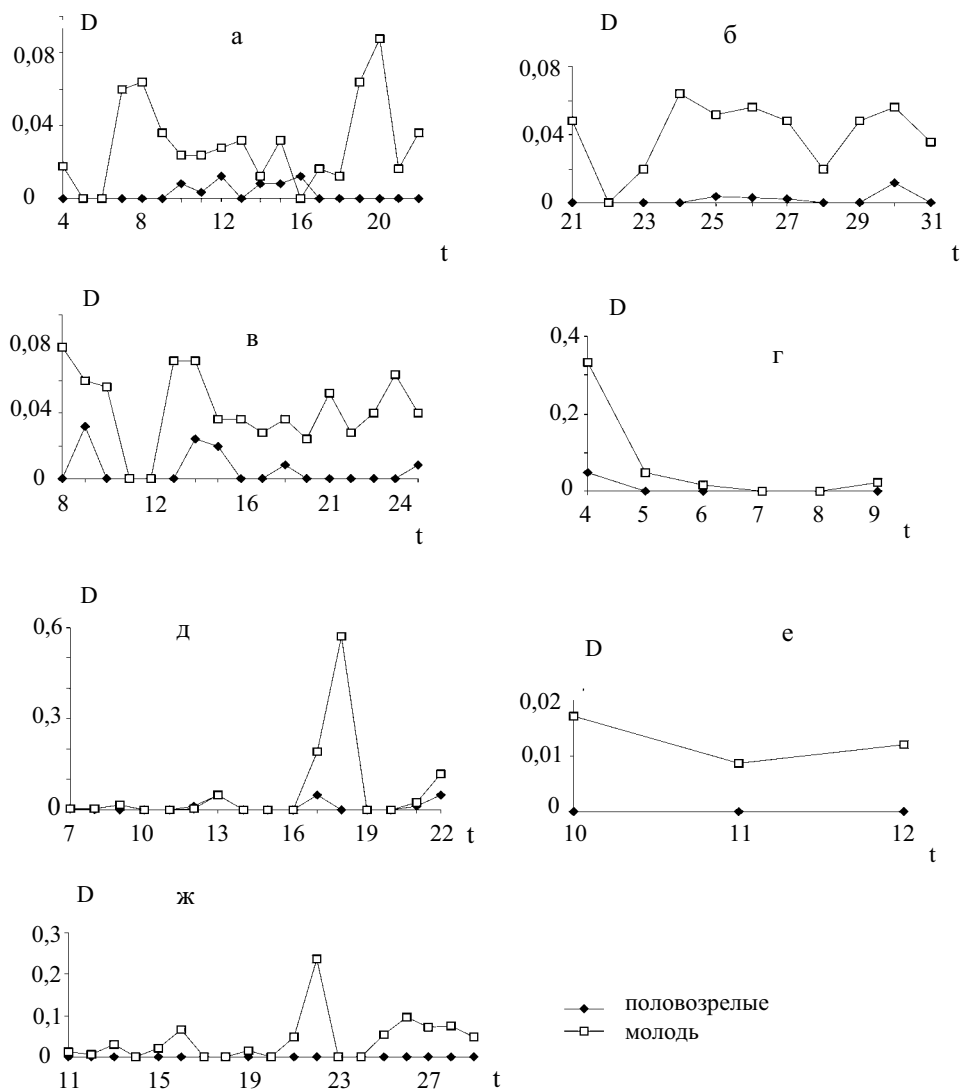


Рис. 47. Плотность скоплений (D в экз. на 10000 м³) белуги на участках с различной температурой воды (t в °C) в Каспийском море (1986–1996 гг., поймано 189 экз.): в северной части моря: а — весна, б — лето, в — осень; в средней части моря: г — зима, д — лето; в южной части моря: е — зима, ж — лето.

становилась более тесной, корреляционное отношение для половозрелых и неполовозрелых особей составляло 0,74 и 0,71 соответственно.

В средней части Каспийского моря летом наибольшая плотность скоплений белуги была на участках с температурой воды 17–19 °C, а в южной части — от 21 до 29 °C, при этом наибольшая плотность особей отмечалась при 18 и 22 °C (рис. 47 д, ж).

Осенью в северной части моря максимальное число особей отмечалось на участках с температурой воды 8–10 и 13–14 °С (рис. 47 в). Пороговая температура воды, при которой белуга осенью начинает мигрировать из северной части моря в среднюю неизвестна. Вероятно, белуга нагуливается в северной части моря до ледостава, возможно и подо льдом. Корреляция плотности осенних скоплений белуги и температуры воды в северной части моря наблюдалась только у половозрелых особей ($\eta = 0,52$).

Зимой в средней части моря белуга нагуливалась при температуре 4–5 °С и при 10–12 °С в южной части Каспийского моря (рис. 47 г, е).

Глубина. *Весной* плотность скоплений белуги в шельфовой зоне северной части Каспийского моря вдвое ниже, чем в остальные сезоны года. По нашим данным, половозрелые особи встречались в основном в мелководной зоне от 2 до 10 м, где, как правило, нагуливаются виды рыб, являющиеся объектами питания белуги (рис. 48 а). Молодь предпочитала нагуливаться в более глубоких участках моря.

Летом в северной части Каспийского моря белуга, в основном встречалась на участках глубиной от 3 до 11 м, при этом половозрелые особи, в отличие от молоди, нагуливались на более глубоких местах (рис. 48 б). В средней части моря белуга встречалась в зонах с глубиной от 10 до 40 м, но, в основном, от 10 до 20 м (рис. 48 д). В южной части моря (исключая воды Ирана) неполовозрелая белуга нагуливалась преимущественно на участках глубиной от 10 до 30 м, а отдельные особи — до 70 м (рис. 48 ж).

Осенью в северной части Каспийского моря половозрелая белуга нагуливалась преимущественно на мелководье — до 5 м изобаты (рис. 48 в), а молодь от 3 до 11 м, концентрируясь в основном на участках с меньшей глубиной.

Зимой в средней части моря белуга встречалась на участках глубиной от 10 до 50 м (рис. 48 д), чаще — не более 20 м. Половозрелые особи предпочитали менее глубокие места. В южной части моря белуга встречалась в зонах глубиной до 50 м, но в основном, глубиной 20–30 и 50 м (рис. 48, е).

Соленость воды в северной части Каспийского моря в период наблюдений изменялась от 0,1 до 15 ‰. Весной белуга нагуливалась на участках моря с соленостью от 0,1 до 14 ‰, летом и осенью — от 0,1 до 11 ‰. Весной и осенью концентрации белуги были выше в опресненных зонах моря с соленостью от 0,1 до 3,5 ‰ (рис. 49 а, в).

Прозрачность воды в северной части Каспийского моря на протяжении всего сезона наблюдений (апрель–сентябрь) в 1978, 1983, 1994 гг. варьировала от нескольких сантиметров до 6 м. В целом плотность распределения белуги в северной части моря скоррелирована с прозрачностью воды ($\eta = 0,76–0,98$). Однако разные возрастные группы белуги весной, летом и осенью предпочитали участки с несколько различающейся прозрачностью воды.

Весной молодь белуги встречалась в основном на участках с прозрачностью воды от нескольких сантиметров до 2, а половозрелые особи — в зонах с прозрачностью 1 и 5 м (рис. 49 а).

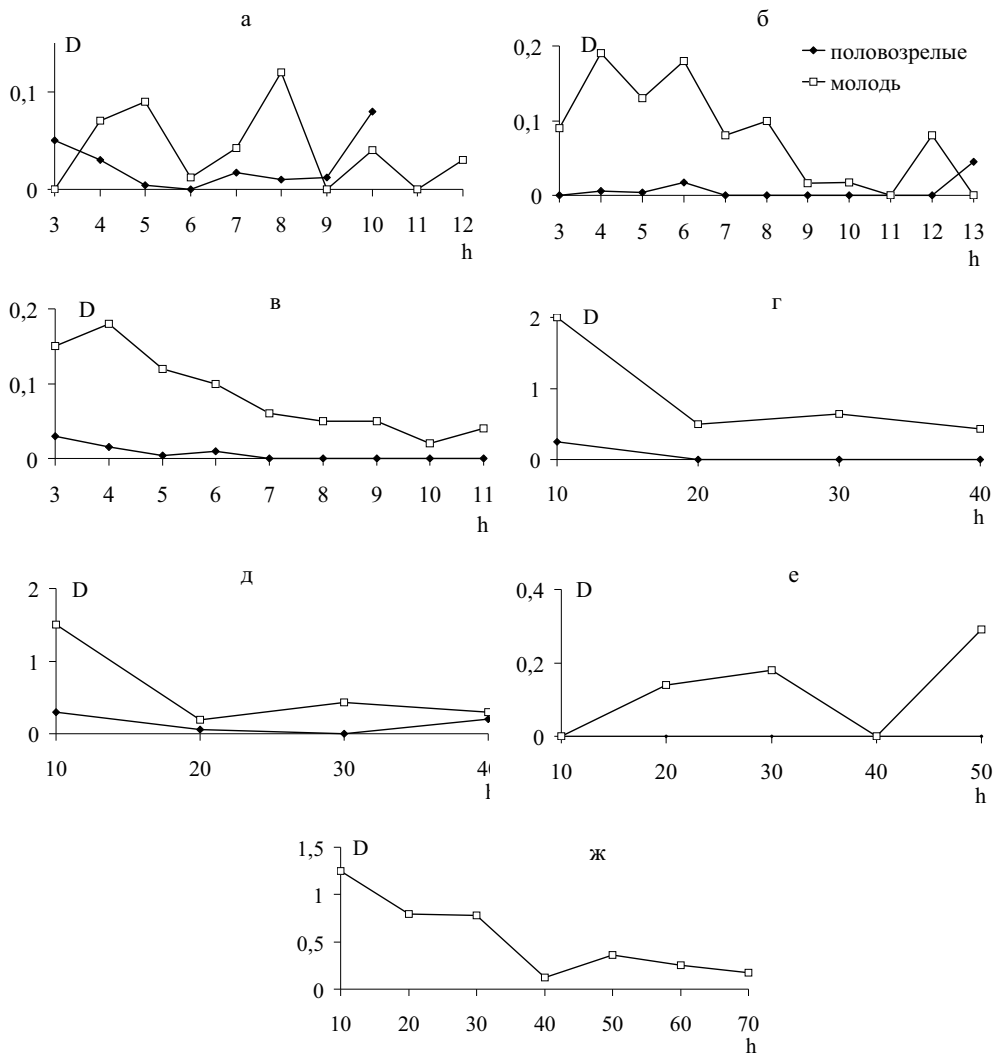


Рис. 48. Плотность скоплений (D в экз. на 10000 м³) белуги на участках с различной глубиной (h, м) в Каспийском море (1986–1996 гг., поймано 189 экз.): в северной части моря: а — весна, б — лето, в — осень; в средней части моря: г — зима, д — лето; в южной части моря: е — зима, ж — лето.

Летом белуга предпочитала участки моря с той же прозрачностью воды, что и весной (рис. 49 б).

Осенью половозрелые особи белуги перемещались с глубоководных участков моря с высокой прозрачностью воды на участки, где прозрачность моря не превышала 1 м. (рис. 49 в). Подобная тенденция наблюдалась и у молоди, но зоны ею используемые были шире и характеризовались прозрачностью воды от нескольких сантиметров до 4 м.

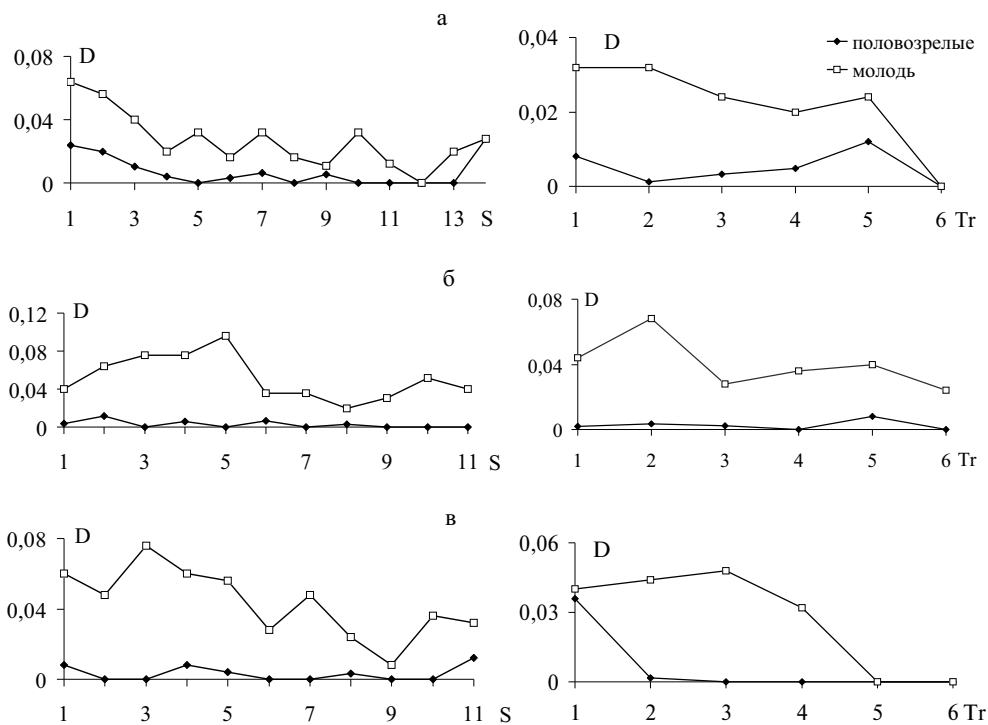


Рис. 49. Плотность скоплений (D в экз. на 10000 м³) белуги на участках с различной соленостью (S, ‰) и прозрачностью (Tr, м) в северной части Каспийского моря (1986–1996 гг., поймано 138 экз.): а — весна, б — лето, в — осень.

Подводя итоги настоящего раздела, следует отметить, что половозрелые особи белуги менее чувствительны к низкой температуре, чем неполовозрелые. Они нагуливаются в северной части Каспийского моря подо льдом, ранней весной и осенью значительно дольше задерживаются на местах нагула. С понижением температуры воды у белуги происходит сужение диапазона глубин, на которых она нагуливается. Неполовозрелые особи весной и осенью предпочитают более опресненные участки моря. Летом наибольшие их концентрации встречаются при солености от 3 до 7‰. Вместе с тем белуга, в силу эвригалинности, нагуливается в водах с соленостью от 1 до 15‰. Наибольшие концентрации белуги в северной части Каспийского моря возникают во время миграции основных кормовых организмов (сельдей, килек, бычков, воibly и др.) (Голованов, 1940). К восточному побережью средней части Каспийского моря белуга подходила за сельдями, а к дельте р. Эмбы, в период распада льда — вслед за косяками воibly и сельдей, покидая этот район после захода этих рыб в реку или после распадаения их стай. По-видимому, биологическое значение наблюдаемых перемещений белуги в Каспийском море заключается в поиске мест с высокой плотностью кормовых организмов. Анализ этих миграций в те-

чение последних десятилетий показывает, что их закономерности остаются без изменений.

5.3.2. Русский осетр

Температура воды. В период исследований (1978–1994 гг.) русский осетр встречался в уловах при температуре от 2,3 до 24,8 °С (рис. 50).

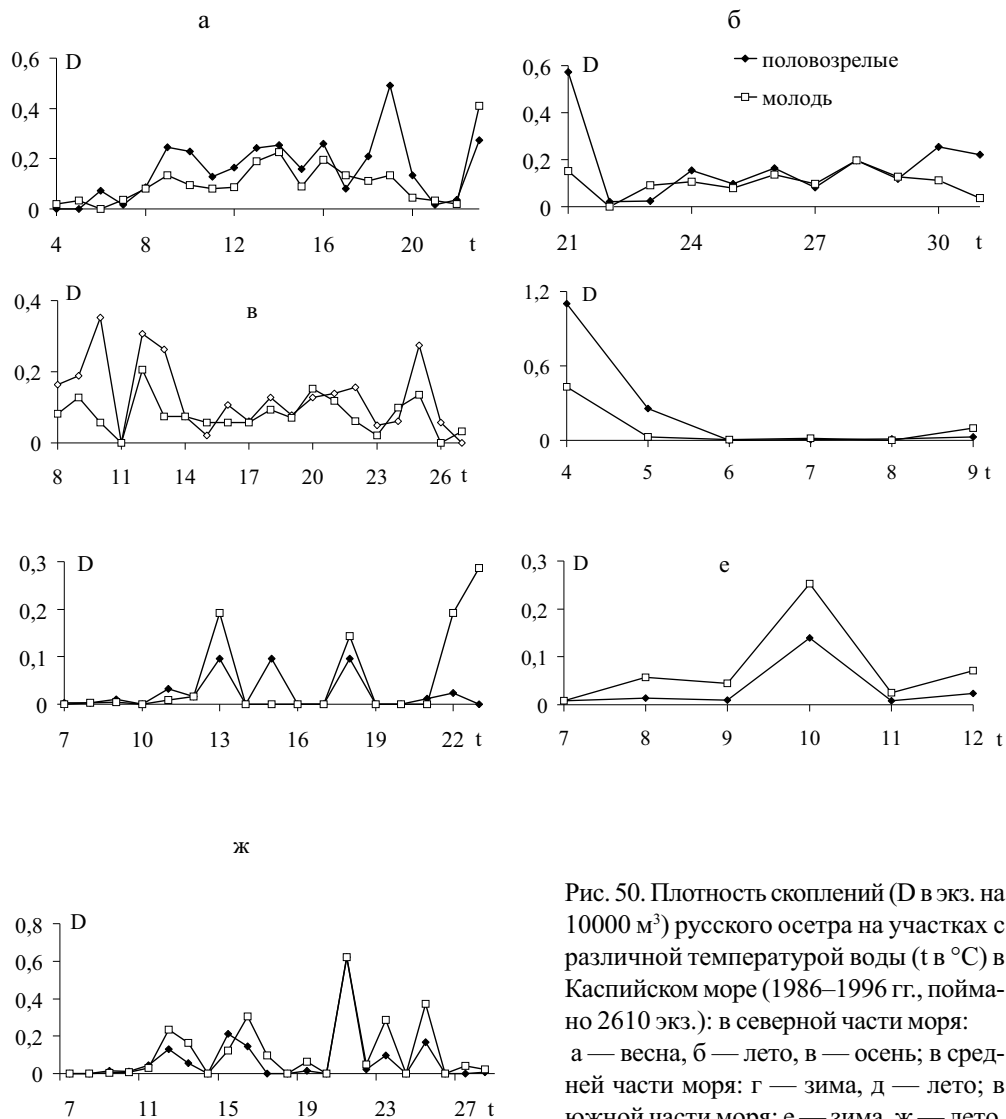


Рис. 50. Плотность скоплений (D в экз. на 10000 м³) русского осетра на участках с различной температурой воды (t в °С) в Каспийском море (1986–1996 гг., поймано 2610 экз.): в северной части моря: а — весна, б — лето, в — осень; в средней части моря: г — зима, д — лето; в южной части моря: е — зима, ж — лето.

Весной в северной части Каспийского моря русский осетр нагуливается, активно питаясь, уже при 2 °С. Находящиеся здесь в это время половозрелые особи, вероятно, принадлежат к яровой форме, нерестовая миграция которой в реку происходит при низких температурах воды. Весной наиболее плотные нагульные скопления осетра в северной части моря образуются при прогреве воды не менее 8–10 °С. Скопления половозрелых осетров повышенной плотности отмечены при температуре воды 21 °С, а неполовозрелых — 23 °С (рис. 50 а).

Весенний прогрев вод обуславливает начало весеннего перемещения осетра из средней части Каспийского моря в северную и из южной в среднюю, а также подход к берегам части особей, нагуливающих в средней и южной частях моря. При низкой температуре (менее 7 °С) подход осетра в северную часть моря может задерживаться.

Летом в северной части Каспийского моря половозрелые особи также образуют наиболее плотные скопления при температуре воды 21 °С, связь плотности скоплений неполовозрелых особей с температурой не обнаружена (рис. 50 б).

Осенью в северной части моря наиболее плотные скопления осетра наблюдались на участках с температурой воды 10–13 и 25 °С (рис. 50 в). Осенняя миграция осетра из северной части моря к югу начинается при первых признаках охлаждения вод. Зимой он в основном концентрируется в средней части моря (Легеза, 1970).

Зимой в средней части моря осетр концентрировался на участках с температурой воды 4 °С, причем, плотность половозрелых особей, при этой температуре была выше, чем неполовозрелых (рис. 50 г). В южной части моря осетры зимуют при температуре воды 8 до 12 °С, образуя наибольшие концентрации при температуре 10 °С (рис. 50 е).

Глубина. *Весной* в северной части моря особи русского осетра всех возрастных групп предпочитали мелководные участки глубиной от 3 до 6 м (рис. 51 а). Максимальная глубина, на которой нагуливались осетры составляла 12 м.

Летом в северной части моря русский осетр нагуливался на глубине 3–12 м (рис. 51 б). Наибольшая концентрация половозрелых особей была отмечена на участках глубиной 3 м (0,28 экз./10000 м³).

Осенью в северной части моря осетром активно использовалась для нагула вся обследованная акватория с глубинами от 3 до 15 м. Наибольшие концентрации осетра отмечены в зонах глубиной 4–6 м (рис. 51 в). В средней части моря летом половозрелые осетры встречались в зонах глубиной от 10 до 50 м, а неполовозрелые — до 40 м. Наибольшее количество половозрелых особей концентрировалось на мелководье, а молоди — на участках глубиной 20 м (рис. 51 д). В южной части моря русский осетр встречался на глубинах до 100 м, однако как половозрелые особи, так и молодь предпочитали мелководные участки от 10 до 40 м (рис. 51 е, ж).

Зимой в средней и южной частях Каспийского моря русский осетр придерживается более глубоководных участков, чем летом. Максимальные плотности его концентраций обнаружены на участках глубиной 20–30 м (рис. 51)

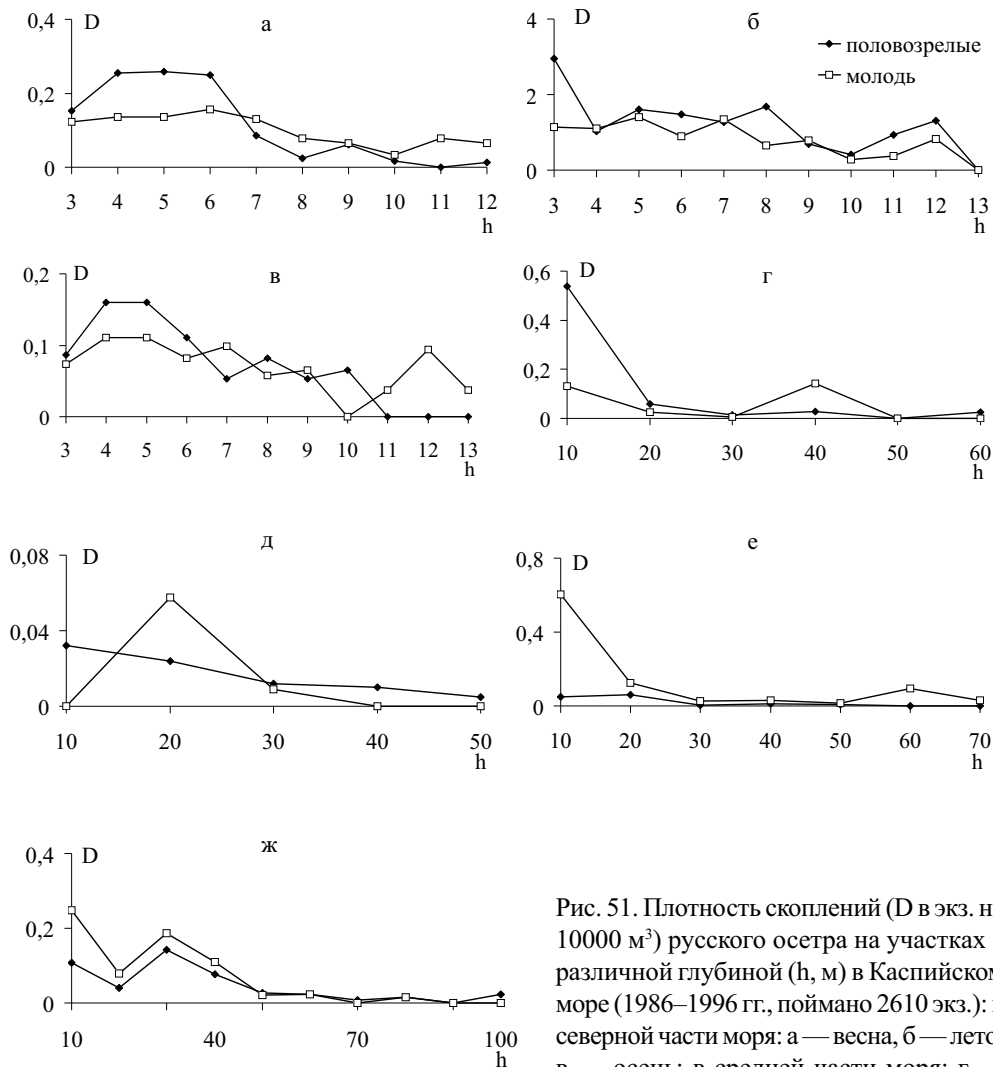


Рис. 51. Плотность скоплений (D в экз. на 10000 м³) русского осетра на участках с различной глубиной (h, м) в Каспийском море (1986–1996 гг., поймано 2610 экз.): в северной части моря: а — весна, б — лето, в — осень; в средней части моря: г — зима, д — лето; в южной части моря: е — зима, ж — лето.

Соленость. Русский осетр в Каспийском море обитает в водах соленостью от 0,1 до 15‰ (Катунин, 1992). Соленость воды в северной части моря от весны к осени не изменяется и варьирует в пределах 0,1–14‰ в зависимости от удаленности от устьев рек. По нашим данным распределение молоди русского осетра весной и летом не связано с соленостью в указанных пределах ее варьирования (рис. 52). Половозрелые особи осетра весной и осенью предпочитали опресненные зоны моря с соленостью от 0,1 до 4 ‰, а летом — от 3 до 7‰

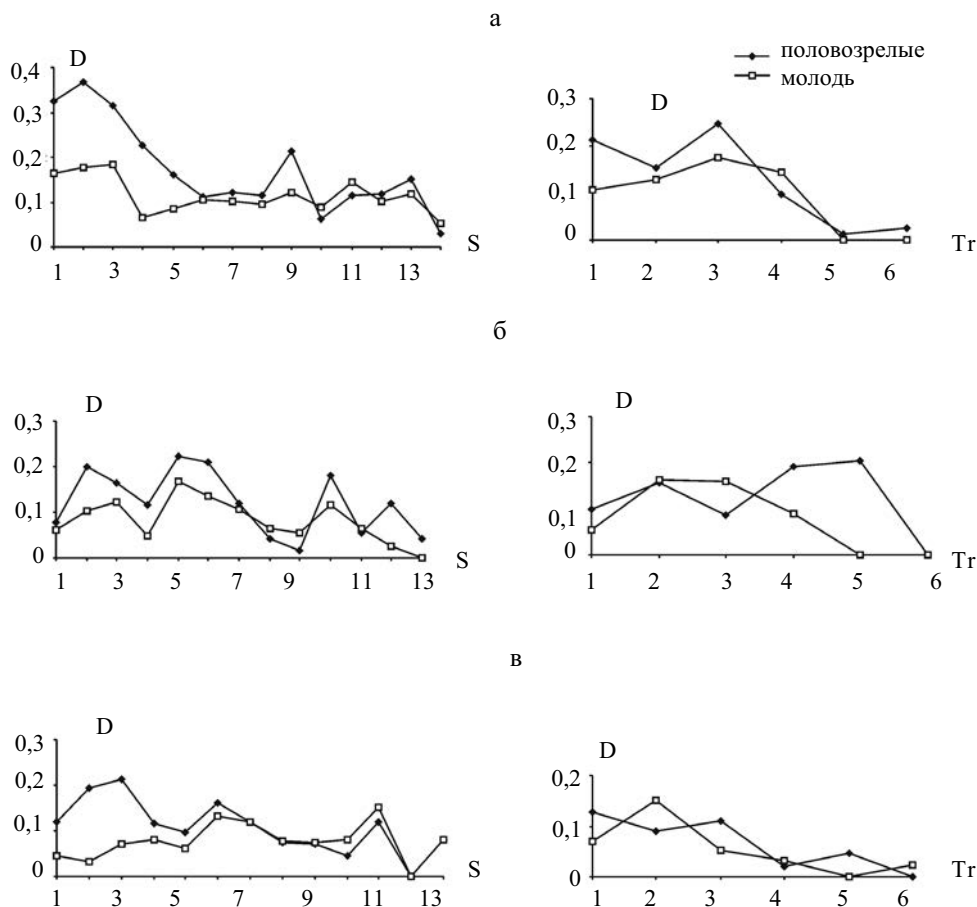


Рис. 52. Плотность скоплений (D в экз. на 10000 м³) русского осетра на участках с различной соленостью (S, ‰) и прозрачностью (Tr, м) в северной части Каспийского моря (1986–1996 гг., поймано 891 экз.): а — весна, б — лето, в — осень.

(рис. 52). Молодь осетра осенью концентрировалась в водах соленостью 6–11‰ (рис. 52).

Прозрачность. Прозрачность воды в период исследований (1978–1994 гг.) в северной части моря варьировала от 0 до 6 м.

Весной молодь осетра в основном нагуливалась в водах с прозрачностью 1–4 м, а половозрелые особи — 1–3 м (рис. 52).

Летом половозрелые особи предпочитали участки с большей прозрачностью воды — 4–5 м, а молодь — 2–3 м (рис. 52).

Осенью осетр встречался в водах с различной прозрачностью, но чаще с прозрачностью 1–3 м (рис. 52).

5.3.3. Севрюга

Температура воды. Весной 1978–1999 гг. в северной части Каспийского моря молодь севрюги нагуливалась при температуре воды от 4 до 22 °С (рис. 53 а), по мере прогрева воды ее плотность возрастала, достигая максимума при 19 °С. Половозрелые рыбы мигрировали в северную часть моря уже при 3 °С. Наибольшие их концентрации наблюдались в более широком диапазоне температур 8–20 °С (рис. 53 а).

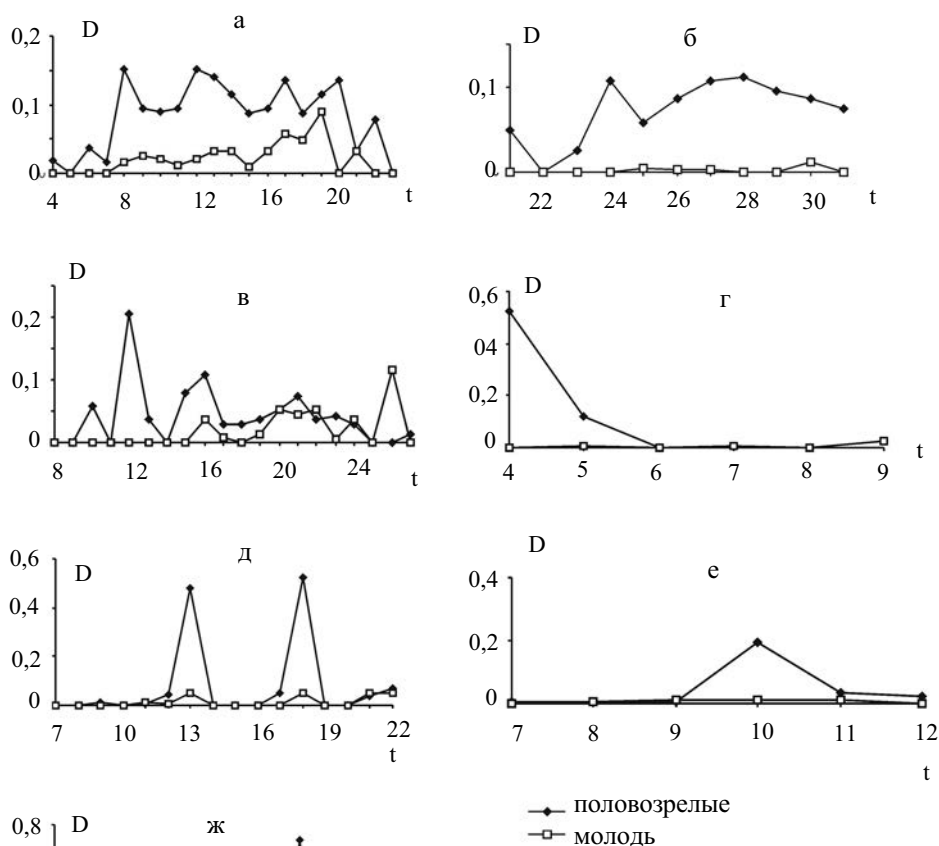


Рис. 53. Плотность скоплений (D в экз. на 10000 м³) севрюги на участках с различной температурой воды (t в °С) в Каспийском море (1986–1996 гг., поймано 1244 экз.): в северной части моря: а — весна, б — лето, в — осень; в средней части моря: г — зима, д — лето; в южной части моря: е — зима, ж — лето.

Летом в северной части моря севрюга нагуливалась в диапазоне температур воды от 21 до 31 °С, повышенные ее концентрации наблюдались в районах с температурой воды 24–31 °С (рис. 53 б). В средней части Каспийского моря (рис. 53 д) летом преобладали половозрелые особи, наибольшие концентрации севрюги наблюдались в глубоководных районах с температурой воды 13 и 18 °С. В южной части моря, где температуры воды значительно выше, севрюга предпочитала нагуливаться в районах с температурой 21–25 °С (рис. 53 ж).

Осенью в северной части моря наиболее плотные скопления половозрелой севрюги наблюдались на участках с температурой воды 12 и 16 °С, а неполовозрелых рыб — 20–22 и 26 °С (рис. 53 в). Осенняя миграция молоди севрюги с севера на юг начинается при охлаждении воды до 14 °С, а половозрелые особи задерживаются в северной части моря дольше, до снижения температуры до 10 °С.

Зимой температура воды в средней части моря варьировала от 4 до 10 °С. Наибольшие плотности скоплений половозрелых особей отмечены в районах с температурой 4–5 °С (рис. 53 г), а молоди — 9 °С. В южной части моря температура изменялась от 7 до 13 °С. Все возрастные группы севрюги предпочитали районы с температурой воды 9–11 °С (рис. 53 е).

Глубина. *Весной* 1978–1994 гг. в северной части моря половозрелая севрюга нагуливалась на глубинах 3–12 м, а молодь — 3–9 м (рис. 54 а).

Летом севрюга использует для нагула всю обследованную акваторию (Легеза, 1973, наши данные — рис. 54 б). В средней части моря при наличии продуктивных зон, расположенных от 10 до 110 м изобаты, севрюги концентрировалась на участках глубиной от 10 до 50 м. Причем половозрелые особи встречались только на глубинах от 10 до 30 м (рис. 54 д). В южной части моря эта закономерность сохранялась. Половозрелые особи нагуливались на участках глубиной 10–30 м, молодь — от 10 до 40 м (рис. 54 ж).

Осенью в северной части моря молодь севрюги перемещалась с мелководий на более глубоководные участки. Наибольшее количество молоди встречалось на глубине 10–11 м. Половозрелые особи осваивали участки глубиной 3–12 м (рис. 54 в).

Зимой в средней части моря повышенные плотности половозрелой севрюги отмечались на участках глубиной от 10 до 50 м, а ее молоди — от 20 до 80 м (рис. 54 г). В южной части моря севрюга встречалась в зонах глубиной не более 80 м. Половозрелые особи концентрировались на участках глубиной 20–30 м, а молодь — 80 м (рис. 54 е).

Соленость воды в северной части моря в годы наблюдений (1978–1994 гг.) варьировала от 0,1 до 15‰.

Весной половозрелые особи севрюги предпочитали опресненные участки моря с соленостью от 0,1 до 3‰. Они значительно раньше, чем молодь мигрировали ранней весной в северную часть моря, причем их концентрация в этом районе значительно выше, чем неполовозрелых особей (рис. 55 а).

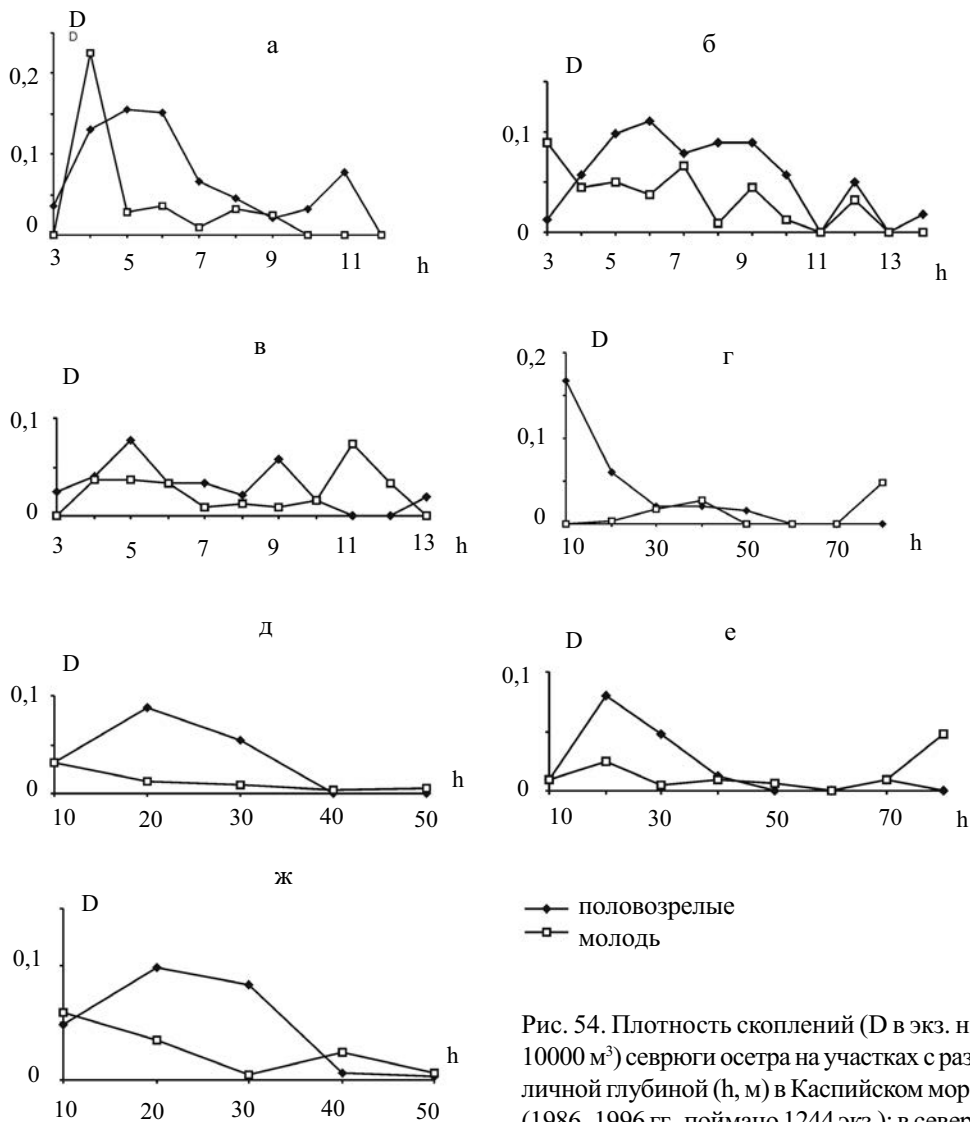


Рис. 54. Плотность скоплений (D в экз. на 10000 м^3) севрюги осетра на участках с различной глубиной (h , м) в Каспийском море (1986–1996 гг., поймано 1244 экз.): в северной части моря: а — весна, б — лето, в — осень; в средней части моря: г — зима, д — лето; е — зима, ж — лето.

Летом севрюга предпочитала воды соленостью от 2 до 7‰, максимальные плотности ее скоплений были в зоне соленостью 2 и 5‰ (рис. 55 б).

Осенью основное количество севрюги мигрирует в среднюю часть моря, а особи, оставшиеся в северной части, нагуливаются на участках с соленостью воды от 0,1 до 11‰ (рис. 55 в).

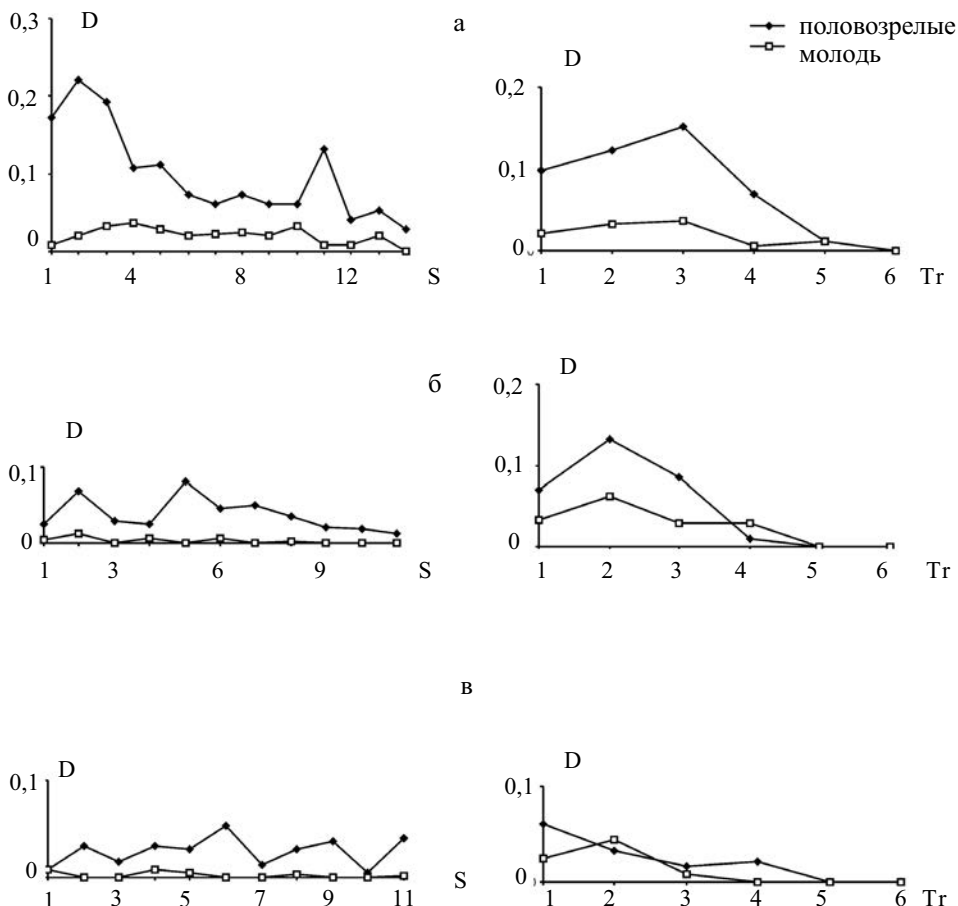


Рис. 55. Плотность скоплений (D в экз. на 10000 м³) севрюги на участках с различной соленостью (S, ‰) и прозрачностью (Tr, м) в северной части Каспийского моря (1986–1996 гг., поймано 837 экз.): а — весна, б — лето, в — осень.

Прозрачность воды в северной части Каспийского моря в период наблюдений (1978–1994 гг.) варьировала от нескольких сантиметров до 6 м. Весной и летом в этой части моря скопления севрюги были наиболее плотными в водах прозрачностью 2–3 м (рис. 55 а, б). Осенью основное количество севрюги вылавливалось в водах с прозрачностью 1–2 м, на участках с прозрачностью 5 м и более она не встречалась (рис. 55 в).

Приведенные данные свидетельствуют, что распределение осетровых на местах нагула в Каспийском море обнаруживает связь с температурой, глубиной, соленостью и прозрачностью воды, предпочитаемые значения которых не одинаковы у разных видов в разные сезоны года и отличаются у половозрелых и неполовозрелых особей.

5.4. Связь распределения осетровых в Каспийском море с их относительной численностью

5.4.1. Белуга

Характеристика сезонного распределения белуги в северной части Каспийского моря в последние годы становится все более затруднительной в связи со снижением ее численности (табл. 42, 43). В 2002–2004 гг. вылов белуги во время проведения траловых съемок не превышал 35 экз. белуги за год.

Наблюдавшиеся в последние десятилетия подъем уровня моря и увеличение водности, впадающих в него рек, привели к некоторому улучшению экологических условий. Однако образование независимых прикаспийских государств привело к фактическому возобновлению с 1991 г. морского промысла и резкому росту браконьерства, изымающего, в первую очередь, наиболее крупных особей и практически уничтожающего естественное воспроизводство (Красиков, Федин, 1996). Именно это, вероятно, является основной причиной снижения численности белуги. В средней и южной частях моря ситуация с запасами белуги также не улучшается. По данным траловых съемок 1991 и 1994 гг. снижение ее численности

Таблица 42. Улов белуги (все возрастные классы) на промысловое усилие (экз./10000 м³) в северной части Каспийского моря (всего поймано 798 экз.).

Годы	Весна	Лето	Осень	Среднее
1981–1985	0,061	0,102	0,070	0,078
1986–1990	0,037	0,086	0,066	0,061
1991–1995	0,029	0,045	0,037	0,037
1996–2002	0,027	0,078	0,041	0,051

Таблица 43. Улов белуги на промысловое усилие (экз./10000 м³) в разных частях Каспийского моря (всего поймано 720 экз.)

Исследованная часть моря	Сезон наблюдений	1991–1996 гг.			1997–2002 гг.		
		половозрелые	неполовозрелые	всего	половозрелые	неполовозрелые	всего
Северная	весна	0,0037	0,028	0,0317	0,0049	0,0026	0,0075
	лето	0,0025	0,049	0,0515	0,0041	0,054	0,0581
	осень	0,0025	0,04	0,0425	0,0041	0,025	0,0291
Средняя	зима	0,00096	0,023	0,023	–	–	–
	лето	0,05	0,026	0,031	0,0014	0,0031	0,0045
Южная	зима	–	0,0053	0,0053	–	–	–
	лето	–	0,028	0,028	0,0011	0,01	0,0111

Пробел — исследования не проводились.

Таблица 44. Соотношение количества половозрелых и неполовозрелых особей белуги в северной части Каспийского моря (%)

Год	Половозрелые	Неполовозрелые	Число рыб
1977	32,2	67,8	109
1980	4,9	95,1	106
1983	25,0	75,0	118
1991	72,7	27,3	77
1994	5,9	94,1	45
1998	0	100,0	40
1999	8,7	91,3	30
2000	5,5	94,5	30
2001	14,8	85,2	59
2002	20,6	79,4	60

наблюдалось во все сезоны года. Максимум численности белуги наблюдался в конце 1980-х гг. (21,3 млн. экз.), в 1994 г. она составляла 8,9 млн. экз. (Ходоревская и др., 1987, 2000, 2001; Пальгуй, 1992). На фоне общей многолетней тенденции снижения численность белуги увеличилась к 2002 г. до 11,6 млн. экз.

Средний улов белуги на промысловое усилие во всех частях Каспийского моря в летний сезон на протяжении последнего десятилетия снизился.

Регулярных наблюдений за изменением численности осетровых в юго-западной части Каспийского моря не проводилось. Наиболее детально эта часть водоема была обследована при проведении Всекаспийских съемок в 1962 г. (Пискунов, 1965) и 1976–1978 гг. (Каспийское море, 1989). Согласно результатам этих съемок, численность белуги здесь была крайне низка.

Таким образом, в настоящее время произошло значительное сокращение численности белуги в море. Одновременно, до 1998 г., вследствие указанных выше причин доля половозрелых (промысловых размеров) особей снижалась, а процент неполовозрелых рыб (особей непромысловой длины) соответственно увеличивался (табл. 44) вследствие нарастающего изъятия половозрелых особей морским промыслом и браконьерами в условиях сокращения общей численности.

Значительная часть особей белуги нагуливалась в прибрежной зоне моря, где интенсивность незаконного промысла наиболее высокая. Начиная с 1999 г., количество половозрелых особей возрастало (табл. 43) за счет вступления в промысел урожайных поколений 1980-х гг., а также в результате снижения интенсивности изъятия белуги незаконным промыслом.

5.4.2. Русский осетр

По нашим данным наиболее плотные концентрации осетра в 1978 г. отмечались в прибрежных районах моря от северной оконечности Уч-косы до травер-

Таблица 45. Относительная численность (экз./10000м³) русского осетра в северной части Каспийского моря (всего поймано 10405 экз. осетра)

Годы	Сезон наблюдений			
	Весна	Лето	Осень	Среднее
1981–1985	0,62	0,52	0,34	0,50
1986–1990	0,30	0,37	0,22	0,30
1991–1995	0,28	0,52	0,19	0,23
1996–2002**	0,26	0,21	–	0,28

Пробел — нет данных, ** — по Власенко и др., 2003.

за г. Махачкала, где плотность скоплений осетра достигала 2,7 экз./10000 м³, а также на свале глубин Дербентской впадины — 1,5–2,0 экз./10000 м³.

В 1992 г. плотность зимних скоплений осетра в средней и южной частях Каспийского моря снизилась. Однако максимальные значения плотности были еще относительно высоки (1,5 экз./10000 м³) у юго-восточной оконечности о. Чечень и 2,88 экз./10000 м³ в 20 милях на юго-восток от банки Грязный вулкан.

В 1994 г. в северной части моря в целом картина сезонного распределения осетра не отличалась от наблюдавшейся в 1976–1978 гг. (Каспийское море, 1989). До 1995 г. численность вида на местах нагула сокращалась, о чем свидетельствует снижение улова на усилии (табл. 45).

Результаты мониторинга относительной численности осетра в северной части моря демонстрировали сокращение его запасов в результате возросших масштабов нелегального вылова с 1991 (Ходоревская, 1997, 1999), как в реках, так и в море. В средней и южной частях Каспийского моря также происходило сокращение численности осетра. Тенденция снижения численности наблюдалась во все сезоны года, что подтверждается летними траловыми съемками 1991 и 1994 гг. Во всех частях моря показатель относительной численности осетра летом 1994 года снизился вдвое в сравнении с аналогичным показателем 1991 г.

Указанные причины привели к снижению доли половозрелых особей в популяции и, соответственно, к увеличению доли молодежи. Особенно это проявлялось летом в средней и южной частях моря, где наблюдается многолетнее преобладание молодежи из-за весенне-летней миграции крупных и половозрелых особей осетра в северную часть Каспийского моря. Доля молодых рыб в среднем и южном районах моря увеличилась с 56,6% в 1978 г. до 70,9% летом 1994 г. В северной части моря также произошло увеличение доли молодежи, но в меньшей степени, чем в средней и южной. Поэтому в целом доля молодежи осетра в Каспийском море увеличилась летом с 54,4% в 1991 г. до 59,5% в 1994 г. Это омоложение популяции происходило не за счет увеличения пополнения популяции осетра молодыми генерациями, а в результате нарастающего чрезмерного изъятия половозрелой (промысловой) части их популяции нелегальным промыслом в условиях сокращения общей численности.

Таблица 46. Относительная численность осетра в 1991–1995 гг.
(экз./10000 м³)

Исследованная часть Каспийского моря	Сезон наблюдений	1991–1995 гг.			1996–2002 гг.		
		половозрелые	молодь	всего	половозрелые	молодь	всего
Северная	весна	0,173	0,111	0,284	0,193	0,069	0,262
	лето	0,127	0,098	0,225	0,209	0,094	0,303
	осень	0,107	0,086	0,193	–	–	–
Средняя	зима	0,063	0,052	0,115	–	–	–
	лето	0,012	0,016	0,028	0,0096	0,053	0,0626
Южная	зима	0,03	0,069	0,099	–	–	–
	лето	0,064	0,1	0,164	0,0062	0,136	0,142

Пробел — нет данных.

Начиная с 2001 г., уловы русского осетра на промысловое усилие возрастали и в 2002 г. достигли 0,64 экз./10000м³, а его численность увеличилась в 2002 г. до 33,43 млн. экз. (Власенко и др., 2003). Летом 2002 г. отмечалось увеличение плотности скоплений осетра у дагестанского и азербайджанского побережий до 0,0048 и 0,096 экз./10000 м³ соответственно (Власенко и др. 2003). Одновременно увеличивалась и доля половозрелых рыб, особенно в северной части моря (табл. 46).

Таким образом, в настоящее время произошла некоторая стабилизация численности русского осетра и, следовательно, общего запаса осетра в море.

Строительство гидростанций на Волге, развитие промышленности, создание водохранилищ и безвозвратное водопотребление на нужды промышленности и сельского хозяйства нанесли колоссальный ущерб естественному воспроизводству каспийских осетровых. В связи с этим в начале 50-х гг. было принято решение о строительстве рыбоводных заводов и с 1955 г. формирование запасов осетровых стало происходить за счет пополнения не только от естественного нереста, но и деятельности рыбозаводных заводов (Ходоревская и др. 1997, 1999, 2000, 2001).

Как отмечалось выше, наблюдавшееся нами распространение осетра в Каспийском море в 1978–1999 гг., мало отличалось от описанного ранее (Книпович, 1921; Пискунов, 1965; Легеза, 1973). Наиболее существенное различие в распределении осетра заключается в уменьшении плотности его нагульных скоплений в связи с общим снижением численности. Если в 1976–1978 гг. численность составляла 59,1 млн. экз., то к 1994 г. она сократилась в 2,8 раза до 21,2 млн. экз. Основной причиной снижения запасов является фактически возобновленный с 1991 г. морской промысел осетровых и значительно возросшие масштабы браконьерства (Красиков, Федин, 1996). Максимальное количество рыб исследуемой группы нагуливалась в шельфовой зоне Каспийского моря, где

интенсивность незаконного промысла наиболее высокая, при этом факторы среды также оказывают влияние на процесс формирования популяций осетровых.

5.4.3. Севрюга

В течение последних десятилетий численность севрюги в Каспийском море сокращалась. Об этом свидетельствует трехкратное уменьшение среднего улова на промысловое усилие во время траловых съемок в 1978-1999 гг. в северной части Каспийского моря (табл. 47). Летом 2002 г. уловы севрюги в этой части моря составили 0,127 экз. на 10000 м³ (Власенко и др. 2003), что было ниже, чем в 1975 г.

В средней части Каспийского моря летом вылов на промысловое усилие снизился в среднем в 2,7 раза (табл. 48) и в 6 раз у побережья Дагестана (Власенко и др., 2003). В южной части моря сокращение улова на промысловое усилие было еще более заметно (табл. 48).

В целом численность нагуливающейся в море севрюги снизилась с 35,3 млн. экз. в 1991 г. до 13,6 млн. экз. в 1994 г. В последние годы (2004) численность севрюги в море резко уменьшилась до 7,3 млн. экз. (Власенко и др., 2003).

Таблица 47. Относительная численность в северной части Каспийского моря (экз. на 10000 м³, всего поймано 2515 экз.)

Годы	Сезон наблюдений			
	Весна	Лето	Осень	Среднее
1981-1985	0,369	0,385	0,201	0,320
1986-1990	0,176	0,303	0,131	0,205
1991-1995	0,115	0,111	0,061	0,098
1996-2002*	0,086	0,344	0,053	0,168

* по Власенко и др., 2003.

Таблица 48. Улов севрюги на промысловое усилие в различных районах Каспийского моря (экз./10000 м³)

Исследованная часть Каспийского моря	Сезон наблюдений	1991–1995 гг.			1996–2002 гг.		
		половозрелые	молодь	всего	половозрелые	молодь	всего
Северная	весна	0,103	0,023	0,126	0,389	0,021	0,410
	лето	0,078	0,037	0,115	0,218	0,128	0,346
	осень	0,045	0,025	0,07	0,041	0,012	0,053
Средняя	зима	0,0364	0,012	0,0484	-	-	-
	лето	0,025	0,007	0,032	0,012	0,0077	0,0197
Южная	зима	0,043	0,015	0,058	-	-	-
	лето	0,053	0,022	0,075	0,06	0,032	0,092

Причина сокращения численности севрюги та же, что и в случае русского осетра — фактическое возобновление с 1991 г. морского промысла и резкий рост масштабов браконьерства, изымающего в первую очередь наиболее крупных и зрелых рыб и сводящих естественное воспроизводство осетровых практически к нулю.

5.5. Вертикальное распределение осетровых в северной части Каспийского моря

Вертикальные перемещения многих морских рыб и их распределение в толще воды имеют большое биологическое значение. Они, выполняет регулирующую роль в комплексе пищевых и оборонительных взаимоотношений и связаны с изменениями факторов среды (Кожов, 1954; Мантейфель, 1959, 1961; Зуссер, 1977; Мантейфель и др., 1980; Левин и др., 1981).

До настоящего времени имелись лишь фрагментарные данные (Борзенко, 1942) о динамике вертикального распределения осетровых в толще воды на местах нагула в Каспийском море, полученные при сетном и траловом промысле.

Нами исследовалось вертикальное распределение осетровых в северной части моря. При этом анализировались видовые особенности и распределение в зависимости от глубины и времени суток.

Анализ вертикального распределения осетровых рыб в Каспийском море во время нагула показал, что оно изменяется в зависимости от видовых особенностей, сезона года, времени суток, глубины и атмосферного давления.

5.5.1. Сезонная динамика вертикального распределения осетровых

Весной белуга и русский осетр предпочитали участки моря глубиной 3–6 м, где прогрев воды и развитие кормовой базы происходят быстрее. На этих глубинах концентрируется до 60,0% от общего количества особей белуги, 45,0% — русского осетра и 40,0% севрюги. Белуга преимущественно придерживалась поверхностных, а русский осетр и севрюга — поверхностных и средних горизонтов (рис. 56).

Летом осетровые мигрируют в районы моря с глубиной 6–9 м. Миграция с прогреваемых мелководий наиболее отчетливо наблюдается у осетра и севрюги. На мелководье нагуливается 16,0% белуги и по 10,0% осетра и севрюги. Летом в поверхностных слоях моря нагуливается наименьшее количество осетровых (рис. 56).

Осенью белуга преимущественно осваивает участки моря глубиной 3 м, придерживаясь поверхностных слоев воды. Русский осетр нагуливается в зонах с глубиной 6–9 м (90,0% особей), избегая поверхностных слоев моря, а севрюга — с глубиной до 9 м, равномерно распределяясь по всей толще воды (рис. 56).

Таким образом, в северной части Каспийского моря наблюдается сезонное перераспределение осетровых по горизонтам воды. Белуга весной и осенью

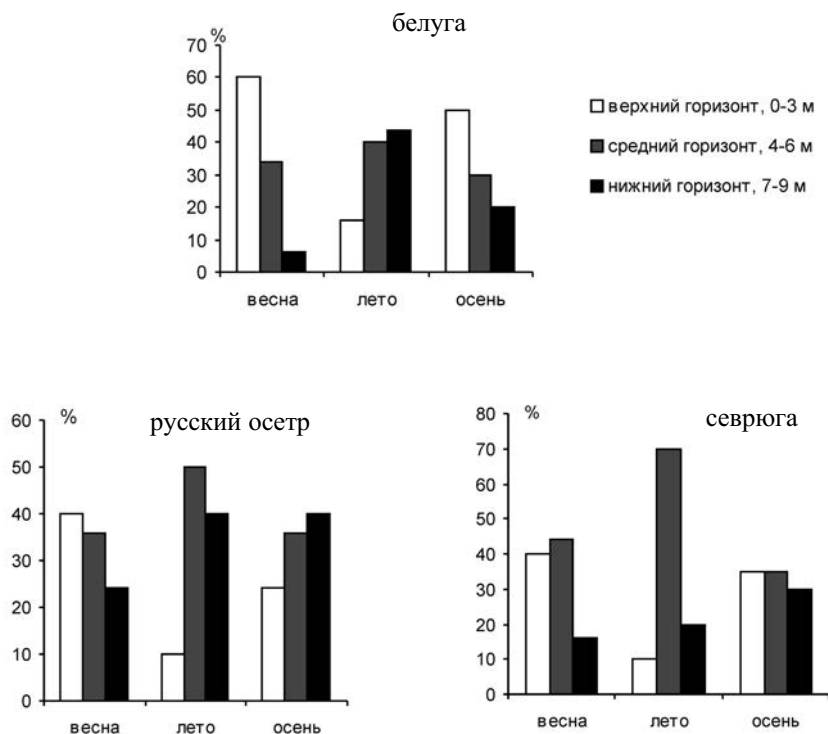


Рис. 56. Вертикальное распределение осетровых в северной части Каспийского моря в разные сезоны года в % от общего количества выловленных рыб каждого вида (1986–1996 гг., всего поймано белуга 236 экз., осетра 335 экз., севрюги 431 экз.).

концентрируется в основном в поверхностных слоях воды, избегая их летом. Русский осетр весной также чаще встречается в поверхностном и среднем горизонтах, однако, летом и осенью концентрируется в среднем и придонном горизонтах. Вертикальное распределение севрюги более равномерно, весной и осенью оно сходно и характеризуется несколько повышенной концентрацией рыб в поверхностном и среднем горизонтах. Летом основное количество севрюги концентрируется в среднем горизонте воды.

5.5.2. Суточная динамика вертикального распределения осетровых

Белуга. Вертикальное распределение белуги в течение суток претерпевает изменения. Эти изменения не одинаковы на участках моря с разной глубиной. На мелководье (глубина 3 м) независимо от времени суток белуга чаще встречается в верхних и средних слоях воды (рис. 57). На участках глубиной 6 м в этих слоях воды она встречается чаще в вечерние и ночные часы, в остальное

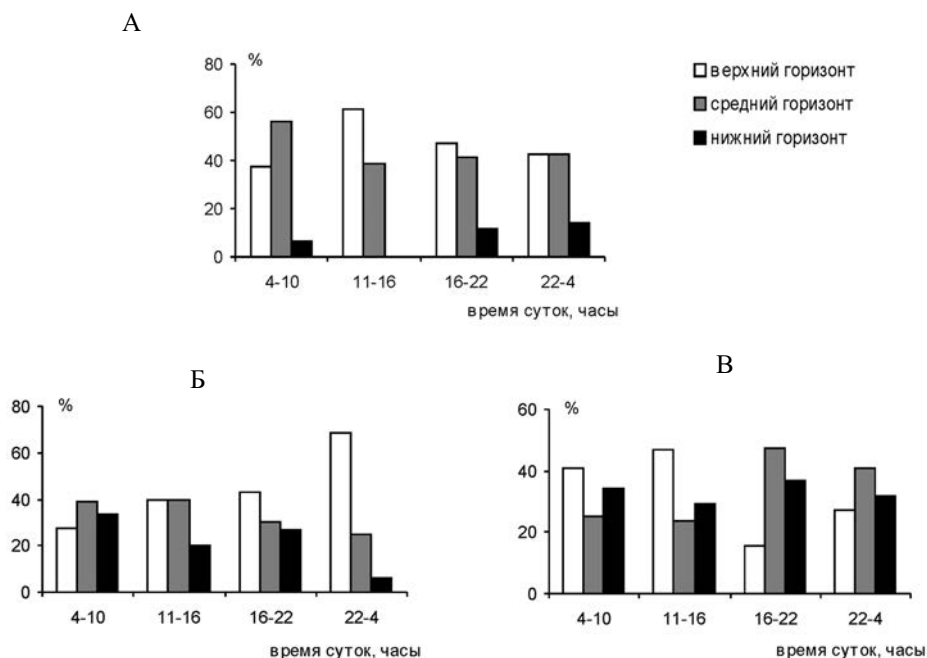


Рис. 57. Суточная динамика вертикального распределения белуги (в % от числа рыб, пойманных в указанный интервал времени) на участках Каспийского моря с глубиной: А — 3 м; Б — 6 м; В — 9 м (1978–1980 гг., всего поймано 236 экз. белуги). Высота каждого горизонта составляет 1/3 от глубины соответствующего участка моря.

время суток она распределена по глубине относительно равномерно. На местах нагула глубиной 9 м в утренние и дневные часы белуга придерживается в основном верхнего и нижнего горизонтов воды, а в вечерние и ночные часы — верхнего и среднего горизонтов (рис. 57).

Русский осетр. Вертикальное распределение осетра также изменяется в течение суток. На мелководье (3 м) он круглосуточно встречался преимущественно в верхнем и среднем горизонтах воды, а на участках моря глубиной 6 м в утренние и дневные часы — в основном в поверхностном и придонном горизонтах воды. На более глубоководных участках (9 м) он круглосуточно концентрировался в среднем и придонном горизонтах (рис. 58).

Севрюга. В утренние и вечерние часы севрюга на мелководье (3 м) встречалась преимущественно в среднем и нижнем, а в дневные и ночные часы — в верхнем и среднем горизонтах (рис. 59). На участках моря глубиной 6 м эта закономерность сохранялась, но в ночные часы вертикальное распределение севрюги было более равномерным (рис. 59). На более глубоководных участках (9 м) севрюга круглосуточно находилась преимущественно в среднем, а в ночные часы также и в нижнем горизонте (рис. 59).

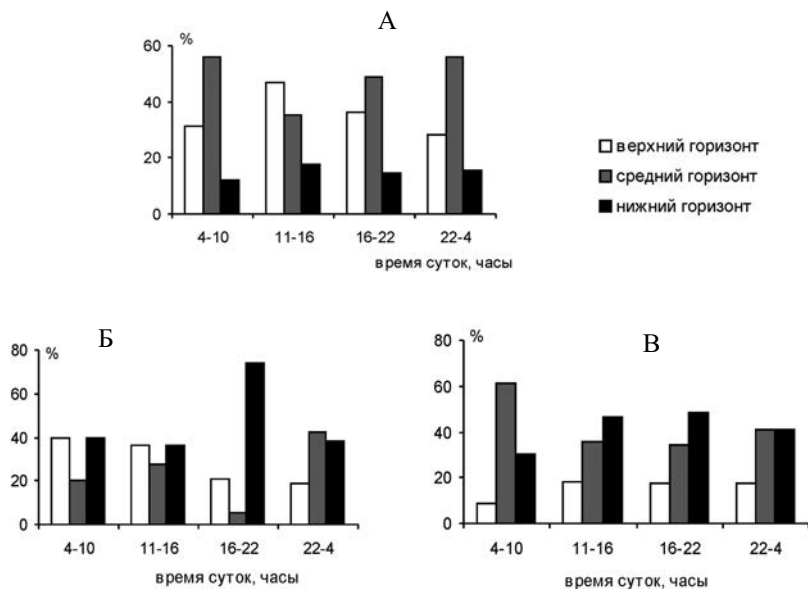


Рис. 58. Суточная динамика вертикального распределения русского осетра (в % от числа рыб, пойманных в указанный интервал времени) на участках Каспийского моря с глубиной: А — 3 м; Б — 6 м; В — 9 м (1978–1980 гг., всего поймано 335 экз. осетра). Высота каждого горизонта составляет 1/3 от глубины соответствующего участка моря.

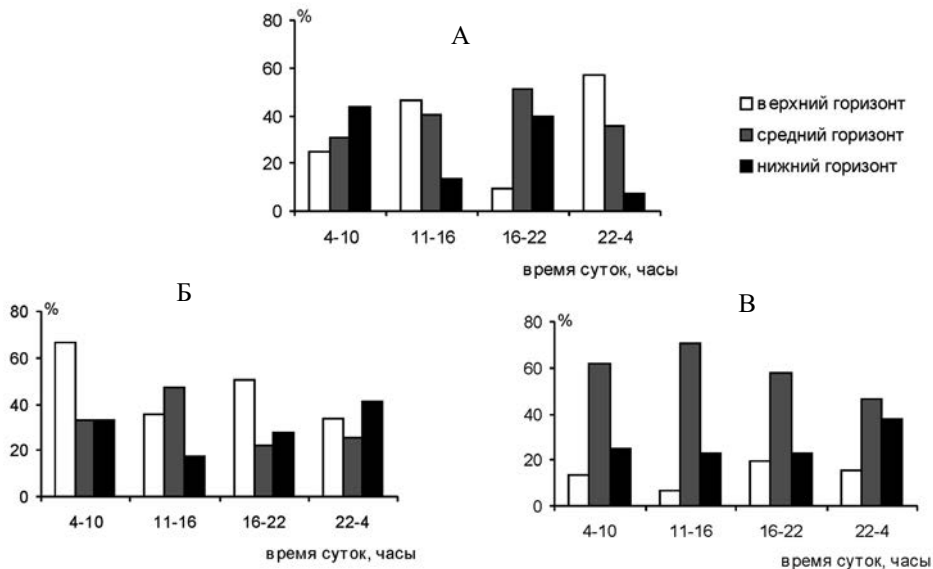


Рис. 59. Суточная динамика вертикального распределения севрюги (в % от числа рыб, пойманных в указанный интервал времени) на участках Каспийского моря с глубиной: А — 3 м; Б — 6 м; В — 9 м (1978–1980 гг., всего поймано 431 экз. севрюги). Высота каждого горизонта составляет 1/3 от глубины соответствующего участка моря.

5.5.3. Связь вертикального распределения осетровых с атмосферным давлением

При понижении атмосферного давления перед штормом осетровые мигрировали из районов с небольшими глубинами (до 5–6 м), на более глубоководные участки, двигаясь при этом в придонных слоях воды. Так, в 1979 г. дважды отмечали, что при падении показаний барометра с 765 до 755 мм. рт. ст. за 28–40 часов до появления сильного северо-западного ветра (14–18 м/сек.) 85,0% осетровых вылавливались в придонных слоях. В поверхностных слоях было выловлено лишь 25,0% белуги и 4,5% осетра. Все особи двигались в юго-восточном направлении в сторону увеличения глубин.

Анализ плотности распределения осетровых в течение года может служить методической основой установления основных путей и сроков их сезонных перемещений в Каспийском море. Однако имеющиеся в настоящее время сведения о сезонном распределении осетровых не полны.

Проведенный анализ позволяет заключить, что распределение осетровых в Каспийском море имеет ряд видоспецифических черт, претерпевает сезонные и суточные изменения и связано с рядом абиотических факторов, таких как температура, соленость и прозрачность воды, а также с глубиной нагульных участков. Распределение половозрелых особей и молоди также имеет ряд отличий.

Весенние перемещения осетровых к местам летнего нагула, направленные на север, начинаются в марте-апреле и заканчиваются к маю-июню. Начало осенних передвижений к местам зимовки, направленных на юг, наблюдается в августе-сентябре. К ноябрю-декабрю осетровые уже достигают мест зимовки в средней и южной частях моря.

Наибольшее значение в жизни исследованных видов осетровых имеют северная и средняя части Каспийского моря. В северной части, особенно в ее юго-западном участке, в весенне-летнее время сосредоточивается наибольшее количество осетровых. Роль средней части моря, как места обитания осетровых рыб, также значительна. Хотя основное количество рыб летом покидает восточное побережье в этой части моря, но в осенне-зимний период они сосредотачиваются именно здесь. Весной и летом, двигаясь на север, осетровые перемещаются в средней части моря, в районе западного побережья.

Значение обследованных участков южной части Каспийского моря для нагула осетровых существенно меньше, однако здесь пролегают их миграционные пути.

Несмотря на то, что основным типом сезонных перемещений осетровых являются горизонтальные, эти рыбы совершают также и вертикальные миграции, сопряженные с перемещением в прибрежную, мелководную, зону моря в

весенне-летнее время и уходом на глубины в зимний период. Это подтверждается анализом распределения осетровых по глубинам в каждом из исследованных районов Каспийского моря отдельно.

Вертикальное распределение осетровых изменяется в течение суток. Суточные вертикальные перемещения наиболее четко выражены у русского осетра, что объясняется его бентофагией и выраженным вечерним пиком пищевой активности (Полянинова, 1974, 1979). У севрюги суточный ритм питания проявляется слабее, но все же она интенсивнее питается ночью. Кроме того, севрюга чаще, чем осетр питается рыбой и реже донными организмами. Белуга — хищник, она уже на первом году начинает питаться рыбой (Полянинова и др., 1993, 1999) и может довольно быстро перемещаться в толще воды, поднимаясь к поверхности или опускаясь ко дну в поисках находящихся в пелагиали кильки, воблы или донных бычков. Поскольку исследованные виды осетровых являются бентофагами и хищниками, они не совершают таких четких и массовых суточных миграций к поверхности, как планктофаги (Мантейфель, 1959; Зуссер, 1971).

Установлено, что, чем больше глубина мест нагула осетровых, тем реже они поднимаются в поверхностные горизонты. Это явление можно объяснить большой разницей температуры воды у дна и у поверхности на больших глубинах. Так, по нашим данным эта разница на 9-м изобате летом достигала 5–6 °С, а на 3-м изобате — лишь 1–1,5 °С. По мнению А.С. Константинова (1968), значительные градиенты температуры, солености и плотности воды способны ограничивать вертикальные перемещения животных.

Предпочтение некоторыми рыбами тех или иных диапазонов глубины и температуры связано с сезонными колебаниями температуры и глубины залегания термоклина. Вероятно, у осетровых эти факторы также имеют значение при изменении вертикального распределения наряду с другими.

Подъем осетровых в поверхностные слои в весной может быть объяснен поиском наиболее благоприятных термических условий после зимовки. Весной у рыб возрастают скорость метаболизма и пищевая активность. Летом температура верхних слоев воды достигает 28–29 °С, в то время как у дна — лишь 20–22 °С, а иногда и ниже. Вероятно, такая высокая температура поверхностных слоев воды превышает оптимальные для исследованных видов значения и приводит к избеганию рыбами верхнего горизонта воды.

5.6. Многолетние изменения распределения осетровых в Каспийском море и их связь с абиотическими и биотическими факторами

5.6.1. Распределение осетровых в 1970–е гг.

Сокращение годового объема пресного стока в период 1973–1977 гг. вызвало снижение уровня моря до отметки –29,04 м по Балтийской Системе (БС) в

1977 г. Это привело к ухудшению условий обитания рыб в северной части Каспийского моря вследствие зарастания мелководья жесткой и мягкой растительностью, сокращения площадей нагула на 10 тыс. км², повышения минерализации вод.

В связи с особенностями геоморфологического строения Каспийского моря падение его уровня наиболее остро ощущалось в северной части, где плотность скоплений рыб в 1976–1979 гг. была в 2 раза ниже, чем в 1971–1975 гг. (Каспийское море, 1989). К 1978 г. здесь резко сократилось количество молоди русского осетра, севрюги и белуги (до 0,053–0,064 и 0,008–0,016 экз./10000 м³). Сеголетки осетровых, скатывающиеся из рек Волги и Урала перестали задерживаться на нагул в этой части моря (Пироговский, 1981) и основное их число мигрировало на западный шельф средней части моря. В северной части моря также сократилась численность половозрелых осетровых.

В Гурьевской бороздине и в зоне влияния пресного стока р. Урал, несмотря на высокую биомассу бентоса (Осадчих, 1980), в 1977–1978 гг. осетровые встречались единичными экземплярами. В это время основная их масса (80–90,0%) концентрировалась в западных и центральных районах северной части моря (рис. 60, 61, 62). Наиболее плотные скопления русского осетра отмечались весной на свалах глубин Белинского, Кировского банков и банок Жемчужных (рис. 61), севрюги — на Бахтемирском осередке (рис. 62).

В средней части Каспийского моря наибольшее количество осетровых в 1976–1979 гг. нагуливалось на как на западном, так и на восточном шельфах. Максимальные концентрации русского осетра (3,85–11,6 экз./10000 м³) и севрюги (3,3–12,11 экз./10000 м³) наблюдались на участках моря от г. Махачкала до условной границы с северной частью моря, и у восточного побережья Казахстана, а белуги от г. Дербента до мыса Киялинская Коса (1–1,73 экз./10000 м³). У восточного побережья средней части моря наблюдались скопления русского осетра и севрюги значительной плотности у побережья Казахстана (рис. 61, 62).

В южной части Каспийского моря наибольшее значение для нагула осетровых имел Туркменский шельф. Скопления рыб здесь в течение года не претерпевали значительных изменений в силу благоприятных условий обитания. Участок моря вдоль западного побережья южной части моря, осетровые почти не осваивали из-за сильной загрязненности дна. Хотя осетровые осваивают глубины до 120–130 м (Пискунов, 1965), большая их часть отлавливалась зимой на глубине не более 50 м. Половозрелые особи и молодь осетровых в этих местах зимой встречаются одновременно, причем массовые их скопления, как правило, наблюдались в зонах температурой воды 9–12 °С.

Анализ материалов по распределению молоди осетровых в различных частях моря, свидетельствует о ее перераспределении из северных районов моря в его среднюю и южную части.

Снижению относительной численности молоди осетровых в 1978–1980 г. способствовало также уменьшение пополнения популяций вследствие незначитель-

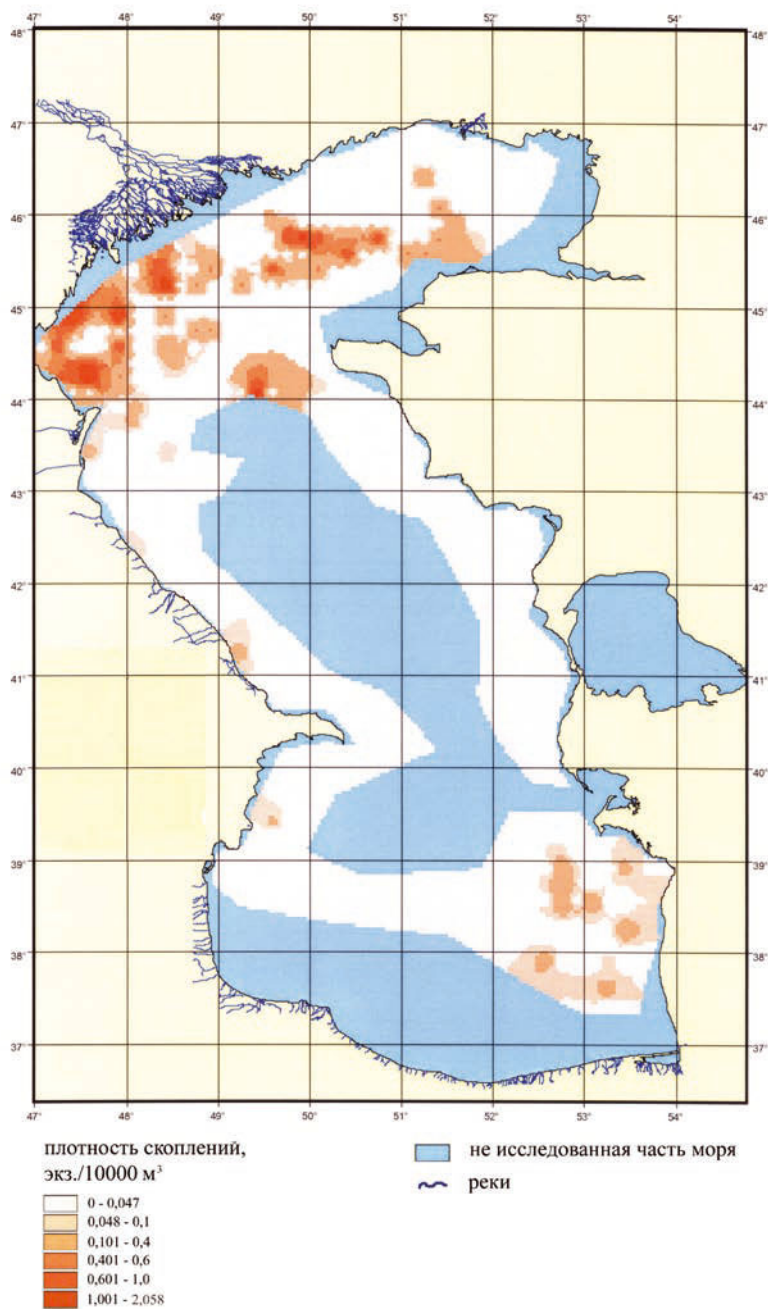


Рис. 60. Распределение белуги в Каспийском море в 1970-е гг. (лето). Здесь и далее синим цветом обозначена не исследованная часть моря, где по техническим причинам траление было невозможно (см. раздел 5.1 настоящей главы).

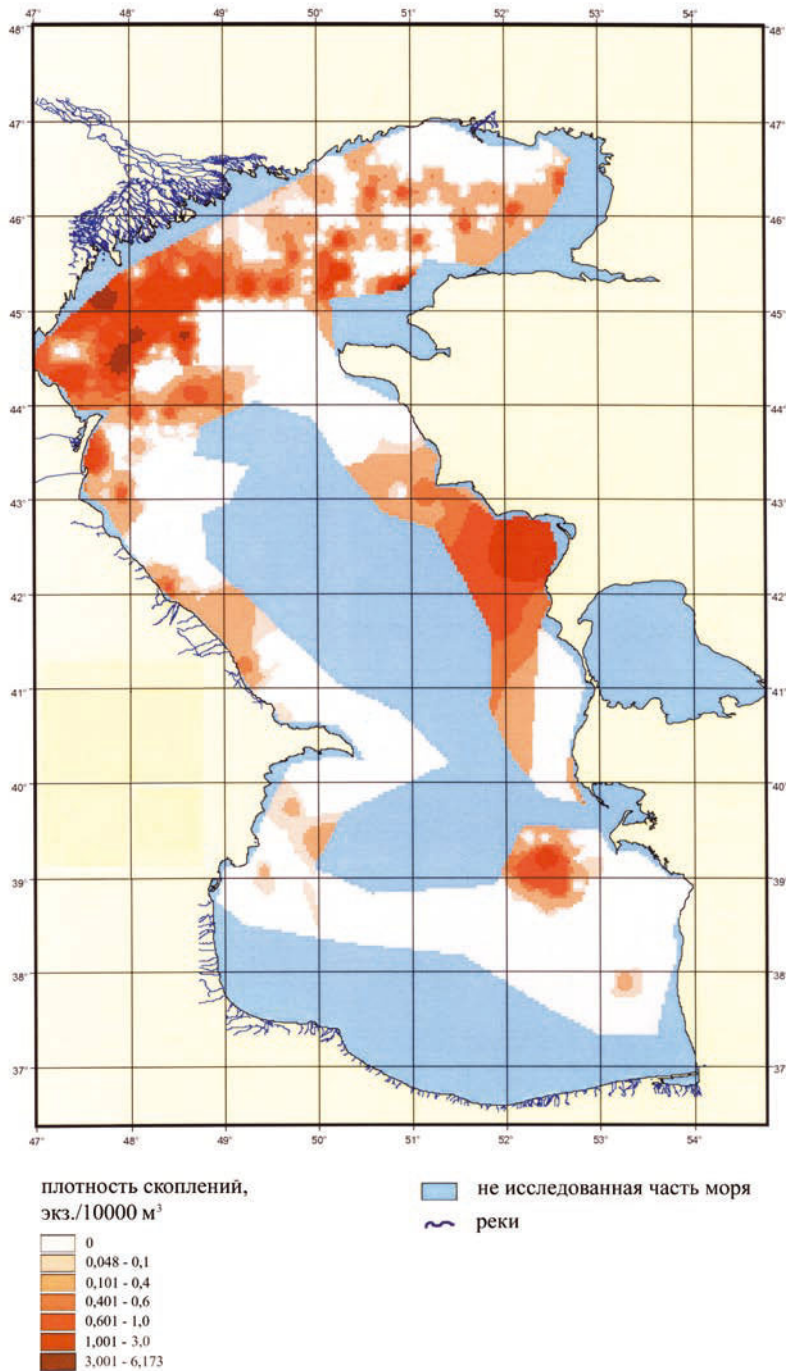


Рис. 61. Распределение русского осетра в Каспийском море в 1970-е гг. (лето).

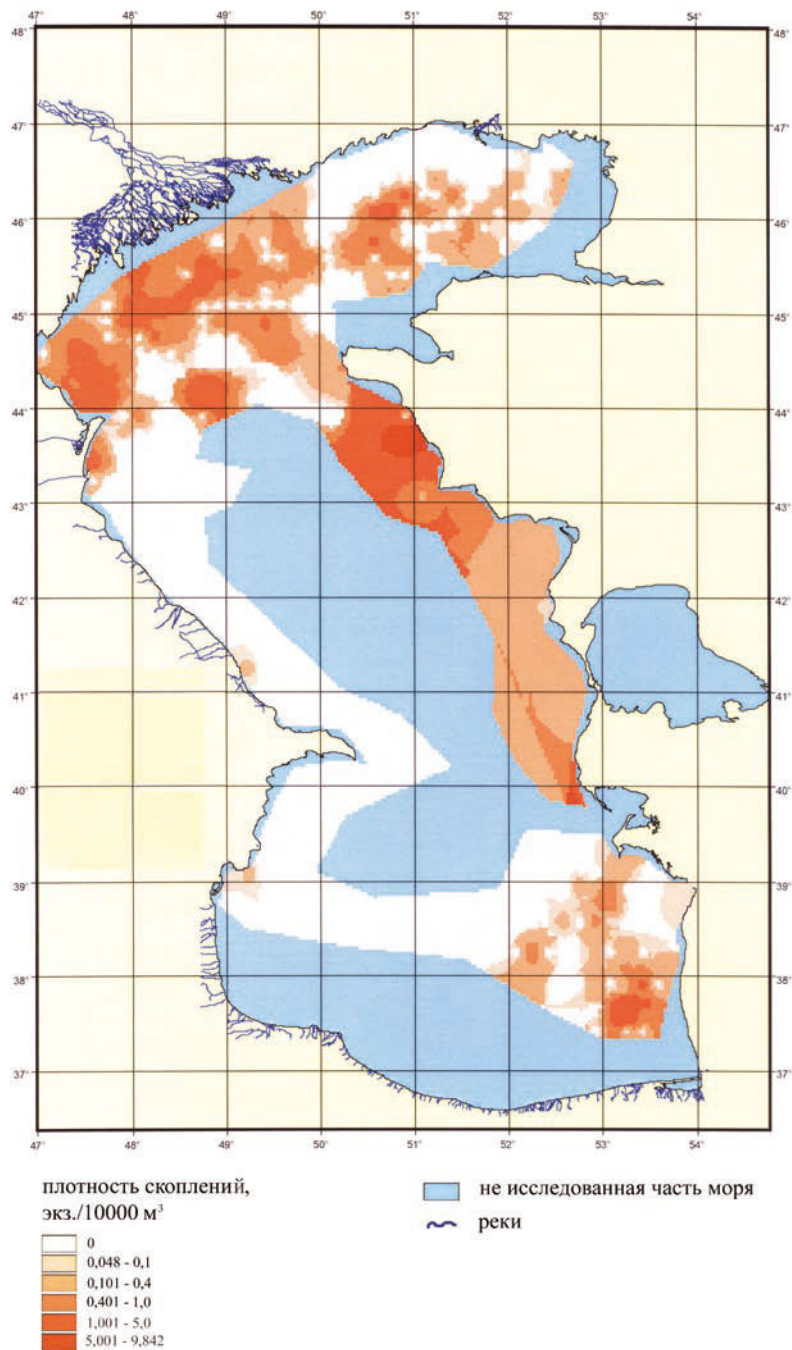


Рис. 62. Распределение севрюги в Каспийском море в 1970-е гг. (лето).

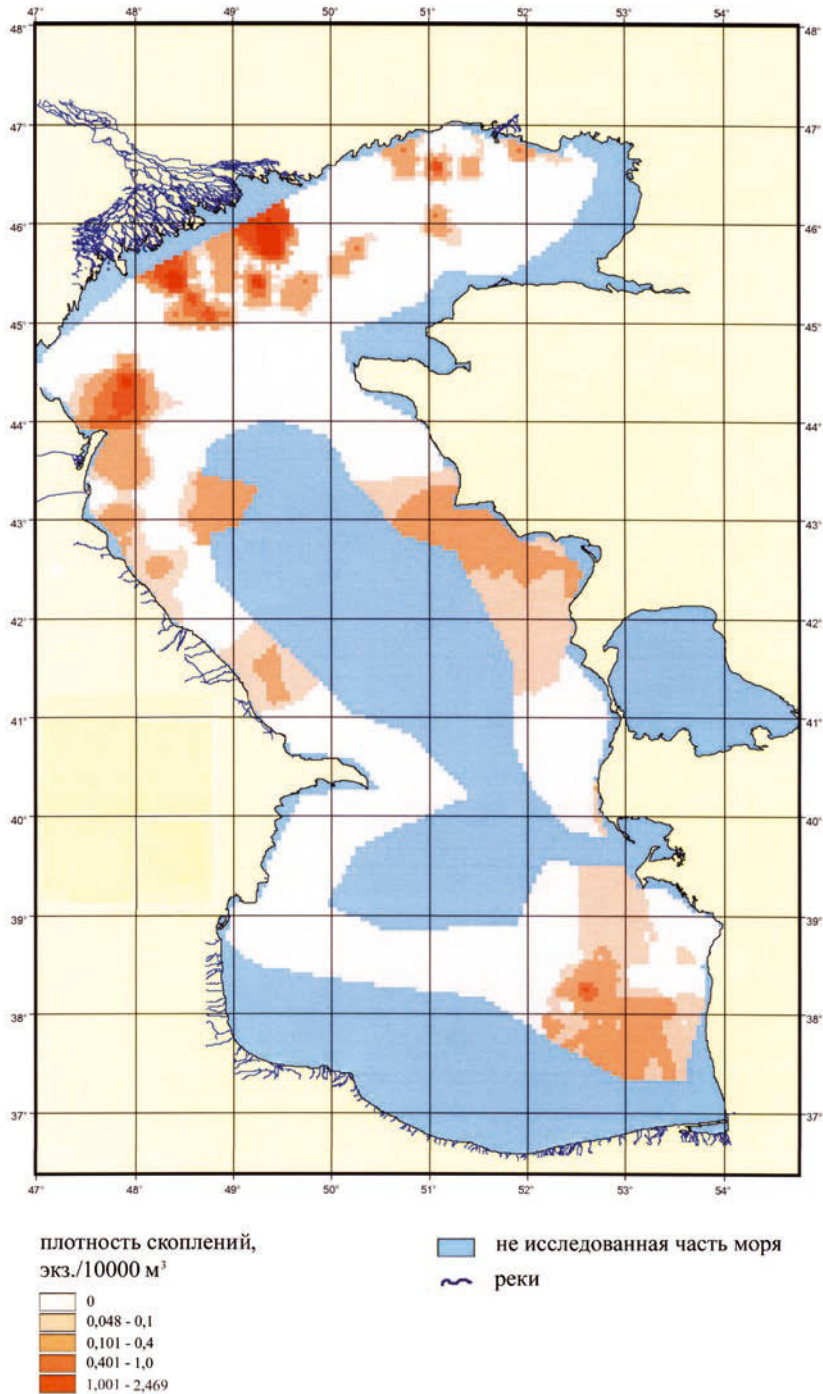


Рис. 63. Распределение белуги в Каспийском море в 1980-е гг. (лето).

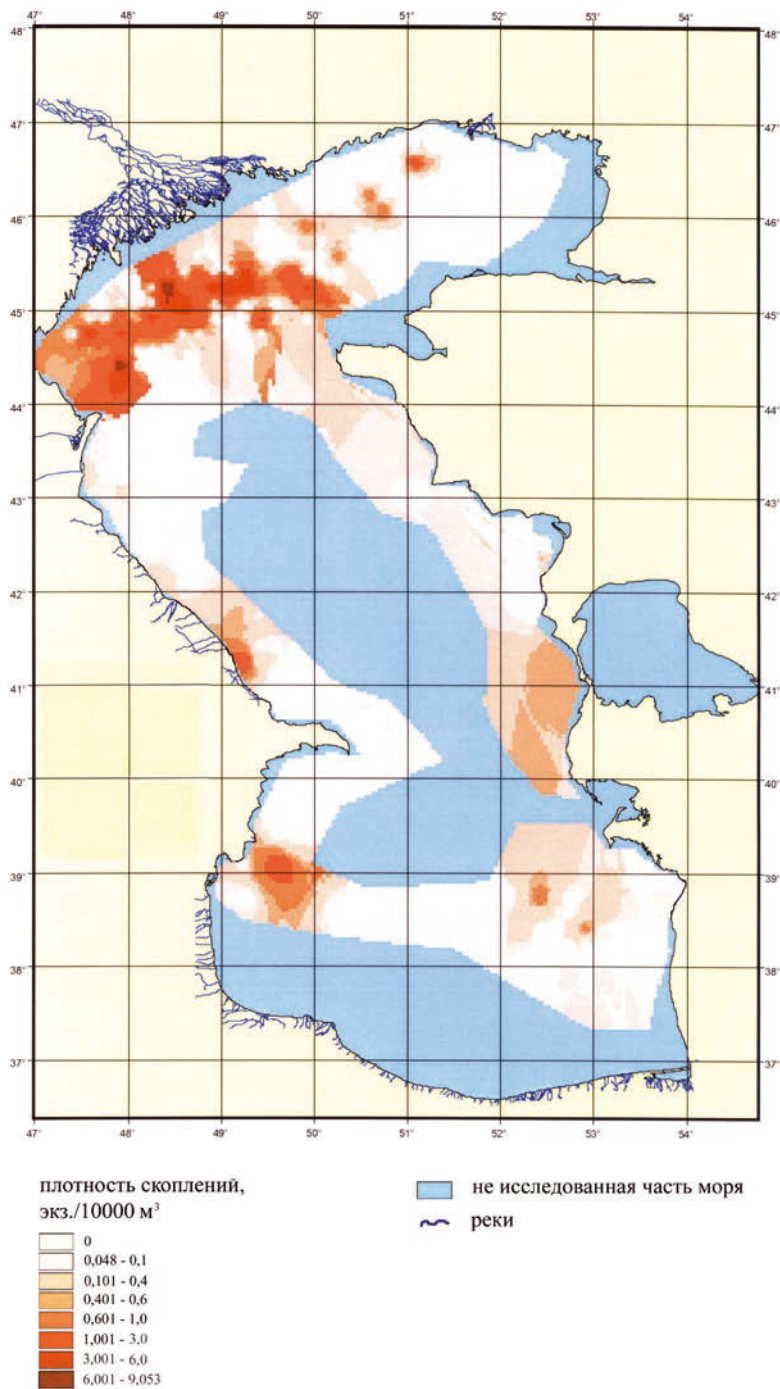


Рис. 64. Распределение русского осетра в Каспийском море в 1980-е гг. (лето).

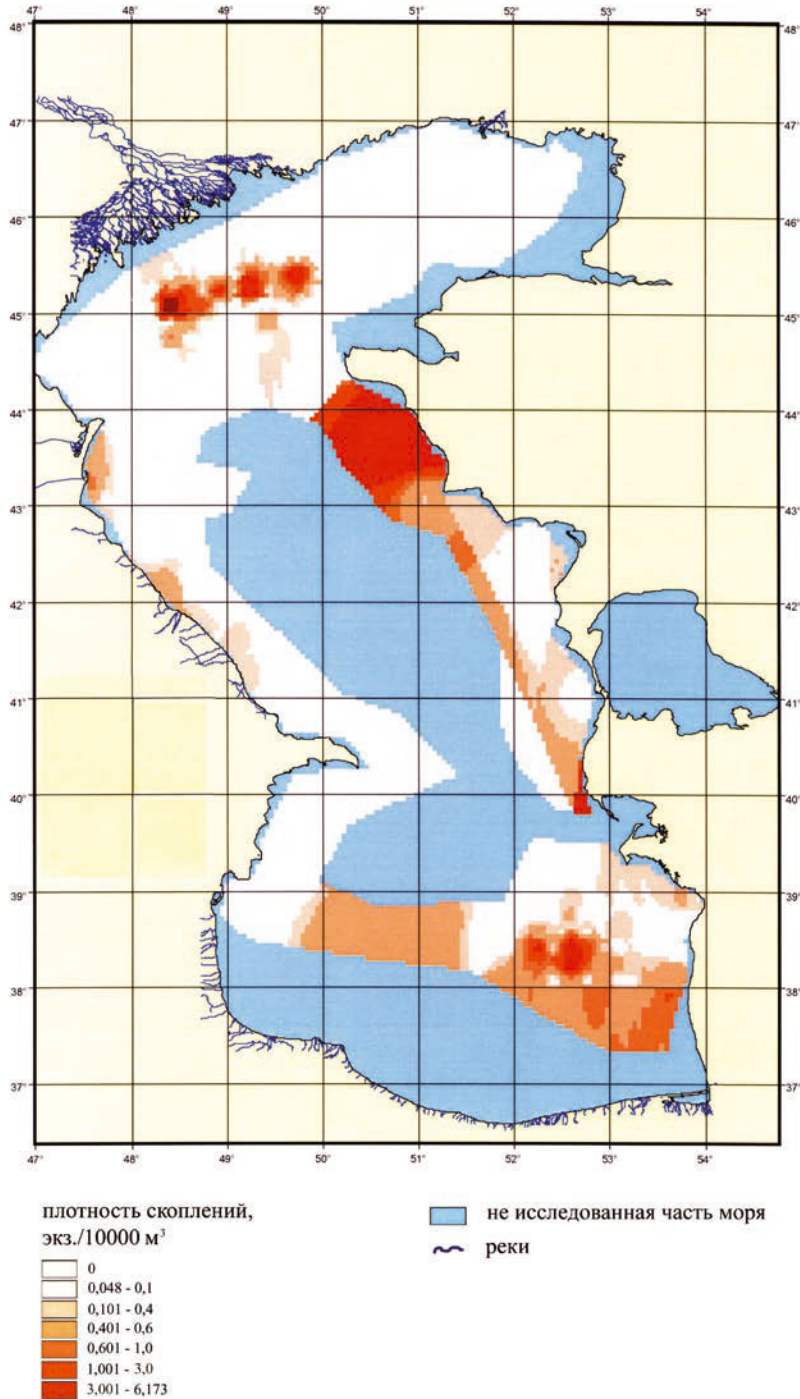


Рис. 65. Распределение севрюги в Каспийском море в 1980-е гг. (лето).

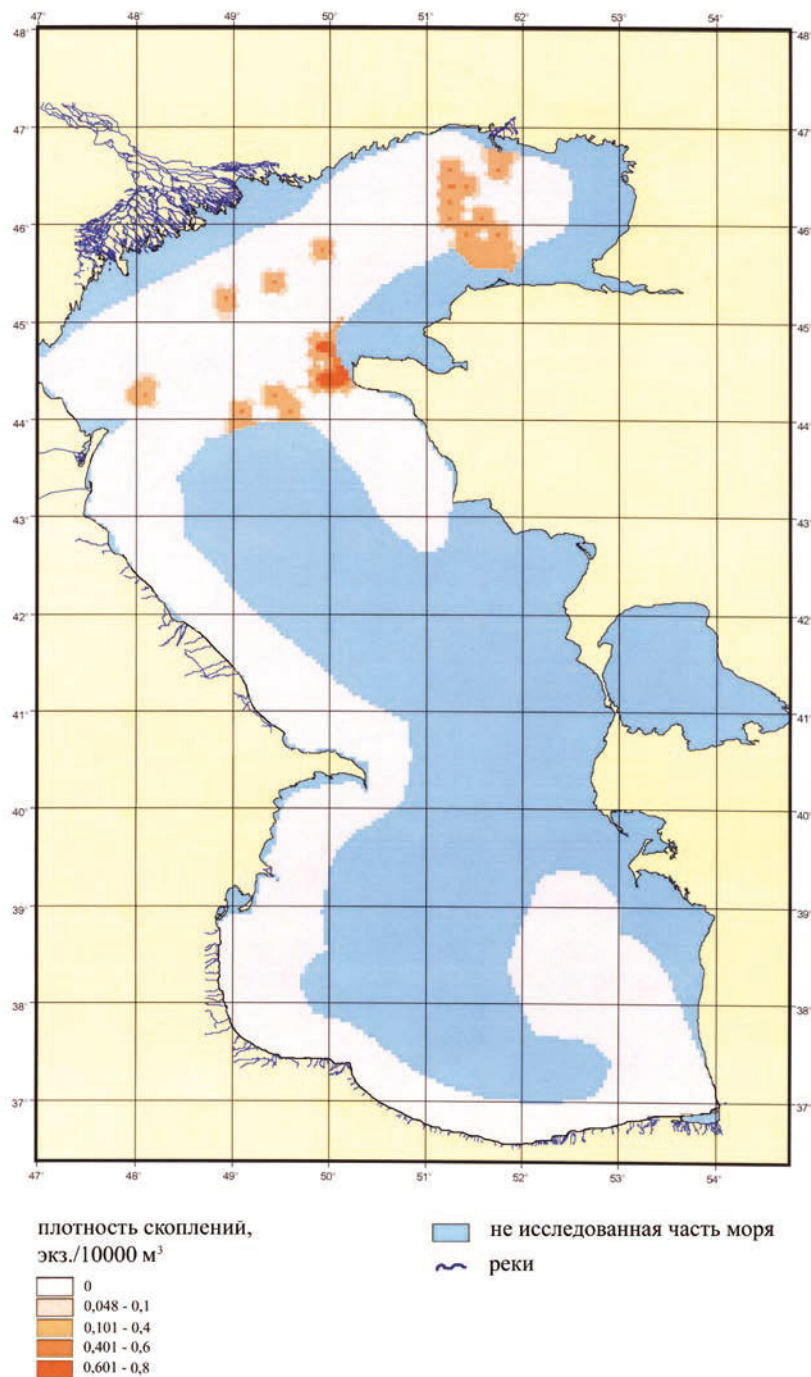


Рис. 66. Распределение белуги в Каспийском море летом 2004 г.

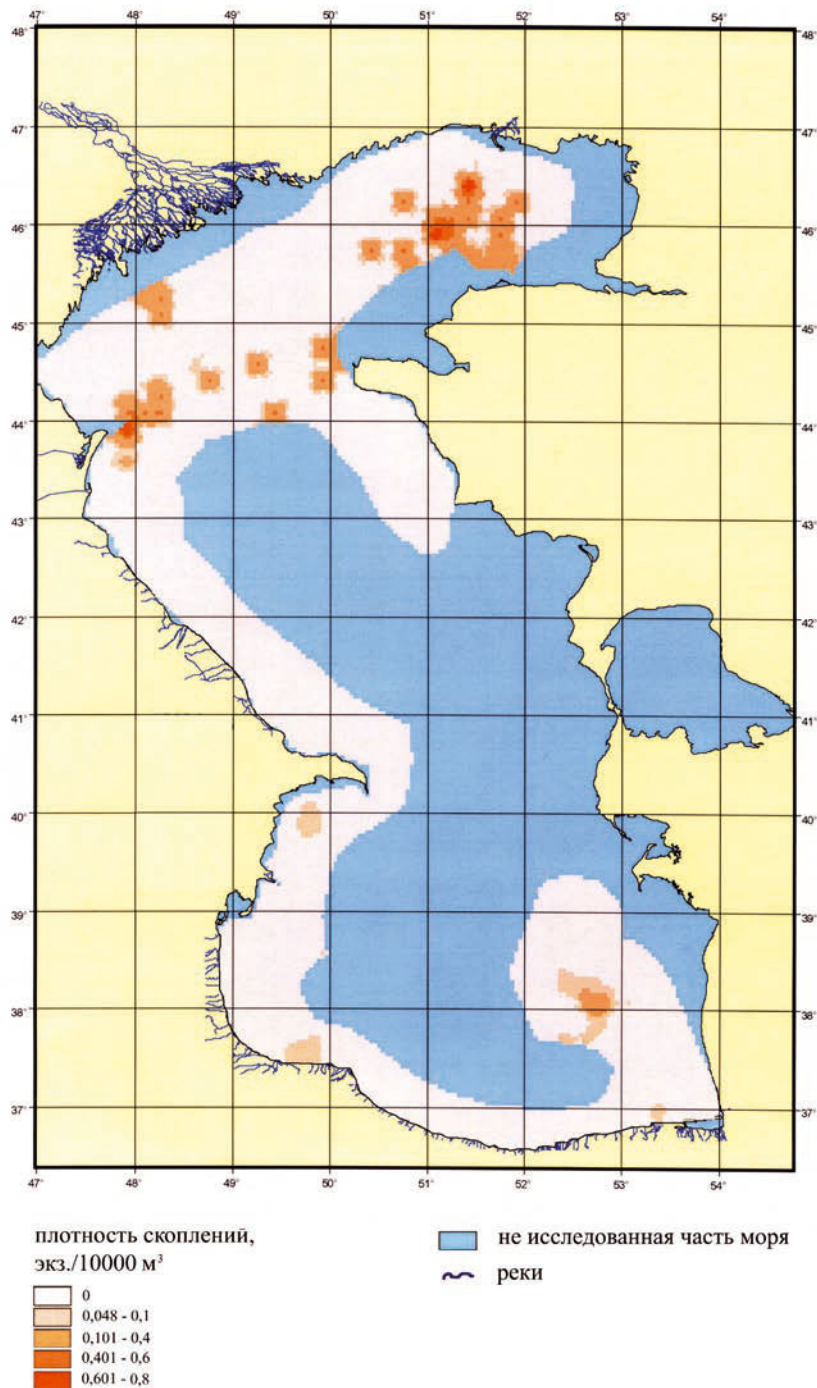


Рис. 67. Распределение севрюги в Каспийском море летом 2004 года.

ных объемов весеннего половодья и, соответственно, сокращения масштабов естественного воспроизводства.

Проведенные исследования показывают, что уровень Каспийского моря - 28,5 м БС является критическим для осетрового хозяйства, так как дальнейшее его снижение ведет к уменьшению рыбопродуктивности наиболее важной в рыбохозяйственном отношении северной части моря.

5.6.2. Распределение осетровых в 1980-е гг.

Период с 1981 по 1990 гг. характеризовался быстрым повышением уровня моря. Численность осетровых, нагуливавшихся в северной части моря, в начале 1980-х гг. уменьшилась. Общая их численность в Каспийском море в этот период снизилась примерно в два раза (осетра со 120 млн. экз. до 42–60 млн. экз., севрюги — с 83–90 млн. экз. до 36,7 млн. экз. (Кушнарченко, 2001). Это было связано с выходом из промысла многочисленных поколений рыб, в первую очередь севрюги и русского осетра, родившихся до зарегулирования стока Волги и уменьшением естественного воспроизводства вследствие потери нерестилищ, отрезанных плотиной Волгоградского гидроузла. Сокращение естественного воспроизводства лишь частично компенсировалось работой рыбоводных заводов.

Начавшееся в 1960–1970-х гг. загрязнение Волго-Каспийского бассейна нефтью, нефтепродуктами, промышленными и хозяйственно-бытовыми сточными водами к 1987–1988 гг. сильно возросло. Только в 1987 г. в результате аварии на промысле «Тенгизнефтегаз» в заповедную часть северного района моря поступило 12 млн. м³ пластовых вод с концентрацией нефтепродуктов, превышающей 300 ПДК (Лукьяненко, 1989).

Численность белуги (табл. 48) и плотность ее распределения в Каспийском море в 1981–1990 гг. достигли максимума. Пополнение популяции белуги происходило преимущественно за счет искусственного воспроизводства. Белуга использовала для нагула практически всю исследованную часть моря (рис. 63). Максимальные ее концентрации отмечены на западном побережье северной и средней частей моря, а также в юго-восточных районах южной части моря (рис. 63). В это время кормовая база белуги изменилась, и она стала испытывать недостаток в пище (Ходоревская, Полянинова, 2000). Вследствие этого, начиная с 1981 г., произошло снижение темпа роста белуги, наблюдающееся и в настоящее время.

Снижение темпа роста вызвало уменьшение и средней массы особей белуги в нерестовой части ее популяции. Если в 1970-х гг. при численности белуги в море 6 млн. экз., в реки бассейна мигрировало 27 тыс. производителей, то в 1987–1989 гг. при увеличении численности белуги в море в три раза, в реки бассейна мигрировало 26 тыс. производителей. При этом биомасса производителей сократилась более чем на одну тысячу тонн в основном за счет уменьшения средней массы рыб в популяции.

Таблица 48. Численность осетровых в Каспийском море, млн. экз. (Власенко и др., 2001, 2002, 2003; Ходоревская и др., 2001, 2002; Романов и др., 2005)

Годы	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
2000*	23,1	10,1	5,0
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

*Данные за 2000 г. относятся только к северной части Каспийского моря.

Летом наибольшее количество белуги было сосредоточено в северной части моря. Плотность скоплений белуги у западного побережья южной части Каспийского моря снизилась, а у восточного побережья южной и средней частей Каспийского моря увеличилась (рис. 63).

В 1981–1990 гг. русский осетр в северной части моря предпочитал нагуливаться в ее центральном и западном районах (рис. 64). В 1980 г. плотность скоплений русского осетра уменьшилась значительно, в отдельных районах вдвое по сравнению с началом 1970-х гг. (рис. 61, 64). Причем, если в 1978 г. плотность скоплений осетра в средней части Каспийского моря была выше у восточного побережья, то в 1983 г. — у западного (рис. 61, 64), в частности у Азербайджанского побережья, где концентрация русского осетра возросла. Эти локальные повышения плотности не свидетельствовали об увеличении общей численности осетра в Каспийском море, которая в этот период сократилась (табл. 48).

Плотности и площади скоплений севрюги в Каспийском море в 1983 г. резко уменьшились, особенно в северной части моря (рис. 65). В этот период севрюга преимущественно встречалась у восточного побережья средней и южной частях моря (рис. 65), плотность ее скоплений уменьшилась во всех районах

моря практически вдвое с 5,74 экз./10000 м³ в 1978 г. до 2,87 экз./10000 м³ в 1983 г. (рис. 62, 65).

5.6.3. Распределение осетровых в 1990-е гг.

В 1990-е гг. численность осетровых продолжала сокращаться. Распределение белуги в 1994 г. в северной части моря изменилось, ее скопления сместились несколько восточнее (рис. 42 а). У азербайджанского побережья во время траловой съемки в 1994 г. не было выловлено ни одного экземпляра этого вида, сократилась площадь ее нагула и у восточного побережья южной части моря (рис. 42 а).

Нагульные площади русского осетра в северной части Каспийского моря в 1990-е гг. не уменьшились (рис. 44 а), но плотность его скоплений была вдвое ниже, чем в 1981–1985 гг. Это соответствовало снижению его численности (табл. 48). Основные места нагула осетра располагались в центральных районах северной части Каспийского моря (рис. 44 а). В средней и южной частях моря область нагула русского осетра сократилась за западных районов, и он встречался лишь у восточного побережья южной части моря (рис. 44 а).

Распространение севрюги в Каспийском море в 1990-е гг. сократилось. Она практически отсутствовала в траловых уловах у западного побережья средней и южных частей моря, что объясняется наличием интенсивного браконьерского лова на местах нагула. Для распределения севрюги в 1994 г., также как белуги и осетра, характерно снижение плотности (рис. 46 а). Так, у восточного побережья южной части Каспийского моря плотность скоплений севрюги снизилась с 0,48–0,96 экз./10000 м³ (1978 г.) до 0,33–0,38 экз./10000 м³ (1994 г.) (1994 г.) (рис. 46 а).

5.6.4. Распределение осетровых в 2004 г.

При написании настоящего раздела авторы располагали лишь данными о распределении белуги и севрюги.

Распределение белуги летом 2004 г. характеризовалось дальнейшим снижением плотности ее скоплений (рис. 42 а, 66). Практически на всей площади Каспийского моря, обследуемой при траловых съемках, начиная с 1970-х гг., белуга или отсутствовала или встречалась единично (рис. 66). Лишь в северной части моря наблюдались ее скопления небольшой площади и плотности. Белуга нагуливалась в основном в восточном районе северной части моря (рис. 66). Наибольшее количество её 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. На азербайджанском шельфе белуга встречалась в уловах только в южной части моря (поймано всего 2 экз.).

В восточном районе южной части каспийского моря у иранского побережья было отловлено всего 3 экз. белуги.

Так же как и в случае белуги, распределение севрюги в Каспийском море летом 2004 г. характеризовалось значительно меньшей плотностью скоплений по сравнению с предыдущими годами (рис. 44 а, 67).

Основные нагульные скопления севрюги в восточном районе северной части Каспийского моря у Уральской Бороздины (рис. 67). Единичные экземпляры зарегистрированы на акватории у о. Новинский и Бороздиный. Наибольшие концентрации севрюги в северной части моря отмечены в районе банки Малая Жемчужная (Романов и др., 2005).

В средней части моря основные скопления севрюги отмечались у западного побережья, южнее о. Чечень (рис. 67). У азербайджанского побережья в средней части моря плотности скоплений севрюги, как и в прошлые годы, были минимальными. Вдоль казахстанского побережья, начиная с 2002 г., севрюга в уловах отсутствовала.

В западных и восточных районах южной части Каспийского моря скопления севрюги были разреженными (рис. 67). В иранских территориальных водах плотность концентраций севрюги в летний период была невысокой и не превышала 0,096 экз./10000 м³ (рис. 67).

Обобщение полученных результатов показало, что в Каспийском море распределение осетровых изменяется в течение года, оно формируется в результате миграций и зависит от ряда факторов среды. Плотности скоплений осетровых в течение большей части года выше в водах с пониженными прозрачностью и соленостью и, как правило, с относительно небольшой глубиной. Весной и летом исследованные виды предпочитают относительно хорошо прогреваемые участки. Среди рассматриваемых видов севрюга наиболее теплолюбива и осенью раньше других видов мигрирует в южные районы моря.

По существующим представлениям (Державин, 1922; Шмидт, 1936; Легеза, 1969) осетровые совершают в Каспийском море сезонные миграции, направленные осенью из северной части моря в ее среднюю и южную части, а весной, наоборот, из южной и средней частей моря на север. Наши данные не противоречат этим представлениям и свидетельствуют о том, что в процессе весенней миграции с юга на север рыбы перемещаются в мелководную прибрежную зону моря, а осенью, мигрируя с севера на юг, наоборот, — из прибрежной полосы в места с большими глубинами.

В северной части Каспийского моря наиболее плотные концентрации осетровых наблюдаются летом. Белуга встречается в этой части моря круглогодично. Массовое появление здесь русского осетра и севрюги происходит весной (март-апрель). Первым появляется осетр, позже сюда мигрирует севрюга. Заселяя летом практически всю северную часть моря, осетровые распределе-

ны неравномерно, образуя отдельные скопления разной плотности. Известно, что неравномерность распределения осетровых в Каспийском море связана с глубинами и характером грунта, так как именно они определяют распределение и численность донных животных, являющихся их кормом (Пискунов, 1965, Полянинова и др., 1999). Русский осетр, белуга и севрюга в наибольшей степени приурочены к центральным районам этой части моря, хотя для белуги характерны скопления и в восточном районе. Севрюга, в отличие от белуги и осетра, обитает на меньших глубинах. Межвидовые различия распределения осетровых определяются различиями в предпочитаемых значениях температуры, глубины, прозрачности и солености воды, а также состоянием кормовой базы отдельных видов. Наличие значительного количества осетровых в северной части моря существенно влияет на численность и биомассу бентоса (Осадчих, 1965; Смирнова, 1995).

В средней части Каспийского моря плотности скоплений осетровых зимой значительно выше, чем летом, что свидетельствует в пользу указанного выше представления о сезонных миграциях осетровых в море. Вероятно, эта часть моря является основным местом обитания русского осетра, севрюги, белуги в осенне-зимний период. В отдельные годы большое количество севрюги в течение всего лета, и русского осетра в конце лета – начале осени ловятся на мелководье, прилегающем к Аграханскому полуострову. Здесь осенью появляются особи севрюги, первыми мигрирующие из северной части моря. Осенью, по мере охлаждения вод, севрюга мигрирует из северной части моря на юг как вдоль западного, так и восточного побережья Каспийского моря. Русский осетр также осенью мигрирует из северной части моря на юг вдоль западного и в меньшей степени восточного побережий. Белуга, вероятно, осенью мигрирует в основном вдоль восточного побережья, поскольку именно здесь наблюдается увеличение плотности ее скоплений.

Южная часть моря в жизни исследованных видов осетровых в целом имеет меньшее значение (Легеза, 1969). Осетровые здесь встречаются в течение всего года, особенно в районе восточного побережья, где кормовая база для всех видов осетровых весьма богата. Западное побережье южной части моря в результате сильного загрязнения почти полностью потеряло свое рыбохозяйственное значение в мест нагула осетровых. Однако этот район продолжает играть существенную роль в жизни этих видов, так как через него проходят миграционные пути их молоди и половозрелых особей.

Вертикальное распределение осетровых на местах нагула в северной части Каспийском море изменяется в течение суток. Белуга и севрюга в вечерние и ночные часы встречаются преимущественно в верхних и средних, а русский осетр — в придонных и средних слоях воды. Различие между видами в вертикальном распределении связано с характером их питания (Полянинова, Пестриков, 1974; Полянинова, Кашенцева, 1986; Полянинова и др. 2000).

Исторические сложившиеся миграционные циклы осетровых в Каспийском море, направлены на наиболее полное использование кормовых ресурсов водоема. Нагульные миграции рыб из одного участка моря в другой, с одной стороны, позволяют им занимать участки моря с более обильной в данный момент времени кормовой базой, а с другой — дают возможность восстановления биомассы кормовых организмов на покинутых местах нагула (Молодцова, 2001; Полянинова и др. 2001).

Наиболее существенное различие в распределении осетровых в рассматриваемые периоды времени проявляются в плотности их скоплений, которая связана с численностью рыб. Основной причиной снижения плотности скоплений и, соответственно, численности осетровых и их запасов является фактически возобновленный с 1991 г. морской промысел осетровых в результате значительно возросших масштабов браконьерства (Красиков, Федин, 1996). Наибольшее количество осетровых нагуливается в шельфовой зоне побережья Каспийского моря, где интенсивность незаконного промысла наиболее высокая.

Исследования по оценке запасов осетровых свидетельствуют о прекращении дальнейшего падения и временной стабилизации численности осетровых в Каспийском море (см. ниже). Сокращение количества старших возрастных групп осетровых является свидетельством негативного влияния промысла и браконьерства на популяции этих рыб.

Полученные результаты свидетельствуют, что на фоне снижения численности осетровых произошли значительные изменения в их распределении в Каспийском море. На традиционных местах концентрации осетровых в море плотность их скоплений в течение последних лет значительно снизилась, в отдельных участках до величин, когда рыбы не фиксируются применяемыми методами. Наблюдаемые изменения в распределении осетровых в Каспийском море вызваны не изменением локализации их концентраций, а снижением общей численности исследованных видов.

Таким образом, рассматривая распределение осетровых в Каспийском море, как понятие, включающее в себя распространение и плотность видов в местах их обитания, можно прийти к заключению, что оно характеризуется стабильной локализацией мест концентрации осетровых и нестабильной плотностью рыб, зависящей от изменения их численности, которая на протяжении последних 15 лет катастрофически снижалась.

Глава 6

Промысел осетровых и основные тенденции изменения их запасов в Волго-Каспийском бассейне

6.1. Общие сведения о развитии промысла осетровых в Каспийском бассейне

До зарегулирования стока реки Волги основным фактором, влияющим на популяции осетровых являлся промысел. В XVII в. добыча осетровых составляла 50 тыс. т, в XIX столетии 32–37 тыс. т. С 1865 г., наряду с речным, начал развиваться и морской промысел в прибрежных водах, затем продвигавшийся все далее от берега в северной части Каспийского моря. В конце XIX – начале XX века осетровых стали добывать также в средней и южной частях моря. Уловы этих видов в 1901–1903 гг. достигали 35–39 тыс. т. Вследствие чрезмерно интенсивного морского промысла запасы осетровых сократились и к 1914–1915 гг., несмотря на прежнюю вооруженность промысла, их добыча снизилась до 27,7–28,7 тыс. т в год (Коробочкина, 1964).

В наибольшей степени пострадала популяция белуги, самого крупного и долгоживущего вида осетровых. Вследствие увеличения ее вылова до 10,8–14,8 тыс. т. в год в период с 1902 по 1907 гг. запасы были подорваны и в дальнейшем уже не восстановились (Коробочкина, 1964). В этот период были изъяты старшие возрастные группы, и произошло омоложение стада. В течение последнего столетия предельный возраст белуги в уловах постепенно снижался с 100–120 лет в начале XX в. до 50–55 лет в настоящее время (Ходоревская, 1987; Ходоревская, Новикова, 1995; Ходоревская и др., 1997 а, б).

Во время первой мировой и гражданской войн (1914–1924 гг.) промысел осетровых был резко снижен, наблюдался так называемый «запуск промысла», что привело к увеличению их запасов и позволило в последующий период увеличить уловы. В 1931–1940 гг. добыча осетровых по количеству экземпляров достигла максимального уровня, но по массе уловы были ниже предвоенных. Это было связано с резким уменьшением средней массы рыб в уловах. Так, средняя масса белуги и русского осетра в уловах в северной части Каспийского моря к концу 1930-х гг. по сравнению с 1928–1930 гг. уменьшилась почти в 2 раза. Процент заготавливаемой икры от массы осетровых, добытых в Каспийском бассейне в 1926–1930 гг., составлял 8,3 %, в 1931–1935 гг. — 4,0%, а в 1936–1940 гг. — 2,6% (Бабушкин, Борзенко, 1951). Наиболее интенсивно промысел осетровых (рис. 68) осуществлялся в 1931–1940 гг. Только в северной части моря использовалось до 21 млн. крючьев и 770 тыс. аханов* (Коробочкина,

* аханы — ставные крупноячейные сети.

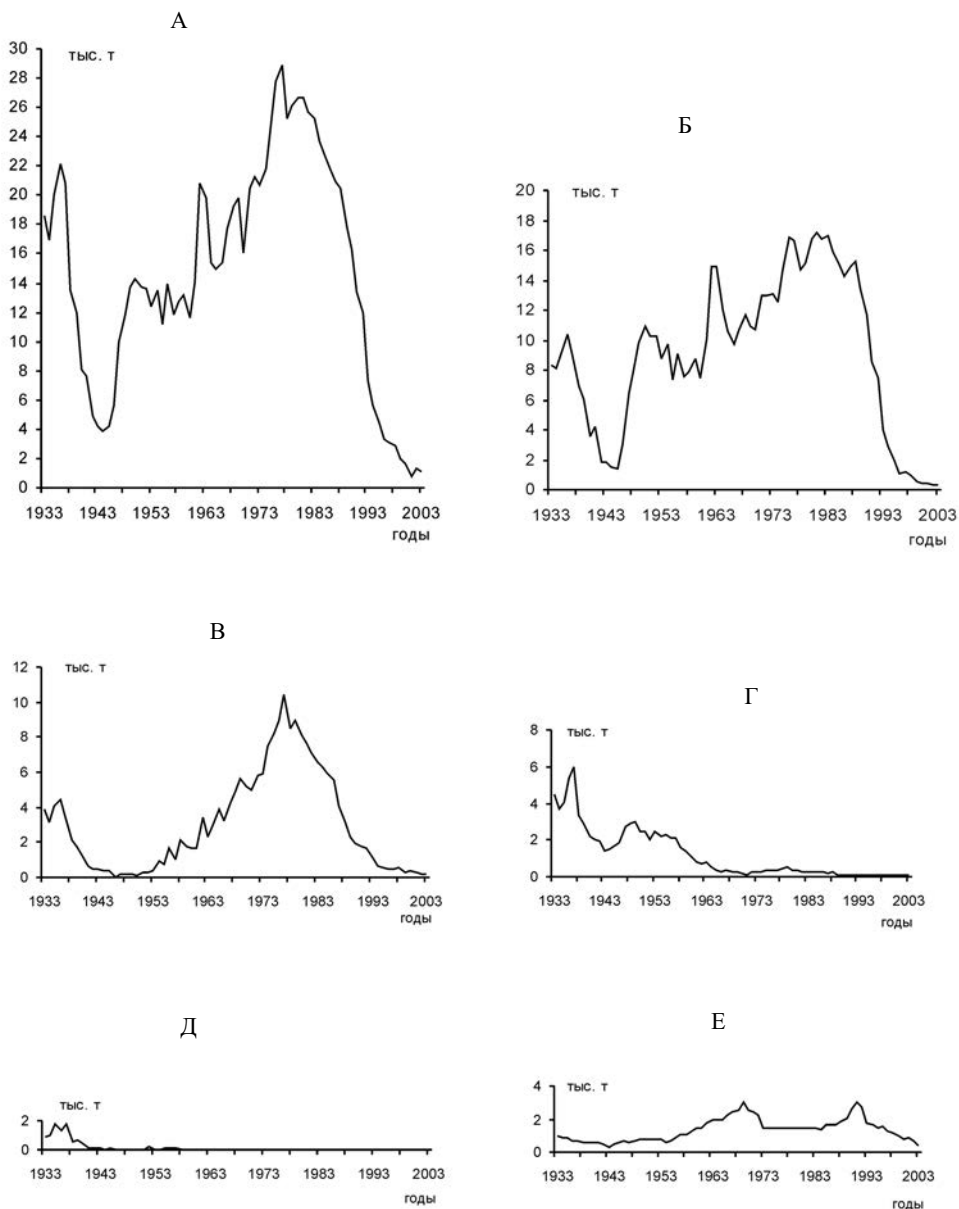


Рис. 68. Уловы осетровых в Каспийском бассейне: А — суммарный вылов, Б — Российская Федерация, В — Республика Казахстан, Г — Азербайджанская Республика, Д — Туркменистан, Е — Исламская республика Иран (Гуревич, Лопатин, 1962; Лопатин, Ворошилина, 1974; Мажник, Ковалева, 1986, 1987, 1992, 2000, 2001; Мажник, Мартынова 1999, 2000; Мажник и др., 1993, 1997, 2002; Мартынова, 1994, 1995, 1996, 1996, 1998; Справочник...., 1986; Уловы...., 1978, 1982, 1983, 1984, 1985, 1986; Шварцкопф, Головина, 2003; Шварцкопф, Ковалева, 2004).

1964). В 1938 г. были введены лимиты на добычу осетровых. Во время Великой Отечественной войны уловы снизились до 3 тыс. т.

При морском промысле в большом количестве вылавливались неполовозрелые особи белуги, русского и персидского осетров и севрюги, что привело к истощению запасов этих видов и потребовало введения ряда ограничений. Были установлены лимиты на добычу осетровых в средней и южной частях Каспийского моря, увеличена промысловая мера, запрещено применение некоторых орудий лова. Несмотря на принятые меры и снижение интенсивности промысла во время войны 1941–1945 гг., полного восстановления запасов и, соответственно, уловов не произошло.

К 1950 г. для промысла в северной части Каспия использовались до 12 млн. крючьев и 793 тыс. капроновых сетей. В Волго-Каспийском районе ежегодно работало свыше тысячи неводных тоней, имелось 350 рыболовецких участков, работающих плавными сетями, применялись ставные орудия лова (крючковые снасти, сети, вентера и т.д.). Общий прилов молоди осетровых в них составлял до 2–3 млн. экз. в год (Коробочкина, 1964). В 1950-е гг. на численность и запасы осетровых стало оказывать отрицательное влияние применение при добыче судака, леща и других рыб более уловистых сетей из капрона. Сетной промысел этих видов в 1956–1960 гг. ежегодно изымал от 2 до 4 млн. экз. неполовозрелых осетровых в возрасте от 2 лет и старше. Особенно много молоди осетровых вылавливалось при добыче сельдей закидными неводами и дрефтерными сетями (Сибирцев, 1966; Марти, 1972).

В 1962 г. были введены новые правила рыболовства, запретившие лов осетровых в море, губительный для их молоди. В 1962–1965 гг. их добыча была перенесена в дельты и низовья рек. Были запрещены орудия и способы лова, приводившие к массовому вылову молоди осетровых и других ценных рыб.

Локализация промысла осетровых в реках способствовала проведению ряда мер по его регулированию: установлению лимитов на вылов, ограничению времени лова, осуществлению прерывистого лова с целью пропуска необходимого количества производителей на естественные нерестилища (Коробочкина, 1964). В результате значительно увеличились размеры и масса добываемых особей русского осетра, севрюги и белуги, в несколько раз повысился выход икры, возросли промысловые запасы рыб. Уловы осетровых стали быстро увеличиваться и к 1977 г. достигли 28,86 тыс. т, т.е. уровня 1914–1915 гг. При этом из всего количества осетровых, добывавшегося СССР в Каспийском бассейне, более 90% вылавливали на Волге. Остальную часть улова осетровых (10%) вылавливали в реках Урал, Кура, Терек. Морской промысел осетровых остался только у побережья Ирана и составлял от 5 до 10% общих уловов в Каспийском бассейне (Иванов, Мажник, 1997).

Высокие уловы осетровых в конце 1970-х гг. базировались на многочисленных поколениях рыб, появившихся до зарегулирования стока Нижней Волги, когда все сезонные расы всех видов осетровых находили необходимые условия для размножения.

После строительства плотины Волгоградской ГЭС озимые формы русского осетра и белуги, преобладающие по численности, были отрезаны от своих нерестилищ. Вследствие этого плотность кладок икры на ограниченной площади оставшихся нерестилищ значительно возросла, что привело к массовой гибели выметанной икры и существенному снижению эффективности нереста (Влащенко, 1979, 1979 а). Яровые формы осетровых оказались в условиях более благоприятных для естественного размножения, но они интенсивнее изымались речным промыслом, и в результате их численность и уловы сократились. Так, улов русского осетра в апреле 1970 г. составлял 0,63 тыс. т, а в 1979–1980 гг. — 0,34 тыс. т.

В каспийском бассейне традиционно наибольшее количество осетровых добывалось в водах России и Казахстана. В последние годы катастрофическое уменьшение запасов этих видов отрицательно сказалось их на добыче всеми прикаспийскими странами (рис. 68).

6. 2. Промысловые уловы отдельных видов осетровых

Белуга. До запрета морского промысла в 1962 г. лов белуги традиционно велся в северной части Каспийского моря, у побережий моря в его средней и южной частях, а также в реках бассейна. Вылов белуги в России был относительно стабилен, максимальные уловы отмечены в 1949 г. (2,23 тыс. т). В первые годы действия запрета морского промысла (1962–1964 г.) уловы белуги были высоки и в 1970 г. достигали 2,05 тыс. т. В последующие годы уловы белуги в России были ниже (рис. 69), что объясняется сокращением естественного воспроизводства и недостаточными масштабами искусственного воспроизводства, а также наличием незаконного промысла.

В Казахстане в начале 1930-х годов вылов белуги не превышал 1,0 тыс. т в год (рис. 69). После запрета морского промысла уловы ее в р. Урал составляли 0,4–0,6 тыс. т. С 1987 г. сократились численность нерестовой части популяции белуги и ее вылов в Урале (Песериди и др., 1986). В настоящее время вылов белуги не превышает 0,05 тыс. т.

Максимальный улов белуги в Азербайджане был в 1937 г. и составил 3,02 тыс. т (рис. 69). В период Великой Отечественной войны уловы снизились. Прилов белуги после прекращения морского промысла в 1962 г. был незначительным и варьировал в пределах 0,05– 0,005 тыс. т в год.

У восточного побережья средней и южной частей Каспийского моря, в водах Туркменистана максимальный вылов белуги (1,49 тыс. т) был в 1937 г. (рис. 69). После 1970 г. ее вылов в этом районе официально не зарегистрирован.

Русский осетр всегда составлял основу промысла в Каспийском бассейне (рис. 68, 70). С 1933 г. и до запрета морского промысла в 1962 г. в российских водах Каспийского бассейна его уловы не превышали 10,94 тыс. т. в год, а после его запрета возросли в 1981 г. до 14,53 тыс. т, что было обусловлено повыше-

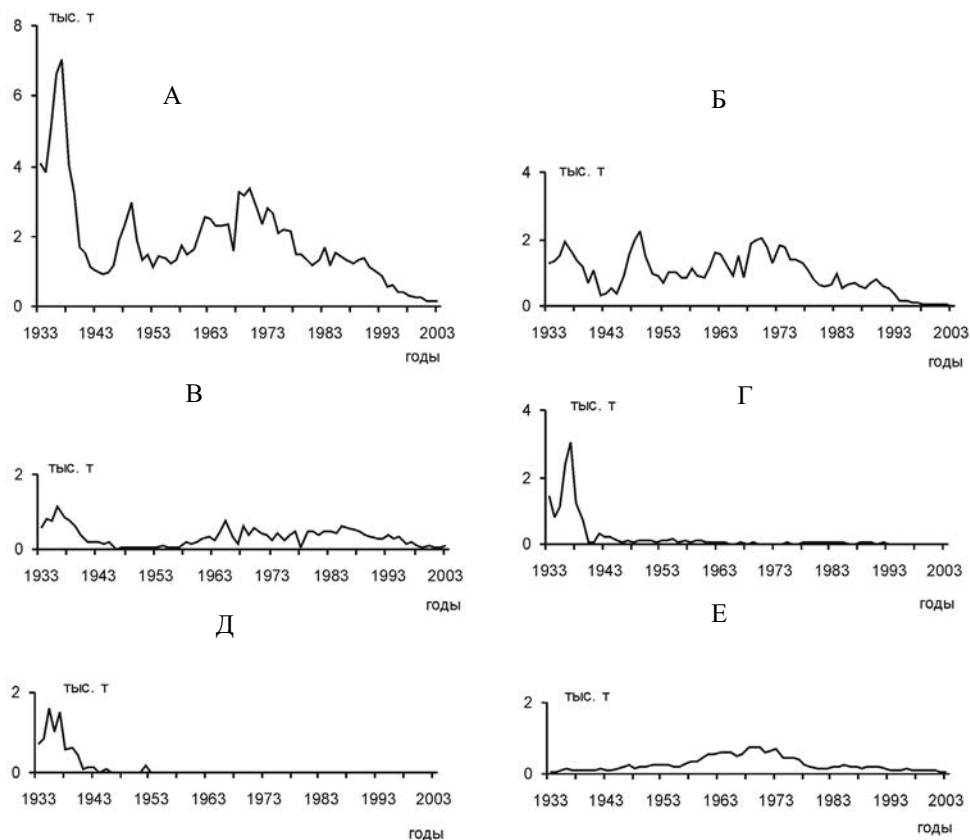


Рис. 69. Уловы белуги в Каспийском бассейне: А — суммарный вылов, Б — Российская Федерация, В — Республика Казахстан, Г — Азербайджанская Республика, Д — Туркменистан, Е — Исламская республика Иран (Гуревич, Лопатин, 1962; Лопатин, Ворошилина, 1974; Мажник, Ковалева, 1986, 1987, 1992, 2000, 2001; Мажник, Мартынова 1999, 2000; Мажник и др., 1993, 1997, 2002; Мартынова, 1994, 1995, 1996, 1996, 1998; Справочник..., 1986; Уловы..., 1978, 1982, 1983, 1984, 1985, 1986; Шварцкопф, Головина, 2003; Шварцкопф, Ковалева, 2004).

нием выживаемости поколений осетра в результате запрета морского промысла. В начале 90-х гг. наблюдалось снижение запасов осетра и его промысловых уловов в связи с вступлением в промысел малоурожайных поколений 1973–1977 гг. и увеличением неучтенного вылова в море. Возобновление несанкционированного морского лова привело к быстрому сокращению запасов осетровых и снижению промысловых уловов (Красиков, Федин, 1996).

В 1930-е гг. в водах Казахстана вылов русского осетра не превышал 2,2 тыс. т, Азербайджана — 1,4 тыс. т, Туркмении — 0,2 тыс. т. Вылов русского осетра при морском промысле у побережья Азербайджана с 1940 по 1960 г. не

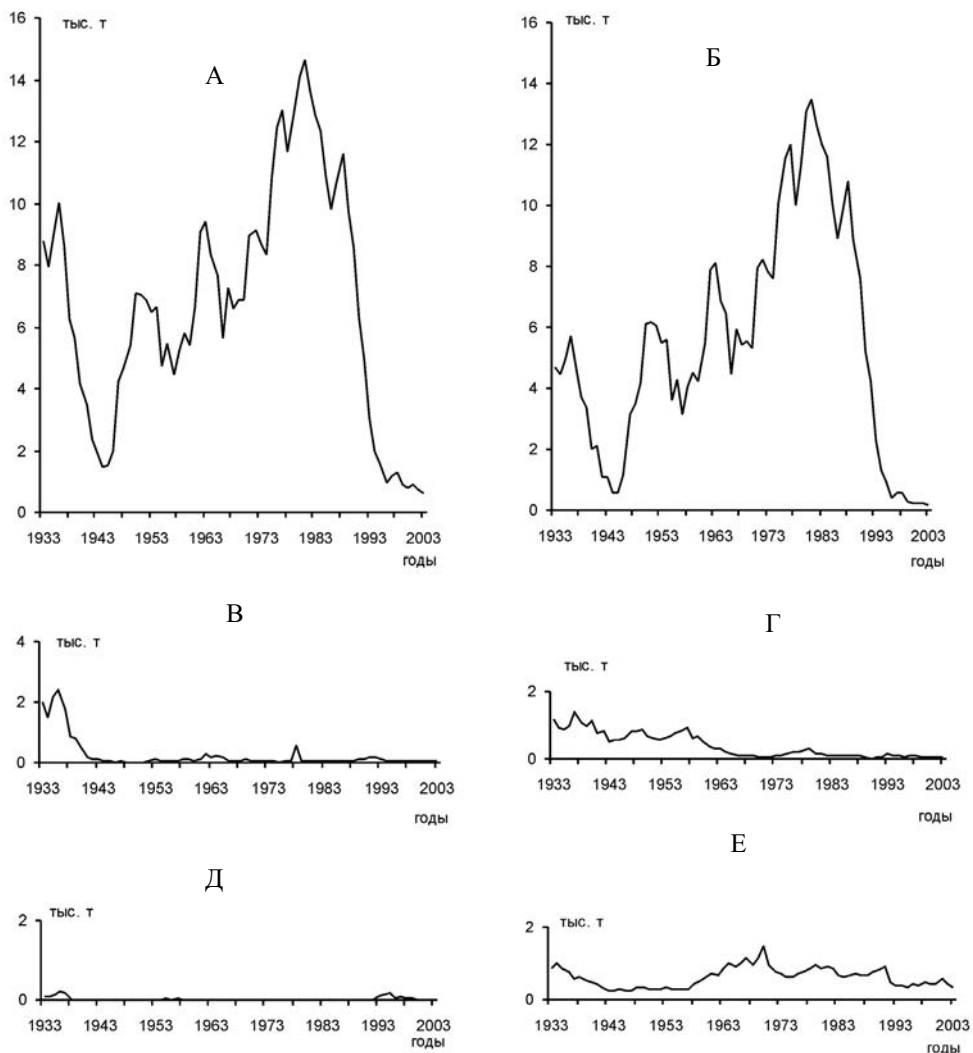


Рис. 70. Уловы русского осетра в Каспийском бассейне: А — суммарный вылов, Б — Российская Федерация, В — Республика Казахстан, Г — Азербайджанская Республика, Д — Туркменистан, Е — Исламская республика Иран (Гуревич, Лопатин, 1962; Лопатин, Ворошилина, 1974; Мажник, Ковалева, 1986, 1987, 1992, 2000, 2001; Мажник, Мартынова 1999, 2000; Мажник и др., 1993, 1997, 2002; Мартынова, 1994, 1995, 1996, 1996, 1998; Справочник..., 1986; Уловы..., 1978, 1982, 1983, 1984, 1985, 1986; Шварцкопф, Головина, 2003; Шварцкопф, Ковалева, 2004).

превышал 0,9 тыс. т в год. В последующие годы прилов осетра при промысле сельди и частичковых рыб у Азербайджанского побережья составлял не более 0,04 тыс. т (рис. 70).

Северюга. До введения запрета морского промысла вылов северюги в водах России был не более 3,0 тыс. т в год (рис. 71). После запрета морского промысла уловы северюги в р. Волге в 1986 г. достигли 4,68 тыс. т. С 1991 г. уловы

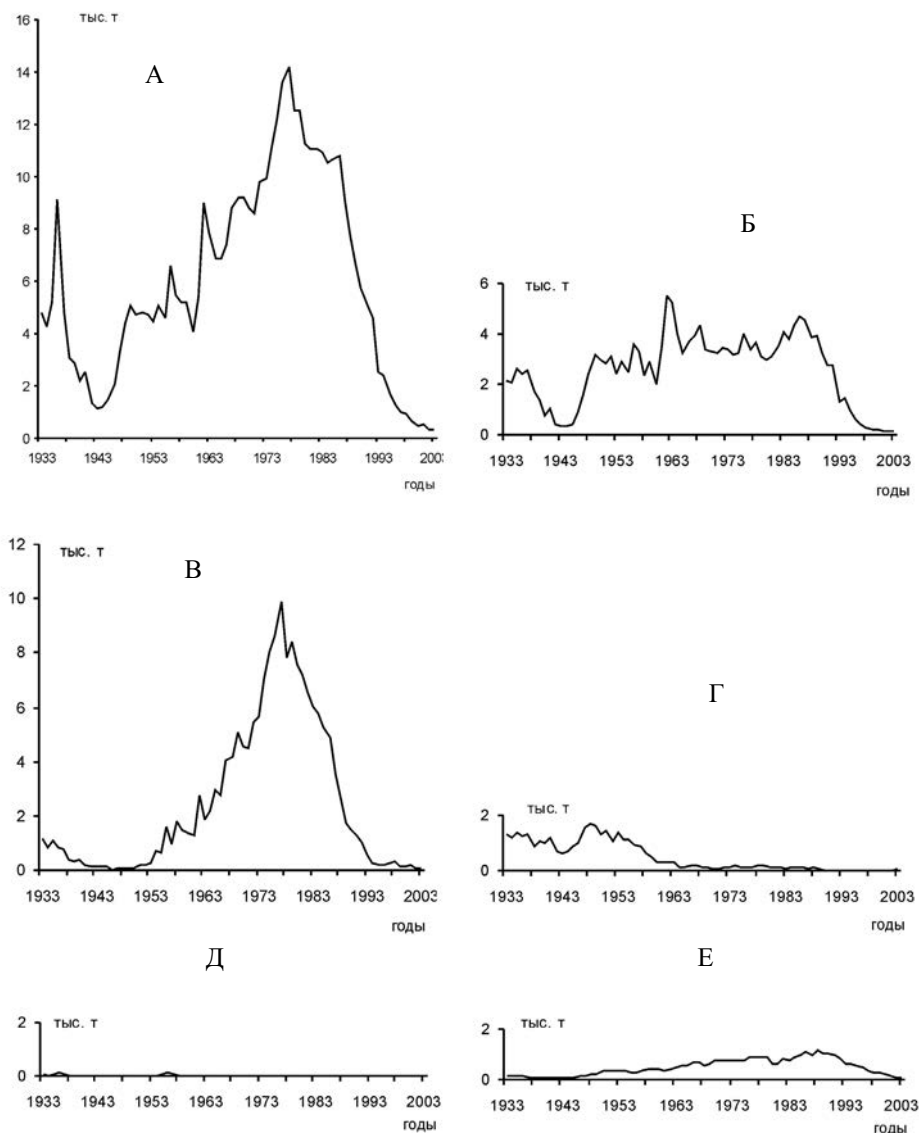


Рис. 71. Уловы северюги в Каспийском бассейне: А — суммарный вылов, Б — Российская Федерация, В — Республика Казахстан, Г — Азербайджанская Республика, Д — Туркменистан, Е — Исламская республика Иран (Гуревич, Лопатин, 1962; Лопатин, Ворошилина, 1974; Мажник, Ковалева, 1986, 1987, 1992, 2000, 2001; Мажник, Мартынова 1999, 2000; Мажник и др., 1993, 1997, 2002; Мартынова, 1994, 1995, 1996, 1996, 1998; Справочник...., 1986; Уловы...., 1978, 1982, 1983, 1984, 1985, 1986; Шварцкопф, Головина, 2003; Шварцкопф, Ковалева, 2004).

снизились в связи с открытием незаконного морского промысла (Пальгуй, 1992) и увеличением браконьерского вылова в реках бассейна (рис. 71).

В водах Казахстана уловы севрюги достигли максимума в 1977 г. и составили 9,87 тыс. т (рис. 71), впоследствии они снизились и в настоящее время не превышают 0,09 тыс. т.

В водах Азербайджана в 1940–1950-х гг. добывалось не более 1,7 тыс. т севрюги в год (рис. 71). После запрета морского промысла официальный прилов севрюги был незначительным и составлял не более 0,17 тыс. т. В настоящее время промышленный лов севрюги в р. Кура запрещен и разрешено ее изъятие только для воспроизводства и научно-исследовательских работ (Кулиев, Зарбалиева, 2000).

В водах Туркменистана в 1932–1937 гг. и в 1955–1957 гг. вылов севрюги всегда был незначительным (рис. 71). С 1962 г. промысел осетровых у побережья Туркменистана не осуществлялся (Иванов, Мажник, 1997).

Наибольшее значение по численности мигрирующих на нерест производителей осетровых и по промысловым уловам (75–78 % от общего вылова по бассейну) имеет Волго-Каспийский район. Река Кура практически потеряла значение для промысла осетровых. В реки Терек и Сулак производители севрюги мигрируют в небольшом количестве (Ходоревская, 1997).

В Волго-Каспийском районе по объему добычи преобладает русский осетр (60–70 %); промысловые уловы севрюги до 1989 г. были в 2,6–2,8 раза меньше. В последние годы вылов этих видов практически одинаков. Биомасса и численность севрюги незначительны, ее доля по массе в уловах всех добываемых видов не превышает 5,0–6,0 % (Ходоревская и др., 1997).

В различные периоды соотношение видов осетровых в уловах было неодинаково: в 1976–1981 гг. количество производителей осетра в уловах было в 3,5–4,0 раза выше, чем белуги и севрюги, а в начале 60-х гг. — всего в 1,2–1,5 раза (Коробочкина, 1964).

6.3. Основные тенденции изменения запасов осетровых в связи с влиянием ряда антропогенных факторов в Волго-Каспийском бассейне

У белуги наиболее многочисленными были поколения 1946–1955 гг. (Ходоревская, 1992). После зарегулирования стока Волги численность ее поколений сократилась, несмотря на ежегодное пополнение молодь, выращиваемой на рыбоводных заводах.

Численность и промысловый запас белуги в Каспийском море, с 1978 г. уменьшались (табл. 49). В 2002 г. при численности 11,6 млн. экз. промысловый запас белуги составил 156,16 тыс. т.

Биомасса нерестовой части волжской популяции белуги уменьшилась с 2,6 тыс. т в 1961–1965 гг. до 0,28 тыс. т в 1996–2002 гг., а численность — с 26 тыс.

Таблица 49. Промысловый запас (В, тыс. т.) и численность (N, млн. шт.) осетровых рыб в Каспийском море (Ходоревская и др., 1997; Власенко и др., 2003 а; Романов и др., 2005)

Годы	Белуга		Русский осетр		Севрюга	
	В	N	В	N	В	N
1978	261,2	12,1	546,6	60,5	408,6	69,7
1994	182,4	8,9	132,7	21,2	64,4	13,6
2002	156,16	11,6	157,78	33,43	46,3	15,6

Таблица 50. Динамика биомассы и численности нерестовых частей популяций осетровых в р. Волге (Ходоревская и др., 1997; Власенко и др., 2003б).

Годы	Биомасса нерестовой части популяции, тыс. т.			Численность нерестовой части популяции, тыс. экз.		
	Белуга	Русский осетр	Севрюга	Белуга	Русский осетр	Севрюга
1961–1965	2,6	13,2	5,3	26,0	860,3	535,4
1966–1970	2,6	22,2	5,3	26,0	1569,9	538,7
1971–1975	2,0	30,4	4,2	20,7	1983,3	490,0
1976–1980	1,6	45,2	5,1	16,6	2743,0	572,2
1981–1985	1,0	21,4	5,1	14,6	1072,0	626,3
1986–1990	0,8	16,2	5,9	12,7	717,7	683,1
1991–1995	0,5	7,0	2,9	7,0	354,8	289,2
1996–1997	0,20	1,4	1,0	2,0	102,0	132,0
1998–2002	0,28	2,0	1,0	2,8	105,0	130,0

до 2,8 тыс. экз. (Ходоревская, 1992; Власенко и др., 2003 б) (табл. 50). В последние годы наблюдалось некоторое увеличение численности мигрирующих производителей в результате вступления в промысел урожайных поколений 1980-х гг., а также сокращения неучтенного изъятия белуги.

В настоящее время основу пополнения запасов белуги составляет молодь, выращенная на волжских рыбоводных заводах (табл. 51). Если в начале деятельности этих заводов сеголетки белуги в северной части Каспийского моря встречались единично, то с 1961–1965 по 2002 г. их количество возросло с 2,26 экз. до 14,0 экз. на 100 тралений (табл. 52). Однако сохраняется и естественное размножение вида на оставшихся нерестилищах (табл. 53). Максимальный пропуск белуги к плотине Волгоградской ГЭС был в 1976–1990 гг. и составлял 2,4–2,7 тыс. экз. В настоящее время выше зоны промысла пропускается не более 400–700 экз. и, в основном, производителей озимой формы (табл. 54).

Русский осетр. Поколения этого вида, появившиеся в 1956–1960 гг., были наиболее многочисленными. В последующие годы масштабы его размножения на нерестилищах ниже Волгоградской плотины снизились. В 1961–1967 гг. в

Таблица 51. Выпуск молоди осетровых в р. Волгу рыбоводными заводами, млн. экз. (Мажник, Ковалева, 1986, 1987, 1992, 2000, 2001; Мажник, Мартынова 1999, 2000; Мажник и др., 1993, 1997, 2002; Мартынова, 1994, 1995, 1996, 1996, 1998; Справочник..., 1986; Уловы..., 1978, 1982, 1983, 1984, 1985, 1986; Шварцкопф, Головина, 2003; Шварцкопф, Ковалева, 2004)

Годы	Белуга	Русский осетр	Севрюга
1951–1955	–	0,8	–
1956–1960	0,4	5,2	0,4
1961–1965	3,97	10,1	9,7
1966–1970	13,1	14,2	17,0
1971–1975	11,9	26,6	18,2
1976–1980	13,3	32,4	17,2
1981–1985	19,4	35,0	18,3
1986–1990	16,2	40,8	13,0
1991–1995	10,1	42,0	8,5
1996–2000	11,33	27,4	14,9
2001–2005	3,06	33,83	13,38

Таблица 52. Вылов молоди осетровых (экз. за 100 тралений) в северной части Каспийского моря (Ходоревская, 1986; Власенко и др., 2001, 2003а)

Годы	Белуга	Русский осетр	Севрюга
1948–1950	0,2	59,7	18,3
1951–1955	0,76	91,6	31,2
1956–1960	0,92	124,6	50,4
1961–1965	2,26	77,4	59,8
1966–1970	4,46	37,6	43,3
1971–1975	6,32	22,8	27,2
1976–1980	5,6	22,0	14,0
1981–1985	18,0	46,0	23,0
1986–1990	14,0	29,0	15,0
1991–2000	11,2	24,0	7,0
2001–2002	14,0	18,0	12,0

дельте Волги численность молоди осетра, скатывающейся с нерестилищ, уменьшилась (Беляева, Лагунова, 1971). В Северной части Каспийского моря с 1958 по 1964 г. уловы молоди на одно траление снизились в 2 раза (Павлов А.В., 1970).

Сокращение численности русского осетра в Каспийском море наблюдалось на протяжении многих лет, к 1994 г. его численность, по сравнению с 1978 г. уменьшилась почти на 40 млн. экз. В 2002 г. численность русского осетра возросла до 33,4 млн. экз. (табл. 49). В наибольшей степени сокра-

Таблица 53. Ежегодный скат личинок осетровых* с нерестилиц Волги, млн. экз.

Годы	Белуга	Русский осетр	Севрюга
1961–1965	нд	нд	нд
1966–1970	**	363,02	661,2
1971–1975	**	291,9	449,06
1976–1980	3,4	276,44	843,66
1981–1985	1,4	170,28	493,52
1986–1990	3,31	276,18	461,36
1991–1995	0,38	46,16	346,92
1996–2000	1,05	31,31	124,9
2001–2005	1,45	27,99	162,68

* — коэффициент промыслового возврата личинок севрюги — 0,05 (Власенко, 1982; Вешев, 1998), осетра — 0,11 (Власенко, 1982) ** — наблюдения за нерестом белуги не проводились

Таблица 54. Среднее количество производителей осетровых (тыс. экз.), пропущенных на нерестилища Нижней Волги (Павлов А.В., Сливка, 1972, Ходоревская и др. 2002)

Годы	Русский осетр		Севрюга		Белуга*	
	За весну	За год	За весну	За год	За весну	За год
1962–1965	4,8	401	17,1	68,3	н/д	н/д
1966–1970	22,0	1192,0	53,1	133,9	н/д	н/д
1971–1975	15,3	1444,0	30,4	108,7	0,059	1,2
1976–1980	22,6	2053,0	52,0	177,4	0,187	2,7
1981–1985	44,4	582,0	103,9	176,6	0,58	2,4
1986–1990	37,1	322,0	125,4	230,0	0,86	2,6
1991–1995	24,3	214,2	67,7	126,9	0,95	2,0
1996–1997	1,84	57,4	6,5	58,3	0,15	0,4
1998–2002	3,1	59,0	9,0	50,0	0,1	0,65

* численность белуги дана без учета зимнего хода, н/д — нет данных.

щение промысловых запасов коснулось волжской популяции русского осетра. После введения запрета морского промысла в 1962 г. численность и биомасса ее производителей возросли более чем в три раза к 1976–1980 гг., а позднее они уменьшались (табл. 50). Если в 1977 г. вылавливалось 45,6 экз. за одно притонение речного закидного невода, то в 2002 г. вылавливалось всего 14,1 экз. за притонение (Павлов А.В., 1973; Журавлева, 2000; Власенко и др., 2003б).

Численность производителей яровой формы осетра, мигрирующих ранней весной на нерестилища Волги в 1966–1995 гг. варьировала от 15 до 44 тыс. экз.

В настоящее время она не превышает 2 тыс. экз. (табл. 54). Общее количество пропускаемых на нерестилища производителей сократилось до 59,4 тыс. экз., что явно недостаточно для полноценного естественного воспроизводства осетра (Ходоревская и др., 2000).

Начиная с 1986 г. выпуск сеголетков русского осетра в Волгу рыболовными заводами составлял ежегодно 40–42 млн. экз. (табл. 51). В 1986–1990 гг. совершенствование режима промысла позволило повысить промысловый возврат от естественного нереста до 4,7 тыс. т (Сливка, Шеходанов, 1984). Однако в последние годы масштабы естественного воспроизводства уменьшились, вследствие омоложения популяции, связанного с чрезмерным изъятием взрослых особей. В настоящее время средний возраст производителей осетра, мигрирующих в Волгу на нерест составляет 19 лет (в 1980-х гг. — 21–23 года), их средняя масса уменьшилась за последние 6 лет на 5,4 кг. Резко снизилась доля самок в промысловых уловах (Журавлева, 2000).

Северюга. Ее численность была более стабильна, чем русского осетра, но и у нее наблюдалось снижение численности рыб полученных от естественного нереста, с 344 тыс. экз. в 1956–1960 гг. до 305 тыс. экз. в 1961–1965 гг. и 276 тыс. экз. в 1966–1970 гг. (Довгопол, Озерянская, 1994).

Численность и промысловый запас северюги также снизились (табл. 49). Численность нерестовой части популяции северюги с 1986 г. по 1997 г. сократилась в 6,7 раза (табл. 50) (Ходоревская и др., 2000). Это привело к уменьшению количества производителей, пропускаемых на нерестилища, сохранившиеся после зарегулирования стока Волги. В 1986–1990 гг. на нерестилища мигрировало в среднем 230 тыс. производителей, а в 1996–1997 гг. всего 58 тыс. особей (табл. 54). Средний возраст производителей с 1992 по 1997 гг. снизился. В 1997–2002 гг. самки старше 25 и самцы — 21 года в уловах не встречались (Власенко и др., 2003б). Омоложение популяции происходило за счет изъятия рыб старших возрастных групп (Ходоревская и др., 2000).

Количество производителей северюги скатывающихся после нереста многократно сократилось, средний вылов этих рыб за одно притонение невода уменьшился с 1,4 экз. в 1986–1990 гг. до 0,04 экз. в 1996–1998 гг., в настоящее время они в уловах встречаются единично (Власенко и др., 2003б)

Таким образом, в течение многих лет наблюдалась тенденция уменьшения численности и биомассы каспийских осетровых с одновременным снижением плотности их скоплений в Каспийском море. В последние годы во многих районах Каспийского моря, где ранее осетровые были обычны, во время траловых съемок они не встречаются.

При анализе структуры нерестовых частей популяций осетровых, на которых базируется промысел, нами были условно выделены три возрастные группы: А) впервые нерестующие рыбы; Б) модальная возрастная группа, составляющая основу промысла; В) старшая возрастная группа (табл. 55). Условность такого разделения состоит в том, что в группу «впервые нерестующие

Таблица 55. Многолетние изменения возрастной структуры (в %) нерестовых частей популяций осетровых в р. Волга (возраст определен у 20647 экз. белуги, 67751 экз. русского осетра и 59882 экз. севрюги)

Годы промысла	Возраст, лет								
	Русский осетр			Севрюга			Белуга		
	Возрастные группы			Возрастные группы			Возрастные группы		
	А	Б	В	А	Б	В	А	Б	В
	7–13	14–22	>22	6–10	11–17	>17	11–17	18–26	>26
1962–1965	27,6	65,3	7,1	11,4	67,0	21,6	н/д	Н/д	н/д
1966–1970	24,5	71,5	4,0	7,3	76,0	16,7	33,1	50,0	16,9
1971–1975	13,5	75,0	11,5	15,9	70,0	14,1	31,9	53,0	15,1
1976–1980	4,2	79,6	16,2	12,5	74,0	13,5	26,3	57,6	16,1
1981–1985	4,7	72,7	22,6	11,3	76,0	12,7	38,6	49,7	11,7
1986–1990	10,5	58,2	31,3	14,5	74,2	11,3	43,3	44,9	11,8
1991–1995	15,3	51,0	33,7	16,2	72,6	11,2	47,6	48,7	3,7
1996–1997	26,4	58,4	15,2	30,8	64,9	4,2	41,7	49,5	8,8

рыбы» могут частично входить самцы, рано достигшие половой зрелости и идущие на нерест повторно.

У русского осетра в период 1962–1970 гг. наблюдалась высокая доля впервые нерестующих рыб (табл. 55), которую образовывали поколения 1949–1965 гг., появившиеся в основном до зарегулирования стока Волги или в первые годы после него.

В последующие годы промысла относительная численность этой группы снизилась, но в 1969–1985 гг. прослеживалось увеличение относительного количества рыб в модальной группе. Начиная с 1972 г. поколение 1949 г. и следующие за ним постепенно, переходили в старшую группу рыб, и относительная численность этой группы возрастала.

У белуги наблюдалось постепенное уменьшение доли рыб старшей возрастной группы. Минимальных значений она достигала в уловах 1991–1997 гг. Процент впервые нерестующих рыб увеличивался, по всей видимости, за счет молодежи, выращенной на рыбоводных заводах.

Наиболее стабильное соотношение рассматриваемых возрастных групп наблюдалось у севрюги (табл. 55).

В формировании промысловых запасов осетровых, мигрирующих в р. Волгу, можно выделить несколько периодов (Ходоревская, 1992):

1. Период до зарегулирования стока р. Волги плотиной Волжской ГЭС (г. Волгоград) в 1958 г. Пополнение запасов осетровых осуществлялось только за счет естественного воспроизводства. Численность поколений 1940–1958 гг. составляла у белуги — 20,0 тыс. экз., русского осетра — 700 тыс. экз. и у севрюги — 400 тыс. экз.

2. В период с 1959 по 1972 г., поколения осетровых формировались, в основном, за счет естественного воспроизводства. Этот период совпал с запретом морского промысла и началом деятельности осетровых рыбоводных заводов. Запрещение морского промысла стало мощным позитивным фактором, повысившим выживаемость молоди в море и численность поколений. Численность производителей осетровых поколений 1959–1972 гг. была максимальной: у русского осетра — от 907 до 600 тыс. экз.; у севрюги — от 334 до 450 тыс. экз., у белуги — от 5,7 до 11,0 тыс. экз.

Вследствие строительства Волгоградской плотины протяженность нерестовых миграций белуги, осетра и севрюги сократилась. Пополнение от естественного воспроизводства снизилось. Деятельность рыбоводных заводов стала весомым вкладом в формирование запасов осетровых. У белуги к концу этого периода основу пополнения составляли особи, полученные в результате искусственного воспроизводства.

3. Период с 1973 по 1977 г. может считаться критическим для пополнения всех видов осетровых, особенно русского осетра. Он характеризовался резким уменьшением естественного воспроизводства вследствие переполнения сохранившихся нерестилищ, вызвавшим массовую гибель выметанной икры (Власенко, 1979, 1979а), а также выживаемости молоди в результате понижения уровня моря, повлекшим увеличение солености и сокращение площадей нагула.

4. Период с 1978 по 1989 гг. характеризовался началом повышения уровня Каспийского моря, снижением его солености, увеличением площадей нагула молоди, что способствовало лучшей выживаемости поколений 1978–1989 гг. Выпуск молоди с рыбоводных заводов, расположенных в дельте р. Волги, к концу периода возрос до 19 млн. экз. белуги, 45,7 млн. экз. русского осетра, 18,0 млн. экз. севрюги. Вместе с тем, неблагоприятная экологическая обстановка способствовала сокращению пополнения от естественного нереста. Именно в эти годы было обнаружено массовое заболевание осетровых, оказавшее негативное влияние на воспроизводительную систему производителей (Романов и др. 1990; Романов, Шевелева, 1992, 1993). По мнению некоторых специалистов, данное заболевание явилось результатом хронической интоксикации осетровых (Лукьяненко, 1989). В 1981 г. были приняты дополнительные меры по изменению режима промысла и сокращению интенсивности изъятия, направленные на увеличение пополнения от естественного нереста.

5. Последующие годы, начиная с 1990 г. характеризуются резким повышением уровня браконьерства на побережье Каспийского моря и в реках бассейна. Отсутствие межгосударственного соглашения по Каспийскому морю усугубляет положение. Произошло разрушение сложившейся системы рационального использования биоресурсов, воспроизводства, охраны осетровых. Пополнение от естественного нереста сведено к минимуму. Объемы выпуска молоди с рыбоводных заводов снизились. В перспективе поколения этих лет будут малочисленны.

6.4. Влияние режима промысла на численность и структуру нерестовой части популяций осетровых в Волго Каспийском районе

Одной из первых мер по ограничению вылова осетровых в послевоенные годы было прекращение их специализированного промысла в Каспийском море в 1951 г. (Коробочкина, 1964).

До введения запрета морского промысла осетровых в 1962 г. доля промыслового изъятия половозрелых рыб достигала 80,0%, в основном изымались наиболее крупные особи осетровых. В результате средние масса и длина тела вылавливаемых рыб уменьшились: до 195,6 см у белуги; у русского осетра до 123,8 см (самок и самцов), масса самок до 21,3 кг, самцов — 11,7 кг; у севрюги длина тела до 129,3 см (самцы и самки), масса самок составляла 8,0 кг, самцов 6,6 кг. Доля самок в популяциях белуги и осетра сократилась до 35%, севрюги — до 40% (Бабушкин, Борзенко, 1951).

Морской промысел оказывал негативное влияние на формирование запасов осетровых, уничтожая огромное количество молоди (Третьяков, 1954; Танасийчук, 1957; Дико, 1958; Сибирцев, 1966; Песериди, 1972; Бердичевский 1963; Бердичевский и др., 1985), его запрет, введенный в 1962-1964 гг., способствовал сохранению молоди осетровых в Каспийском море.

В 1976–1980 гг. доля промыслового изъятия осетровых уменьшилась, интенсивность промысла была снижена, в том числе за счет сокращения числа тоневых участков на Волге с 83 в 1962 г. до 43 — в 1978 г. В результате этого в 1976–1980 гг. численность нерестовых частей популяций осетровых резко возросла, в частности у русского осетра до 2743 тыс. экз. В результате введенных ограничений промысла изменилась структура нерестовых частей популяций осетровых. Средние размеры вылавливаемых производителей осетровых увеличились (у самок и самцов белуги до 269,6 и 220,8 см; у осетра до 148,1 и 131,3 см; у севрюги 149,3 и 129,0 см соответственно). Доля самок увеличилась в популяции белуги до 42,4%, осетра — до 40,3%, у севрюги — до 32,2%. Режим промысла был установлен из расчета максимального вылова весной (более 70,0%), период летнего запрета длился с 1 июля до 31 августа.

После запрета морского промысла осетровых в 1962–1964 гг. состояние их запасов стабилизировалось и через 14–20 лет наметилось увеличение численности русского осетра и севрюги, улучшился качественный состав речных уловов повысилась численность повторно нерестящихся рыб, вдвое возросла средняя масса производителей белуги, осетра, севрюги. Это привело к общему росту уловов осетровых в реке (Коробочкина, 1964; Павлов А.В., 1970).

В 1981–1990 гг. доля промыслового изъятия белуги и севрюги снизилась незначительно по сравнению с предыдущим периодом — до 64,4% и 71,9% соответственно, изъятие осетра увеличилось до 57,7%. Последнее было связано с

удовлетворительным состоянием его запасов и естественного воспроизводства, а также высоким ежегодным выпуском молоди, выращиваемой на рыбозаводных заводах (до 40,8 млн. экз.). Процент самок в популяциях осетра и севрюги достиг максимума и составил 58,0 и 42,4%. Линейные размеры производителей самок и самцов белуги составляли 252,1 и 200,8 см, осетра — 160,4 и 132,6 см, севрюги — 151,8 см и 132,9 см соответственно. Промысел весной на Главном банке, основном миграционном пути осетровых, начинался с 15 мая и продолжался до 1 июля. Осенний промысел возобновлялся с 1 сентября и длился до ледостава.

С 1991 г. до настоящего времени наблюдается резкое сокращение численности и биомассы не только нерестовых частей популяций осетровых, но и общего запаса осетровых в Каспийском море вследствие увеличения интенсивности браконьерского промысла на местах нагула в море и реках бассейна. Величина промысловой смертности нерестовых частей популяций осетровых достигла 80,0%, т.е. вернулась к уровню, когда на Каспийском море существовал морской промысел. Резко сократилась доля самок в популяции белуги до 18–20%, у осетра — до 22%, у севрюги — до 20–25%. Наблюдается омоложение производителей всех видов осетровых, мигрирующих в Волгу. Средние размеры самок белуги уменьшились до 236,9 см, самок осетра — 155,8 см, самцов — 128,1 см, у севрюги до 144,4 и 127,8 см соответственно. Время официального промысла осетровых сократилось. Весенний промысел на Главном банке начинается с 15 мая и продолжается до 11 июня. Осенью лов начинается с 1 сентября. С 1999 г. интенсивность промысла в реке возросла как из-за браконьерского вылова, так и за счет увеличения числа тоневых участков на Главном банке с 43 в 1978 г. до 70 в 2000 г.

В настоящее время интенсивность нерестовой миграции осетровых в р. Волге значительно снизилась вследствие общего сокращения их численности и повышения изъятия легальным и нелегальным промыслом.

Очевидно, что режим промысла может оказывать влияние не только на численность и величину запаса промысловых объектов, но и на структуру их популяций. Это в полной мере относится и к анадромным видам осетровых Волго-Каспийского бассейна, образующим сезонные расы — яровую и озимую (Берг, 1934, 1953).

Нерестовая миграция яровых рас осетровых в Волгу начинается с конца января (у русского осетра и белуги), достигая в апреле-мае максимума. Они размножаются на нижних нерестовых грядах, расположенных от с. Сероглазовка до г. Красноармейска.

В условиях зарегулированного стока Волги эффективность нереста яровых рас значительно выше, чем у озимых в связи с более высоким качеством производителей, обусловленным отсутствием у них стрессового состояния за период зимовки под плотиной (Власенко, 1979).

Вместе с тем указанные нерестилища заполнялись яровыми осетровыми в незначительной степени (Власенко, 1979) вследствие низкой численности их

Таблица 56. Масса и плодовитость самок осетровых, мигрировавших на нерест в р. Волгу в 1979–1985 гг. (всего проанализировано 3654 экз. белуги, 14961 экз. русского осетра, 9615 экз. севрюги)

Месяц	Белуга		Русский осетр		Севрюга	
	Масса, кг	Плодовитость, тыс. икринок	Масса, кг	Плодовитость, тыс. икринок	Масса, кг	Плодовитость, тыс. икринок
апрель	161,9	923,5	24,6	289,1	10,0	245,0
май	104,7	754,8	27,4	319,2	12,4	251,0
июнь	91,5	561,6	27,3	320,2	10,4	249,0
июль	102,7	659,0	27,7	327,8	11,4	244,0
август	115,0	670,0	26,7	289,9	12,8	268,0
сентябрь	178,6	840,0	24,8	285,6	13,6	270,0
октябрь	143,6	1043,6	22,2	263,2	11,5	222,0

производителей, чрезвычайно интенсивно вылавливаемых в апреле-мае. Поэтому в нижней нерестовой зоне наблюдалась малая плотность икры, при одновременно высокой ее выживаемости.

Производители озимой расы имеют большую массу и плодовитость (табл. 56).

До зарегулирования стока Волги озимые расы осетровых размножались на нерестилищах, расположенных в районе г. Саратова и выше по течению. В современных условиях они вынуждены зимовать и нереститься в нижней зоне приплотинного участка Волжской ГЭС. Условия их зимовки крайне неблагоприятны в связи с резким изменением гидрологических и термических режимов, что приводило к резорбции половых продуктов у 30% производителей (Алтуфьев и др., 1984). После зимовки созревшие производители, нерестятся весной на приплотинных участках реки с весьма ограниченной площадью. Вследствие скопления большого количества производителей на этих нерестилищах в 1970–1980-е гг. (Сливка, Павлов, 1982) плотность кладок икры многократно превышала оптимальные значения (Державин, 1947), что приводило к гибели до 70,0% отложенной икры (Хорошко, Власенко, 1972; Новикова, 1989).

Таким образом, очевидно, что в современных условиях наиболее благоприятные условия для естественного воспроизводства в Волге имеют осетровые яровой расы.

Долгое время проблеме сохранения различных рас осетровых не придавалось должного значения и она не находила отражения в правилах рыболовства.

Правилами рыболовства в 1968 г. было введено лимитирование объема вылова осетровых и сроков их промысла, прием выловленных отнерестившихся производителей всех видов осетровых в течение всего года был запрещен, также был запрещен прием белуги с января до апреля. Однако в условиях одновременного лова на одних и тех же тоневых участках осетровых и частиковых видов рыб на Волге, происходило постоянное несоблюдение лимитов вылова не только отдельных видов осетровых, но и их сезонных рас.

С момента введения запрета лова осетровых в море в 1962 г. до 1981 г. режим промысла был направлен на чрезмерно интенсивный вылов (до 80–95%) яровой расы осетровых, мигрирующих на нерест весной, при одновременной охране озимой части популяции от вылова летом. Так, до 1981 г. весной количество тоневых участков было больше (43–83), чем осенью (24–33). Вследствие этого численность производителей яровой расы осетра к 1980 г. резко сократилась. По данным промысловой статистики вылов осетра в апреле 1970 г. составлял 0,63 тыс. т, а в 1979–1980 гг. всего 0,34 тыс. т. На основании этого были сделаны рекомендации по снижению интенсивности промысла осетровых весной и в 1981 г. был запрещен лов рыбы неводами, сетями и вентерями в русловой части Главного банка до 1 мая, а выше г. Астрахани до 15 мая. Разрешался лов осетровых редкоячейными неводами с 26 мая на 16 тоневых участках Главного и Кировского банков.

Разрешение летнего промысла не оказывало влияния на скат отнерестившихся производителей, так как наиболее интенсивно покатная миграция (73–90%) проходит по восточным рукавам дельты Волги (протока Бузан). Кроме того, запрет на прием скатывающихся после нереста производителей осетровых был сохранен.

Пятилетний опыт работы при режиме промысла, введенном в 1981 г., показал, что в результате прекращения неводного лова в апреле на Главном банке возросла численность пропускаемого на нерест ярового осетра и повысилась продуктивность нижней нерестовой зоны. Однако, эти нерестилища использовались яровым осетром не более, чем на 25% от их приемной мощности.

В этот период возросло промысловое изъятие озимых рас осетровых. Если в 1970-е гг. летом вылов русского осетра не превышал 2,5 тыс. т, то в 1981–1984 гг. его уловы возросли до 7,8 тыс. т, что явилось основной причиной уменьшения пропуска производителей озимой расы на нерестилища.

Таким образом, при небольшом количестве сохранившихся после зарегулирования стока Волги нерестилищ осетровых даже они оказались малоиспользуемыми независимо от места их расположения (Сливка, Шеходанов, 1984).

Максимальный эффект от режима промысла, введенного в 1981 г., был получен в 1981 и 1985 гг. Промысловый возврат от этих поколений русского осетра был наибольшим (табл. 57). Однако за пятилетие 1981–1985 гг. ожидаемого эффекта от введения нового режима промысла полностью достигнуто не было. У севрюги увеличение промыслового возврата от отложенной икры наблюдалось только для поколения 1981 г.

Изменение режима промысла совпало с началом сокращения численности русского осетра в целом по всему Каспийскому бассейну и особенно его яровой формы. Расчеты приемной мощности нерестилищ показали, что даже при условии одноразового в течение года использования нерестилищ могут нормально отнереститься 72,5 тыс. самок озимого и ярового осетра и 32 тыс. самок севрюги.

Таблица 57. Промысловый возврат осетровых поколений 1981–1985 гг.

Годы	Численность производителей яровой расы		Количество самок		Промысловый возврат от количества отложенной икры, тыс. т
	%	экз.	%	экз.	
Русский осетр					
1980	66,0	7475	42,8	3199	1,73
1981	65,0	12610	55,2	6921	3,26
1982	75,0	2625	47,7	1200	0,57
1983	66,7	3947	62,8	2479	1,11
1984	62,1	2074	61,2	1269	0,64
1985	65,0	17030	63,1	10745	3,35
Севрюга					
1980	100,0	15300	50,0	7650	0,50
1981	100,0	21050	42,2	8883	0,56
1982	100,0	11500	35,7	4105	0,26
1983	100,0	11100	33,1	3674	0,23
1984	100,0	6300	30,8	1940	0,12
1985	100,0	4700	35,8	1682	0,25

* Промвозврат определен для осетра при коэффициенте промвозврата 0,021, для севрюги — 0,011. Средняя индивидуальная абсолютная плодовитость осетра и севрюги принята равной соответственно 275,0 и 238,0 тыс. икринок.

Исходя из возможности трехразового использования нерестилиц в течение года, а также на основании данных о соотношении полов в 1981–1985 гг. и с учетом доли самок (30%), имеющих признаки резорбции икры, пропуск осетровых на нерестилица должен был составлять 131 тыс. экз., в том числе: 8,0 тыс. экз. белуги, 50 тыс. русского осетра и 73 тыс. экз. севрюги (Новикова, Ходоревская, 2000).

На основании результатов анализа естественного воспроизводства при измененном режиме промысла, в 1984 г. были даны новые рекомендации, направленные на его дальнейшее улучшение:

а) с целью сохранения яровых рас русского осетра и севрюги, наиболее продуктивных в условиях зарегулированного стока Волги, установить запрет на вылов осетровых на Главном банке с 1 до 15 мая;

б) для увеличения пропуска на сохранившиеся нерестилица производителей озимой формы осетра летнего хода сократить число тоневого участков на Главном банке с 16 до 10;

в) ввести полный запрет на промысел осетровых с 16 июня по 31 августа;

г) предусмотреть полное прекращение промысла в восточной части дельты Волги в период работы нижеволжского водodelителя.

В конце 1980-х гг. возникла необходимость прекращения работы малоэффективных тоневого участков, а также участков, расположенных в запретной для

Таблица 58. Промысловый возврат от естественного воспроизводства осетровых при различных режимах промысла

Показатели	Ед. измерения	Белуга	Русский осетр	Севрюга	Всего
при режиме промысла с 1962 по 1980 гг.					
Пропуск производителей	тыс. экз.	3,0	1320,0	120,0	1443,0
Промвозврат	тыс. т	0,3	5,6	2,1	8,3
при режиме промысла с 1981 по 1985 гг.					
Пропуск производителей	тыс. экз.	4,0	475,0	180,0	659,0
Промвозврат	тыс. т	0,5	3,7	2,0	6,2
при режиме промысла с 1986 по 1990 гг.					
Пропуск производителей	тыс. экз.	4,5	322,3	135,5	462,3
Промвозврат	тыс. т	0,5	4,7	2,3	7,5
при режиме промысла с 1991 по 1994 гг.					
Пропуск производителей	тыс. экз.	3,5	250,7	127,5	381,7
Промвозврат	тыс. т	0,28	0,7	1,5	2,48
при режиме промысла с 1995–1999 гг.					
Пропуск производителей	тыс. экз.	1,16	45,0	49,2	95,36
Промвозврат	тыс. т	0,07	0,12	0,9	1,09

рыболовства зоне (участки «Ватага», «Белячья»). Были ликвидированы 7 тоней, дающие низкие уловы осетровых на Главном банке и 3 на Кировском банке.

Результаты работы в этом режиме промысла, введенном в 1986–1990 гг., показали, что при меньшем количестве пропускаемых на нерест производителей промысловый возврат от отложенной ими икры увеличился (табл. 58).

Начиная с 1991 г. эффективность естественного воспроизводства осетровых резко снизилась (Распопов и др., 1992, 1994, 1995). Режим промысла постоянно нарушался промышленностью, поэтому увеличение времени летнего запрета с 15 июня до 31 августа не дало положительных результатов. С 1995 г. численность пропускаемых на нерестилища производителей осетровых снижалась, что привело к снижению величины промыслового возврата от естественного нереста.

С 1999 г. промысел осетровых лимитируется Общими допустимыми уловами, утверждаемыми Правительством Российской Федерации. Согласно приказу Государственного Комитета Российской Федерации по рыболовству, специа-

лизированный промысел осетровых с 2000 г. запрещен. Их вылов возможен только в качестве прилова при промысле других видов рыб, причем вылов белуги в коммерческих целях запрещен и разрешен только для научно-исследовательских целей и искусственного воспроизводства.

Установлено, что между добычей осетровых в реке ее водностью существует отрицательная связь, поскольку в многоводные годы уловистость речных закидных неводов уменьшается (Ходоревская, 1986). Коэффициент общей смертности севрюги, вычисленный по методу Ф.И. Баранова (1918), варьировал от 0,6 до 0,89 и достигал максимальных величин в маловодные годы (Ходоревская, 1986). Следовательно, именно в маловодные годы необходимо особенно строго соблюдать режим промысла осетровых, не допуская перелова.

До 1980 г. доля общего изъятия нерестовой части популяции осетровых, мигрирующих в Волгу, легальным и нелегальным промыслом неодинакова и составляла: у белуги — 40–70%; русского осетра — 15–30 % и севрюги — 70%. С 1981 г. по 1990 г. эта доля у осетра возросла до 70%, у севрюги уменьшилась до 60%, а у белуги она осталась прежней.

В настоящее время наряду с официальным промыслом, интенсивность которого регулируется на основании расчетных данных, действует нелегальный нерегулируемый промысел многократно превышающий официальный. После 1991 г. в среднем за год браконьерами истреблялось 14,93 тыс. т русского осетра, что значительно выше его официального годового вылова. В 1989–1994 гг. браконьерами в реках Волга и Урал уничтожалось в среднем за год по 10,0 тыс. т севрюги. Таким образом, даже без учета белуги, браконьерами в первые годы после распада СССР изымалось по 25,0 тыс. т осетра и севрюги в год (Сливка и др. 1999; Зыкова и др. 2000).

При различных режимах промысла осетровых изменялись не только доля разных сезонных рас в уловах и возрастная структура популяций, но и соотношение полов. Самцы исследованных видов осетровых достигают половой зрелости раньше, чем самки (Никольский, 1976; Бабушкин, Борзенко, 1951 и др.). Продолжительность их жизни меньше. Поэтому среди особей одной генерации самцы раньше вступают в промысел и раньше элиминируются им. Среди крупных особей старших возрастных групп преобладают. В период интенсивного морского промысла произошло снижение возраста, размеров и массы белуги, доля самок среди ее производителей снизилась с 50 % в 1931–1936 гг. до 15,0% в 1937 г. (Бабушкин, 1964). Послевоенный период характеризовался увеличением доли самок в нерестовой части волжской популяции белуги. После прекращения морского промысла с 1971 по 1983 гг. доля самок белуги в уловах производителей увеличивалась (с 27,7 до 53,8%) (Каспийское море, 1989). С 1984 по 2000 г. она снизилась до 13,0%.

В нерестовой части популяции севрюги процент самок в период морского промысла был не высок, так как большая часть рыбы вылавливалась в незрелом возрасте и до половозрелого состояния доживало не более 35,0% самок

севрюги. После прекращения морского промысла в 1962 г. до 1986 г. доля самок севрюги в уловах на Волге не превышала 40,0%. И только после того, как численность и биомасса популяции стабилизировались и промыслом стали облавливаться урожайные поколения, процент самок увеличился до 42,0–44,0 % (в 1986–1995 гг.). После 1996 г. доля самок севрюги, мигрирующих в Волгу, резко сократилась (Довгопол, Озерянская, 2000) в результате их селективного изъятия нелегальным промыслом на миграционных путях в море и в 2000 г. не превышала 16,0%.

В нерестовой части популяции русского осетра в 1931–1938 гг. доля самок достигала 59,5%, а с 1956 по 1980 г. снизилась до 35–40,3%. Снижение доли промыслового изъятия русского осетра в годы повышения его численности (1976–1980гг.) сопровождалось увеличением процента самок в нерестовой части популяции в среднем до 58% (1986–1990 гг.). Увеличение доли изъятия официальным промыслом и нелегальный селективный вылов снизили процент самок в нерестовой части популяции русского осетра до 13,3% в 2000 г. (Журавлева, Иванова, 2000).

Таким образом, в Волго-Каспийском бассейне после зарегулирования стока Волги наблюдалось две противоположные тенденции в формировании запасов анадромных видов осетровых. Во-первых, увеличение их численности в результате запрета промысла в море, повысившего выживаемость поколений, появившихся до строительства плотин. Во-вторых, последующее снижение численности и запасов этих видов в результате недостаточного воспроизводства, как естественного, так и искусственного, а также вследствие чрезмерного вылова в последние полтора десятилетия. В настоящее время целесообразно ограничить вылов анадромных видов осетровых в Каспийском бассейне количеством рыб, необходимых для обеспечения искусственного воспроизводства и мониторинга состояния их популяций. Гидростроительство и промысел привели к изменению структуры популяций волжских осетровых, включая соотношение полов, возрастной состав и соотношение сезонных рас. Изменение режима промысла оказывало существенное влияние на величину запасов осетровых и структуру их популяций в период наблюдений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей монографии авторами обобщены результаты многолетних работ по выявлению закономерностей и механизмов нерестовой, посленерестовой миграций осетровых, покатной миграции их молоди в Волге, а также особенностей нагульных миграций и распределения исследованных видов в Каспийском море.

Наличие яровых и озимых рас и большая протяженность нерестовых миграций до зарегулирования Волги указывают на то, что анадромным видам - белуге, русскому осетру и севрюге были свойственны одношаговые и двухшаговые анадромные нерестовые миграции. Зарегулирование стока Волги не привело к исчезновению сезонных рас, но резко сократило протяженность нерестовых миграций белуги, осетра и севрюги. Если ранее их протяженность у белуги и русского осетра составляла до 3500 км, а севрюги до 2200 км, то в настоящее время она ограничивается Волгоградской плотиной и не превышает 750 км. Кроме того, в связи со сбросом холодных вод из нижних горизонтов Волгоградского водохранилища, нерестовая миграция у всех осетровых сместилась на более поздние сроки (на 2–4 недели).

Установлено, что нерестовые миграции осетровых, связанные с движением рыб против течения, определяются реореакцией, а распределение производителей в речном потоке в процессе нерестовой миграции — их плавательной способностью и скоростной структурой потока. Эти миграции осетровых протекают круглосуточно, что характерно для донных рыб, имеющих тактильный механизм ориентации в потоке. Максимальная интенсивность миграции наблюдается в сумеречный, ночной и предрассветный периоды, днем ее интенсивность снижается.

Проведенное исследование позволило выявить ведущие внешние стимулы нерестовой миграции у анадромных видов осетровых и показать, что ряд параметров этой миграции (суточная динамика, распределение рыб в речном потоке) сходны у яровых и озимых рас. Яровые расы мигрируют на нерест при высоком уровне воды и относительно низкой температуре, а озимые, наоборот, при низком уровне воды и высокой ее температуре. Анализ множественной корреляции показал, что связь интенсивности нерестовой миграции у этих форм с факторами среды различается и определяется ее сроками. У яровой белуги связь интенсивности миграции с температурой воды отрицательная, а у озимой расы такая связь не обнаружена. У озимой расы русского осетра связь интенсивности нерестовой миграции и уровня воды отрицательная, у яровой расы она отсутствует. Интенсивность нерестовой миграции осетра отрицательно скоррелирована не только с уровнем воды в реке, но и со скоростью его падения после паводка и повышения в начале паводка; последнее справедливо и для белуги. Для яровой и озимой рас севрюги характерна положительная связь ин-

тенсивности нерестовой миграции с температурой воды. Связь интенсивности нерестовой миграции этих рас с уровнем воды неодинакова - у яровой севрюги она положительная, а у озимой — отрицательная.

Наблюдаемые различия в сроках нерестовой миграции между видами и сезонными расами осетровых, можно интерпретировать, как адаптивные, позволявшие озимым формам, нерестившимся до зарегулирования реки на участках среднего и верхнего течения Волги, уменьшать расходы энергии за счет перемещения при пониженной скорости течения реки.

Выявлены общие черты посленерестовой миграции разных видов осетровых, а также межвидовые отличия и изменения, связанные с зарегулированием стока Волги. Общими для исследованных видов осетровых особенностями посленерестовой миграции являются следующие. После нереста производители мигрируют вниз по течению по фарватеру реки, рукавов или проток дельты. В дельте Волги пути посленерестовой миграции производителей осетровых не совпадают с путями их нерестовой миграции и пролегают преимущественно в восточных рукавах дельты. Распределение мигрирующих после нереста производителей в русле реки и ее рукавах зависит от скорости течения. В первой половине лета, когда скорости течения в Волге и в восточном рукаве дельты — Бузаны наиболее высоки, интенсивность ската здесь приблизительно одинакова. С уменьшением скорости течения в восточной части дельты до 0,3 м/с, большинство производителей предпочитает двигаться по этому рукаву. Сроки и продолжительность посленерестовой миграции производителей осетровых зависят от сроков и продолжительности их размножения, а также от ряда факторов среды. При повышенных температурах воды миграция начинается раньше и быстрее заканчивается. Увеличение скорости течения в годы с большим объемом весеннего половодья, сокращает длительность миграции у всех исследованных видов осетровых.

Межвидовые различия в особенностях посленерестовой миграции осетровых, а также изменения, связанные с зарегулированием стока Волги, сводятся к следующему. До зарегулирования стока реки производители белуги после размножения лишь на непродолжительное время задерживались в районе нерестилищ, а затем преодолевали значительное расстояние от нерестилищ до взморья за 3–4 месяца. Они не оставались на зимовку в реке, и в процессе движения к морю начинали питаться заканчивая миграцию уже не такими истощенными, как в ее начале. В условиях зарегулированного стока Волги производители белуги также задерживаются на нерестилищах после размножения и начинают питаться в реке, но при этом часть производителей белуги зимует в реке и мигрирует на следующий год после нереста. Это в настоящее время характерно только для белуги. До зарегулирования стока Волги производители озимой расы русского осетра после размножения в верховьях реки двигались с оставками, задерживаясь на местах с обильной кормовой базой. В отличие от белуги, их посленерестовая миграция могла продолжаться на несколько лет.

После зарегулирования стока основная часть производителей русского осетра скатывается в море сразу же после нереста, лишь очень незначительная их доля задерживается в реке на 1–5 месяцев (с мая до октября). Производители севрюги, как до зарегулирования стока Волги, так и в настоящее время, после нереста практически не задерживаются в реке и не питаются. Среди исследованных видов осетровых скорость посленерестовой миграции севрюги максимальна.

Были обнаружены различия между жизненными стратегиями потамодромных и анадромных видов осетровых, проявляющиеся уже в раннем онтогенезе в процессе покатной миграции молоди и реализующиеся посредством комплекса морфологических и поведенческих механизмов.

Покатная миграция предличинок, личинок и мальков осетровых функционально представляет собой нагульную миграцию, в процессе которой происходит развитие, питание и рост молоди рыб.

Покатная миграция предличинок и личинок анадромных и потамодромных видов осетровых является пассивной. Осуществление покатной миграции определяется действием различных механизмов на разных стадиях онтогенеза. У предличинок и личинок наибольшее значение имеют так называемые механизмы первого порядка, способствующие выходу рыб в поток, которые обеспечиваются морфологическими адаптациями, неспецифическими врожденными и специфическими поведенческими реакциями (Павлов Д.С. и др., 1999). Ряд этих морфологических особенностей и поведенческих реакций можно интерпретировать как адаптации, направленные на ускорение покатной миграции (например, «свечки»), в то время как «затаивание» предличинок осетровых в галечном грунте замедляет миграцию и является защитной реакцией от хищников.

На более поздних этапах развития — у личинок и мальков — плавательная способность увеличивается, они имеют отрицательную плавучесть. Скат мальков анадромных видов осетровых происходит лишь во время их подъема в толщу воды, т.е. при потере тактильного контакта с дном. Следовательно, у мальков наряду с механизмами первого порядка, способствующим выходу рыб в поток, начинают действовать механизмы покатной миграции второго порядка (Павлов Д.С. и др., 1999). При этом реореакция «нейтрализуется» за счет прекращения тактильной связи с дном при подъеме рыб от дна в толщу воды. У потамодромного вида — стерляди такая «нейтрализация» отсутствует, что предотвращает их скат в море.

Установлено, что скорость покатной миграции мальков анадромных видов осетровых зависит от условий их питания. Они задерживаются на местах концентрации кормовых организмов, а голодание приводит к снижению их плавательной способности (сопротивляемости речному потоку) и переходу к активно-пассивной миграции. Пространственное распределение скатывающихся мальков в речном потоке формируется за счет горизонтальных и вертикальных перемещений (синхронно с кормовыми организмами и в противофазе с переме-

щениями хищников), которые могут быть отнесены к биологическим механизмам покатной миграции третьего порядка. При отсутствии корма в наибольшей степени возрастает скорость покатной миграции у белуги и севрюги. В целом полученные результаты дают возможность полагать, что покатная миграция мальков анадромных осетровых является активно-пассивной и связана с резким снижением плавательной способности у голодных рыб.

Полученные результаты позволили выявить различия в образе жизни анадромных и потамодромных осетровых уже на ранних стадиях онтогенеза, отражающие их разные жизненные стратегии. Они проявляются в том, что в процессе ската молоди анадромных видов осетровых происходит смена пассивной формы миграции на активно-пассивную, а также смена адаптивных механизмов, регулирующих скорость миграции. У потамодромного вида — стерляди покатная миграция молоди представлена лишь пассивной формой.

Таким образом, проведенные исследования позволили показать, что миграции осетровых Волго-Каспийского бассейна являются сложными комплексами адаптивных поведенческих реакций, различными для разных типов миграций и связанными с видовой принадлежностью мигрантов.

На основе анализа плотности распределения осетровых в Каспийском море были выявлены закономерности сезонного и суточного распределения осетровых в исследованной части моря. Показано, что распределение осетровых в Каспийском море имеет видоспецифические черты, претерпевает сезонные и суточные изменения и связано с такими абиотическими факторами, как температура, соленость и прозрачность воды, а также с глубиной нагульных участков. Распределение половозрелых особей и молоди также имеет отличия.

Установлено, что распределение осетровых в Каспийском море характеризуется стабильной локализацией мест их концентрации и нестабильной плотностью рыб, зависящей от изменения их численности. Наблюдающееся в последние годы снижение плотности рыб в традиционных местах концентраций связано с общим снижением их численности.

К настоящему времени много написано о сохранении численности осетровых и проблемах, связанных с массовым, крупномасштабным браконьерством. Совершенно очевидно, что проблему сохранения каспийских осетровых невозможно решить без совместных усилий всех прикаспийских государств.

Большое количество организаций, ответственных за сохранение осетровых на региональном и федеральном уровнях, оказались не способными снизить браконьерство в Российской Федерации. Катастрофическое уменьшение численности каспийских осетровых в последние 20 лет показало неэффективность запретительных мер, направленных на сохранение их запасов и недостаточность масштабов искусственного воспроизводства. Несмотря на уже многолетний запрет промысла, на рынках и в магазинах многие годы процветает торговля черной икрой. Поэтому авторы настоящей книги могут строить лишь пессимистические прогнозы в отношении осетровых рыб.

В имеющейся ситуации мало шансов достичь прогресса в сохранении и восстановлении численности и запасов каспийских популяций осетровых. Их, по-видимому, ожидает судьба азовских популяций, численность которых упала до критического уровня, а белуга более в уловах не встречается.

В условиях современной «рыночной экономики» и широкомасштабного браконьерства не ясны перспективы и пастбищного осетроводства, практиковавшегося до 1990-х гг. в каспийском и азовском бассейнах. Государство тратит значительные финансовые средства на искусственное воспроизводство осетровых, которые в подавляющем количестве вылавливаются браконьерами. Тем самым, государство экономически поддерживает нелегальный промысел, обеспечивая его ресурсной базой.

Выход из создавшейся ситуации представляется в широком развитии осетровой аквакультуры, способной вытеснить с внутреннего рынка России продукцию нелегального промысла. О том, что это возможно свидетельствует зарубежный опыт. В настоящее время в хозяйствах Германии, Франции, США, Италии, Уругвая производятся десятки тонн черной икры. Ее количество уже значительно превышает получаемое от рыб, пойманных в естественных водоемах. Именно экономические меры, направленные на развитие осетровой аквакультуры, представляются наиболее эффективными для сохранения осетровых России.

ЛИТЕРАТУРА

- Аладин Н.В. Плотников И.С. 2000. Палеолимнология и палеогалинность Каспия и предшествующих ему водоемов за последние 15 миллионов лет // Каспийский научный университет. Научный бюллетень. № 1. Изд-во КаспНИРХ. С. 51–63.
- Алеев Ю.Г. 1963. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Наука. 247 с.
- Алигаджиев М.М. 1989. Жизненные формы полихет Каспийского моря // Биологические ресурсы Каспийского моря. Махачкала. ДагФАН СССР. С. 14–17.
- Алтуфьев Ю.В., Дубовская А.В., Шевелева Н.Н. 1984. Влияние работы нижеволжского вододелиителя на функциональное состояние воспроизводительной системы мигрирующих к местам нереста осетровых // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань. Типогр. «Волга». С. 10–12.
- Алявдина Л. А. 1951. К биологии и систематике осетровых рыб на ранних стадиях развития // Тр. Саратовского отделения Касп. филиала ВНИРО. Т. 1. С. 14–32.
- Алявдина Л.А. 1956. Биологическая характеристика волжского осетра в период размножения // Тр. Саратовского отделения ВНИОРХ, 4 С. 232–253.
- Андрияшев А.П. 1944. Определение естественного удельного веса рыб // Докл. АН СССР. Т. XIII. № 2. С. 44–48.
- Артюхин Е.Н. 1983. Дифференциация популяции персидского осетра и перспективы его заводского разведения на Волге // Биологические основы осетроводства. М., Наука, с. 54–61.
- Артюхин Е.Н. 1988. Об особенностях и происхождении летнего нереста у осетровых // Вопросы ихтиологии. Т. 28. Вып. 5. С. 717–723.
- Артюхин Е.Н., Андронов А.Е. 1990. Морфобиологический очерк зеленого осетра — *Acipenser medirostris* (Chondrostei, Acipenseridae) из реки Тумнин (Датта) и некоторые аспекты экологии и зоогеографии осетровых // Зоол. журн. Т. 69. Вып. 12. С. 81–90.
- Атлас океанов. 1974. Т. 1. Тихий океан. М.: ГУНиО. 302 с.
- Атлас океанов. 1977. Т. 2. Атлантический и Индийский океаны. М.: ГУНиО. 306 с.
- Атлас океанов. 1977. Т. 3. Северный Ледовитый океан. М.: ГУНиО. 184 с.
- Бабурина Е.А. 1957. Развитие глаз и их функция у осетра и севрюги // Труды института морфологии животных им. А.Н. Северцова. Т. 20. С. 148–187.
- Бабурина Е.А. 1972. Развитие глаз у круглоротых и рыб в связи с экологией. М.: Наука. С. 1–145.
- Бабушкин Н.Я. 1964. Биология и промысел каспийской белуги // Тр. Всесоюзного н.-и. ин-та морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО). Т. 52. Сб. 1. С. 183–259.
- Бабушкин Н.Я, Борзенко М.П. 1951. Осетровые рыбы Каспия. М.: Пищепромиздат. С.67.
- Баженов А.П. 1906. Осетр и белуга на Средней Волге // Вестник рыбной промышленности. № 1. СПб. 83 с.
- Байдин С.С., Линберг Ф.Н., Самойлов И.В. 1956. Гидрология дельты Волги. Л.: Гидрометиздат. 331 с.
- Баранникова И.А. 1950. О различии в функции базофильных клеток гипофиза курунского осетра различных биологических групп // Доклады АН СССР. Т. 74. Вып. 5. С. 1033–1036.
- Баранникова И.А. 1957. Биологическая дифференциация стада волго-каспийского осетра. (В связи с задачами промышленного воспроизводства в дельте Волги) // Уч. зап. Ленинградск. гос. ун-та. Сер. биол. наук. Вып. 44. Ч. 1. № 228. С. 54–71.

- Баранникова И.А. 1964. О миграционном импульсе у осетровых // Вопросы ихтиологии. Т. 4. Вып. 4(33). С. 716–722.
- Баранникова И.А. 1965. Экологическая гистофизиология эндокринных желез у рыб // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. Т. 48. Вып. 1. С. 3–18.
- Баранникова И.А. 1967. Функциональная детерминация миграционного поведения у рыб и ее значение в осуществлении внутривидовой и внутривидовой адаптивной радиации // Мат. к 3–5-му Всес. совещ. по экол. физиол., биох. и морф. Новосибирск.
- Баранникова И.А. 1968. Функциональные основы миграции рыб // Вестн. ЛГУ. Т. 9. Вып. 2. С. 69–73.
- Баранникова И.А. 1975. Функциональные основы миграции рыб. Л.: Наука. 210 с.
- Баранов Ф.И. 1918. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства // Известия отд. рыбоводства и научно-промысловых исследований. Т. 1. Вып. 1. С. 84–128.
- Батычков Г.А. 1965. Биологическая характеристика нерестовой популяции осетра в районе Волгограда // Труды Волгоградского отделения ГосНИОРХ. Т. 2. С. 78–89.
- Белевич Е.Ф. 1963. Новые острова Северного Каспия // Природа. № 9. С. 95–96.
- Беляев В.П. 1932. Осетр // Бюл. Всекасп. науч. рыбохоз. экспедиции. № 5–6. Баку. С. 66–76.
- Беляева В.Н., Лагунова В.С. 1971. Миграция молоди осетровых в дельте Волги // Труды ЦНИОРХ. Т. 3. С. 54–63.
- Беляева В.Н. Ходоревская Р.П. 1972. Поведение осетровых на ранних этапах онтогенеза // Труды ЦНИОРХ. Т. 4. С. 40–52.
- Бенинг А.Л. 1912. Улов стерляди бимтралом на Волжской биологической станции летом 1912 г. // Рыбопромысловая жизнь. Вып. 21–22.
- Бенинг А.Л. 1924. К изучению придонной жизни р. Волги // Монография волжской биол. станции Саратовского общества естествоиспытателей. 58 с.
- Берг Л.С. 1934. Яровые и озимые расы у проходных рыб // Изв. АН СССР. Отд. математики и естественных наук. № 5. С. 711–732.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т.1. М.-Л. Изд-во АН СССР. 466 с.
- Берг Л.С. 1953. О периодичности в размножении и распространении рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М. Изд-во АН СССР. С. 230–246.
- Бердичевский Л.С. 1963. Регулирование промысла и его биологические основы // Осетровое хозяйство в водоемах СССР. М. Изд-во АН СССР. С. 5–9.
- Бердичевский Л.С., Дементьева Т.Ф., Иоганзен Б.Г., Криксунов Е.А., Расс Т.С. 1985. История развития и современное состояние теории динамики популяций рыб // Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. М.: Наука. С. 12–28.
- Борзенко М.П. 1932. Севрюга (*Acipenser stellatus* Pall) // Бюлл. Всекаспийской научно-рыбохозяйственной экспедиции. Вып. 5–6. С. 77–84.
- Борзенко М.П. 1942. Каспийская севрюга (систематика, биология и промысел) // Изв. Азерб. рыбохоз. ст. 7. С. 24–44.
- Борзенко М.П. 1951. Распространение и рост стерляди в Каспийском море // Рыбное хозяйство. № 2. С. 44.
- Борзенко М.П. 1964. Современное состояние и прогноз изменений запасов севрюги в Каспийском море при зарегулированном стоке. // Труды ВНИРО. Т. 52. С. 259–286.
- Борисов П.Г. 1939. Из истории научно-промысловых ихтиологических исследований на морских и пресных водоемах СССР. М.: Высшая школа. 197 с.

- Букирев А.И. 1956. К истории камской ихтиофауны // Уч. зап. Московск. ун-та. Т. 11. Вып. 3. С. 75–82.
- Бурмакин Е.В., Тюрин П.В. 1959. О биологической классификации рыб // Вопросы ихтиологии. Вып. 13. С. 19–25.
- Васнецов В.В. 1953. Происхождение нерестовых миграций проходных рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.-Л. Изд-во АН СССР. С. 227–241.
- Вернидуб М. Ф. 1951. Морфофизиологические этапы развития яиц личинок осетровых рыб и их значение для рыбоводства // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук. Вып. 29. № 142. С. 75–106.
- Вешев П.В. 1989. Севрюга *Acipenser stellatus* Pallas // Монофауна и промысловые ресурсы. М.: Наука. С. 66–76.
- Вешев П.В. 1991. Эффективность естественного размножения севрюги *Acipenser stellatus* Pallas в условиях зарегулированного стока Волги // Вопросы ихтиологии. Т. 31. Вып. 2. С. 222–227.
- Вешев П.В. 1991. Качественный состав производителей и размножение волжской севрюги *Acipenser stellatus* в новых экологических условиях // Вопросы ихтиологии. Т. 31. Вып. 3. С. 442–450.
- Вешев П.В. 1992. Особенности распределения личинок севрюги в русле р. Волги // Биологические ресурсы Каспийского моря. Астрахань. Ротапринт БИВЦ «Каспрыба». С. 67–69.
- Вешев П.В. 1998. Экологические и рыбоохранные основы естественного воспроизводства севрюги в Нижней Волге в современных условиях // Автореф. дис. канд. биол. наук. Астрахань АГТУ. 26 с.
- Вешев П.В. 2000. Пополнение запасов севрюги Волго-Каспия от естественного воспроизводства // Осетровые на рубеже XXI века. Астрахань. Изд-во КаспНИРХ. С. 41–42.
- Винников Г.Ю., Власов Н.А. 1968. Каналы Северного Каспия ЦБТИ «Каспрыба» 90 с.
- Вовк Ф.И. 1966. Воспроизводство запасов осетровых рыб в нижнем бьефе плотины Волгоградской ГЭС им. XXII съезда КПСС // Тр. Волгоград. отд. ГосНИОРХ. Т. 2. С. 32–36.
- Водозова М.А. 1973. Исследования биологии заводской молоди осетровых в Р. Куре и Прикуринском районе моря с помощью массового мечения // Автореферат дис. канд. биол. наук. Баку. Ин-т зоологии АН АзССР. 31 с.
- Водохранилища и их воздействие на окружающую среду. 1986. / Г.В. Воропаев, А.Б. Авакян (ред.). М.: Наука. 367 с.
- Владимиров В.И. 1957. К биологической классификации рыб: проходные и полупроходные // Зоол. журн. Т. 36. Вып. 8. С. 1121–1125.
- Власенко А.Д. 1978. Воспроизводство осетровых и перспективы развития их сырьевой базы в Каспийском бассейне // Материалы шестого советско – японского симпозиума по вопросам аквакультуры и повышения биопродуктивности мирового океана. М.-Батуми. 7–21 окт. 1977. М. ВНИРО. С. 96–102.
- Власенко А.Д. 1979а. Влияние водности реки Волги на урожай севрюги // Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука. С. 122–130.
- Власенко А.Д. 1979б. Оценка величины пополнения запасов волжского осетра за счет естественного воспроизводства // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР. Тез. докл. Астрахань. 1979. С. 38–40.
- Власенко А.Д. 1982. Биологические основы воспроизводства осетровых в зарегулированной Волге и Кубани // Автореф. дис. канд. биол. наук. М. ВНИРО. 25 с.

- Власенко А.Д., Распопов В.М., Лагунова В.С., Красиков Е.В., Журавлева О.Л., Лепилина И.Н., Романов А.А., Иванова Л.А., Трусова Л.П., Федоров В.А. 2001. Оценка запасов каспийского осетра и прогноз его вылова на 2002 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Изд-во КаспНИРХ. Астрахань. С. 145–154.
- Власенко А.Д., Распопов В.М., Лагунова В.С., Красиков Е.В., Журавлева О.Л., Лепилина И.Н., Романов А.А., Иванова Л.А., Трусова Л.П., Федоров В.А. 2002. Оценка запасов осетра в Каспийском море и прогноз его вылова на 2003 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Изд-во КаспНИРХ. Астрахань. С. 156–168.
- Власенко А.Д., Левин А.В., Распопов В.М., Ходоревская Р.П., Журавлева О.Л., Довгопол Г.Ф., Калмыков В.М., Иванова Л.А., Озерянская Т.В., Калмыкова Т.В., Трусова Л.П., Абубикерова Р.Н., Шабанова Н.В., Пенькова И.В. 2003а. Состояние промысловых запасов осетровых, мигрирующих в реки России и прогноз возможной величины прилова осетровых на 2004 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Астрахань. Изд-во КаспНИРХ. С. 174–184.
- Власенко А.Д., Левин А.В., Распопов В.М., Ходоревская Р.П., Зыкова Г.Ф., Романов А.А., Красиков Е.В., Измайлова Н.А., Федоров В.А., Шведов В.В., Чуканов В.А., Шабанова Н.В., Пенькова И.В. 2003б. Оценка состояния запасов каспийских осетровых и прогноз их вылова на 2004 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Астрахань. Изд-во КаспНИРХ. С. 161–174.
- Гераскин П.П., Металлов Г.Ф., Шелухин Г.К., Алтуфьев Ю.В., Переварюха Ю.Н., Романов А.А., Аксенов В.П., Шевелева Н.Н., Дубовская А.В., Галактионова М.П. 2001. Современное физиологическое состояние каспийских осетровых // Рыбоводство и рыболовство № 1. С. 48–50.
- Гербильский Н.Л. 1953. Внутривидовые биологические группы осетровых и их значение для познания развития осетроводства в связи с гидростроительством // Труды Всес. Конф. по вопр. рыбн. хоз. Изд. АН. СССР. М. С.291–300.
- Гербильский Н.Л. 1957. Гистофизиологический анализ пищеварительной системы осетровых и костистых в раннем периоде развития и методика работы с личинками в рыбоводстве // Труды совещания по рыбоводству. М.: Пищевая промышленность. С. 13–27.
- Гербильский Н.Л. 1957. Пути развития внутривидовой биологической дифференциации, типы анадромных мигрантов и вопрос о миграционном импульсе у осетровых // Уч. зап. Ленинградск. гос. ун-та. Сер. Биол. наук. Вып. 44. Ч. 1. № 228. С. 11–32.
- Гербильский Н. Л. 1965а. Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения рыб // Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения животных. М.-Л.: Наука. 76 с.
- Гербильский Н.Л. 1965б. Сложные формы поведения как элемент видовых адаптаций // Сложные формы поведения. М.: Наука. С. 291–300.
- Гербильский Н.Л. 1965в. Теория биологического прогресса и ее использование в рыбном хозяйстве // Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука. С. 77–84.
- Гербильский Н.Л. 1972. Теория биологического прогресса осетровых и ее применение в практике осетрового хозяйства // Осетровые и проблемы осетрового хозяйства. М.: Пищевая промышленность. С. 101–111.
- Гершанович А.Д., Пегасов В.А., Шатуновский М.И. 1987. Экология и физиология молоди осетровых. М.: ВО Агропромиздат 216 с.
- Гинзбург Я.И. 1951. Речной период жизни молоди куринских севрюги и осетра // Рыбное хозяйство. 12. С. 35–38.

- Гинзбург Я.И. 1968. Скот молоди белуги, выпускаемой Волгоградским заводом и ее выедание хищными рыбами // Биологическое обоснование и принцип размещения заводской молоди осетровых в водоемах СССР. Астрахань. Изд-во Волга. С. 71–82.
- Голованов В.В. 1940. Северо-каспийский осетр // Рыбное хозяйство. № 5. С. 19.
- Городничий А.Е. 1955. Некоторые черты биологии молоди осетровых рыб реки Дона в условиях зарегулированного стока // Зоол. журн. Т. 34. Вып. 6. С. 1326–1333.
- Грановский С.И. 1970. Изменение донной фауны прибрежных зон островов апшеронского и бакинского архипелага Каспийского моря под влиянием нефтяного загрязнения. Баку: АКД.
- Гримм О.А. 1898. Каспийско-Волжское рыболовство. СПб. 136 с.
- Гуревич Г.М., Лопатин С.З. 1962. Добыча рыбы и морского зверя в Каспийском бассейне. Статистический справочник. Астрахань. 175 с.
- Данильченко П. 1940. Влияние волжского гидростроительства на запасы промысловых рыб Каспия // Рыбное хозяйство. С. 10.
- Державин А.Н. 1913. Материалы по ходу рыб в дельте р. Волги в 1910 г. // Тр. Ихтиологической лаборатории управления Касп.-Волжских рыбных и тюленых промыслов. Т. 2. Вып. 3. Астрахань. С. 15–18.
- Державин А.Н. 1922. Севрюга (*Acipenser stellatus* Pallas), биологический очерк // Известия Бакинской ихтиологической лаборатории. Т.1. Баку. 369 с.
- Державин А.Н. 1947. Воспроизводство запасов осетровых рыб. Баку. Изд-во АН Азерб. ССР. С. 248.
- Дико С.Н. 1952. О целесообразности рационального рыболовства в Северном Каспии. М. 20 с.
- Диксон Б.Н. 1908. Рыболовство в бассейне Волги выше Саратова // Рыболовство в 8-м смотрительском районе. СПб. Вып. 8.
- Дислер Н.Н. 1949. Развитие кожных органов чувств латеральной системы севрюги // Труды Ин-та морфол. животных АН СССР. Вып. 1. С. 333–362.
- Дислер Н.Н. 1960. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М.: Наука. 310 с.
- Довгопол Г.Ф., Вещев П.В., Озерянская Т.В. 1992. Численность поколений севрюги в условиях зарегулированного стока реки Волги // Повышение рыбопродуктивности внутренних водоемов Астраханской области. Астрахань. С. 26–27.
- Довгопол Г.Ф., Озерянская Т.В. 1994. О причинах снижения нерестовой части популяции волжской севрюги // Экосистемы морей России в условиях антропогенного пресса. Астрахань. С. 76–77.
- Довгопол Г.Ф., Вещев П.В., Озерянская Т.В. 2000. Рост севрюги при незначительной амплитуде колебаний объемов воспроизводства // Осетровые на рубеже XXI века. Изд-во КаспНИРХ. Астрахань. С. 48–49.
- Драгомиров Н. И. 1953а. Развитие личинок севрюги в период желточного питания // Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР. Вып. 10. С. 244–263.
- Драгомиров Н.И. 1953б. Основные черты возрастных изменений в поведении личинок осетровых рыб // Докл. АН СССР. Т. 93. Вып. 4. С. 725–728.
- Драгомиров Н. И. 1957. Личиночное развитие волго-каспийского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt // Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР. Вып. 20. С. 187–231.

- Драгомиров Н. И. 1961. Эколого-морфологические особенности личиночного развития белуги *Huso huso* L. // Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР, вып. 33. С. 72–93.
- Дубинин В.И. 1987. Миграция в пресноводной экосистеме // Экология № 5. С. 91–93.
- Дюжиков А.Т. 1960. Состав стада и размножение осетра на Волге ниже Волжской ГЭС им. Ленина // Тр. Саратовского отд. ГосНИОРХ. Т. 6. С. 76–116.
- Евгеньева Т.П. 2000. Патология мышечной ткани осетровых рыб. М.: ИПЭЭ РАН. 102 с.
- Егоров А. 1941. Байкальский осетр // Рыбное хозяйство № 5. С. 34–37.
- Елизаров Г.А. 1968. Состояние зимующего стада осетровых в нижнем течении Волги // Вопросы ихтиологии. Т. 8. Вып. 3(50). С. 531–541
- Журавлева О.Л. 1994. Замедление активности нерестового хода русского осетра в Волгу / / Экосистема морей России в условиях антропогенного пресса, включая промысел. Астрахань. С. 85–86
- Журавлева О.Л. 2000. Характеристика нерестовой части популяции русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt в условиях зарегулированного стока Волги. // Автореф. дис. канд. биолог. наук. М.: ВНИРО. 25 с.
- Журавлева О.Л., Иванова Л.А. 2000. Интенсивность миграции осетра различными банками дельты Волги. // Осетровые на рубеже XXI века. Астрахань. Изд-во КаспНИРХ. С. 51–52.
- Журавлева О.Л., Павлов А.В. 1983. Динамика нерестового хода и ската осетра в р. Волге в 1981 г. и качественная структура нерестовой части популяции // Комплексное использование биологических ресурсов Каспийского и Азовского морей. М. С. 33–35.
- Зайков Б.Д. 1948. Водный баланс Каспийского моря в связи с причинами понижения его уровня // Труды II Всесоюзного географического съезда. Т. II. С. 253–561.
- Зарянова Е.Б. 1951. Морфо-биологическая характеристика осетра на ранних стадиях развития в связи с различными способами инкубации икры. // Тр. Саратов. отд. Касп. фил. ВНИРО. Т.1. Саратов. С.113–145.
- Захаров С.С. 1975. Современное состояние численности осетровых в Северном Каспии. // Тр. ВНИРО. Т. CVIII «Биологическая продуктивность Каспийского моря». М.: Пищевая пром-ть. С. 99–108.
- Захарян Г.Б. 1969. Суточный ритм ската молоди осетровых в р. Куре. // Рыбное хозяйство. № 3. С. 16–18.
- Захарян Г.Б. 1971. Поведение молоди осетровых в р. Куре при ее скате // Материалы симпозиума «Биологические основы управления поведением рыб в связи с применением рыбозащитных и рыбопропускных сооружений» М. С. 24–26.
- Захарян Г.Б. 1972. Естественное размножение осетровых семейства Acipenseridae в условиях зарегулированной Куры. // Вопросы ихтиологии. Т. 12. Вып. 2. С. 282–290.
- Зонн И.С. 1999. Каспий: иллюзии и реальность М.: ТОО «Коркис», 467 с.
- Зуссер С.С. 1971. Суточные вертикальные миграции морских планктоноядных рыб. М.: Пищевая промышленность. 214 с.
- Зыкова Г.Ф., Журавлева О.Л., Красиков Е.В. 2000. Оценка неучтенного и браконьерского вылова русского осетра в р. Волга и Каспийском море // Осетровые на рубеже XXI века. Астрахань.: Изд-во КаспНИРХ. С. 54–56.
- Иванов В.П., Власенко А.Д., Катунин Д.Н., Мажник А.Ю. 1999. Концепция устойчивого развития и рационального использования биологических ресурсов Каспийского моря // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Результаты НИР за 1998 г. Астрахань.: Изд-во КаспНИРХ. С. 387–403.

- Иванов В.П., Мажник А.Ю. 1997. Рыбное хозяйство Каспийского бассейна (Белая книга). М. ТОО Рыбное хозяйство 40 с.
- Иванов С.Н., Печникова Н.В. 1967. Наблюдения за скатом молоди шипа в низовьях Амударьи // Вопросы ихтиологии. Т. 7. Вып. 4. С. 345–357.
- Иванов В.П., Сокольский А.Ф. 2000. Научные основы стратегии защиты биологических ресурсов Каспийского моря от нефтяного загрязнения. Астрахань. Изд-во КаспНИРХ. 180 с.
- Иоганзен Б.Г. 1947. Этюды по географии и генезису ихтиофауне Сибири. II. Эколого-географический очерк рыб бассейна реки Оби. // Уч. зап. Томск. Гос. ун-та. № 3. С. 43–60.
- Казанский В.И. 1925. Этюды по морфологии и биологии личинок рыб нижней Волги. // Тр. Астраханской научной ихтиологической лаборатории. Т. 5. Вып. 3. С. 1–125.
- Казанский Б.Н. 1962. Экспериментальный анализ сезонности размножения осетровых Волги в связи с явлением внутривидовой биологической дифференциации // Ученые записки ЛГУ. Сер. биол. Вып. 48. № 311. С. 19–45.
- Казанцева Г. В. 1981. О суточной и сезонной активности осетра в период нерестовой миграции в Волгу // Рациональные основы ведения осетрового хозяйства. Волгоград. Нижневожское изд-во. С. 95–96.
- Казанчев Е.Н. 1965. О распределении осетровых рыб в промысловой зоне Северного Каспия в связи с запрещением их морского лова. Тр. Касп. фил. ВНИРО. Т. 20.
- Калабухов Н.И. 1940. Суточный цикл активности животных // Успехи современной биологии. Т. 12. Вып. 1 24 с.
- Калабухов Н.И. 1950. Эколого-физиологические особенности животных и условий среды. Дивергенция некоторых эколого-физиологических признаков близких форм млекопитающих. Ч. 1. Харьков. 267 с.
- Калмыков В.А. 2005. Миграции, распределение, структура популяции и запасы стерляди (*Acipenser ruthenus* L.) Нижней Волги. // Автореф. дисс... канд. биол. наук. М. ИПЭЭ РАН. 24 с.
- Карагаева Б.Б., Лукьяненко В.И., Терентьев А.А. 1974. Динамика хода русского осетра в дельте Волги по данным иммунохимического исследования. // Тез. отчетн. Сессии ЦНИОРХ, Астрахань. С. 94–96.
- Касимов Р.Ю. 1961. Условные-безусловные рефлексы некоторых видов осетровых рыб. // Автореферат ... диссертации канд. биол. наук. Ленинград. ЛГУ. 24 с.
- Касимов Р.Ю. 1963. Изменение отношения к свету и температуре у некоторых видов куринских осетровых в раннем онтогенезе // Осетровое хозяйство в водоемах СССР. М.: Наука. С. 56–61.
- Касимов Р.Ю. 1970. Возрастные изменения условно-рефлекторной деятельности молоди осетровых рыб. // Тр. ВНИРО. Т. 69, вып 2. С. 24–36.
- Касимов Р.Ю. 1972. Влияние хищника на молодь осетровых разного размера. // Тр. Азерб. отдел ЦНИОРХ. Вып. 7. С. 65–76.
- Каспийское море. Ихтиофауна и промысловые ресурсы 1989. М.: Наука 289 с.
- Катунин Д.Н. 1992. Гидрологический режим и изменение экосистемы Каспийского моря в XX веке // Биологические ресурсы Каспийского моря. Астрахань Ротапринт БИВЦ «Каспрыба». С.160–162.
- Катунин Д.Н., Беспарточный Н.П., Хрипунов И.А. 1998. Особенности гидролого-гидрохимического режима Каспийского моря // Научные основы устойчивого рыболовства и

- регионального распределения промысловых объектов Каспийского моря. М. Изд-во ВНИРО. С. 9–25.
- Катунин Д.Н., Егоров С.Н., Хрипунов И.А., Кашин Д.В., Беспарточный, Н.П., Кравченко Е.А., Никотина Л.Н., Железцова Е.Г., Дулимов А.Б., Фесенко В.И., Азаренко А.В. 2003. Основные черты гидролого-гидрохимического режима Каспийского моря в 2002 году // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Астрахань. Изд-во КаспНИРХ. С. 14–37.
- Катунин Д.Н., Егоров С.Н., Кашин Д.В., Хрипунов И.А., Беспарточный Н.П., Кравченко Е.А., Никотина Л.Н., Железцова Е.Г., Фесенко В.И., Азаренко А.В. 2004. Основные черты гидролого-гидрохимического режима Каспийского моря в 2003 году. Астрахань. Изд-во КаспНИРХ. С. 32–39.
- Катунин Д.Н., Коротенко Г.М. 1981. Формирование зон пониженной солености Северного Каспия в условиях возможного дефицита водных ресурсов // Рыбохозяйственные основы территориального перераспределения водных ресурсов. М. ВНИРО. С. 33–38.
- Катунин Д.Н., Курочкина Т.Ф. 1997. Гидролого-гидрохимические и токсикологические исследования // Рыбное хозяйство. № 5. С. 18–19.
- Катунин Д.Н., Курочкина Т.Ф. 2000. Гидролого-гидрохимические и токсикологические исследования // Рыбное хозяйство. № 5. С. 18–19.
- Катунин Д.Н., Хрипунов И.А. 1976. Многолетнее распределение температуры, солености и прозрачности вод Северного Каспия. М.: Пищевая промышленность. С. 231.
- Катунин Д.Н., Хрипунов И.А., Беспарточный Н.П. 1994. Кислородный режим водных масс Каспийского моря в условиях повышения его уровня и антропогенного воздействия // Экосистема морей России в условиях антропогенного пресса, включая промысел. Астрахань. С. 102–104.
- Катунин Д.Н., Хрипунов И.А., Беспарточный Н.П., Галушкина Н.В., Никотина Л.Н., Кашин Д.В., Радованов Г.В. 1999. Особенности гидролого-гидрохимического режима нижнего течения реки Волги и Каспийского моря. Астрахань Изд-во КаспНИРХ. С. 15–25.
- Кесслер К.Ф. 1877. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-Каспийско-Понтической ихтиологической области // Тр. Арало-Каспийской экспедиции. Вып. 4. С. 312–343.
- Ким Ю.А. 2000. Современное состояние нерестовой популяции осетровых рыб в р. Урал // Осетровые на рубеже XXI века. Астрахань. Изд-во КаспНИРХ. С. 60–62.
- Кириков С.В. 1966. Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Наука. 448 с.
- Киселевич К.А. 1926. Промысловые рыбы Волго-Каспийского бассейна, их привычки и особенности // Издание Астрах. Губполитпросвета. Астрахань. 10 с.
- Козловский Д.А. 1956. О миграционном инстинкте у рыб // Зоологический журнал. Т. 35. Вып. 2. С. 266–274.
- Кожов М.М. 1952. Вертикальное распределение планктона и планктоноядных рыб оз. Байкал // Вопросы ихтиологии. Вып.2.
- Константинов К.Г. 1953. Биология молоди осетровых рыб Нижней Волги // Тр. Саратов. отд. Касп. фил. ВНИРО. Т. 2. С. 28–71.
- Константинов К.Г. 1968. Изменение фауны беспозвоночных Волги близ Саратова за последние 65 лет // Первая конференция по изучению водоемов бассейна Волги. Тольятти. С. 141–143.
- Коробочкина З.С. 1964. Основные этапы развития промысла осетровых в Каспийском бассейне. // Тр. ВНИРО. Т. 52. Сб. 1. С. 59–86.

- Коробочкина З.С. 1970. Распределение осетра и севрюги в Северном Каспии в зависимости от водности года. // Тр. ВНИРО т. 74. С. 125–133
- Книпович Н.М. 1921. Гидрологические исследования в Каспийском море в 1914–1915 гг. / Тр. Каспийской экспедиции 1914–1915 гг. СПб. Т.1. С. 943.
- Красиков Е.В. 1981а. Результаты мечения осетровых рыб в Волго-Каспийском районе в 1976–1980 гг. // Рациональные основы ведения осетрового хозяйства. Волгоград. Изд-во Волгоградская правда. С. 124–125.
- Красиков Е.В. 1981б. Некоторые данные о скорости движения осетра и севрюги во время нерестовой и покатной миграции // Рациональные основы ведения осетрового хозяйства. Волгоградская правда. С. 126–127
- Красиков Е.В., Федин А.А. 1996. Распределение и динамика численности осетровых в Каспийском море по результатам исследований в 1991–1995 гг. // Состояние и перспективы научно-практических разработок в области марикультуры России. Ростов на Дону. Изд-во ВНИРО С. 138–142.
- Краюшкина Л.С. 1967. Развитие эвригалинности на ранних этапах онтогенеза у осетра различных видов и экологических форм // Тр. ЦНИОРХ Т. 1. С. 181–195.
- Краюшкина Т.С., Дюбин В.П. 1974. Реакция молоди осетровых на изменение солености среды // Вопросы ихтиологии. Т. 14. Вып. 6(89). С. 1118–1124.
- Краюшкина Л.С. 1974. Ионный состав сыворотки крови и состояние хлоридсекретирующих клеток белуги *Huso huso* и ската *Dasyatis pastinaca* при адаптации к гипертонической среде // Физиология и биохимия низших позвоночных. Л.: Наука. С. 18–23.
- Краюшкина Л.С. 1983. Функциональная сформированность осморегуляторной системы молоди осетровых в зависимости от размеров и возраста // Биологические основы осетроводства. М.: Наука. С. 158–166.
- Краюшкина Л.С. 1998. Особенность осмотической и ионной регуляции у проходных морских осетров – коротконосого *Acipenser brevirostrum* Le Sueur и острорылового *Acipenser oxyrinchus* Mitchill (Acipenseridae) // Вопросы ихтиологии. Т. 38. N 5. С. 684–692.
- Краюшкина Л.С., Герасимов А.А., Смирнова А.В., 2001. Гипоосмотическая регуляция и особенности морфофункционального состояния почек и хлоридных клеток жабр у проходных морских осетров // Доклады РАН. Т. 378, N 3. С. 410–413.
- Краюшкина Л.С., Семенова О.Г., Панов А.А., Герасимов А.А. 1996. Функциональные особенности осморегуляторной системы молоди веслоноса *Polyodon spathula* (Polyodontidae). // Вопросы ихтиологии. Т. 36. N 6. С. 827–833.
- Краюшкина. Л.С., Герасимов А.А., Смирнова А.В. 2001. Гипоосмотическая регуляция и особенности морфофункционального состояния почек и хлоридных клеток жабр у проходных морских осетров // Доклады РАН. Т. 378. N 3. С. 1–4.
- Краюшкина Л.С., Петер Х., Науманн В., Семенова О.Г. 1989. Развитие осморегуляторной функции в онтогенезе севрюги *Acipenser stellatus* Pallas и возможное участие иммунореактивного АКТГ гипоталамуса в адаптации осетровых к морской среде. // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. Вып. 303. С. 140–151.
- Краюшкина Л.С., Семенова О.Г. 2006. Осмотическая и ионная регуляция у экологически различных видов осетровых (Acipenseriformes, сем. Acipenseridae) // Вопросы ихтиологии. Т. 46. № 1. С 113–124.
- Краюшкина Л.С., Моисеенко С.Н. 1977. Функциональные особенности осморегуляции экологически различных видов осетровых (семейство Acipenseridae) в гипертонической среде // Вопросы ихтиологии. Т. 17. Вып. 3 (104). С. 503–509.

- Крыжановский С. Г. 1949. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб. // Тр. Ин-та морфологии животных им. А. П. Северцова. Вып. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 3–332.
- Крыжановский С. Г. 1956. Материалы по развитию сельдевых рыб. // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. Вып. 17. С. 1–255.
- Кувшинников В.Д. 1937. Осетровые рыбы // Рыбные богатства Нижней Волги и пути их увеличения. Сталинград. Обл. изд-во. С.20–33.
- Кузьмичев С.А. 2005. Особенности осморегуляции у некоторых видов осетровых рыб при повышении солености // Автореф. дисс... канд. биол. наук. Москва. ИПЭЭ РАН. 25 с.
- Кузьмичев С.А., Новиков Г.Г., Павлов Д.С. 2005. Некоторые особенности осморегуляции молоди осетровых рыб // Вопросы ихтиологии. Т. 45. № 6. С. 844–853.
- Кулиев З.М., Зарбалиева Т.С. 2000. Современное состояние популяций осетровых в азербайджанском секторе Каспия // Осетровые на рубеже XXI века. Астрахань. Изд-во КаспНИРХ. С. 67–68.
- Курилов С.В. 1951. Увеличить запасы стерляди в бассейне Северной Двины // Рыбное хозяйство. № 4.
- Кушнаренко А.И. 2001. Экологические аспекты воспроизводства промысловых рыб Северного Каспия // Автореф.... дисс. докт. биол. наук. М. ВНИИПРХ. 50 с.
- Лагунова В.С. 1979. Динамика ската молоди осетра и севрюги в зависимости от гидрологических условий р. Волги // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР. Астрахань. Типогр. Волга. С. 127–129.
- Лагунова В.С. 2001. Экологические аспекты эффективности воспроизводства молоди осетровых в Волге в современных условиях // Экология молоди и проблемы воспроизводства каспийских рыб. М. Изд-во ВНИРО. С. 157–180.
- Латыпов Ю.Я. 1997. Уровень Каспийского моря изменяется // Вестник Российской Академии наук. Т. 67. № 12. С. 1082–1087.
- Лебедев В.Д. 1960. Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР. М. Изд-во МГУ. 402 с.
- Лебедев В.Д. 1969. Мировой океан как динамическая система. М. Вестник МГУ. Серия география. №6. С. 63–68.
- Левин А.В., Безрукавников О.П., Пироговский М.И. 1981. Особенности вертикального распределения осетровых в Северном Каспии // Рациональные основы ведения осетрового хозяйства. Волгоград. С. 143–144.
- Легеца М.И. 1966. Закономерности распределения осетровых рыб в Каспийском море // Тезисы докладов отчетной сессии ЦНИОРХ. Астрахань. Типогр. Волга. С. 47–49.
- Легеца М.И. 1969. Закономерности распределения и формирование численности осетровых в Каспийском море. Автореф. диссерт. на соис. ученой степени докт. биол. наук. Баку. Калининградский технический ин-т рыбн. пром. и хоз-ва. С.34.
- Легеца М.И. 1970. Количественное распределение осетровых (сем. Acipenseridae) в Каспийском море. // Тр. ЦНИОРХ. Т. 2. Изд-во Пищевая пром. С. 57–63.
- Легеца М.И. 1973. Распределение осетровых рыб в Каспии. // Вопросы ихтиологии. Т. 13. Вып. 6(83). С. 1008–1015.
- Легеца М.И. 1974. Итоги исследований динамики численности и научного обоснования рационального использования запасов каспийских осетровых // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ. Астрахань. С. 78–79.

- Легеза М.И., Маилян Р.А. 1972. Состояние запасов каспийских осетровых, их воспроизводство и использование в современных условиях // Биологические ресурсы Каспийского моря. Астрахань. С. 101–103.
- Лещева Т.С. 1967. Влияние освещенности на двигательную активность рыб // Поведение и рецепции рыб. М.: Наука С. 89–95.
- Линберг Г.У., Герд А.С. 1972. Словарь названий пресноводных рыб СССР на языках народов СССР и европейских стран. Л.: Наука. 368 с.
- Лобашев В.Е., Савватеев В.Б. 1959. Физиология суточного ритма животных. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 257 с.
- Лопатин С.И., Ворошилина Л.И. 1974. Добыча рыбы и морского зверя в Каспийском бассейне в 1961–1970 гг. Статистический сборник. Астрахань, КаспНИРХ. 103 с.
- Лукин А.В. 1947. Основные черты экологии осетровых в Средней Волге. Ч. 1. Аутэкология осетровых // Тр. об-ва естествоиспытателей при Казанском университете. Т. 57. Вып. 3–4. С. 39–43.
- Лукин А.В. 1949. Основные черты экологии осетровых в Средней Волге // Тр. Татарского отд. ВНИОРХ. Вып. 5. С. 3–48.
- Лукьяненко В.И. 1973. Внутривидовая дифференциация осетровых и ее значение для рационального ведения осетрового хозяйства // Тезисы отчетн. сессии ЦНИОРХ. Астрахань. С. 53–57.
- Лукьяненко В.И. 1989. Влияние загрязнения на условия обитания, нагула и воспроизводства волго-каспийских осетровых // Осетровое хозяйство в водоемах СССР. Астрахань. Изд-во Волга. С. 198–202.
- Лукьяненко В.И., Каратаева Б.Б., Терентьев А.А. 1973. Иммуногенетическая специфичность сезонных рас русского осетра. // Докл. АН СССР. Вып. 213. С. 458–461.
- Лукьяненко В.И., Дубинин В.И., Каратаева Б.Б., Терентьев А.А. 1974. О видовой принадлежности так называемого позднего ярового, или летненерестящегося, осетра на Волге. // Тез. отчетн. сессии ЦНИОРХ. Астрахань. С. 92–94.
- Мажник А.Ю., Ковалева С.А. 1986. Справочник статистических показателей добывающей рыбной промышленности Каспийского бассейна за 1987 г. Астрахань. 33 с.
- Мажник А.Ю., Ковалева С.А. 1987. Справочник статистических показателей добывающей рыбной промышленности Каспийского бассейна за 1986 г. Астрахань. 33 с.
- Мажник А.Ю., Ковалева С.А. 1992. Справочник статистических показателей добывающей рыбной промышленности Каспийского бассейна за 1988–1991 гг. Астрахань. 25 с.
- Мажник А.Ю., Шварцкопф Э.О., Мартынова С.Б. 1993. Справочник статистических показателей добывающей рыбной промышленности Каспийского бассейна за 1992 г. Астрахань. 25 с.
- Мажник А.Ю., Каплина А.А., Ковалева С.А. 1997. Уловы осетровых рыб и основные показатели заводского воспроизводства осетровой молоди за 1991–1995 гг. (статистико-экономический сборник). Астрахань. 98 с.
- Мажник А.Ю., Мартынова С.Б. 1999. Справочник статистических показателей добывающей рыбной промышленности Каспийского бассейна за 1998 г. Астрахань. 24 с.
- Мажник А.Ю., Ковалева С.А. 1999. Уловы осетровых рыб и основные показатели заводского воспроизводства осетровой молоди за 1998 год. Астрахань. 21 с.
- Мажник А.Ю., Мартынова С.Б. 2000. Добыча рыбы и нерыбных объектов в Каспийском бассейне в 1999 году (статистический справочник). Астрахань. 22 с.

- Мажник А.Ю., Ковалева С.А. 2001. Уловы осетровых рыб и основные показатели заводского воспроизводства осетровой молоди за 2000 год (статистико-экономический сборник). Астрахань. 18 с.
- Мажник А.Ю., Мартынова С.Б., Шварцкорф Э.О. 2002. Добыча рыбы и нерыбных объектов в Каспийском бассейне в 2001 году (статистический справочник). Астрахань. 29 с.
- Мартынова С.Б. 1994. Справочник статистических показателей добывающей рыбной промышленности Каспийского бассейна за 1993 г. Астрахань. 22 с.
- Мартынова С.Б. 1995. Справочник статистических показателей добывающей рыбной промышленности Каспийского бассейна за 1994 г. Астрахань. 24 с.
- Мартынова С.Б. 1996. Справочник статистических показателей добывающей рыбной промышленности Каспийского бассейна за 1995 г. Астрахань. 23 с.
- Мартынова С.Б. 1997. Справочник статистических показателей добывающей рыбной промышленности Каспийского бассейна за 1996г. Астрахань. 25 с.
- Мартынова С.Б. 1998. Справочник статистических показателей добывающей рыбной промышленности Каспийского бассейна за 1997 г. Астрахань. 25 с.
- Малинин Л.К. 1973. Скорость миграции рыб // Рыбное хоз-во. № 8. С. 16–17.
- Малютин В.С. 1980. Особенности экологии ленского осетра и пути его воспроизводства. / Дисс.. канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 159 с.
- Мантейфель Б.П. 1959. Адаптивное значение периодических миграций водных организмов // Вопросы ихтиологии Т. 13. С. 3–15.
- Мантейфель Б.П. 1961. Вертикальные миграции морских организмов. II: Об адаптивном значении вертикальных миграций рыб-планктофагов // Тр. ИМЖ АН СССР. Вып. 39. С. 5–46.
- Мантейфель Б.П. 1987. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М.: Наука. 272 с.
- Мантейфель Б.П., Павлов Д.С., Ильичев В.Д., Баскин Л.М. 1980. Биологические основы управления поведением животных // Экологические основы управления поведением животных. М.: Наука. С. 5–24.
- Марти Ю.Ю. 1972. Вопросы развития осетрового хозяйства в Каспийском море // Осетровые и проблемы осетрового хозяйства. М.: Пищевая промышленность. С. 124–151.
- Матвеев Б.С. 1953. О биологических этапах в постэмбриональном развитии осетровых рыб // Зоологический журнал. Т. 32. Вып. 2. С. 249–255.
- Мейснер В.И. 1933. Промысловая ихтиология. М.-Л.: Снабтехиздат. 192 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука. 250 с.
- Мирзоев М. 1932. Белуга *Huso huso*. Бюллетень Всекаспийской научной рыбохозяйственной экспедиции. № 5–6. Баку.
- Мировой водный баланс и водные ресурсы Земли. Л.: Гидрометеиздат. 1974. 638 с.
- Молодцова А.И. 2001. Питание осетра в Каспийском море // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Изд-во КаспНИРХ. Астрахань С. 125 – 129.
- Москаленко А.В. 1968. Характеристика гидрологического режима водоемов низовьев дельты Волги. // Тр. Астраханского гос. заповедника. Вып. 10. С. 36.
- Мусатова Г.Н. 1968. Попадание личинок севрюги в ирригационные системы р. Кубани // Биологическое обоснование и принципы размещения заводской молоди осетровых в водоемах. Астрахань. С. 675–687.
- Никольский Г.В. 1961. Экология рыб. М.: Высшая школа. 383 с.
- Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. М.: Высшая школа. 367 с.

- Никольский Г.В. 1976. О некоторых задачах ихтиологии в области разработки теоретических основ повышения продуктивности каспийских водоемов // Вопросы ихтиологии Т. 16. Вып. 2(97). С. 207–217.
- Новикова А.С. 1989. Эффективность размножения белуги в годы различной водности р. Волги // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань. С. 231–232.
- Новикова А.С. 1992. Современное состояние естественного воспроизводства белуги в нижнем течении р. Волги // Тезисы докл. первой международной конференции (сентябрь, 1992). Астрахань. 29 с.
- Новикова А.С., Ходоревская Р.П. 2000. Возможность и фактическое состояние естественного воспроизводства осетровых // Осетровые на рубеже XXI века. Изд-во КаспНИРХ. Астрахань. С. 86–87
- Осадчих В.Ф. 1965. Моллюск *Syndesmya ovata* в Северном Каспии // Тр. КаспНИРО. Т. 20. С. 35. М.: Пищевая промышленность. С. 35–39.
- Павлов А.В. 1964. Материалы по ходу и составу стада осетровых в р. Волге в 1958–1962 гг. // Тр. ВНИРО. Т. 54. Сб. 2.
- Павлов А.В. 1967. Численность нерестовой популяции осетровых, проходящих на места размножения в Волгу выше зоны промысла // Вопросы ихтиологии. Т. 7. Вып. 4 (45). С. 592–600.
- Павлов А.В. 1970. Оценка влияния нового режима промысла на запасы осетровых. // Тр. ВНИРО // Т. 71. С. 20–30.
- Павлов А.В. 1971. Биологическая характеристика нерестовой популяции волжского осетра и динамика хода и ската его производителей разными рукавами р. Волги в 1963–1968 гг. (сводка) // Актуальные вопросы осетрового хозяйства. Астрахань. С. 168–176.
- Павлов А.В. 1972. Анализ нерестовой популяции волжского осетра в 1968 г. // Труды ЦНИОРХ. Т. 4. С. 14–26.
- Павлов А.В. 1973. Результаты наблюдений за численностью и составом нерестовой популяции волжского осетра в 1972 г. // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ. Астрахань. Типогр. Волга. С. 77–79.
- Павлов А.В. 1974. Динамика численности и состава нерестовой популяции волжского осетра в 1973 г. // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ. Астрахань. Типогр. Волга. С. 111–112.
- Павлов А.В., Елизаров Г.А. 1967. Результаты мечения осетровых рыб в Волго-Каспийском районе в 1958–1965 гг. // Мат. докл. науч. сессии ЦНИОРХ. Баку. С. 23–25.
- Павлов А.В., Елизаров Г.А. 1968. Результаты мечения осетровых в Волго-Каспийском районе // Рыбное хоз-во, №2, с.29–31.
- Павлов А.В., Елизаров Г.А. 1969. Изучение биологии волжского осетра путем массового мечения // Вопросы ихтиологии. Т. 9. Вып. 3(56). С. 462–474.
- Павлов А.В., Захаров С.С. 1968. 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. С. 49–54.
- Павлов А.В., Захаров С.С. 1971. Распределение, качественный состав и численность осетровых в Северном Каспии в 1967 г. // Тр. ЦНИОРХ. Т. 3. М.: Пищевая промышленность. С. 235–268.
- Павлов А.В., Довгопол Г.Ф., Распопов В.М., Журавлева О.Л. 1986а. О возрастном составе белуги, осетра и севрюги в р. Волге за последние пять лет (1981–1985 гг.) // Формиро-

- вание запасов осетровых в условиях комплексного использования водных ресурсов. Кр. тез. к докл. к предст. Всес. сов. в окт. Астрахань. 1986а. С.250–252.
- Павлов А.В., Журавлева О.Л. 1986. Характеристика качественной структуры нерестового стада русского осетра в р. Волге за последние пять лет (1981–1985 гг.) // Формирование запасов осетровых в условиях комплексного использования водных ресурсов. Кр. тез. к докл. к предст. Всес. сов. в окт. Астрахань. 1986. С. 244–247.
- Павлов А.В., Сливка А.П. 1972. Миграция осетровых (Acipenseridae) в Волге зимой // Вопросы ихтиологии. Т. 12. Вып. 3. С. 584–588.
- Павлов Д.С. 1966. Особенности миграции полупроходных рыб // Вопросы ихтиологии. Т. 6. Вып. 3. С. 528–539.
- Павлов Д.С. 1969. Попадание молоди рыб в насосные установки в связи с особенностями ее поведения и ориентации в потоке воды // Вопросы ихтиологии Т. 9. Вып. 2 (55). С. 310–317.
- Павлов Д.С. 1972. О взаимосвязи особенностей проявления безусловно-рефлекторной реакции на течение с экологией животного // Поведение животных. М.: Наука. С. 43–45.
- Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука. 1979. 319 с.
- Павлов Д.С. 1986. Миграции рыб во внутренних водоемах и их связь с течениями // Журнал общей биологии. Т. 47. № 2. С. 173–182.
- Павлов Д.С., Нездолий В.К., Ходоровская Р.П., Островский М.П., Попова И.К. 1981. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука. 320 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Соколов Л.И., Алексеев С.С. 1994. Редкие и исчезающие животные. Рыбы. М.: Высшая школа. 333 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. 1999. Покатная миграция рыб через плотины ГЭС. М.: Наука. 256 с.
- Павлов Д.С., Пахоруков А.М. 1973. Биологические основы защиты рыб от попадания в водозаборные сооружения. М.: Пищепромиздат, 208 с.
- Павлов Д.С., Рубан Г.И., Соколов Л.И. 2000. Типы нерестовых миграций осетрообразных рыб (Acipenseriformes) мировой фауны. // Осетровые на рубеже XXI века. Тез. докл. межд. конф. Астрахань. Изд-во КаспНИРХ. С. 24–26.
- Павлов Д.С., Сабуренков Е.Н. 1974. Скорости и особенности движения рыб // Основные особенности поведения и ориентации рыб. М.: Наука. С. 155–187.
- Пальгуй В.А. 1992. Состояние и причины сокращения запасов каспийских осетровых по материалам 1983–1991 гг. // Биологические ресурсы Каспийского моря. Астрахань Изд-во Волга. С. 292–297.
- Пашкин Л.М. 1968. Распределение, относительная численность и некоторые черты биологии белуги в Северном Каспии в 1948–1966 гг. // Тез. докл. научн. сессии ЦНИОРХ, посвященной 50-летию Великой Октябр. социал. революции. Баку. С.67–69.
- Перепелкин В.Н. 1970. Зимовальный период осетровых в р. Терек // Рыбное хоз-во, № 12.
- Песериди Н.Е. 1968. Нерестовые популяции осетра и севрюги р. Урал и мероприятия по их воспроизводству // Автореферат дис. ... канд. биол. наук. Баку 25 с.
- Песериди Н.Е., Бекешев А.В. 1967. Характеристика динамики ската покатной молоди осетровых р. Урал // Тр. ЦНИОРХ. Т. 1, с. 116–120.
- Песериди Н.Е., Чертихина Т.С. 1967. К вопросу о влиянии некоторых факторов на ход, размножение и уловы осетровых // Тр. ВНИРО т. 1. С. 108–112.

- Песериди Н.Е. 1972. О влиянии промысла на запасы осетровых р. Урал // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХА Астрахань. Изд-во Волга. С. 126–128.
- Песериди Н.Е., Митрофанов В.П., Дукравец Г.М. 1986. Рыбы Казахстана. Т. 1. Алма-Ата: Наука. С. 57–162.
- Петкевич А.Н. 1952. Биология и воспроизводство осетра Средней и Верхней Оби в связи с гидростроительством. // Тр. Томского гос. Ун-та. Т. 119. С. 39–64.
- Пирогова А.А. 1957. Скот молоди севрюги по р. Кубани. // Тр. Рыбоводно-биологической лаборатории Азчергосрыбвода. Вып. 2. С. 123–142.
- Пироговский М.И. 1974. Экология молодой белуги в морской период жизни // Тр. ВНИРО. Т. 102. С. 45–55.
- Пироговский М.И. 1976. Сезонное распределение осетра заводского разведения в Северном Каспии // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ. Гурьев. С. 24–25.
- Пироговский М.И. 1978. Биология белуги и роль промышленного разведения этого вида и формирование запасов осетровых Каспия // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 23 с.
- Пироговский М.И. 1981. Влияние уровня моря на динамику численности осетровых в Северном Каспии // Рациональные основы ведения осетрового хозяйства. Волгоград.: Изд-во Волгоградская правда. С. 197–198.
- Пироговский М.И. 1981. Распределение, структура и состояние запасов каспийских осетровых // Рациональные основы ведения осетрового хозяйства. Волгоград.: Изд-во Волгоградская правда. С. 193–195.
- Пискунов И.А. 1965. Распределение осетровых в Каспийском море. // Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последнее десятилетие. М.: Наука. С. 213–233.
- Плохинский Н.А. 1970. Биометрия М. Изд-во МГУ. 367 с.
- Поддубный А.Г. 1971. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука. 312 с.
- Поддубный А. Г. 1972. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука. 108 с.
- Поддубный А.Г., Малинин Л.К. 1988. Миграции рыб во внутренних водоемах М.: Агропромиздат. 224 с.
- Подлесный А.В. 1954. Нерестовые миграции енисейских проходных рыб в связи с историей р. Енисей // Зоологический журнал Т. XXXIII. Вып. 1. С. 120–126.
- Подлесный А.В. 1955. Осетр (*Acipenser baeri stenorrhynchus* A.Nikolski) р. Енисей // Вопросы ихтиологии. Вып. 5. С. 21–40.
- Подлесный А.В. 1958. Рыбы Енисей, условия их обитания и использования // Изв. Всес. НИИ озern. и речн. рыбн. хоз-ва. М. Т. 44. С. 97–178.
- Подлесный А.В. 1963. Состояние запасов осетровых на Енисее и пути их увеличения // Осетровое хозяйство в водоемах СССР. М.: Изд. АН СССР. 1963. С. 200–205.
- Подлесный А.В. 1968. Принципиальное отличие проходных костистых рыб от непроходных // Вопросы ихтиологии. Т. 8. Вып. 2(49). С. 211–215.
- Полянинова А.А. 1972. Суточные районы молоди осетровых в р. Волге и Северном Каспии // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ. Астрахань. С. 135–137.
- Полянинова А.А. 1974. Соотношение размеров молоди осетра и потребляемых кормовых организмов // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ. Астрахань. Тип. Волга. С. 121–122.
- Полянинова А.А., Пестриков В.А. 1974. Питание разновозрастных групп осетровых в Северном Каспии // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ. Астрахань. Изд-во Волга. С. 122–123.

- Полянинова А.А., Кашенцева Л.Н. 1986. Локальная изменчивость питания белуги и севрюги на северо-каспийских пастбищах // Формирование запасов осетровых в условиях комплексного использования водных ресурсов. Астрахань. Изд-во Волга. С. 277–279.
- Полянинова А.А., Молодцова А.И., Белова Л.Н., Елизаренко А.М., Ардабьева А.Г. 1993. Биологическая продуктивность, трофические условия нагула рыб в море // Биологические ресурсы Каспийского моря и пути рационального их использования. По материалам исследований 1992 г. КаспНИРХ. Астрахань. С. 29–37.
- Полянинова А.А., Молодцова А.И., Кашенцева Л.Н. 1999. Состояние нагула осетровых рыб в Каспийском море в современный период // Тезисы докладов XI Всероссийской конференции по промысловой океанологии. Калининград. Изд-во. ВНИРО. С. 127–128.
- Полянинова А.А., Ходоревская Р.П. 1976. Поведение, распределение и питание сеголетков осетровых в р. Волге // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ. Гурьев. Тип. Волга. С. 65–67.
- Полянинова А.А., Ходоревская Р.П., Красиков Е.В. 2000. Отрицательное влияние загрязнения Каспийского моря на популяцию белуги // Морские гидробиологические исследования. М.: ВНИРО. С. 201–205.
- Полянинова А.А., Ардабьева А.Г., Белова Л.Н., Елизаренко М.М., Кашенцева Л.Н., Кочнева Л.А., Кравченко Е.В., Козырева Л.В., Малиновская Л.В., Молодцова А.И., Смирнова Л.В., Тарасова Л.И., Татаринцева Т.А., Терлецкая О.В., Тиненкова Д.Х. 2000. Оценка кормовой продуктивности и питания промысловых рыб в Каспийском море в 1999 г. Астрахань. Изд-во КаспНИРХ. С. 75–80.
- Полянинова А.А., Ардабьева А.Г., Татаринцева Т.А., Терлецкая О.В., Тарасова Л.И., Тиненкова 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. 2001. Гидробиологическая характеристика условий нагула промысловых рыб в Каспийском море в 2000 г. Астрахань. Изд-во КаспНИРХ. С. 110–125.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищевая промышленность. 376 с.
- Природные условия и естественные ресурсы СССР. Средняя полоса европейской части СССР. 1967. М.: Наука. 440 с.
302. Протасов В.Р., Бобырева Д.И. 1959. Двигательная активность и функциональные особенности зрения некоторых рыб Черного моря в связи с освещенностью // Конф. мол. ученых ИМЖ АН СССР. М. Изд-во АН СССР. С. 35–37.
- Путилина Л.А. 1981. Качественная структура нерестовой части популяции персидского осетра Волги // Рациональные основы ведения осетрового хозяйства. Волгоград. Изд. Волгоградская правда. С. 209–210.
- Путилина Л.А. 1983. Морфологическая характеристика персидского осетра в р. Волге // Комплексное использование биологических ресурсов Каспийского и Азовского морей. М.: ВНИРО. С. 70–71.
- Путилина Л.А., Распопов В.М. 1984. Миграция осетровых в зимний период в дельте Волги // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань. Изд-во Волга. С. 279–280.
- Распопов В.М. 1992. Возрастной состав и динамика численности белуги, мигрирующей в р. Волгу // Вопросы ихтиологии. Т. 33. Вып. 5. С. 74–80
- Распопов В.М., Шевелева Н.Н., Ильясов С.Р., Журавлева О.Л. 1991. К оценке естественного воспроизводства осетра на Волге // Тезисы докл 5 Всес. конф. по раннему онтогенезу

- рыб, 1–3 октября 1991 г. Астрахань. М. С. 63–64.
- Распопов В. М., Вещев П.В., Довгопол Г.Ф. 1992. Масштабы естественного воспроизводства севрюги в Волге в годы с различной водностью и их связь с популяционной плодовитостью // Тез. докл. 1 межд. конф. «Биологические ресурсы Каспийского моря». Астрахань. С. 325–327.
- Распопов В.М., Новикова А.С., Журавлева О.Л., Лепилина И.Н., Егорова А.Е., 1994. Эффективность естественного размножения осетра *Acipenser gueldenstaedtii* в условиях зарегулированного стока Волги // Вопросы ихтиологии. Т. 34. № 3. С. 348–352.
- Распопов В.М., Вещев П.Д., Новикова А.С., Егорова А.Е. 1995. Причины критического состояния естественного воспроизводства осетровых в Волге // Рыбное хозяйство. №2.-С.21–23.
- Распопов В.М., Путилина Л.А. 1989. Зимние нерестовые миграции белуги *Huso huso* L. и русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* в Волгу // Вопросы ихтиологии. Т. 29. Вып. 4. С. 596–600.
- Розенберг Г.С., Краснощеков Г.П. 1996. Волжский бассейн: Экологическая ситуация и пути рационального природопользования. Тольятти. ИЭВБ РАН. 249 с.
- Романов А.А., Левин А.В., Журавлева О.Л., Ходоревская Р.П., Зыкова Г.Ф., Шубина Л.И., Коноплева И.В., Сафаралиев И.А., Федоров В.А., Шведов В.В., Авдеев А.С. 2005. Распределение, качественная структура и численность осетровых рыб в Каспийском море и предварительный прогноз их прилова при промысле частичковых рыб на 2006 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Астрахань Изд-во КаспНИРХ. С. 244–253.
- Романов А.А., Власенко А.Д., Левин А.В., Журавлева О.Л., Ходоревская Р.П., Довгопол Г.Ф., Калмыков В.А., Иванова Л.А., Озерянская Т.В., Калмыкова Т.В., Абубекирова Р.Н. 2005. Динамика численности и биологические показатели производителей осетровых, мигрирующих в р. Волга в 2004 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Астрахань Изд-во КаспНИРХ. С. 268–275.
- Романов А.А., Шевелева Н.Н., Алтуфьев Ю.В. 1990. Нарушение гонадо- и гаметогенеза осетровых Каспийского моря // Физиолого-биохимический статус волго-каспийских осетровых в норме и при расслоении мышечной ткани (кумулятивный политоксикоз). Рыбинск: Ин-т биологии внутр. вод АН СССР. 1990. С. 92–100.
- Романов А.А., Шевелева Н.Н. 1992. Нарушения гонадогенеза у каспийских осетровых (*Acipenseridae*) // Вопросы ихтиологии. Т. 32. Вып. 5. С. 176–180.
- Романов А.А., Шевелева Н.Н. 1993. Нарушение морфогенеза у осетровых Каспия // Рыбное хоз-во. № 4, С. 27–28.
- Рубан Г.И. 1998. О структуре вида сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt // Вопросы ихтиологии. Т. 38. № 3. С. 307–328.
- Рубан Г.И. 1999. Сибирский осетр *Acipenser baerii* Brandt (структура вида и экология). М.: ГЕОС. 235 с.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных в водоемах 1961. М.: Наука. 283 с.
- Рулье К.Ф. 1845. О животных Московской губернии или о главных переменах в животных первозданных, исторических и ныне живущих, в Московской губернии замечательных. М. 96 с.
- Сабанеев Л.П. 1911. Рыбы России. М. 1062 с.
- Садов И.А. 1941. Морфобиологическая характеристика этапов развития осетровых // Рыбное хозяйство 5. С. 23–25.

- Сбкин Ю.Н. 1973. Возрастные изменения зрения рыб разной экологии в связи с особенностями их поведения // Автореф. ... дисс. канд. биол. наук. М. ИЭМЭЖ им. А.Н. Северцова АН СССР. 24 с.
- Сбкин Ю.Н., Хоменков А.С. 1983. Изучение влияния характера грунта и течений на распределение молоди осетровых в экспериментальных условиях // Зоологический журнал. Т. 46. С. 78–85.
- Свирский В.Г. 1967. Амурский осетр и калуга // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток. 31 с.
- Семко Р.С. 1939. Камчатская горбуша. Изд. ТИНРО, 16. 112 с.
- Сибирцев Г.Г. 1966. Биологические основы системы мероприятий по рациональному использованию рыбных ресурсов Волго-Каспийского района // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. ГосНИОРХ. Ленинград. С. 31.
- Смирнов Н.А. 1924. Несколько замечаний об анадромии рыб // Русский гидробиологический журнал. Т. 3. № 6–7. С. 130–138.
- Сливка А.П. 1972. Вертикальное распределение осетровых в русле в. Волги // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ. Астрахань. Типогр. Волга. С. 155–157
- Сливка А.П. 1974. Миграции осетровых в дельте и нижнем течении р. Волги // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 21 с.
- Сливка А.П., Довгопол Г.Ф. 1979. Качественная характеристика волжской севрюги и биологические обоснование рационального использования ее запасов // Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР. М. С. 188–200.
- Сливка А.П., Довгопол Г.Ф., Захаров С.С. 1982. Динамика численности северо-каспийской севрюги // Биологическая продуктивность Каспийского и Азовского морей. М.: ВНИРО. С.65–71.
- Сливка А.П., Павлов А.В. 1982а. Биологические основы изменения режима промысла осетровых (Acipenseridae) в дельте Волги // Вопросы ихтиологии. Т. 22. Вып. 5 С. 738–745.
- Сливка А.П., Вещев П.В., Шеходанов К.Л. 1984. Эффективность естественного воспроизводства осетра и севрюги в нижнем течении Волги // Воспроизводство рыбных запасов Каспийского и Азовского морей. Сб. научных трудов ВНИРО. М. С. 37–45.
- Сливка А.П., Шеходанов К.Л. 1984. Оценка влияния нового режима промысла на естественное воспроизводство осетровых на Нижней Волге // Осетровое хозяйство водоемом СССР. Волгоград. Типогр. Волгоградская правда. С. 326–328.
- Сливка А.П., Красиков Е.В., Зыкова Г.Ф. 1999. Изучение распределения, качественной структуры, динамики численности осетровых в Каспийском море // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Изд-во КаспНИРХ. Астрахань. С. 145–156.
- Смирнова Л.В. 1995. Состояние донной фауны северо-западного района Каспийского моря // Тезисы докладов 6 Всероссийской конференции по проблемам промыслового прогнозирования. Мурманск. С. 140–141.
- Солдатова Е.В. 1968. Скот и распределение молоди курино осетра, выращенных на осетровых рыбоводных заводах Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 25 с.
- Соин С.Г. 1951. Материалы по развитию осетровых р. Амура // Труды Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949 гг. Т. 2. С. 23–32.
- Соколова Н.Ю. 1952. Питание осетровых рыб в Северном Каспии после вселения *Nereis succinea* // Сб. работ по акклиматизации *Nereis succinea* в Каспийском море. Моск.

- об-во испытат. природы. С. 44–56.
- Соколов В.Е., Кузнецов Г.В. 1978. Суточные ритмы активности млекопитающих. М.: Наука. 264 с.
- Соколов Л.И., Малютин В.С. 1977. Особенности структуры популяции и характеристики производителей сибирского осетра р. Лены в районе нерестилищ // Вопросы ихтиологии. Т. 17. Вып. 2. С. 237–246.
- Соколов Л.И., Цепкин Е.Ф. 1969. Об изменении некоторых биологических показателей иртышской стерляди в позднем голоцене. Бюл. Моск об-ва испытателей природы. Отд. биол. Т. 74. Вып. 2. С. 42–45.
- Соколов Л.И., Цепкин Е.Ф. 1969. Севрюга *Acipenser stellatus* Pallas в среднем и позднем голоцене // Вопросы ихтиологии. Т. 9. Вып. 4. С. 587–598.
- Соколов Л.И., Цепкин Е.Ф. 1971. Роль осетровых рыб в древнем промысле по археологическим материалам // Вестник МГУ. Серия биология. Вып. 5. С. 98–193.
- Соколов Л.И., Цепкин Е.Ф. 1996. Осетровые Азово-Черноморского и Каспийского бассейнов (исторический очерк). // Вопросы ихтиологии. Т. 36, № 1. С. 15–27.
- Справочник статистических показателей добывающей рыбной промышленности Каспийского бассейна за 1985 г. Астрахань. 1986. 33 с.
- Сытина Л.А. 1972. Периодизация развития осетровых, определение стадий и проблема изменчивости организма // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ. Астрахань. Типогр. Волга. С. 163–165.
- Сытина Л. А. 1975. Расхождение признаков в ходе раннего онтогенетического развития близких видов осетровых // Вопросы ихтиологии. Т. 15. Вып. 4(93). С. 664–676.
- Стасть И.И. 1941. Некоторые физические характеристики черноморских рыб // Докл. АН СССР. Т. 30. Вып. 8. С. 540–567.
- Стрелковский В.И. 1940. Развитие русского осетра. Автореф. дис... канд. биол. наук. М., МГУ. 24 с.
- Танасийчук В.С. 1957. Закономерности формирования численности некоторых каспийских рыб // Труды КаспНИРО. Т. 13. С. 3–6.
- Танасийчук В.С. 1963. Нерест осетровых рыб в условиях зарегулированного стока Волги // Осетровое хозяйство в водоемах СССР. М. Изд-во АН СССР. С. 138–142.
- Танасийчук В.С. 1964. Нерест осетровых ниже г. Волгограда в 1957–1960 гг. // Тр. ВНИРО. Т. 54. Сб. 2.
- Танасийчук В.С., Хорошко П.Н. 1958. О нересте осетровых ниже Сталинграда в связи с устройством искусственных нерестилищ // Рыбное хозяйство, № 9.
- Тарвердиева М.И. 1965. Роль акклиматизированных организмов в питании осетровых // Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия. М.: Наука. С. 234–256.
- Тихий М.И. 1933. Результаты акклиматизации рыб // Известия ВНИОРХ. Т. 32 С. 99–104.
- Тлеуов Р.Т., Сагитов Н.И. 1973. Осетровые рыбы Аральского моря. Ташкент.: ФАН. 155 с.
- Третьяков Ф.Ф., Гвоздихин П.Е. 1954. О целесообразности сейнерного лова на Северном Каспии // Рыбное хозяйство. № 1. С. 1–25.
- Уловы осетровых рыб и основные производственно-хозяйственные показатели их искусственного воспроизводства в СССР за 1971–1975 гг. (статистический сборник). Астрахань. 1978. 67 с.
- Уловы осетровых рыб и основные производственно-хозяйственные показатели их искусственного воспроизводства в СССР за 1976–1980 гг. Астрахань 1982. 65 с.

- Уловы осетровых рыб и основные показатели заводского воспроизводства осетровой молоди в СССР за 1981 г. (статистико-экономический сборник). Астрахань. 1983. 40 с.
- Уловы осетровых рыб и основные показатели заводского воспроизводства осетровой молоди в СССР за 1982 г. (статистико-экономический сборник). Астрахань. 1984. 42 с.
- Уловы осетровых рыб и основные показатели заводского воспроизводства осетровой молоди в СССР за 1983 г. (статистико-экономический сборник). Астрахань. 1985. 38 с.
- Уловы осетровых рыб и основные показатели заводского воспроизводства осетровой молоди в СССР за 1984 г. (статистико-экономический сборник). Астрахань. 1986. 42 с.
- Урбах В.Ю. 1975. Статистический анализ в биологических и медицинских исследованиях. М. Изд-во МГУ. 275 с.
- Фадеева Т.А., Пироговский М.И. 1981. Размерно-весовой состав севрюги в морской период жизни // Вопросы ихтиологии. Т. 21. Вып. 4. С. 639–649.
- Федоров П.В. 1995. Современная геология Каспия // Вестник РАН. № 7. С. 346–354.
- Физиолого-биохимический статус Волго-Каспийских осетровых в норме и при расслоении мышечной ткани (кумулятивный политоксикоз) / В.И. Лукьяненко (ред.). Рыбинск. 1990. 262 с.
- Французов Н.Н. 1960. Численность нерестовых популяций волжского осетра и регулирование его промысла в современных условиях // Научн. техн. бюлл. ГосНИОРХ. № 12.
- Французов Н.Н. 1965. Нерестовые миграции осетра в р. Волге // Тр. Волгоградского отд. ГосНИОРХ. Т. 2. С. 133–155.
- Ходоревская Р.П. 1969. Сравнительная характеристика реакции молоди осетровых на течение // Материалы научной сессии ЦНИОРХ, посвященной 100-летию осетроводства. Астрахань. Тип. Волга. С. 89–91.
- Ходоревская Р.П. 1971. Поведение личинок гибрида белуги и стерляди при действии физических раздражителей // Актуальные вопросы осетрового хозяйства. Астрахань. С. 17–25.
- Ходоревская Р.П. 1977. Особенности поведения молоди осетровых в связи с их покатной миграцией // Автореф. дис... канд. биол. наук. М. ИЭМЭЖ им. А.Н. Северцова. С. 24.
- Ходоревская Р.П. 1979. Плавательная способность осетровых на ранних этапах онтогенеза. // Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука. С. 201–209.
- Ходоревская Р.П. 1980. Особенности поведения молоди осетровых в период покатной миграции и рекомендации по размещению водозаборных сооружений в Волге // Рыбное хозяйство. № 5. С. 31–35.
- Ходоревская Р.П. 1983. Использование особенностей поведения личинок осетровых в практике промышленного осетроводства // Биологические основы осетроводства. М.: Наука. С. 113–128.
- Ходоревская Р.П. 1984. Состояние запасов осетровых в Каспийском бассейне // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Волгоград. Типогр. Волгоградская правда. С. 373–376.
- Ходоревская Р.П. 1986. Состояние промысловых запасов осетровых и определение величины их допустимых уловов в Волго-Каспийском районе // Динамика численности промысловых рыб. М.: Наука. С. 189–199.
- Ходоревская Р.П. 1987. Оценка влияния изменения режима промысла на состояние запасов осетровых // Биологическая продуктивность Азовского моря. Ростов на Дону С. 50–52.
- Ходоревская Р.П. 1989. Состояние запасов осетровых в Волго-Каспийском бассейне // Тезисы IV конференции по проблемам промыслового прогнозирования. М. Изд-во

- МГУ. С. 182–184.
- Ходоревская Р.П. 1992. Формирование запасов нерестовых частей популяций осетровых, мигрирующих в р. Волгу // Биологические ресурсы Каспийского моря (тезисы международной конференции). Астрахань. С. 445–448.
- Ходоревская Р.П. 1996. Значение аквакультуры в формировании запасов осетровых Каспия // Ресурсосберегающие технологии в аквакультуре. Краснодар. Агропромполиграфист. С. 101–102.
- Ходоревская Р.П. 1996. Факторы, влияющие на миграционное поведение осетровых в течение суток // Поведение и распределение рыб. Борок. С. 164–179.
- Ходоревская Р.П. 1997. Динамика состояния осетровых Каспийского моря // Динамика биоразнообразия животного мира. М. С. 61–66.
- Ходоревская Р.П. 1999. Формирование промысловых запасов белуги *Huso huso* в Волго-Каспийском районе за счет заводского воспроизводства // Вопросы ихтиологии. т. 39. № 6. С. 846–849.
- Ходоревская Р.П. 1999. Разведение каспийских осетровых // Рыбное хозяйство. №5. С. 54–55.
- Ходоревская Р.П. 1999. Эффективность искусственного воспроизводства белуги в Волго-Каспийском районе // Экосистемы прикаспия – XXI веку. Мат. межд. науч. конф. 23–30.05.1998. Элиста-Астрахань. С. 90–95.
- Ходоревская Р.П. 1999. Значение аквакультуры в формировании запасов осетровых Каспия // Экосистемы прикаспия – XXI веку. Мат. межд. науч. конф. 23–30.05.1998. Элиста-Астрахань. С. 125–129.
- Ходоревская Р.П. 2002. Поведение, распределение и миграции осетровых Волго-Каспийского бассейна // Автореф. дисс... докт. биол. наук. М. ИПЭЭ РАН. 49 с.
- Ходоревская Р.П., Лагунова В.С. 1976. Суточное распределение сеголеток осетровых в реке // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ по результатам работ в 9 пятилетке. Гурьев. Типогр. Волга. С. 51–53.
- Ходоревская Р.П., Павлов А.В., Довгопол Г.Ф., Распопов В.М. 1986. Влияние факторов среды на нерестовую миграцию производителей осетровых // Формирование запасов осетровых в условиях комплексного использования водных ресурсов Астрахань.: Изд-во Волга. С. 353–355.
- Ходоревская Р.П., Павлов Д.С., Сливка А.П., Штаф Л.Г. 1974. Плавательная способность осетровых и их горизонтальное распределение в период нерестовой миграции // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ. Астрахань Типогр. Волга. С. 157–159.
- Ходоревская Р.П., Распопов В.М., Пироговский М.И. 1986. Экология белуги разных поколений и эффективность ее искусственного воспроизводства на Каспии // Морфология, экология и поведение осетровых (сборник научных трудов). М.: Наука. С. 89–110.
- Ходоревская Р.П., Павлов А.В., Довгопол Г.Ф., Распопов В.М. 1989. Режим промысла – один из методов организации сбалансированного промыслового использования запасов осетровых в Волго-Каспийском районе // Всесоюз. конференция по рациональн. использ. биолог. ресурсов окраинных и внутренних морей СССР. Пярну. С. 113–115.
- Ходоревская Р.П., Довгопол Г.Ф., Журавлева О.Л., Калмыков В.А., Иванова Л.А., Зотов Ф., Озерянская Т.В. 1993. Интенсивность хода осетровых в реки, структура нерестовых популяций и оценка численности производителей, пропущенных к местам размножения // Биол. ресурсы Каспийского моря и пути рационального их использования (по материалам 1992 г.). Астрахань, С. 55–60.

- Ходоревская Р.П., Довгопол Г.Ф., Журавлева О.Л., Калмыков В.А., Красиков Е.В., Пальгуй В.А., Потапова Е.В., Озерянская Т.В., Иванова Л.А., Калмыкова Т.В. 1994. Состояние запасов осетровых в Волго-Каспийском районе по результатам работы 1993 г. // Биол. ресурсы Каспийского моря и пути рационального их использования (по материалам 1993 г.). Астрахань. С. 129–139.
- Ходоревская Р.П., Новикова А.С. 1995. Современное состояние промысловых запасов каспийской белуги // Вопросы ихтиологии. Т. 35. Вып. 5. С. 621–627.
- Ходоревская Р.П., Власенко А.Д., Довгопол Г.Ф., Журавлева О.Л., Распопов В.М., Вещев П.Н., Лагунова В.С., Новикова Л.С., Гераскин П.П., Романов А.А., Алтуфьев Ю.В. 1996. Гидрометеорология и гидрохимия морей. СПб.: Гидрометеиздат. Т. 6. Каспийское море. Вып. 2. С. 291–302.
- Ходоревская Р.П., Довгопол Г.Ф., Рябова Г.И. 1996. Состояние и перспективы научно-практических разработок в области марикультуры России // О возможном влиянии рыбоводства на генетические и биологические характеристики севрюги. М.: ВНИРО. С. 269–274.
- Ходоревская Р.П., Довгопол Г.Ф., Журавлева О.Л., Красиков Е.В. 1997. Ихтиологический мониторинг за состоянием запасов осетровых в Каспийском море // Мониторинг биоразнообразия. М. С. 159–163.
- Ходоревская Р.П., Красиков Е.В., Довгопол Г.Ф., Журавлева О.Л. 1999. Ихтиологический мониторинг за состоянием запасов осетровых рыб в Каспийском море // Экосистемы прикаспия – XXI веку. Мат. межд. науч. конф. 23–30.05.1998. Элиста-Астрахань. С. 67–71.
- Ходоревская Р.П., Довгопол Г.Ф., Журавлева О.Л., Калмыков В.А., Иванова Л.А., Калмыкова Т.В., Озерянская Т.В., Глухов А.А., Скосырский А.Ф. 2000. Изучить состояние промысловых запасов осетровых, мигрирующих в реки России в 1999 г. Разработать прогноз возможного их прилова на 2001 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Результаты работы за 1999 г. Астрахань. Изд-во КаспНИРХ. С. 162–168.
- Ходоревская Р.П., Довгопол Г.Ф., Журавлева О.Л. 2000. Динамика промысловых запасов осетровых Волго-Каспийского региона // Осетровые на рубеже XXI века. Тез. докл. междунар. конференции. Астрахань. Изд-во КаспНИРХ. С. 103–104.
- Ходоревская Р.П., Довгопол Г.Ф., Журавлева О.Л. 2000. Соотношение в промысловых уловах осетровых рыб от естественного и заводского воспроизводства // Осетровые на рубеже XXI века. Тез. докл. междунар. конференции. Астрахань. Изд-во КаспНИРХ. С. 105–106.
- Ходоревская Р.П., Новикова А.С. 1995. Современное состояние промысловых запасов каспийской белуги // Вопросы ихтиологии. Т. 35. № 5. С. 621–627.
- Ходоревская Р.П., Полянинова А.А. 2000. Оценка условий нагула белуги (*Huso huso* L.) в северо-западной части Северного Каспия // Морские гидробиологические исследования. М.: ВНИРО. С. 205–209.
- Ходоревская Р.П., Красиков Е.В. 1995. Современное состояние запасов осетровых в Каспийском море // Тезисы международной конференции: Каспий – настоящее и будущее. Астрахань. Изд-во ИТА Интерпрес. С. 223–225.
- Ходоревская Р.П., Красиков Е.В., Довгопол Г.Ф., Журавлева О.Л. 2000. Современное формирование запасов осетровых // Биоразнообразие водных экосистем юго-востока европейской части России. Ч. 2. Волгоград: Изд-во «Nissa-регион». С. 196–214.
- Ходоревская Р.П., Красиков Е.В., Федин А.А., Федоров В.А., Шведов В.В. 2001. Численность и распределение русского осетра *Acipenser guldenstaedtii* в Каспийском море

// Вопросы ихтиологии. Т. 41. № 3. С. 324–331.

- Ходоревская Р.П., Калмыков В.А., Новикова А.С. Калмыкова Т.В., Гутенева Г.И., Романов А.А., Чуканов В.А., Абубекирова Р.Н., Трусова Л.П., Шабанова Н.В. 2001. Оценка состояния запасов каспийской белуги и стерляди и прогноз их вылова на 2002 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Изд-во КаспНИРХ. Астрахань. С. 164–172.
- Ходоревская Р.П., Довгопол Г.Ф., Журавлева О.Л. 2002. Значение пастбищной аквакультуры в формировании запасов осетровых // *Tethys agva zoological research. Volume 1. Kazakhstan. Almaty.* С. 61–68.
- Ходоревская Р.П., Калмыков В.А., Новикова А.С. Калмыкова Т.В., Гутенева Г.И., Лепилина И.Н., Чуканов В.А. 2002. Динамика численности и биологические показатели популяции белуги (*Huso huso*) и стерляди (*Acipenser ruthenus*) в Волго-Каспийском бассейне // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Изд-во КаспНИРХ. Астрахань. С. 183–202.
- Ходоревская Р.П., Красиков Е.В., Федин А.А., Федоров В.А., Шведов В.В. 2002. Численность и распределение белуги *Huso huso* в Каспийском море // Вопросы ихтиологии. Т. 42. № 1 С. 56–63.
- Ходоревская Р.П., Романов А.А. 2006. Изменение распределения и численности осетровых в Каспийском море // Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития. М.: ВНИРО. С. 12–15.
- Хорошко П.Н. 1967. Нерест осетра и севрюги на Нижней Волге // Труды ЦНИОРХ. Т.1. С. 95.
- Хорошко П.Н. 1970. К экологии нереста осетра измененной Волги // Тр. ЦНИОРХ. Т. 2. С. 105–111.
- Хорошко П.Н. 1972. Водность бассейна Волги и ее влияние на размножение осетровых (сем. *Acipenseridae*) при бытовом и зарегулированном стоке // Вопросы ихтиологии. Т. 12. Вып. 4. С. 665–673.
- Хорошко П.Н. 1973. Размножение осетровых бассейна Волги // Гидробиологический журнал. Т. 9. № 1. С. 62–69.
- Хорошко П.Н., Власенко А.Д., Новикова А.С. 1971 а. Атлас нерестилищ осетровых рыб бассейна Волги. Волгоград. Нижневолж. изд-во. С. 90.
- Хорошко П.Н., Власенко А.Д. 1971 б. Влияние водности Волги на эффективность естественного воспроизводства севрюги. // Тр. ЦНИОРХ. Т. 3. С. 330–337.
- Хорошко П.Н., Власенко А.Д. 1972 а. Характер миграции ранневозрастной молоди севрюги в р. Волге // Тр. ЦНИОРХ. Т. 4. С. 52–58.
- Хорошко П.Н., Власенко А.Д. 1972 б. Характерные особенности распределения молоди осетровых в Волжском потоке // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ. Астрахань. Тип. Волга. С. 83–85.
- Цепкин Е.А. 1972. Рыбы из археологических раскопок древней Москвы // Бюл. Моск об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 77. Вып. 5. С. 80–84.
- Цепкин Е.А. 1977. К истории промысловой ихтиофауны бассейна реки Клязьмы // Биол. науки. № 8. С. 53–55.
- Цепкин Е.А., Соколов Л.И. 1970. Русский осетр *Acipenser gueldenstaedti* Brandt в среднем и позднем голоцене // Вопросы ихтиологии. Т. 10. Вып. 1. С. 24–36.
- Цепкин Е.А., Соколов Л.И. 1971. Белуга *Huso huso* (L.) в позднем голоцене // Биол. науки. № 5. С. 11–16.

- Чугунов Н.Л. 1928. Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района // Тр. Астраханской рыбохозяйственной станции. Т. 6. Вып. 4. 280 с
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М. Изд-во. АН СССР. 1959. 60 с.
- Шварцкопф Э.О., Головина Е.Я. 2003. Уловы осетровых рыб и основные показатели заводского воспроизводства осетровой молоди за 2002 г. (статистико-экономический сборник). Астрахань. 23 с.
- Шварцкопф Э.О., Ковалева С.А. 2004. Уловы осетровых рыб и основные показатели заводского воспроизводства осетровой молоди за 2003 г. (статистико-экономический сборник). Астрахань. 19 с.
- Шелухин Г.К. 1974. Физиолого-биохимические параметры осетровых в морской и речной периоды жизни // Автореф. дисс.... канд. биол. наук. Петрозаводск. Петрозаводский Гос. Университет. 19 с.
- Шилов В.И. 1966. Размножение осетровых в Нижнем бьефе Волгоградской ГЭС // Вопросы ихтиологии. Т.6. Вып. 4 (41). С.663–672.
- Шмальгаузен И.И. 1916. О функциональном значении плавников рыб // Русский зоологический журнал. Т. 1. Вып. 6–7. 38 с.
- Шмальгаузен О.И. 1955. Эколого-морфологические особенности в развитии жаберного аппарата личинок волжского осетра // Доклады АН СССР. Т 100. № 4. С. 756–793.
- Шмальгаузен О.И. 1975. Осетр *Acipenser guldentadi colchicus* // Объекты биологии развития. М.: Наука. С. 264–278.
- Шмидт П.Ю. 1936. Миграции рыб. М-Л.: Биомедгиз. 327 с.
- Шубина Т.Н. 1969. Волго-Каспийская севрюга, ее биология и формирование запасов в период организации осетрового хозяйства // Автореф. дис.... канд. биол. наук М.:ВНИРО. 21 с.
- Шубина Т.Н. 1971. Пути и скорости движения севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas) в нижнем течении Волги во время нерестовой и посленерестовой миграции // Вопросы ихтиол. Т.2, № 1(66). С. 113–124.
- Шубина Т.Н. 1972. К вопросу о взаимосвязи процессов роста и созревания на примере каспийской севрюги // Тр. ВНИРО Т. 83.
- Шубина Т.Н. 1972а. Расселение молоди и распределение размерно-весовых группировок севрюги в Каспийском море // Тр. Центр. лаб. по воспроизв. рыбн. запасов Главрыбвода МРХ СССР. М.: Пищевая промышленность С. 220–231.
- Шубина Т.Н. 1974. Ареалы, численность, биологические свойства основных представителей семейства осетровых в Каспийском бассейне // Биологические ресурсы Каспийского моря. Астрахань. Типогр. Волга. С. 139–141.
- Шубников Д.А. 1976. Типы миграционных циклов проходных и полупроходных рыб // Вопросы ихтиологии. Т. 16. Вып. 4(99). С. 587–591.
- Шульман Г.Е. 1972. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М: Пищевая промышленность. 140 с.
- Яковлева И.В. 1952. Гистогенез щитовидной железы и гипофиза осетра в связи с этапами личиночного периода развития // Автореф. ... канд. дисс. ЛГУ. 24 с.
- Яковлева И.В. 1954. Развитие зубов осетра в связи с этапами личиночного периода // Доклады АН СССР. Т. 44. № 4. С. 775–778.
- Яковлева И.В. 1964. Гистогенез щитовидной железы и гипофиза осетра в связи этапами личиночного развития // Проблемы современной эмбриологии. М. Изд-во МГУ. 38 с.

- Anonymous. 1988. The biology of the sturgeon in Yangtze and their artificial propagation. The Yangtze Aquatic Resources Survey Group, Sichuan Scientific and Technical Publishing House. 284 pp. (in Chinese).
- Bain M. 1997. Atlantic and shortnose sturgeons of the Hudson River: common and divergent life history attributes.// Sturgeon biodiversity and conservation. Kluwer Academic Publishers. London. P. 347–358.
- Baker R. 1978. The evolutionary ecology of animal migration. Holmes and Meier. New York. 327 p.
- Bams R.A. 1967. Differences in Performance of Naturally and Artificially Propagated Sockeye Salmon Migrant Fry, as Measured with, swimming and Predation Pests. Canada. Vol. 24. No. 5. P. 1117–1153.
- Bemis W.E. Kynard B. 1997. Sturgeon rivers: an introduction to acipenseriform biogeography and life history.// Sturgeon biodiversity and conservation. Kluwer Academic Publishers. London. P. 167–183.
- Birstein V.J. 1997. Threatened fishes of the world: *Pseudoscaphirhynchus spp.* (Acipenseridae).// Sturgeon biodiversity and conservation. Kluwer Academic Publishers. London. P. 381–383.
- Cataldi E., Borzaghi C., DiMarco P., Boglione C., Dini L., McKenzie D., Bronzi P., Cataudella S. 1999. Some aspects of osmotic and ionic regulation in Adriatic sturgeon *Acipenser naccarii*. I: Ontogenesis of salinity tolerance.// Journal of Applied Ichthyology. Vol. 15 (Proceedings of the 3 international Symposium on Sturgeons. Piacenza, Italy, July 8–11 1997). P. 61–65.
- Fage K., Fontaine V. 1958. Migration. In: Traite de zoologie (1850–1884). Paris, vol. 13. P. 36–49.
- Ferguson M.M., Duckworth G.A. 1997. The status and distribution of lake sturgeon, *Acipenser fulvescens*, in Canadian provinces of Manitoba, Ontario and Quebec.// Sturgeon biodiversity and conservation. Kluwer Academic Publishers. London. P. 299–309.
- Fontaine M. 1954. Du determinisme physiologique de migrations.// Biol. Revs Cambridge Phil. Soc. Vol. 29 № 4.
459. Graham K. 1997. Contemporary status of North American paddlefish, *Polyodon spathula* // Sturgeon biodiversity and conservation. Kluwer Academic Publishers. London. P. 279–289.
- Harden Jones F.R. 1968. Fish Migrations. London: Arnold. 325 p.
- Hasler A.D. 1966. Underwater guideposts. Homing of salmon. Madison etc.: Univ. Wisconsin Press. 155 p.
- Heape W. 1931. Emigration, migration and nomadism. Cambridge. 369 p.
- Hensel K, Holcik J. 1997 Past and current status of sturgeons in the upper and middle Danube River.// Sturgeon biodiversity and conservation. Kluwer Academic Publishers. London. P. 185–200.
- Holcik J., Kinzelbach R., Vlasenko A.D., Pavlov A.V., Sokolov L.I., Vasil'ev V.P. *Acipenser sturio* Linnaeus, 1758.// The Freshwater Fishes of Europe. Vol. 1. Part II. AULA-Verlag Wiesbaden. 1989. P. 367–394.
- Keenlyne K.D. 1997. Life history and status of the shovelnose sturgeon, *Scaphirhynchus platotynchus* // Sturgeon biodiversity and conservation. Kluwer Academic Publishers. London. P. 291–298
- Keenlyne K.D., Henry C.J., Tews A., Clancey P. 1994. Morphometric comparisons of Upper Missouri River sturgeons.// Trans. Amer. Fish. Soc. Vol. 123. P. 779–785.

- Khodorevskaya R.P., Dovgopol G.F., Zhuravleva O.L. 1995. Formation on commercial sturgeon (Acipenseridae) stocks. International symposium on sturgeons. September 6–11. 1993. Moscow–Kostroma–Moscow Russia. Moscow VNIRO publishing. Pp. 137–150
- Khodorevskaya R.P., Polyaniyova A.A., Romanov A.A., Geraskin P.P. 1995. A study on physiological and biochemical status of beluga sturgeon, *Huso huso* (L), and its feeding habits. International symposium on sturgeons. September 6–11. 1993. Moscow–Kostroma–Moscow Russia. Moscow VNIRO publishing 1995. P. 164–172
- Khodorevskaya R.P., Dovgopol G.F., Zhuravleva O.L. A.D. Vlasenko. 1997. Present status of commercial stocks of sturgeons in the Caspian sea basin // Environmental biology of fishes. Vol. 48. P. 209–219.
- Khodorevskaya R.P., Krasikov Ye.V. 1997. Number and distribution of sturgeons (Acipenseridae) in the Caspian Sea. Booklet of abstracts. 3 International symposium on sturgeon. Piacenza, Italia, July 8–11.
- Khodorevskaya R.P., Krasikov Ye.V., Dovgopol G.F., Zhuravleva O.L. A.D. 1998. Actual formation of sturgeon stocks // Cavilm 98 – scientific workshop on the Conservation and sustainable use of sturgeons. Nov. 28 to Dec. 1, 1998. Isle of Vilm, Cermany. P. 12.
- Khodorevskaya R.P., Krasikov Ye.V. 1999. Sturgeon abundance and distribution in the Caspian Sea // Journal of Applied Ichthyology. Berlin. Vol. 15 (4–5). P. 106–113.
- Kieffer M., Kinard B. 1993. Annual movements of shortnose and Atlantic sturgeons in the Merrimack River, Massachusetts // Trans. Amer. Fish. Soc. Vol. 122. P. 1088–1103.
- Krayushkina L.S., Potts W.T.W., Panov A.A., Gerasimov A.A. 1995. Peculiarities of ionic regulation in young sturgeons (Acipenseridae) during adaptation to sea water // Proceedings of International Symposium on Sturgeons September 6–11. 1993. Moscow VNIRO Publishing. P. 43–51.
- Krykhtin M.L., Svirskii V.G. 1997. Endemic sturgeons of the Amur River: kaluga, *Huso dauricus*, and Amur sturgeon, *Acipenser schrenkii* // Sturgeon biodiversity and conservation. Kluwer Academic Publishers. London. P. 231–239.
- Kyle H. 1926. The biology of fishes. London, New York. 396 p.
- Kynard B. 1997. Life history, latitudinal patterns, and status of the shortnose sturgeon, *Acipenser brevirostrum* // Sturgeon biodiversity and conservation. Kluwer Academic Publishers. London. P. 319–334.
- Kynard B., Horgan M. 2002. Ontogenetic behavior and migration of Atlantic sturgeon, *Acipenser oxyrinchus oxyrinchus*, and shortnose sturgeon, *A. brevirostrum*, with notes on social behavior. Environmental Biology of Fishes. 63. 137–150
- Kynard B., Henyey E., Horgan M. 2002a. Ontogenetic behavior, migration, and social behavior of pallid sturgeon, *Scaphirhynchus albus*, and shovelnose sturgeon, *A. platyrhynchus*, with notes on the adaptive significance of body color. Environmental Biology of Fishes. Vol. 63. P. 389–403.
- Kynard B., Ping Zhuang, Longshen Zhang, Tao Zhang, Zheng Zhang. 2002b. Ontogenetic behavior and migration of Volga River Russian sturgeon, *Acipenser gueldenstaedtii*, with a note on adaptive significance of body color. // Environmental Biology of Fishes. Vol. 65. P. 411–421.
- Li S.Z. 1965. Discussion on the ichthyofauna in Yellow River // Chinese J. Zool. Vol. 7. P. 217–222.
- Lowndes A. C. 1942. The displacement method of weighting living aquatic organisms // J. Mar. Biol. Ass. U. K. Vol. 25.
- Lyon E.P. 1905. Rheotropism in fishes // Biol. Bull. Vol. 8. P. 39–63.
- McDowall R.M. 1988. Diadromy of fishes. Migrations between freshwater and marine environments. Croom Helm, London. 308 pp.

- McDowall R.M. 1992. Diadromy: origins and definition of terminology. // *Copeia*. 1992. P. 248–251.
- McKeown B.A. 1984. Fish migration. Croom Helm. Beckenham, England. 357 p.
- Meek A.. 1916. The migrations of fishes. London. 427 p.
- Myers G.S. 1949. Usage of Anadromous, Catadromous and Allied Terms for Migratory Fishes // *Copeia*. No. 2. P. 89–97.
- Norman J.R. 1931. A history of fishes. London. 463 p.
- Norman J.R. 1937. Illustrated guide to the fish gallery. British Museum (Natural History). London. 175 p.
- Pavlov D.S., Ruban G.I., Sokolov L.I. 2002. On the types of spawning migrations in sturgeon fishes (Acipenseriformes) of the world fauna // *Journal of Ichthyology*, vol. 41, Suppl. 2, pp, 225–236.
- Ping Zhuang, Fu'en Ke, Qiwei Wei, Xuefu He, Yuji Cen. 1997. Biology and life history of Dabry's sturgeon, *Acipenser dabryanus*, in the Yangtze River // *Sturgeon biodiversity and conservation*. Kluwer Academic Publishers. London. P. 257–264.
- Ping Zhuang, Kynard B., Tao Zhang, Longshen Zhang, Wengxuan Cao. 2002. Ontogenetic behavior and migration of Chinese sturgeon, *Acipenser sinensis* // *Environmental Biology of Fishes*. Vol. 65. P. 83–97.
- Ping Zhuang, Kynard B., Tao Zhang, Longshen Zhang, Wengxuan Cao . 2003. Comparative ontogenetic behavior and migration of kaluga *Huso dauricus*, and Amur sturgeon, *Acipenser schrenckii*, from the Amur River // *Environmental Biology of Fishes*. Vol. 66. P. 37–48.
- Pirogovskii M.I., Sokolov L.I., Vasil'ev V.P. *Huso huso* (Linnaeus, 1758) // *The Freshwater Fishes of Europe*. Vol. 1. Part II. AULA–Verlag Wiesbaden. 1989. P. 156–200.
- Qiwei Wei, Fu'en Ke, Jueming Zhang, Ping Zhuang, Junde Luo, Rueqiong Zhou, Wenhua Yang. 1997. Biology, fisheries, and conservation of sturgeons and paddlefish in China // *Sturgeon biodiversity and conservation*. Kluwer Academic Publishers. London. P. 241–255.
- Rostomi I. 1961. *Biologie et exploitation de Esturgeons (Acipenserides Kaspiens)*. Imprimerie Conte–Jacquet Bar–le–Dul. (Meuse). France. 169 p.
- Roule L. 1929. *Les poissons et le monde vivant des eaux*. T. III. Voyages et migrations. Paris. 373 p.
- Scheuring L. Die Wanderung der Fische. L.–Ergedn. Biol. 1928 (8). Bd. 5. S. 405–691.
- Scheuring L. 1929. Die Wanderungen der Fische. Ester Teil. Ergebnisse der Biologie. Berlin. Vol. 5. P. 405–691.
- Scheuring L. 1930. Die Wanderungen der Fische. Zweiter Teil. Ergebnisse der Biologie. Berlin. Vol. 6. P. 4–304.
- Shubina T.N., Popova A.A., Vasil'ev V.P. *Acipenser stellatus* Pallas, 1771 // *The Freshwater Fishes of Europe*. Vol. 1. Part 2. AULA–Verlag Wiesbaden. 1989. P. 395–443.
- Smith T., Clugston J. 1997. Status and management of Atlantic sturgeon, *Acipenser oxyrinchus*, in North America // *Sturgeon biodiversity and conservation*. Kluwer Academic Publishers. London. P. 335–346.
- Sokolov L.I., Vasil'ev V.P. *Acipenser nudiventris* Lovetsky, 1828 // *The Freshwater Fishes of Europe*. Vol. 1. Part II. AULA–Verlag Wiesbaden. 1989. P. 206–226.
- Sokolov L.I., Vasil'ev V.P. *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758 // *The Freshwater Fishes of Europe*. Vol. 1. Part II. AULA–Verlag Wiesbaden. 1989. P. 227–262.

- Sokolov L.I., Vasil'ev V.P. *Acipenser baerii* Brandt, 1869 // The Freshwater Fishes of Europe. Vol. 1. Part II. AULA-Verlag Wiesbaden. 1989. P. 263–284.
- Vlasenko A.D., Pavlov A.V., Sokolov L.I., Vasil'ev V.P. 1989 a. *Acipenser gueldenstaedti* Brandt, 1833 // The Freshwater Fishes of Europe. Vol. 1. Part II. AULA-Verlag Wiesbaden. P. 294–344.
- Vlasenko A.D., Pavlov A.V., Vasil'ev V.P. 1989 б. *Acipenser persicus* Borodin, 1897 // The Freshwater Fishes of Europe. Vol. 1. Part II. AULA-Verlag Wiesbaden. P. 345–366.
- Zholdasova I.M. 1997. Sturgeons and the Aral Sea ecological catastrophe// Sturgeon biodiversity and conservation. Kluwer Academic Publishers. London. P. 373–380.
- Zhu Y.D. 1963. Ichthyography of the East China Sea. Science Press, Beijing. Pp. 90–94. (in Chinese).