

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Ф.Д.МОРДУХАЙ - БОЛТОВСКОЙ

КАСПИЙСКАЯ ФАУНА  
В  
АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОМ  
БАССЕЙНЕ



А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р  
И Н С Т И Т У Т   Б И О Л О Г И И   В О Д О Х Р А Н И Л И Щ



Ф. Д. МОРДУХАЙ – БОЛТОВСКОЙ

КАСПИЙСКАЯ ФАУНА  
В  
АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОМ  
БАССЕЙНЕ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР  
МОСКВА • ЛЕНИНГРАД  
1 9 6 0



#### **А Н Н О Т А Ц И Я**

Книга представляет собою сводку данных о фауне Каспийского типа, обитающей в бассейне Азовского и Черного морей. Рассматривается видовой состав этой фауны, ее экология и биология, дается описание распространения и происхождения каспийской фауны, а также обзор мероприятий по использованию каспийской фауны для акклиматизации в новых водоемах с целью повышения их продуктивности.

Издание рассчитано на специалистов, работающих в области гидробиологии, ихтиологии и зоологии беспозвоночных.

**О т в е т с т в е н н ы й   р е д а к т о р**  
**Б. С. К У З И Н**

**р е д а к т о р   и з д а н и я**  
**Б. К. Ш Т Е Г М А Н**



*Посвящаю эту работу  
светлой памяти моего незабвенного отца,  
профессора математики  
ДМИТРИЯ ДМИТРИЕВИЧА  
МОРДУХАЙ-БОЛТОВСКОГО*



## ПРЕДИСЛОВИЕ

Наличие в водах бассейна Черного и Азовского морей представителей своеобразной фауны Каспийского моря было известно еще давно, с начала зоологических исследований в нашей стране.

Но только в последней четверти XIX в. каспийские элементы в Азовско-Черноморском бассейне привлекают к себе внимание зоологов.

В первые годы XX в. появляется капитальный труд В. К. Совинского, посвященный фауне всех южнорусских морей. В этой превосходной монографии был дан подробный анализ населяющей их самобытной фауны, основная масса которой состоит из эндемичных каспийских или близких к ним видов. В частности, были сопоставлены и все собранные к тому времени материалы по каспийским элементам в Черном и Азовском морях.

Но за пятьдесят слишком лет, прошедших со времени выхода этой работы, наши знания о каспийских элементах в Азовско-Черноморском бассейне чрезвычайно сильно расширились и углубились, создав обширную литературу. Выяснившееся глубокое своеобразие этих элементов, их широкое распространение в бассейне и даже за его пределами и выдающаяся роль, которую они играют во многих районах и биоценозах, вызвали большой интерес к каспийской фауне. Каспийские элементы в Азовском и Черном морях (и вообще за пределами Понтокаспия) становятся предметом ряда специальных исследований.

В последние десятилетия эти исследования особенно расширяются в связи с необходимостью выяснить судьбу многих форм при вызванном гидротехнической реконструкцией рек изменении режима этих морей, а также в связи с акклиматизацией каспийских элементов во внутренних водоемах с целью повышения их продуктивности.

Создается представление об определенной экологической обособленности каспийского комплекса. Возникает проблема происхождения этого комплекса в Азовско-Черноморском бассейне, его отношения к другим фаунистическим комплексам и его дальнейшей судьбы.

Все это вызывает потребность в объединении и обобщении всех накопившихся многочисленных данных, разбросанных в различных отечественных и заграничных литературных источниках. Сводка Совинского в той части, которая посвящена каспийским элементам в Азовско-Черноморском бассейне (как, впрочем, и в других частях) при всей своей ценности оказывается уже несоответствующей современному уровню знаний и должна быть заменена новой.

Настоящая работа и представляет собой попытку такой сводки, включающей по возможности все накопившиеся к настоящему времени сведения по систематическому составу каспийской фауны в Азовско-Черноморском бассейне, ее экологии, распространению и происхождению. Для выяснения отношений этой фауны к фауне самого Каспия пришлось проанализировать и последнюю, а для выяснения картины распространения со-



брать все данные по распространению каспийских видов за пределами Понтокаспия.

В первоначальном виде эта сводка составляла диссертацию, которая была защищена мною в Зоологическом институте Академии наук СССР в октябре 1947 г. Для подготовки диссертации были использованы наблюдения и сборы, проводившиеся мною с 1931 по 1945 г. в бассейне Азовского моря и Нижнего Днепра, а также имевшиеся к тому времени литературные данные.

За истекшие тринадцать лет в ходе продолжавшихся в различных районах Понтокаспия и за его пределами исследований появилось очень большое количество новых данных, увеличивших почти вдвое литературу, относящуюся к каспийской фауне. Дополнительные материалы были собраны мною также в бассейне Дона в 1947—1950 гг. Все это заставило меня коренным образом переработать и сильно расширить первоначальный вариант сводки, хотя и не изменило ее основных положений и выводов.

Некоторые из этих выводов были частично опубликованы мною ранее в виде кратких журнальных статей (в 1946, 1953, 1958 и 1959 гг.), содержание которых обобщается здесь вместе со всеми еще не опубликованными материалами.

Считаю своим приятным долгом выразить сердечную благодарность всем лицам, оказавшим мне содействие при подготовке настоящей работы.

Я особенно признателен Л. А. Зенкевичу, а также В. Н. Беклемишеву, А. Н. Державину, И. А. Киселеву за ценные советы и поправки, Я. А. Бирштейну, М. М. Брискиной, В. И. Жадину, А. Ф. Карпевич и ныне покойным Л. С. Бергу, С. Я. Вейсигу и А. А. Шорыгину за литературные указания и представление своих неопубликованных материалов.

Во время подготовки работы к печати, проходившей в условиях острого недостатка времени, неоценимую помощь оказали мне Н. А. Изюмова и Г. В. Дьяченко.

Я очень благодарен также дирекции Института биологии водохранилищ АН СССР, давшей мне возможность опубликовать эту книгу.

---



## СОСТАВ КАСПИЙСКОЙ ФАУНЫ В АЗОВСКО-ЧЕРНОМОРСКОМ БАСЕЙНЕ

Под названием «Каспийская фауна» подразумевается специфический комплекс видов, характерный для Каспийского моря. Он состоит из ракообразных (преимущественно амфипод, мизид, кумовых, кладоцер и некоторых других), моллюсков (двустворчатых и брюхоногих), рыб (особенно бычковых, сельдевых, осетровых) и некоторых других групп и считается автохтонным для Каспия (т. е. возникшим в нем).

Входящие в состав этого комплекса виды по своему систематическому положению резко отличаются от обычной морской (океанической) фауны, образуя обычно или особые группы видов, или особые роды и даже семейства, что объясняется несомненно древностью каспийской фауны, в течение долгого времени развивавшейся в условиях изоляции от океана. Каспийская фауна эндемична для Понтокаспийского бассейна, так как вообще не живет за его пределами (за исключением нескольких видов, распространившихся уже в современную эпоху). В Азовском и Черном морях, заселенных в основном фауной средиземноморского происхождения, каспийская фауна представлена хотя и меньшим, чем в Каспии, но также большим числом видов, в некоторых районах развивающихся в больших количествах. Для уяснения состава обитающего в Понтоазовском бассейне каспийского комплекса и его отношения к автохтонной фауне Каспия необходимо сопоставить все имеющиеся в настоящее время сведения по отдельным группам животных каспийского типа, что и составляет содержание настоящей главы. Но предварительно мне кажется не бесполезным вкратце изложить историю исследований каспийской фауны в Азовско-Черноморском бассейне, позволяющую выявить степень ее изученности и большое значение, которое имело изучение этой фауны в развитии отечественной зоологии.

### КРАТКИЙ ИСТОРИЧЕСКИЙ ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЙ<sup>1</sup>

Первым натуралистом, обратившим внимание на некоторое сходство между фауной Понтоазова и Каспия, на наличие между ними общих форм моллюсков и позвоночных, был П. С. Паллас (1770—1773), который вместе с тем дал и объяснение этому явлению в бывшем некогда соединении между

---

<sup>1</sup> В этом обзоре я касаюсь только тех работ по фауне Азовско-Черноморского бассейна, которые имеют отношение к ее каспийским элементам. Очень подробное рассмотрение всех зоологических исследований, проводившихся во всех наших южных морях по 1901 г., содержится в книге В. К. Совинского (1904), а обзор исследований XX в. в Черном и Азовском морях имеется в книге К. А. Виноградова (1958).



этими морями. Это высказывается им в его «Путешествии по разным провинциям Российской империи» и затем в более утвердительной форме в «*Voyages entrepris dans les gouvernemens meridionaux*» (1805), где он пишет: «*Les phoques, quelques poissons et coquilles marines, que la mer Caspienne a de communs avec la mer Noire, rendent cette communication ancienne presque indubitable*». («Тюлени, некоторые рыбы и морские раковины, общие Каспийскому и Черному морям, делают это древнее соединение почти несомненным» (стр. 637).

Доказательства сходства фауны Понтоазова и Каспия приводятся им далее в его «*Zoographia*» (1831) на рыбах, в частности на осетровых и бычковых.

Подтверждение и дальнейшее развитие взглядов Палласа мы находим у Э. Эйхвальда. В ряде работ Эйхвальд (1829, 1830, 1841), описывая фауну Каспийского и Черноморского бассейнов, приводит несколько форм современных моллюсков и ракообразных, общих для обоих бассейнов. В своей последней большой работе (1855) он на основании нахождения таких форм в живом и ископаемом состоянии развивает и обосновывает мысль о том, что они представляют собою остатки фауны существовавшего некогда на месте Черного, Каспийского и Аральского морей одного морского бассейна.

Вкратце упоминает о наличии немногих каспийских моллюсков в Понтоазове также А. Миддендорф (1847—1849, 1848). Исследователи черноморской фауны Ратке (Rathke, 1837) и Нордманн (Nordmann, 1840) описывают несколько новых видов беспозвоночных и рыб, принадлежащих к каспийскому комплексу, о чем они, однако, сами не пишут.

Но вплоть до 70-х годов XIX в. сведения о каспийских видах в Азовско-Черноморском бассейне ограничивались данными о немногих видах. В. Ульянин (1872), сделавший первую попытку составить список Черноморско-Азовской фауны, из 380 видов животных называет только 7 видов, общих с Каспием, заключая из этого, что черноморская фауна имеет лишь самые незначительные следы фауны арало-каспийской.

В 70-х годах зоологические исследования на наших южных морях значительно усиливаются и расширяются, чему способствовала организация Севастопольской биологической станции и первой Арало-Каспийской экспедиции.

Крупный вклад в дело изучения фауны всего Понтокаспия сделал В. Чернявский в ряде работ, вышедших на протяжении семнадцати лет (1868, 1879, 1880, 1882—1883, 1884). Этот замечательный зоолог, появление которого в литературе, по мнению В. К. Совинского (1904), ознаменовало начало нового периода в истории исследований наших южных морей, описал несколько десятков новых видов и родов беспозвоночных (губок, червей и ракообразных) и в том числе ряд новых для Понтоазова каспийских форм.

Несмотря на свойственную Чернявскому переоценку таксономического значения признаков, многие описанные им виды, особенно среди каспийских мизид, до сих пор носят его имя. Однако Чернявский в своих работах не делает никаких заключений по поводу каспийских элементов в Понтоазовском бассейне и не сравнивает его фауну с фауной Каспия. Вероятно, зоогеографические обобщения были бы сделаны им в дальнейшем, по после выхода двух прекрасных монографий Чернявского по мизидам и десятиногим его исследования внезапно прекратились.

Вопрос о взаимоотношениях фауны Понтоазова и Каспия был вновь широко поставлен К. Ф. Кесслером, решившим его на основании тщательного сравнительного анализа ихтиофауны обоих морей.

К. Ф. Кесслер (18746, 1877) доказывает, что среди общих Каспийскому, Черному и Азовскому морей рыб очень значительное число — не менее 22 видов — самобытных, эндемичных для всего Понтокаспия. причем сюда относятся почти все солоноватоводные и проходные рыбы и в самом Каспии нет вполне морских рыб. Общие обоим морям виды рыб заметно отличаются друг от друга, образуя разновидности, в то время как проникшие в Черное море средиземноморские рыбы практически совершенно не изменились. На основании этого Кесслер подтверждает мысль Эйхвальда о том, что Черное и Каспийское море составляли некогда (в миоцене) один обширный бассейн и заключает, что он был солоноватым, причем его разделение (отделение Каспия) произошло ранее соединения Черного моря со Средиземным; фауна же Черного моря есть в основном самобытная фауна, сохранившаяся от этого древнего бассейна, но обогатившаяся средиземноморскими формами. При этом самобытные, коренные виды после соединения Черного моря со Средиземным и его осолонения большей частью отступили в его опресненные районы.<sup>2</sup>

Быстрое расширение сведений о каспийских беспозвоночных началось в 90-х годах. Большое значение имели черноморские «глубомерные» экспедиции 1890—1891 гг., организованные по инициативе Н. А. Андрусова (1890а), который уже в своем первом отчете сообщил о нахождении на глубинах Черного моря раковин каспийских моллюсков, живущих и ныне в устьях черноморских рек и доказывающих каспийский характер всей черноморской фауны в прошлом.

Многочисленные исследования, проведенные в Азовском море, лиманах и устьях черноморских рек А. А. Остроумовым еще во время экспедиции и затем в последующие годы, доставили обширные материалы по каспийской фауне. В ряде интересных работ, вышедших в течение последующего десятилетия, А. А. Остроумов (1892, 1894, 1896а, 1896б, 1897а, 1897б, 1898, 1902) устанавливает наличие в Азовском и Черном морях, кроме известных ранее, многих других каспийских или близких к каспийским форм (кишечнополостных, червей, ракообразных и др.) и показывает, что вся эта фауна, которую он впервые называет *р е л и к т о в о й*, распространена главным образом в лиманах и вообще наиболее опресненных частях бассейна, сохранивших условия более близкие к условиям древнего Третичного (Сарматского) бассейна.

Почти одновременно с Остроумовым начинает свои исследования и В. К. Совинский (1894, 1898а), обработавший сборы Остроумова и свои по ракообразным Азовского моря. Собственно только после этих работ, т. е. к концу 1890-х годов, фауна Азовского моря становится более или менее известной.

В эти же самые годы появляется серия блестящих работ норвежского зоолога Сарса (Sars, 1893, 1894а, 1894б, 1895а, 1895б, 1896, 1897а, 1897б). давшего подробные, снабженные прекрасными рисунками описания всех ракообразных Каспийского моря в количестве 105 видов, из которых около 70% впервые описывались им. Работы Сарса, по словам Совинского

<sup>2</sup> Несколько ранее Кесслера Н. А. Гребницкий (1873) уже указывал на то, что фауна Черного моря, хотя и населенного значительным количеством средиземноморских форм, имеет самобытный характер, особенно в опресненных районах, где она имеет сходство с каспийской. Вместе с тем Гребницкий находил у этой самобытной фауны сходство с фауной северных морей.



(1904), «восполнили. . . недостаток в той твердой точке опоры, которая была необходима для сравнения каспийской фауны беспозвоночных. . . с фауной Черного и Азовского морей» (стр. 104).

Исследования 70—90-х годов дали Совинскому повод проанализировать имеющиеся данные о фауне всех южнорусских морей и дать им зоогеографическую оценку. Основные положения, к которым пришел Совинский (1898б), были вкратце изложены им еще в докладе на X съезде естествоиспытателей и врачей, а затем в развернутом виде в его книге «Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна», вышедшей из печати через шесть лет (1904).

В этом капитальном (более 700 стр.) труде Совинский, подробно изложив историю исследований южнорусских морей, дает полную сводку всех накопившихся к 1901 г. сведений об их фауне, представляя ее в виде «Списка водящихся в Понто-Каспийско-Аральском бассейне животных». На основании данных о географическом распространении входящих в этот список 1415 видов и сравнения фауны отдельных морей бассейна друг с другом и с фауной других морей Совинский решает главным образом вопрос об отношении морей Понто-Каспийско-Аральского бассейна к другим морям и о характере и степени самобытности его фауны. Используя также многочисленные геологические доказательства, Совинский приходит к выводу, что Черное и Каспийское моря никогда не имели прямой связи с северными морями; кажущийся северный характер черноморской фауны обусловлен тем, что Черное море, заселенное средиземноморскими колонистами, обладает способностью отбирать из них преимущественно кельтийско-бореальные формы; северные же элементы в Каспии проникли туда через реки. Далее Совинский подтверждает и доказывает на беспозвоночных высказанное ранее Кесслером на основании данных по рыбам положение об общности фауны всего Понто-Каспийско-Аральского бассейна и ее самобытности, причем доказывает, что неправильно рассматривать ее как реликтовую в том смысле, как это было принято для фауны реликтовых озер.

Большое количество (23.8%) своеобразных, эндемичных для бассейна форм, их многочисленность, широкое распространение в пределах бассейна, их генетическая обособленность (отсутствие родственных связей с формами других морей), обусловленная тем, что в прошлом он долгое время был внутренним изолированным морем, — все это заставляет Совинского выделить Понто-Каспийско-Аральский бассейн в самостоятельную зоогеографическую провинцию (арктическо-бореальной подобласти). Эта провинция, по мнению Совинского, ныне распалась на Каспийско-Аральскую, сохранившуюся почти в неприкосновенности, и Черноморско-Азовскую, в которой под влиянием колонизации из Средиземного моря первобытный характер фауны сохранился лишь в опресненных частях и, по всей вероятности, в будущем исчезнет совершенно.

Почти одновременно с трудом В. К. Совинского выходит рецензия на него А. А. Остроумова (1903), критикующего некоторые выводы первого.<sup>3</sup>

Остроумов указывает, между прочим, на то, что область распространения древних самобытных форм (автохтонов или реликтов) в Азовском и Черном морях строго ограничена областью низкой солености, в которую почти не заходят средиземноморские колонисты, и поэтому о Понто-

<sup>3</sup> Дата опубликования этой рецензии — 1903 г., т. е. раньше даты рецензируемой книги. Очевидно, Остроумов был знаком с книгой Совинского еще до ее выхода в свет.

Арало-Каспийской провинции можно говорить, лишь понимая слово «понт» в геологическом смысле.

После работ Остроумова и Совинского каспийская фауна в Понтоазове в течение почти двадцати лет не подвергалась специальным исследованиям, хотя ряд каспийских видов был обнаружен и описан в крупных сводках К. О. Милашевича (1916) по азовско-черноморским моллюскам и Л. С. Берга (1911—1914, 1916) по пресноводным рыбам России.

Лишь после революции в результате развертывания в 20-х годах XX в. обширных гидробиологических исследований на южных морях (в частности, работ Азовско-Черноморской научно-промысловой экспедиции), вопрос о каспийском фаунистическом комплексе поднимается вновь. Богатая «реликтовая» фауна каспийского типа обнаруживается в пресных водах Понтоазовского бассейна.

В связи с нахождением каспийской фауны не только в низовьях, но и в среднем и верхнем течении понтокаспийских рек возникает вопрос об ее проникновении во внутренние водоемы. В обсуждении этого вопроса участвуют несколько зоологов, из которых одни (Беклемишев, 1923а) считают каспийские виды в реках иммигрантами, другие (Державин, 1912а, 1925а; Бенинг, 1924а) — реликтами морских трансгрессий.

Зоогеографические выводы В. К. Совинского подвергаются существенным поправкам со стороны В. В. Богачева (1922), указывающего на то, что объединение всех южнорусских морей в одну провинцию ошибочно, так как Черное море — вполне, а Азовское — большей частью поглощено провинцией средиземноморской, в то время как фауна Арала, возникшего независимо от Каспия, вообще имеет другое происхождение. Действительно, фауна Аральского моря, как к этому времени показали исследования Л. С. Берга (1908) и В. Н. Беклемишева (1922), занимает особое положение и имеет лишь очень немного каспийских видов. А. Н. Державин (1925а), соглашаясь в общем с Богачевым, подчеркивает, что о самостоятельной зоогеографической провинции можно говорить лишь применительно к ракообразным, моллюскам и рыбам, но лучше говорить о «Каспийской» (а не Понто-Каспийской-Аральской) провинции, ограничивая ее в Понтоазовском бассейне, как предлагал Остроумов, лишь лиманами и устьями рек.

Из многочисленных исследований этого периода можно упомянуть замечательные работы А. В. Мартынова (1924а) по реликтовым ракообразным Нижнего Дона, статьи Мартынова (1925а), Д. Е. Белинга (1925а) и Державина (1925а, 1925б) по фауне Нижнего Днепра, Азовского моря и других районов, Б. С. Ильина по бычкам (1927б, 1927в) и фауне кубанских лиманов (1930а).

Эти работы значительно дополнили сведения о видовом составе каспийской фауны в Понтоазовском бассейне и вместе с тем дали ясную картину своеобразного, но весьма широкого распространения ее в водах этого бассейна.

К концу 20-х—началу 30-х годов появляется несколько обзорных работ и определителей по группам, содержащим много каспийских видов. Из них следует упомянуть краткую, но исчерпывающую сводку Сарса по ракообразным Каспия (Sars, 1927), завершающую шестидесятилетние непрерывные исследования этого непревзойденного карцинолога, а также определители полихет Н. П. Анненковой (1930) и амфипод Н. М. Милославской и В. П. Паули (1931), обзор географического распространения рыб Л. С. Берга (1932) и работы Н. М. Книшовича (1932, 1933), дающего общую характеристику состава азовской и черноморской фауны.



В течение 30-х годов наряду с продолжающимися фаунистическими исследованиями, в частности в бассейне северо-западной части Черного моря (Макаров, 1938а), распространяются исследования с применением количественных методов. Они позволяют выяснить роль каспийской фауны в водных биоценозах и при помощи количественных показателей определить отношение отдельных видов к основным факторам среды. Таким путем в бассейне Азовского моря и Дона выявляются особые каспийские биоценозы и их экологические требования (М.-Болтовской, 1937, 1940; Сент-Илер и Бухалова, 1937).

В последние годы перед войной появляется еще несколько обзорных работ, имеющих отношение к каспийской фауне: работа Л. А. Зенкевича (1940а) по кишечнорастворимым, вторая часть определителя амфипод (описания видов) Н. М. Милославской (1939а), определитель каспийских мизид А. Н. Державина (1939а), каталог черноморских рыб Е. П. Сластенко (1938) и первый том «Жизни пресных Вод СССР» с краткими определителями не только пресноводных, но и живущих в пресных водах каспийских моллюсков (Жадин, 1940а) и ракообразных (Бирштейн, 1940; Рылов 1940).

В эти же годы начинаются интересные исследования Л. А. Зенкевича (1938, 1940б) по проблеме акклиматизации в Каспии средиземноморской фауны и в связи с этим по экологии каспийской фауны. Следует упомянуть еще обзор фауны рек В. И. Жадина (1940б), неизбежно затрагивающий проблему происхождения и экологии каспийской фауны в реках, вновь обсуждавшуюся в литературе в предшествующие годы (Бирштейн, 1935; Державин, 1939а).

В 30-х годах разворачиваются исследования каспийской фауны зарубежными зоологами. Начатые еще в середине 20-х годов в бассейне Дуная (Вогсеа, 1926а, 1926в; Dudich, 1927), они охватывают теперь и бассейны Днестра, и водоемы Болгарии и приводят к появлению ряда интересных, главным образом фаунистических, работ. Из них надо особенно упомянуть исследования Валканова (1935/36 и др.), превосходную монографию по мизидам Бэческу (Băcescu, 1940), содержащую также интересные экспериментальные данные, и монографию Кэрэушу (Cărgăușu, 1943), посвященную специально каспийским амфиподам, вышедшую уже во время войны.

Таким образом, ко времени Отечественной войны накопились обширные материалы по систематике, распространению, происхождению и некоторые данные по экологии каспийской фауны в Понтоазовском бассейне.

Экология была изучена хуже всего. Многие ее стороны были очень неясны, и для их разрешения были необходимы экспериментальные наблюдения. С другой стороны, наблюдалась таксономическая недоработанность многих групп каспийской фауны, необходимость их ревизии и тщательного сопоставления форм из Понтоазовского и Каспийского бассейнов. Вместе с тем обращала на себя внимание полная неизученность каспийских элементов южного (малоазиатского) побережья Черного моря и недостаточная изученность его западного (болгарского и румынского) побережья.

В послевоенные годы исследования каспийской фауны в некоторой степени восполнили эти недостатки.

Вопросы экологии каспийских двустворчатых и ракообразных начали разрабатываться несколькими группами исследователей. Московские зоологи продолжали начатые еще до войны и связанные с проблемой акклиматизации беспозвоночных работы по отношению каспийских форм

к солености и их осморегуляторным способностям (Бирштейн и Беляев, 1946; Карпевич, 1946а и др.).

В 1946—1947 гг. выдвигается предложение использовать каспийских беспозвоночных для акклиматизации во внутренних водоемах, особенно водохранилищах. Это предложение находит ревностных сторонников в лице украинских гидробиологов, результаты работ которых в этом направлении освещаются в диссертации П. А. Журавля (1950б) и многочисленных статьях его и И. П. Лубянова. В дальнейшем работы по акклиматизации каспийских беспозвоночных широко распространяются и в других водоемах. Это весьма способствовало изучению различных сторон биологии и экологии акклиматизируемых объектов, особенно ракообразных и моллюсков (Максимова, 1953; Карпевич, 1955б, Иоффе 1958, и др.). Биология некоторых массовых каспийских беспозвоночных изучалась также в связи с проблемой влияния гидротехнической реконструкции Дона на Азовское море (Карпевич, 1953, 1958; Яблонская, 1955; Резниченко, 1959, и др.).

Чрезвычайно продвинулось вперед изучение каспийской фауны благодаря замечательным работам Ю. М. Марковского, выполнившего обширнейшие количественные исследования в эстуарных системах всех крупных рек северо-западного Причерноморья (Днепра, Буга, Днестра, Дуная). До начала исследований Марковского количественные данные в этом районе сводились только к моей работе по дельте Днепра (1948б) и неопубликованным работам А. К. Макарова (1938б, 1939а) по Днепровско-Бугскому лиману. Ю. М. Марковский не ограничился сбором материалов в природе, но и выполнил ряд важных наблюдений и экспериментов по биологии отдельных форм. Однако значительная часть материалов по биологии, все данные по систематике, в том числе описание нескольких новых видов каспийских амфипод и общие выводы по всем исследованным им системам водоемов и по проблеме происхождения каспийской фауны, остались неопубликованными в связи с безвременной смертью Ю. М. Марковского. Опубликованы только результаты количественных исследований планктона и бентоса с подробным биоценотическим и фаунистическим анализом и данными по биологии ряда массовых форм, составившие три книги (Марковский, 1953б, 1954б, 1955), из которых третья вышла уже после смерти автора. Некоторые наблюдения по биологии видов, предназначавшихся для акклиматизации в водохранилищах, были опубликованы им в другой работе (1954а).

По систематике каспийской фауны в военные и послевоенные годы нашими зоологами публиковались преимущественно небольшие статьи: по турбелляриям (Беклемишев, 1951, 1953 и др.), амфиподам (Державин, 1944, 1945, 1949; Бирштейн, 1945в) и сельдевым (Световидов, 1943, 1948 и др.); но по последней группе А. Н. Световидовым (1952) был также издан определитель. Румынскими зоологами в эти годы было выпущено три определителя: Кэрэушу, Добреану, Манолаке (Cărgăușu, Dobreanu, Manolache, 1955) — по амфиподам (сюда вошла почти целиком, но с изменениями, упомянутая выше монография первого автора); Бэческу (Băcescu, 1951, 1955) — по кумовым и мизидам. Этими авторами описывается ряд новых форм каспийского типа, но для суждения об их отношении к обитающим в Каспии недостаёт сравнительных материалов. Таксономическое изучение автохтонной фауны Каспия, нуждающейся ещё в серьёзной ревизии многих групп и в значительных дополнениях, за последнее время замедлилось и стало явно отставать по сравнению с изучением фауны Понтоазовского бассейна.



Большое значение для упорядочения наших знаний о фауне южных морей (как и других наших морей) имело выдающееся руководство Л. А. Зенкевича (1947, 1951), в котором дан прекрасный анализ состава, распространения и происхождения фауны во всех морях. Но объем книги не позволил ее автору привести список видов, а по южным морям в то время имелись только уже сильно устаревшие данные сводки В. К. Совинского.

Первая попытка обновить эту сводку в отношении Каспийского моря была сделана А. Н. Державиным (1951а, 1951б), составившим общий обзор его фауны; в том же году список рыб Каспия был опубликован Т. С. Рассом (1951). Впрочем, подробные данные о всех рыбах Каспия приводятся и в четвертом издании определителя пресноводных рыб Л. С. Берга (1948—1949).

В последние годы вышел каталог фауны, обитающей в Черном море у берегов Болгарии, составленный Валкановым (1957). Это вторая сводка, обновляющая Совинского, по черноморской части бассейна.<sup>4</sup> Хотя каталог Валканова составлен очень тщательно и охватывает все группы фауны (причем обитающие не только в море, но и в прибрежных озерах), он неизбежно неполон, так как относится только к ограниченному участку Черноморского побережья. Для каспийской фауны он особенно недостаточен, так как этот участок побережья лишен крупных эстуариев. Значительно больше каспийских видов в списках Ю. М. Марковского (1953б, 1954б, 1955), но они относятся только к эстуариям Дуная—Днестра—Днепра. Наконец, есть еще составленный мною (1959в) каталог для Азовского моря, но он охватывает только это море и только свободноживущих беспозвоночных.

Ни одна из перечисленных обзорных работ не может считаться исчерпывающей ни для одного из морей и ни для одной из зоогеографических групп фауны. Ни в отдельности, ни в сумме эти работы не равноценны сводке Совинского, хотя и создают основу для составления аналогичной сводки для современного уровня знаний. Эти обзорные работы облегчили также мою задачу составления сводки по каспийской фауне в Понтоазовском бассейне.

Прежде чем переходить к изложению полученных мною результатов по систематическому составу каспийской фауны в Понтоазовском бассейне, следует вернуться к работе Совинского и начать с изложения его данных по этому вопросу.

#### ДАННЫЕ СВОДКИ СОВИНСКОГО

В. К. Совинский подразделяет всю фауну Понто-Каспийско-Аральского бассейна, кроме пресноводной, на колонистов из Средиземного моря и автохтонов, т. е. возникших в самом бассейне. Среди последних он различает новых и древних автохтонов. Первые представляют собою формы средиземноморского происхождения — особые разновидности или даже виды, но близкие к широко распространенным морским видам и имеющие явно средиземноморское происхождение. Древние же автохтоны — это «самобытные формы, унаследованные от прежних геологических эпох (аборигены)», они принадлежат к особым родам или

---

<sup>4</sup> Раньше был опубликован еще каталог Л. А. Прокудиной (1952) по фауне Черного моря у Карадага, но он значительно меньше, так как относится к небольшому району открытого моря, без опресненных участков.

своеобразным видовым группам (внутри широко распространенных родов), присущим только Понто-Каспийско-Аральскому бассейну.

Колонисты и новые автохтоны вместе образуют в целом средиземноморской ингредиент, участие которого в фауне Азовского и Черного морей выражается цифрой 77.18% числа видов. На древние автохтоны и пресноводные формы приходится 22.82% числа видов.<sup>5</sup>

Совинский насчитывает всего 194 вида и разновидности новых автохтонов и 124 вида древних автохтонов. Первые, по его расчетам, составляют 22.02%, а вторые 14.31% всего населения Понтоазовского бассейна (без простейших). Из древних автохтонов 69 видов не встречаются нигде, кроме Понтоазовского бассейна, остальные обитают и в Каспии, частично и в Арале.

Таким образом, Совинский приводит в общем весьма внушительный список из 263 форм (видов и разновидностей), эндемичных для Понтоазовского бассейна (новые автохтоны плюс эндемичные для Понтоазова древние).

Однако уже при беглом просмотре списков Совинского легко видеть, что значительное число новых и древних автохтонов нереально. Сам автор в последней главе своего труда, описывая самобытные формы ракообразных, уже не упоминает 5 из видов, числящихся в списке как эндемичные автохтоны Понтоазова.

В настоящий момент очень трудно определить истинное число всех эндемичных для Понтоазовского бассейна форм, и я не ставлю перед собой такую задачу, но не подлежит сомнению, что число черноморских эндемиков во много раз меньше, чем это считал Совинский. В большинстве случаев в хорошо изученных группах фауны число эндемичных видов сводится к минимуму, иногда даже к нулю. Их эндемизм оказывается «временным», исчезающим с обнаружением этих видов в других морях.

Особенно много нереальных видов и даже родов оказалось среди описанных В. Чернявским, который чрезмерно увлекся описанием новых форм, высказав, как известно, ошибочное положение, что «фауна одного Ялтинского залива богаче фауны всего бельгийского берега» (1868, стр. 39).

Из новых автохтонов одни оказывались в дальнейшем идентичными со средиземноморскими видами или их локальными формами, многие другие оказывались просто неправильно определенными или остались *nomina nuda*.

Так, исследовавший черноморских губок Б. Сварчевский (1905) из 23 новых видов, описанных ранее Чернявским (1880), оставляет только 2—3 вида, а остальные сводит в синонимы или ставит под сомнение. Державин (1925а), исследовавший высших ракообразных, из 14 «новых автохтонов» в этой группе редуцирует 13 видов и оставляет только один, и то низведя его до локальной формы.

Тщательное исследование черноморских гарпактицид, произведенное Е. Г. Косякиной (1936, 1940) и Якубисяком (Jakubisiak, 1938а, 1938в), показало, что из описанных до Совинского и отнесенных им к числу энде-

---

<sup>5</sup> Небезынтересно отметить, что в списке Совинского для всего Понто-Каспийско-Аральского бассейна значится (с дополнениями) 1445 форм (видов и разновидностей) животных, в то время как в списке В. Ульянина, составленном на 30 лет раньше, их насчитывалось только 459. Составленный же через 55 лет после сводки Совинского список Валканова (1955б) для одного только болгарского участка Черного моря содержит 1375 форм, т. е. почти столько же, сколько Совинский насчитывал во всех трех наших южных морях.



миков 36 видов этой группы в действительности эндемичными для Черного моря можно считать только не более 4 видов.

По отношению ко множеству описанных В. Ульяниным, С. Переяславцевой и некоторыми другим авторами эндемичных черноморских турбеллярий вполне применимо замечание, сделанное И. Н. Филиппевым (1918, 1921) по поводу им же описанных 65 видов нематод: «Такое количество новых видов доказывает лишь слабую степень изучения свободных нематод вообще и средиземноморской фауны в частности» (стр. 558). В общем же фауна свободных нематод Черного моря, по Филиппеву, представляет собою обедненную средиземноморскую фауну.

По мнению В. Н. Беклемишева (устное сообщение), вся черноморская фауна турбеллярий носит чисто средиземноморский характер, хотя и есть некоторые формы, викарные для близких к ним средиземноморских.

В появившейся в самое последнее время большой работе по турбелляриям Акс (Ах, 1959) приводит ряд таких викарных видов и высказывает предположение, что из остальных, указанных пока только для Черного моря видов многие в дальнейшем будут найдены и в Средиземном.

Из 39 эндемичных для Черного моря видов полихет, приводимых Совинским, по Н. П. Анненковой (1936) и К. А. Виноградову (1949), осталось только 4 вида, относящихся к широко распространенным в морях родам.

Группа из 26 новых азовско-черноморских видов моллюсков, близких к атлантическим и средиземноморским (т. е. новых автохтонов), была описана К. О. Милашевичем (1916). До сих пор, к сожалению, никто не выполнил серьезной ревизии этой важнейшей группы. Но невозможно отрицать склонности к преувеличению таксономического значения вариаций этим тонким систематиком. Вероятно, большинство описанных им новых видов представляет собою подвиды или морфы. Еще В. А. Водяницкий (1923) доказал, что 6—7 видов гастропод являются лишь вариантами средиземноморских, с которыми связаны переходными формами. А. А. Садовский (1934) показал, что у многих средиземноморских моллюсков в Черном море наблюдается «атлантизация», т. е. изменения в некоторых признаках в сторону сходства с атлантическими формами, вызванные более северным положением Черного моря иначе говоря — черты экологических морф.

Позднее Касперс (Caspers, 1951), ссылаясь на Иекеля, а затем и сам Иекель (Jaesckel, 1954) идентифицировали со средиземноморскими или свели до их вариантов не менее десяти описанных Милашевичем видов моллюсков.

По-видимому, следует — если не полностью, то в значительной мере — вернуться к мнению А. Миддендорфа (1848), высказанному более ста лет тому назад, что маләкофауна Черного моря представляет собою просто незначительную часть средиземноморской, лишенную специфических видов.

Таким образом, «новых автохтонов», т. е. видоизмененных потомков средиземноморских колонистов, очень мало. Лишь в некоторых группах есть отдельные викарные виды, а чаще подвиды. Видообразовательная роль Черного моря очень слаба, как заметил еще А. Н. Державин (1925а), и это совершенно естественно, если учесть геологически очень недавнее соединение его со Средиземным морем и продолжающиеся обмен водами и вселение в него средиземноморской фауны.

Почти так же обстоит дело с древними автохтонами. В эту группу Совинский отнес виды, относящиеся к эндемичным поптоазов-

ским родам, а также все формы, общие с живущими в Каспии и близкие к ним, хотя и не найденные в Каспии.

Из древних автохтонов, относящихся к эндемичным понтоазовским родам, Совинский насчитывает 24 вида из 22 родов и считает, что они представляют собой коренные самобытные формы, возникшие, очевидно, в самом Понтоазовском бассейне.

Однако судьба этих эндемичных (почти исключительно монотипических) родов в дальнейшем в подавляющем большинстве оказалась аналогичной судьбе новых автохтонов. Не входя в подробное рассмотрение синонимии каждого рода, могу сказать, что в настоящий момент, насколько я мог разобраться в разбросанных литературных данных, остался, по-видимому, только один из этих 22 эндемичных родов (губка *Tedaniella*, медуза *Macotias*, турбеллярии *Darwinia*, *Vera*, *Ludmilla*, немертины *Paronychoscotlex*, полихеты *Mastigonereis*, *Parapodarke*, *Lycastis*, *Xenosyllides*, *Centrocorone*, ракообразные *Corniger*, *Thoracosphaera*, *Isopodius*, *Midicola*, *Paragammarus*, *Pontomysis*, *Euxinomysis*, *Onychomysis*, моллюск *Pseudowermis*, рыбы *Percarina*, *Asperina*), а именно род *Percarina*, относящийся к семейству окуневых рыб и содержащий один вид *P. demidoffi* Nordm. (с двумя подвидами). Остальные или оказались синонимами ранее описанных средиземноморских, реже каспийских родов, или были найдены позже в Средиземном море; некоторые из «древних автохтонов» перешли в число «новых», т. е. были сведены к видам уже известных родов.

Правда, в процессе дальнейших исследований фауны в Понтоазовском бассейне было описано еще несколько новых эндемичных для него родов. Однако одни из этих родов, как я покажу ниже, позднее были опять-таки сведены в синонимы со средиземноморскими, другие имеют, видимо, средиземноморское происхождение и не обнаруживают сходства с каспийской фауной.

Древние автохтоны Совинского, общие для Понтоазова и Каспия или близкие к каспийским обитателям, составляют в целом то, что я подразумеваю под названием каспийской фауны в Понтоазовском бассейне.

Отдельного списка этих форм Совинский не дает. Из его таблицы «Географического распространения древних автохтонов в Понто-Каспийско-Аральском бассейне» можно заключить, что Совинскому было известно 100 таких каспийских видов. Однако в упомянутой таблице, очевидно по недосмотру, отсутствует 4 вида рыб (*Gasterosteus platygaster*, *Luciperca marina*, *L. volgensis*, *Gobius fluviatilis*), которые, судя по данным о распространении в другом «списке водящихся в Понто-Каспийско-Аральском бассейне животных», с точки зрения Совинского, должны быть также отнесены к древним автохтонам.

Присоединив и их, получаем 104 каспийских вида (древних автохтонов каспийского типа) в Понтоазовском бассейне, а именно: губок — 4 вида, гидростомов — 1, аннелид — 4, моллюсков — 7, низших ракообразных — 4, высших ракообразных — 39, рыб — 45.

#### СПИСОК КАСПИЙСКИХ ВИДОВ (ДРЕВНИХ АВТОХТОНОВ КАСПИЙСКОГО ТИПА) В ПОНТОАЗОВСКОМ БАССЕЙНЕ ПО В. К. СОВИНСКОМУ<sup>6</sup>

	Coelenterata
Porifera	* <i>Cordylophora lacustris</i> Allm.
* <i>Protoschmidtia simplex</i> Czern.	Annelides
* <i>P. transitans</i> Czern.	<i>Hypania invalida</i> (Gr.) Ostr.
* <i>P. foraminosa</i> Czern.	* <i>H. oculata</i> (Schm.) Ostr.
<i>P. grunni</i> Czern.	

<sup>6</sup> Звездочкой обозначены виды, отсутствующие по Совинскому в Каспийском море.

\**H. antiqua* Ostr.  
*Archaeobdella esmonti* Gr.

## Mollusca

*Dreissena polymorpha* Pall.  
\**D. bugensis* Andrus.  
*Monodacna coloratum* Eichw.  
*Adacna plicatum* Eichw.  
*A. vitrea* Eichw.  
\**Cardium ponticum* Eichw.  
*Hydrobia pusilla* Eichw.

## Entomostraca

\**Evadne* sp. Zern.  
\**Evadne* sp. Zern.  
\**Evadne* sp. Zern.  
\**Cercopagis pengoi* Ostr.

## Malacostraca

*Corophium nobile* G. Sars.  
*C. chelicorne* G. Sars.  
*C. robustum* G. Sars.  
*C. curvispinum* G. Sars.  
\**C. maeoticum* Sow.  
*Gmelina costata* Gr.  
*G. kusnetzowi* (Sow.)  
*Gmelinopsis tuberculata* G. Sars  
*Amathillina cristata* Gr.  
*Gammarus haemobaphes* Eichw.  
\**G. marinus* v. *villosus* Sow.  
*G. tenellus* G. Sars  
*G. compressus* G. Sars  
*G. similis* G. Sars  
*G. robustoides* Gr.  
*G. crassus* Gr.  
*G. placidus* Grimm  
*G. obesus* G. Sars  
\**G. olivianus* Sow.  
*G. weidmanni* G. Sars  
\**G. maeoticus* Sow.  
\**G. sarsi* Sow.  
*G. andrussowi* G. Sars  
\**Gammarus* sp. sim. *haemobaphes*  
\**Gammarus* sp. sim. *minutus*  
*Niphargoides corpulentus* G. Sars.  
\**N. sim. corpulentus*  
\**Niphargoides* sp. nova  
*Pseudocuma pectinata* Sow  
*P. sowinskyi* G. Sars.

*P. graciloides* G. Sars  
*P. eudorelloides* G. Sars  
\**P. latiaculeata* Zern.  
*Limnomysis benedeni* Czern.  
*Mesomysis kowalewskyi* Czern.  
*M. intermedia* Czern.  
*M. ullskyi* (Czern.) Sars  
\**M. kroyeri* Czern.  
*Paramysis baeri* Czern.

## Pisces

*Acipenser ruthenus* L.  
*A. schipa* Low.  
*A. huso* L.  
*A. stellatus* Pall.  
*A. güldenstädti* Brandt  
*Syngnathus bucculentus* Rathke  
\**Clupea pontica* Eichw.  
\**C. tanaica* Gr.  
\**C. eichwaldi* Gr.  
\**C. maeotica* Gr.  
\**C. cultriventris* Nordm.  
*C. delicatula* Nordm.  
*Abramis sapa* Pall.  
*A. persa* Gmel.  
*Alburnus chalcoides* Güld.  
\**Salmo labrax* Pall.  
\**S. pallasii* Günth.  
\**Gobius quadricapillus* Pall.  
\**G. capitonellus* Kessl.  
\**G. albosignatus* Kessl.  
*G. marmoratus* Pall.  
\**G. macropterus* Nordm.  
\**G. exanthematosus* Pall.  
\**G. constructor* Nordm.  
\**G. ratan* Nordm.  
*G. melanostomus* Pall.  
\**G. virescens* Pall.  
\**G. cephalarges* Pall.  
\**G. platyrostris* Pall.  
*G. kessleri* Günth.  
\**G. eurycephalus* Kessl.  
\**G. syrman* Nordm.  
\**G. trautvetteri* Kessl.  
\**G. batrachocephalus* Pall.  
*G. burmeisteri* Kessl.  
\**G. cobitiformis* Kessl.  
\**G. leopardinus* Nordm.  
*G. longicaudatus* Kessl.  
*Gobiosoma caspium* Kessl.  
*Benthophilus macrocephalus* Pall.  
\**B. monstrosus* Kusn.

Из данных по распространению видно, что из этих видов — 47 эндемичных для Понтоазовского бассейна (т. е. не встречаются в Каспии и Арале).

Таким образом, по Совинскому, в Понтоазовском бассейне среди фауны каспийского типа 45%, т. е. немногим меньше половины, эндемичных видов.

Обращает на себя внимание чрезвычайно высокий эндемизм понтоазовской фауны.

Так как большинство некаспийских эндемиков оказалось нереальным, естественно возникает подозрение, что и число эндемиков каспийского

типа преувеличено. Но для того чтобы установить, какие из приведенных видов совпадают с каспийскими, а какие действительно эндемичны для Понтоазова, необходимо иметь вполне точные данные о фауне Каспийского моря, которую я должен рассмотреть отдельно.

### ФАУНА КАСПИЙСКОГО МОРЯ

Несмотря на глубокий интерес, который возбуждает к себе фауна этого своеобразного водоема и ее относительную бедность видами, она до сих пор изучена чрезвычайно неполно.

Первые сведения о фауне Каспийского моря мы находим у С. Г. Гмелина (1777—1785) и П. С. Палласа (1770—1773). Описания нескольких видов моллюсков и рыб у Гмелина настолько несовершенны, что первые описания каспийских животных считаются принадлежащими Палласу, хотя часть их, а именно описание рыб, была опубликована на пятьдесят лет позднее (1831).<sup>7</sup> Значительные дополнения, особенно по рыбам и моллюскам, были сделаны Э. Эйхвальдом (1841, 1855), который собственно был первым натуралистом, специально занимавшимся сбором и изучением фауны Каспийского и Черного морей. Однако широкое и всестороннее исследование фауны Каспийского моря не только в прибрежной, но и в открытой части было выполнено впервые лишь Арало-Каспийской экспедицией 70-х годов, результатом которой были работы О. А. Гримма (1876, 1877) по беспозвоночным и К. Ф. Кесслера (1874а, 1877) по рыбам. Важные дополнения к их данным были сделаны затем В. Чернявским (1882—1883) по ракообразным и В. Дыбовским в 1888 г. по моллюскам (Дыбовский, 1933).

К этому времени Н. И. Андрусовым (1888) была сделана первая попытка опубликовать список (каталог) фауны Каспийского моря. Андрусов насчитывал уже в Каспии 187 видов животных и на основании этого списка дал даже краткий анализ видового состава фауны и геологической истории этого моря.

Крупнейшим вкладом в дело изучения фауны Каспия была серия упоминавшихся выше работ Сарса по ракообразным, опубликованная в 90-х и частично в 1900-х годах.

Однако после этого изучение фауны Каспия замедлилось. Из крупных групп, пожалуй, только рыбы Каспия в настоящее время изучены удовлетворительно. Обращает на себя внимание то, что по многим группам до сих пор имеются лишь сильно устаревшие и неполные данные, требующие коренной переработки (например, по губкам, гастроподам, двустворчатым), а по лучше изученным группам часто имеются лишь разрозненные статьи и нет никаких сводок (амфиподы, турбеллярии, олигохеты и др.). Вообще опубликован, кажется, только один определитель по каспийской фауне — а именно «Мизиды Каспия» А. Н. Державина (1939а), если не считать устаревшего определителя гастропод В. Дыбовского и Б. Дыбовского и Грохмалицкого в переводе В. В. Богачева (Дыбовский, 1933), определителя кумовых Н. Б. Ломакиной (1958) и рыб Л. С. Берга (1948—1949), в которых каспийские виды включены наряду с видами других морей или пресных вод. Между тем для Черного и Азовского морей можно указать не менее двенадцати определителей по разным группам (один по копеподам, два или три по амфиподам, три по мизидам, два по кумовым, один по изоподам, один по моллюскам, один по рыбам). Остро

<sup>7</sup> Приоритет Гмелина сохранил, кажется, только берш *Lucioperca volgensis* (Gmel.).



ощущается настоятельная необходимость составления руководства по фауне Каспия. Но для этого прежде всего необходима ее инвентаризация. Как я указывал выше, она была выполнена В. К. Совинским для всех южнорусских морей.

Совинский, используя имевшиеся литературные источники до 1901 г., указал в Каспии уже 245 видов животных (без простейших — 235), из которых 159 (64.9%) свойственны исключительно Каспию, т. е. для него эндемичны, 60 видов (24.5%) встречаются также и в других южных морях; таким образом, понто-каспийско-аральских эндемиков всего 219, остальные 25 видов (10.6%) — формы «чуждые», среди которых есть элементы кельтийско-бореальные, пресноводные и северные. Северные по происхождению, но уже сильно изменившиеся формы есть и среди каспийских эндемиков.

Зоогеографический анализ Совинского в основном правилен. Верно то, что фауна Каспия состоит из четырех групп видов: эндемичных (автохтонных), из которых часть населяет также Понтоазов и Арал, средиземноморских (кельтийско-бореальных, по Совинскому), арктических (северных) и пресноводных. Верно также и то, что первые (эндемичные и понтоаралокаспийские) составляют большую часть фауны Каспия. Однако данные Совинского сильно устарели. Общее число видов и процентное соотношение между группами совсем не соответствуют нашим современным знаниям о фауне Каспия.

С тех пор в течение почти пятидесяти лет никаких сводок по фауне Каспия не было. Краткий очерк фауны Каспия был сделан в одной из статей К. А. Киселевича (1922), который насчитывает в Каспии уже 270 видов, но не называет их. В очень содержательном зоогеографическом обзоре фауны Каспия, составленном Л. А. Зенкевичем (1947), список автохтонных видов тоже не приводится.

Как я уже упомянул выше, впервые после Совинского такую сводку недавно опубликовал А. Н. Державин (1951а, 1951б) в своем чрезвычайно интересном обзоре фауны Каспийского моря, составленном для книги «Животный мир Азербайджана». Державин приводит по отдельным группам списки обитающих в Каспии видов, дает общий зоогеографический анализ и рассматривает происхождение фауны.

Обзор А. Н. Державина может быть положен в основу для составления каталога фауны Каспийского моря. Однако он нуждается в значительных дополнениях. Уже сам характер издания, в котором он был напечатан, несколько ограничивал возможности подробного анализа видового состава. По некоторым группам (коловратки, нематоды) данных по Каспию вообще не приводится. По многим другим неполностью использованы литературные данные и, конечно, не могло быть учтено довольно большое число статей, появившихся в течение 50-х годов.

Я попытался внести необходимые дополнения и исправления, используя также еще не опубликованные материалы некоторых авторов. В мои задачи входило учесть главным образом состав автохтонной фауны Каспийского моря, но я заодно постарался уточнить состав его арктических и особенно средиземноморских, ныне непрерывно увеличивающихся в числе, элементов. Я не ставил задачей точно учитывать чисто пресноводные элементы (а также широко распространенные в соленых озерах), имеющиеся в фауне Каспия. Кроме того, я и не пытался составить полный список простейших, главным образом в связи с тем, что они представляют мало интереса в зоогеографическом отношении, и ограничился лишь некоторыми замечаниями по поводу форм морского происхождения.

Рассмотрим фауну Каспия по четырем основным составляющим ее зоогеографическим группам.

Пресноводная фауна в открытых частях Каспийского моря вообще небогата. За пределами опресненных эстуариев это главным образом рыбы, в планктоне — несколько видов эвригалинных коловраток, в бентосе — отдельные виды тендипедид (главным образом мотыль *Tendipes*) и олигохет, а среди микрофауны — остракоды и некоторые виды турбеллярий (рабдоцелид). Роль этих видов в общей численности и биомассе планктона и бентоса незначительна. Однако они встречаются не случайно, а как постоянные, хотя и второстепенные участники биоценозов. Так, в открытом Каспии на заиленных грунтах в небольшом количестве обитают *Tendipes* и некоторые виды пресноводных олигохет, а в толще воды — пресноводные коловратки и карповые рыбы. В мелководных заливах роль пресноводных форм повышается, причем интересно, что это наблюдается не только в опресненных, но и в сильно осолоненных заливах, где развиваются наиболее эвригалинные формы. Чрезвычайно любопытно резкое преобладание пресноводных форм среди паразитофауны рыб Каспия, в том числе и имеющих морское происхождение автохтонных (Догель и Быховский, 1938).

В опресненных районах пресноводная фауна распространяется в Каспии относительно далеко в сторону осолонения.

В общем роль пресноводной фауны в Каспии выше, чем в других солоноватых морях с такой же общей соленостью. По-видимому, основная причина этого заключается в ином составе солей в Каспийской воде, а именно в пониженной роли хлоридов и натрия и повышенной сульфатов: кальция и магния, что оказывается благоприятным для многих пресноводных форм (Баскина, 1928; Беклемишев и Баскина-Заколоткина, 1933). Это еще больше выражено в Аральском море, в котором вода приближается по составу к воде многих соленых озер и роль пресноводных форм еще выше.

Арктическая по происхождению фауна Каспия представляет собою явление в высшей степени замечательное, если принять во внимание огромные пространства суши, отделяющие в настоящее время Каспий от северных морей. В состав арктического комплекса Каспия входят: амфиподы *Pontoporeia affinis microphthalmia* G. Sars, *Pseudalibiotus caspius* Gr., *P. platyceras* Gr., *Gammaracanthus loricatus caspius* Gr., мизиды *Mysis caspia* G. Sars, *M. amblyops* G. Sars, *M. macrolepis* G. Sars, *M. microphthalmia* G. Sars, изопода *Mesidothea entomon* ssp. *glacialis* Gurj, копепода *Limnocalanus grimaldi* de Geer, белорыбца *Stenodus leucichthys* (Güld.), лосось *Salmo trutta caspius* Kessl., тюлень *Phoca hispida caspia* Gmel. По всей видимости, к арктическим формам следует отнести и полихету *Manayunkia caspica* Ann. Как указал Л. А. Зенкевич (1935), она чрезвычайно близка к обитающей в северных морях *M. polaris* Zenk.

Не вызывает сомнения арктическое происхождение паразитирующих на белорыбце, лососе и тюлене трематод *Bunocotyle cingulatum*, *Crepidostomum farionis*, цестод *Eubothrium crassum*, скребня *Corynosoma strumorum*, ракообразных *Argulus coregoni*, *Thersitina gast-rostei*.<sup>8</sup>

Возможно, что преимущественно северное (пресноводное) происхождение имеют еще несколько видов паразитов, встречающихся на окуне-

<sup>8</sup> На основании палеонтологических данных В. С. Кирпичников (1953) считает, что каспийский тюлень *Phoca caspia* существовал в Каспийском и Азовском морях еще в начале четвертичной эпохи. Однако наличие на нем северных паразитов указывает на его арктическое происхождение.

вых (*Achtheres percarum*), бычках (*Phyllodistomum simile*) и карасе — 4 вида *Dactylogyrus* (Маркевич, 1933; Догель и Быховский, 1938).

Если этих последних не считать, то общее число форм северного происхождения в Каспии составляет 20 видов.<sup>9</sup>

Именно эти формы, очевидно благодаря крупным размерам и распространенности некоторых из них, и послужили основанием для выводов некоторых зоологов XIX столетия (Ковалевский, 1870; Гримм, 1874, 1880) о преобладающем северном характере фауны Каспия.

Строго говоря, часть из них представляет собою уже эндемичные и, очевидно, автохтонные для Каспия виды: все четыре вида *Mysis* и оба вида *Pseudalibrotus*. Однако они близки к определенным арктическим видам, непосредственными потомками которых являются (виды *Mysis* — к *M. oculata*, виды *Pseudalibrotus* — к *P. birulai*)<sup>10</sup> и имеют несомненно то же и притом, по-видимому, очень недавнее происхождение, что и другие перечисленные формы, совпадающие с арктическими или составляющие их подвиды. При этом все эти (свободноживущие) формы до сих пор сохранили явные черты арктических обитателей в своей экологии: ракообразные обитают в холодных глубинных водах, позвоночные размножаются в зимние месяцы.<sup>11</sup> Относительно времени и путей проникновения этого комплекса в Каспий наиболее вероятно предположение Л. С. Берга (1928) — к которому присоединяется и А. Н. Державин (1939а), — что оно произошло в поздне- или послеледниковую эпоху посредством крупного пресноводного водоема, образовавшегося от таянья ледников между Балтийским морем и верховьями Волги и Сев. Двины. Предположение о том, что арктические виды проникли в Каспий через систему рек и пресных озер, было высказано впервые еще А. Бирулей (1897б).

Следы существования такого озера в области водораздела между бассейном Волги и Балтики были обнаружены сначала С. А. Яковлевым (1928). Позднее А. И. Москвитин (1947) восстановил довольно подробную картину водоема, существовавшего в этом районе в период после вюрмского (точнее калининского) оледенения и названного им Молого-Шекснинским озером. Это было широкое (до 70 км) и довольно глубокое (до 50—60 м) озеро, очень напоминавшее по очертаниям современное Рыбинское водохранилище, но на севере расширявшееся и связанное с другим, Вологодским, озером, заливавшим бассейн Сухоны.

Существование крупных озер, образовавшихся от подпруживания рек ледниками, предполагал еще Хёгбом (Högbom, 1917), считавший, что их воды затем стали переливаться через водоразделы в бассейн Каспия вместе с арктическими элементами фауны. Но последние, по его мнению, проникли в эти озера из Белого моря. Сегерстреле (Segerstråle, 1957) отводит в этом деле главную роль Онежскому Ледниковому озеру, образовавшемуся в долине р. Онеги. По отношению к белорыбце и ло-

<sup>9</sup> Сарс (Sars, 1897а) обнаружил еще одно ракообразное явно арктического происхождения — изоподу *Nannoniscus caspius*, очень близкую к живущему в северных морях *N. oblongus*. Но за шестьдесят с лишним лет больше никто ни разу не находил этого рачка. Сам Сарс нашел его только в единственном экземпляре, причем в прибрежных мелководьях, где вообще никогда не встречаются арктические формы. Все это заставляет предполагать в этом случае какое-то недоразумение и воздержаться от внесения *Nannoniscus* в список арктических форм Каспия.

<sup>10</sup> По мнению А. Л. Бенинга (1938б), каспийские формы *Pseudalibrotus* настолько близки к северным, что могут считаться их подвидами (*P. caspius* — подвид *P. birulai*, *P. platyceras* — подвид *P. nansenii*).

<sup>11</sup> Исключение составляет только полихета *Manayunkia caspia*, живущая на мелководьях и проникающая в Поптоазовский бассейн.

сосою проникновение в Каспийский бассейн из Белого моря, по мнению А. В. Подлесного (1941), поддержанному Л. С. Бергом (1950), очень вероятно. Оно могло происходить, и неоднократно, через притоки Камы и Сев. Двины — Южн. и Сев. Кельтму, в верховьях которых в половодье происходит временное соединение бассейнов.

Предположение Е. Ф. Гурьяновой (1933) и П. Л. Пирожникова (1937) о том, что арктические элементы проникли в Каспий из Карского моря, заставляет строить довольно сложный путь этого проникновения, пока не обоснованный геологическими данными. Это предположение вызвано тем, что арктические формы в Каспии ближе к живущим в Карском море, чем к беломорским и балтийским; но, как заметил Л. А. Зенкевич (1947), в послеледниковое время распределение видов и подвидов в северных морях должно было быть иным, чем в настоящее время.

Среди земноморская фауна в Каспийском море состоит в настоящее время из большего числа форм, чем арктическая. Список этих форм, приведенный Зенкевичем (1947), теперь уже нуждается в дополнениях. Среди средиземноморских элементов следует различать, во-первых, те, которые проникли в Каспий, по-видимому, без всякого участия человеческой культуры, во всяком случае до начала систематических исследований этого моря, а во-вторых — те, которые были завезены человеком в Каспий случайно или намеренно.

К первой категории можно относить 9 форм. Несомненно средиземноморские формы — полихета *Fabricia sabella caspica* Zenk., моллюск *Cardium edule* Lam., копепода *Calanipeda aquae-dulcis* Kritsch,<sup>12</sup> рыбы *Syngnathus nigrolineatus caspius* Eichw., *Atherina mochon pontica caspia* Eichw. По всей вероятности, имеют такое же происхождение бычок *Pomatoschistus caucasicus* (Kawr.),<sup>13</sup> мшанка *Bowerbankia imbricata caspia* (Абриков, 1959а) и паразиты рыб — трематоды *Mazocreas alosae*, *Nitzschia sturionis*, цестода *Bothrimonas fallax*, нематода *Cucullanus sphaerocephalus*. Все они паразитируют на осетровых, кроме первого, паразитирующего на сельдях, на которых живет также миксоспоридия *Mitraspora caspia alosae*.

Не совсем ясно, в каких отношениях к средиземноморскому комплексу находятся живущие в Каспии мелкие гастроподы, называвшиеся обычно гидробиями. Многие авторы полагают, что из них по крайней мере один вид совпадает со средиземноморской *Hydrobia ventrosa*, о чем говорит и чрезвычайная выносливость его к высокой солености. Однако, по мнению Б. М. Логвиненко и Я. И. Старобогатова (1959), все каспийские «гидробии» относятся к другому роду — *Pyrgohydrobia* (и даже к другому семейству — *Pyrgulidae*), в котором составляют три вида, причем один или два из них живут и в Черном море.

Вышеуказанные 9 видов *Metazoa*, по всей вероятности, проникли в Каспий через Манычский пролив одновременно с кардиумом, переход ко-

<sup>12</sup> *Calanipeda aquae-dulcis*, по мнению Ю. М. Марковского (1953б), должна считаться понтоазовским автохтоном, распространившимся в Средиземноморском море. Мне кажется, однако, что не только ее широкое распространение по этому морю вплоть до его западных окраин [она найдена на о. Минорка Маргалевым (Margaleff, 1952)], но и необычайная эвригалинность говорит против такого предположения. Что касается кардиума, то возможно, что в действительности это *C. lamarcki* Reeve, так как, по Петерсену (Petersen, 1958), только этот вид выносит значительное опреснение, в то время как *C. edule* живет лишь при соленостях выше 20‰.

<sup>13</sup> Этот бычок обитает в настоящее время только в Понтокаспийском бассейне, но относится к роду, все остальные виды которого живут в Средиземном море, на основании чего его можно считать «новым автохтоном» из средиземноморцев.



торого большинство геологов относит к послеледниковой эпохе. Из них четыре вида образовали уже особые подвиды. Не лишено вероятности, что первоначально видовой состав этих иммигрантов был богаче, о чем говорит, между прочим, наличие средиземноморских паразитов на каспийских рыбах — осетровых и сельдевых. Этот в высшей степени интересный факт можно объяснить только так, что прежние хозяева этих паразитов, т. е. атлантическо-средиземноморские осетровые и сельдевые (или промежуточные хозяева — по отношению к плоским гельминтам), тоже проникали в Каспий, но не удержались в нем, а паразиты перешли на новых хозяев.<sup>14</sup>

Ко второй категории средиземноморских форм, т. е. случайно и намеренно привезенных человеком, относится в настоящее время 14 видов. Из намеренно перевезенных успешно акклиматизировались 5 видов: камбала *Pleuronectes flesus luscus*, кефали *Mugil auratus* и *M. saliens*, полихета *Nereis succinea* и двустворчатое *Abra* (= *Syndesmya*) *ovata*. Как известно (Мартин, 1941), кефали, перевезенные в 1930 г., давно стали объектом промысла. Нерейс, перевезенный в 1939—1940 гг., появился в 1944 г. и в последующие годы широко распространился по Каспию, прочно войдя в состав его донных биоценозов и в рацион некоторых рыб, особенно осетровых (Зенкевич, 1947; Бирштейн и Спасский, 1952; Соколова, 1952). Синдесмия, перевезенная вместе с нерейсом и затем дополнительно еще раз в 1947 г., долгое время не попадалась в Каспии и была обнаружена только в последние годы (Саенкова, 1956). Случайно попали в Каспий, очевидно вместе с объектами акклиматизации или на корпусах судов, двустворчатый моллюск митиластер (*Brachyodontes lineatus*), появившийся приблизительно около 1920 г. и в 30-х годах размножившийся в массе (Броцкая и Неценгевич, 1941), креветки *Leander squilla* и *L. adspersus*, завезенные вместе с кефальями, также широко распространившиеся, и усоногие *Balanus improvisus* и *B. eburneus*, появившиеся в 1955—1956 гг. (Державин, 1956; Саенкова, 1956; Зевина, 1957).

В самое последнее время в Каспии обнаружена еще медуза *Blackfordia virginica*, а затем «голландский» крабик *Rhitropanopeus harrisi* и мшанка *Membranipora crustulenta* (Зевина, 1959; Логвиненко, 1959; Небольсина, 1959). Едва ли можно сомневаться, что эти формы (в том числе и *Blackfordia* в стадии полина) попали в Каспий в обрастаниях судов, проходивших через Волго-Донской канал. Некоторые из них (баланус *B. improvisus*, крабик), как я имел возможность убедиться, неделями живут в совершенно пресной воде. Несомненно, можно ожидать появления в Каспии и других эвригалинных средиземноморских форм — в частности, как полагает Г. Б. Зевина (1959) — мидий, дрекотоццев *Teredo* и др.<sup>15</sup>

Наконец, следует упомянуть еще турбеллярию из триклад *Pentacoelum caspium*. Эта форма, обнаруженная В. Н. Беклемишевым (1954) в Южном Каспии в 1941 г., по его предположению, возможно, попала в Каспий подобно вышеперечисленным видам из Черного или Азовского морей, хотя из этих морей пока неизвестна (последнее еще ничего не доказывает, так как мелкие турбеллярии часто остаются незамеченными).

<sup>14</sup> С другой стороны, средиземноморская *Atherina mochon* лишена морских паразитов — как-будто бы растеряла их, может быть вследствие отсутствия промежуточных хозяев.

<sup>15</sup> Но возможен и переход фауны в обратном направлении — из Каспия в Понтоазовский бассейн. В обрастаниях на корпусах судов могут, таким образом, переселиться, по-видимому, некоторые корофииды и гаммариды, возможно, что и губки и мелкие турбеллярии.

Кроме перечисленных средиземноморских форм, в Каспии обитает еще несколько солоноватоводных видов, обладающих очень широким или даже космополитическим распространением.

По отношению к некоторым из них даже трудно сказать, морского или пресноводного они происхождения, так как они встречаются и в солоноватых зонах морей, и в соленых озерах. Таковы остракоды *Cyprideis litoralis* (Br.), *C. torosa* (Jones), *Hemicythere sicula* (Br.) и другие, гарпактициды *Laophonte mohammed* Bl. et Rich., *Nannopus palustris* Br. и другие, найденные А. Л. Бенингом (1937б, 1940б) в ныне пересохших заливах Комсомолец и Кайдак. Эти формы обладают, по-видимому, средствами распространения через сушу в покоеющихся стадиях, так что их нахождение не представляет зоогеографического интереса.

Более интересно нахождение в Каспии морских фораминифер. А. Л. Бенинг (1937б) и Л. А. Зенкевич (1947) приводят для тех же сильно осолоненных заливов *Rotalia beccarii* (L.), *Elphidium granulosum* (Gal. et Wis.), *Nonion depressulum* (Walk. et Jac.), *Ammobaculites pseudospirale* (Wil.) и другие формы, в том числе даже виды планктонных глобигерин! Правда, последние, как, вероятно, и некоторые другие виды, встречены только в виде пустых раковин — возможно, отмытых из отложений (Державин, 1951б). Для других районов Каспия указывалась, кажется, только *Rotalia*. Но следует вспомнить паразитические находки живых фораминифер в колдобнах пустыни Кара-Кум (Бродский, 1928).

Морские тинтинноидеи в Каспии почти отсутствуют. Из этой группы указывают лишь *Codonella relicta* Mink. (обитающую, по-видимому, и в других внутренних водоемах) и *Tintinnopsis Karajacensis* Br. (Бенинг 1938б; Куделина, 1959).

Итак, если не считать фораминифер и инфузорий, список обитающих в Каспии видов средиземноморско-атлантического происхождения к настоящему моменту приобретает такой вид:

Coelenterata	Mollusca
1. <i>Blackfordia virginica</i> Mayer	11. <i>Cardium edule</i> (L.)
	12. <i>Abra</i> (= <i>Syndesmya</i> ) <i>orata</i> (Phil.)
Platodes]	13. <i>Brachyodontes</i> (= <i>Mytilaster</i> ) <i>lineatus</i> (Gmel.)
2. <i>Pentacoelum caspium</i> Bekl.	
3. <i>Nitzschia sturionis</i> (Abild)	Crustacea
4. <i>Mazocreas alosae</i> Herm.	14. <i>Balanus improvisus</i> Darw.
5. <i>Bothrimonus fallax</i> Lühe	15. <i>B. eburneus</i> Gould.
	16. <i>Calanipeda aquae-dulcis</i> Kritsch.
Nematodes	17. <i>Leander adspersus</i> Rathke
6. <i>Cucullanus sphaerocephalus</i> (Rud.)	18. <i>L. squilla</i> (L.)
	19. <i>Rhitropanopeus harrisi</i> v. <i>tridentata</i> (Maitl.)
Polychaeta	
7. <i>Nereis succinea</i> Leuck. <sup>16</sup>	Pisces
8. <i>Fabricia sabella caspica</i> Zenk.	20. <i>Syngnathus nigrolineatus caspius</i> Eichw.
	21. <i>Atherina mochon pontica</i> Eichw.
Bryozoa	22. <i>Mugil auratus</i> Risso
9. <i>Bowerbankia imbricata caspia</i> Abr.	23. <i>M. saliens</i> Risso
10. <i>Membranipora</i> (= <i>Electra</i> ) <i>crustulenta</i> (Pall.)	24. <i>Pomatoschistus caucasicus</i> (Kawr.)
	25. <i>Pleuronectes flesus luscus</i> Pall.

Таким образом, количество «обычных морских» или средиземноморских видов в Каспии в последние десятилетия непрерывно возрастает

<sup>16</sup> В только что появившейся заметке О. Гартман (1960) сообщила, что исследованные ею неренды из Каспийского моря принадлежат к виду *Nereis* (*Neanthes*) *diversicolor*.

в связи с судоходством и вообще хозяйственной деятельностью человека и, по-видимому, будет возрастать в дальнейшем.<sup>17</sup> Почти все акклиматизировавшиеся в Каспии виды заселяют только его побережье и мелководные области, но здесь многие размножаются в массах, совершенно изменяя характер биоценозов. Поэтому современный Каспий в мелководных зонах — это уже совсем не тот Каспий, который увидели натуралисты XVIII в. и который изучали Эйхвальд и Гримм.

Действительно, в прибрежной зоне Каспия в настоящее время средиземноморская фауна резко господствует. Как я мог видеть при посещении Апшеронского полуострова осенью 1959 г., прибрежные скалы везде покрыты мощным поясом митиластера, над которым, а также на обращенной к берегу стороне уже образовалась полоса балануса; между камнями среди водорослей множество креветок, а в скоплениях илистого песка живут nereidy. Но все это — пришельцы XX в. Местная автохтонная фауна в этой зоне представлена лишь амфиподами и небольшим количеством неритин. Поэтому совершенно понятно, что первые исследователи, собиравшие фауну у берегов, почти ничего не находили. С. Г. Гмелин (1777—1785) поражался бедностью Каспия: «Сколь ужасно велико Каспийское море, столь, напротив того, скудно в разных своих произведениях, и сие происходит не от какой иной причины, как от того, что никакого сообщения не имеет с океаном, который бы ему. . . понескольку от своего изобилия уделять мог» (стр. 339). Находя на берегах Каспия огромные количества мертвой ракуши, состоящей главным образом из каспийских дрейссен и кардинд, Э. Эйхвальд с трудом разыскивал среди них живых моллюсков.

Хотя в верхних, прибойных горизонтах автохтонная фауна бедна, в отдалении от берега она становится богаче. И на глубинах в десятки метров глубоко своеобразная фауна этого древнего бассейна, остатка исчезнувших третичных морей, сохранилась почти в неприкосновенности. Только на больших глубинах, в сотни метров, где жизнь постепенно беднеет, на первый план выступает уже третья, арктическая фауна, чуждая и средиземноморской, и автохтонной, и пресноводной, заброшенный далеко на юг живой свидетель ледникового периода.

Автохтонная фауна в Каспии в целом в настоящее время все же конечно господствует и по числу видов во много раз превосходит другие фаунистические комплексы.

По своему систематическому положению автохтонная фауна обычно хорошо отличается от средиземноморской, арктической и пресноводной. Чаще всего автохтонные виды образуют самостоятельные роды или подроды или особые группы внутри широко распространенных родов. Есть, однако, и автохтонные виды, близкие к широко распространенным видам (главным образом среди автохтонов пресноводного происхождения). С другой стороны, среди автохтонной фауны имеются даже особые эндемичные семейства.

В настоящее время список автохтонной фауны Каспия уже сильно отличается от списка, составленного Совинским. Отличия заключаются в

---

<sup>17</sup> В Каспийском море обитает также имеющее, очевидно, то же происхождение цветковое растение *Zostera nana*, а в последнее время найдены еще новые морские водоросли (Зевина, 1959). Кроме того, в Каспии есть много характерных для открытых морей диатомовых водорослей, распространяющихся, очевидно, наземным путем: одна из них — *Rhizosolenia cala-avis* в 1934 г. размножилась в массе и после этого долго была руководящей формой фитопланктона.

изменении синонимии многих видов и главным образом в увеличении их общего числа.

Я отношу к числу автохтонных, т. е. тех, относительно которых можно считать, что они возникли в Каспии, виды, эндемичные для Каспийского моря или для всего Понтоаралокаспийского бассейна, а также некоторые виды, в настоящее время встречающиеся и за пределами этого бассейна, т. е. уже не эндемичные для него, но, очевидно, имеющие каспийское происхождение. Подвиды и вариететы я не привожу, за исключением тех случаев, когда в Каспии обитает только подвид (вариетет), а типичная форма живет в другом водоеме Понтоаралокаспийского бассейна. К автохтонным видам отношу только те формы, которые обитают в самом Каспийском море, включая и опресненные районы перед устьями рек. Но те виды, которые живут только в реках (и других внутренних водоемах) бассейна Каспия, даже если они эндемичны для этого бассейна, я не включаю в список автохтонов Каспия, так как они могли возникнуть независимо от него в пресных водах.

Для составления списка автохтонной фауны Каспия я пользуюсь в качестве основы упомянутым обзором А. Н. Державина, внося в него почти по всем группам дополнения и изменения. Как и в других случаях, я исключаю из рассмотрения простейших.<sup>18</sup>

Губки Каспийского моря принадлежат к классу кремнегубовых, к морскому семейству *Renieridae*. Державин приводит 4 вида (из 3 родов), описанные О. Гриммом (1876, 1877); но В. Чернявским (1880) был описан еще один вид. П. Д. Резвой (1936, 1937) предполагал, что все каспийские губки относятся к одному (вероятно, эндемичному) роду *Metschnikovia*. По устному сообщению В. М. Колтуна, губки, описанные Гриммом и Чернявским как виды родов *Amorphina* и *Reniera*, следует отнести к роду *Haliclona*. Но все эти виды стоят под сомнением и нуждаются в проверке, которая никем не производилась в течение восьмидесяти лет.

Автохтонные кишечноротовые Каспия представлены теми 4 видами, которые приводит А. Н. Державин, включая найденного А. П. Кусморской (1937), но еще не описанного гидроида. Родовое название каспийской медузы принимаю *Moerisia* (а не *Caspionema*), на основаниях, изложенных ниже (на стр. 44).

Всех каспийских кишечноротовых я отношу к классу *Hydrozoa*, так как, хотя А. Н. Липин (1915) относит *Polypodium* к сцифоидным, этот своеобразный и даже до некоторой степени загадочный организм, по мнению В. А. Догеля (1940), все-таки явно ближе к гидроидным.<sup>19</sup>

Богатая фауна эндемичных турбеллярий Каспия в обзоре Державина дана слишком схематично. Изучавший их В. Н. Беклемишев (1914, 1915, 1927, 1937а, 1937б) сравнительно недавно опубликовал несколько статей (1951, 1953, 1954), уточняющих видовой состав некоторых родов. Кроме того, эндемичный вид и род триклад описан З. Забусовой (1951).

<sup>18</sup> Совинский также не принимал их во внимание в своих зоогеографических выводах. Устранение простейших мало изменяет список автохтонов, так как, если не считать сомнительных видов, описанных О. Гриммом (1876, 1877), в число которых входит даже одна радиолярия, в качестве эндемиков Каспия или Понтокаспия указываются лишь инфузории *Zoothamnium pelagicum* Sams. и *Codonella relict* Mink. (Бенинг, 1938б) и паразитирующие в рыбах микроспоридии *Ceratomyxa caspia* Dog. et Bych. и *Mitraspora caspiatlosae* Dog. et Bych. (Догель и Быховский, 1938).

<sup>19</sup> Л. А. Зенкевич (1940а, 1947) относит к числу проникших в пресные воды представителей автохтонной каспийской фауны также пресноводную медузу *Craspedacusta sowerbii*. Однако в Каспийском море она отсутствует. Вероятно, эту медузу следует связывать не с Каспием, а с предшествовавшими ему водоемами, может быть еще допотопическими и населенными фауной другого типа.



Общее число обитающих в Каспии автохтонных турбеллярий, по письменному сообщению В. Н. Беклемешева, составляет не менее 39 видов. Среди них представлены отряды *Acoela*, *Alloeoacoela* (преимущественно *Triclada*) и *Rhabdocoela*, но отряд *Polyclada* отсутствует. Триклады, видимо, древнего пресноводного, остальные — морского происхождения.

Обзор паразитических червей Каспия был сделан другим автором, участвовавшим в составлении «Животного мира Азербайджана» — С. А. Асаловым (1951), который использовал работу В. А. Догеля и Б. Е. Быховского (1938), не добавив никаких новых данных. Последние описали 16 эндемичных для Каспия видов гельминтов: по 6 видов трематод и цестод, 1 вид скребней, 3 вида нематод.

Однако в дальнейшем С. С. Шульман (1954) показал, что один вид цестод (*Bothrimonas fallax*) и один вид нематод [*Ascarophis* (= *Capillospira*) *ovotrichuria*], паразитирующие на осетровых, встречаются и далеко за пределами Понтокаспия. Из эндемичных гельминтов Каспия только два вида имеют морское, а остальные — пресноводное происхождение. Я не включаю в список автохтонных каспийских форм те виды паразитов, которые паразитируют на чисто пресноводных рыбах и поэтому не встречаются в самом Каспии, хотя среди них есть также эндемичные для его бассейна формы.<sup>20</sup> Это относится и к другим группам фауны. Но нужно заметить, что вся паразитофауна рыб Каспия, как подчеркивали Догель и Быховский, имеет в основном пресноводное происхождение. Формы морские или родственные морским составляют всего 5.7% (10 видов из 174 видов паразитов рыб). Замечательно, что морские по происхождению рыбы, в частности сельдевые, в Каспии имеют крайне мало морских паразитов. Видимо, главным образом в связи с этим паразитофауна рыб имеет здесь по сравнению со свободноживущей фауной слабо выраженный эндемизм.<sup>21</sup> О свободноживущих нематодах Каспия сведения очень скудны; по И. Н. Филиппеву (1917, 1928, 1936), известно не менее трех видов нематод морского характера, один из которых — *Enoploides fluviatilis* — распространился и по Волге и Оке, аналогично многим каспийским бокоплавам и мизидам. Хотя я и включаю их пока в список автохтонов, в этой плохо изученной и чрезвычайно богатой видами группе все эндемичные формы стоят под вопросом.

Немертины для Каспия вообще не известны, если не считать находки пресноводного вида в авандельте Волги.

Коловратки представлены в Каспии группой эвригалинных и галофильных форм, широко распространенных в различных осолоненных внутренних водоемах, отчасти в морях пониженной солености: *Synchaeta vernalis* и другие виды *Synchaeta*, *Rattulus marinus*, *Brachionus plicatilis*, *B. capsuliflorus* v. *hyphalmuros*, *Keratella quadrata* v. *tropica* и некоторые другие (Чугунов, 1921; Бенинг 1937а, 1938б; Куделина, 1959, и др.). Среди этой группы, отличающейся широко развитым космополитизмом, трудно ожидать эндемиков.

Из пиявок достоверными эндемиками можно считать *Archaeobdella esmonti*, которая вопреки своему названию относится, как показал еще

<sup>20</sup> Следуя Догелю и Быховскому, я отношу к этому списку и пиявку *Cystobrancheus fuscatus*, хотя, судя по тому, что они находили ее только в дельтах Урала и Волги, а другие авторы в нижнем Днепре и притом на соме, этот вид имеет пресноводный характер.

<sup>21</sup> Догель и Быховский насчитывали в паразитофауне Каспия около 12% понтокаспийских эндемиков, но высказывали предположение, что в дальнейшем некоторые из них будут найдены и в других бассейнах. Это предположение оправдалось, и теперь среди паразитов эндемиков не более 10%.

А. О. Ковалевский (1896), к пресноводному семейству *Herpobdellidae*, а также, по-видимому, два паразитирующих на рыбах вида, указанные В. А. Догелем и Б. Е. Быховским.

К автохтонным полихетам относятся несомненно все 3 вида из 3 родов,<sup>22</sup> принадлежащих к морскому семейству амфаретид, что же касается *Manayunkia*, то она отнесена мною к арктическому комплексу, хотя А. Н. Державин более склонен считать эту полихету иммигрантом с запада.

По олигохетам в обзоре А. Н. Державина упоминаются лишь виды, описанные О. А. Гриммом, но в дальнейшем каспийские олигохеты были переисследованы Грабе (Hrabe, 1950), который оставил один вид Гримма и один вид Д. А. Ласточкина (1937) и описал еще два эндемичных вида (кроме того, Грабе предполагает еще наличие новых видов из рода *Tubificidarum* и рода *Limnodrilus*, но не дает им названия, так как они пока найдены в незрелом виде). Все это формы пресноводного происхождения, но отличающиеся от обычных пресноводных видов, из которых только *Ilyodrilus moldaviensis* (но в форме подвида *mitropolskiji*) и *Stylodrilus parvus* не живут в самом Каспии. В реках же Понтокаспия, кроме широко распространенных видов, есть 5 видов тубифицид и 1 вид наидид, не встречающихся в других бассейнах; однако я не решаюсь отнести их к каспийским автохтонам.

Из мшанок, которых в Каспии (если не считать пресноводных форм у устьев рек) всего 2 вида, автохтонной следует считать, по Г. Г. Абрикосову (1959а), *Victorella pavidia* (в настоящее время распространившуюся и за пределы Понтокаспия), которая была ошибочно определена О. А. Гриммом (1876, 1877) как *Laguncula*.

Моллюски представляют собой одну из наиболее сложных в отношении систематики групп. Приводимые А. Н. Державиным списки моллюсков основаны главным образом на работах Н. И. Андрусова (1897) по дрейссенам, О. А. Гримма (1876, 1877) и В. В. Богачева (1932) по кардинам, В. Дыбовского (1888), Б. Дыбовского и Я. Грохмалицкого в переводе с комментариями В. В. Богачева (Дыбовский, 1933) — по гастроподам, а также отчасти на предварительных данных начатой, но незаконченной ревизии каспийских моллюсков В. А. Линдгольма (1936). Позже за ревизию каспийских гастропод взялся В. П. Колесников, но и его работа была, к сожалению, не закончена; он успел опубликовать (1947) только определительную таблицу. В вышедшем после обзора А. Н. Державина определителе моллюсков В. И. Жади́на (1952) данные Колесникова почти не использованы.

В самое последнее время за ревизию всех каспийских моллюсков, двустворчатых и брюхоногих, взялись Б. И. Логвиненко и Я. И. Старобогатов (1959). Законченная ими чрезвычайно интересная работа находится пока в рукописи. С любезного разрешения авторов приводимые мною списки видов составлены по их данным. Но в связи с сильными изменениями, внесенными ими в родовые и некоторые видовые названия, и обнаружением ими нескольких новых видов необходимы некоторые пояснения.

Дрейссены сводятся к 4 видам, из которых один — *Dreissena alata* (Andr.) — выделяется из вида *D. polymorpha*, в котором он числился

<sup>22</sup> Роды *Hypania* и *Parhypania* эндемичны для Понтокаспия, но род *Hypaniola* перестал быть таковым после поразительной находки Петтибон (Pettibone, 1953), обнаружившей другой вид этого рода — *H. grayi* в соленом прибрежном водоеме в районе Вудс Холла, у берегов Атлантического океана.

раньше в качестве разновидности. Напротив, вид *D. andrussowi* (Brus.) сводится к разновидности *D. polymorpha*, что, впрочем, было показано еще Н. Н. Спасским (1948), а вид *D. grimmi* (Andr.) — к разновидности *D. rostriformis*, что предполагал еще Л. В. Арнольди (1938а).

Кардииды представлены 15 видами. Из дидакн сводится в синоним 1 вид — *Didacna crassa* (входит в состав *D. baeri*), но описывается новый вид *D. profundicola*.<sup>23</sup>

В род *Monodacna* вводится 2 новых вида, входивших ранее в состав описанных Э. Эйхвальдом и О. А. Гриммом *M. edentula* и *M. caspia*, в то время как палласовская *M.* (= *Mya*) *edentula*, по мнению авторов, соответствует скорее всего *Hypanis* (*Adacna*) *plicata* (Eichw.), образующей самостоятельный род; к этому же виду относится и *A. grimmi*, но за остроумовской *A. minima*, считавшейся подвидом *A. vitrea*, должна быть сохранена видовая самостоятельность. Возможно, что все 3 рода (*Monodacna*, *Adacna*, *Hypanis*) должны быть сведены в 1 род.

Значительно сильнее переделаны гастроподы. Их количество доведено до 32 видов (у Державина, Жакина и Колесникова значится 25—26 видов). Авторы подтверждают в основном ревизию В. Н. Колесникова и описанные им новые виды, но совершенно изменяют систематическое положение каспийских гастропод, относя почти всех переднежаберных к семейству *Pyrgulidae*. По их мнению, к семейству *Hydrobiidae* относятся только виды *Pseudamnicola* — *P. brusiniana* (до сих пор относившаяся к роду *Zagrabica*) и *P. caspia* (относившаяся к роду *Lithoglyphus*) и обнаруженный авторами новый вид *Horatia marina*, настоящих же гидробий в Каспии нет, а те виды, которые считались гидробиями, относятся к особому роду *Pyrgohydrobia*.<sup>24</sup> Все гастроподы, считавшиеся раньше видами родов *Micromelania* (или *Turricaspia*), *Caspia*, *Nematurella*, *Clessiniola*, представляют собою виды одного рода *Pyrgula* (известного и ранее), в котором авторы ревизии обнаружили несколько новых видов. Каспийских неритин (*Theodoxus*) авторы оставляют без изменений, так же как и замечательную глубоководную катушку — единственного представителя легочных моллюсков, но уточняют его положение среди планорбиид, относя к роду *Anisus*.

Таким образом, общее число обитающих в Каспии автохтонных моллюсков составляет, согласно этой новой ревизии, 51 вид. Однако ее авторы считают, что дальнейшее более тщательное изучение каспийских моллюсков приведет к выделению еще 16—18 новых видов (преимущественно из пиргулид, но 1 вида — из неритин и 2 — из катушек), так что каспийские моллюски, особенно гастроподы, оказываются до сих пор еще очень недостаточно изученными.<sup>25</sup>

1. *Theodoxus* (*Theodoxus*) *pallasi* Lindh.

*T.* (*T.*) *pallasi* v. *nalivkini* Kol.

2. *T.* (*Ninnia*) *schultzi* (Gr.)

*T.* (*N.*) *schultzi* v. *jukovi* Kol.

3. *Hydrobia* *ventrosa* v. *evanescens* Kol.

4. *H. grimmi* Cless.

*H. g.* v. *gemmata* Kol.

5. *H. chrysopsis* Kol.

6. *Lithoglyphus exiguus* (Eichw.)

7. *Zagrabica brusiniana* Dyb.

8. *Clessiniola variabilis* (Eichw.)

9. *C. martensi* (Dyb.)

10. *C. grimmi* (Dyb.)

11. *Caspia* (sect. *Laevicaspia*) *caspia* (Eichw.)

<sup>23</sup> Очевидно, это та самая дидакна, которую обнаружил на глубинах Среднего Каспия Л. А. Арнольди (1938а), высказавший предположение, что она представляет особый вид.

<sup>24</sup> Как я упоминал выше, именем *Pyrgohydrobia evanescens* авторы называют тот вид, который обычно именовался *Hydrobia ventrosa*, что, по их мнению, неправильно.

<sup>25</sup> Для сравнения привожу список каспийских гастропод, составленный В. П. Колесниковым (1947).

- |   |  |
|---|--|
| 12. <i>C. (s. L.) inflata</i> (Dyb. et Grochm.) | 19. <i>T. turricula</i> (Dyb.)               |
| 13. <i>C. (s. Caspia) conus</i> (Eichw.)        | 20. <i>T. grimmi</i> (Dyb.)                  |
| 14. <i>C. (s. C.) cincta</i> (Abich)            | 21. <i>T. bakuana</i> Kol.                   |
| 15. <i>Clathrocaspia gmelini</i> (Dyb.)         | 22. <i>T. dimidiata</i> (Eichw.)             |
| 16. <i>C. pallasi</i> (Dyb.)                    | 23. <i>T. sieversi</i> (Cless.)              |
| 17. <i>Turricaspia spica</i> (Eichw.)           | 24. <i>T. pseudodimidiata</i> Dyb. et Gr.    |
| <i>Turricaspia</i> sp. v. nova Dyb. et Gr.      | 25. <i>Planorbis eichwaldi</i> Gr.           |
| 18. <i>T. nossovi</i> Kol.                      | <i>P. eichwaldi</i> v. <i>dybowskii</i> Kol. |

Кардииды имеют несомненно морское, дрейссениды скорее солоноватоводное происхождение. Гастроподы, по-видимому, имеют и солоноватоводное и, вероятно, очень древнее, пресноводное происхождение. По мнению В. Дыбовского (1933), большинство гастропод имеет солоноватоводный характер.

Ракообразные — наиболее богатая видами (более 130 видов) группа в автохтонной фауне Каспия. По этому классу списки А. Н. Державина наиболее полны, однако все же нуждаются в поправках в некоторых группах.

Кладоцеры, как известно, представлены в Каспии более чем 15 автохтонными своеобразнейшими видами полифемид, список которых был приведен Сарсом (Sars, 1927) и воспроизведен А. Н. Державиным. Однако З. С. Бронштейн (1941) в составленном им кратком определителе попто-каспийских полифемид, к сожалению до сих пор остававшемся неопубликованным, внес некоторые поправки в синонимику полифемид, основываясь на данных В. И. Мейснера (1908), Н. Л. Чугунова (1921) и своих наблюдениях. Из них наиболее важно сведение в синонимы *Cercopagis pengoi* и *C. tenera* (под сомнение ставится также самостоятельность вида *C. neonilae*), признание *Evadne hircus* за разновидность (подвид) описанного из Азовского моря *E. maeotica* и сведение описанного Сарсом *Polyphetus exiguus* к разновидности широко распространенного пресноводного *P. pediculus* L.<sup>26</sup>

Более сильные изменения были внесены в систематику каспийских полифемид А. Л. Бенингом, который в противоположность другим авторам считал, что из рода *Evadne* необходимо выделить особые роды *Corniger* [установленный еще С. А. Зерновым (1901a), но позже объединенный с *Evadne*], *Caspievadne* и *Podonevadne*. О желательности выделения последнего упоминал еще Гибиц (Gibitz, 1922). Кроме того, Бенинг (1938б, 1940а) описал новый вид рода *Corniger* — *C. glabriceps* и новые формы ранее известных видов. Однако характеристики родов были опубликованы им лишь частично (Бенинг, 1938б, 1941а), и подготавливавшаяся им работа по систематике каспийских полифемид так и не была напечатана; поэтому я принимаю систему полифемид по З. С. Бронштейну.<sup>27</sup> Несомненно, необходима серьезная ревизия этой необыкновенно интересной группы, по отношению к которой Вольтерек (Woltereck, 1913) верно заметил, что ее более подробное исследование «принадлежит к наиболее заманчивым задачам планктонологии» («gehört zu den verlockendsten Aufgaben der Planktologie», стр. 482).

<sup>26</sup> Надо заметить, что это не согласуется с биологией *P. exiguus*, который обитает в соленых водах открытых частей Каспия (Лесников и Матвеева, 1959; Куделина, 1959), в то время как *P. pediculus* — типичный обитатель малых, в том числе временных, пресных водоемов.

<sup>27</sup> Описанные для Каспия 9 варьетов *Evadne camptonyx* и 4 варьетета *E. trigona* З. С. Бронштейн склонен был рассматривать как индивидуальные колебания формы головы и раковинки.



Каспийские полифемиды имеют, очевидно, двойное происхождение: виды *Evadne* — явно морские, а виды эндемичных родов *Cercopagis* и *Aragis* — явно пресноводные, так как несомненно представляют собою результат удивительного расщепления формы, близкой к *Bythotrephes*, на которого чрезвычайно похожи.

Среди остракод Каспия достоверных эндемичных видов указать нельзя. Указанные Сарсом (Sars, 1927) 3 новых вида из родов *Leptocythere* и *Loxosconcha* остались *nomina nuda*. А. Л. Бенинг (1940б), ссылаясь на З. С. Бронштейна, указывает (для залива Мертвый Култук) на нахождение 3, возможно новых, видов из этих родов, но они так и остались неопределенными.

Довольно сложно положение с копеподами. А. Н. Державин воспроизводит список Сарса (Sars, 1927), добавив 2 вида гарпактицид. Но у Сарса 19 новых указываемых им видов копепод остались не описанными, т. е. *nomina nuda*. Однако в дальнейшем часть эндемичных каспийских копепод была описана другими авторами — Н. А. Акатовой (1935), Линдбергом (Lindberg, 1951, 1952), сохранившим названия 4 сарсовских видов, и Е. В. Боруцким (1952); по-видимому, можно сохранить и сарсовский вид *Limnocletodes* (= *Cletodina*) *knipowitschi*, так как С. С. Смирнов (1933) подтвердил его самостоятельность, хотя и не дал полного описания. То же относится к сарсовской *Eurytemora minor*, которая вкратце описана Бенингом (1938б), имевшим в распоряжении рисунки Сарса. Но найденный в Каспии А. П. Маркевичем и А. П. Кусморской (Маркевич и Кусморская, 1937) новый вид паразитического циклопа *Paraergasilis rylovi* я не включаю, поскольку он был найден позднее В. Н. Грезе (1951) в Байкале. К числу эндемичных копепод следует, по С. С. Шульману (1954) и Ю. И. Полянскому (1958), отнести также паразитирующего на осетровых *Tracheiastes stellatus*.

Таким образом, получается всего 13 эндемичных видов копепод, в большинстве имеющих смешанное солоноватоводно-пресноводное происхождение. Можно не сомневаться, что дальнейшее исследование Каспия обнаружит еще ряд новых видов (прежде всего из числа найденных, но не описанных Сарсом).

Амфиподы Каспия — самый многочисленный отряд ракообразных. А. Н. Державиным составлен наиболее полный список автохтонных видов этой группы. Этот список я и воспроизвожу здесь с добавлением лишь *Corophium sowinskyi* Mart., который, как я показал (1947а), должен считаться самостоятельным видом, а не вариеетом *C. curvispinum*; кроме того, я пока оставляю в качестве самостоятельных видов *Dikerogammarus villosus* и *D. palmatus*. А. Н. Державин считает возможным соединить их в один вид с *D. haemobaphes*, но мне кажется, что до серьезной ревизии всего рода *Dikerogammarus* это было бы преждевременным. В этот же род, хотя и под вопросом, Державин включает бокоплава, который раньше (Державин, 1938) относился им к роду *Pontogammarus*, а именно *P. aralensis* Ulj.<sup>28</sup>

Из указанных А. Н. Державиным амфипод 9 видов новых, описания которых им еще не были опубликованы, но подготавливаются к печати: *Stenogammarus olearii*, *Gmelina brachyura*, *Pontogammarus paradoxus*, *Gammarus knipowitschi*, *G. contiguus*, *Corophium anodon*, не получившие

<sup>28</sup> К этому же виду, по мнению Державина, относится описанный значительно ранее Шэфером (Schäferer, 1914) из бассейна Аракса *Pontogammarus setosus*, составляющий, правда, особую родниковую форму его.

еще названия 2 вида *Niphargoides* и 1 вид с неясным систематическим положением из семейства *Gammaridae*.

Следуя Державину, я принимаю систему семейства гаммарид А. В. Мартынова (1924а), тем более, что в ревизии Я. А. Бирштейна (1945в) некоторые положения требуют, как я думаю, проверки.<sup>29</sup>

Автохтонные амфиподы Каспия представлены 3 семействами — гаммаридами, корофиидами и эндемичным, обнаруженным Державиным (1944), семейством *Caspicolidae* с одним видом *Caspicola knipowitschi*. Среди гаммарид значится необыкновенно много — 16 эндемичных понтокаспийских родов.

По мизидам исчерпывающий список составлен также А. Н. Державиным (1939а), опубликовавшим еще давно по этой группе монографию, в которой он после внесения ряда поправок в ревизию Циммера (Zimmer, 1916) сократил 5 видов в перечне Сарса, оставив 16 автохтонных видов (при эндемичных родах).

По кумовым, сильное развитие которых представляет одну из характернейших особенностей каспийской фауны, список А. Н. Державина также не нуждается в дополнениях. К известным ранее 18 видам он прибавляет еще один, описание которого вскоре будет опубликовано;<sup>30</sup> 6 из 7 родов кумовых эндемичны.

Из изопод автохтоном можно считать только *Jaera sarsi caspica*, которую до исследований Валканова (1937/386) и Кессельяка (Kesseljak, 1938) ошибочно считали морской *J. nordmanni*.

Все перакариды<sup>31</sup> Каспия имеют морское или солоноватоводное происхождение. Особенно явно морской характер имеют кумовые, в других морях почти не распространяющиеся в солоноватые воды.

Декаподы Каспия, напротив, имеют древнее пресноводное происхождение. Это два вида речных раков — широко распространенный узколопый и эндемичный для Понтокаспия широколопый. Третий рак — *Astacus pylzowi*, хотя и эндемичен для каспийского бассейна, но обитает лишь в Араксе и его притоках, так что к автохтонной фауне Каспия его отнести нельзя, хотя он имеет каспийское происхождение. Возможно, впрочем, что и другие виды рода *Astacus*, обитающие за пределами каспийского бассейна, имеют то же происхождение, как считал еще В. Шимкевич (1886). По мнению Я. А. Бирштейна и Л. Г. Виноградова (1934), они были вытеснены из этого бассейна ныне живущими в нем видами.

Из водяных клещей автохтонными можно считать виды, указанные Фитсом (Viets, 1928) и А. Л. Бенингом (1937б), который нашел в Каспии вид, обнаруженный первым в Арале.

<sup>29</sup> А. В. Мартынов (1924а) считал, что все каспийские гаммариды относятся к эндемичным родам и среди них нет представителей рода *Gammarus*. Но А. Н. Державин отпосит некоторые из своих новых видов к этому роду, понимая его, по-видимому, в расширенном смысле. Возможно, что прав Шелленберг (Schellenberg, 1942), к которому присоединяется и Бирштейн (1945в), что каспийский род *Chaetogammarus* следует рассматривать как подрод *Gammarus*.

<sup>30</sup> *Schizorhynchus knipowitschi* в списке А. Н. Державина отнесен к роду *Chasacrocuma*, как это было сделано им при описании этого вида (1912в), хотя позднее Державин согласился с ликвидацией упомянутого рода. Н. Б. Ломакина (1958) также сохраняет род *Chasacrocuma* — на мой взгляд, без достаточных оснований.

<sup>31</sup> Как известно, в группу перакарид (*Peracarida*) входят отряды *Amphipoda*, *Isopoda*, *Anisopoda*, *Mysidacea* и *Cumacea*, которых объединяет отсутствие сросшегося со всеми грудными сегментами грудного щита — карапакса (если он имеется, то срастается лишь с частью грудных сегментов). Кроме того, у всех этих отрядов посланические личинки отсутствуют и яйца и молодь вынашиваются в выводковой сумке, образованной оостегитами.

По круглоротым и рыбам Каспия подробные данные имеются как у А. Н. Державина, так и в статье Т. С. Расса (1951). Я принимаю несколько более подробные данные Расса, поскольку его статья посвящена специально рассмотрению ихтиофауны Каспия. К автохтонным рыбам Каспия я отношу всех осетровых,<sup>32</sup> сельдевых и всех бычковых, кроме *Pomatoschistus*. Кавказских речных бычков *Neogobius platyrostris cyrius* и *N. cephalarges constructor* я тоже отношу сюда, так как, хотя они и не выходят из рек, но в Черном море представлены морскими подвидами.<sup>33</sup> К числу автохтонов видимо можно отнести колюшку *Pungitius*, хотя она несколько распространилась за пределы бассейна Арала. Кроме того, в Каспии есть ряд эндемичных для него или для всего Понтоаралокаспийского бассейна видов рыб, относящихся к широко распространенным пресноводным родам, но живущих в море, как морской судак (*Lucioperca marina*) или проходных, как шемая, кутум, усачи *Barbus capito*, *B. brachycephalus caspius*.

В соответствии с установкой, принятой при составлении списка автохтонов, я не включаю в него эндемичные для бассейна Каспия (или Понтоаралокаспия), но живущие только в реках и озерах виды из пресноводных родов карповых — подусты *Chondrostoma cyri* Kessl., *Ch. oxyrhynchum* Kessl., пескари *Gobio persa* Günth., *G. ciscaucasicus* Berg., усачи *Barbus ciscaucasicus* Kessl., *B. lacerta cyri* Fil., *B. mursa* (Güld.), уклейки *Alburnus charusini* Herz., *A. filippi* Kessl., чернобровка *Acanthalburnus microlepis* (Fil.), гольцы *Nemachilus angorae* Steind., *N. brandti* Kessl., щиповка *Cobitis aurata* (Fil.).

Каспийские подвиды широко распространенных видов карповых (вобла, каспийский рыбец, хашам и др.) я тоже не включаю в этот список.

Труднее решить вопрос о принадлежности к автохтонной группе для некоторых эндемичных для Понтокаспия видов из пресноводных родов, обитающих, кроме рек, в предустьевых опресненных или слабосоленых районах. Я имею в виду каспийскую щиповку *Cobitis caspia*, берша *Lucioperca volgensis* и белоглазку *Abramis sapa bergi*.<sup>34</sup> С некоторым колебанием я все же включаю их в группу автохтонов, допуская, что их можно рассматривать как новейших «пресноводных колонистов», еще не освоивших морские акватории.

Каспийские рыбы, как и высшие раки, отличаются также высоким эндемизмом — насчитывается 12 эндемичных понтокаспийских родов (но ни одного семейства).

Из рыб Каспия сельдевые и бычковые — морского происхождения, окуневые и карповые — пресноводного, осетровые, по-видимому, древнего пресноводного происхождения.

После перечисленных здесь поправок, изменений и дополнений список автохтонной фауны Каспийского моря приобретает следующий вид.

<sup>32</sup> Описанный Б. Г. Чаликовым (1944) новый вид осетровых *Acipenser primigenius*, как мне сообщил в 1946 г. Л. С. Берг, в действительности не существует.

<sup>33</sup> Каспийские бычки до сих пор еще недостаточно изучены. *Mesogobius nonultimus*, возможно, относится к виду *M. batrachosephalus*, но окончательно решить это трудно, так как он был найден всего в 2 экземплярах. По одному экземпляру более 80 лет тому назад описаны *M. nigronotatus* и *Neogobius bogdanovi* (Берг, 1948—1949).

<sup>34</sup> Белоглазка, строго говоря, не совсем эндемик Понтоаралокаспия, так как найдена и в Волхове (Берг, 1948—1949), но этот факт, как и по отношению к колюшке, можно считать результатом расселения за пределы бассейна, наблюдающегося у ряда каспийских беспозвоночных (см. гл. III).

СПИСОК АВТОХТОННОЙ ФАУНЫ КАСПИЙСКОГО МОРЯ

Cornacuspungida

1. *Metschnikowia tuberculata* Gr.
2. *M. intermedia* Gr.
3. *Haliclona flava* Gr.
4. *H. caspia* Gr.
5. *H. protochalina* Cz.

Hydrozoa

1. *Cordylophora caspia* Pall.
2. *Moerisia pallasi* Derz.
3. *Moerisiidae* sp.
4. *Polypodium hydriforme* Uss.

Turbellaria

1. *Anaperus sulcatus* Bekl.
2. *Achoerus caspius* Bekl.
3. *Achoerus* sp.
4. *Oligochoerus* sp.
5. *Pseudoconvoluta* sp.
6. *Convoluta* sp.
7. *Aphanostoma* sp.
8. *Acrorhynchus relictus* Bekl.
9. *Beklemischeviella brevistyla* (Bekl.)
10. *Promesostoma spirale* Bekl.
11. *P. hamatum* Bekl.
12. *Byrsophleps geniculata* Bekl.
13. *Annulovortex monodon* Bekl.
14. *Microdalyellia knipowitschi* Bekl.
15. *Koinocystis relictus* Bekl.
16. *Macrostomum ensiferum* Bekl.
17. *M. contortum* Bekl.
18. *Promonotus hyrcanus* Bekl.
19. *Caspioplana pharyngosa* Zabrus.
20. *Monocelis* sp.
21. *Sorocelis* sp.
- 22—39. *Turbellaria* sp. sp.

Trematodes

1. *Dactylogyrus propinquus* Bych.
2. *D. chalcaburni* Bych.
3. *D. mallaeus* Linst.
4. *D. kulwieci* Bych.
5. *D. frisii* Bych.
6. *Scrabbinopsolus acipenseris* Bych.

Cestodes

1. *Caryophyllaeus fimbriceps* Chlop.
2. *Proteocephalus gobiorum* Dog. et Bych.
3. *P. skorikowi* Linst.
4. *Eubothrium clupeonellae* Dog. et Bych.
5. *E. acipenserinum* (Chol.)

Nematodes

1. *Enoploides fluvialis* Micol.
2. *Chromadorissa beklemischevi* Phil.
3. *Chromadorissa* sp. (= *Monhystera bulbosa* Gr.)
4. *Cyclozone acipenserina* Dog.
5. *Dogielina* (= *Physaloptera*) *inexpectata* Dog. et Bych.

Acanthocephala

1. *Leptorhynchoides plagicephalus* Westr.

Polychaeta

1. *Hypania invalida* (Grube)
2. *Hypaniola kowalewskyi* (Grimm)
3. *Parhypania brevispinis* (Grube)

Oligochaeta

1. *Psammoryctes deserticola* (Gr.)
2. *Ilyodrilus caspicus* Last.
3. *I. grimmi* Hrabè
4. *Stylodrilus tschernosvitovi* Hrabè

Hirudine

1. *Archaeobdella esmonti* Gr.
2. *Piscicola caspica* Zelen.
3. *Cystobranchus fasciatus* Koll.

Bryozoa

1. *Victorella pavida* S. Kent.

Lamellibranchiata

Heteromyaria

1. *Dreissena polymorpha* (Pall.) (2 ssp.)
2. *D. rostriformis* (Desh.) (4 ssp.)
3. *D. caspia* Eichw.
4. *D. elata* (Andr.)

Eulamellibranchia

5. *Adacna (Hypanis) plicata* (Eichw.)
6. *A. vitrea* (Eichw.)
7. *A. minima* Ostr.
8. *A. laeviuscula* (Eichw.)
9. *Monodacna caspia* (Eichw.)
10. *M. albida* Log. et Star.
11. *M. filatovae* Log. et Star.
12. *Didacna trigonoides* (Pall.) (2 ssp.)
13. *D. pyramidata* (Gr.)
14. *D. baeri* (Gr.)
15. *D. Barbot-de-marnyi* (Gr.)
16. *D. protracta* (Eichw.) (2 ssp.)
17. *D. longipes* (Gr.)
18. *D. parallella* Bog.
19. *D. profundicola* Log. et Star.

Gastropoda

Prosobranchia

1. *Theodoxus pallasi* Lindh.
2. *Th. schultzi* (Gr.)
3. *Pyrgohydrobia evanescens* (Kol.)
4. *P. grimmi* (W. Dyb.)
5. *P. chrysopsis* (Kol.)
6. *Pyrgula sieversi* (Cless.)
7. *P. dimidiata* (Eichw.)
8. *P. bakuana* (Kol.)
9. *P. spica* (Eichw.)
10. *P. concinna* Log. et Star.
11. *P. elegantula* (W. Dyb.)
12. *P. eulimellula* (Dyb. et Groch.)
13. *P. turricula* (W. Dyb.)
14. *P. nossovi* (Kol.)
15. *P. pseudospica* Log. et Star.
16. *P. spicula* Log. et Star.

17. *P. caspia* (Eichw.)
18. *P. grimmi* (W. Dyb.)
19. *P. conus* (Eichw.)
20. *P. kowalewskyi* (W. Dyb.)
21. *P. cincta* (Abich.)
22. *P. inflata* (Dyb. et Groch.)
23. *P. variabilis* (Eichw.)
24. *P. triton* (Eichw.)
25. *P. baeri* (W. Dyb.)
26. *P. ulskyi* (W. Dyb.)
27. *P. gmelini* (W. Dyb.)
28. *P. pallasii* (W. Dyb.)
29. *Pseudamnicola brusiniana* (W. Dyb.)
30. *P. caspia* (W. Dyb.)
31. *Horatia marina* Log. et Star.

## Pulmonata

32. *Anisus eichwaldi* (W. Dyb.)

## Crustacea

## Cladocera

1. *Cercopagis socialis* (Gr.)
2. *C. robusta* G. Sars
3. *C. micronyx* G. Sars
4. *C. anonyx* G. Sars
5. *C. prolongata* G. Sars
6. *C. pengoi* Ostr. (= *C. tenera* G. S.)
7. *C. neonilae* G. Sars
8. *C. gracillima* G. Sars
9. *Apagis cylindrata* G. Sars
10. *A. longicaudata* G. Sars
11. *Evadne anonyx* G. Sars
12. *E. camptonyx* G. Sars
13. *E. maximowitschi* G. Sars
14. *E. trigona* G. Sars
15. *E. maeotica* (Pengö)
16. *E. glabriceps* Behn.

## Copepoda

1. *Hetercope caspia* G. Sars
2. *Eurytemora grimmi* G. Sars
3. *E. minor* G. Sars
4. *Paracyclops dilatatus* Lind.
5. *Eucyclops orthostylis* Lind.
6. *Halicyclops sarsi* Akat.
7. *H. oblongus* Lind.
8. *H. robustus* Lind.
9. *H. setifer* Lind.
10. *Tracheliastes stellatus* (Mayor)
11. *Limnocyclus behningi* Bor.
12. *L. knipowitschi* Smirn.
13. *Ectinosoma concinnum* Akat.
14. *Schizopera neglecta* Acat.

## Amphipoda

1. *Dikerogammarus haemobaphes* Eichw.
2. *D. palmatus* Mart.
3. *D. villosus* Mart.
4. *D. oskari* Birst. (= *D. grimmi* G. S.)
5. *D. macrocephalus* Gr.
6. *D. caspius* (Pall.)
7. *D. (?) aralensis* (Ulj.)
8. *Niphargoides caspius* Gr.
9. *N. compactus* G. Sars
10. *N. corpulentus* G. Sars

11. *N. quadrimanus* G. Sars
12. *N. aequimanus* G. Sars
13. *N. borodini* G. Sars
14. *N. grimmi* G. Sars
15. *N. motaşi* Căr.
16. *N. spinicaudatus* Căr.
17. *Niphargoides* sp. Derz.
18. *Niphargoides* sp. Derz.
19. *Pontogammarus robustoides* Gr.
20. *P. crassus* Gr.
21. *P. maeoticus* Sow.
22. *P. weidemanni* G. Sars
23. *P. sarsi* Sow.
24. *P. abbreviatus* G. Sars
25. *P. subnudus* G. Sars
26. *P. obesus* G. Sars
27. *P. paradoxus* Derz.
28. *Stenogammarus macrurus* G. Sars
29. *S. compressus* G. Sars
30. *S. similis* G. Sars
31. *S. (?) deminutus* Steb.
32. *S. olearii* Derz.
33. *Chaetogammarus ischnus* Steb.
34. *Ch. placidus* Gr.
35. *Ch. warpachowskyi* G. Sars
36. *Ch. pauxillus* Gr.
37. *Gammarus knipowitschi* Derz.
38. *G. contiguus* Derz.
39. *Pandorites (?) platycheir* G. Sars
40. *P. podoceroideus* Gr.
41. *Iphigenella acanthopoda* Gr.
42. *I. andrussowi* G. Sars
43. *Cardiophilus baeri* G. Sars
44. *Gmelina costata* Gr.
45. *G. kusnetzowi* (Sow.)
46. *G. laeviuscula* G. Sars
47. *G. pusilla* G. Sars
48. *G. brachyura* Derz.
49. *Gmelinopsis tuberculata* G. Sars
50. *Amathillina cristata* Gr.
51. *A. affinis* G. Sars
52. *A. spinosa* Gr.
53. *A. maximowitschi* G. Sars
54. *A. pusilla* G. Sars
55. *Boeckia* (= *Axelboeckia*) *spinosa* Gr.
56. *Derzhavinella macrochelata* Birst.
57. *Zernovia volgensis* Derz.
58. *Behningiella brachypus* Derz.
59. *Sowinskyia macrocera* Derz.
60. *Niphargus pallasii* Derz.
61. *Gammaridae* sp. Derz.
62. *Caspicola knipowitschi* Derz.
63. *Corophium nobile* G. Sars
64. *C. chelicorne* G. Sars
65. *C. robustum* G. Sars
66. *C. spinulosum* G. Sars
67. *C. mucronatum* G. Sars
68. *C. monodon* G. Sars
69. *C. curvispinum* G. Sars
70. *C. sowinskyi* Mart.
71. *C. anodon* Derz.

## Mysidacea

1. *Paramysis* (*Paramysis*) *baeri* Czern.
2. *P. (P.) kessleri* G. Sars
3. *P. (P.) eurylepis* G. Sars



4. *P. (Mesomysis) loxolepis* G. Sars
5. *P. (M.) kowalewskyi* (Czern.)
6. *P. (M.) intermedia* (Czern.)
7. *P. (M.) incerta* G. Sars
8. *P. (Metamysis) ullskyi* Czern.  
(= *M. strauchi* G. S.)
9. *P. (Met.) grimmi* G. Sars
10. *P. (Met.) inflata* G. Sars
11. *Schistomysis elegans* G. Sars
12. *Caspiomysis knipowitschi* G. Sars
13. *Katamysis warpachowskyi* G. Sars
14. *Diamysis pusilla* G. Sars
15. *Limnomysis benedeni* Czern.
16. *Hemimysis anomala* G. Sars

#### Cumacea

1. *Pterocuma pectinata* Sow.
2. *P. sowinskyi* G. Sars
3. *P. rostrata* G. Sars
4. *P. grandis* G. Sars
5. *Pseudocuma laevis* G. Sars
6. *P. cercaroides* G. Sars
7. *Stenocuma gracilis* G. Sars
8. *S. graciloides* G. Sars
9. *S. gracillima* Derz.
10. *S. tenuicauda* G. Sars
11. *S. diastylodes* G. Sars
12. *Schizorhynchus bilamellatus* G. Sars
13. *Sch. eudorelloides* G. Sars
14. *Sch. abbreviatus* G. Sars
15. *Sch. knipowitschi* Derz.  
(= *Sch. obesus* G. S.)
16. *Caspiocuma campylaspoides* G. Sars
17. *Volgocuma telmatophora* Derz.
18. *Hyrceanocuma* sp. Derz.
19. *H. sarsi* Derz.

#### Isopoda

1. *Jaera sarsi caspica* Kessl.

#### Decapoda

1. *Astacus pachypus* Rathke
2. *A. leptodactylus caspius* Eichw.
3. *A. pylzowi* (Sker.)

#### Arachnoidea

##### Acarina

1. *Caspihalacarus hyrcanus* Viets
2. *Copidognathus oxianus* Viets

#### Cyclostomata

1. *Caspiomyzon wagneri* (Kessl.)

#### Pisces

##### Chondrostei

1. *Acipenser ruthenus* L.
2. *A. nudiventris* Lov.

3. *A. güldenstädti* Brandt (2 ssp.)
4. *A. stellatus* Pall.
5. *Huso huso* (L.)

##### Teleostei

6. *Alosa (Caspialosa) saposhnikovi* (Gr.)
7. *A. (C.) sphaerocephala* (Berg)
8. *A. (C.) caspia* (Eichw) (5 ssp.)
9. *A. (C.) brashnikowi* (Borod.)  
(8 ssp.)
10. *A. (C.) kessleri* (Gr.) (2 ssp.)
11. *A. (C.) curensis* (Suvor.)
12. *Clupeonella grimmi* Kessl.
13. *C. delicatula caspia* Svetov.
14. *C. engrauliformis* (Bor.)
15. *Pungitius platygaster* (Kessl.)
16. *Lucioperca marina* Cuv. et Val.
17. *L. volgensis* (Gmelin)
18. *Barbus capito* (Güld.)
19. *B. brachycephalus caspius* Berg
20. *Chalcalburnus chalcoides* (Güld.)
21. *Rutilus frisii kutum* (Kamen.)
22. *Abramis sapa bergii* Bel.
23. *Cobitis caspia* Eichw.
24. *Knipowitschia longicauda* (Kessl.)
25. *K. iljini* Berg.
26. *Hyrceanogobius bergi* Il.
27. *Neogobius ratan goebeli* Kessl.
28. *N. platyrostris cyrius* Kessl.
29. *N. cephalarges constructor* Nordm.
30. *N. kessleri gorlap* Il.
31. *N. bogdanovi* (Kessl.)
32. *N. syrman eurystomus* Kessl.
33. *N. fluviatilis pallasi* Berg.
34. *N. melanostomus* Pal.
35. *N. caspius* Kessl.
36. *N. (Chazar) bathybius* (Kessl.)
37. *Mesogobius gymnotrachelus macrophthalmus* Kessl.
38. *M. nonultimus* Il. (= *M. batrachcephalus nonultimus* Il.?)
39. *M. nigrinotatus* (Kessl.)
40. *Proterorhinus marmoratus* Pal.
41. *Asra turcomanus* Il.
42. *Caspiosoma caspium* (Kessl.)
43. *Benthophiloides brauneri*  
Bel. et Il.
44. *Benthophilus macrocephalus* Pall.
45. *B. stellatus leobergius* Il.
46. *B. ctenolepidus* Kessl.
47. *B. baeri* Kessl.
48. *B. spinosus* Kessl.
49. *B. granulosus* Kessl.
50. *B. grimmi* Kessl.
51. *B. leptcephalus* Kessl.
52. *B. leptorhynchus* Kessl.
53. *Anatirostrum profundorum* Berg

Всего в Каспии насчитывается 323 автохтонных вида (не считая простейших). Они распределяются по группам следующим образом:

Группа	Число видов
Губки (кремнепоровые) . . . . .	5
Кишечнополостные (гидрозои) . . . . .	4

Плоские черви . . . . .	50
из них: турбеллярий . . . . .	39
трематод . . . . .	6
цестод . . . . .	5
Круглые черви . . . . .	6
из них: нематод . . . . .	5
скребней . . . . .	1
Кольчатые черви . . . . .	10
из них: полихет . . . . .	3
олигохет . . . . .	4
пиявок . . . . .	3
Щупальцевые (мшанки) . . . . .	1
Моллюски . . . . .	51
из них: двустворчатых . . . . .	19
брюхоногих . . . . .	32
Ракообразные . . . . .	140
из них: клadoцер . . . . .	16
копепод . . . . .	14
амфипод . . . . .	71
мизид . . . . .	16
кумовых . . . . .	19
изопод . . . . .	1
декапод . . . . .	3
Паукообразные (клещи) . . . . .	2
Хордовые . . . . .	54
из них: круглоротых . . . . .	1
осетровых . . . . .	5
высших рыб . . . . .	48

---

Всего многоклеточных животных . . . 323 вида

Как видно, наиболее богат видами класс ракообразных (139 видов); за ракообразными следуют рыбы (54 вида), потом турбеллярии, брюхоногие (39—32 вида), двустворчатые (19 видов); остальные классы значительно беднее (от 1 до 6 видов).

Из отрядов на первом месте стоят амфиподы (71 вид), за ними — высшие рыбы (48 видов), переднежаберные моллюски (31 вид), потом несколько других отрядов ракообразных: кумовые, мизиды, клadoцеры, копеподы (19—13 видов).

В целом каспийская автохтонная фауна по сравнению с фауной других морей отличается бросающейся в глаза неполноценностью — полным отсутствием не только таких типично морских групп, как иглокожие, сифонофоры, головоногие, но и отсутствием или крайне слабым развитием таких групп, которые обычно обитают в морях с пониженной соленостью, как сцифомедузы, актинии, заднежаберные брюхоногие, оболочники, а также изоподы, декаподы, полихеты (представленные 1—3 видами).

Вследствие этого каспийская автохтонная фауна глубоко своеобразна и сильно отличается от типично солоноватоводной фауны, обитающей в опресненных морях, не только по видовому, но и по групповому составу, по всему своему облику. Общей чертой между ними, как указывал Л. А. Зенкевич (1947), является лишь обилие ракообразных и рыб, но в Каспии преобладание ракообразных выражено очень сильно, а соотношение остальных групп совершенно иное — полихет чрезвычайно мало, среди моллюсков преобладают брюхоногие, а не двустворчатые, и очень многочисленны турбеллярии. Это видно из табл. 1, показывающей, что при близком в разных морях общем числе видов в Каспии половину дают амфиподы, в то время как в других морях на первом

Т а б л и ц а 1

Число видов в некоторых группах беспозвоночных  
в разных солоноватых морях близкой солености

	Балтийское море, Кильская бухта; S около 13‰ (по Välikangas, 1933)	Азовское море. S до 12‰ (за пределами сильно опресненных районов) (по М.-Бол- товскому, 1959)	Каспийское море (автохтонная фау- на); S 12—14‰
Губки . . . . .	13	1	6
Гидроидные . . . . .	15	6	4
Полихеты . . . . .	43	38	3
Переднежаберные брю- хоногие . . . . .	17	12	32
Двустворчатые . . . . .	23	14	19
Амфиподы . . . . .	18	34	71
Декаподы . . . . .	9	8	2
Всего в перечисленных группах . . . . .	138	113	137

месте стоят полихеты. В Азовском море число амфипод повышено за счет каспийских элементов, но губок (и, возможно, гидроридов) в действительности, вероятно, больше.

Вообще для каспийской фауны характерно сильное развитие («расцвет») немногих — всего 7—9 семейств: прежде всего гаммарид (62 вида), затем бычков-гобиид (30 видов), брюхоногих-пиргулид, как считало большин-ство авторов — микромеланиид (26 видов), затем псевдокумид, мизид, кардиид, полифемид (от 19 до 16 видов), отчасти сельдевых и осетровых (9—5 видов и подвиды).

Своеобразный состав каспийской автохтонной фауны в значительной мере объясняется ее сложным происхождением.

Большая часть входящих в состав каспийской фауны групп имеет явно морское происхождение, как губки, гидроидные, турбеллярии *Acoela* и *Rhabdocoela*, полихеты, двустворчатые, особенно кардииды, большинство копепод и часть кладоцер, амфиподы, кумовые, мизиды, из рыб сельдевые и бычковые. Некоторые из них, например дрейссениды, гаммариды, мизиды, содержат в других морях большое количество солоноватоводных форм, проникающих в опресненные области морей, и могут считаться преимущественно солоноватоводными группами. В общей сложности приблизительно 230—250 видов, т. е. около 3/4 автохтонной фауны Каспия, можно считать имеющими морское или солоноватоводное происхождение. Остальные же виды имеют или несомненное, или вероятное пресноводное происхождение. Среди форм пресноводного происхождения можно различать «древних» и «новых колонистов» из пресных вод. Об относительном возрасте колонистов можно судить, как это обычно делают, по их систематической обособленности. Первые, имеющие древнее, может быть еще третичное, пресноводное происхождение, образовали эндемичные понтокаспийские роды или группы видов. К ним можно отнести турбеллярий-триклад, пиявку *Archaeobdella*, большинство гастропод, кладоцер *Cercopagis* и *Apagis*, десятиногих *Astacus*, вероятно осетровых. «Молодые»

пресноводные колонисты, недавние вселенцы из пресных вод, образуют виды, близкие к широко распространенным видам пресноводных родов. К их числу, по-видимому, можно отнести каспийских олигохет и окуневых и карповых рыб с их паразитами. Возможно, что позднейшими колонистами из пресных вод следует считать и некоторых циклопид и гастропод — катушку *Anisus* и *Pseudamnicola* (?). Некоторые из этих недавних вселенцев, образовавшиеся как виды в пресных водах бассейна, находятся, очевидно, в процессе колонизации Каспийского моря и распространены лишь в его опресненных районах, как упоминавшиеся уже белоглазка и берш, паразиты этих рыб, а также сазана и сома. Трудно провести резкую границу между ними и чисто пресноводными формами, совершенно не связанными с Каспием. Но в общем этих новых колонистов немного, не более 25—30 видов, причем нет полной уверенности в том, что ни один из них не будет найден за пределами Понтокаспия. Более 9/10 каспийской автохтонной фауны составляют древние, т. е. давно обособившиеся и несомненно возникшие в самом Каспии виды. По мнению Л. А. Зенкевича (1947), пресноводная фауна неоднократно проникала в Каспий в периоды его опреснения и если корни древних колонистов следует искать в плиоцене, то новые колонисты вселились в ледниковую или даже послеледниковую эпоху. Может быть, лучше считать пресноводных по происхождению форм Каспия не колонистами, а «пресноводными реликтами» — остатками эпох почти полного распреснения этого водоема (Екман, 1915).

Очень интересно упомянутое уже выше резкое преобладание (более 94% числа видов) пресноводных форм среди паразитофауны рыб. Так как при этом в каспийской ихтиофауне преобладают рыбы морского происхождения, приходится признать, что они постепенно потеряли своих прежних, морских, паразитов. Однако паразиты, особенно внутренние, меньше зависят от внешней среды, чем их хозяева, поэтому объяснить это вредным влиянием резких колебаний гидрологического режима невозможно. Частично бедность морской паразитофауны на рыбах можно связывать с тем, что при общем обеднении исходной для Каспия морской фауны погибали многие промежуточные хозяева. Но общий характер автохтонной фауны, состоящей преимущественно как бы из групп видов, происшедших от одного предка, наводит на мысль, что некогда фауна водоема, предшествовавшего Каспию, была (в результате какой-то катастрофы?) обеднена до крайности и состояла из крайне малого числа видов и особей, что вызвало еще большую редукцию числа паразитических видов и полное выпадение многих из них.

Общее число всех автохтонных, средиземноморских и арктических видов, обитающих в Каспии, составляет, по моим подсчетам, 367 видов. Из них автохтонная фауна составляет 88.3%. Однако из обзора фауны Каспия мы видели, что многие группы ее еще очень плохо изучены, а некоторые со стороны их видового состава совершенно не исследованы. Это относится преимущественно к тем группам, которые входят в состав донной и придонной микрофауны, изученной вообще хуже, чем планктон и макробентос. Особенно интересных результатов можно ожидать от исследования «интерстициального» населения, обитающего между песчинками в прибрежной зоне моря и в грунтовой воде, насыщающей пески побережья уже выше уровня моря. В этих биотопах, совершенно не исследованных в Каспии, в других морях, как известно, была найдена чрезвычайно своеобразная и богатая фауна, состоящая из полихет, турбеллярий, нематод, копепод и других групп (Remane, 1956, 1958a; Де-

lamare-Debouteville, 1958). В Каспии здесь могут быть найдены новые автохтонные формы.

Для получения общего числа населяющих Каспийское море *Metazoa* нужно прибавить еще довольно значительное количество форм пресноводных, в большей или меньшей степени эвригалинных, а также галофильных обитателей соленых озер и упомянутых выше солоноватоводных форм морского происхождения, обладающих средствами расселения через сушу. Это все виды, не представляющие зоогеографического интереса, в значительной части космополитные: коловратки, остракоды, циклопы и гарпактициды, водяные клещи, нематоды, тендипедида и различные пресноводные рыбы. Если даже не считать совершенно опресненные предустьевые районы, таких видов наберется несколько десятков и общее количество свободноживущих *Metazoa* составит не менее 400. Если же присоединить паразитов, которых, по В. А. Догелю и Б. Е. Быховскому (1938), только на рыбах (без простейших) насчитывается около 130, то общее число *Metazoa* в Каспии будет во всяком случае не менее 550.

Сравнивая эту, правда ориентировочную, цифру с вышеприведенной цифрой В. К. Совинского (без простейших — 235 видов), мы видим, что она вдвое выше, но при этом роль эндемичных понтокаспийских форм в ней гораздо ниже — они составляют всего около 60% (по Совинскому — 89%).<sup>35</sup>

По числу видов фауна Каспия значительно беднее, чем фауна морей с более высокой соленостью (даже в Черном море, где соленость вдвое ниже океанической, значительно более 1000 видов), но не беднее, чем фауна других солоноватых морей. Так, по моим подсчетам, в фауне Азовского моря, соленость которого (11—12‰) в среднем лишь немного ниже, чем Каспия (12—13‰), число свободноживущих видов *Metazoa* — около 400, при преобладании форм средиземноморских, особенно полихет, копепоид, рыб. Это объясняется в основном особым составом солей воды Каспия, более благоприятным для автохтонной (и пресноводной) фауны, чем у обычной морской воды, к чему я еще вернусь ниже. При этом фауна Каспия потенциально может быть еще значительно богаче, так как большое число эвригалинных средиземноморских видов может жить в каспийской воде, как это мы видим на примерах удачной акклиматизации и случайного проникновения в Каспий многих форм. За счет этих двух процессов фауна Каспия все время продолжает обогащаться. Выселение каспийской фауны по тому же пути (через Волго-Донской канал), по-видимому, тоже привело бы к некоторому обогащению фауны Азовско-Черноморского бассейна, хотя главным образом в его опресненных и пресноводных участках (особенно бассейна Дона).

Имея теперь установленный состав автохтонной фауны Каспийского моря, я могу обратиться к рассмотрению той части этой фауны, которая живет в Азовско-Черноморском бассейне, и выяснить отношения между ними.

#### СОСТАВ КАСПИЙСКОЙ ФАУНЫ В ПОНТОАЗОВЕ ПО СОВРЕМЕННЫМ ДАННЫМ

В настоящее время, т. е. пятьдесят восемь лет после составления сводки В. К. Совинским, состав каспийской фауны в Понтоазовском бассейне представляется в сильно измененном виде. За этот период времени (так же,

<sup>35</sup> Если прибавить простейших, общее число населяющих Каспий видов животных превзойдет 600.



как это было с новыми автохтонами и эндемиками) значительное число каспийских видов, приводимых Совинским, было ликвидировано как синонимы уже известных (средиземноморских или каспийских) форм, а в некоторых случаях как *nomina nuda*. Однако вместе с тем в Понтоазовском бассейне был обнаружен еще целый ряд других форм каспийского типа, неизвестных во времена Совинского. Поэтому общее количество каспийских видов, найденных в этом бассейне, несколько возросло. Но со временем непрерывно уменьшалось число эндемичных форм каспийского типа, т. е. не совпадающих с видами, обитающими в Каспии. Постепенно выяснилось, что эндемизм каспийского комплекса в Понтоазове значительно ниже, чем получалось по данным Совинского, и вообще выражен очень слабо.

К сожалению, недостаточная изученность фауны Каспия в ряде случаев оставляет открытым вопрос о систематических взаимоотношениях понтоазовских и каспийских представителей.

Чтобы ясно представить все материалы, послужившие мне для выяснения состава каспийского комплекса в Понтоазове, я анализирую по отдельным группам всю доступную мне литературу, прямо или косвенно относящуюся к этому комплексу. Простейших, как и в предыдущих случаях, я не рассматриваю.

**Губки** каспийского эндемичного рода *Metschnikowia* в лиманах Понтоазова отсутствуют, как показал еще А. А. Остроумов (1897б). В низовьях рек найдены только обычные пресноводные виды. Приведенные Совинским для лиманов все виды рода *Protoschmidtia* относятся к эвригалинной средиземноморской *Petrosia clavata* Gr., как доказал Б. Сварчевский (1905); правда, последний описал для Черного моря новые роды, которые был склонен считать «древними автохтонами», но по более новым данным П. Д. Резвого (1937), черноморская фауна губок — просто обедненная средиземноморская.

**Кишечнополостные.** Широко распространенный в Понтоазовском бассейне гидроид *Cordylophora lacustris* Allm., как предполагали еще А. А. Остроумов (1896а, 1903) и Н. Бородин (1897) и доказал затем В. М. Рылов (1922), идентичен каспийской *C. caspia* (палласовской *Tubularia caspia*)<sup>36</sup> и должен считаться видом каспийским, несмотря на его широкое распространение. *Polypodium* (не включенный Совинским в списки каспийских автохтонов, так как был известен лишь из Волги) был найден позже В. А. Догелем (1940) в дельте Дона (причем не только у стерляди, но и у осетров и севрюг) и в Днепре (Жадин, 1940б).

Сложнее вопрос о других каспийских гидроидных. Из обнаруженных Остроумовым (1896а) в Азовском море медуз Совинский считал *Thaumantias maeotica* Ostr. «новым автохтоном» из атлантической фауны, а *Macotias inerspectata* Ostr. понтоазовским эндемиком (древним автохтоном).

Когда А. Н. Державин (1912б, 1912г) обнаружил и описал медузу и полипа *Caspionema pallasii* n. sp., он подчеркнул близость ее к *Thaumantias maeotica*, за которую сперва и принял каспийскую форму; только неизвестность полипа и большие размеры азовской медузы не позволили Державину отождествить ее с каспийской.

<sup>36</sup> Хэнд и Гвильям (Hand a. Gwilliam, 1951) считают, что отождествлять *C. lacustris* с *C. caspia* нельзя, так как описание Палласа слишком неопределенно и может относиться к другим гидроидам. Однако в Каспии другие колониальные гидроиды отсутствуют, и такое отождествление не вызывает сомнений.

В дальнейшем эти две медузки породили обширную литературу. В обсуждении вопроса об их систематическом положении приняло участие более десяти авторов, причем азовско-черноморская медузка сменила шесть родовых названий. Это было главным образом следствием того, что исследователи этих медуз не могли непосредственно сравнить каспийские, азовские и черноморские образцы.

Сразу после опубликования открытия Державина Буланже (Boulen-ger, 1912) показал, что каспийская медуза относится к тому же роду *Moerisia*, что и описанная им ранее форма (*M. lyonsi*) из солоноватого оз. Курун в Египте, а может быть, и к тому же виду («agrees in every respect. . . is generically and perhaps also specifically identical»).

Затем М. И. Тихий (1916) исследовал полипную генерацию каспийской медузы, обнаружив, что она появляется в разных формах, в том числе в виде необычайных планктонных биоральных полипчиков.

М. Пальчикова-Остроумова (1925) нашла в устье Черной реки у Севастополя полипа, из которого вывела молодых медузок и которого описала как новый вид меризии — *Moerisia inkermanica*; однако сопоставить его с азовской формой не могла, не имея ее полипов и зрелых медуз своего вида. Через несколько лет Хаджи (Hadzi, 1928), рассмотрев материалы по меризиндам, пришел к выводу, что, судя по строению полипов, севастопольскую форму следует выделить в особый род *Ostroumovia*.

Затем азовская медуза стала известной из дунайских лиманов (Вогсеа, 1929) и Варненской бухты (Paspalew, 1934), а позже и из Каркинитского залива (Галаджиев, 1948). Хотя Паспалев (Paspalew, 1936), выведя из нее полипов, пришел к заключению, что ее нужно отнести к новому роду *Odessia*,<sup>37</sup> Крамп (Kraep, 1938) показал, что эти полипы идентичны полипам *Ostroumovia inkermanica*.

Таким образом, можно было предполагать, что последняя идентична азовской медузе, что и высказал А. Валканов (1935/36).

Однако несколько позднее этот автор (Валканов, 1937/38) опубликовал обзор семейства меризиид, в котором доказывал, что медузное поколение у всех представителей этого семейства построено однотипно и различие видов возможно лишь по полипному, судя по которому в Понтоазовском бассейне есть все-таки два вида: *Ostroumovia maeotica* и *O. inkermanica*, а в Каспии — относящаяся к третьему, установленному еще Державиным, роду — *Caspionema pallasi*. Представители же рода *Moerisia* известны из солоноватого оз. Курун в Египте (*M. lyonsi*) и из Средиземного моря (*M. gallica*). Такое своеобразное распространение меризиид, по мнению Л. А. Зенкевича (1940а), объясняется тем, что их можно рассматривать как остатки фауны третичного моря Тетис.

На этом, однако, обсуждение вопроса о меризиидах не закончилось. Продолжая исследования этих своеобразных гидроидных, А. Валканов (1950) показал, что все представители их, в том числе египетская *Moerisia lyonsi*, имеют весьма примитивное одиночное (не колоннальное) полипное поколение. В другой статье Валканов (1955) показал, что *M. gallica* по строению медузы совершенно совпадает с *Ostroumovia maeotica*, причем была найдена не в самом Средиземном море, а в солоноватых водах у его берегов. Вследствие этого Валканов ставит под сомнение, как он выражается, «реликтовую природу» азовской медузы. Это сомнение подтверждается вскоре указанием Пикара (Picard, 1952) на нахождение

<sup>37</sup> Сначала Паспалев (Paspalew, 1936) назвал ее *Pontia*, но позже (1937) изменил это имя, как *gracilicarpum*, на *Odessia*.

медуз этого вида в средиземноморских прибрежных озерах и даже в Атлантическом океане.

Однако такого рода заключение, сделанное Валкановым на основании строения медузы, противоречит его положению об одинаковости медузного поколения у всех видов семейства меризиид. Если по медузам можно заключить об идентичности видов, то тогда каспийскую медузу, весьма сходную с азовской, можно отнести к тому же роду *Moerisia* и, может быть, к тому же виду. Но такого вывода Валканов (1955) не сделал и в своем новом обзоре семейства меризиид черноморские формы по-прежнему относит к роду *Ostroumovia*.

Конечно, трудно представить себе, чтобы по бесполому полипному поколению, устроенному крайне примитивно, было бы легче различать виды, чем по гораздо более сложному половому медузному поколению. Одинаковое строение медуз, казалось бы, свидетельствует о принадлежности к одному виду. Поэтому естественно создается представление, что все эти многократно описывавшиеся и переименовывавшиеся меризииды из Каспийского, Азовского и Черного морей представляют собой разные стадии развития и экологические формы одного вида и что, может быть, следует вернуться к выводу Буланже о родовой, если даже не видовой, идентичности каспийской и египетской формы.

В самое последнее время меризидами занялся Д. В. Наумов (1960), который пришел к выводу, что каспийские, понтоазовские и египетские формы действительно принадлежат к одному роду *Moerisia*, но к разным видам — соответственно *M. pallasii*, *M. maeotica*, *M. lyonsi*. Благодаря любезности Д. В. Наумова, показавшего мне медуз всех трех видов, я убедился в том, что они совершенно различны, причем каспийская (*M. pallasii*) и египетская (*M. lyonsi*) по своим мелким размерам и высокому зонтику гораздо более сходны друг с другом, чем с понтоазовской *M. maeotica*, имеющей значительно более крупные размеры и низкий зонтик.

Закончилось ли этом продолжавшееся почти пятьдесят лет обсуждение вопроса о понтокаспийских меризиях? Нет ли в Каспийском море еще другого вида меризиид, полипов которого нашла, но недостаточно подробно описала А. П. Кузмурская (1937) и который, может быть, совпадает с понтоазовским? <sup>38</sup> С другой стороны, может быть прав Валканов, сомневающийся в понтокаспийском происхождении *Moerisia maeotica*, в связи с ее нахождением в Средиземном море и Атлантике. Однако эта медуза могла распространиться за пределы своей родины так же, как некоторые другие каспийские формы (см. гл. III), и я пока не решаюсь исключить ее из автохтонного комплекса.

Меризии относятся к особому подотряду гидроидных — лимномедузам *Limnomedusae*. Другая, описанная Остроумовым медузка *Maeotias inexpectata*, по мнению Д. В. Наумова, также относится к этому подотряду, но к другому, чисто морскому роду *Olindias* и, следовательно, имеет, очевидно, средиземноморское происхождение.

Позднее Б. С. Ильиным (1930а) в лиманах Кубани была найдена еще одна гидромедуза, описанная им как новый вид и род *Eugenia cimmaria*; однако Валканов (1935/36), нашел ее в болгарских водах и показал, что она совпадает с известной из Атлантического океана (у берегов Сев.

<sup>38</sup> Недавно Д. В. Наумов сообщил мне, что он получил из Каспия типичных медуз *Moerisia maeotica*. Но так как медузы были собраны там в 1959 г., можно высказать предположение, что они проникли в Каспий (в стадии сидячих полипов) в последние годы через Волго-Донской канал. Необходимо установить, были ли они в Каспии до 1953 г.

Америки) *Blackfordia virginica* Meyer. Л. А. Зенкевич (1940а) считает возможным, что центр распространения этой медузы — Понтоазовский бассейн и происхождение ее тоже связано с его третичными предпештвенниками, а в Сев. Америку она была перевезена с судами в стадии полипа. Но у североамериканских берегов живет и другой вид этого рода, а в Каспийском море близких к ним форм нет.

Среди плоских и круглых червей Совинский не указывает видов каспийского типа, однако в этих группах они теперь известны.

**Т у р б е л л я р и и.** Виды каспийского типа долгое время не были находимы. Мною в дельте Днепра на корофиидных илах в 1944 г. найдены небольшие многоглазые планарии (триклады), которые, по мнению видевшего их В. Н. Беклемешева, принадлежат, несомненно, к числу понтокаспийских эндемиков (однако вид определить не удалось).

Затем Кодреану (Codreanu, 1949) в Дунае, у Железных Ворот, были найдены в больших количествах триклады, относящиеся к новому виду и роду, описанные им под именем *Palaeodendrocoelum romanodanubialis*. Судя по некоторому внешнему сходству ее с найденной мною турбеллярией и по ее нахождению в аналогичных условиях (на корофиидных илах среди богатейшей каспийской фауны) возможно, что *Palaeodendrocoelum* тоже имеет каспийское происхождение. Однако включать ее в список каспийских видов, пока не будет выяснено ее отношение к каспийским трикладам, преждевременно.

Каспийская турбеллярия *Thalassioplanina* (= *Byrsophlebs*) *geniculata* была найдена Аксом (Ах, 1959) в опресненных районах южного побережья Черного моря. Ахс считает, что к числу каспийских форм (как он пишет — «реликтов Сарматского моря»), вероятно, относятся и новые описанные им виды рабдоцелид *Promonolus ponticus* и *Selimia virida*, возможно и *S. similis*. Однако по отношению к *Selimia*, найденным лишь в Босфоре и Мраморном море (при черноморской и более высокой солености), основанием для этого служит только родственность этого нового рода с аральским родом *Kirgisella*.

Пока с уверенностью в список каспийских турбеллярий в Понтоазове можно включить только *Thalassioplanina*. Но едва ли можно сомневаться в том, что дальнейшие исследования, особенно в опресненных районах, обнаружат и другие виды каспийских турбеллярий.

**Т р е м а т о д ы.** Предположение В. А. Догеля и Б. Е. Быховского (1938), что в Понтоазовском бассейне будут найдены каспийские виды *Dactylogyrus*, специфичные для эндемичных понтокаспийских карповых белоглазки, шемаи, кутума-вырезуба, оправдалось (Маркевич, 1956), а *Scrjabinopsolus* был известен и авторам.

**Ц е с т о д ы.** Большинство каспийских цестод, паразитирующих на осетровых, тюльке, бычках, также было найдено в Понтоазовском бассейне (Решетникова, 1955; Полянский, 1958).

**С к р е б н и** каспийского типа представлены в Понтоазове только тем же видом (*Leptorhynchoides plagicephalus*), что и в Каспии; он был найден, вместе с трематодой *Scrjabinopsolus*, и в Адриатическом море, что объясняется распространением в этом море их хозяев — осетровых (Шульман, 1958).

**Н е м а т о д ы.** Из паразитических нематод еще Догель и Быховский (1938) указывали для Понтоазова каспийскую *Cyclozone acipenserina*; других каспийских форм здесь найдено не было.

Как и для Каспия, я не привожу видов гельминтов, паразитирующих исключительно на пресноводных рыбах, хотя среди них есть эндемичные для Понтоазовского бассейна.

Свободноживущие нематоды Каспия почти совершенно не изучены до сих пор, поэтому трудно судить о том, что представляют собою по происхождению те новые виды нематод, которые были найдены в Черном и Азовском морях И. Н. Филиппевым (1918, 1921; 1922а, 1922б), в Днепре и Днепровском лимане А. А. Парамоновым (1929). Вследствие крайней неизученности этой группы вообще в каждом новом море Филиппев обнаруживал массу новых видов.

В Черном и Азовском морях из 130 найденных им видов нематод 107 видов и 22 рода оказались новыми; но и в северных морях из 110 видов новых оказалось 60, причем обнаружилось 10 новых родов (Филиппев, 1925).

Описывая фауну нематод Черного и Азовского морей, Филиппев (1922а, 1922б, 1936) пишет, что она носит в целом характер обедненной средиземноморской. Вместе с тем Филиппев замечает, что время для «зоогеографии свободных нематод» еще не наступило, но что изучение каспийской фауны, которое он предпринял, быть может, позволит открыть между описанными новыми формами каспийских реликтов. Однако, насколько мне известно, до сих пор это никем не было сделано. Возможно, что среди этой, очень богатой видами группы окажется не меньше автохтонных форм, чем среди турбеллярий.

Представляет интерес находка в Дунае в районе Железных Ворот (там же, где была найдена упомянутая турбеллярия *Palaeodendrocoelum*) мермитиды, описанной Бэческу (Băcescu, 1948а) как новый вид *Pseudomeritis cazanica*. Замечательно то, что эта нематода обитает в больших количествах на корофидных илах, в личиночной стадии паразитируя в каспийских корофидах. Бэческу склонен думать, что это понтокаспийский автохтон, тем более, что другой вид этого рода, *P. zyhoffi* de Man, живет в дельте Волги (Бенинг, 1924). Однако есть и другие виды этого рода, и при отсутствии данных о мермитидах Каспия такое заключение преждевременно.

**П о л и х е т ы.** В. К. Совинский приводит, кроме *Hypania invalida*, еще 2 вида этого рода — *H. antiqua*, *H. oculata*, не встречающихся в Каспии.

Однако еще А. Бируля (1897а) указывал на чрезвычайную близость всех этих видов, а позже Н. П. Анненкова (1930) показала, что они совпадают с первым, но что *Amphicteis kowalewskyi* Gr., которую Бируля считал его молодыми экземплярами, составляет самостоятельный вид другого рода — *Hypaniola kowalewskyi* (Gr.), встречающийся и в Каспийском и в Понтоазовском бассейне.

В низовьях Днепра и Дуная распространена и местами развивается в массах (Băcescu, 1948а; Оливари, 1958) полихета *Manajunkia caspica* App. Как показал Л. А. Зенкевич (1935), этот вид очень близок к арктической *M. polaris* и, по-видимому, имеет арктическое происхождение. Поэтому я не отношу манаюнкию к каспийскому автохтонному комплексу, хотя в Понтоазовский бассейн она, видимо, проникла из Каспия. В Дунае, по мнению Бэческу (Băcescu, 1948а), она образовала особый подвид *M. caspica* ssp. *danubialis* Băc.

**О л и г о х е т ы** в Понтоазовском бассейне изучены плохо; В. К. Совинский, по-видимому по недосмотру, не включил в список понтокаспийских автохтонов каспийский вид *Tubifex deserticola*, указанный

А. А. Остроумовым (18976) для лиманов северного причерноморья. М. Ф. Ярошенко (1948) вновь указывает этот вид для Днепровско-Бугского лимана, но, кроме того, описывает четыре новых вида — *Ilyodrilus raduli*, *Tubificoides swirencowi*, *Limnodrilus lastockkini*, *Limnodriloides dniprobugensis*, высказывая предположение, что это тоже «реликтовые виды Понтокаспия». Однако, по любезному сообщению О. В. Чекановской, третий и четвертый не могут считаться вполне достоверными, так как недостаточно описаны, первый совпадает с *Psammoryctes (Tubifex) deserticola*, а второй — с известным уже ранее видом *P. (Tubificoides) heterochaetus*. Последний был найден Д. А. Ласточкиным (1937) в кубанских лиманах; пока он, по-видимому, эндемичен для Понтоазова, но едва ли его можно причислить к автохтонному каспийскому комплексу. Судить об этом вообще трудно, так как каспийские олигохеты близки к пресноводным видам, представляя собой, очевидно, сравнительно недавних вселенцев из пресных вод.

В собранных мною материалах по опресненному Таганрогскому заливу И. И. Малевич (1937) нашел только обычные пресноводные виды тубифицид.

П и я в к и в Понтоазове представлены только двумя каспийскими формами — *Archaeobdella esmonti*, распространенной в разных эстуариях, и *Cystobranchnus fasciatus*, паразитирующей на соме в низовьях рек.

М ш а н к и в списке Совинского не значатся; но *Victorella pavidia*, которую, как я упоминал, считают каспийским автохтоном, была найдена М. В. Зивертом (1931) в оз. Палеостом и Валкановым (1935/36) в солоноватых водоемах Болгарии.

М о л л ю с к и каспийского типа в настоящее время представляются в несколько ином виде, чем у В. К. Совинского. Еще А. А. Остроумов (1905) заметил, что *Monodacna pontica* (= *Cardium ponticum* Eichw.) неясно ограничена от *M. colorata*, а найденная в Днестре *Adacna vitrea* Eichw. совпадает с мелкой, живущей в предустьевой зоне Северного Каспия, разновидностью *A. laeviuscula* Eichw.

Однако позже К. О. Милашевич (1916) устанавливает для черноморских лиманов два новых вида *Adacna*: *A. relictia*, которую, по его мнению, надо выделить как особый вид из эйхвальдовской *A. plicata*, и *A. fragilis*, которая не совпадает ни с *A. vitrea*, ни с типичными *A. laeviuscula*, хотя от мелкой разновидности последней (от которой Милашевич имел только одну створку) отличается значительно меньше.

Через несколько лет Борча (Ворсеа, 1924) в лиманах дельты Дуная находит еще *Clessiniola variabilis* Eichw., а в следующей своей работе (Ворсеа, 1926а), посвященной специально «адакнидам», подробно, с многочисленными иллюстрациями описывает виды Милашевича *Adacna fragilis* и *A. relictia*, причем доказывает, что последняя, в сущности, не имеет никаких существенных отличий от *A. plicata* Eichw. Кроме того, он дает описание нового, по его мнению, вида — *A. luciae* n. sp.

Однако нигде в литературе, вышедшей после 1926 г., в том числе и румынской, а также в книге Ю. М. Марковского (1955) по Дунаю *A. luciae* не упоминается. Кроме того, в работе Борча нигде не сказано, что *A. luciae* найдена в живом виде (на фотографиях показаны отдельные створки) и, наконец, описываются формы, промежуточные между *A. luciae* и одним из вариантов *A. relictia* («гибридные»). Последнее совершенно ставит под сомнение реальность этого нового вида. По всей вероятности, он представляет собою одну из крайних вариаций *A. plicata* (= *A. relictia*).



Ю. М. Марковский (1954б, 1955) считал черноморских адакн подвидами каспийских, а именно — *A. plicata* ssp. *relicta* и *A. laeviuscula* ssp. *fragilis*.

По вопросу о понтоазовских видах *Monodacna* В. А. Линдгольм (Lindholm, 1929а) при помощи промеров пришел к выводу, что *M. colorata* в реках дает форму с более вздутой раковиной, соответствующую *M. pontica*, которая, следовательно, является (экологической) морфой. Однако Марковский (1955) на основании биометрических и экологических данных утверждает, что *M. pontica* представляет самостоятельный вид. В качестве отдельного вида описывается она и в определителе В. И. Жадина (1952).

По поводу найденной в Южн. Буге Андрусовым *Dreissena bugensis* следует отметить, что Н. И. Андрусов, сначала (1890б) определивший бугскую дрейссену как *Dreissena rostriformis* Desh. и только позже в своей монографии (1897) выделивший ее в самостоятельный вид, сам пишет, что между ними «нельзя отрицать значительного сходства. . . оно особенно велико, если сравнить взрослых моллюсков» (стр. 286). Молодые же экземпляры отличаются больше. Однако различие видов по молодым особям вообще не рекомендуется, и если взрослые особи двух видов очень похожи, то возникает сомнение в их самостоятельности. В. В. Богачев (1928) прямо считает бугскую дрейссену принадлежащей к *D. rostriformis*. В. И. Жадин в первом издании своего определителя моллюсков признает эти два вида синонимами, но во втором издании (1952) опять разделяет их. Все это ясно показывает, что видовая самостоятельность *D. bugensis* сомнительна.

Из каспийских гастропод В. К. Совинский указывал лишь *Hydrobia pusilla*, о которой я упоминал выше.<sup>39</sup>

Но затем К. О. Милашевичем (1916) в лиманах северного причерноморья был найден представитель каспийского рода *Micromelania*, описанный им как новый вид *M. lineta*. Этот вид был найден позднее мною и в бассейне Азовского моря.

К списку каспийских моллюсков в Понтоазове был затем присоединен еще *Theodoxus pallasii*; В. Линдгольм (1924) показал, что так должна называться *Neritina liturata* Eichw., известная еще Совинскому, который не считал ее автохтоном. *Theodoxus pallasii* распространен во всех морях Понтоаралокаспия, обитая преимущественно в солоноватых водах. Но в пресных водах живут близкие к нему другие виды рода *Theodoxus*. Из них *Th. fluvialilis* широко распространен по всей Европе, но отсутствует в бассейне Каспия и восточнее; *Th. subthermalis* живет в Закавказье в бассейне и Черного моря, и Каспия; *Th. danubialis* — преимущественно в реках бассейна западной части Черного моря, хотя найден также в бассейне Каспия, а именно в Узбое (Жадин, 1952); наконец, *Th. transversalis* найден только в Днепре—Днестре—Дунае. Однако все эти формы чисто пресноводные, и едва ли их можно относить к автохтонному каспийскому комплексу. К этому надо добавить, что все они очень близки к *Th. fluvialilis*. По крайней мере в Нижнем Днепре, по моим наблюдениям,

<sup>39</sup> Б. М. Логвиненко и Я. И. Старобогатов (1959) высказывают предположение, что широко распространенная в Черном и Азовском морях *Hydrobia ventrosa*, вероятно, составляет подвид каспийской *Pyrgohydrobia evanescens*. Если это так, то и гидробию нужно будет отнести к каспийскому комплексу. Однако этот моллюск отличается чрезвычайной эвригалинностью и в еще большей степени — эвриоксидностью, т. е. экологическими особенностями, которые, как я покажу ниже, вообще не свойственны каспийским видам (особенно вторая).

встречаются все переходы между *Th. fluvialis*, *Th. transversalis* и *Th. danubialis*. Но, с другой стороны, последний очень близок к *Th. pallasii*, и, если судить по окраске, которая служит для перитин определительным признаком (Жадин, 1952), то в Каспии можно найти и переходные формы между ними.

Систематика рода *Theodoxus* должна быть пересмотрена, но пока этого не сделано, принимаем за каспийского автохтона только один вид — *Th. pallasii*.

Затем в черноморских лиманах и дельте Днепра А. К. Макаровым (1938а) были найдены каспийские гастроподы *Clessiniola* и *Caspia gmelini*, в виде вариетета *v. knipowitschi*. Последняя была найдена мною в те же годы (1939а) и в дельте Дона. Макаров считает, что найденные им клессиниолы подходят под описание всех трех известных для этого рода видов — *C. variabilis*, *C. triton*, *C. eichwaldi*, но что их можно, по-видимому, объединить в два (или даже один).

Таким образом, в Понтоазовском бассейне всего было найдено 11 или 12 видов каспийских моллюсков.

Систематическое положение некоторых из неясных форм рассматривается в упоминавшейся выше ревизии каспийских моллюсков Б. И. Логвиненко и Я. И. Старобогатова (1959). Они подтверждают, что *Dreissena bugensis*, *Adacna plicata* и *A. fragilis* могут рассматриваться не более как подвиды каспийских видов *D. rostriformis*, *A. plicata*, *A. laeviuscula*. По поводу *Micromelania linctata* они считают вероятным, что она представляет собою подвид каспийской «микромелании» *Pyrgula inflata* (= *Micromelania caspia* Dyb. et Gr. partim), хотя не имели возможности в этом удостовериться. То же относится к понтоазовским монодакнам, из которых *M. colorata*, видимо, — подвид *M. caspia* (Eichw.), а *M. pontica* — вид, подвидом которого является каспийская *M. filatovae* Log. et Star. Что касается клессиниол, то, относя их к роду *Pyrgula*, они, как и А. К. Макаров, признают реальность только двух видов (*P. variabilis*, *P. triton*).

Таким образом, в Понтоазовском бассейне остается 10 видов моллюсков каспийского типа, из которых 3 представляют собою особые подвиды, а 3 — очень близкие виды, которые также, может быть, окажутся подвидами каспийских.

В этом бассейне обитает еще группа эндемичных брюхоногих моллюсков, но чисто пресноводных и, видимо, не имеющих никакого отношения к каспийской автохтонной фауне. Кроме упомянутых уже видов *Theodoxus*, сюда относятся *Valvata naticina*, виды *Melanopsis*; возможно, что первоначально обитал только в пределах Понтоазовского бассейна (но ныне распространился и в Балтийском) *Lithoglyphus naticoides*. Все эти виды живут только в речных системах, причем наиболее полно представлены в реках, впадающих в северо-западную часть Черного моря (Дунай, Днестр, Днепр).

Р а к о о б р а з н ы е в Понтоазовском бассейне являются наиболее богатой группой каспийской фауны.

В е т в и с т о у с ы е. Совинский из этой группы указывает только эндемичного для Понтоазова *Cercopagis pengoi* и 3 не описанных еще тогда новых вида *Evadne*, которые нашел в Азовском море С. А. Зернов. Зернов (1901а) описал в действительности 2 новых вида *Podon* — *P. ovum* и *P. triangulum*, а также 2 новых вида эндемичного азовского рода *Corniger* — *C. horribilis* и *C. bicornis*, близких, но не совпадающих с *C. maeoticus*. Последний был описан как новый вид и род Неонилой Пенго (1879б) еще значительно раньше, но В. К. Совинский, видимо, не усматривал его сход-

ства с каспийскими полифемидами. Таким образом, в Понтоазове оказывалось 6 эндемичных видов полифемид.

Однако уже в скором времени В. И. Мейснер (1908) показал, что указанные виды *Podon* идентичны с каспийскими *Evadne trigona*, каспийский *E. hircus* представляет собою всего лишь варietet азовского *E.* (= *Corniger*) *maeoticus*, а *E.* (*Corniger*) *horribilis* от него почти не отличается. Что же касается *Cercopagis pengoi*, то он был найден Мейснером в Арале и, по его мнению, совпадает с каспийским *C. tenera*.

То же думает и Н. Л. Чугунов (1921). Предположение об идентичности азовских и каспийских *Cercopagis* (тогда относившихся к роду *Bythotrephes*) высказывала еще Н. Пенго (1879а). Позже Ю. М. Марковский (1928) находил возможным различать *C. tenera* и *C. pengoi* и в своей книге (1953б, 1954б, 1955) для черноморских эстуариев приводит оба вида. Однако З. С. Бронштейн (1941), сравнив эти формы и сопоставив данные других авторов, окончательно приходит к выводу об их тождественности.

М. А. Долгопольской и В. Л. Паули (1933) в Азовском море был обнаружен еще *Evadne anonyx*. Таким образом, в Понтоазовском бассейне оказывалось 4 вида полифемид, совпадающих с каспийскими, и один особый вид, описанный С. А. Зерновым (1901а) — *Evadne bicornis* (плюс 2 или 3 вида средиземноморских). Однако едва ли можно сомневаться в том, что *E. bicornis*, как и *E. horribilis*, не представляет собою самостоятельного вида. Никто из исследователей азовского планктона (Долгопольская и Паули, 1933; М.-Болтовской, 1938; Окул, 1941; Пицык и Новожилова, 1951) не находил этого вида. Сам описавший его С. А. Зернов, видевший всего 1 или 2 экземпляра этой формы, сожалел о том, что не мог найти других экземпляров и описал его недостаточно подробно. По всей вероятности (судя по раковинке), *E. bicornis* есть *E. trigona* с деформированной головой, и включать его в список не следует.

В е с л о н о г и е каспийского типа в Понтоазове не были известны В. К. Совинскому. В дальнейшем в Азовском море, в Дону и в Днепровско-Бугской системе были найдены каспийские *Heteroscope caspia* (Рылов, 1930) и *Limnocletodes behningi* (Борудкий, 1952). Ю. М. Марковский и А. Мирошниченко (1927) обнаружили в Бугском лимане, кроме того, *Eurytemora grimmeri* G. Sars. Последняя была определена по их материалам В. М. Рыловым со знаком вопроса, но затем упоминается им же (1940) и позже Ю. М. Марковским (1954б, 1955) для днепровского и дунайского эстуариев.

Якубияк (Jakubisiak, 1938а, 1938б), исследовавший гарпактицид в придунайском районе Черного моря и в дунайских лиманах, нашел и описал четыре новых вида этого отряда и подтвердил нахождение описанного раньше Кли (Klie, 1937) нового вида *Varnaia monardi*, относящегося к новому, эндемичному для Черного моря, роду. Однако в дальнейшем выяснилось, (Băcescu, Dumitresco etc., 1957), что один из этих видов (*Enchydrostoma pontica*) есть синоним средиземноморского *E. sordidum*, а *Varnaia monardi*, по Лангу (Lang, 1948), относится к описанному ранее роду *Robertsonia*, известному из Средиземного моря. Из остальных 3 видов 2 обитают в открытом Черном море и имеют, вероятно, также средиземноморское происхождение. Только один из описанных Якубияком видов — *Schizopera grimalschii*, обнаруженный в лиманах (оз. Разельм), может быть, относится к каспийскому комплексу, но установить, так ли это, очень трудно вследствие неизученности каспийских гарпактицид. Возможно, что он совпадает с одним из неописанных, но названных Сарсом каспийских видов *Schizopera*, но морфологически он близок к широко

распространенному виду *Sch. clandestina*. Очевидно, для включения рассматриваемого вида в каспийскую фауну оснований недостаточно.

К автохтонным понтокаспийским конеподам следует отнести еще паразитирующего на осетровых *Tracheliastes stellatus*.

О с т р а к о д ы каспийского типа в Понтоазовском бассейне не могут быть указаны уже потому, что для самого Каспия, как мы видели, не указано достоверных автохтонных остракод, и весьма возможно, что у этой склонной к космополитизму группы таковых и нет.

В Черном море Н. В. Дубовским (1939) было найдено 7 новых видов остракод, из которых 3 (*Microcytherura fulvoides*, *Cytheroma karadagensis*, *Paracytheridea paulii*) очень близки к атлантическо-средиземноморским, но остальные 4 не обнаруживают такой близости, причем 2 входят в известный морской род *Cytherois* — *C. succinoides*, *C. pseudovitrea*, а 2 относятся к особым новым родам — *Pseudocytherura pontica* и *Pontocytheretchernjawschii*. Эти новые роды автор не причисляет к автохтонным понтокаспийским, но и вообще не высказывает своего мнения об их происхождении, подчеркивая, что неизученность остракод в других морях затрудняет решение таких вопросов. Судя по принадлежности новых видов к тому же семейству (*Cytheridae*), к которому относятся все остальные (средиземноморские) виды в Черном море, и по обитанию их в открытом море (у Карадага), это скорее всего видоизмененные средиземноморские иммигранты (а может быть, и «временные эндемики»).

А м ф и п о д ы были известны Совинскому лучше, чем все другие группы, так как он специально занимался ими; он приводит 28 видов каспийского типа, из которых 8 эндемичны для Понтоазова, и в числе их — 4, точно не определенных, но не совпадающих с каспийскими.

Первые дополнения в этот список вносит А. Л. Бенинг (1914), который находит в Днепре под Киевом новый вид гаммариды *Gammarus sowinskyi*, а также форму, описанную из-под Берлина Вундшем (Wundsch, 1912) как новый вид *Corophium devium*, которую Бенинг считает вариантом каспийского *C. curvispinum* (v. *devium*). Затем А. В. Мартынов (1919) подтверждает видовую самостоятельность (которую предполагал еще Совинский) *Gammarus marinus* v. *villosus*, называя его *G. villosus* (Sow.). В следующей работе (Мартынов, 1924а) он описывает из Нижнего Дона новый (с оговоркой «предположительно») вид *Gmelina ovata*, находит *Gammarus aralensis* и описывает несколько новых подвидов каспийских форм, обращая также внимание на некоторые особенности речных форм по сравнению с морскими, позволяющие ему квалифицировать эти речные формы как *praenatio* (предплемя — морфа, которая в дальнейшем закрепится наследственно и даст *natio*, а затем подвид). В этой же работе Мартынов производит ревизию системы каспийских гаммарид, совершенно выделяя их из рода *Gammarus* и распределяя по другим родам, из которых два устанавливает сам (*Chaeto-* и *Stenogammarus*).

На следующий год А. Н. Державин (1925а) в своем интересном обзоре понтоазовской карцинофауны добавляет к ней еще каспийского *Cardiophilus baeri*, а в том же году Мартынов (1925а) описывает еще одну новую форму — *Dikerogammarus haemobaphes* v. *palmatus* из нижнего Днепра. Далее Н. М. Милославская (1931) находит в Черном море новый вид каспийского рода *Cardiophilus* — *C. maris-nigri*, а Мартынов (1932) описывает еще один новый вид каспийского рода *Chaetogammarus* — *Ch. trichiatus* (из реки Хосты). Кэрэушу (Cărauşu, 1937b) находит в дунайских лиманах каспийские виды *Ch. warpachowskyi*, *Gmelina pusilla*, *Niphar-*

*goides compactus*, а я (1937) нахожу в Таганрогском заливе еще *Pandorites podoceroideus*.

Таким образом, к началу 40-х годов в Понтоазовском бассейне обнаруживается еще 9 видов каспийских амфипод, из которых некоторые оказываются новыми, эндемичными для бассейна. Некоторые из них несомненно совпадают с найденными, но не описанными В. К. Совинским формами. Однако параллельно с этим идет и уничтожение, ликвидация эндемиков — как старых, так и новых.

Уже Мартынов (1924а) доказывает, что новый вид Бенинга (*Gammarus sowinskyi*) совпадает с *Chaetogammarus tenellus* (= *Ch. ischnus*) Steb. Кэрэушу (Cărgăușu, 1937b) считает, что могу поддержать и я, новый вид Мартынова *Gmelina ovata* — в котором, впрочем, не был уверен и сам автор — синонимом *G. pusilla* G. Sars. Державин (1925а) показывает, что *Gammarus olivianus* Sow. есть синоним *G. obesus* G. Sars и что *Dikerogammarus villosus* и *Gammarus sarsi* обитают и в Каспийском бассейне. Мартынов (1925б), хотя и возводит *D. haemobaphes* v. *palmatus* в ранг вида *D. palmatus*, но находит его и в Южном Каспии.

Что касается *Chaetogammarus trichiatus*., то уже сам Мартынов очень перешитительно говорит об этом виде, не исключая возможности, что он является лишь подвидом *Ch. tenellus*. Я могу подтвердить, что таксономическое значение *Ch. trichiatus* не выше подвида, если не морфы, так как его признаки встречаются в разных популяциях этого вообще изменчивого вида. Малоубедительны также видовые отличия *Cardiophilus maris-nigri*, описанного Н. М. Милославской и совпадающего, как я указывал (1946а), с *C. baeri*. Наконец, относительно найденного Вундшем *Corophium devium* я показал (1947а), что эта форма — не варietet, а самостоятельный вид, за которым должно быть сохранено название *C. curvispinum* G. Sars, в то время как форма, которую считали «типичным» *C. curvispinum*, представляет собою другой вид, который должен быть назван *C. sowinskyi* Mart. При этом оба вида обитают и в Каспийском море.

Итак, из каспийских элементов эндемичными для Понтоазовского бассейна остались только *Corophium maeoticum* и 2 ближе не определенных вида *Niphargoides*.

В результате детального изучения дунайских амфипод Кэрэушу (Cărgăușu, 1943) обнаружил, по-видимому, именно эти, найденные еще Совинским, виды *Niphargoides*, описав их как новые виды *N. motasi* и *N. spinicaudata* и, кроме того, нашел еще одну новую форму гаммарид, которую описал как новый вид *Gammarus shablensis*. Последнюю я находил еще ранее (но не описал) в дельте Днепра; это несомненно новая, довольно мелкая гаммарид, обладающая розоватой окраской; она близка к *Iphigenella andrussowi* и первоначально была отнесена мною к тому же роду. В Каспии эта форма не найдена, но оба упомянутых новых вида *Niphargoides* вскоре были обнаружены А. Н. Державиным (1951б).

Дальнейшее изучение дунайских амфипод привело Кэрэушу (Cărgăușu, Dobreanu, Manolache, 1955) к выделению еще 3 новых видов: *Niphargoides intermedius*, *Stenogammarus compresso-similis* и *Cardiophilus miloslavskajae*. Все эти виды очень близки к известным ранее и живущим в Каспии: первый раньше относился Кэрэушу в качестве подвида к *N. borodini*, второй он раньше отождествлял с *St. similis*, а теперь решил, что он занимает промежуточное положение между *St. compressus* и *St. similis*, третий отождествлял ранее с *C. baeri*.

О первых двух я не могу судить, поскольку не имел возможности сравнить их с каспийскими; но, по мнению А. Н. Державина (устное сообщение),

*N. intermedius* едва ли можно расценивать выше, чем разновидность (подвид).

Что касается *Cardiophilus miloslavskajae*, то Кэрэушу под этим именем, как он сам говорит, переописывает найденного Н. М. Милославской *C. tigris-nigri*, который, как я уже указывал, никак не может считаться самостоятельным видом. Оба автора подчеркивают, что описанные ими рачки живут в свободном состоянии на грунте, а не в мантийной полости кардиума. Однако я находил *C. baeri* в Азовском море в больших количествах как в моллюсках, так и свободными на дне. Весьма возможно, что свободный образ жизни вызывает некоторые изменения в строении, которые следует рассматривать не более как морфические. В Азовском море мною (1946а) был найден еще один такой полупаразитический вид — *Iphigenella acanthopoda*, связанный с речным раком и известный ранее из Каспия.

В этой же работе Кэрэушу доказывает, что описанный им *Gammarus shablensis* должен считаться принадлежащим к особому, новому роду *Shablogammarus*. С этим, однако, согласиться трудно. Верно то, что вследствие неясной или пока не уточненной разграниченности родов *Chaetogammarus*, *Gammarus* и *Iphigenella* можно спорить о том, к какому из них следует отнести этого бокоплава, но оснований для выделения особого рода явно недостаточно. До ревизии этих 3 родов описываемого бокоплава лучше оставить в роде *Gammarus*, понимая его в несколько расширенном смысле.

Кроме указанных видов, Кэрэушу описывает еще 3 новых подвида: *Chaetogammarus tenellus* ssp. *major*, *Pontogammarus abbreviatus* ssp. *borecae*, *Gmelina costata* ssp. *aestuarica*, *Corophium curvispinum* v. *villosus*. Последний несомненно совпадает с *C. sowinskyi* (Mart.).

Значительное дополнение по амфиподам Понтоазовского бассейна дали исследования Ю. М. Марковского (1953б, 1954б, 1955), который нашел в эстуариях Днестра и Днепра 3 вида, известных раньше только из Каспийского моря — *Pontogammarus subnudus*, *Chaetogammarus deminutus* и *Corophium mucronatum*. Кроме того, он нашел 2 новых для науки вида: *Iphigenella philareti* и *Niphargoides makarovi* — и новую форму *N. corpulentus* f. *borysthénica*. К сожалению, описание этих форм не опубликовано (оно должно было быть помещено в четвертой части его книги, которая так и не вышла) и они остались *nomen nudum*, вследствие чего я не могу включить их в список. Очень возможно, что они совпадают с формами, найденными в последние годы в Каспии А. Н. Державиным.

Всего в настоящее время известно уже 42 вида амфипод каспийского типа, живущих в Понтоазовском бассейне. Из этих видов 4 в Каспии не найдены, хотя из них 2 очень близки к некоторым каспийским (если не составляют их подвидов).<sup>40</sup> Из остальных 38 видов 6 образуют местные подвиды. Следовательно, несмотря на нахождение нескольких новых видов амфипод, по сравнению с данными Совинского число эндемичных и особенно их процентное отношение к общему числу видов значительно уменьшилось (у Совинского эндемиков 8, т. е. 29%, теперь — 4, т. е. 9%).

<sup>40</sup> В последнее время Поньи (Ponyi, 1958) пришел к заключению, что описанный им ранее (Ponyi, 1956) из оз. Балатон подвид *Dikerogammarus villosus balatonicus* следует рассматривать как самостоятельный вид *D. balatonicus* sp. n. Однако Страшкраба (Straszkaba, 1958) считает, что дикерогаммары из Балатона совпадают с *D. haemobaphes*, и сам Поньи (Ponyi, 1958) признает, что с установлением его нового вида возникает сомнение в существовании других форм этого рода. Поэтому включение *D. balatonicus* в список в качестве особого вида я считаю преждевременным. Весь род *Dikerogammarus* несомненно нуждается в тщательной ревизии.



При этом следует учесть, что в течение последних двенадцати лет, при продолжавшихся интенсивных исследованиях в Понтоазовском бассейне, в Каспии исследований по систематике амфипод почти не было. Поэтому не исключено нахождение некоторых из перечисленных видов и в Каспии.

В частности, следует обратить внимание на изучение в Каспии специфического биотопа обрастаний, в котором живет в Понтоазове *Corophium maeoticum*. Этот вид определенно находится в антагонизме с *C. curvispinum* (= *C. devium auct.*), вследствие чего получается любопытное своего рода выкарирование: в Дону обитает только *C. maeoticum* (на протяжении 250 км нижнего течения этой реки я не нашел ни одного экземпляра *C. curvispinum*), в Днепре же только *C. curvispinum* (*C. maeoticum* появляется лишь в дельте).

М и з и д ы. А. Н. Державин, Н. К. Дексбах, С. Г. Лепнева (1921) пополняют список понтоазовских мизид видами *Metamysis strauchi* и *Paramysis bacuensis*. Затем Державин (1925б) описывает для Нижнего Днепра новый вид — *Paramysis sarsi*, а А. В. Мартынов (1924а, 1924б) выделяет для найденных в Дону известных уже видов 2 новых подвида: *P. baeri* ssp. *bispinosa*, *Mesomysis ullskyi* ssp. *tanaitica* и включает в число понтокаспийских реликтов неизвестную для Каспия *Euxinomysis mecznikowi* Czern. Бэческу (Băcescu, 1934/35) находит в дельте Дуная каспийскую *Katamysis warpachowskyi* G. Sars, а затем обнаруживает в Черном море у берегов Румынии (Băcescu, 1937) *Hemimysis anomala* G. Sars; последнюю форму удалось найти и мне (1939а) в дельте Дона, а позже и выше дельты, в Нижнем Дону.

Однако с нахождением новых форм редуцируются некоторые старые: Державин (1924) доказывает, что *Mesomysis ullskyi* является лишь вариацией *M. kowalewskyi*, а затем (Державин, 1925а), так же как и Б. С. Ильин (1930а), подвергает сомнению эндемизм *M. kröyeri* Czern. очень близкой к средиземноморской *M. helleri* (G. Sars), и считает весьма вероятным тождество *Diamysis* (= *Euxinomysis*) *mecznikowi* со средиземноморской *D. bahirensis* G. Sars. В. И. Бухалова (1929) высказывает мнение, что описанная Державиным *Paramysis sarsi* есть речной подвид (ssp. *sarsi*) каспийской *P. kessleri* G. Sars. Такого же мнения держится и Ю. М. Марковский (1954б), подробно изучавший понтоазовских мизид. У этого же вида Марковский нашел еще один подвид — ssp. *sowinskyi*, оставшийся, однако, неописанным.

Более сложен вопрос о *Diamysis pengoi* (Cz.). Эта мизида, найденная впервые еще В. Чернявским (1879) в бассейне Северного Донца и описанная им под именем *Potamomysis pengoi*, была отнесена Совинским к числу пресноводных форм. Державин (1925а) указывает на большую близость *Diamysis pengoi* к *D. (Euxinomysis) mecznikowi*; <sup>41</sup> этого не отрицает и В. А. Водяницкий (1925). А. В. Мартынов (1924б) доказывает, что эта мизида представляет собою всего лишь пресноводную *patio* распространенного в морских частях бассейна *D. mecznikowi*; к мнению Мартынова присоединяется, в результате подробного исследования, В. И. Бухалова (1929). К. К. Сент-Илер и Бухалова (1937) и Н. Н. Фадеев (1930) указывают на то, что *D. pengoi* есть форма по происхождению средиземноморская, поскольку она является дериватом *D. mecznikowi*, которая едва ли отличается от средиземноморской *D. bahirensis*. Связь этих форм подтвер-

<sup>41</sup> Тождество родов *Diamysis* и *Euxinomysis* доказал Циммер (Zimmer, 1916), а Державин (1924) показал необходимость редукции рода *Potamomysis*.

ждается тем, что они не встречаются вместе, а одна другую замещает при переходе из соленых вод в пресные. *D. pengoi*, таким образом, является любопытным примером «нового автохтона» из средиземноморцев, вселившегося по пресным водам вглубь континента.<sup>42</sup>

Бэческу в своей обширной монографии мизид румынских вод (Băcescu, 1940) приводит для Понтоазовского бассейна 5 эндемичных видов мизид (и несколько подвигов). В эндемизме 3 из них он не вполне уверен и признает за ними вообще средиземноморское происхождение: *Paramysis pontica* n. sp., соответствующая *Mesomysis helleri* русских авторов (но не Сарса) и относимая Бэческу к новому выделенному им подроду *Pseudoparamysis*, *Paramysis agigensis* sp. n. из подрода *Paramysis* s. str. и *P. kröyeri* из подрода *Mesomysis*. Вторая и третья раньше ошибочно смешивались в один вид (*Mesomysis kröyeri*). Бэческу подчеркивает, что эндемизм этих форм не доказан, так как мизиды Средиземного моря изучены очень плохо, и не исключено, что они будут найдены в этом последнем или окажутся подвидами средиземноморских (в частности, последняя — подвидом *P. helleri* G. Sars). Но остальные две формы — *Diamysis pengoi* и *Hemimysis serrata*, по мнению Бэческу, несомненные понтоазовские эндемики.

Первая близка к имеющей средиземноморское происхождение *D. bahirensis* f. *tecznikowi*, но должна все же считаться самостоятельным видом, особенно потому, что между ними лежит «солевой разрыв», зона с соленостью между 1 и 2—3‰, где оба вида отсутствуют. Однако Дженовезе (Genovese, 1956) указывает, что *D. pengoi* обитает в пресных водах в бассейне Адриатического моря (оз. Скутари), а следовательно не является понтоазовским эндемиком. С другой стороны, Хольмквист (Holmquist, 1955) показала, что в пресных водах Югославии обитают *D. bahirensis*, морфологически неотличимые от тех, которые живут в соленых водах. Вообще этот вид очень изменчив, и по форме вырезки тельсона, которая считалась одним из главных признаков, отличающих его от *D. pengoi*, разграничить их затруднительно.

Таким образом, оснований для отнесения *D. pengoi* к каспийскому комплексу нет.<sup>43</sup>

Иначе обстоит дело с *Hemimysis serrata*: этот вид очень близок к каспийской *H. anomala*. Судя по описаниям, я прежде (1946б) сомневался в реальности отличий этих видов. Но в последнее время О. Г. Резниченко (1959), подробно исследовав признаки обоих видов, подтвердил видо-вую самостоятельность *H. serrata*.

В своем новом определителе мизид Бэческу (Băcescu, 1955) подтверждает свои прежние выводы, но изменяет номенклатуру, совершенно устраняя даже как под родовое имя *Mesomysis* и предлагая заменить название *M. kowalewskyi* на *Paramysis lacustris* как данное Чернявским ранее.

Ю. М. Марковский (1953б, 1954б, 1955) не находит ни одного вида мизид, который не был бы указан Бэческу, но упоминает новый подвид (*P. kessleri* ssp. *sowinskyi*), оставшийся, впрочем, неописанным. По-видимому, понтоазовская фауна мизид в настоящее время изучена достаточно полно. Из 9 живущих в Понтоазове видов каспийских мизид эндемичным

<sup>42</sup> Есть еще три такие формы: явно средиземноморские по происхождению игла-рыба и *Calanipeda* проникли по Днепру в его верхнее течение, в район Киева (Берг, 1948—1949; Сабанесев, 1932), а *Orchestia* — в среднее течение Дуная (Dudich, 1927).

<sup>43</sup> Предположение Бэческу, что весь род *Diamysis* имеет каспийское происхождение, становится маловероятным после нахождения четвертого вида этого рода — *D. americana* в Южн. Америке (W. Tattersall and O. Tattersall, 1951).

для этого бассейна оказывается только один (*H. serrata*), очень близкий к одному из каспийских, и 2—3 подвида.

**Кумовые.** Список понтоазовских кумовых каспийской группы был значительно дополнен А. В. Мартыновым (1924а), который нашел в Дону *Schizorhynchus abbreviatus* и *Pseudocuma cercaroides*, и А. Н. Державиным (1925а), обнаружившим в Азовском море *Stenocuma tenuicauda* и *Caspicuma campylaspoides*. *Pseudocuma latiaculeata*, описанная как новый вид С. А. Зерновым (1901а), как показал Державин, есть синоним *S. graciloides*. Позднее А. К. Макаров (1938а) нашел еще в северных черноморских эстуариях *Pterocuma rostrata* и *Volgocuma telmatophora*, найденные мною также в эстуарии Дона (1939а). Наконец, Бэческу (Băcescu, 1951) находит в Дунайских лиманах *Pseudocuma (Stenocuma) laevis*. Таким образом, число каспийских кумовых в Понтоазове достигает 11 видов, при наличии эндемичных подвигов. Бэческу описывает новый вид рода *Iphicē*, *I. elisae*, найденный в Черном море у берегов Румынии, и считает, что описанный ранее В. К. Совинским вариегат *I. gracilis* v. *maeotica* представляет собою особый вид *I. maeotica*, но справедливо приписывает обоим видам средиземноморское происхождение.

**Изоподы** каспийского типа не указывались Совинским. Последующие авторы указывали *Iaera nordmanni* Rathke как средиземноморскую (атлантическую) форму, обитающую и в Каспии, но после работы А. Валканова (1937/386) стало известно, что понтоазовская *Iaera* относится к эндемичному виду *I. sarsi* Valk., обитающему и в Каспии, где она, правда, представлена особым подвидом *I. s. caspica* (Kesselyak, 1938).

**Декаподы.** Известные ранее виды речных раков *Astacus* принимались Совинским за чисто пресноводные формы. Выше я указывал, что по крайней мере *A. leptodactylus* и *A. pachypus* могут считаться каспийскими видами. Оба распространены в Понтоазовском бассейне, причем первый в виде 3 подвигов, из которых один (*A. l. cubanicus*) для него эндемичен (Бирштейн и Виноградов, 1934).

Вид *A. colchicus* Kessl., описанный еще К. Ф. Кесслером (1874а), ныне распространен в бассейне Куры, Чороха и Риона и очень близок к обитающему в солоноватых водах бассейна *A. pachypus*. Однако, по мнению Я. А. Бирштейна и Л. Г. Виноградова, в Куру он был пересажен впоследствии искусственно; если это верно, то он является, следовательно, черноморским эндемиком, обитающим в пресных водах.<sup>44</sup>

**Водяные клещи** каспийского типа, Совинскому неизвестные, в Понтоазовском бассейне были обнаружены впервые Е. И. Лукиным (1929) на порогах Днепра, где он нашел *Caspihalacarus hyrcanus* Viets.

**Рыбы** каспийского типа в Понтоазовском бассейне — вторая по численности группа. В списке Совинского значится 46 видов рыб каспийского типа (считая с теми, которые пропущены им по недосмотру); из них 24, т. е. немного больше половины, эндемиков.

Множество ихтиологических исследований, выполненных за последние сорок пять лет, очень сильно изменили наше представление о понтоазовской ихтиофауне.

Не излагая всех работ, внесших дополнения и изменения в ее состав, я ограничусь лишь некоторыми, в основном опираясь на сводку Л. С. Берга (1932, 1948—1949) и Т. С. Расса (1951).

<sup>44</sup> Кроме перечисленных здесь форм раков, С. Я. Бродский (1954) в дельте Дуная и Днепра нашел еще 2 формы длиннопалого рака (*A. leptodactylus*), не определив пока их систематического положения.

По поводу некоторых видов замечу следующее. А. Н. Световидовым (1943) показано, что 4 понтоазовских вида сельдей *Caspialosa* — *C. pontica*, *C. nordmanni*, *C. tanaica*, *C. maeotica* принадлежат к 3 каспийским видам — *C. kessleri* (Gr.), *C. caspia* (Eichw.) и *C. brashnikowi* (Borod.), подвиды которых они составляют: *C. k. pontica* (Eichw.), *C. c. nordmanni* (Ant.), *C. c. tanaica* (Gr.), *C. c. palaeostomica* Sad., *C. b. maeotica* (Gr.). Позднее Световидов (1952) показал, что все каспийские сельди могут считаться принадлежащими к широко распространенному роду *Alosa*, в пределах которого образуют группу видов или, самое большее, подрод *Caspialosa*.

Понтоазовская тюлька *Clupeonella delicatula* (Nordm.) относится к тому же виду, что и каспийская, но составляет особый подвид *C. d. delicatula* (Nordm.), включающий в себя в качестве экологической формы и *C. cultriventris* (Nordm.). В. И. Владимиров (1950) выделяет в особый подвид *C. d. azovi* — азовскую тюльку. Однако найденная в оз. Абрау *C. abrau* Mal. представляет собою особый вид, близкий к каспийским *C. grimmeri* и *C. engrauliformis*, но эндемичный для Понтоазова. К этому же виду относится найденная Ной (Neu, 1934) тюлька из оз. Абулионд, бассейна Мраморного моря и описанная им под именем *C. muhlisi* n. sp. (Световидов, 1941).

Из бычков, несомненно каспийского типа, живущих в Понтоазовском бассейне, в Каспийском море определенно отсутствуют 2 вида: *Neogobius platyrostris* Pall. и *N. cephalarges* Pall. Однако они не могут считаться понтоазовскими эндемиками. В реках Кавказа, как черноморского, так и каспийского бассейна, обитают так называемые «кавказские речные бычки», чрезвычайно близкие к *G. platyrostris* и *G. cephalarges*, представляющие собою их почти неразличимые друг от друга «оседлые речные формы» — *G. p. syrius* и *G. c. constructor* (Берг, 1948—1949). Таким образом, эти оба вида обитают в бассейне Каспия, хотя в самом море по каким-то причинам не найдены.

*Mesogobius gymnotrachelus* и *M. batrachocephalus* долго не были известны из Каспия, хотя Б. С. Ильин (1927б) предполагал, что они будут там найдены. Впоследствии Ильин, как видно из работы Т. С. Расса (1951), ссылающегося на его данные, признал, что описанный еще К. Ф. Кесслером из Каспия *M. macrophthalmus* должен считаться подвидом первого. Второй же бычок — *M. batrachocephalus*, вероятно, тоже представлен в Каспии подвидом, каковым может быть бычок, описанный Ильиным (1936) под многозначительным названием *M. nonultimus*.

Многие другие бычки также образуют особые понтоазовские подвиды (или каспийские, в зависимости от того, откуда происходили особи, по которым был описан вид). Каспийский кутум также является подвидом понтоазовского вырезуба.

В бассейне Черного и Азовского морей, как и в бассейне Каспия, обитает еще довольно много эндемичных для него видов пресноводных рыб, заселяющих его реки (иногда только верховья) и озера. К ним относятся несколько карповых — ельцы *Leuciscus borysthenicus* (Kessl.), *L. danielowskyi* (Kessl.), *L. ahipsi* Aleks., из подустов *Chondrostoma colchicum* (Kessl.), из пескарей *Gobio uranoscopus* (Agas.), *G. kessleri* Dyb., храмуля *Varicorhinus tinca* (Haeck.), *V. sieboldi* (Steind.), усац *Barbus tauricus* Kessl., голянь *Nemachilus lendli* Hanko, щиповка *Cobitis simplicispina* Hanko. К этой же группе пресноводных эндемиков относится украинская минога *Lampetra mariae* Berg. Есть также специально понтоазовские подвиды более широко распространенных видов. Все эти формы, как чисто пресно-

водные, я не включаю в число понтокаспийских автохтонов.<sup>45</sup> Кроме того, в этом бассейне, преимущественно в самом западном его углу (бассейн Дуная, Днестра, но частично также Дона), обитает своеобразная группа из 6 видов эндемичных окуневых: чопы *Aspro zingel* L., *A. straeber* Sieb., ерши *Acerina schraetser* (L.) и *A. acerina* (Güld.), перкарина *Percarina demidoffi* Nordm. и недавно найденный (Dumitrescu и др., 1957) *Romanichthys valsanicola* M. Dum., P. Băn. et N. St. При этом роды *Percarina* и *Romanichthys* эндемичны, а род *Aspro* почти эндемичен для Черноморско-Азовского бассейна (один вид — *A. asper* L. встречается в бассейне Роны, куда, по-видимому, проник из бассейна Дуная).

Из этих окуневых перкарина, как известно, ведет себя как настоящая солоноватоводная рыба и заселяет черноморские лиманы и Азовское море (в виде подвида *P. d. maeotica* Kusp.). Поэтому многими авторами (Книпович, 1932; Бирштейн, 1946; Зенкевич, 1947; Майский, 1955) перкарина рассматривается как реликт понтической фауны, т. е. иначе говоря — представитель каспийского комплекса, но сохранившийся с той отдаленной эпохи, когда Понт и Каспий были разделены и в каждом из них должны были выработаться свои эндемичные формы. Но есть ли достаточно оснований для такого взгляда? В Каспии нет представителей рода *Percarina* и близкого к нему рода *Aspro*. У этих и других родов окуневых центр распространения, очевидно, лежит гораздо западнее, около бассейнов Дуная и Днестра. Это рыбы в основном пресноводные; солоноватоводность перкарины могла возникнуть вторично, в результате вселения ее из пресных вод, как это наблюдалось у многих «новых автохтонов» Каспия пресноводного происхождения. Видимо, это начинающееся вселение в море наблюдается и у ерша *A. schraetser*, который обитает и в опресненной зоне моря перед устьями Дуная и также может быть отнесен к понтическим реликтам. С другой стороны, и перкарина встречается в пресных водах.

Перкарина, как и другие эндемичные для Понтоазова окуневые, не обнаруживает родства с каспийской фауной, сложившейся в Понтическую эпоху. Эти рыбы, видимо, относятся к той же группе, к которой относятся и упоминавшиеся выше эндемичные понтоазовские брюхоногие и которая возникла в реках западной части бассейна. Почти все входящие в ее состав виды — чисто пресноводные, и только перкарина распространилась по солоноватым водам. Однако в Каспий она не попала — потому ли, что приспособление перкарины к осолонению произошло в самое недавнее время, после прекращения связи с Каспием, или что она не смогла выжить в каспийской воде иного солевого состава.

Другой эндемичный для Понтоазова вид и род рыб — бычок *Relictogobius kryzhanowskji* Ptschel. Эта форма, найденная Э. М. Пчелиной (1940) в соленых приморских лагунах у Новороссийска, принадлежит, по ее мнению, к особому эндемичному роду, не представленному ни в Каспии, ни в Средиземном море. По своему строению (наличие плавательного пузыря, генипор и пелагической личинки) *Relictogobius* входит в ту же группу, что и средиземноморские бычки, хотя к ней относятся и некоторые каспийские (*Hyrcanogobius*, *Knipowitschia*). По отсутствию в опресненных районах этот бычок также больше подходит к средиземноморским, так как среди каспийского комплекса, как я покажу ниже, в Понтоазовском бас-

<sup>45</sup> По обитающие или пока найденные только в пресных водах подвида автохтонных видов, как например некоторых ракообразных, шемаи и другие, я включаю. Есть и отдельные каспийские виды, пока известные лишь из пресных вод Понтоазовского бассейна.

сейне нет ни одного вида, не выносящего сильно опресненную и даже пресную воду.

По-видимому, *Relictogobius* представляет собою форму средиземноморского происхождения, и не исключено, что ее родовой эндемизм временный.

Черноморский лосось *Salmo trutta labrax*, очень близкий к *S. t. caspius*, по всей вероятности, есть его производное, т. е. должен считаться видом арктического происхождения, проникшим из Каспия.<sup>46</sup> Другим примером такого же рода служит полихета *Manayunkia caspia*, также живущая в Понтоазове; обитающие в Дунае манаюнкии, по Бэческу (Băcescu, 1948), образуют особый подвид *M. c. danubialis*.

Без перкарины и *Relictogobius* автохтонных рыб в Понтоазовском бассейне насчитывается всего 32 вида.<sup>47</sup>

Итак, к настоящему времени вместо 24, указывавшихся Совинским, остался только один эндемичный для Понтоазовского бассейна несомненно каспийский вид рыб — *Clupeonella abrau*.

Среди водных млекопитающих Понтоазова каспийских и эндемичных форм нет. Дельфин — морская свинья *Phocaena relicta* Abel., по исследованиям В. Цалкина (1938), представляет собою только слабо намечившийся подвид атлантического (отсутствующего в Средиземном море) вида *Ph. phocaena* L., который следует именовать *Ph. ph. relicta*. Другие черноморские дельфины — подвиды средиземноморских видов. Изредка встречающийся в Черном море (у румынских и болгарских берегов) тюлень *Monachus* не имеет никакого отношения к каспийскому *Phoca*, который к тому же имеет, видимо, арктическое происхождение.

Подводя итоги всем приведенным данным, я привожу ниже список всех каспийских форм, известных в настоящее время в Понтоазовском бассейне (табл. 2).

Итак, в Понтоазовском бассейне к настоящему времени найдено 140 видов животных, принадлежащих к автохтонному каспийскому (или понтокаспийскому) комплексу. Из них кишечнополостных 3 вида, плоских червей 11, круглых 2, кольчатых 4, мшанок 1, моллюсков 11 (двусторчатых 6 и брюхоногих 5), ракообразных 67 (кладоцер 4, копепоид 4, амфипод 42, мизид 9, кумовых 11, изопод 1, декапод 3), клещей 1, рыб 32 (осетровых 5, костистых 27).

Можно считать, что в настоящее время состав каспийской фауны в Азовско-Черноморском бассейне в основном более или менее выяснен. По крайней мере по тем группам, которые в систематическом отношении изучены в Каспии, трудно рассчитывать на приращение числа видов. Исключение составляют лишь турбеллярии. Но каспийские виды могут быть найдены

<sup>46</sup> Однако А. Н. Державин (1951а), а также, по-видимому, Т. С. Расс (1949) полагают, что черноморский лосось имеет не арктическое, а бореально-атлантическое происхождение, т. е. проник в Черное море из Атлантики через Средиземное в ледниковое время, когда Средиземное море было сильно охлаждено.

<sup>47</sup> Расс (1949) в своем обзоре ихтиофауны Черного моря насчитывает всего 27 видов рыб «солоноватоводных, или понтических, реликтов». Эта цифра получается у него потому, что стерлядь, берш, шемай, вырезуб и сопа отнесены им к группе пресноводных, не указаны бычок *Neogobius cephalargus* (по-видимому, принят за синоним *N. platyrostris*), *Benthophilus ctenolepidus magistri*, *Clupeonella abrau* (как не живущие в Черном море) и *Cobitis caspia*, но зато отнесены к понтическим формам перкарина и почему-то немецкий осетр *Acipenser sturio* и подвиды сельдей вошли в счет видов.

Несколько далее (табл. 2) Расс относит к пресноводным рыбам уже всех осетровых. Я думаю, что такое противопоставление рыб понтических и рыб пресноводного происхождения (эндемичных понтокаспийских) неправильно. В состав понтической фауны уже входили группы пресноводного происхождения, например микромеланиды.



Таблица 2

## Состав каспийской фауны в бассейне Черного и Азовского морей

Бассейн Черного и Азовского морей	Каспийское море	Бассейн Черного и Азовского морей	Каспийское море
<b>Hydrozoa</b>		<b>Hirudinei</b>	
1. <i>Cordylophora caspia</i> (Pall.) . . . . .	+	1. <i>Archaeobdella esmonti</i> Gr. . . . .	+
2. <i>Polypodium hydriforme</i> Uss. . . . .	+	2. <i>Cystobranchus fasciatus</i> Kollar. . . . .	+
3. <i>Moerisia maeotica</i> (Ostr.) . . . . .	—?	<b>Bryozoa</b>	
<b>Turbellaria</b>		1. <i>Victorella pavid</i> Kent. . . . .	+
1. <i>Tricladida</i> sp. . . . .	?	<b>Lamellibranchiata</b>	
2. <i>Thalassioplanina</i> (= <i>Byrsophlebs</i> ) <i>geniculata</i> (Bekl.) . . . . .	+	1. <i>Dreissena polymorpha</i> Pall. . . . .	+
<b>Trematodes</b>		2. <i>D. rostriformis</i> ssp. <i>bugensis</i> Andr. . . . .	+ typ.
1. <i>Dactylogyrus propinquus</i> Bych. . . . .	+	3. <i>Adacna</i> ( <i>Hypanis</i> ) <i>plicata</i> ssp. <i>relicta</i> Mil. . . . .	+ typ.
2. <i>D. chalcaburni</i> Bych. . . . .	+	4. <i>A. laeviuscula</i> ssp. <i>fragilis</i> Mil. . . . .	+ typ.
3. <i>D. mallaesus</i> Lins. . . . .	+	5. <i>Monodacna colorata</i> (Eichw.) (= <i>M. caspia colorata</i> ?) . . . . .	+ typ?
4. <i>D. frisii</i> Bych. . . . .	+	6. <i>M. pontica</i> (Eichw.) . . . . .	+ ssp. <i>filatovae</i> ?
5. <i>Scrjabinopsolus acipenseris</i> Ivan. . . . .	+	<b>Gastropoda</b>	
<b>Cestodes</b>		1. <i>Theodoxus pallasi</i> Lind. . . . .	+
1. <i>Caryophyllaeus fimbri-cesp</i> Chlop. . . . .	+	2. <i>Pyrgula</i> (= <i>Micromelania</i> ) <i>lincta</i> Mil. . . . .	+?
2. <i>Proteocephalus gobiorum</i> Dog. et Bych. . . . .	+	(= <i>P. inflata</i> D. et Gri.) . . . . .	
3. <i>Eubothrium clupearum</i> Dog. et Bych. . . . .	+	3. <i>P.</i> (= <i>Caspia</i> ) <i>gmelini</i> (W. Dyb.) . . . . .	+
4. <i>E. acipenserinum</i> (Chol.) . . . . .	+	<i>P.</i> (= <i>Caspia</i> ) <i>g. v. knipowitschi</i> Mak. . . . .	+
<b>Acanthocephali</b>		4. <i>P.</i> (= <i>Clessiniola</i> ) <i>variabilis</i> (Eichw.) . . . . .	+
1. <i>Leptorhynchoides plagicephalus</i> Wes. rl. . . . .	+	5. <i>P.</i> (= <i>C.</i> ) <i>triton</i> Dyb. . . . .	+
<b>Nematodes</b>		<b>Cladocera</b>	
1. <i>Cyclozone acipenserina</i> Dog. . . . .	+	1. <i>Cercopagis pengoi</i> Ostr. (= <i>C. tenera</i> G. Sars) . . . . .	+
<b>Polychtaeta</b>		2. <i>Evande trigona</i> G. Sars . . . . .	+
1. <i>Hypania invalida</i> Grube . . . . .	+	3. <i>E. maeotica</i> (Pengo) . . . . .	+ ssp. <i>hircus</i>
2. <i>Hypaniola kowalewskyi</i> (Gr.) . . . . .	+	4. <i>E. anonyx</i> G. Sars . . . . .	+
<b>Oligochaeta</b>		<b>Copepoda</b>	
1. <i>Psammoryctes deserticola</i> (Gr.) . . . . .	+	1. <i>Heterocope caspia</i> G. Sars . . . . .	+
		2. <i>Eurytemora grimmeri</i> G. Sars . . . . .	+

Таблица 2 (продолжение)

Бассейн Черного и Азов- ского морей	Каспийское море	Бассейн Черного и Азов- ского морей	Каспийское море
3. <i>Limnocletodes behningi</i> Bor. . . . .	+	31. <i>G. kusnetzowi</i> (Sow.)	+
4. <i>Tracheliastes stellatus</i> (Mayor) . . . . .	+	32. <i>G. costata aestuarica</i> Căr. . . . .	+ typ.
Amphipoda		33. <i>Gmelinopsis tuberculata</i> G. Sars . . . . .	+
1. <i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichw.) . .	+	34. <i>Amathillina cristata</i> Gr. . . . .	+
<i>D. h. fluvialis</i> Mart.	+	35. <i>Pandorites podocero-</i> <i>ides</i> G. Sars . . . . .	+
2. <i>D. villosus</i> (Sow.) . .	+	36. <i>Corophium nobile</i> G. Sars . . . . .	+
<i>D. v. bispinosus</i> Mart.	+	37. <i>C. robustum</i> G. Sars	+
3. <i>D. palmatus</i> Mart. . .	+	38. <i>C. chelicorne</i> G. Sars	+
4. <i>Pontogammarus maenoticus</i> Sow. . . . .	+	39. <i>C. maeoticum</i> Sow.	—
5. <i>P. weidmanni</i> G. Sars	+	40. <i>C. curvispinum</i> G. Sars (= <i>C. c. devium</i> Wundsch) . . . . .	+
6. <i>P. abbreviatus</i> G. Sars	+	41. <i>C. sowinskyi</i> Mart. (= <i>C. curvispinum</i> auct.) . . . . .	+
<i>P. a. borcae</i> Căr. . .	+	42. <i>C. mucronatum</i> G. Sars	+
7. <i>P. sarsi</i> Sow. . . . .	+	Mysidacea	
8. <i>P. robustoides</i> G. Sars	+	1. <i>Paramysis baeri bispinosa</i> Mart. . . . .	+ typ.
<i>P. r. aestuarius</i> Derz.	+	2. <i>P. kessleri sarsi</i> Derz.	+ typ.
9. <i>P. aralensis</i> (Ulj.) . .	+	3. <i>P. (Metamysis) ulskyi</i> Czern. (= <i>M. strauchi</i> G. S.) . . . . .	+
10. <i>P. subnudus</i> G. Sars	+	4. <i>P. (Mesomysis) kowalewskyi</i> Cz. . . . .	+
11. <i>P. crassus</i> (Gr.) . .	+	<i>P. (M.) k. tanaitica</i> (Mar.) . . . . .	
12. <i>P. obesus</i> G. Sars . .	+	5. <i>P. (M.) intermedia</i> (Cz.) . . . . .	+
<i>P. o. v. olivianus</i> Sow.		6. <i>Katamysis warpachowskyi</i> G. Sars . . . . .	+
13. <i>Niphargoides corpulentus</i> G. Sars . . . . .	+	7. <i>Limnomysis benedeni</i> Czern. . . . .	+
14. <i>N. compactus</i> G. Sars	+	8. <i>Hemimysis anomala</i> G. Sars . . . . .	+
15. <i>N. motasi</i> Căr. . . . .	+	9. <i>H. serrata</i> Băc. . . . .	—
16. <i>N. spinicaudatus</i> Căr.	+	Cumacea	
17. <i>N. intermedius</i> Căr. (= <i>N. borodini intermedius?</i> ) . . . . .	+ typ?	1. <i>Pterocuma pectinata</i> (Sow.) . . . . .	+
18. <i>Stenogammarus compressus</i> (G. Sars) . . . . .	+	<i>P. p. danubialis</i> Băc	+
19. <i>S. similis</i> (G. Sars)	+	2. <i>P. sowinskyi</i> G. Sars	+
20. <i>S. compresso-similis</i> Căr. . . . .	—	3. <i>P. rostrata</i> G. Sars . . . . .	+
21. <i>S. macrurus</i> (G. Sars)	+	4. <i>Pseudocuma cercaroides</i> G. Sars . . . . .	+
22. <i>Chaetogammarus ischnus behningi</i> Mart. . .	+ typ.	<i>P. c. fluvialis</i> Mart.	+
<i>Ch. i. major</i> Căr. (= <i>Ch. trichiatus</i> Mart.) . . . . .		5. <i>P. laevis</i> G. Sars . . . . .	+
23. <i>Ch. placidus</i> (Gr.) . .	+	6. <i>Stenocuma tenuicauda</i> G. Sars. . . . .	+
24. <i>Ch. deminutus</i> Steb.	+	7. <i>S. graciloides</i> G. Sars	+
25. <i>Ch. warpachowskyi</i> (G. Sars) . . . . .	+	8. <i>Schizorhynchus eudorelloides</i> G. Sars . . . . .	+
26. <i>Iphigenella acanthopoda</i> Gr. . . . .	+		
27. <i>I. andrussowi</i> G. Sars	+		
28. <i>Gammarus</i> (= <i>Iphigenella?</i> ) <i>shablensis</i> Căr. . . . .	—		
29. <i>Cardiophilus baeri</i> G. Sars. . . . .	+		
30. <i>Gmelina pusilla</i> G. Sars (= <i>Gm. ovata</i> Mart.) . . . . .	+		

Таблица 2 (продолжение)

Бассейн Черного и Азовского морей	Каспийское море	Бассейн Черного и Азовского морей	Каспийское море
9. <i>Sch. abbreviatus</i> G. Sars (= <i>Sch. scabriusculus</i> G. Sars) . . .	+	10. <i>C. abrau</i> (Mal.) . .	
10. <i>Caspiocuma campylaspoides</i> G. Sars . .	+	11. <i>Pungitius platygaster</i> (Kessl.) . . . .	+
11. <i>Volgocuma telmatophora</i> Derz. . . . .	+	12. <i>Lucioperca marina</i> (Cuv. et Val.) . . . .	+
Isopoda		13. <i>L. volgensis</i> (Gmel.)	+
1. <i>Jaera sarsi</i> Valk. .	+ ssp. <i>caspiica</i> Kessel.	14. <i>Abramis sapa</i> (Pall.)	+
Decapoda		15. <i>Cobitis caspia</i> Eichw.	+
1. <i>Astacus leptodactylus</i> Esch. . . . .	+	16. <i>Chalcalburnus chalcoides danubicus</i> (Ant.) . . . . .	+ typ.
<i>A. l. cubanicus</i> Bir. et Win. . . . .		<i>Ch. ch. schischkovi</i> Dren. . . . .	
<i>A. l. sartorius</i> Bir. et Win. . . . .		<i>Ch. ch. mentoides</i> (Kessl.) . . . . .	
2. <i>A. pachypus</i> Rathke	+	<i>Ch. ch. derjugini</i> (Berg) . . . . .	
3. <i>A. colchicus</i> Kessl.	—	17. <i>Rutilus frisi</i> Nordm.	+ ssp. <i>kutum</i>
Acarina		18. <i>Knipowitschia longicaudata</i> (Kessl.) . . .	+
1. <i>Caspihalacarus hyrcanus</i> Viets . . . . .	+	19. <i>Neogobius ratan</i> (Nordm.) . . . . .	+ ssp. <i>goebeli</i>
Pisces		20. <i>N. platyrostris</i> (Pall.)	+ ssp. <i>cyrius</i>
1. <i>Acipenser ruthenus</i> L. . . . .	+	21. <i>N. cephalarges</i> (Pall.)	+ ssp. <i>constructor</i>
2. <i>A. nudiventris</i> Lov.	+	22. <i>N. kessleri</i> (Günth.)	+ ssp. <i>gorlap</i>
3. <i>A. güldenstädti colchicus</i> W. Marti . . .	+ typ.	23. <i>N. syrman</i> (Nordm.)	+ ssp. <i>eurystomus</i>
4. <i>A. stellatus</i> Pall.	+	24. <i>N. fluviatilis</i> (Pall.)	+ ssp. <i>pallasi</i>
5. <i>Huso huso</i> (L.) . .	+	25. <i>N. melanostomus</i> (Pall.) . . . . .	+ ssp. <i>affinis</i>
6. <i>Alosa (Caspialosa) caspia nordmanni</i> (Ant.)	+ typ.	26. <i>Mesogobius gymnotrachoeus</i> (Kessl.) . .	+ ssp. <i>macrophthalmus</i>
<i>A. (C.) c. tanaica</i> (Gr.) . . . . .		27. <i>M. batrachocephalus</i> (Pall.) . . . . .	+ (? ssp. <i>nonul-timus</i> )
<i>A. (C.) c. palaeostomi</i> Sad. . . . .		28. <i>Proterorhinus marmoratus</i> Pall. . . . .	+
7. <i>A. (C.) kessleri pontica</i> (Eichw.) . . . .	+ typ.	29. <i>Caspiosoma caspium</i> (Kessl.) . . . . .	+
8. <i>A. (C.) brashnikovi maeotica</i> (Gr.)	+ typ.	30. <i>Benthophiloides brauneri</i> Bel. et Il. . . .	+
9. <i>Clupeonella delicatula</i> (Nordm.) . . . .	+ ssp. <i>caspia</i> и др.	31. <i>Benthophilus stellatus</i> (Sauv.) . . . . .	+ ssp. <i>leobergius</i>
<i>C. d. azowi</i> Wlad .	—	32. <i>B. ctenolepidus magistri</i> Il. . . . .	+ typ.

среди групп, плохо или совсем не изученных в самом Каспии и в эстуариях Понтоазова — нематод, немертин, гарпактицид. Интересные находки возможны среди интерстициальной фауны песков побережья, в Понтоазовском бассейне также еще неизученной.

Однако и в группах, в которых нахождение новых видов мало вероятно, как мы видели, необходима ревизия некоторых родов и уточнение взаимоотношений каспийских и понтоазовских представителей.

Сопоставляя эти данные со списком В. К. Совинского, мы видим, что число каспийских видов, известных в Понтоазовском бассейне, увеличилось на 36, т. е. на  $\frac{1}{3}$ . При этом увеличение числа видов произошло по всем группам, кроме рыб (а также губок), число которых уменьшилось: это объясняется тем, что во времена Совинского беспозвоночные в Понтоазовском бассейне были известны еще гораздо хуже, чем рыбы, которые были уже почти все найдены, но плохо изучены в систематическом отношении, почему в дальнейшем в большом количестве и сводились в синонимы.

С другой стороны, при сравнении с данными Совинского бросается в глаза резкое уменьшение числа видов каспийского типа, эндемичных для Понтоазовского бассейна.

Сопоставление списков каспийских видов в Понтоазове с автохтонной фауной Каспия легко выявляет этих эндемиков.

Но сначала сравним эти две фауны в целом и по их групповому составу. Для этого сравнения лучше отбросить почти совсем неизученных в Понтоазове каспийских турбеллярий, довольно многочисленных в Каспии, и не принимать во внимание эндемиков, т. е. условно считать, что они являются викарными видами. Тогда получим против 283 автохтонных видов Каспия — 138, т. е. 48.8% каспийских видов в Понтоазовском бассейне. Иначе говоря, в этом бассейне обитает несколько менее половины (по числу видов) автохтонной каспийской фауны. Теперь если сравнить отдельные группы, то окажется, что их соотношение в Каспии и Понтоазове неодинаково. Хотя в обоих бассейнах преобладают ракообразные и рыбы, но преобладание этих групп среди каспийцев Понтоазова выражено сильнее. Число каспийских видов в Понтоазове по отношению к числу их (т. е. автохтонных) в Каспии составляет в отдельных группах (округленно): амфиподы — 60%, кумовые — 58%, мизиды — 56%, рыбы — 60%, аннелиды 50%, двустворчатые — 37%, копеподы — 29%, кладоцеры — 27%, гастроподы — 20%. Таким образом, среди каспийского комплекса в Понтоазове по сравнению с автохтонной фауной Каспия преувеличена роль рыб и высших ракообразных и преуменьшено значение моллюсков и низших ракообразных. Из богатых видами в Каспии семейств наиболее бедно представлены в Понтоазове кардииды, полифемиды и особенно микромеланииды (пиргулиды). Наиболее же полно представлены паразитические плоские черви и вообще паразиты рыб: 82% автохтонных каспийских паразитов рыб найдено в Понтоазове. Это и неудивительно, так как почти все их хозяева — автохтонные каспийские осетровые, сельдевые и карповые — тоже обитают здесь. Соотношения каспийского комплекса в Понтоазове и автохтонной фауны Каспия иллюстрируются циклограммой на рис. 1.

Повышенное значение рыб и высших раков в каспийском комплексе в Понтоазовском бассейне говорит о том, что в нем по сравнению с Каспием преимущественное развитие имеют группы наиболее подвижные, склонные к миграциям и легко приспосабливающиеся к изменениям солености. Другая особенность каспийского комплекса в Понтоазове — это то, что в нем почти совершенно отсутствуют виды, обитающие только в Среднем и Южном Каспии. Почти все каспийские виды в Понтоазове (за исключением, конечно, эндемичных для него) обитают в Северном Каспии, отличающемся, как известно, мелководностью и пониженной соленостью. На этом обстоятельстве я останавлиюсь ниже, здесь же замечу, что и первое, и второе очень важны для решения вопроса о происхождении каспийской фауны в Понтоазовском бассейне. Не меньшее значение для

этого вопроса имеет и третье обстоятельство, а именно то, что все без исключения группы каспийского комплекса представлены в Понтоазовском бассейне меньшим (некоторые маленькие группы — таким же) числом видов, как в Каспии: нет ни одной группы, представленной более богато.

Каспийский комплекс в Понтоазове поэтому производит впечатление части автохтонной фауны Каспия, как бы ее неполного, несовершенного отражения.

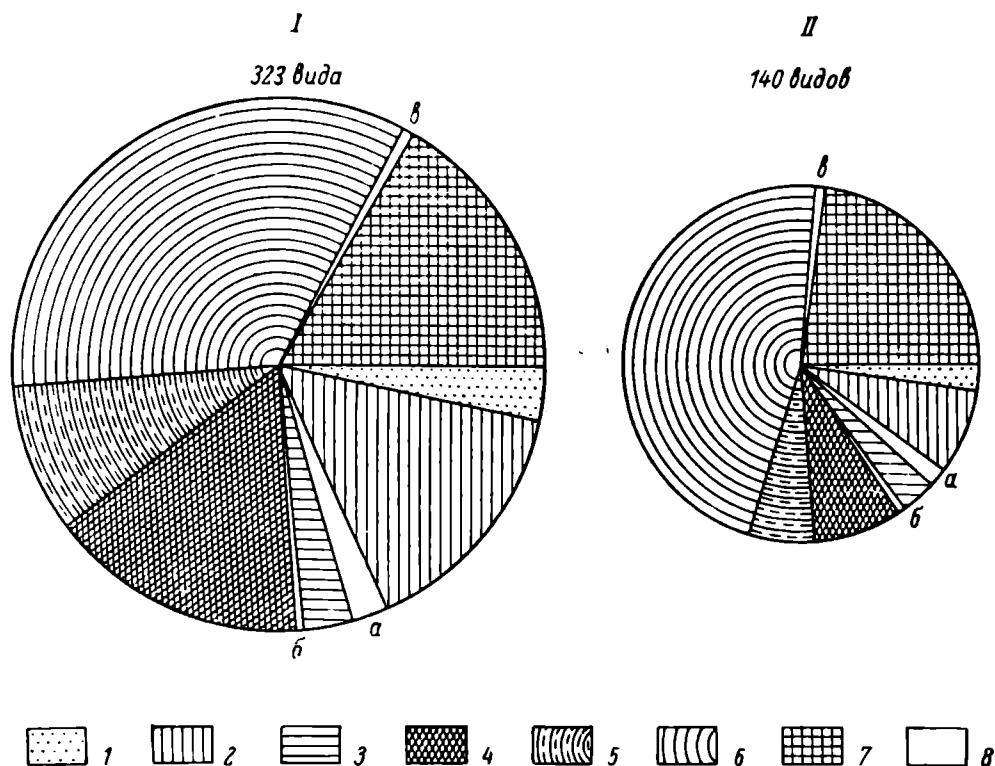


Рис. 1. Состав автохтонной фауны Каспия и каспийской фауны Понтоазова.

I — Каспий; II — Понтоазов. 1 — *Porifera*, *Coelenterata*; 2 — *Plathemintes*; 3 — *Annelides*; 4 — *Mollusca*; 5 — *Entomostraca*; 6 — *Malacostraca*; 7 — *Pisces*; 8 — прочие: а — *Nematelminthes*, б — *Bryozoa*, в — *Acarina*.

Но это впечатление еще более усиливается, если обратить внимание на близость видового состава этого комплекса к автохтонной фауне Каспия.

В Понтоазовском бассейне, если устранить не определенных до вида *Tricladida*, обитает 139 видов, относящихся к каспийскому комплексу, из которых до сих пор не найдены в Каспийском море следующие одиннадцать.

- |  |   |
|--|---|
| 1. <i>Moerisia maeotica</i> (Ostr.)            | 7. <i>Gammarus</i> (?) <i>shablensis</i> Căr. |
| 2. <i>Monodacna colorata</i> (Eichw.)          | 8. <i>Corophium maeoticum</i> Sow.            |
| 3. <i>M. pontica</i> (Eichw.)                  | 9. <i>Hemimysis serrata</i> Băc.              |
| 4. <i>Pyrgula linctia</i> (Mil.)               | 10. <i>Astacus colchicus</i> Kessl.           |
| 5. <i>Niphargoides intermedius</i> Căr.        | 11. <i>Clupeonella abrau</i> (Mal.)           |
| 6. <i>Stenogammarus compresso-similis</i> Căr. |   |

Следовательно, число эндемичных видов по сравнению с их числом, по данным Совинского, уменьшилось вчетверо, а их процентное отношение ко всему комплексу — впятеро (с 43.2 до 7.9%).

Но выше было показано, что для нескольких из перечисленных видов эндемизм не может считаться доказанным. Под сомнением стоят все мол-

люски — понтоазовские монодакны и «микромелания». Значительное сомнение возбуждает видовая самостоятельность *Niphargoides intermedius* и *Stenogammarus compresso-similis*. Все эти формы при более тщательном сравнении могут оказаться не более чем подвидами.

Несомненно эндемичными видами среди каспийского комплекса в Понтоазовском бассейне можно считать только 5 или 6 видов: *Gammarus shablensis*, *Corophium maeoticum*, *Hemimysis serrata*, *Astacus colchicus*, *Clupeonella abrau* и может быть *Moerisia maeotica*. Но они составляют всего менее  $\frac{1}{20}$  части, а именно 4.3% от общего числа каспийских видов.<sup>48</sup>

Это свидетельствует об очень слабом видообразовании и среди каспийского комплекса в Понтоазовском бассейне. Каспийская фауна в этом бассейне имеет, в сущности, лишь незначительный отпечаток эндемизма, находится как бы на самых начальных ступенях морфологической дивергенции. Три четверти видов практически идентично живущим в Каспии; из остальных большинство — географические формы есть только 5 или 6 недавно обособившихся, явно «молодых» видов.

Очень характерно, что при более детальном изучении отдельных групп число видов, считавшихся понтоазовскими эндемиками, уменьшается, они «развенчиваются» в подвиды или синонимы. Это особенно хорошо заметно на обширной группе рыб. На другой крупной группе — амфиподах — я показал, как более детальное исследование их в Понтоазове приводило к обнаружению новых видов каспийского типа, которые числились в понтоазовских эндемиках до тех пор, пока их не находили в Каспии. Поэтому и сейчас нет полной уверенности в том, что в недостаточно изученной фауне Каспия не будут обнаружены оставшиеся еще в числе понтоазовских эндемиков виды.

Эндемичных для Понтоазова подвидов среди каспийских форм вообще много: больше всего их среди рыб, две трети которых — 22 вида — представлены подвидами; в общей сложности насчитывается до 40 эндемичных понтоазовских подвидов, но при этом во многих случаях есть и типичная форма, и подвид (или вариегат). Нередко вообще трудно разграничить вид и подвид. Близкие виды, в сущности, мало отличаются от подвида, и оценка таксономической значимости различительных признаков может быть в этих случаях неточной.

Следует заметить, что подвиды вообще дают мало как показатели эндемизма каспийской фауны в Понтоазовском бассейне в целом, так как многие виды образуют их как внутри самого Понтоазовского бассейна, так и в пределах Каспия. Так, гаммариды *Pontogammarus obesus*, *P. abbreviatus*, *P. robustoides* и другие дают по 2, сельдь *Caspialosa caspia* — 3, а шемая даже 4 подвида в разных районах Понтоазовского бассейна. В Каспии та же сельдь дает 4, а другая сельдь *C. brashnikowi* — 9 подвидов. Как упоминалось, азовско-черноморские сельди были признаны позже подвидами каспийских.<sup>49</sup>

<sup>48</sup> Я не отношу сюда эндемичных для Понтоазова перкарину и бычка *Relictogobius*, но даже если их считать принадлежащими к каспийскому комплексу, число эндемиков будет всего 8, т. е. 5.7% от общего числа видов.

<sup>49</sup> Между прочим, для оценки многих описанных в литературе подвидов характерно высказывание А. В. Мартынова (1924а), описавшего ряд подвидов и «наций» у донских перкаринд. Мартынов признает сам, что их отличия от каспийского типа обычно невелики и часто лишь условно приписываются им за подвидовые — «предвосхищая... что, принимая во внимание разобщение Понта и Каспия..., находящиеся в них формы в будущем еще больше разойдутся» (стр. 20—21). Вместе с тем он пишет, что отклонения, отмеченные для донских форм, вообще наблюдаются у речных по



Столь слабо выраженный эндемизм каспийской фауны в Понтоазовском бассейне кажется чрезвычайно странным в свете общепринятых представлений об его геологической истории, по которым эта фауна является остатком, реликтом фауны каспийского типа, населявшей Понтическое море, которое еще в третичном периоде (в плиоцене) разделилось на черноморскую и каспийскую части.

Объяснение этому кажущемуся «замедленному темпу» видообразования каспийской фауны в Понтоазовском бассейне я нахожу в очень недавней (по геологическим масштабам) иммиграции основной массы этой фауны в названный бассейн. Подтверждение этому предположению, на мой взгляд, можно видеть не только в палеонтологических данных, но и в биологических и экологических особенностях каспийской фауны, живущей в Понтоазовском бассейне, и в самом ее составе (по сравнению с составом фауны Каспия).

Изложение относящихся к этим вопросам материалов и составляет содержание следующих глав.

---

---

сравнению с морскими, в том числе и у волжских по сравнению с каспийскими, в результате чего представители одного вида из Дона и Волги могут оказаться морфологически тождественными. Но это сводит подвиды к безреальным морфам, обусловленным сходным образом жизни.

## ЭКОЛОГИЯ И БИОЛОГИЯ КАСПИЙСКОЙ ФАУНЫ В АЗОВСКО-ЧЕРНОМОРСКОМ БАССЕЙНЕ

Экология и биология каспийской фауны в Понтоазовском бассейне изучены еще недостаточно. Сравнительно хорошо выяснена биология относящихся к каспийскому комплексу рыб, но это касается только промысловых видов — осетровых и сельдевых и некоторых видов бычков (наиболее крупных). Уже многочисленные мелкие бычки в биоэкологическом отношении изучены значительно хуже. Правда, вопрос об экологии каспийской фауны в целом обычно и не ставился, в силу ее крайней разнородности в систематическом отношении. Но следует указать на относительно слабую изученность в этом отношении большинства групп и видов каспийского комплекса.

У многих групп жизненные циклы и экология до сих пор совершенно не исследованы. Мы почти ничего (за исключением данных о встречаемости в тех или иных водоемах и зонах) не знаем о биологии и экологии гастропод-пиргулид, чрезвычайно мало — о пиявках и полихетах-амфаретидах. Из ракообразных крайне скудны сведения по биологии клadoцер (полифемид), а также конепод. Среди рыб совершенно не выяснена биология многих бычковых. Не приходится говорить о и каспийских турбелляриях, губках, нематодах, для которых неясен даже еще видовой состав.

Долгое время о биологических особенностях и экологии каспийских беспозвоночных мы могли судить лишь на основании сборов и наблюдений в природе, при этом ставивших обычно другие, общие задачи (связанные с изучением продуктивности водоемов). Специальные исследования каспийских беспозвоночных с этой стороны начались не более 15—20 лет назад.

Собственно говоря, начало было положено еще в конце 30-х годов экспериментальными исследованиями Л. А. Зенкевича и его учеников по выяснению отношения к солености и осморегуляторных способностей некоторых азовско-черноморских, а позднее каспийских беспозвоночных (Зенкевич, 1938; Беляев и Бирштейн, 1940, 1944). Со второй половины 40-х годов мною и моими сотрудниками в Ростовском университете было организовано изучение биологии (размножение, питание) и экологии (влияния солености, кислорода, температуры) каспийских беспозвоночных, обитающих в Дону, проводившееся одновременно методами полевых и экспериментальных исследований.

К сожалению, эти работы были в 1950 г. прекращены с неоправданной ликвидацией ректоратом Ростовского университета специальности гидро-биология. С 1949—1950 гг. они были продолжены ВНИРО (Всесоюзным

н.-и. институтом рыбного хозяйства и океанографии) в связи с проблемой выявления изменений, вызываемых в фауне Азовского моря зарегулированием стока Дона, и охватили большую группу беспозвоночных (и рыб), в том числе и несколько каспийских. Позже аналогичные исследования были организованы ВНИРО и на Каспии. В эти же годы ряд экспериментальных работ по каспийским видам черноморских эстуариев был проведен Ю. М. Марковским и его сотрудниками в Институте гидробиологии Украинской академии наук. Наконец, последнее время такого рода исследования в связи с проблемой акклиматизации каспийских видов в водохранилищах проводят ВНИОРХ (Всесоюзный н.-и. институт озерного рыбного хозяйства) и Институт гидробиологии Днепропетровского университета.

Для характеристики экологии и биологии каспийской фауны в Понто-азовском бассейне я использую все опубликованные результаты этих исследований, а также свои неопубликованные материалы, кроме того, нередко использую данные по автохтонной фауне самого Каспия, но с оговоркой, так как их нельзя во всех случаях полностью переносить на каспийский комплекс Понтоазова.

Подходя к каспийской гидрофауне с точки зрения ее подразделения на жизненные формы, следует отметить, что большая часть каспийских видов относится к бентосу или донной фауне (в широком смысле слова).

Значительно меньше видов относится к нектону — это рыбы за исключением большинства бычков, которых следует относить скорее всего к бентосу.

Наименьшее количество каспийцев относится к планктону. Это лишь медузные стадии некоторых гидрозов, кладоцеры и некоторые копеподы, т. е. всего 6 видов, да еще личиночные стадии двустворчатых и сельдевых.

Обращает на себя внимание крайняя бедность каспийской фауны в Понтоазове планктонными формами. Вследствие этого — в противоположность бентосу, который иногда целиком состоит из каспийцев, — они в планктоне даже в областях максимального развития каспийской фауны лишь в немногих случаях преобладают, а обычно составляют лишь большую или меньшую примесь к планктону иного (пресноводного или морского) состава. Правда, в этих областях в некоторые периоды наблюдается массовое развитие переполняющих планктон планктонных личинок каспийских двустворчатых.

В самом Каспии автохтонных форм в планктоне больше (не менее 25 видов), однако и здесь они далеко не всегда преобладают. Очень любопытно, что в открытом Каспии, где в бентосе господствует автохтонная фауна, в зоопланктоне большую часть биомассы образуют арктические формы (*Limnocalanus*, мизиды, амфиподы). Автохтонные формы, преимущественно копеподы (кладоцеры, несмотря на разнообразие форм, количественно уступают им), преобладают в периферической зоне Каспия, но в мелководных и сильно осолопленных заливах опять-таки отступают — по сравнению со средиземноморцами (*Calanipeda*).

В автохтонной фауне Каспия зоопланктон как бы недоразвит, дефективен; по сравнению с зоопланктоном других морей в нем очень мало видов копепод.

В противоположность планктону, планктобентос (или нектобентос) в каспийской фауне развит хорошо, хотя представлен только мизидами. В областях понтоазовского бассейна, населенных каспийской фауной, мизиды нередко составляют почти весь планктобентос.

По образу жизни подавляющее большинство каспийцев — свободные живущие формы. Среди гаммарид есть 2 вида, по-видимому, ведущие комменсалистский образ жизни, — *Cardiophilus baeri*, живущий главным образом в мантийной полости моллюска кардиум, и *Iphigenella acanthopoda*, живущая на покровах речного рака. Обе формы имеют некоторые общие черты, связанные, видимо, с таким образом жизни: укороченные конечности, особенно антенны II, и очень слабые гнатоподы. Сходные черты имеют относящиеся к особому семейству амфиподы *Caspicola knipowitschi*, обнаруженные А. Н. Державиным (1944) в Каспийском море.

Сожительство каспийского эндемика со средиземноморским *Cardium edule* представляет собою явление странное, наводящее на мысль, что *Cardiophilus*, может быть, некаспийского происхождения, тем более, что он встречается и в Азовском и в Черном морях в свободном состоянии. Однако, по данным А. К. Макарова (1939а) и устному сообщению Ю. М. Марковского, *Cardiophilus* встречается и в мантийной полости монодакны. По-видимому, в данном случае имеет место переход каспийского полупаразита или, точнее, комменсалиста, временами ведущего свободную жизнь на средиземноморского хозяина.

Настоящие паразиты среди каспийской фауны и в Понтоазове, и в самом Каспии (плоские и круглые черви) очень немногочисленны. Хотя паразиты в автохтонной каспийской фауне, очевидно, еще далеко не все выявлены (особенно у беспозвоночных), они в общем для этой фауны не характерны. По-видимому, большая часть древнего автохтонного паразитического комплекса утеряна, как можно судить по паразитофауне рыб, среди которой, как указывалось выше, даже эндемичные каспийские формы имеют в основном пресноводное и, вероятно, сравнительно недавнее происхождение.

В дальнейшем изложении я имею в виду только свободноживущие формы.

#### ЭКОЛОГИЯ (ОТНОШЕНИЕ К ФАКТОРАМ СРЕДЫ)

Говоря об экологии, я имею в виду отношение организмов к факторам неорганической среды, условно противопоставляя этому биологию, относя к последней явления жизненного цикла (размножение и рост), питание и «биоценотические» взаимоотношения с другими организмами. Конечно, это подразделение условно; все биологические явления связаны с факторами среды и, например, размножение теснейшим образом связано с отношением к температуре, а отношение к кислороду нельзя рассматривать, не говоря о дыхании вообще. Но для изложения оно удобно, хотя бы потому, что отношение к различным факторам среды изучается сходными методами и сходно изображается графически.

Я постараюсь выяснить отношение каспийских видов к некоторым гидрологическим и гидрохимическим факторам, которые обычно исследуются при гидробиологических работах и являются руководящими факторами распределения водных животных или принимаются за таковые: глубина, движение воды, температура, соленость, субстрат и содержание растворенного в воде кислорода.

Экологические требования вида выявляются в общих чертах уже в том случае, если мы можем сказать, что он встречается в пределах таких-то значений глубины, солености, кислорода и других факторов. Однако для экологической характеристики важно знать при каких условиях исследуемый вид встречается чаще всего или в наибольшем количестве, т. е.

определить оптимум отдельных факторов для этого вида и показать всю картину изменений в его распространенности в зависимости от изменения этих факторов. Для этого необходимо располагать данными о распространении и численности вида при разных условиях. Тогда можно выразить отношение организма к определенному фактору в цифрах или в виде кривой

По отношению к каспийским видам в Понтоазовском бассейне таких цифровых данных немного, но все же по бассейну Азовского моря, особенно по эстуарной системе Дона, мне удалось собрать их, преимущественно в 1933—1940 гг; позднее, в 1946—1953 гг., обширные количественные материалы по каспийским видам в эстуарных системах северо-западного причерноморья собрал Ю. М. Марковский (1953б, 1954б, 1955).

Используя данные по встречаемости, численности и особенно по биомассе, которая во многих случаях дает наилучшие показатели (позволяющие сравнение разных видов по массе образуемого или живого вещества), можно для отдельных видов, следуя А. А. Шорыгину (1928), построить кривые «патин». Эти кривые хорошо выражают отношение вида к какому-нибудь одному фактору среды, если по оси абсцисс отложить значения этого фактора, а по оси ординат — количественные показатели для данного вида. Так, можно отношение к температуре выразить кривой термопатин, к солености — кривой галопатин, и т. д.

Если для вида имеются данные по двум факторам, то еще лучше выразить его отношение к ним при помощи построения «экологических ареалов», введенного Л. А. Зенкевичем и В. А. Бродской (1937). Такие ареалы чрезвычайно показательны и в ряде случаев позволяют довольно ясно представить себе общий характер водоемов или биотопов, заселяемых и предпочитаемых данным видом.

Экологическая характеристика каспийской фауны была бы полной, если бы удалось для всех видов применительно ко всем основным (хотя бы перечисленным выше) факторам построить также «патические» кривые и экологические ареалы. Однако в настоящее время это возможно лишь для некоторых видов беспозвоночных — в бассейне Азовского моря и донского эстуария, по моим данным 1933—1940 гг. и в лиманах северного причерноморья, по данным Ю. М. Марковского (1953б, 1954б, 1955).

### Отношение к глубине

Фактор глубины имеет для каспийской фауны в Понтоазовском бассейне второстепенное значение. Прежде всего колебания глубины обитания в этом бассейне вообще не могут выходить за пределы от 0 до 150—200 м, так как ниже этой зоны животная жизнь в бассейне отсутствует. Ввиду того, что глубины более 30 м встречаются только в Черном море, где из каспийцев обитают почти исключительно рыбы, все каспийские беспозвоночные практически не распространяются глубже 30 м.

Единственное исключение составляет *Cardiophilus*, найденный Н. М. Милославской (1931) и Кэрэушу (Cărgăușu, 1943) на глубинах до 50—80 м.

Но и каспийские рыбы в Черном море, как большинство вообще обитающих в этом море рыб, обычно не распространяются глубже 40—60 м (Книпович, 1933). Только осетровые иногда опускаются глубже и белуга, например, зимой ловится на глубине более 150 м, в зоне, бедной кислородом и часто с присутствием сероводорода (Сальников и Малятский, 1934).

В основных же областях распространения каспийской фауны глубины еще меньше. Глубины более 13—15 м встречаются в эстуарных системах вообще редко, главным образом на речных «ямах» и желобах, имеющих очень ограниченные размеры. Подавляющая часть каспийской фауны, особенно беспозвоночных, обитает в Понтоазовском бассейне на самых незначительных глубинах и, таким образом, оказывается фауной мелководной.

В этих пределах глубина сама по себе не имеет значения и большие глубины могут иметь иной состав населения в силу иного характера грунта (заиления), повышенной солености или пониженного содержания кислорода.

В лиманах и солоноватых заливах именно в силу этих факторов каспийская фауна претерпевает вообще резкое обеднение и по числу видов, и по их обилию на глубинах более 4—5 м. Наиболее богатые каспийцами биотопы всегда занимают самые мелководные области с глубинами вообще меньше 4 м. Однако эта закономерность исчезает в реках с их гомогальностью и гомоксигенностью, и здесь каспийцы распространяются вплоть до максимальных глубин (в Дону до 22 м, в Днепре до 25 м, и т. п.).

В самых верхних горизонтах водоемов глубина оказывает на фауну очень сильное влияние уже через факторы иного порядка. На глубинах менее 3—1 м (в зависимости от прозрачности воды) начинается зона подводных макрофитов [в реках, по предложению В. И. Жакина (1940б), обозначаемая как рипаль], фауна которой резко отличается от фауны незаросших частей водоема; эта зона может и отсутствовать, особенно в условиях осолонения и высокой мутности, но там, где имеется, она обычно беднее каспийцами, чем незаросшее мелководье.

Незаросшие мелководья с глубиной 1—3 м в лиманах и озерах с благоприятным кислородным режимом, не имеющих чрезмерного заиления, наиболее богаты каспийской фауной. Бэческу (Băcescu, 1940) указывает, что в низовьях Дуная в таких водоемах (бессарабских лиманах) максимальное число видов мизид наблюдается на глубине 1 м. Однако самые верхние горизонты во многих водоемах — низовьях рек, крупных открытых лиманах и предустьевых зонах моря испытывают сильное воздействие колебаний уровня или волнений.

В районах сильного развития сгонно-нагонных явлений, как например в дельте Дона и в Таганрогском заливе, до глубины 1—2 м простирается особая осушенная зона, зона неправильных, спорадических осыханий (а при позднеосенних сгонах — и обмерзаний). Эта зона у открытых (не зарастающих) берегов очень бедна фауной и особенно каспийской, так как среди каспийских форм нет таких, которые могут переносить длительное пребывание в безводной среде. Поэтому кривые «батопатии», составленные по материалам, собранным в дельтах Дона и Днепра, для многих каспийских форм, как это видно на рис. 2, показывают хорошо выраженный подъем (биомассы) к 2—3 м,<sup>1</sup> после чего с дальнейшим увеличением глубины кривая приобретает неправильный характер, отражая влияние других факторов, преимущественно грунта.

Есть, однако, некоторые виды, которые на время осыханий и сильного прилива зарываются в грунт или используют другие убежища, в которых

<sup>1</sup> На этом графике, как и на последующих графиках батопатии (рис. 3, 5, 6, 7) и эдафонатии (рис. 20—23), по ординате откладывается средняя биомасса видов. Однако вследствие очень сильного размаха колебаний биомассы она дается в виде квадратного корня ( $\sqrt{b}$ ) из величины биомассы, или дается «индекс плотности» Зенкевича ( $\sqrt{pb}$ ), учитывающий также встречаемость вида ( $p$ ).

могут избежать губительного влияния волнения или осыхания. Если они не страдают от сильной взмученности, то оказываются в очень выгодном положении в смысле условий дыхания, так как прибрежная зона постоянно богата кислородом.

Среди каспийских беспозвоночных можно выделить явственную группу форм, в большом количестве населяющих самые верхние горизонты. Это преимущественно амфиподы, живущие в обрастаниях или в прибойной полосе у самого уреза воды:

1. *Corophium maeoticum* Sow.
2. *C. curvispinum* G. Sars
3. *Pontogammarus obesus* G. Sars
4. *P. maeoticus* Sow.

5. *Dikerogammarus villosus* Mart.
6. *D. haemobaphes* (Eichw.)
7. *Chaetogammarus ischnus* Stebb.

Первые 3 вида особенно характерны для обрастаний различных деревянных, каменных и иных сооружений и предметов, в которых находят

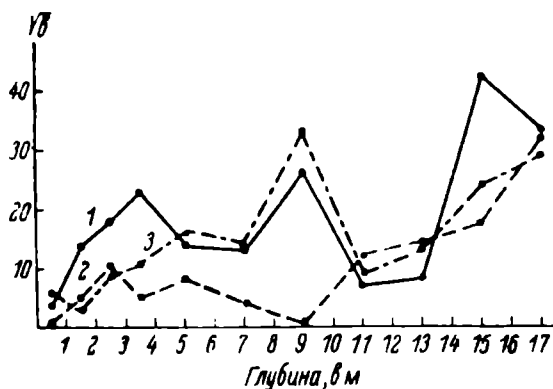


Рис. 2. Батогатия некоторых каспийских видов в дельте Дона.

1 — *Hypaniola*; 2 — *Paramysis kowalewskyi*; 3 — *Schizorhynchus eudorelloides*.

и необходимый для них плотный субстрат. Вообще биоценозы обрастаний в Понтоазовских эстуарных системах имеют ясно выраженный каспийский характер. Основной фон их составляют гидроид кордилофора и моллюск дрейссена; нередко в них принимают участие и другие корофиды (*C. sowinskyi*, *C. robustum*), гаммариды (*Pontogammarus crassus*) и моллюски (*Theodoxus*). Но эти формы в массах развиваются все-таки на некоторой глубине под поверхностью воды. В обрастаниях волжских пароходов пояс дрейссены располагается не выше 0.7—0.9 м ниже ватерлинии (Дьяконов, 1927).

Следующие 4 вида гаммарид чрезвычайно характерны именно для самой верхней, прибойно-заплесковой полосы, или «зоны уреза воды». *Pontogammarus maeoticus*, как известно, в колоссальном количестве населяет ракушечные (составленные из мелкобитого ракушечника) пески по всему побережью Азовского моря, Днепровско-Бугского и других эстуариев (в меньшем количестве — и по побережью Черного моря), избегая только скоплений гниющих водорослей и заиленных песков предустьевых районов. Этот вид часто заходит и выше уреза воды, населяя влажный песок, но летом почти не встречается глубже 0.5 м. *Dikerogammarus villosus* и *Chaetogammarus ischnus* не зарываются в грунт, но прячутся под камни и в корнях береговых трав; в реках для зоны уреза воды они не менее характерны, чем понтогаммары в осолоненных водоемах. Оба населяют в огромных количествах ключи и прохладные быстрые ручьи с ничтожными глубинами (не более 0.1—0.2 м) в окрестностях Ростова н/Д и берега днепровской дельты. *D. villosus* я находил во множестве на берегу, на влажном илистом песке под камнями на расстоянии 1—2 м от уреза воды в Каховке, в период спада воды в Днепре после половодья. Близкий к нему вид *D. haemobaphes* А. В. Мартынов (1924а) тоже находил в ключах и ручьях, но вместе с предыдущим никогда не встречал. По наблюдениям в аквариумах *Chaetogammarus ischnus*, если



вода долго не сменяется, выходит из воды и по много часов может находиться на воздухе.

Однако большинство перечисленных форм вовсе не ограничивается исключительно прибрежной мелководной зоной и встречается и на больших глубинах. Дикерогаммары, хетогаммары и *Pontogammarus obesus* в больших количествах развиваются и в медиальной зоне русел в низовьях рек, но только на жестких или плотных глинистых грунтах. У них намечается даже как бы два максимума: один у берегов, другой посередине русла на глубинах 10—15 м и более. Несомненно, что причина этого «двойственного» распространения по глубине в том, что перечисленные виды суть прежде всего оксифилы, полиоксифилы. В лежащих обычно на значительной глубине областях размыва в русле реки они находят столь же благоприятные кислородные условия, как и в зоне уреза воды. Интересно, что среди этой группы форм наблюдается конкуренция очень близких видов. Ясно нащупывается система 3 мелких корофид — *Corophium maeoticum*, *C. curvispinum* и *C. sowinskyi*, которые обычно (а первые два — видимо, всегда) исключают друг друга; то же относится и к обоим формам дикерогаммаров.

Таким образом, концентрация «береговых» амфипод в зоне уреза воды есть следствие их оксифильности и связанности с определенным типом грунта. При ухудшении условий обитания в прибрежной полосе они отходят глубже, что наблюдается особенно зимой. Даже такой типичнейший обитатель уреза воды и супралиторали, как азовский понтогаммар (*Pontogammarus maeoticus*), поздней осенью отходит от берегов и зимует на глубине нескольких метров (Воробьев, 1949; Резниченко, 1957).

Есть группа каспийских видов (гаммарид, мизид, гастропод), также дающих максимум встречаемости и обилия на глубинах 1—2 м, но только в зоне подводных зарослей. Распределение этих форм связано с отношением к грунту (субстрату), которое я рассмотрю ниже.

Среди автохтонной фауны Каспия специфическая глубоководная фауна отсутствует, но есть много видов, распространенных на глубинах в несколько десятков и сотен метров и не заходящих в мелководные зоны. Сравнение понтоазовских форм с живущими в Каспии показывает, что в общем и целом в Понтоазове из разных групп как бы отобраны комплексы мелководных видов.

Это очень ясно видно в группе мизид; по А. Н. Державину (1939а), из 16 автохтонных мизид Каспия все 8, живущие в Понтоазове, суть формы преимущественно мелководные, с верхней границей обитания 0—5 м и нижней — не более 50—60 м. Виды, не заходящие в Каспии выше 6—10 м, в Понтоазове отсутствуют. Исключение составляет только *Paramysis kessleri*, который в Каспии не встречен выше 8 м и заходит в глубину до 114 м, но в Понтоазове он представлен особым подвидом *P. k. sarsi*. То же в общем наблюдается и в других группах фауны. В Понтоазове отсутствуют крупные гаммариды и некоторые кумовые, живущие в Каспии в зоне 50—100 м, относительно глубоководные гастроподы, кардииды и дрейссены. Вообще свойственные исключительно Среднему (и Южному) Каспию формы, отсутствующие в Северном Каспии (который вообще беднее по видовому составу), обычно отсутствуют и в Понтоазовском бассейне. Из 13 видов амфипод, не встречающихся в Северном Каспии, только 2 обитают в Понтоазове (Бирштейн, 1946). Но далеко не все северокаспийские формы есть в Понтоазове; из тех же амфипод Северного Каспия не менее 14 видов в Понтоазове отсутствуют. Это не значит также, что в Понтоазове есть только олигобатные, специально мелководные виды.

здесь есть и широкоэврибатные каспийские виды, спускающиеся до больших глубин Каспия, как например полихеты-амфаретиды, но совершенно нет видов, обитающих в Каспии только на глубинах.

Таким образом, мелководные виды отобраны из каспийского комплекса далеко не полностью, но, так сказать, «чисто», почти без примеси глубоководных. В значительной степени (хотя и не полностью) это объясняется отношением каспийской фауны к солености, которое я рассмотрю ниже.

### Отношение к течению

Фактор течения выступает как один из важнейших факторов среды для фауны в реках. В речном потоке происходит турбулентное перемещение частиц и вместе с тем поступательное движение всей массы воды от поверхности до дна. В равнинных реках Понтоазовского бассейна скорости течения в поверхностных слоях воды в меженное время обычно колеблются между 0.3 и 0.6 м/сек. Это господствующие в русле скорости, при которых преобладают песчаные наносы на дне. В местах сужения и извилин русла, где происходит усиленный размыв дна и обнажение коренных пород, скорости выше.

Большая часть русла наших равнинных рек покрыта слоем медленно движущихся вниз по течению влекомых наносов. В период паводка, когда скорости на поверхности достигают 1—2 м/сек., влечение наносов ускоряется, массы более мелких частиц поднимаются в толщу воды и увлекаются течением во взвешенном состоянии, а на дне происходят энергичные процессы размыва и переотложения наносов.

Несмотря на это, каспийская фауна в пресных водоемах Понтоазовского бассейна, лежащих за пределами морской береговой линии, обнаруживает резко выраженную концентрацию большего числа видов и особей именно в реках; в пойменных стоячих водоемах и озерах каспийцев обычно очень мало. Нередко наибольшее число видов и обилие замечается именно в участках размыва с наиболее высокими скоростями течения.

Таким образом, каспийская фауна в пресных водах оказывается определенно р е о ф и л ь н о й, т. е. обитающей преимущественно или исключительно в проточных водоемах. Однако реофилия в буквальном смысле слова не может быть первичным свойством каспийской фауны, имеющей в основной массе морское происхождение.

Реофилия каспийцев в действительности видимая, она представляет собою свойство вторичное, обусловленное стремлением к наиболее благоприятным условиям дыхания или грунта, а иногда и питания. Наиболее важен именно хороший кислородный режим, который наблюдается при ясно выраженном течении, захватывающем всю толщу воды. Условия дыхания особенно благоприятны при этом не только вследствие насыщения придонных слоев воды кислородом, но и благодаря постоянному удалению продуктов обмена и отбросов течением (Неизвестнова-Жакина, 1937).

Среди каспийцев, конечно, нет настоящих «потамобионтов», т. е. форм, живущих исключительно в реках. Все они живут в Каспийском море или в лиманах и других частях понтоазовских эстуариев. Пожалуй, наиболее подходят к понятию потамобионта проходные рыбы, которые нуждаются в наличии именно речных условий пресной текучей воды — но только в течение краткого периода размножения и первых стадий личиночной жизни.

Все наиболее «реофильные» каспийские виды в лиманах и в море держатся преимущественно в прибрежной зоне, богатой кислородом, благо-

даря постоянному движению воды, которое придает такие же благоприятные для фауны свойства, как и речное течение.

Однако непрерывный и временами очень усиливающийся поток воды и влекомых наносов в реках создает мощный механический фактор, препятствующий распространению животных.

Организмы, живущие в реке, должны обладать способностью противостоять этому воздействию, чтобы не оказаться снесенными в море.

Представители каспийской фауны, живущие на поверхности грунта и не обладающие никакими средствами борьбы со сносящей силой течения, выбирают такие места реки, в которых наиболее выгодно комбинируется положительный фактор — газовый режим с отрицательным — механической силой сноса, в которых кислорода еще достаточно, но скорости придонного слоя и влечение наносов уже очень малы. Они находят эти условия в зонах пачинающегося, еще незначительного заиления или у самого берега. Однако если потребности к кислороду более высоки, то животному приходится приспосабливаться к более высоким скоростям.

Многие каспийские виды при отсутствии резко выраженных морфологических структур, обеспечивающих противодействие сносу у типичных реобионтов, тем не менее располагают различными приспособлениями к жизни в реке. Одни из них (некоторые понтогаммары, особенно *P. sarsi*, мизиды, например *Metamysis ullskyi*) обладают способностью при помощи расширенных перепоподов быстро зарываться в песок; другие (дикерогаммары, хэтогаммары) прячутся в убежищах среди жестких грунтов и цепляются за их неровности коготками ног; третьи противостоят сносу плоской формой тела (*Jaera*), биссусом (дрейссены) или постройкой на субстрате прикрепленных к нему чехликов. Последнее, осуществляемое особенно корофиидами, представляет собою (как и прирастание к субстрату дрейссен или кордилофоры) в высшей степени эффективное приспособление, обеспечивающее возможность неограниченного, но чисто пассивного (на движущемся субстрате) распространения по рекам.

Следует подчеркнуть эту распространенность приспособлений к жизни в текучей или вообще в подвижной воде среди каспийской фауны в Понтоазовском бассейне. Эта особенность обеспечила широкое расселение каспийских элементов по речным системам Понтокаспия, заслуживающее специального рассмотрения.

### Отношение к температуре

В Понтоазовском бассейне каспийские виды вынуждены переносить очень сильные колебания температуры, присущие вообще мелководьям. Обитатели мелководий должны переносить не только широкий размах колебаний температуры в течение года, но и ее быстрые изменения. Если считать нижним пределом температуру замерзания солоноватых вод, а верхним — температуры, наблюдающиеся в мелководных лиманах (до 30° и выше), то абсолютная амплитуда колебаний превосходит 30°. Вследствие этого каспийская фауна в целом должна быть в высокой степени эвритермичной. При этом следует иметь в виду, что и высокие и низкие температуры каспийцы должны переносить длительное время, так как в южных широтах Понтоазова сильное прогревание мелководий держится долго, а в зимнее время реки, эстуарии и большая часть Азовского моря покрываются на несколько месяцев льдом.

Даже для видов, живущих только в открытом Черном море (среди каспийцев таких видов, собственно говоря, нет, и это применимо лишь

к черноморским популяциям некоторых форм), амплитуда колебаний температуры составляет не менее 20—25°.

Покалуй, только два—три вида действительно полностью избегают температур, близких к нулю — это черноморские сельди, зимующие в Черном море в некотором отдалении от берегов, где температура редко опускается ниже +8, +7°.

Высокая эвритермичность каспийской фауны явствует также и из ее широкого географического распространения. Ареал обитания каспийцев, не считая даже форм, выселившихся за пределы Понтокаспия, охватывает по крайней мере 22° по широте (от южного берега Каспия — 37° с. ш. — до Шексны около 59° с. ш.), т. е. весьма различные климатические зоны.

Но среди вышедших за пределы Понтокаспия каспийских форм на север, в бассейн Северного Полярного моря, распространилось вообще гораздо меньше видов, чем на запад, в Балтийский бассейн. По-видимому, для размножения каспийских форм необходимы некоторые минимальные температуры, которые могут и не встречаться в бассейне Полярного моря.

Период размножения у всех каспийских видов, если он нам известен приходится всегда на теплые месяцы года, но зависит от климата местности и в северных частях бассейна вообще сдвигается на лето. По-видимому, нет ни одного каспийского вида, размножающегося зимой или только поздней осенью.

Все каспийские рыбы, как известно, относятся к группе рыб с весенне-летним икрометанием.<sup>2</sup>

Немногочисленные планктонные формы каспийцев большей частью относятся к летним, появляющимся весной и исчезающим осенью (*Heterosore*, полифемиды); холодолюбивых среди них нет.

Вообще можно сказать, что в каспийский комплекс Понтоазова из фауны Каспия так же «чисто», как и мелководные, отобраны только эвритермичные виды. При этом некоторые из них, вынужденные обитать в Понтоазове только в очень мелководных и сильно прогреваемых водоемах, возможно, должны были приспособиться к более высоким температурам. Ю. М. Марковский (1955) для подтверждения этого указывает, что живущая в дунайских лиманах *Paramysis kessleri sarsi* начинает размножаться лишь при прогреве воды до 16°, в то время как в Каспии размножение этих мизид начинается при 5—6°.

Однако даже *P. k. sarsi* при температуре в 30° начинают частично погибать. Для другой мизиды — *Paramysis kowalewskyi* температура в 32° близка к летальной (Иоффе, 1958). Вообще температуры около 30° и выше каспийские виды переносят плохо.

Таким образом, каспийская фауна в Понтоазове в отношении к температуре ведет себя как эвритермичная фауна умеренного пояса, не обнаружившая никаких признаков ни холодолюбивости, ни stenотермичности в пределах высоких температур.

### Отношение к солености воды

Соленость является важнейшим экологическим фактором для каспийской фауны. В Понтоазовском бассейне величина солености представляет собою основной фактор, определяющий ее распространение в Черном и Азовском морях, лиманах и предустьевых районах.

<sup>2</sup> Белорыбца и каспийский лосось (так же как и ближайший его родич черноморский лосось) размножаются в холодные месяцы года, но это формы арктического происхождения.

Хорошо известно, что основная масса каспийцев избегает относительно соленой воды Черного моря, т. е. солености  $17-18\text{‰}$ , и больше при близком к нормальному (океаническому) составе солей.

Даже соленость открытого Азовского моря — около  $11-12\text{‰}$  — оказывается слишком высокой для многих форм, и максимальное число видов каспийцев наблюдается в наиболее опресненных предустьевых районах и лиманах.

Эта схема распределения каспийской фауны была ясна еще А. А. Остроумову и даже К. Ф. Кесслеру.

Но каспийская фауна в Понтоазовском бассейне не вполне однородна по отношению к солености. При общем тяготении основной массы этой фауны к опресненным районам в ее состав входят виды, выносящие большие или меньшие колебания солености; кроме того, одни тяготеют к вполне опресненным, другие к солоноватым водам.

Но прежде чем подразделять в этом отношении каспийскую фауну на группы, следует уточнить терминологию классификации вод по солености.

По принятой на симпозиуме 1958 г. «Веницианской системе» (Final resolution, 1959), разработанной на основании главным образом работ Редেকে (Redeke, 1933), Великангаса (Välikanges, 1933) и Ремане (Remane, 1934), солености между  $30$  и  $40\text{‰}$  ограничивают эугалинную (настоящую морскую) зону, от солености выше  $40\text{‰}$  начинается гипергалинная (пересоленная) при соленостях ниже  $30\text{‰}$ , вплоть до пресной воды (т. е.  $0.5\text{‰}$ ) — миксогалинная зона (зона смешанной морской и пресноводной воды). В этом большинстве авторов, по-видимому, сходится, но в дальнейшем подразделении обширной зоны миксогалинных, т. е. в широком смысле солоноватых, вод, общепринятой системы не выработано, и некоторые авторы полагают, что для разных морей классификация этих вод должна быть различной.

Мне кажется, что наиболее естественно и соответствует изменению характера населения то подразделение миксогалинных вод, которое было предложено Великангасом и Ремане и при котором воды от  $0.5$  до  $3\text{‰}$  считаются олигогалинными, от  $3$  до  $15-16\text{‰}$  — мезогалинными, от  $15-16$  до  $30\text{‰}$  — полигалинными. При этом собственно солоноватыми следует считать мезогалинные воды, отличающиеся специфическими особенностями в биологии (видовой минимум, расцвет некоторых «типично солоноватоводных» форм). Основываясь на материалах по Балтийскому морю, эти авторы подразделяют солоноватоводную зону еще на две подзоны:  $\beta$ , или мейомезогалинную, — между  $3$  и  $8-10\text{‰}$  и  $\alpha$ , или плейомезогалинную, — между  $8-10$  и  $15-16\text{‰}$ .

Позже Ремане (Remane, 1958b) передвинул верхнюю границу мезогалинных вод на соленость  $18\text{‰}$ . В «Венецианской системе» также принимается деление миксогалинных вод на олиго-, мезо- и полигалинные, но мезогалинная принимается в пределах между  $5$  и  $18\text{‰}$ .

Материалы по распределению фауны в Азовском море и лиманах показывают, что принятое Великангасом и Ремане подразделение солоноватых вод в общем подходит и для Понтоазовского бассейна. Пограничные солености, при которых происходит изменение характера фауны (сильное возрастание или убывание числа видов, появление или исчезновение новых групп), близки к тем, которые установлены для Балтики. Верхняя граница мезогалинной зоны ближе к первоначально установленной Ремане: фауна сильно изменяется при переходе от Азовского моря (с соленостью до  $11-12\text{‰}$ ) к Черному (с соленостью не менее  $17-$

18‰), которое относится, на мой взгляд, уже к полигалинной зоне, имея значительно более ясно выраженный морской характер. Это, по-видимому, заметил и Экман (Ekman, 1953), считавший воды с соленостью выше 17 (20?)‰ уже морскими.

Принимаемая мною система дана в табл. 3.

Таблица 3

Схема подразделения солоноватых (миксогалинных)  
вод в Понтоазовском бассейне

Зона	Подзона	Соленость, S ‰
Пресноводная.	—	0—0,5
Олигогалинная или слабосоленоватая.	—	0,5—3(2)
Мезогалинная или собственно соло- новатая	Мейомезогалин- ная или ниже- солончатая.	3(2)—8(10)
	Плейомезогалин- ная или верх- несолоноватая.	8(10)— около 45
Полигалинная или сильносоленова- тая.		Около 15—30

Наиболее ярко выражены характерные и своеобразные особенности солоноватых вод, заставившие Ремане (1934, 1958b) назвать их «парадоксальными», в нижнесолоноватой подзоне. Это достаточно четко выражено и в Балтийском, и в Азовском морях, несмотря на резкие различия между этими водоемами.

Подавленная часть каспийской фауны в Понтоазовском бассейне обитает в миксогалинных водах. Однако есть некоторые эвригалинные виды, способные выходить за их пределы. К широко эвригалинным — «голеэвригалинным» видам вообще можно относить такие, которые выносят колебания солености от близкой к нулю (менее 0,5‰, как в пресных водах) до средней океанической (около 35‰) при нормальном морском составе солей.

Среди каспийской фауны по имеющимся наблюдениям можно, пожалуй, выделить только 2 таких вида: гидроида кордилофору и бычка *Proterorhinus marmoratus*, — которые могут постоянно жить и в реках, и в Сивашах (сильно осолоненных лиманах Азовского моря), при соленостях, близких к океаническим. Кордилофора доходит в Сивашах до зоны с 37—38‰ (20‰ хлора), т. е. осолоненной больше, чем океан (Воробьев, 1940). По Роху (Roch, 1924), она выносит в опытах соленость до 35‰.

К числу таких эвригалинных форм можно отнести и 2 проходные рыбы — белугу и севрюгу, относительно которых известно, что они проникли в Средиземное море, соленость которого около 38‰.

Можно относить к группе, так сказать, эвригалинных «в понтоазовских масштабах» те виды, которые обитают и в реках, и в Черном море при нормальной его солености, т. е. распространяются по соленому спектру от олигогалинных до полигалинных вод.

Если сузить таким образом понятие эвригалинности, то в группу эвригалинных попадут все проходные рыбы, постоянно (кроме периода размножения) обитающие в Черном море: осетр, шип, черноморская сельдь, пузанок, колюшка, шемая, а также несколько видов бычков: *Neogobius fluviatilis*, *N. melanostomus*, *Mesogobius batrachocephalus*, по-видимому, и *N. syrman*, *M. gymnotrachelus*, *N. platyrostris*. Последний живет на галечных грунтах в условиях полной черноморской солености, но в совершенно пресной воде горных рек живет речная морфа этого же вида (*N. p. cyrius*). Поэтому этот вид в целом может считаться эвригалинным.

Из перечисленных рыб некоторые найдены и при соленостях, превышающих черноморскую. Так, первые 3 вида бычков найдены в Босфоре и, по Е. П. Сластененко (1938 б), даже в Мраморном море, соленость которого около 24‰; а *N. fluviatilis* заходит в Сев. Сиваш (не менее 20—25‰ — Воробьев, 1940).

Наконец, к числу эвригалинных при такой точке зрения следует отнести и 2 вида каспийских ракообразных, встречаемых и в реках и в Черном море: *Pontogammarus macoticus* и *Hemimysis anomala*.

По-видимому, к этой же группе можно отнести еще бокоплавов *Gmelina costata* и *Pontogammarus aralensis*. Первый известен из Дуная, но найден и в Черном море (хотя и в районе его устьев, но среди чисто морской фауны). Второй в Понтоазовском бассейне был указан лишь для Дона А. В. Мартыновым (1924а) и А. Л. Бенингом (1936). Но в Аральском море (где это единственное каспийское ракообразное) он очень многочислен, а в Северном Каспии проникал в Мертвый Култук и даже Кайдак, где выносил соленость до 41‰, при которой (и уже при более низкой) исчезали все остальные каспийцы (Бенинг, 1937б, 1941б). Правда, эвригалинность в условиях Каспия, как я покажу ниже, еще вовсе не означает эвригалинности в условиях Понтоазова. Но, по-видимому, указанный В. П. Воробьевым для Сивашей при соленостях приблизительно до 27‰ (15‰ хлора) *Pontogammarus crassus* есть *P. aralensis*, так как первый, вообще сравнительно редкий вид, нигде в Понтоазове при высоких соленостях и даже в мезогалинной воде встречен не был.

Таким образом, в группу эвригалинных входят всего 19—20 видов, из которых 15 — рыбы.

Следует, однако, различать среди них 8 видов проходных рыб, «разноводных» форм, в жизни которых закономерно чередуется обитание в полигалинной или для азовских стад — мезогалинной) и пресной воде. Остальные же 11 видов всю жизнь могут проводить и размножаться при любых соленостях, от речной до черноморской, за исключением *N. platyrostris*, образующего пресноводную и морскую морфы.

Но большая часть каспийских видов не может быть отнесена к эвригалинным формам, так как встречается не при всех соленостях от пресной воды до полигалинной, не доходит до одного или до обоих концов понтоазовского «солевого спектра». Вместе с тем многие из них не могут собственно считаться стеногалинными, так как выносят все же значительные колебания солености. Здесь можно различать формы полигалинные, мезогалинные, олигогалинные и пресноводные, причем во многих случаях, особенно при выносливости к колебаниям солености, определение галинности вида становится возможным только при наличии данных о его количестве или частоте встречаемости при различных значениях солености. Так, мезогалинным видом можно назвать такой вид, который, хотя и встречается от олиго- до полигалинной зоны, но чаще



всего и в наибольшем количестве — в мезогалинных водах. При этом многие эвригалинные виды тоже попадут в одну из перечисленных групп; возможно даже, что среди них и не окажется совершенно «равнодушных к солености» и каждый из них имеет свою, хотя бы и растянутую, зону солевого оптимума.

При таком, так сказать, количественном подходе к определению отношения к солености терминология оказывается достаточно точной, и мы избегаем тех недоразумений, о которых говорит Ремане (Remane, 1958b).<sup>3</sup>

Правда, во многих случаях, особенно для более редко встречающихся видов, мы не располагаем данными об их распространении и количестве и в таких случаях вынуждены пользоваться только данными о фактах нахождения, которые могут характеризовать отношение к солености только при большей или меньшей стеногалинности вида.

Полигалинными организмами следует считать такие виды, которые обитают только в полигалинных водах или, если и выходят за их пределы в мезогалинные (или гипергалинные), то максимум распространенности дают в зоне полигалинной. В последнюю в Понтоазовском бассейне входит открытое Черное море и осолоненные свыше 15‰, но не выше 30‰ лиманы.

Настоящих полигалинных видов среди каспийцев в Понтоазовском бассейне, по-видимому, нет. Едва ли таковыми окажутся эвригалинные бычки, галопатия которых пока неизвестна. Можно говорить лишь о полигалинных, точнее черноморских, популяциях, в некоторых случаях сформировавшихся в морфы, как *Neogobius platyrostris*, или, может быть, даже подвиды, как черноморская белуга *Huso huso ponticus* (Сальников и Малятский, 1934).

В этом отношении каспийские виды сильно отличаются от средиземноморской фауны. В большинстве средиземноморские виды в Понтоазове именно полигалинны в полном смысле этого слова, т. е. не заходят ниже пределов полигалинной зоны.

Как известно, при переходе в мезогалинные воды Азовского моря число средиземноморских видов резко падает, по многим группам в пять-десять раз. В Азовское море проникает едва ли и одна пятая часть средиземноморцев из Черного. Из тех же, которые обитают в Азовском море, многие обнаруживают чрезвычайно большую выносливость к высоким соленостям. В сильно осолоненных кубанских лиманах, где каспийцы почти совершенно отсутствуют, обитает довольно много средиземноморских видов, и некоторые из них развиваются в массах. В Сивашах некоторые средиземноморцы проникают в области значительно большего осолонения, чем самые эвригалинные каспийцы: так, моллюски синдесмия и кардиум доходят до солености в 30—35‰ хлора, *Gammarus locusta*, *Nereis diversicolor* — почти до 40‰ и *Hydrobia ventrosa* — до 50‰ хлора; столь же выносливы 2—3 вида бычков, атерина, кефали (последние почти до 60‰ хлора). Интересно, что такую же выносливость к высоким соленостям показывают многие из этих форм и в Каспийском море, несмотря на особый

<sup>3</sup> Ремане, указывая на трудность правильного наименования эвригалинного вида, встреченного в различных солевых зонах, предлагает для организмов термины галобий (=морской), лимнобий (=пресноводный) и гифальмиробий (=солонатоводный), соглашаясь только прибавлять к ним указание зоны, до которой доходит вид (например, морской-олигогалинный), а для более стеногалинных форм — выражения эугалобий, мезогалобий, олигогалобий. Может быть, эти термины действительно лучше, но мне кажется, что можно сохранить общепринятую терминологию, если иметь в виду не просто факт нахождения в определенной зоне, а именно оптимальную соленость.

состав солей в его воде. В Мертвом Култуке и Кайдаке наиболее распространены были именно средиземноморские атерина,<sup>4</sup> игла, *Calanipeda*, *Pomatoschistus*, доходившие до соленостей 40—46‰ (Бенинг, 1937а; Расс, 1939); еще выносливее оказывался здесь моллюск кардиум, найденный даже при большем осолонении, чем в Сивашах — свыше 50‰ хлора (Бенинг, 1937б; Расс, 1939). Переселенный в Каспий нереис свободно выдерживает каспийскую воду до 40‰ и более (Карневич и Осадчих, 1952). Названные виды вместе с тем очень выносливы и к понижению солености; некоторые из них свободно заселяют и совершенно пресные воды (атерина, игла, *Calanipeda*, *Pomatoschistus*). Это действительно в полном смысле эвригалинные формы, выносливые к изменениям как суммы солей (т. е. осмотического давления), так и состава солей.

Мезогалинными видами следует считать такие, которые или обитают только в мезогалинных водах, т. е. при солености между 2—3 и 15‰, или в этих солевых пределах наиболее распространены и многочисленны, т. е. находят оптимум. Среди каспийской фауны несомненно есть мезогалинные формы и даже солоноватоводные в узком смысле, т. е. дающие максимум в «типично солоноватой» (мейомезогалипной) воде с соленостью от 2—3 до 8‰.

Большинство мезогалинных видов как каспийского, так и средиземноморского происхождения обычно вообще выносит значительные колебания солености, т. е. вместе с тем более или менее эвригалинно. Мезогалинность выявляется тогда, когда кривая галопатии или график экологического ареала дает максимум встречаемости или обилия при некоторых «средних» соленостях, лежащих в указанных пределах.<sup>5</sup> Такие графики, построенные на основании больших материалов, давали бы даже больше, чем примитивные эксперименты по выживаемости, если бы была уверенность, что не сказывается влияние других факторов. К сожалению, данные для их построения у меня очень скудны и имеются, и то в виде средних цифр, лишь для немногих видов.

К мезогалинным формам каспийцев относятся прежде всего указанные мною выше в числе эвригалинных кордилофора и азовский понтогаммар *Pontogammarus maeoticus*.

Мезогалинность кордилофоры широко известна. Рош (Roch, 1924) на основании своих опытов считает, что солевой оптимум для этого гидроида соответствует вообще 0.3—10‰, но особенно 1—5‰. Немного более высокие границы солевого оптимума — 2.1—7.6‰ — дает Кинне (Kinne, 1956). При таких соленостях гидроид в природе встречается наиболее часто и в наибольшем количестве.<sup>6</sup> Шульце (Schultze, 1923) также пишет, что кордилофора образует в солоноватой воде наиболее разветвленные колонии с наибольшим числом гонофоров. Количественные данные по Понтоазовскому бассейну очень недостаточны, так как кордилофора, предпочитаю-

<sup>4</sup> По опытам Пора (Pora, 1938), атерины, живущие у берегов Румынии, в условиях опытов имели солевой оптимум при 12—20‰. Однако при 1‰, как и при 40‰, они довольно быстро погибали, из чего Пора заключает, что восточная форма атерины физиологически отличается от румынской (более вынослива к колебаниям солености).

<sup>5</sup> Некоторые из указанных выше высокоэвригалинных средиземноморцев по их явному наибольшему процветанию в мезогалинных водах считаются многими авторами «типично солоноватоводными».

<sup>6</sup> Однако в условиях опыта Кинне получил для кордилофоры оптимум в 16.7‰; при этой солености рост и размножение, а также подвижность гидрантов были наивысшими. Кинне предполагает, что в природе при повышенной солености кордилофора не выдерживает конкуренции с другими гидроидами. Однако это предположение ничем не обосновано.

щая селиться на подводных предметах, образуя обрастания, в дночерпатель вообще попадает редко. Все же можно указать, что по дночерпательным данным (М.-Болтовской, 1937; Воробьев, 1949) наибольшая средняя биомасса этого гидроида наблюдалась в кардиевом биоценозе Таганрогского залива, приблизительно при  $8-10\text{‰}$ , а наибольшая «розовая» биомасса ( $55.45 \text{ г/м}^2$ ) — при солености около  $7.5\text{‰}$ , т. е. в мезогалинных водах. Кордилофора очень вынослива к изменению состава солей, так как в массовых количествах была в 1938—1939 гг. распространена в Манычском—Веселовском водохранилище, лежащем в долине Маныча в 50 км от впадения его в Дон и наполненном солоноватой водой с соленостью, колебавшейся в разных местах водоема между 7 и  $15-22\text{‰}$ , при очень своеобразном составе солей типа континентальных озер (роль сульфатов еще выше, чем в аральской воде, хлорный коэффициент =  $3.7-4$ ).

Мезогалинность азовского понтогаммара доказывается колоссальным развитием этого рачка в прибрежном песке открытых частей Азовского моря, а также Днепровско-Бугского и Днестровского лиманов, где его средняя численность составляет десятки тысяч экземпляров, а биомасса сотни грамм на  $1 \text{ м}^2$ . В Черном море этот понтогаммар на песчаном побережье обитает тоже, но встречается или единичными экземплярами на  $1 \text{ м}^2$ , как у берегов Румынии (Căgăușu, 1937a), или, как у берегов Крыма, десятками и сотнями, с биомассой в несколько грамм на  $1 \text{ м}^2$  (Мокиевский, 1949). В пресных же водах его еще меньше. Правда, Ю. М. Марковский (1953б, 1954б) указывает, что в Днестровском лимане азовский понтогаммар встречается в приблизительно одинаковом количестве при любых соленостях от пресной воды до  $9\text{‰}$  хлора, но в Днепровском он дает максимальное обилие в олигогалинной воде с  $1-1.5\text{‰}$ . По моим же наблюдениям, этот вид в Таганрогском заливе сильно убывает в количестве и при полном опреснении очень малочислен.

К мезогалинным формам относится также меризия, медузы и гидроиды которой были находимы до сих пор только в водах, осолоненных не менее чем до мезогалинности. Наиболее распространена она в Азовском море и солоноватых лиманах, вместе с тем, как и кордилофора, проникает и в сильно осолоненные, до  $17.6\text{‰}$  хлора, кубанские лиманы (Куделина, 1930; Харин, 1939) и в Сиваши не менее чем до  $15\text{‰}$  хлора. Гидроиды в опытах М. В. Пальчиковой-Остроумовой (1925) жили до двух месяцев в воде с соленостью  $15\text{‰}$ , но погибли в результате мацерации при солености ниже  $4.5\text{‰}$ . По А. Валканову (1957), меризии в болгарских водах обитают при  $3-18\text{‰}$ .

Выше упоминалось, что меризия встречалась в Черном море и даже в Средиземном. Таким образом, эта форма явно избегает пресных вод, но обладает большой выносливостью к осолонению, в наибольших же количествах указывается («в массах») именно для вод в широком смысле мезогалинных. Но данных по обилию, подтверждающих мезогалинность меризии, нет.

Следует учесть нахождение медузок каспийских меризий С. Я. Вейсигом (1928) и в совершенно пресной воде рек Южного Каспия, причем, по мнению этого автора, медузки пропикли в реки активно.<sup>7</sup>

Из черьсей ясно выраженную склонность к мезогалинной зоне в Таганрогском заливе обнаруживает полихета *Hypnionella kowalewskyi*. По кривой

<sup>7</sup> И. И. Канаев (1949), отождествляющий каспийскую и азовско-черноморскую меризии, считает это указание С. Я. Вейсига свидетельством того, что они живут и в пресных водах, и предполагает, что к меризиям же относится медуза, найденная в Дону К. К. Сент-Илером (1927).

галопатии (рис. 3)<sup>8</sup> в Таганрогском заливе максимум биомассы (средней на биоценоз) этого червя, вообще чрезвычайно многочисленного в донском эстуарном районе, приходится на «типично солоноватую» зону, с соленостями между 3.6 и 8.1‰ (2—4.5‰ хлора). При повышении солености эта полихета быстро убывает и в биоценозах открытого моря уже единична. В олигогалинной зоне ее количество и распространенность тоже сильно падают, но в совершенно пресных водах дельты Дона вновь возрастают, хотя далеко не в такой степени, как в мезогалинных. Таким образом, на олигогалинную зону приходится минимум кривой галопатии. Причины

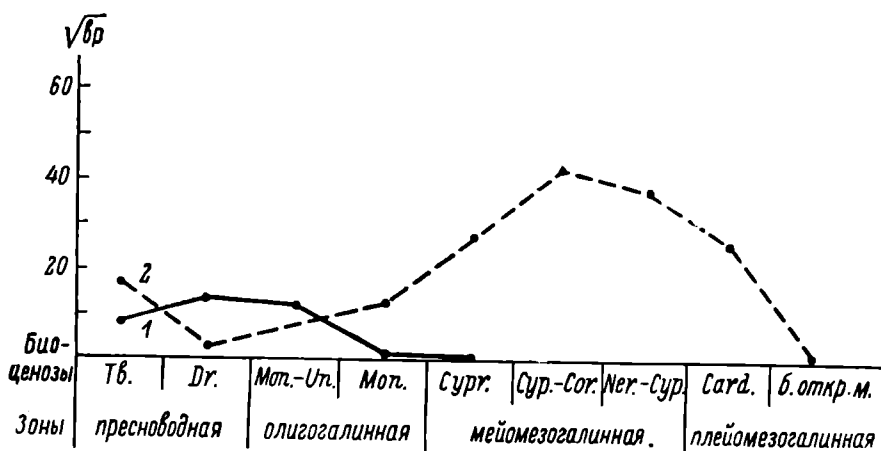


Рис. 3. Галопатия *Archaeobdella* (1) и *Nyraniola* (2) в Донском эстуарии.

Биоценозы: Tb. — Tubificidae (дельта Дона); Dr. — Dreissena (подводная дельта Дона); Mon. — Monodacna; Un. — Unionidae; Cypr. — Cyprideis; Cor. — Corophium; Ner. — Nereis; Card. — Cardium; б. откр. м. — биоценозы открытого моря.

этого минимума не могут объяснить другие гидрологические факторы (грунт, газовый режим); по всей вероятности, они заключаются в факторах биоценологических. В олигогалинной зоне широко распространена хищная каспийская пиявка *Archaeobdella*, которая питается амфаретидами, на что указывали еще О. А. Гримм (1876, 1877) и А. О. Ковалевский (1896), причем именно более мелкими *Nyraniola*. Эта пиявка — специализированный монофаг, и его влияние на количество своей жертвы может быть хорошо заметно. Действительно, количество обоих червей находится в обратном отношении, как видно из прилагаемого графика (рис. 3).

Интересно, что в Днепровско-Бугском лимане, по Ю. М. Марковскому, *Nyraniola* оказывается приуроченной к более низким соленостям. Как видно из соответствующего графика «экологического ареала» (рис. 4), эта полихета дает наибольшие биомассы (более 1.5 г/м<sup>2</sup>) в интервале между 0.5 и 3.5‰. Получается, что ее солевой оптимум лежит примерно на границе между олигогалинной и мезогалинной зонами.

<sup>8</sup> На этом и других графиках по Донскому эстуарию даются индексы плотности ( $\sqrt{b\rho}$ , где  $b$  — средняя биомасса в г/м<sup>2</sup> и  $\rho$  — встречаемость в %) или кв. корень из средней биомассы в г/м<sup>2</sup> ( $\sqrt{b}$ ) для рассматриваемых видов по отдельным донным биоценозам, описанным в моих работах (М.-Болтовской, 1937, 1940) и расположенным в порядке возрастания солености их мест обитания. Ниже (на стр. 139) о них говорится подробнее. Первые два биоценоза относятся к дельте Дона, а именно ее основным рукавам и подводной части (практически еще пресноводной), остальные — к Таганрогскому заливу.

Вероятно, мезогалинной является и мшанка *Victorella paxida*,<sup>9</sup> но об этом нет никаких данных, кроме того, что она пока указана лишь для солоноватых вод Палеостомы (Зиверт, 1931) и Болгарии (Валканов, 1935/36, 1957).

Из моллюсков к числу мезогалинных следует отнести *Theodoxus palasi*,<sup>10</sup> известного до сих пор только из Азовского моря и Кубанских лиманов, в которых, по Н. И. Харину (1939), обычен даже при 11—14‰.

Мезогалинными, судя по распространению, являются также все каспийские полифемиды. Все 4 вида — *Cercopagis*, *Evadne trigona*, *E. maeotica* и *E. anonyx* — до сих пор найдены

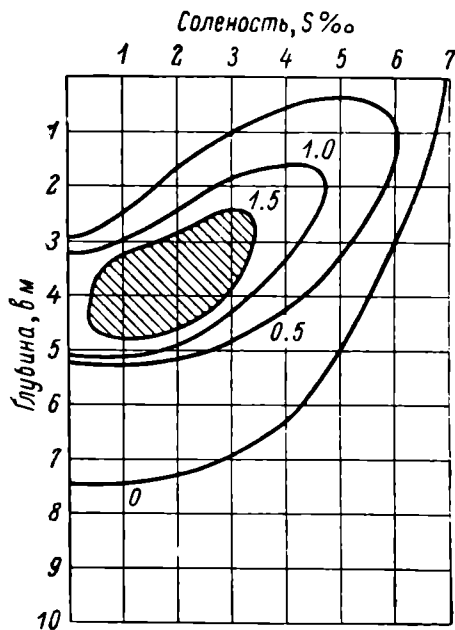


Рис. 4. Экологический ареал *Нурапиолы* в Днепровско-Бугском лимане. (По Ю. М. Марковскому).

Цифры у изолиний обозначают среднюю биомассу в г/м².

давая максимум при 1—2.5‰. Но в Болгарии, по А. Валканову (1957), он встречался при солёности не менее 3‰. Таким образом, в настоящее время трудно окончательно решить вопрос о галопатии этих форм, но надо заметить, что для выяснения отношения вида к солёности по его распределению наиболее подходит Азовское море. Здесь, а особенно в обширном Таганрогском заливе, солёность возрастает постепенно, изогалины раздвинуты и все солевые зоны хорошо выражены. В Азовском море *Cercopagis* даёт довольно определённую локализацию именно в мезогалинных водах, почти не распространяясь за пределы 9—10‰, но и в небольшом количестве заходя в олигогалинные. Большой ареал охватывает *E. trigona*, заселяющая все море (т. е. солёности до 12‰).

Из амфипод к числу мезогалинных форм следует отнести также *Cardiophilus baeri* и *Gmelina pusilla*.

<sup>9</sup> Добавим, что эта мшанка, распространившаяся вообще и за пределы Понтокаспия, обитает в эстуарии одной речки во Франции, в бассейне Средиземного моря, как указывают Пети и Рюлье (Petit et Rullier, 1956), при солёностях 6—9‰, т. е. в мезогалинных водах.

<sup>10</sup> Однако условно, учитывая сказанное о видах этого рода на стр. 72.

только в Азовском море с солоноватыми частями Таганрогского залива и в лиманах северного и западного Причерноморья. Ни один из этих видов не входит в реки и не выходит в Чёрное море, если не считать случаев выпоса в поверхностные слои последнего недалеко от Очакова (Загоровский, 1925).

Однако *Cercopagis* и *E. trigona* найдены (Марковский и Мирошниченко, 1927) в олигогалинной зоне Бугского лимана (выше Николаева), а Якубисяк (Jakubisiak, 1938a) указывает «*E. cornigera Pengo*» (очевидно, под этим именем он подразумевает *E. maeotica*) в лимане Сиут-Гель — с почти пресной водой.

Наконец, М. Л. Пидгайко (1955) обнаружила *E. maeotica* и в совершенно пресных дунайских лиманах. По «экологическому ареалу», построенному Ю. М. Марковским (1954б) для *Cercopagis pengoi* в Днепровско-Бугском лимане (рис. 9), этот вид оказывается здесь преимущественно олигогалинным,

Первый в Таганрогском заливе появляется только в западных частях, одновременно с кардиумом, с которым он связан. Здесь и по всему Азовскому морю он очень част и многочислен. В Черном море встречен у Карадага (на дне, вне моллюсков), хотя тоже нередко, и у румынских берегов. В олигогалинных и пресных водах не указан, но его нахождение в монодакне говорит о том, что в таких водах он тоже встречается.

*Gmelina pusilla*, в Таганрогском заливе очень распространенная, дает кривую галопатии с явственным максимумом в «типично солоноватой» воде (рис. 5), на основании чего ее можно отнести к мезогалинным видам. Правда, здесь опять наблюдается расхождение с данными по Днепровскому лиману, где она предпочитает пресные воды (Марковский, 1954б), но там

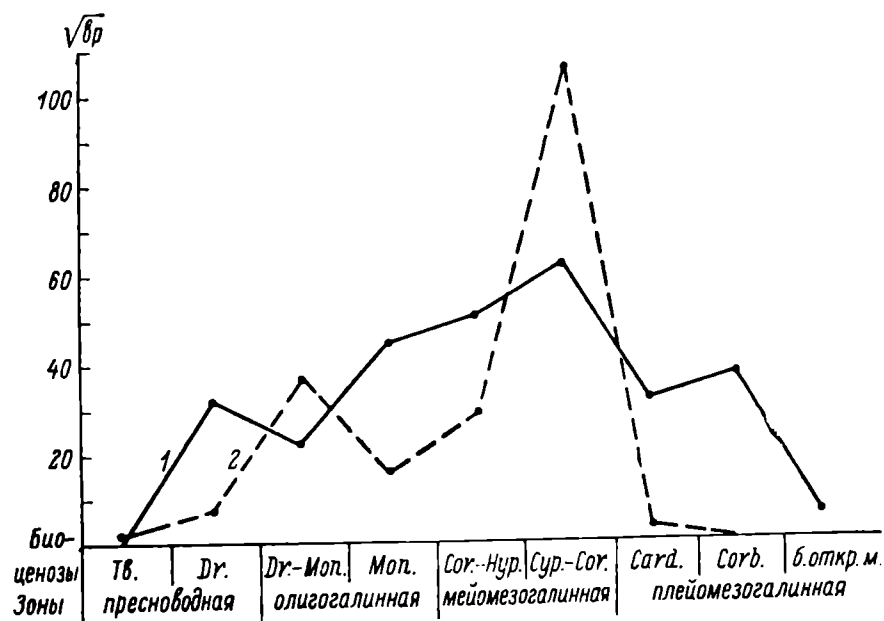


Рис. 5. Галопатия некоторых мезогалинных видов в Донском эстуарии.

1 — *Pterocuma pectinata*; 2 — *Gmelina pusilla*; Мол. — *Hypaniola*; Сол. — *Corbulomys*. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.

эта форма немногочисленна, и поэтому данные по Таганрогскому заливу, к тому же количественные, более достоверны.

Другие амфиподы или редко встречаются, или отсутствуют в мезогалинных водах. Для некоторых из них, встречающихся в открытом Азовском (*Pontogammarus weidmanni*) или даже в Черном море (*Gmelina costata*), нет достаточных данных для суждения об их галопатии.

Среди мизид единственный вид, который может быть отнесен к мезогалинным, это *Hemimysis serrata*, найденная в небольшом количестве в открытом Черном море и в значительно большем — в Азовском (Резниченко, 1959).

Среди кумовых мезогалинным видом, по многим данным, следует считать *Pterocuma pectinata* и, может быть, *Stenocuma graciloides*.

Первый вид отличается вообще необычайно широким распространением, особенно в Азовском море, где присутствует во всех без исключения биоценозах, но обычно в незначительном количестве. Кривая его галопатии показывает максимум между 5.4 и 9‰ (рис. 5). Он проникает в пресные воды, но в очень небольшом числе; в соленые лиманы и Черное море не входит.

Второй вид в Таганрогском заливе вообще единичен. Оба эти вида, по Ю. М. Марковскому, в Днепровско-Бугской системе опять-таки имеют несколько иное отношение к солености, а именно дают максимум между 1.5 и 3‰, однако количественных данных он по ним не приводит.

Из декапод мезогалинным считается широколапый рак *Astacus pachypus*, который обитает преимущественно в солоноватых водах (Бирштейн и Виноградов, 1934), хотя встречается и в пресных.

Из рыб мезогалинными следует считать азовскую сельдь, тюльку, морского судака. Азовская сельдь имеет главным местопребыванием Азовское море и черноморские лиманы, хотя бывает и в Черном море у берегов Румынии и Болгарии. Тюлька распространена гораздо шире и входит в реки, но в открытом Черном море отсутствует, а главная масса ее держится в северных частях Азовского моря, особенно в Таганрогском заливе, и в Днепровско-Бугском лимане. В этом же лимане живет и морской судак, лишь частично выходящий и в Одесский залив. Из бычков мезогалинными, по-видимому, являются *Benthophilus ctenol.-magistri*, *B. stellatus*, *Knipowitschia*, *Neogobius ratan*, живущие почти исключительно в Азовском море и лиманах. Всего более или менее несомненно мезогалинных рыб насчитывается 7 видов.

Итак, можно указать в общем около 22 видов, для которых мезогалинность может считаться установленной или очень вероятной:

- |   |  |
|---|--|
| 1. <i>Cordylophora caspia</i> Pall.     | 12. <i>Hemimysis serrata</i> Băc.                |
| 2. <i>Moerisia maeotica</i> (Ostr.)     | 13. <i>Pterocuma pectinata</i> Sow.              |
| 3. <i>Hypaniola kowalewskyi</i> (Gr.)   | 14. <i>Stenocuma graciloides</i> G. Sars         |
| 4. <i>Theodoxus pallasi</i> Lndh.       | 15. <i>Astacus pachypus</i> Rathke               |
| 5. <i>Cercopagis pengoi</i> Ostr.       | 16. <i>Caspialosa brashnikowi maeotica</i> (Gr.) |
| 6. <i>Evadne trigona</i> G. Sars        | 17. <i>Clupeonella delicatula</i> (Nord.)        |
| 7. <i>E. maeotica</i> (Pengo)           | 18. <i>Lucioperca marina</i> Cuv. et Val.        |
| 8. <i>E. anonyx</i> G. Sars             | 19. <i>Neogobius ratan</i> (Nord.)               |
| 9. <i>Cardiophilus baeri</i> G. Sars    | 20. <i>Knipowitschia longicaudata</i> (Kessl.)   |
| 10. <i>Gmelina pusilla</i> G. Sars      | 21. <i>Benthophilus stellatus</i> (Savv.)        |
| 11. <i>Pontogammarus maeoticus</i> Sow. | 22. <i>B. ctenolepidus magistri</i> Il.          |

Таким образом, среди каспийской фауны в Понтоазовском бассейне есть группа форм, которые можно назвать собственно солоноватоводными в том смысле, в котором обычно применяется этот термин. Эта группа составляет по числу видов около  $\frac{1}{6}$  всей фауны; возможно, что при выявлении галопатии невыясненных в этом отношении форм эта группа несколько увеличится, но не подлежит сомнению, что она составляет значительное меньшинство. Основная масса каспийских видов, как я покажу ниже, должна считаться олигогалинной или пресноводной.

При этом следует обратить внимание на то, что даже мезогалинные виды, как правило, встречаются также и в почти пресных водах бассейна. Виды, живущие вообще в море или солоноватых лиманах, обычно рано или поздно были находимы, хотя бы и в небольшом количестве, в пресных водах. Долгое время не находили в пресных водах полифемид. Естественно, что эти планктонные формы не могут активно вселяться в реки, и их распространение вообще затруднено вследствие отсутствия эфиппиев: они образуют падающие на дно покоящиеся яйца (Бенинг, 1941а). Но в пресной воде они могут жить, что было доказано в нескольких случаях за последнее десятилетие. *Evadne maeotica*, как я упоминал, найдена в пресных лиманах дельты Дуная, где она могла остаться в качестве реликта. Живых размножающихся *E. maeotica* я находил в августе 1949 г. в дельте Дона после нагонных штормов, но уже в совершенно пресной воде. Но

полифемиды, видимо, проникают в пресную воду не только пассивно. *Cercopagis* и *E. trigona* (= *Podon ovum*) неоднократно указываются Ю. М. Марковским (1954б) для восточных частей Днепровского лимана при соленостях между 0.006 и 0.5‰, т. е. в пресной воде; для *Cercopagis* это видно и по его «экологическому ареалу» (рис. 9).

Как указывалось выше, пока не найдены в пресных водах понтоазовские меризии (хотя каспийские найдены) и *Cardiophilus* (хотя он найден в монодакне, живущей также в пресной воде). Нет также пока никаких указаний на обитание в пресной воде *Eurytemora grimmeri*, но об этом редко встречающемся виде вообще нет никаких сведений, кроме того, что он найден в Днепровском лимане.

Из каспийских рыб обитают только в солоноватых водах и постоянно не живут в пресных лишь азовская сельдь *Alosa brashnikovi maecotica* и морской судак. Однако первая единично попадает в пресных водах и для второго есть указание, что он «изредка входит в устье Днепра и Буга» (Берг, 1948—1949).

Олигогалинными следует считать виды, которые или совершенно не встречаются в мезо- и полигалинных водах, или имеют оптимум (дают наибольшее обилие) в олигогалинной воде.

К олигогалинным тесно примыкают виды, которые имеют оптимум в совершенно пресной воде и которых можно, таким образом, считать экологически пресноводными.<sup>11</sup>

К этим двум группам относится большая часть каспийской фауны в Понтоазовском бассейне.

Я буду рассматривать их вместе, так как их разграничение часто затруднительно. Во многих случаях трудно решить, считать ли изучаемый вид олигогалинным или пресноводным. Когда вид дает максимум встречаемости или обилия в олигогалинной зоне, он может убывать по направлению к реке в силу специфических свойств проточных водоемов, а не вследствие уменьшения солености. В таких случаях мы сравниваем водоем морского или лиманского характера с рекой, в которой некоторые каспийцы уживаются плохо. Что дело нередко заключается именно в речном гидрологическом режиме, а не в солености, доказывают обилием некоторых отсутствующих в реке форм в пресных крупных озерах системы Дуная и Днестра. Однако большинство озер оказывается неблагоприятным для каспийцев уже по другой причине — вследствие тяжелого газового режима.

Наблюдаются и обратные соотношения. В донской системе есть ряд видов, найденных в дельте Дона и на мелководьях подводной дельты, но отсутствующих в несколько более глубокой предустьевой полосе залива, почти не отличающейся по солености. По-видимому, это объясняется другим составом грунта и газовым режимом. Те же виды в Днепровской или Днестровской системах оказываются широко распространенными в лиманах. Впрочем, изучение распределения каспийской фауны по отношению к солености показывает, что у ряда видов оно неодинаково в разных эстуарных системах. Выше уже упоминалось, что *Hypaniola* и *Cercopagis* в Днепровской системе оказываются менее выносливыми к солености, чем в Азовско-Донской. Вообще вполне мезогалинных видов в Днепровско-Бугской системе Ю. М. Марковский не выделяет. В своей книге (1954б, табл. 6, стр. 23), подразделяя каспийцев на группы по галинности, он выделяет группу форм, имеющих максимум развития при 1.5—

<sup>11</sup> Пресная вода в Понтоазовском бассейне далеко не лишена солей (не агалина), но содержит их обычно в количестве около 0.2—0.4‰.



3‰ (и среди них различает «мезогалинных», обитающих при соленостях от 0.5 до 5‰, и «эвригалинных», обитающих при 0.5—8‰). Выделенные мною мезогалинные виды беспозвоночных большей частью оказываются у Ю. М. Марковского в этой группе, т. е. в сущности олигогалинными.

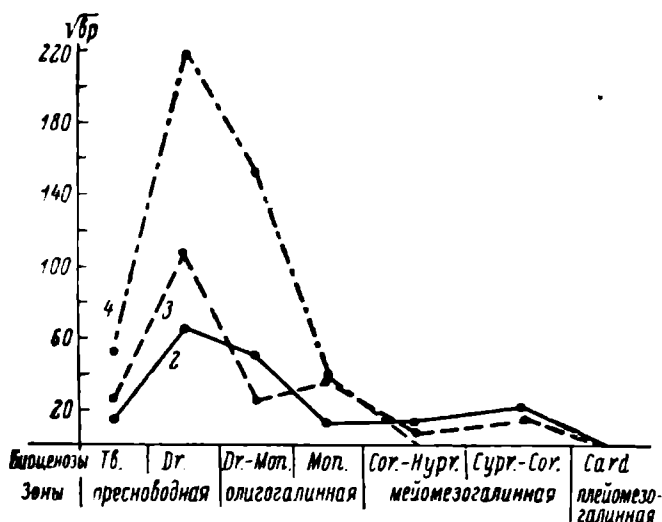
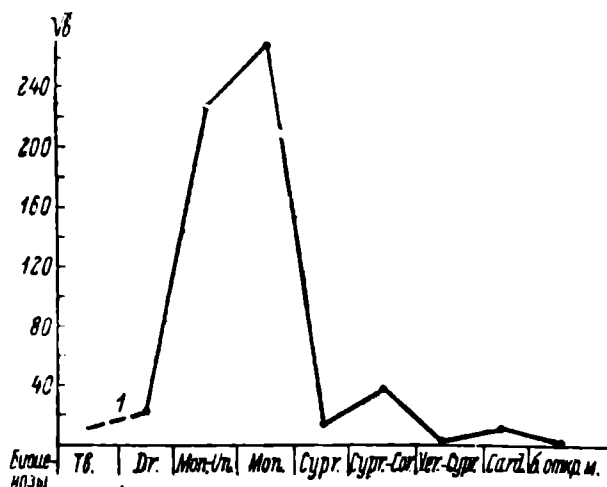


Рис. 6. Галопатия некоторых олигогалинных каспийских видов в Донском эстуарии.

1 — *Monodactyla colorata*; 2 — *Corophium curvispinum*; 3 — *Stenocuma tenuicauda*; 4 — *Pterocuma bowinshyi*.

Остальные обозначения те же, что на рис. 3 и 5.

Среди обширной группы олигогалинно-пресноводных видов, видимо, все-таки есть более солелюбивые, которых можно считать олигогалинными *sensu stricto*. Несмотря на то, что во многих случаях трудно разграничить влияние разных факторов, для некоторых видов явное повышение обилия при соленостях олигогалинной зоны не вызывает сомнения.

К числу таких явственно олигогалинных видов относится *Monodactyla colorata*, как это хорошо видно по рис. 6 и 7, дающим для разных районов весьма сходную картину. Другая монодакна — *M. pontica* — экологически чисто пресноводный вид. Для дунайских (живущих в лиманах) популяций *M. pontica* уже 1—1.5‰ хлоридов (что соответствует около 1.8—2.7‰ солености) оказываются летальными (Марковский, 1955).

Таким образом, выходит, что в Днепровской системе каспийская фауна вообще более олигогалинна, менее вынослива к солености. Марковский считал, что не только в Днепровской, но еще более в Днестровской и Дунайской (вообще в западно-черноморских) системах каспийская фауна несколько менее вынослива к осолонению, чем в донской (вообще в азовских). Может быть, разница в галинности черноморских и азовских форм имеет место, но надо заметить, что в Днепровско-Бугском лимане, по которому главным образом делались эти выводы, вследствие очень быстрого нарастания солености вдоль его оси и сближенности изогалин установление оптимальных солевых зон для организмов труднее, чем в Таганрогском заливе с его сильно раздвинутыми изогалинами.

В общем все-таки разница в галинности черноморских и азовских форм не очень велика, и в большинстве случаев наиболее выносливые к солености виды одни и те же.

К олигогалинным видам можно отнести, по данным для Бугского лимана, и адакну *Adacna plicata relict*, но ее оптимум сильно сдвинут в сторону пресной воды (рис. 8).

Судя по данным Ю. М. Марковского (19546), в Днепровско-Бугской системе олигогалинна и полихета *Hypania invalida* (рис. 8). Однако в табл. 6 в той же книге она отнесена к видам с максимумом в пресной воде, с соленостью до 0.5‰. В эстуарной системе Дона *Hypania* несомненно дает максимум в совершенно пресных водах донской дельты.

Из ракообразных ясно выраженную олигогалинность, по крайней мере в условиях Днепровско-Бугского лимана, обнаруживает *Heteroscore caspia* (рис. 9), а также, как сказано выше, и *Cercoragis*, которого я все же отношу к мезогалинным.<sup>12</sup> Отношение *Heteroscore* к солености в Азовском море, по данным количественных сборов, видно на рис. 10, взятом из статьи Е. А. Яблонской (1955). Судя по кривым галопатии, олигогалинны также кумовые *Stenocuma tenuicauda*, может быть, и *Pterocuma sowinskyi* (рис. 6). Бокоплав *Corophium curvispinum* (рис. 6) также показывает как-будто бы олигогалинность; однако нужно заметить, что на его кривую галонапатии сильно влияет характер грунта: его больше в тех биоценозах, которые развиваются на грунтах с примесью ракуши. Этот вид (= *C. curvispinum* auct.), как известно, в массах обитает и в совершенно пресных речных водах.

Количественных данных по другим видам, подтверждающих их олигогалинность, не имеется. Но, по-видимому, есть еще некоторые, имеющие оптимум в несколько осолоненных водах. К таким видам, т. е. дающим максимум при 1.5—3‰, Ю. М. Марковский относит еще 11: *Paramysis baeri*, *P. ullskyi*, *Pontogammarus crassus*, *P. weidmanni*, *P. sarsi*, *Stenogammarus compressus*, *S. similis*, *Chaetogammarus ischnus*, *Corophium robustum*, *Adacna laeviuscula fragilis*, *Clessiniola variabilis*. Я думаю, что некоторые из них, в частности *P. baeri*, *P. sarsi*, *Chaetogammarus*, во всяком случае в донской системе ведут себя как чисто пресноводные. То же следует сказать и про клессиниолу, которая, как видно по ее экологическому ареалу (рис. 8), дает одну биомассу при разных соленостях от 0 до 2.5‰.

Остальные каспийские виды в Понтоазовском бассейне, если судить по их распространению, ведут себя как пресноводные формы, но обычно обладающие большей или меньшей выносливостью к осолонению, т. е. они не галофобы, но дают максимум в пресной воде. Это можно проиллюстриро-

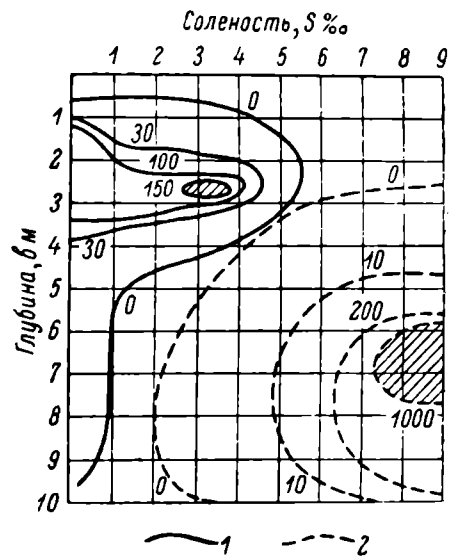


Рис. 7. Экологические ареалы *Monodacna colorata* и *Cardium edule* в Днепровско-Бугском лимане. (По Ю. М. Марковскому).

Обозначения те же, что на рис. 4.

<sup>12</sup> «Экологические ареалы» для планктонных форм Марковский строит иначе, чем для донных, используя в качестве второго (кроме солености) фактора сезон года. Собственно говоря, такой прием не совсем правилен, так как вместо экологического фактора берется время. Но получающиеся графики в общем довольно хорошо показывают экологическую физиономию вида. Сезоны года в данном случае соответствуют разным значениям температуры (только расположенным не в порядке непрерывного возрастания), хотя здесь указывается и влияние особенностей жизненного цикла.

вать галопатическими кривыми и экологическими ареалами для пиявки *Archaeobdella* (рис. 3), дрейссены *Dreissena polymorpha* в Днепровской системе (рис. 8), кумового *Schizorhynchus eudorelloides*, мизиды *Paramysis kowalewskyi* (рис. 11). Большой список из 35 видов, дающих максимум в пресной воде, приводит Ю. М. Марковский. Из его списка, по данным для

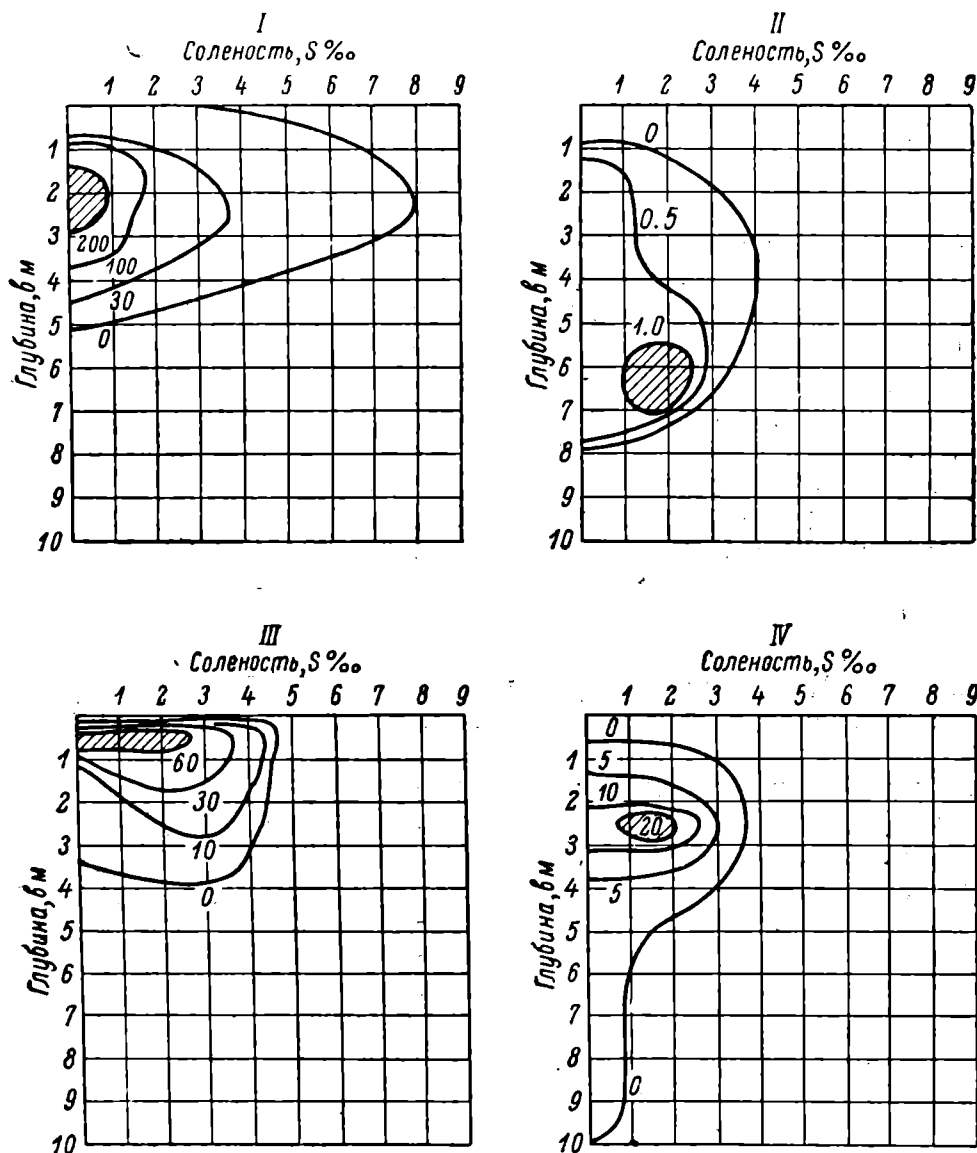


Рис. 8. Экологические ареалы некоторых олигогалинных каспийских видов в Днепровско-Бугском лимане. (По Ю. М. Марковскому).

I — *Dreissena polymorpha*; II — *Hydranta*; III — *Cressiniola*; IV — *Adacna plicata*.  
Остальные обозначения те же, что на рис. 4.

Азовского бассейна, следует исключить разве лишь *Gmelina pusilla* и, может быть, *G. kusnetzowi*. Бэческу (Băcescu, 1940) подчеркивает, что большинство реликтовых (каспийского типа) мизид в румынских водах экологически должны считаться типично пресноводными или олигогалинными. Для некоторых редко встречающихся или малочисленных видов, которые были встречены всего несколько раз (а есть и такие, которые были встречены всего один раз) основанием для занесения в группу пресноводных служит то, что они найдены только в пресных водах.

К их числу относится многоглазая планария, найденная лишь в рукавах Днепра, гаммариды *Niphargoides motasi*, *N. borodini intermedius*

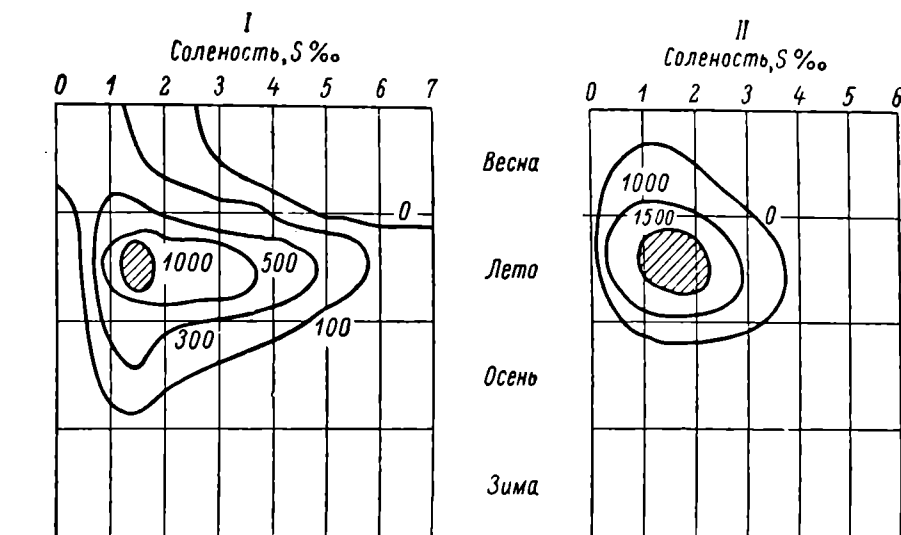


Рис. 9. Экологические ареалы некоторых планктонных каспийских форм в Днепро-Бугском лимане. (По Ю. М. Марковскому).

I — *Heteroscore*; II — *Sergosagis*. Цифры у изолиний обозначают среднюю биомассу в мг/м³.

(только в рукавах Дуная), клещ *Caspihalacarus* и некоторые другие. По всей вероятности, они также выносят незначительное осолонение и будут позже найдены и в олиго- или мезогалинных водах, как это было с некоторыми другими видами, обнаруженными сперва в реках.

Из рыб к олигогалинным или пресноводным я отношу 4 вида: стерлядь, абраусскую сардельку и бычков *Neogobius kessleri* и *Benthophiloides*. Все эти виды в больших количествах населяют реки и живут почти исключительно или преимущественно в водах пресных.

Можно не сомневаться в том, что все эти «экологически пресноводные» каспийцы совершенно не нуждаются ни в каком осолонении. Предположение А. А. Остроумова (18976) о том, что для всех каспийских видов в низовьях южнорусских рек «необходимо хотя бы временное пребывание в солоноватой воде с соленостью по крайней мере 1‰», основывалось на том, что в его время еще не знали о существовании стойких и очень богатых каспийских биоценозов в реках на значительном расстоянии от устьев.

Подводя итоги, можно сказать, что из 126 свободноживущих видов каспийцев 19 видов эвригалинных — преимущественно рыб; 22 — мезо-

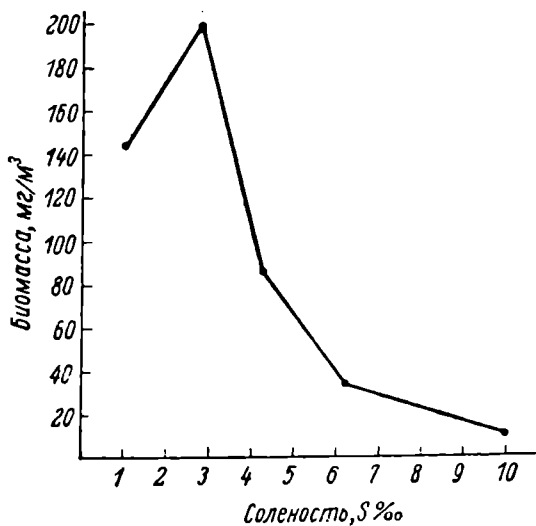


Рис. 10. Зависимость между биомассой *Heteroscore caspia* и соленостью в Азовском море. (По Е. А. Яблоńskiej).

галинных, и остальные 86 видов — олигогалинные или пресноводные, или невыясненной галинности, но найденных пока только в олигогалинных и пресных водах.

Среди неэвригалинных каспийцев, отношение которых к солености более или менее ясно,  $\frac{3}{4}$  составляют формы олигогалинные или пресноводные, но роль последних, по-видимому, в действительности еще больше.

Если же считать первичной и основной среду, в которой происходит размножение, то к олигогалинным или пресноводным следует отнести и проходных рыб (8 видов).

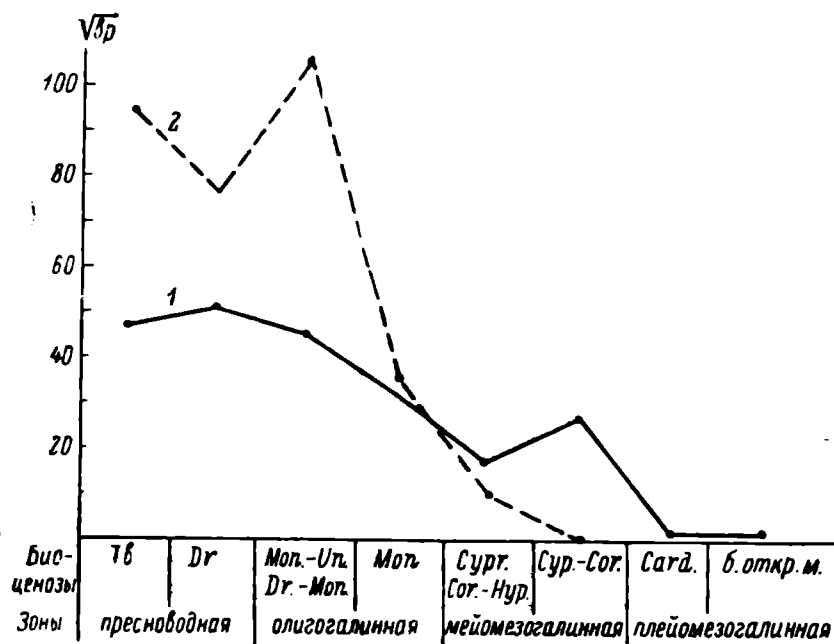


Рис. 11. Галопатия некоторых экологически-пресноводных каспийских видов в Донском эстуарии.

1 — *Paramysis kowalewskyi*; 2 — *Schizorhynchus eudorelloides*. Остальные обозначения те же, что на рис. 3 и 5.

Обращает на себя внимание в общем большая галофильность каспийских рыб. Действительно, среди рыб мезогалинных — 7 видов, олигогалинных — 4; среди беспозвоночных — соответственно 15 и 52. Эвригалинные же виды на  $\frac{3}{4}$  представлены рыбами, что, видимо, связано с известной способностью костистых рыб к осморегуляции. Но галофильность каспийских рыб во многих случаях — кажущаяся и обусловлена, по-видимому, не тем, что они избегают низких соленостей, а недостатком пищи в реках, вообще более бедных кормовыми объектами, чем лиманы и заливы. Этим, вероятно, объясняется, что некоторые из бычков не входят в реки, но живут в опресненных лиманах и у устьев.

Наблюдения в природе, при наличии обширных количественных сборов представляющие наибольшую ценность, обладают, однако, тем недостатком, что в некоторых случаях не позволяют выделить влияние солености в чистом виде. Другие факторы, влияющие на организм, усложняют его отношение к солености и искажают графическое изображение этого отношения.

Для устранения влияния посторонних факторов нужны экспериментальные исследования по влиянию солености, которые, как я уже упоминал, проводились по отношению ко многим каспийским видам.

Экспериментальные исследования по влиянию солености и других факторов среды позволяют получить очень ценные и важные материалы, но для правильных выводов об экологии вида должны обязательно контролироваться и дополняться наблюдениями в природе. При экспериментах важно учитывать состояние, стадию жизненного цикла, индивидуальные особенности подопытного животного. Поэтому достоверные результаты дают лишь опыты со значительным числом особей и при достаточной их продолжительности. Во многих случаях животное в опыте гибнет от не выясненных причин. С другой стороны, очень важно учитывать, что отношение к испытываемому фактору у животного различно при разном значении другого фактора (например, отношение к кислороду и солености — при разных температурах).

Большое значение имеет также то, что животное обычно отрицательно реагирует на помещение в среду с условиями (соленостью, кислородным напряжением, температурой), резко отличающимися от тех, при которых оно жило перед опытом. При постепенном изменении условий происходит физиологическое приспособление подопытного животного и оно может выдержать значительно большее увеличение или уменьшение исследуемого фактора, чем при его резком изменении.<sup>13</sup>

Применительно к солености выяснилось, что исследуемое животное, как правило, выносит в опытах значительно более высокую, чем максимальная соленость, при которой оно было найдено. Однако отношение разных стадий жизненного цикла животного к солености различно, и часто размножение и развитие молоди возможно в более узких солевых границах, чем жизнь взрослой особи. С другой стороны, популяции одного вида, живущие в природе в разных солевых условиях или в разных районах бассейна, в ряде случаев неодинаково реагируют на соленость. Это обстоятельство, замечаящееся, как я уже упоминал выше, и по наблюдениям в природе, свидетельствует о наличии различных экологических групп или «экотипов» в пределах одного вида.

Такие, неразличимые морфологически, экотипы, известные также среди пресноводных низших ракообразных (Шкорбатов, 1950), по-разному относятся и к другим факторам (кислороду, заилению и т. д.).

Все это заставляет тщательно продумывать эксперименты и с осторожностью относиться к результатам недостаточно точных опытов. Используя только достоверные данные, можно все же констатировать, что к настоящему моменту экспериментальными работами накоплены довольно значительные материалы по отношению к солености (а также к другим факторам) ряда широко распространенных каспийских видов. Обычно у исследуемого вида устанавливались летальные концентрации солености и продолжительность его выживания, а если удавалось — то и возможность размножения в водах разной солености.

Полученные результаты в общем и целом не противоречат основным на наблюдениях в природе, но дают ряд важных дополнений.

Полихета *Hypaniola kowalewskyi*, отнесенная мною к мезогалиньным формам, в опытах хорошо выживала при солености от 0 до 10‰, но при

<sup>13</sup> Очень показательны в этом отношении опыты Карпевич (1952) с дрейссенами. Пресноводные формы *Dreissena polymorpha* при резкой смене солености в опытах выносили ее колебания от 0 до 5‰, а морские формы ее (*D. p. andrussowi*) — колебания от 4 до 11‰. При постепенной же смене солености у всех исследованных форм дрейссен обнаружилась способность свободно выносить соленость от 0 до 11‰, гибель же наступала только при 17‰.

более высокой солености смертность ее повышалась (рис. 12)<sup>14</sup> (Карпевич, 1955б).

Явно экологически пресноводная дрейссена *Dreissena polymorpha*, не распространяющаяся в Таганрогском заливе в мезогалинные воды, в опытах хорошо выживала в таких водах до солености 5‰, но более осолоненные воды уже переносила плохо. Впрочем, дрейссены в Бугском лимане ведут себя как олигогалинные, с оптимумом 1—3‰ (Марковский, 1954б).

Монодакна *Monodacna colorata*, как показали тщательные опыты Л. П. Максимовой (1953), хорошо выживает при соленостях от 1 до 10‰, при более же низких и более высоких (до 15—16‰) соленостях может долго жить лишь при постепенном изменении солености и при более низкой температуре. По мнению Максимовой, нормальное размножение (развитие яиц и личинок) этого моллюска возможно лишь при соленостях 1—4.5‰. Карпевич указывает немного более низкие пределы оптимальной солености: от 0.5 до 7‰ (рис. 12). Но очевидно, что монодакна прекрасно выживает и в совершенно пресной воде, если в опытах Карпевич эти моллюски выживали в донской воде почти месяц (27 суток) и даже в дождевой воде — почти две недели (12 суток). Продолжительность опытов по выявлению отношения к солености для других видов была гораздо меньше.

Значительно менее вынослив к осолонению другой вид монодакны — *M. pontica*. Живущие в пресноводных дунайских лиманах популяции этой монодакны поги-

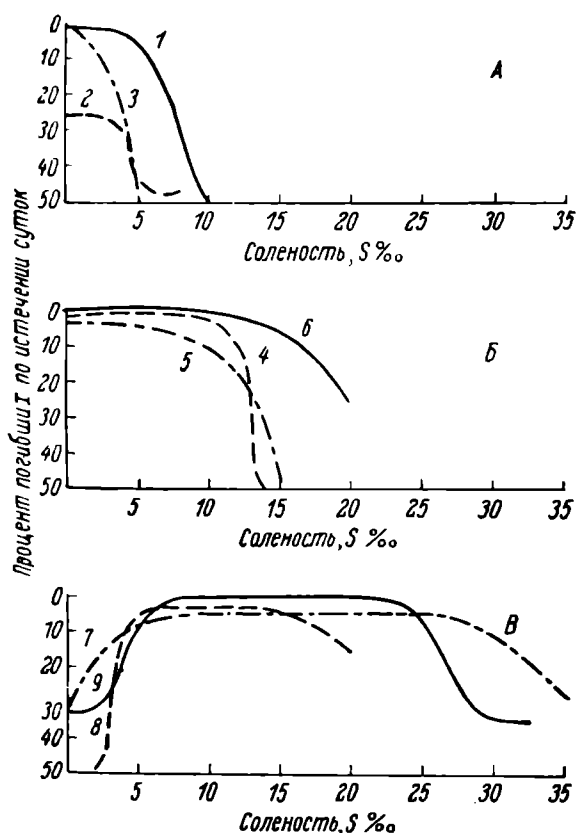


Рис. 12. Выживаемость некоторых пресноводных (А), каспийских (Б) и средиземноморских (В) видов в морской (азовской) воде различной солености (По А. Ф. Карпевич).

1 — *Limnodrilus* sp.; 2 — *Unio pictorum*; 3 — *Asplanchna*; 4 — *Monodacna colorata*; 5 — *Hypaniola*; 6 — *Paratymis kovalenskyi*; 7 — *Corophium volutator*; 8 — *Aloides maeotica*; 9 — *Cardium*.

бают уже при содержании хлора 1—1.5‰ (Марковский, 1955), что соответствует 1.8—2.7‰ общей солености; при этом личинка не развивается уже при более низкой солености — 0.5—0.6‰ хлора, т. е. около 1‰ S.<sup>15</sup>

<sup>14</sup> На графиках выживаемости (рис. 12), взятых из работ А. Ф. Карпевич (1953, 1955б), по оси ординат нанесен процент погибающих в опыте в течение суток особей данного вида при различных соленостях, нанесенных на оси абсцисс. Суточная гибель в 50% принимается за признак полной неспособности вида выносить соленость, при которой она наблюдается.

<sup>15</sup> Крупные монодакны, которые я находил в рукавах донской дельты, относятся, очевидно, к этому экологически совершенно пресноводному виду; поэтому для объяснения их присутствия нет необходимости предполагать миграцию в Дон личинок *M. colorata* во время нагонов (Карпевич, 1955б). Впрочем, занос последних с нагонными водами вполне возможен, и в дельте Дона могут встречаться оба вида монодакны.

Каспийские ракообразные обычно оказываются более выносливыми к осолонению даже при оптимуме в олигогалинных или пресных водах. Так, гаммариды *Chaetogammarus* и *Dikerogammarus villosus*, как правило, не распространяющиеся за пределы олигогалинных вод, в опытах, по моим данным, свободно выносят длительное пребывание в мезо- и даже полигалинной воде. Хетогаммары жили до двух недель в черноморской воде с соленостью 17—18‰, хотя размножались только в воде с соленостью 5‰ и ниже.

Другой вид дикерогаммара — *D. haemobaphes*, по А. Ф. Карпевич (1955б), также мог долго жить в воде с соленостью до 22.5‰, причем в этой воде происходил и рост молоди (но весь процесс размножения не наблюдался).

Еще бóльшая выносливость к осолонению, естественно, наблюдалась у мезогалинного азовского понтогаммара *P. macoticus*. Понтогаммары из Каспия долго жили при 15‰, удерживая при этом постоянство концентрации солей в полостной жидкости; однако в воде соленостью 25‰ эта концентрация быстро повышалась, и рачки скоро погибали. Рачки реагировали таким же образом на воду с соленостью в 2‰, хотя этот вид, как известно, обитает и в пресной воде (Беляев и Бирштейн, 1940). В данном случае это объяснялось, конечно, особенностями экологической расы.

Действительно, в опытах Н. Н. Романовой (1959), пользовавшейся понтогаммарами из других районов Каспия, понтогаммары свободно выжили и размножались в совершенно пресной воде. Пора и Кэрэушу (Pora et Cărgăușu, 1939) показали, что особи этого вида, живущие в пресной воде, не выдерживают солености более 4—5‰, а живущие в море не выдерживают солености ниже указанной, причем среди них есть раса более чувствительная и раса менее чувствительная к опреснению.<sup>16</sup>

Подробнее других видов была исследована мизиды *Paramysis* (*Mesomysis*) *kowalewskyi*, за последние десять лет получившая широкую известность как излюбленный объект акклиматизации в водохранилищах. В эстуариях Дона и Днестра эта мизиды ведет себя как пресноводная, но вместе с тем, как я указывал (1937, 1946а), и как очень эвригалинная форма и попадает даже в открытом Азовском море.

В опытах А. Ф. Карпевич (1955б) мизиды Ковалевского одинаково хорошо выживала при всех значениях солености от 0 до 10‰, но более высокая соленость оказывалась для нее вредной, а при 20‰ все рачки за несколько дней погибали. Позднее выяснилось (Карпевич, 1958), что нормальное существование рачков возможно только до 7.5‰, так как при 10‰ многие погибали при линьке.

Отношение этой мизиды к водам различной солености и различного солевого состава очень хорошо показано Карпевич на графике, который я привожу здесь (рис. 13). Между прочим, этот график показывает, что аральская вода для мизиды Ковалевского оказывается не только не менее, но даже несколько более благоприятной, чем каспийская.

Опыты по выяснению размножения, точнее — последних стадий вынашивания зародышей и первых стадий жизни молоди — показали, что эти процессы идут нормально также в воде с соленостью до 7.5‰, а в более осо-

<sup>16</sup> Значение «экотипа» еще ярче проявилось в опытах Бэческу (Băcescu, 1940) с мизидой *Hemimysis anomala*. Взятые из Черного моря, эти мизиды погибали уже в воде с соленостью 1—6‰ и даже 9‰, как и в воде с соленостью 25—32‰. Однако эта мизиды живет и в пресных водах, и особи, взятые из Дуная и Дона, очевидно, не вынесли бы пересадки в черноморскую воду. Правда, в опытах Бэческу не производилось постепенного приучения мизид к изменению солености.



лоненной нарушаются. Судя же по данным о потреблении кислорода и отношении к его дефициту, получалось, что пресная вода для этой мизиды несколько менее благоприятна, чем солоноватая.

По-видимому, эти опыты все-таки неполностью выявили отношение *P. kowalewskyi* к солености, так как эта мизида, наиболее многочисленная из всех мизид Азовского бассейна, в донском эстуарии несомненно имеет оптимум в совершенно пресных водах донской дельты (надводной и подводной), где дает колоссальное развитие.

Другая мизида — *Paramysis ullskyi* (= *Metamysis strauchi*), по данным Карпевич, в краткосрочном (6—7 часов) опыте не реагировала на повышение солености до 17‰. По моим данным, в черноморской воде соленостью 18.2‰ она погибала через 3—4 часа, а в более соленых водах — еще скорее.

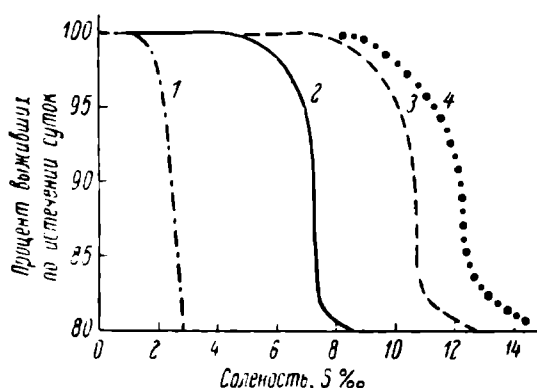


Рис. 13. Выживаемость *Paramysis kowalewskyi* в водах различной солености. (По А. Ф. Карпевич).

1 — в балхашской, 2 — в азовской, 3 — в каспийской, 4 — в аральской водах.

Мизида *Limnomysis benedeni*, по опытам Бэческу (Băcescu, 1940), хорошо выживала при солености до 11‰, но при 16‰ погибла через несколько дней.

По мнению Карпевич, кумовое *Pterocoma pectinata*, отнесенная мною к мезогалинным формам, реагировала на соленость примерно так же, как мизида Ковалевского (оптимум — 2.5—10‰). Однако едва ли могут быть убедительными ее опыты, в которых рачки вообще жили не более 3—4 дней при любой солености (и, в частности, быстро погибли в пресной воде). Действительно, по данным Е. Н. Боковой (1958) для этого вида, а также живущего в Каспии *Schizorhynchus bilamellatus*, выживание

в морской (балтийской) воде возможно лишь при солености до 5‰.

Копепода *Heteroscore caspia*, относящаяся по распределению в водоемах к олигогалинным, хорошо выживала при солености до 5‰, но погибала уже при 7.5‰.

Некоторые опыты подтверждают и так очевидную необходимость в опресненных водах для каспийских проходных рыб на самых ранних стадиях развития. По Карпевич (1955в), для личинок осетра и севрюги оптимальная соленость — 2.5—5‰, соленость 7.5‰ уже оказывает вредное действие, а 10‰ — близка к летальной.

По опытам В. Олифан (1940), у волжской сельди *Caspialosa volgensis* икра может развиваться в каспийской воде при солености до 15‰, но для вышедших из икры личинок даже 10‰ уже вызывает некоторое угнетение и оптимальной средой должна считаться вода с соленостью 0—5‰.

Итак, экспериментальные данные в общем подтверждают, что большинство каспийских видов в Понтоазовском бассейне находит оптимальные условия в пресной и олигогалинной воде.

Вообще каспийские виды дают кривые галопатии трех типов: одни, у мезогалинных видов, дают вершину в мезогалинной, именно мейомезогалинной («типично солоноватой») зоне, правой ветвью заходя в плейомезогалинную (реже в полигалинную), а левой простираясь до пресных вод; другие дают максимум в олигогалинной, третьи — максимум в пресноводной, причем у обеих последних правая ветвь кончается обычно уже в мейо-

мезогалинной зоне. Кривые второго и третьего типа сильно преобладают. Получаемые в экспериментах «кривые выживаемости» для каспийских видов соответствуют именно этим кривым, только в силу самих условий опыта (ведущегося на установление выживаемости) вместо вершины имеют горизонтальную часть.

Если на графике отложить против каждого значения солёности число каспийских видов, находящихся при нем свой оптимум, то мы получим кривую, похожую на кривые второго и третьего типов. Сходная кривая получится, если против каждого значения солёности отложить общее число обитающих при этой солёности видов, но правая ветвь будет опускаться более полого, замирая лишь в полигалинных водах.

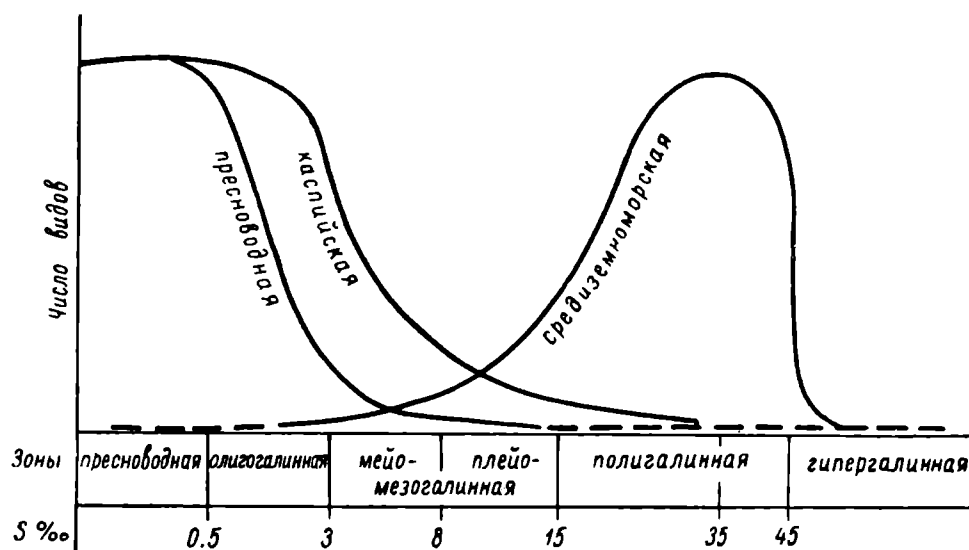


Рис. 14. Схема галопатии трех основных типов фауны Азовско-Черноморского бассейна (масштаб не соблюден). (По М.-Болтовскому, 1953а).

Если построить аналогичную кривую для пресноводной фауны, она будет по своей форме сходна с описанной, но правая ветвь будет понижаться раньше и более круто.

Совершенно иной вид будет иметь кривая галопатии для средиземноморской (вообще морской) фауны. При явственной вершине в области полигалинных вод эта кривая будет иметь две ветви — круто опускающую правую и значительно более пологую левую, угасающую лишь в олигогалинных и даже в пресных водах. Эта левая ветвь создается эвригалинными морскими и в значительной мере «типично солоноватоводными» видами. Все три кривые могут быть изображены на одном графике (рис. 14), на котором для ясности горизонтальный и вертикальный масштабы не соблюдены.<sup>17</sup>

Сопоставление «кривых выживаемости» для морских и пресноводных форм (рис. 12) с кривыми выживаемости каспийских подтверждает правильность этого графика.

Весьма характерную картину убывания числа каспийских видов с повышением солёности, но при этом значительно более быстрого убывания беспозвоночных, чем рыб, даёт также график на рис. 15.

<sup>17</sup> Если соблюдать действительное соотношение фаун (по числу видов) и солевых зон, правая часть графика сильно удлинится, а кривая, показывающая морские виды, чрезвычайно сильно вырастет в ширину и особенно в высоту, так как морская фауна во много раз богаче каспийской и пресноводной.

Можно ли считать каспийскую фауну в Понтоазовском бассейне солоноватоводной? По отношению к солености она более вынослива, чем пресноводная: среди каспийской фауны есть группа мезогалинных видов. Эта фауна более солевыносливая и в целом более солелюбивая, чем пресноводная, но с экологической точки зрения это вовсе не та «типично солоноватоводная» фауна, которую так хорошо описал Ремане и которая так характерна именно для мезогалинной зоны морей с водой нормального морского (океанического) состава. Если считать, следуя С. А. Зернову (1949), что «представители нашей южнорусской реликтовой фауны... являются типично

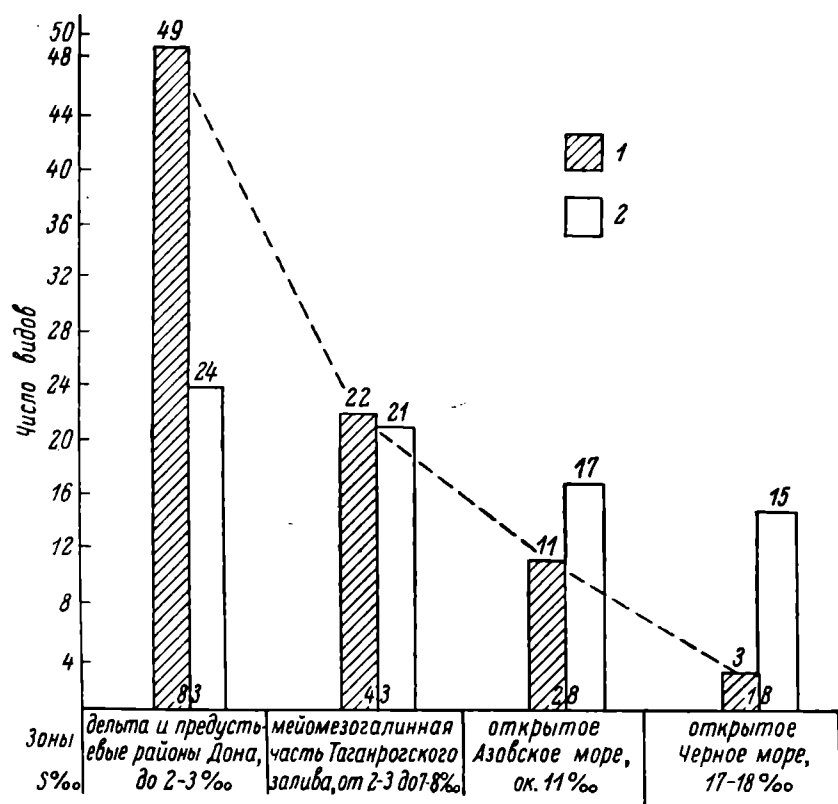


Рис. 15. Изменение числа каспийских видов по направлению от Дона к Черному морю.

1 — беспозвоночные; 2 — рыбы.

солоноватоводными организмами», то в одну группу объединяются две группы, коренным образом отличающиеся и по экологии, и по происхождению. Одна группа — это широко распространенные, часто даже космополитические, крайне эвригалинные, но находящие оптимум в мезогалинных водах виды (например, *Corophium volutator*, *Mesopodopsis slabberi*, *Cyprideis litoralis*, *Nereis diversicolor* и др.); другая группа — виды, в основной массе ограниченные Понтокаспийским бассейном, сравнительно стеногалинные и находящие оптимум в олигогалинных водах. Имея в виду эту вторую, каспийскую фауну, Л. А. Зенкевич (1959) пишет, что в Азовском море солоноватоводная фауна обитает главным образом при солености менее 3—4‰, в то время как в Балтийском — при 3—6‰, но ведь и в Азовском море, кроме каспийских видов, есть космополитные «типично-солоноватоводные», обитающие в основном между 3 и 6—8‰. На приводимом Зенкевичем (1959, рис. 5) графике эти последние должны

были бы показаны другой штриховкой и заняли бы примерно такое же место, как на графике для Балтики.

Каспийская фауна может быть названа солоноватоводной только в широком смысле слова, как фауна, обитающая в воде пониженной по сравнению с нормальной морской солености. Многие галофильные формы пресноводного происхождения, населяющие озера с водой различного солевого состава, в этом смысле тоже могут быть отнесены к солоноватоводной фауне.

Но в условиях настоящего моря, т. е. водоема с водой нормального океанического состава, каспийская фауна в основной массе оказывается не «типично солоноватоводной», не мезогалинной, а лучше сказать «типично олигогалинной». В Понтоазовском бассейне именно и только в олигогалинной зоне каспийская фауна занимает явно господствующее положение. В других открытых морях в олигогалинных водах обычно господствует пресноводная фауна, но с большей или меньшей примесью форм (часто реликтовых) морского происхождения.

Олигогалинная зона, своеобразная область уже не пресной, но еще не солоноватой воды, представляет большой интерес и заслуживает более тщательного изучения. По составу фауны можно наметить ее подразделение на две части, или подзоны. Первая, непосредственно следующая за пресной водой, характеризуется еще сильным развитием пресноводной фауны при отсутствии морской и «типично солоноватоводной» и наибольшим обилием каспийской. Массовое распространение пресноводной, как это видно в донском эстуарии, простирается приблизительно до  $1-1.5\text{‰}$  (предел массового развития унионид). До этого предела вода очень мало отличается от пресной и по населению особенно по планктону и ихтиофауне, и по вкусу (осолонение на вкус не чувствуется). Однако это все-таки уже не пресная вода, и занимаемую ею область можно назвать нижнеолигогалинной подзоной.

При повышении солености выше указанного предела происходит первое некоторое общее обеднение фауны. Хотя отдельные специфически олигогалинные каспийские виды дают здесь повышение биомассы, в целом биомасса всей фауны и число видов уменьшаются. Одновременно появляются, хотя еще в небольшом количестве, первые «типично солоноватоводные» виды, например *Parapodopsis*, *Corophium*, *Volutator*, nereиды. Это, так сказать, «преддверие солоноватой зоны», или верхнеолигогалинная подзона с соленостями от  $1-1.5\text{‰}$  до  $3\text{‰}$ .

Дальнейшее повышение солености означает уже переход в мезогалинную, солоноватую зону, в которой при общем резком обеднении фауны сильно уменьшается также число каспийских видов. Сильно падает вместе с тем и их обилие, и роль каспийской фауны в биоценозах.

В Таганрогском заливе при соленостях приблизительно между 2 и  $4\text{‰}$  в бентосе исчезают каспийские биоценозы — группировки с преобладанием каспийских форм. Их замещают другие группировки, с преобладанием типично солоноватоводных форм морского происхождения, занимающие область мейомезогалинную, приблизительно до  $8\text{‰}$ , после чего они заменяются, в свою очередь, азовскими группировками более морского типа, с преобладанием форм менее эвригалинных, так сказать плейомезогалинных (рис. 18). Та же схема смены сообществ наблюдается и в Днепровско-Бугском лимане. В солоноватой — мейомезогалинной — области остается лишь небольшое число мезогалинных донных каспийцев, которые по обилию значительно уступают солоноватоводной фауне. Вместе с тем в мезогалинную зону переходит и несколько пресноводных видов (тубифициды,

личинки тендицедид). С переходом к плейомезогалинным водам открытого моря последние исчезают почти полностью, и хотя из каспийцев некоторые остаются, их роль в фауне ничтожна.

В общем основная масса каспийской фауны держится в олигогалинной зоне, но основная масса морской (средиземноморской) начинает появляться с верхнего отдела мезогалинной, т. е. в плейомезогалинной подзоне. Нижнесолоноватая, мейомезогалинная подзона наиболее бедна фауной.

Общее число видов здесь минимальное. Эта закономерность, установленная для солоноватых вод в условиях Балтийского моря (где нет фауны,

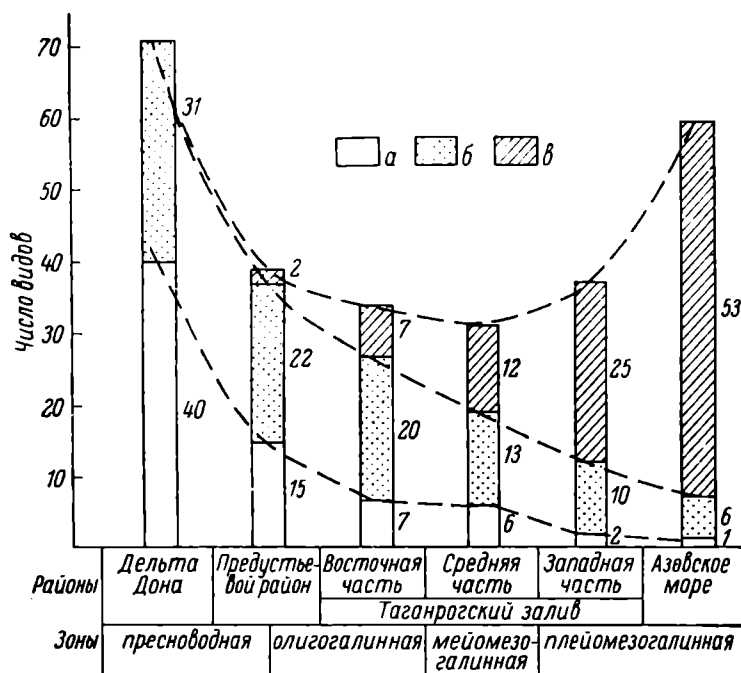


Рис. 16. Изменение числа видов в сборах дночерпателя с возрастанием солёности в Донском эстуарии.

а—пресноводная фауна, б—каспийская, в—средиземноморская.

аналогичной каспийской, кроме немногих видов ледниковых реликтов), проявляется и в Понтоазовском бассейне.

Обильное развитие каспийской фауны в эстуарных системах не в силах изменить этот характернейший для солоноватых вод «провал» числа видов и биомассы, заставивший Ремане назвать эти воды биологически парадоксальными. Несколько графиков хорошо иллюстрируют это. Рис. 16, показывающий изменение числа видов в сборах дночерпателя в Азовско-Донской системе, по существу передает левую часть кривой Ремане. Каспийские виды образуют на этой кривой как бы клин, вдвинутый между морскими и пресноводными и приподнимающий уровень мезогалинного провала, но не устраняющий этот провал. Интересно, что та же характерную форму кривой дает и одна группа мизид, в которой не участвуют настоящие (по происхождению) пресноводные виды, как это можно видеть по рис. 17, где дано изменение числа видов мизид, по Бэческу (Băcescu, 1940), и изменение их биомассы, по Ю. М. Марковскому (1954б). Столь же ясную картину, но по более обобщенным данным (по основным биоценозам) дает график, показывающий изменение состава и биомассы бентоса Таганрогского залива на рис. 18 (по М.-Болтовскому, 1939б).

Положение А. Н. Державина (1924), подтвержденное позже Б. С. Ильиным (1930а), что Каспийская и средиземноморская фауны «соприкасаются друг с другом, но, как правило, не смешиваются», несомненно правильно, особенно по отношению к бентосу.

Очень хорошей иллюстрацией этой несмешиваемости может служить распределение двух двустворчатых моллюсков — типично каспийской монодакны и типично морского (но эвригалинного) кардиума. На рис. 7 даны их экологические ареалы в Днепровско-Бугском лимане, а на рис. 19 — их географические ареалы в Таганрогском заливе. Хорошо видно, что их ареалы совершенно различны, и хотя на границах они соприкасаются, но не заходят друг за друга.<sup>18</sup>

Несколько иначе обстоит дело с планктоном. Немногочисленные планктонные каспийцы, частью формы мезогалинные, обитают как среди пресноводного и солоноватоводного планктона, так и среди планктона мезогалинной зоны, в котором преобладают средиземноморские элементы. Все же преобладание каспийцев в планктоне встречается лишь в олигогалинных водах. Впрочем, как мы видели, в каспийской фауне планктон занимает очень скромное место и представляется как бы недоразвитым.

В другом соотношении находятся также рыбы, в силу своей эвригалинности проникающие далеко в сторону осолонения. Так, каспийские рыбы в массах населяют все Азовское море, где смешиваются со средиземноморскими. Но далеко в осолоненные воды массами вселяются и пресноводные рыбы. С другой стороны, в Азовском море массовых средиземноморских рыб сравнительно мало. Азовское море по ихтиофауне носит такой же каспийский и «солоноватоводный» промежуточный характер (преобладание бычков, сельдевых, осетровых), как Таганрогский залив — для бентоса. Границы зон по составу ихтиофауны вообще более расплывчаты и сдвинуты в сторону более высоких соленостей. В открытом же Черном море каспийских рыб немного, морская ихтиофауна резко преобладает.

Итак, массового смешения каспийской и средиземноморской фауны не наблюдается.

Между областями массового развития каспийцев и средиземноморцев лежит солоноватоводный разрыв, своего рода «хиатус», занятый лишь отдельными представителями этих групп. Над ними доминирует «типично солоноватоводная» фауна, состоящая из очень небольшого числа видов,

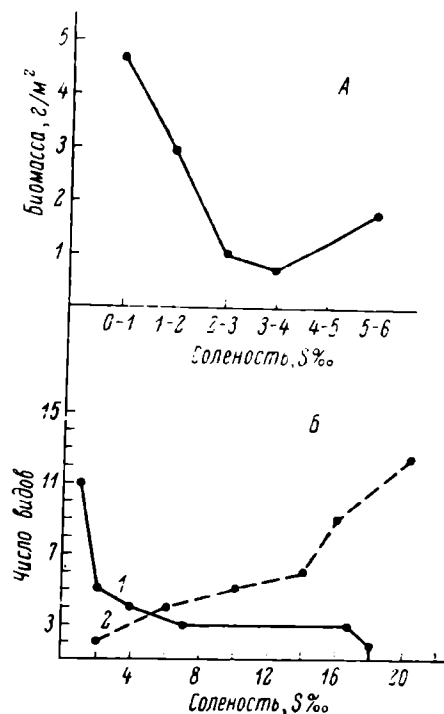


Рис. 17. Изменение количества мизид в зависимости от солености.

А — биомасса мизид в Днепровско-Бугском лимане (по Ю. М. Марковскому); Б — число видов мизид в Дунайском эстуарии (по М. Бэческу). 1 — каспийские, 2 — средиземноморские виды.

<sup>18</sup> Эта карта составлена по данным дночерпателя, не учитывающего вид на окраинах ареала, при очень низкой встречаемости. В действительности кардиум единичными экземплярами попадает и восточнее пограничной линии на рис. 19, а монодакна встречается местами и в море, за пределами Таганрогского залива.

хотя и размножающихся в массах, но не могущих дать высоких биомасс. Поэтому кривая биомассы дает в солоноватых водах падение более глубокое, чем кривая числа видов.

Основная масса каспийцев уходит со сцены задолго до появления основной массы средиземноморцев, и зияющая между ними в спектре солености

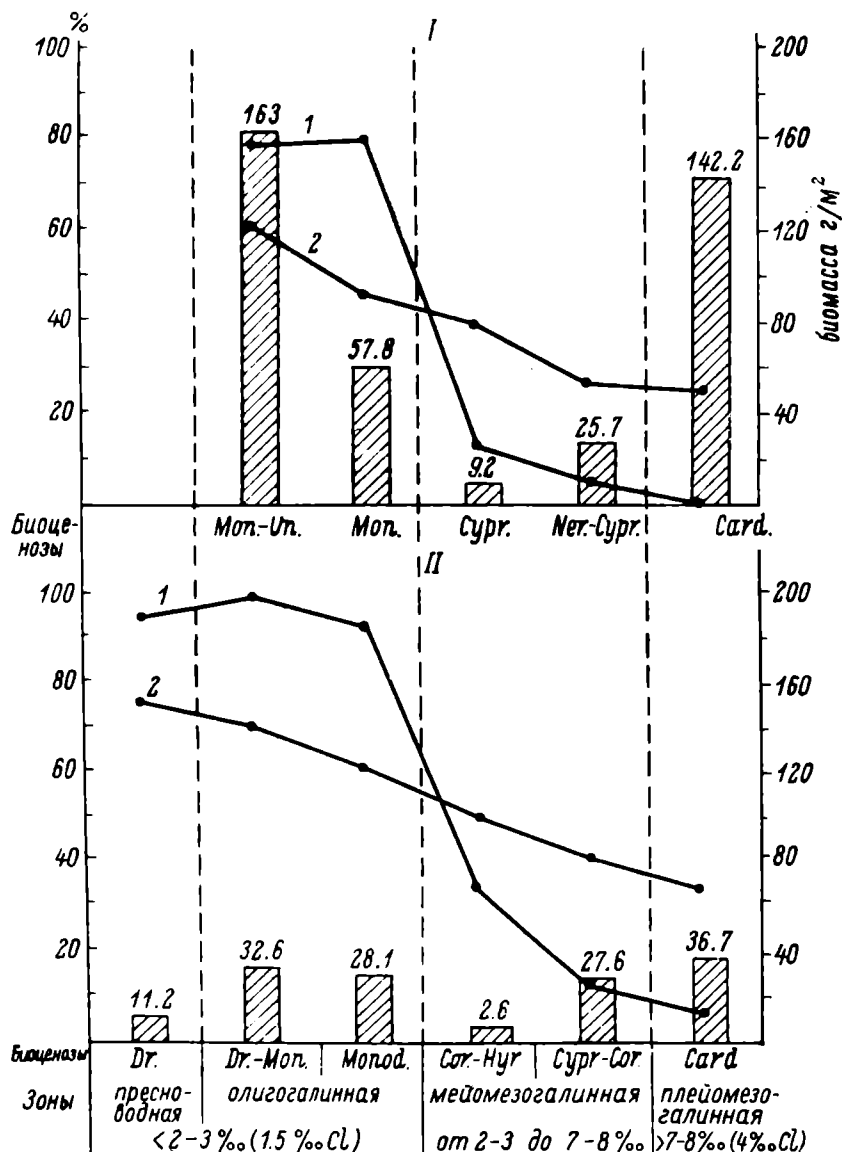


Рис. 18. Биомасса донных биоценозов Таганрогского залива и роль в них каспийской фауны.

I — центральная заиленная область; II — ракушечно-песчаные отмели. 1 — биомасса каспийцев в %; 2 — число каспийских видов в %; столбиками обозначена общая биомасса бентоса в г/м². Остальные обозначения те же, что на рис. 3 и 5.

цель лишь отчасти заполняется их отдельными представителями и типично солоноватоводными видами.

Однако солоноватоводных форм сравнительно мало. В мейомезогалинной зоне остаются незаполненные экологические ниши. Здесь очень слабо развита группа организмов-фильтраторов, к которым относятся многие каспийские и морские двустворчатые. Нет никаких оснований полагать, что монодакна и кардиум не могли бы пи-

таться в этой зоне, достаточно богатой планктоном и детритом. Между тем области их массового распространения отстоят друг от друга, как это хорошо видно на рис. 19, не менее чем на 3—4 промилле солености, и только единичными экземплярами они встречаются в нижнесолоноватой области. Еще дальше отстоят друг от друга прикрепленные фильтраторы верхних ярусов — дрейссена, с одной стороны, митиластер и баланус — с другой.<sup>19</sup>

Может быть, именно малое число видов позволяет немногим хорошо переносящим мейомезогалинную соленость видам достигать очень высокой численности. Так, *Corophium volutator* на соответствующих субстра-

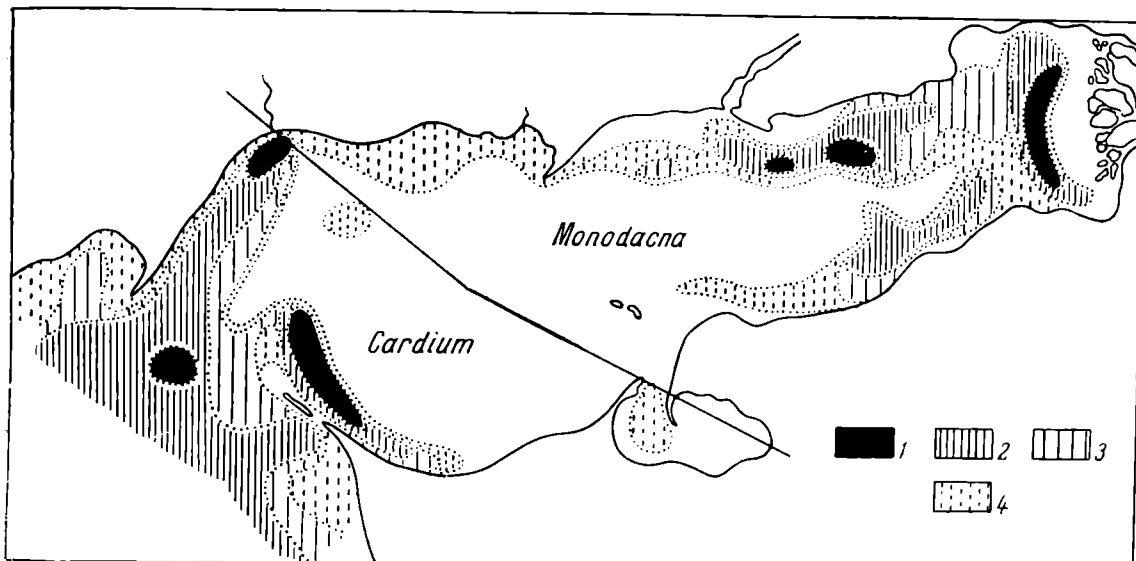


Рис. 19. Распределение биомассы *Monodacna* и *Cardium* в Таганрогском заливе.  
1 — более 100 г/м², 2 — 20—100 г/м²; 3 — 5—20 г/м²; 4] — менее 5 г/м².

тах дает плотность населения до 10 435 экз., *Hypaniola* — до 41 000 экз., а остракода *Cyprideis* — почти миллион экз. на 1 м²!

Чрезвычайно интересные и удивительные результаты получаются при сравнении галопатии каспийских видов в Понтоазове с галопатией тех же видов в Каспийском море.

Прежде всего бросается в глаза, что в Каспийском море те же виды в большинстве случаев оказываются гораздо более выносливыми к повышению солености. Олигогалинные в условиях Понтоазова виды полихет, моллюсков, амфипод, кумовых, мизид, декапод, рыб, исчезающие здесь

<sup>19</sup> Незаполненность экологических ниш позволяет рассчитывать на успешность акклиматизационных мероприятий в нижнесолоноватой зоне. Трудность здесь заключается в нахождении пригодных для переселения и образующих высокую биомассу видов, так как эта зона везде отличается бедностью видов.

Ремане выдвигает «Artenminimum» в качестве первой характерной особенности солоноватых вод. Некоторые объекты, однако, найти можно; я уже ранее (1953б) указывал на балтийскую макому *Macoma baltica*, а вселившийся помимо нашего желания в Днепровско-Бугский лиман (Макаров, 1939б), а затем и в Азовское море (М.-Болтовской, 1953б) и чрезвычайно размножившийся в Таганрогском заливе и даже проникший в Дон «голландский» крабик *Rhitropanopeus* доказывает, что в солоноватых зонах Понтоазова возможно массовое развитие сравнительно северных форм. Крабик несомненно повысил продуктивность этих зон, и я думаю, что вселение макомы (толкостворчатого моллюска, хорошего кормового объекта рыб), если бы она прижилась и размножилась в массах, дало бы еще больший эффект.



при солености 3—4‰, широко распространены в Среднем Каспии с соленостями в пределах 12—13‰, т. е. соответствующими плейомезогалинной зоне.

Это любопытное явление было обнаружено В. Н. Беклемишевым, который в интересной работе об Аральском море (1922), высказал и предположения об его причинах.<sup>20</sup> Значительно позднее на это обстоятельство вновь обратил внимание Я. А. Бирштейн (1946).

Различное отношение к солености в каспийской и азовской воде было показано и экспериментально.

Так, олигогалинный в Понтоазовском бассейне бокоплав *Pontogammarus robustoides* выносит в опытах каспийскую воду с соленостью до 25‰ (Бирштейн и Беляев, 1946). *Paramysis kowalewskyi*, хорошо выживающая в азовской воде с соленостью до 10‰, в каспийской воде свободно выносит соленость до 15‰. Дрейссены и монодакна, долго не выживающие или не размножающиеся в азовской воде с соленостью выше 5—7‰, в каспийской воде хорошо живут при солености до 11‰ (Карпевич, 1952, 1955а, 1958).

Хотя в Понтоазовском бассейне обитают северокаспийские формы, это вовсе не значит, что в Каспии они относятся к числу олигогалинных. Как указывал Бирштейн (1946), это просто более эвригалинные виды, в то время как более стеногалинные солелюбивые обитатели Каспийского моря в Понтоазове почти отсутствуют. Из живущих в Понтоазовском бассейне каспийских видов обитают только в Среднем и Южном Каспии, кажется, лишь два — *Chaetogammarus placidus* и *Dreissena rostriformis*. Почти не встречаются в Северном Каспии (появляются на его южных границах) также *Pontogammarus maeoticus* и *Hemimysis anomala*.

В общем вся та фауна, которая в Понтоазове держится исключительно в предустьевых, олигогалинных районах и низовьях рек, в Каспии заселяет огромные акватории с нормальной для этого моря соленостью, превосходящей соленость Азовского моря.

Есть и виды, которые, обитая в Северном Каспии, не проникают в Волгу и другие реки, в то время как в понтоазовских реках многочисленны в дельтах и даже в нижнем течении. К числу таких видов относятся, например, монодакны, амфиподы *Corophium robustum*, *Pandorites podoceroi-des*, кумовое *Stenocuma tenuicauda*. Как указывает А. Н. Световидов (1952), каспийские формы сельдевых *Alosa brashnikowi*, *A. caspia*, *Clupeonella delicatula* размножаются в море, в то время как понтоазовские размножаются в опресненных частях Таганрогского залива или даже в дельте Дона.

Объяснение различного отношения к солености в Каспии и Понтоазове, как указал В. Н. Беклемишев (1922), следует искать в и н о м с о с т а в е солей каспийской воды.

Наиболее характерный элемент морской воды — хлориды, которых, как известно, в каспийской воде относительно мало: при общей солености в 12.95‰ хлорное число составляет только 5.4‰, хлорный коэффициент, по С. В. Бруевичу (1937), равен 2.4 (точнее 2.396).

Может быть, содержание хлоридов является главным фактором, определяющим солевые границы распространения каспийцев, и каспийской

<sup>20</sup> Применительно к дрейссене на различное отношение к солености в Каспии и Понтоазовском бассейне было впервые указано еще А. А. Остроумовым (1902) и А. С. Скориковым (1903).

фауне в целом свойственна так сказать «хлорофобия», а сульфаты и другие соли оказывают на нее значительно меньшее влияние?<sup>21</sup>

Некоторые виды проявляют приблизительно одинаковое отношение к каспийской и черноморской (азовской) воде одинаковой хлорности, но, конечно, разной солености. Так, средиземноморские митиластер и креветка *Leander adspersus* не выносят азовской воды с соленостью ниже 5‰ и каспийской — с соленостью ниже 7‰, т. е. в обоих случаях хлорности ниже 2.8—3‰.

На молодь каспийских осетровых — севрюги и осетра угнетающе действует повышение солености в азовской воде до 7.5‰ и в каспийской до 10‰ — в обоих случаях до хлорности около 4‰ (Карпевич, 1955в).

Однако, у основной массы каспийской автохтонной фауны различие в отношении к каспийской и черноморской солености слишком велико, чтобы объяснить его отношением только к хлоридам. Хлорность открытого Каспия 5.4‰ при морском составе солей соответствовала бы солености около 9.7‰. Поэтому каспийские виды, в условиях Понтоазова олигогалинные, в условиях Каспия оказываются мезогалинными. Возможно, что имеет место комбинированное действие солей и ионов, и присутствие значительных количеств сульфатов снижает ядовитое для каспийцев действие хлоридов (относительное количество сульфатов в черноморской воде — 9.7%, а в каспийской — в три раза больше — 30.5%). Но часто придают большее значение катионам. В каспийской воде по сравнению с черноморской (азовской) повышена роль двухвалентных катионов Са и Mg, ослабляющих действие физиологически очень активных одновалентных ионов К и Na, вследствие чего организмы, возможно, могут переносить более высокие концентрации NaCl и KCl.<sup>22</sup>

Вопрос о значении для водной фауны вод разного химического состава представляет собою одну из очень важных эколого-физиологических проблем, нуждающуюся в углубленной разработке.

Во всяком случае, можно констатировать тот факт, что большая часть автохтонной каспийской фауны способна выносить более высокую — мезогалинную — соленость (осмотическое давление и содержание хлоридов), но лишь при определенном, специфическом для Каспия, составе солей; она, так сказать, глубоко приспособлена именно к этому соотношению ионов и больших изменений его не выдерживает. Но для пресноводных и средиземноморских животных отличия каспийской воды от черноморской, по-видимому, имеют меньшее значение. Это доказывается процветанием в Каспии многих средиземноморцев (правда, лишь наиболее эвригалинных), а также тем, что пресноводная фауна в нем все-таки бедна и в открытых частях Каспия играет совершенно незначительную роль. Пресноводная фауна значительно лучше выносит воду Аральского моря, как видно по составу его фауны и по опытам В. Н. Беклемишева и В. Баскиной-Заколоткиной (1933) с пресноводными кладоцерами. По мнению этих авторов, главную роль для последних, кроме полифемид, играет сравни-

<sup>21</sup> Еще А. А. Остроумов (1902) высказывал предположение, что различное отношение дрейссены к каспийской и азовской воде объясняется тем, что в последней больше содержание хлоридов.

<sup>22</sup> По опытам Н. Б. Медведевой (1925), для живущего в низовьях и дельте Волги *Corophium curvispinum* хлориды более ядовиты, чем сульфаты, а из катионов наиболее ядовит калий. Ядовитость калия недавно была подтверждена В. И. Чекуновой (1959). Показавшей на опытах с каспийскими гаммаридами, мизидой Ковалевского и дрейссеной, что содержание калия в количестве более 120 мг/л для них губительно. Антагонистом калия служит кальций, нейтрализующий его при соотношении К : Са не более 0.2.

тельно низкое содержание в аральской воде магния (низкое отношение  $Mg/Ca$ ). Интересно, что в то время как различие между аральской и каспийской водой для пресноводной фауны имеет большое значение, для каспийской фауны оно, видимо, сравнительно мало чувствительно, как видно по некоторым экспериментальным данным (Карпевич, 1958). Но даже каспийская вода для автохтонной фауны Каспия становится вредной, когда ее соленость выходит за пределы мезогалинной зоны. Известно, что в заливах Каспия с осолонением автохтонная фауна очень быстро беднеет. У входа в залив Мертвый Култук (ныне с понижением уровня Каспия почти полностью осохший) от богатой фауны моллюсков и ракообразных оставалось всего 2—3 вида гаммарид и 2 вида полифемид (Бенинг, 1937а, 1937б, 1940б). Как я указывал, в таких условиях на первый план выступают формы другого происхождения: средиземноморские, космополитные — галофильные и эвригалинные. Экспериментальные данные подтверждают, что для очень многих автохтонных каспийских форм верхний предел солености каспийской воды находится где-то недалеко от  $15\text{‰}$ . При соленостях между  $12\text{—}14\text{‰}$  и  $16\text{‰}$  у многих форм нарушается осморегуляция, затрудняется размножение, уменьшается выживаемость взрослых форм или молоди. Это было показано, например, А. Ф. Карпевич (1946а, 1947, 1952, 1958) по отношению к моллюскам и мизидам, Г. М. Беляевым и Я. А. Бирштейном (1940, 1944) и Н. Н. Романовой (1956б, 1959) по отношению к амфиподам. В опытах Романовой только 2 вида гаммарид, отличающихся весьма широким распространением (*Pontogammarus robustoides*, *P. maoticus*), выносили более высокую соленость, но все же не выше  $20\text{‰}$ .

Таким образом, соленость открытого Каспия, а особенно Южного, где она несколько повышена ( $13\text{—}14\text{‰}$ ), для большинства автохтонной фауны оказывается близкой к предельной, максимальной. Большинство видов, живущих в Среднем Каспии, не выносит ее повышения, но свободно выносит сильное понижение, большей частью даже до полного опреснения. Это, наряду с характером отношения каспийской фауны к морской воде (с преобладанием хлоридов), может рассматриваться как еще одно доказательство очень сильного, если не полного опреснения Каспия в прошлом, доказательство, может быть, не менее убедительное, чем обилие пресноводных колонистов и пресноводный характер паразитофауны. Возможно, что обедненность фауны Южного Каспия по сравнению со Средним связана именно с его несколько повышенной соленостью. И нет ли зерна истины в утверждении Эйхвальда (Eichwald, 1855), что фауна Каспия вследствие повышения его солености постепенно вымирает?<sup>23</sup> Только, может быть, не в историческом, а скорее в геологическом аспекте — со времен последнего оледенения. Во всяком случае даже небольшое (на  $2\text{—}3\text{‰}$ ) повышение солености вызвало бы резкое обеднение фауны Среднего и Южного Каспия.

#### Отношение к субстрату

Отношение каспийской фауны к грунту можно рассматривать только у донных форм беспозвоночных. Из рыб бычки, в сущности, тоже относятся к бентосу и, вероятно, связаны с определенным грунтом, но их отношение к грунту пока неясно, и я его не рассматриваю.

<sup>23</sup> С трудом разыскивая живых моллюсков среди громадных масс мертвой ракушки, Эйхвальд не без основания заметил: «Ein Meer aber, worin man mit der Dragge nach lebenden Individuen suchen muss. . . zeigt wohl, dass seine Blütezeit verübergegangen ist und seine Fauna dem Abnehmen entgegen geht» (стр. 239).

Донный образ жизни ведет значительное большинство каспийцев в Понтоазовском бассейне. Из 94 свободноживущих видов беспозвоночных к бентосу относится не менее 87 видов, хотя связь с дном не у всех одинаково тесна и некоторые ракообразные часто всплывают в толщу воды.

Подразделяя донную фауну по местоположению животных относительно поверхности грунта и их образу жизни (подвижности) на группы, как это сделал Л. А. Зенкевич (1927), можно отметить, что среди каспийской фауны резко преобладает эпифауна, причем вагильная, т. е. бродячая; настоящих сессильных, т. е. сидячих форм чрезвычайно мало (кордилофора, одна мшанка и дрейссены). При этом к вагильному бентосу я отношу и корофиид, которых нельзя считать сидячими, хотя они живут в трубках (особая группа трубкожилов на поверхности грунта). К нектобентосу или, лучше сказать, планктобентосу, можно отнести лишь мизид, но из них некоторые связаны с зарослями. Настоящая инфауна среди каспийского комплекса очень бедна. Каспийские полихеты с натяжкой могут быть отнесены к инфауне, это скорее поверхностные трубкожилы; то же относится к кардиидам, которые неполностью погружены в грунт. Нельзя, конечно, считать инфауной и зарывающихся в песок гаммарид и мизид или роющего норы речного рака, так как все это формы очень подвижные и нередко плавающие у дна.

Чрезвычайная бедность инфауны характерна вообще для всей автохтонной фауны Каспия; это одна из черт «дефективности» каспийской фауны, сама по себе очень интересная.

Другая особенность — резкое преобладание вагильной эпифауны, к которой относится не менее 85—90% всего бентоса. Это отличает каспийскую фауну от обычной морской, в которой вагильная эпифауна составляет меньшую часть (так, в Баренцевом море к ней относится всего около 37% видов бентоса).

Для более детального выяснения отношения видов животных к грунту можно строить кривые «эдафопатии», аналогично бато- и галопатии показывающие изменение встречаемости или обилия вида с изменением характера грунта (Шорыгин, 1928).

Для построения эдафопатической кривой необходимо располагать грунты по горизонтальной оси друг за другом в определенной последовательности, выражающей постепенное изменение какого-нибудь признака, каковым можно взять плотность грунта.

Теоретически коренная порода дна — камень — в процессе эрозии раздробляется на щебень, который затем превращается в гальку, гравий и, наконец, крупно- или мелкозернистый песок, а последний с дальнейшим измельчением частиц переходит в «пыль» или ил.

Однако лишь в редких случаях в природе представлены все эти классы; с другой стороны, они далеко не охватывают всего разнообразия субстратов.

Очень часто вследствие изменения условий в водоеме возникают комбинированные группы, как например ил на камнях, песчано-каменистые грунты и другие; коренная порода может быть не каменной, а глинистой, пластичной. Большое распространение имеют плотные грунты органогенного происхождения — ракушечники (и баялуша), скопления крупных растительных остатков (тростники и остатки деревьев); особым видом субстрата являются подводные макрофиты, среди которых живут специфические зарослевые формы и некоторые бентические.

А. А. Шорыгин (1928) берет для выявления эдафопатии ряд: ил—ил с камнями—камни—камни с песком—песок—песок с илом—ил; таким образом, как бы замыкается круг. Но такая последовательность едва ли удобна для выявления постепенного изменения и состава фауны, и количества данного вида с изменением плотности грунта. Илы с камнями представляют собою коренную породу, покрываемую отложениями, и здесь первоначальная фауна плотного грунта в большей или меньшей степени подавлена и замещена фауной наносного грунта — ила.

Для выяснения эдафопатии каспийцев в Понтоазовском бассейне я принимаю четыре основных класса грунтов: жесткие (плотные) грунты, песок, илисто-песчаный (песчано-илистый) грунт и ил. К жестким грунтам относятся каменистые и глинистые коренные породы, а также ракуша, имеющие сходное, хотя и не совсем одинаковое население. Продукты постепенного разрушения последней — ракушечные пески, состоящие из обломков раковин, — по своим свойствам мало отличаются от речных кварцевых песков.

Илистые грунты не составляют однородного класса. Прежде всего различаются серые окисленные илы и черные «восстановленные» илы, образующиеся в стоячих водоемах, преимущественно небольших озерах дельт.

Часто встречаются также илы с примесью ракуши или крупных растительных остатков, древесных или тростниковых. На таких грунтах фауна, в основном илолюбивая, приобретает некоторые черты, сближающие ее с фауной плотных грунтов. Эти черты проявляются и в фауне заросших, как правило тоже илистых, грунтов. Впрочем, илистые грунты имеют некоторое сходство по фауне с жесткими грунтами, казалось бы противоположными им по своему характеру. Это объясняется тем, что и те и другие обладают некоторой стабильностью, неподвижностью, в противоположность подвижным песчаным грунтам. Последние в море или водоеме озераго типа находятся в постоянном движении под влиянием волнений, а в реке превращаются во влекомые наносы. Поэтому песчаные грунты наиболее бедны фауной.

Сходство с жесткими грунтами теряют только черные илы дельтовых и пойменных озер. Они отлагаются в условиях тяжелого газового режима и вместе с тем обычно наиболее мягки (иногда полужидки) и поэтому лишены элементов фауны жестких грунтов.

В Понтоазовском бассейне под влиянием трубкообразовательной деятельности каспийских корофид образуются еще особые «корофийные», или «корофидные», грунты, впервые описанные Д. Е. Белингом (1925а) и представляющие собою сплетения их трубочек. Несмотря на то, что трубочки корофид склеены преимущественно из илистых частиц, эти грунты по своему населению приближаются к жестким грунтам. Прочно склеенные трубочки корофид не размываются и не передвигаются движущейся водой, и между ними, как среди камней, образуются многочисленные убежища для фауны.

Влияние грунта можно исследовать только в условиях однородной солености, так как фактор солености для большинства каспийских форм имеет большее значение. Поэтому основным материалом для суждения об эдафопатии служат данные по дельтам Дона и Днепра, бентос которых был исследован количественно, тем более что сами грунты в речных водоемах разнообразнее.

Для обозначения связи животных с определенным типом грунта удобно применять терминологию, разработанную Е. Н. Неизвестной-Жадиной (1937, 1941) и В. И. Жадиным (1940б) применительно к речному бентосу.

Эти авторы подразделяют донных обитателей рек — реофилов — по обитанию ими биотопу на лито-, аргилло-, псаммо-, пело- и фитореофилов, т. е. обитателей речных твердых субстратов, глин (плотных, но пластичных субстратов), песков, илов и зарослей. Среди обитателей стоячих вод — лимнидрофилов — они различают пелофилов и фитофилов, а на других биотопах озер, располагающихся большей частью в их прибрежной зоне, живут соответствующие реофилы.

При применении этой терминологии к каспийской фауне ее можно несколько упростить. Прежде всего каспийскую фауну относить к реофилам вообще, как я указывал выше, нецелесообразно. С другой стороны, настоящих «лимнидрофилов», т. е. обитателей исключительно стоячих пресных водоемов, среди каспийцев фактически нет: в пресных водах все они встречаются и в реках. Поэтому среди каспийской фауны я различаю просто лито-, псаммо-, пело- и фитофилов.<sup>24</sup>

Среди каспийской фауны едва ли существуют настоящие аргиллофилы. Речной рак, которого В. И. Жадин относит к этой группе, не так тесно связан с глинами. Для литофильных каспийцев глина представляет вообще плотный субстрат, сходный с камнями. Более обоснованным было бы выделение обитателей ракушки как особой группы «остракофилов» или по крайней мере как особой разновидности литофилов, так как для изобилующего убежищами и вместе с тем рыхлого ракушечника характерны, видимо, и некоторые особые виды, находящие здесь свой оптимум.

Среди каспийцев, как и среди пресноводных форм, наблюдается значительное сходство между лито- и фитофилами. Есть ряд форм, обитающих и на жестких грунтах, и на растениях, — очевидно, находящихся в обоих случаях сходные условия субстрата. Однако есть и ряд специфически зарослевых фитофильных видов.

Выделение вида в ту или иную эдафическую группу наиболее обосновано при наличии количественных данных, позволяющих строить кривую эдафопатии. Среди каспийцев эдафопатия нередко становится ясной лишь при сопоставлении количественных данных, а некоторые обладают вообще высокой эвриэдафичностью — почти безразличны к характеру грунта.

Из 87 донных каспийских беспозвоночных приблизительно по 67 видам имеются более или менее достаточные данные для характеристики их отношения к грунту. Для остальных видов, встречающихся вообще слишком редко или почти не улавливаемых количественными орудиями лова, «эдафопатия» пока не ясна.

Л и т о ф и л а м и — формами, приуроченными вообще к жестким грунтам, являются формы сидячие: гидроида (кордилофора, гидроида меризии), мшанка, оба вида дрейссен, а из подвижных гаммариды *Chaetogammarus ischnus*, *Dikerogammarus villosus*, *Iphigenella andrussowi*, *Corophium maeoticum*, изопода *Iaera*, мизиды *Hemimysis* и речной рак. Эти формы более или менее стеноэдафичны и живут только на плотных субстратах. По кордилофоре и мшанкам количественных данных нет. Дрейссены, как моллюски прикрепленные, нуждаются, конечно, в плотном субстрате. Но кривая «эдафопатии» *Dreissena polymorpha* (рис. 20),<sup>25</sup>

<sup>24</sup> Следует ли вообще приставку «рео», обозначающую «течение», применять и для пресноводной фауны, учитывая сомнительность существования «реобионтов»? Не лучше ли обитателей илов и зарослей стоячих вод обозначать именами пелолимнофилы и фитолимнофилы, подразумевая под ними более эвриоксидных пело- и фитофилов.

<sup>25</sup> Все кривые эдафопатии на рис. 20—23 были построены на основании наблюдений и сборов в дельтах (Дона и Днепра) в совершенно пресной воде. Таким образом устранялось возможное искажение кривых под влиянием различий в солености. Но

как и многих других литофилов, обнаруживает двувершинность, вторая, меньшая вершина соответствует илистым грунтам, и наблюдается полное или почти полное исчезновение дрейссены на речных песках, что совершенно естественно для прикрепленных форм. На илах дрейссена используется для поселения раковины живых и мертвых моллюсков (крупных гастропод и унионид), которые здесь очень многочисленны, и остатки стеблей тростника.

Максимум дрейссены в дельте Днепра приходится на жесткие грунты; в дельте Дона дрейссены не меньше и в сильно заиленных рукавах (с массовым развитием моллюсков). Это, очевидно, объясняется тем, что воды главных русел Дона, содержащие вообще много мути, которая угнетает дрейссену, отстаиваются при затухании течения. Но полное прекращение течения с переходом к стоячим водоемам вызывает резкое падение дрейссены, вплоть до ее исчезновения.

В Таганрогском заливе и лиманах дрейссена развивается главным образом на песчано-илистых грунтах с ракушей.

В Бугском лимане, отличающемся редкой для понтоазовских эстуариев прозрачностью воды, наблюдается исключительно мощное развитие дрейссены в биоценозе ракушечника.

Из гаммарид «береговой» вид *Dikerogammarus villosus* определенно связан преимущественно с каменистым побережьем и ручьями с каменистым дном, хотя количественных данных о нем нет, как и об *Iaera* и *Hemimysis* (в дночерпатель они почти не попадают), встречающихся исключительно на камнях (первая) или у глинистых обрывов и в расщелинах между камнями (Резниченко, 1959).

Литофильность остальных вышеназванных видов амфипод доказывается кривыми на рис. 20, своей двувершинностью напоминающими кривую дрейссены.

Следующие формы встречаются не только на жестких грунтах, но и в прибрежных зарослях и потому составляют группу литофилов: моллюск *Theodoxus*, амфиподы *Pontogammarus obesus*, *Chaetogammarus placidus*, *Dikerogammarus haemobaphes*, *Corophium curvispinum*, *Amathilina cristata*. Для первого количественных данных мало, но многочисленные указания разных авторов не оставляют сомнений в том, что этот вид является типичным литофитофилом, как и все остальные пресноводные виды неритин.

Эдафопатия литофитофильных амфипод дана на рис. 21 и выражается в виде характерных двувершинных кривых. *Dikerogammarus haemobaphes* (и заменяющий его *D. palmatus* в Днепре) — вид вообще очень эвритопный. Наибольшие количества этого рачка найдены на ракушечниках в днепровской и донской дельтах, так что он может считаться «остракофилом», но обитает и в зарослях.

Еще более типичным острако-фитофилом является гаммарида *Amathilina cristata*, форма тоже очень эвритопная. Ее распределение в разных дельтах неодинаково: в Дону максимум на глинах-ракуше, в Днепре — на ракуше и в зарослях. Оба вида в значительном количестве заходят в озера, но при наличии в них ракуши и зарослей.

Фитофилами в полном смысле слова, обитающими исключительно или главным образом в зарослях, являются мизиды *Limnomysis benedeni* и гаммарида *Pontogammarus robustoides*. Обе формы широко распространены,

---

в лиманах и опресненных участках моря отношение каспийской фауны к грунтам такое же, как в дельтах.

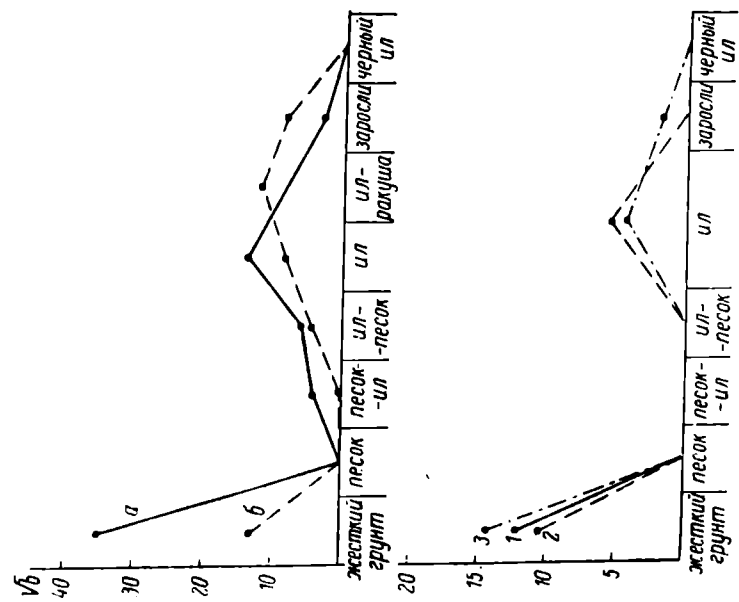


Рис. 20. Отношение к грунту литофильных каспийских видов.  
 а — Dreissena в дельте Днепра; б — Dreissena в дельте Дона. 1 — Chastogammarus ichnus; 2 — Grhi genetta andrusowi; 3 — Corophium maeoticum.

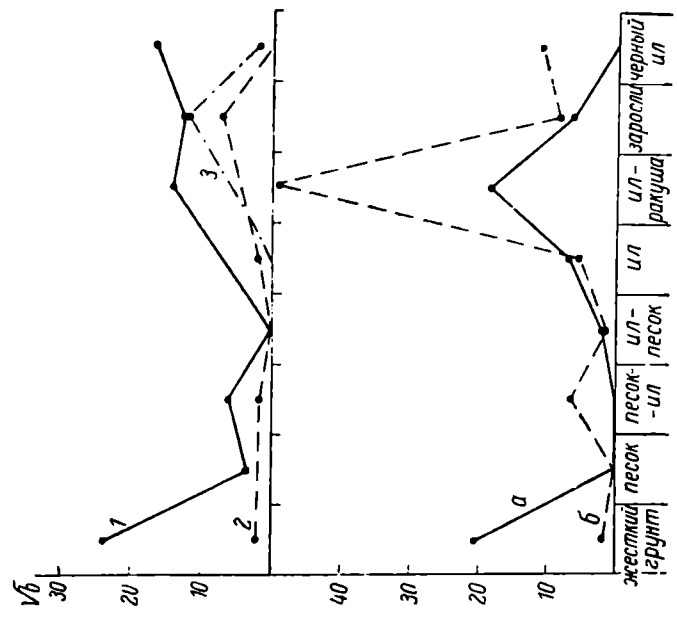


Рис. 21. Отношение к грунту литофильных каспийских видов.  
 а — Amathillina в дельте Дона; б — Amathillina в дельте Днепра. 1 — Diptogammarus haemobarphes; 2 — Pontogammarus obesus; 3 — Corophium curvispinum.

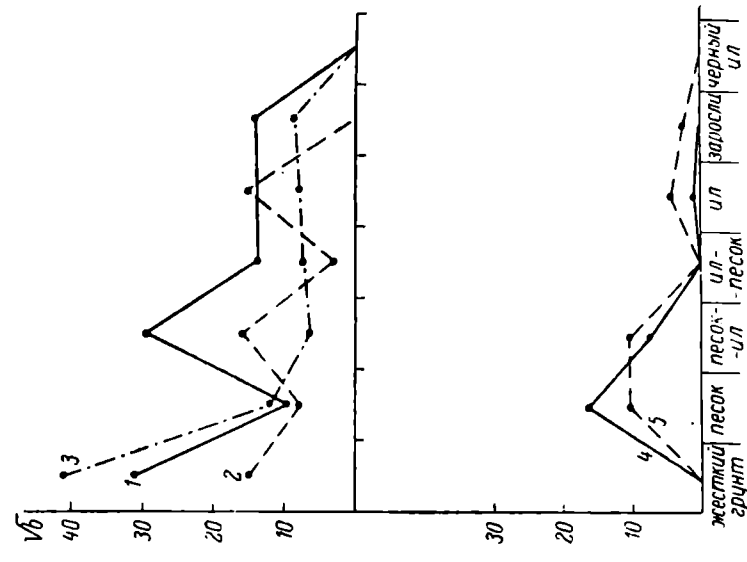


Рис. 22. Отношение к грунту каспийских псаммофильных видов и корофид.  
 1 — Corophium mobile, 2 — C. Cheltonae; 3 — C. robustum; 4 — Stenogammarus compressus; 5 — Niphargoides corupletus.



населяют прибрежные заросли рек, лиманов и дельтовых озер и почти не встречаются в руслах рек вне рипали. По-видимому, к фитофилам следует относить и гаммариду *P. crassus*.

Корофииды *Corophium curvispinum* и *C. maeoticum* по графикам (рис. 20, 21) оказываются лито-фитофилами, но это скорее всего эпибионты: как я упоминал, оба наиболее многочисленны в обрастаниях в самых верхних горизонтах воды. Другие виды корофийд значительно более «эвриэдафичны», как легко видеть на рис. 22. Однако все же у них намечается предпочтение жестких грунтов песчаным и избегание озерных илов. Не помещенный на этом графике *C. sowinskyi*, широко распространенный в понто-каспийских реках, как известно, везде селится главным образом на жестких субстратах. Однако в дельтах он, как и другие корофииды, постоянно встречается и на песках и илистых песках. Я думаю, что причина «эвриэдафичности» корофийд заключается в явлениях их вертикальной миграции, описываемых мною ниже. Все корофииды в дельтах дают наибольшее развитие на «корофийдных грунтах», которые сами же создают.

Все перечисленные выше виды, числом около 25, предпочитают вообще плотные, не покрытые отложениями субстраты, будь то камень, глина, ракуша, растения или твердые объекты обрастаний. В целом они составляют группу, близкую к понятию нереид Штейнманна (Steinmann, 1915).

Псаммофилы — формами, предпочитающими чистый кварцевый или ракушечный песок, являются несомненно 8 видов гаммарид и мизид: понтогаммары *Pontogammarus maeoticus*, *P. sarsi*, *P. weidemanni*, *Stenogammarus compressus*, *Niphargoides corpulentus*, мизиды *Paramysis baeri*, *P. kessleri sarsi*, *P. (Metamysis) ullskyi*.

Псаммофилия 3 видов понтогаммаров хорошо известна по данным многих авторов (третий встречается редко, но всегда был найден вместе с первым). Псаммофилия 32 следующих гаммарид, населяющих в больших количествах пески днепровской дельты, явствует из рис. 22. Указанные мизиды считаются псаммофильными рядом авторов для Днепра, Дуная, Дона, Волги и Оки. Количественных данных у меня по ним очень мало, так как они в дночерпатель попадают редко. Однако у *P. kessleri sarsi*, по Ю. М. Марковскому (1955), экотип, живущий в дунайских лиманах, предпочитает заиленные грунты.

Пелофилы каспийской фауны (в узком смысле) очень немногочисленны. Анализируя свои и литературные данные, я не нашел ни одного вида, связанного с черными восстановленными илами, характерными для стоячих водоемов дельт.

Вообще виды, не входящие в рассмотренные группы, проявляют предпочтение к грунтам, в большей или меньшей степени заиленным, представляющим собою пески или ракушечники, в различных соотношениях, смешанные с серыми илами. Обычно при этом серый ил или в виде отдельных пятен, или в виде сплошного, но тонкого слоя лежит на песке (чистом или с ракушей).

Однако лишь в редких случаях каспийцы дают наибольшее развитие на грунтах, состоящих из толстого слоя серого ила (без заметной примеси песка), т. е. являются настоящими пелофилами.

К числу таких пелофилов следует отнести, судя по данным Ю. М. Марковского (1954б, 1955), оба вида адаки — *Adacna plicata* и *A. laeviscula*, которые дают наибольшую биомассу на илах Днестровского и Дунайских лиманов (руководящие формы адакного ценоза). По-видимому, пелофилами следует считать полихет — амфаретид, особенно *Hypania*. Хотя

гипания дает, по моим данным (в эстуарии Дона), наибольшую среднюю биомассу на илистых песках, максимальные скопления ее на отдельных станциях встречаются на серых илах. По данным Ц. И. Иоффе (1958), специально исследовавшей экологию гипании, ее оптимальный грунт — ил, но с интенсивными окислительными процессами. Такое же, как у гипании, распределение по грунтам средних и максимальных биомасс дают *Schizorhynchus eudorelloides* и *Gmelinopsis*. Наклонность к значительному заилению обнаруживают также *Pandorites* и *Pterocuma rostrata*, но для них оптимальность ила, а не песчанистого ила, требует еще доказательства.

Остальные каспийские виды показывают максимальное развитие на песчано-илистых или илисто-песчаных грунтах. Эдафопатические кривые с максимумом в средних частях графика, соответствующим этим грунтам, дают многие виды. В качестве типичных примеров можно привести кривые для некоторых кумовых, мизид и монодакты (рис. 23). Виды, обнаруживающие предпочтение к грунтам, представляющим смесь илов и песков в разных соотношениях, можно назвать псаммопелофилами (или пелосаммофилами). Если отнести к этой группе также виды, для которых нельзя построить такой кривой, но известно, что они встречаются всегда на илисто-песчаных грунтах, то число псаммопелофилов составит 22—23 вида.

Следует заметить, что эти цифры получены на основании материалов по Азовской и Днепровско-Бугской эстуарным системам. По мнению Ю. М. Марковского (1953б, 1955), каспийская фауна в Днестровской и Дунайской системах обнаруживает в целом большую пелофильность. Не анализируя отношения каждого вида к грунту, Марковский показывает, что каспийские биоценозы (т. е. с преобладанием каспийских видов), которые в других системах псаммопелофильны, здесь часто оказываются пелофильными. Особенно это относится к обширным, но довольно сильно залившимся дунайским (бессарабским) лиманам — Ялпуг, Катлабуг, Кагул, Китай и др.

Марковский предлагает дифференцировать понятие пелофильности на мейопелофилию и плейопелофилию. Мейопелофильные виды и биоценозы — это те, которые предпочитают значительную заиленность, иначе говоря или без песка, но при благоприятном кислородном режиме. В лиманах дельты Дуная это обычно серые, реже почти черные илы, характеризующиеся сравнительно невысокой (16—18%) потерей при прокаливании, свидетельствующей о суммарном количестве органических веществ,

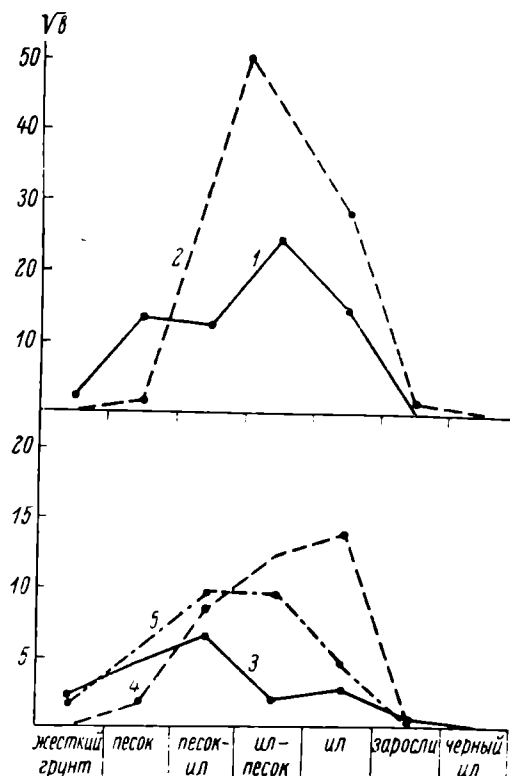


Рис. 23. Отношение к грунту псаммопелофильных каспийских видов.

1 — *Schizorhynchus eudorelloides*; 2 — *Monodactyla colorata*; 3 — *Paramysis intermedia*; 4 — *P. kowalevskyi*; 5 — *Pterocuma sowinskyi*.

и калорийностью 131—164 кал./г ила. Плейопелофильные виды предпочитают черные илы с более высокой потерей при прокаливании — от 20 до 41 % и значительно более высокой калорийностью — от 326 до 1512 кал./г. Эти илы отлагаются в плавневых водоемах и дельтовых озерах, обладающих неблагоприятным кислородным режимом. По мнению Ю. М. Марковского, критический момент в процессе аккумуляции органических веществ в грунте, после которого дальнейшая их аккумуляция приводит к угнетению донной фауны, в Днестре наступает при достижении 5—6 % потери при прокаливании, в то время как в Дунае — только при 19 % этой потери. Объясняется это, по-видимому, не иным составом этих веществ, а приспособлением населяющих дунайские лиманы форм к их повышенному содержанию. Поэтому биомасса мейопелофильных биоценозов здесь оказывается наиболее высокой, причем к ним относятся, наряду с пресноводными, и каспийские по преобладающим формам биоценозы монодакны, адакны, корофиды, даже некоторые варианты биоценоза дрейссены. Руководящий вид наиболее распространенного в этих лиманах биоценоза — *Monodacna pontica* — дает максимальное развитие на серо-голубых илах, т. е. в условиях мейопелофилии.

То же наблюдается на илах опресненной части Днестровского лимана — здесь образуется особенно типичный комплекс каспийских пелофилов: монодакна—адакна—амфаретиды, в комбинации с пресноводными олигохетами и другими, более эвриэдафичными каспийцами.

Не отрицая повышенной пелофильности каспийских видов или их экотипов в системах Днестра и Дуная, надо заметить, что все же и там в условиях плейопелофилии каспийцев очень мало, а в условиях мейопелофилии находят свой оптимум немногие виды. Марковский не дает распределения по грунтам отдельных видов; но на основании текста и таблиц «ценозов» к перечисленным выше пелофилам, кроме *Monodacna pontica*, можно прибавить лишь «стагнофильный» экотип *Paramysis kessleri sarsi* (другой экотип этой мизиды живет в реке). Возможно, что в системах Днестра и Дуная вообще распространены более пелофильные экотипы тех же видов. Не исключено также, что представление о большей пелофильности каспийской фауны в целом в этих системах усиливается в связи с массовым развитием *Monodacna pontica*, редкой или отсутствующей в днепровской и донской системах.

Подводя итоги, мы видим, что из 67 каспийских видов, по которым есть данные об их отношении к субстрату, 28 — обитателей плотных субстратов, из которых всего 3—4 фитофила, 8 псаммофилов, 24 псаммопелофила и 7 пелофилов или, точнее, мейопелофилов, при полном отсутствии плейопелофилов (а также фитофилов, живущих исключительно в стоячих водах).

По-видимому, эти соотношения достаточно хорошо выражают отношение каспийских донных беспозвоночных к субстрату. Из оставшихся невыясненными 20 видов, судя по их местонахождениям, преобладают псаммопелофилы, отчасти литофилы, так что в результате дальнейшего изучения экологии каспийцев эти две, явно преобладающие, группы еще больше увеличатся.

Если составить общую диаграмму распределения каспийских видов по разным грунтам, она будет иметь характерный двувершинный вид (рис. 24, II). Она и будет выражать эдафопатию каспийской фауны в целом.

Если составить такую же диаграмму для пресноводной фауны рек и водоемов речной поймы, воспользовавшись экологическими характеристиками видов по В. И. Жадину (1940б), и сравнить эти с предыдущей, то легко видеть, что в пресноводной фауне большую роль играют пело- и фитофилы

стоячих вод, отсутствующие среди каспийской, значительно выше роль литофилов, по числу видов превосходящих все остальные группы, но сравнительно мало псаммо- и псаммопелофилов (последнюю группу Жадин особо не выделяет).

По-видимому, в средиземноморской и морской фауне также наиболее многочисленны литофилы (сидячие формы — губки, гидроиды, мшанки

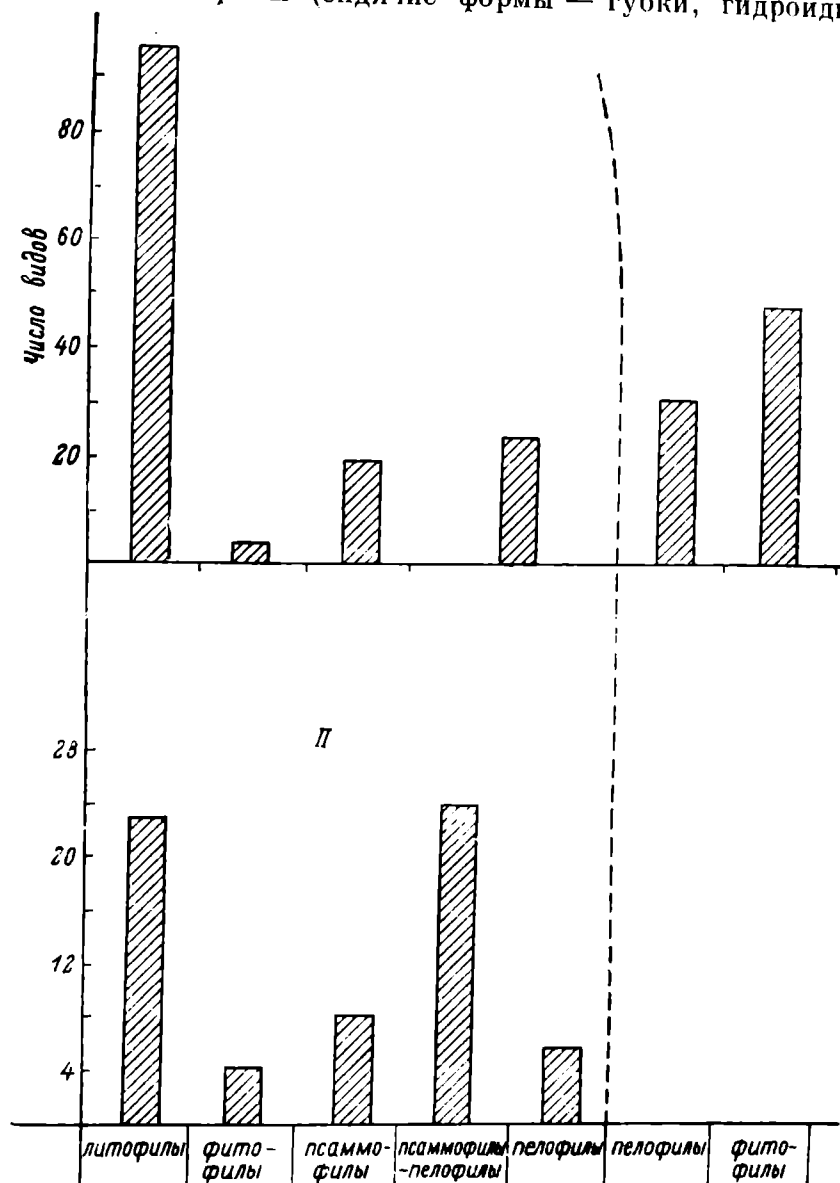


Рис. 24. Схема эдафонати каспийской и пресноводной фауны (беспозвоночных).

I — пресноводная фауна (по данным В. И. Жадина); II — каспийская фауна; слева от пунктирной линии текущих вод, справа — стоячих вод.

и др.) и хорошо развиты пелофилы (особенно полихеты и другие формы инфавны).

Таким образом, каспийская фауна имеет своеобразное соотношение групп; относительно очень высокий процент бентоса падает на псаммопелофилов; каспийская фауна в целом проявляет склонность к жестким или смешанным илисто-ракушечно-песчаным грунтам. В этом несомненно сказывается ее происхождение. Каспийское море, как указывает Л. А. Зен-

кевич (1947), отличается исключительным по сравнению с другими морями распространением ракушечных и вообще полужестких грунтов, и приспособленность к жизни на таких грунтах сохранилась и у каспийцев в Понтоазове.

Отношение животного к тому или иному грунту, который он населяет, зависит от нескольких факторов и есть явление более сложное, чем, например, термопатия или галопатия. Соленость непосредственно действует на организм осмотическим давлением или соотношением ионов, в то время как предпочтение определенного субстрата связано с разными сторонами жизни организма. Эдафический фактор — вторичный, представляет собой результат нескольких первичных факторов, к которым относятся: необходимость в определенном субстрате вследствие особенностей образа жизни (для прикрепления, сооружения домиков, зарывания или укрытия от врагов); необходимость в пище определенного состава и в достаточном количестве (органический детрит в иловых отложениях или в воде, во взвешенном виде; растительные остатки или живые ткани растений); необходимость в достаточном количестве кислорода для дыхания. Последнее наиболее существенно. Как известно, кислородный режим придонного слоя воды теснейшим образом связан с характером грунта. Но потребность различных видов в кислороде неодинакова, в связи с чем может быть неодинаковым и отношение к грунту. Так как кислород является одним из важнейших факторов распределения фауны вообще, вопрос об отношении каспийской фауны к кислороду необходимо рассмотреть отдельно.

### Отношение к кислороду

Характер грунтов и их распределение нередко могут служить неплохим показателем кислородного режима водоема. Известно, что накопление значительных масс органического детрита в виде иловых отложений сопровождается всегда ухудшением кислородного режима придонных слоев воды, так как кислород расходуется на их окисление. Это особенно ясно выступает в низовьях рек и дельтах, где в мелких побочных рукавах и пойменных озерах отлагается толстый слой черного «восстановленного» ила, по своей окраске, толщине слоя и вязкости отличающегося от серого «окисленного» речного ила и создающего условия для плейопелофилии. В таких водоемах исчезновение кислорода в зимние месяцы — обычное явление. Во многих местах почерневшие остатки ракушки и тростников ясно говорят о заморных явлениях с выделением сероводорода.

Как было показано выше, на черных илах стоячих водоемов каспийские виды не живут.

Отношение каспийских видов к грунтам и распределение каспийской фауны в целом совершенно ясно говорит о том, что она избегает сильного заиления. В Днепровском и Бугском лиманах каспийские биоценозы располагаются только по периферии по более мелководным районам, с глубиной до 3.5 м и смешанными полужесткими или жесткими грунтами, не распространяясь на центральное заиленное ложе с почти постоянным дефицитом кислорода.

В Таганрогском заливе кислородный режим заиленного ложа лучше, однако и здесь каспийские виды и биоценозы распространяются по песчано-ракушечным отмелям значительно дальше в сторону моря, чем по ложу. Солоноватоводный остракодовый биоценоз, живущий на илах с глубинами более 4—5 м, внедряется даже в верхний отдел олигогалинной зоны, заселенной вообще в основном каспийцами. Но вместе с тем некоторые,

проникающие в солоноватую (мейомезогалинную) зону, каспийские виды обнаруживают, видимо, большую выносливость к заилению, чем в пресной воде. Это наблюдается у кумовых *Pterocoma pectinata*, *Schizorhynchus*

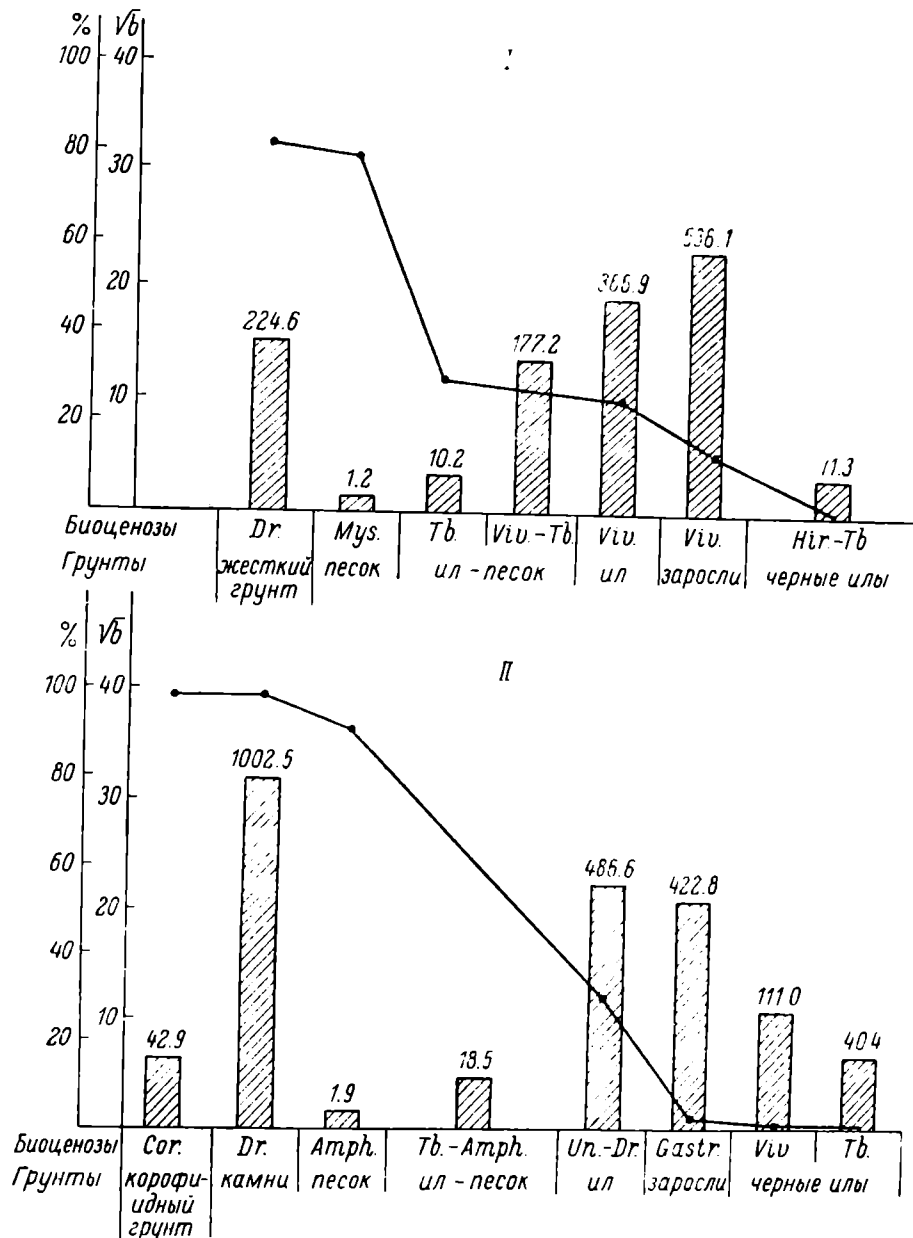


Рис. 25. Био масса донных биоценозов дельт Дона (I) и Днепра (II) и роль в них каспийской фауны. (По М.-Болтовскому, 1948б).

Цифры над столбиками обозначают среднюю биомассу в г/м², по высоте столбиков пропорциональна корню квадратному из биомассы. Линия показывает изменение процента биомассы каспийской фауны от общей биомассы. Биоценозы: Dr. — *Dreissena*; Mys. — *Mysidae*; Tb. — *Tubificidae*; Viv. — *Viviparus*; Hir. — *Hirudinea*; Cor. — *Corophiidae*; Amph. — *Amphipoda*; Un. — *Unionidae*; Gastr. — *Gastropoda*.

*eudorelloides*, которые в Таганрогском заливе локализуются преимущественно на илах, в то время как в дельте Дона — в меньшем количестве и на илистых песках. Это можно объяснить облегчением процесса дыхания в пресной воде благодаря связыванию углекислоты карбонатами, обнаруженным Шлипером (Schlieper, 1928, 1958).

Очень хорошо выражена «пелофобия», избегание темных илов, в дельтах Дона и Днепра, где эти илы распространены в слабопроточных и стоячих водоемах. Число видов каспийцев, их роль и биомасса быстро умень-

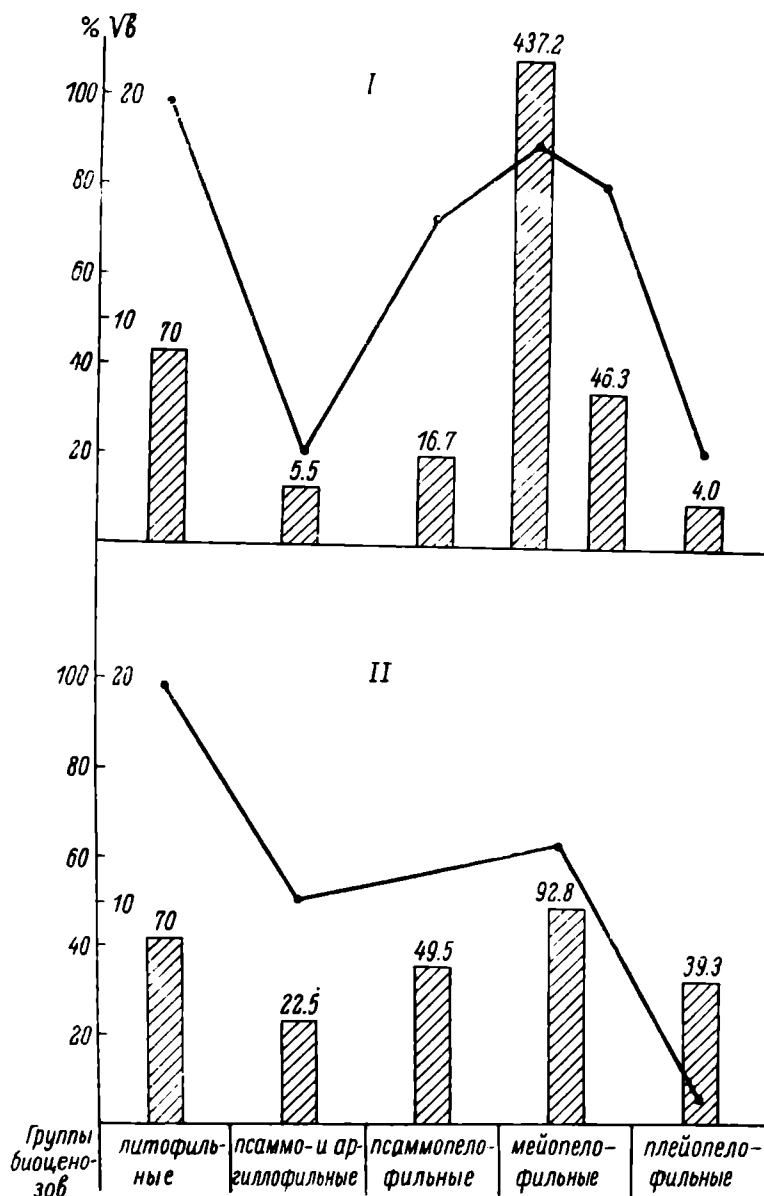


Рис. 26. Биомасса донных биоценозов в лиманах и рукавах Днестра (I) и лиманах Дуная (II) и роль в них каспийской фауны. (По Ю. М. Марковскому, с изменениями).

Значение столбиков и цифр над ними то же, что и на рис. 25. Линия показывает изменение процента суммы индексов плотности ( $\sqrt{b_p}$ ) каспийских видов от общей суммы индексов плотности.

шаются с заилением, что было показано мною еще для дельты Дона (1939а, 1940) и потом подтверждено на дельте Днепра (1948б) (рис. 25).<sup>26</sup>

<sup>26</sup> На графиках, изображенных на рис. 25 и 26, биоценозы расположены по такой же системе, как строились кривые эдафопатии, т. е. от коренных пород или обнаженных субстратов через песчаные наносы ко все возрастающему заилению. Биоценозы Днестровского лимана как олигогалинного включены в график по днестровской дельте.

Роль каспийской фауны по всем грунтам даст правильное убывание с заилением, хотя абсолютная величина их биомассы дает двувершинную кривую, что объясняется значительным возрастанием числа видов на илистых песках. Но с переходом к темным илам озер и пойменных водосемов роль и биомасса каспийцев падают почти до нуля.

Для дельт Днестра и Дуная получается, как видно на рис. 26, в принципе сходная картина, но здесь на илистых песках и серых илах повышается не только абсолютная величина биомассы, но и роль каспийской фауны, хотя к «плейопелофилии» она опять сильно падает. Главная причина этих отличий, может быть, не столько в том, что в этих эстуариях каспийская фауна более пелофильна, как в том, что здесь мы имеем дело преимущественно или (в Дунайской дельте) исключительно с лиманами — водоемами озерного характера, в которых возможно сильное развитие кардиид, в данном случае — *Monodacna pontica*; в проточных же водоемах (рукавах днепровской и донской дельт) оно сильно затруднено вследствие сноса пелагических личинок. По той же причине и литофильные биоценозы для этих эстуариев представлены беднее: жесткие субстраты (области размыва) в лиманах распространены меньше, чем в реках.

Уменьшение роли каспийской фауны с заилением хорошо заметно и при сопоставлении биоценозов мелководных отмелей и центрального ложа Таганрогского залива.

В настоящих пойменных водоемах, отрезаемых в межень от реки, каспийцы вообще, как правило, отсутствуют, и основная причина этого несомненно заключается в дефиците кислорода. Заходящие в эти водоемы весной каспийские формы в дальнейшем погибают. Об этом упоминали Н. Л. Чугунов (1923), А. Л. Бенинг (1924а), В. И. Жадин (1940б) и другие авторы.

Между прочим, в этом отношении особняком от каспийских мизид стоит населяющая в больших количествах многие пойменные озера Среднего и Верхнего Дона и интенсивно в них размножающаяся (Бухалова, 1941) *Diamysis pengoi*, что подтверждает ее некаспийское происхождение.

Но в дельтовых озерах, хотя и сильно заиленных, но сохраняющих связь с рукавами при помощи протоков и ериков, некоторые каспийские виды остаются. В большинстве случаев обитающие в озерах каспийские виды относятся к определенной группе из 8—10 форм. Чаще всего встречаются мизида *Limnomysis* и гаммарида *Amathillina*. Они особенно многочисленны в озерах днепровской дельты и составляют постоянный элемент их фауны зарослей. Затем в озерах и вообще слабопроточных водоемах довольно часто встречаются: дрейссена, *Paramysis kowalewskyi*, *Corophium sowinskyi*, *Dikerogammarus haemobaphes*, *Pontogammarus robustoides*, полихеты *Hypania*. Иногда встречаются и другие виды (*Hypaniola*, *Schizorh. eudorelloides*, *Pterocuma pectinata*), но обычно в виде единичных экземпляров.

Легко заметить, что это главным образом формы эвриэдафичные или фитофильные.

Почти все перечисленные виды используют заросли озерных макрофитов, в верхних горизонтах которых находят сносный кислородный режим. Исключением является *Hypania*, которая живет на дне. В дельте Днепра эта полихета, поражающая вообще своей необыкновенной эвритопностью, встречается далеко не во всех озерах, но в некоторых образует колонии высокой плотности (с биомассой до 2.550 г/м<sup>2</sup>). При малоподвижности этого червя и отсутствии планктонных стадий развития надо допустить,



что *Hyporhamphus* переживает в озерах и зиму. Это, пожалуй, наиболее эвриоксидная каспийская форма; однако и она все-таки отсутствует в отрезанных от реки пойменных водоемах.

Только в крупных озерах, из которых многие именуются лиманами (хотя и не имеют прямого соединения с морем и совершенно пресноводны) и имеют хорошо выраженную прибрежную зону с песчано-ракушечными грунтами, каспийская фауна развивается богато. В этих озерах илы обычно имеют другой («мейопелофильный») характер, а при наличии некоторой проточности здесь преобладают илисто-песчаные грунты. Такие крупные озерообразные водоемы входят в состав дельты Дуная, отчасти Днестра; они имеют сходство с проточными ильменями Волги, также богатыми каспийской фауной.

Среди каспийцев есть формы, отличающиеся особенной стенооксидностью: ясно выраженные литофильные и псаммофильные ракообразные и особенно обитатели самых верхних горизонтов (полосы у уреза воды), наиболее насыщенных кислородом.

Особенно благоприятная среда для каспийской фауны в целом — илисто-песчаные грунты рек и лиманов. Это среда, в которой еще достаточно кислорода и вместе с тем уже много питательного детрита; поэтому каспийская фауна здесь наиболее разнообразна и ее численность наиболее высока. Распространению в области сильного заиления препятствует ухудшение в них кислородного режима, заселению же жестких грунтов для многих форм — уменьшение запасов пищи или отсутствие приспособлений к жизни в подвижной воде и на твердом субстрате.

Рыбы, относящиеся к каспийскому комплексу, очевидно, в принципе не отличаются от беспозвоночных по своему отношению к кислороду. Как известно, среди них совершенно нет видов, аналогичных карасю или линю по своей выносливости к заморам. Осетровые, сельдевые, окуневые и карповые обитают в море или в реках, и даже бычки, тесно связанные с дном и населяющие лиманы и заиленное ложе Азовского моря, в массах погибают во время летних заморов.

Итак, несмотря на то, что отношение различных каспийских видов к кислороду неодинаково, каспийская фауна в целом характеризуется оксифильностью — этот вывод с несомненностью вытекает из приведенных фактов ее распространения и отношения к разным типам грунтов.

Но можно привести и ряд конкретных указаний о необходимом для многих форм содержании кислорода. По А. Н. Державину (1939а), живущие в Понтоазове виды мизид обитают в Каспийском море только в верхних горизонтах, где содержание кислорода составляет более 50% насыщения (временное падение содержания  $O_2$  до 4—5 см<sup>3</sup>/л наблюдается лишь на глубинах более 100 м). На этом основании Державин считает их стено-полиоксидными формами, допуская некоторое исключение лишь для *Limnomysis*, живущей и в водоемах с неустойчивым газовым режимом. А. Л. Бенинг (1924а) определенно указывает, что в бассейне Волги *Paramysis* (*Metamysis*) *ullskyi* не выносит ниже 4—5 см<sup>3</sup>/л кислорода. Данные о мизидах подтверждает Бэческу (Băcescu, 1940), который пишет, что все каспийские мизиды в дельте Дуная оксифильны, так как погибают при содержании кислорода менее 50% насыщения или около 4 см<sup>3</sup>/л; исключения составляют только *Paramysis* (*Mesomysis*) *kowalewskyi* и *Limnomysis*, выносящие до 30—40% насыщения (2.5—3 см<sup>3</sup>/л). Наиболее эвриоксидна последняя, которая по ночам избегает ухудшения кислородного режима благодаря переходу в верхние слои воды, где ведет планктонный образ жизни. Эти данные хорошо совпадают с нашими наблюдениями.

Среди каспийцев безусловно отсутствуют такие широкоэвриоксидные формы, как среди пресноводной и средиземноморской фауны. Многие пресноводные олигохеты и тендипедицы, особенно личинки мотыля, населяющие черные или стоячих водоемов, отличаются чрезвычайной выносливостью к недостатку кислорода. Некоторые из них способны к временному анаэробизму и образуют характерный для заморных озер «замороустойчивый комплекс», в состав которого входят личинки *Chaoborus*, некоторые мотыли формы *Tendipes* f. *l. plumosus*, тубифициды *Tubifex tubifex* и др. С другой стороны, в центральных частях Азовского моря, подвергающихся систематическим заморам в конце лета, обитает особый биоценоз пелофильных гастропод *Hydrobia* и полихет *Nephtys* и *Nereis*, размножающихся здесь в большом количестве; к ним присоединяется и двустворчатый моллюск синдесмия.

Поразительную выносливость многих черноморских полихет и двустворчатых показали Л. Якубова и Е. Н. Мальм (1931) в опытах, в которых синдесмия, nereиды и другие полихеты выносили по 6—10 дней заведомо анаэробные условия (при наличии сероводорода). Способностью к существованию в анаэробной среде обладают преимущественно обитатели илистых грунтов, но в биоценозах ракушечников и мидиевых банок тоже есть формы, подолгу выживающие в отсутствии кислорода. Так, А. Ф. Карпевич (1940) экспериментально доказала, что живущий в обрастаниях средиземноморский моллюск митиластер выдерживает до трех недель пребывания при полном отсутствии кислорода и несколько дней в присутствии сероводорода благодаря плотному замыканию створок.

Каспийские виды совершенно неспособны к этому. Даже наиболее эвриоксидные виды из каспийской фауны не выносят пребывания в бескислородной среде. В этом отношении они не отличаются от других групп морского происхождения. По мнению Е. И. Лукина (1936), все формы морского происхождения в пресных водах оксифильны и потому оказываются олигосапробными или живут только в реках.<sup>27</sup> Это объясняют затруднением дыхания и повышением кислородного порога при переходе в пресную воду из соленой. Но следует заметить, что каспийская фауна и в соленых водах обнаруживает такие же высокие требования к кислороду.

Оксифилия каспийской фауны подтверждается и накопившимися за последние годы экспериментальными данными об отношении отдельных видов к кислороду, главным образом по минимальному или летальному содержанию кислорода и его потреблению при различных температурах и в водах разной солености. Экспериментальному изучению подвергались в основном виды, рассматривавшиеся как возможные объекты акклиматизации и большей частью действительно переселявшиеся в другие водоемы.

Рассматривая эти данные в систематическом порядке, начну с полихет амфаретид.

Каспийские амфаретиды оставались в эколого-биологическом отношении совершенно неисследованными, если не считать собранных в 30-х годах данных по их численности и распределению. Первые экспериментальные данные по *Nyrania invalida* были получены П. А. Журавлем (1950а), который указывает, что при недостаточном количестве кислорода — 28,3% насыщения — наблюдалась значительная гибель червей (не наблюдавшаяся при 42% насыщения). Несколько позднее Ю. М. Марковский (1954б), экспериментируя с червями из Днестровского и Днепровского

<sup>27</sup> Некоторые авторы даже считают оксифильность некоторых видов в пресных водах признаком их морского происхождения, как например И. Н. Филиппов (1928) по отношению к нематоде *Enoploides fluviatilis*.

лиманов и из дельты Дуная, нашел, что во всех этих водоемах гипания оказалась весьма требовательной к кислороду, так как погибала даже при относительно высоком содержании его — от 2.1 до 3.3 мг/л (+0.5 мг/л). Однако Ц. И. Иоффе (1958) получила другие результаты. По ее данным, гипании из дельты Дона выносят полное отсутствие кислорода при низких температурах в 5—7° до 20 часов почти без отхода; при 10—13° за это время погибает уже почти половина червей, но при температуре 20° черви погибают уже через несколько часов. Содержание же кислорода 1—1.5 мг/л черви выносят и при высоких температурах без отхода до 15 часов. Вследствие краткости этих опытов (как правило, длившихся менее суток) вывод Иоффе, что гипании являются «факультативными анаэробами», мне кажется преждевременным. По ее данным, интенсивность дыхания червя при содержании кислорода ниже 4 мг/л очень быстро падает и при содержании его около 0.7 мг/л сводится к нулю. Червь вовсе перестает потреблять кислород и становится совершенно неподвижным, т. е. его жизнедеятельность прекращается даже при высокой температуре.

Возможно, что расхождение между данными Марковского и Иоффе не так велико, если опыты Марковского велись при высокой температуре и были длительными (сведений об этом нет). Во всяком случае, хотя гипания, особенно при низкой температуре, вынослива к недостатку кислорода, ее выносливость не идет ни в какое сравнение с выносливостью упомянутых выше морских полихет. Несомненно, заморные условия (длительное отсутствие кислорода), по крайней мере в летнее время, для нее губительны. Между тем, как видно по распространению и отношению гипании к грунтам, это явно один из самых эвриоксидных каспийских видов.

Близкая к ней гипаниола (*Hypaniola*), вероятно, несколько менее вынослива к недостатку кислорода, но экспериментальные данные имеются только по интенсивности дыхания, которая близка к интенсивности дыхания гипании. У обоих червей она ниже, чем у ракообразных (при 20° в насыщенной кислородом воде — у взрослых червей около 0.3 мг O<sub>2</sub> на г в час, а у мизид и гаммарид обычно 0.5—1.5 мг), что соответствует их малой подвижности.

Из моллюсков лучше других изучено отношение к кислороду монодакны.

Монодакна цветная (*Monodacna colorata*), по данным Л. П. Максимовой (1953), изучавшей ее в Таганрогском заливе, при содержании кислорода 1—1.3 см<sup>3</sup>/л теряет способность к нормальному дыханию. При понижении содержания кислорода ниже указанной величины при температуре 20—22° монодакна погибает менее, чем за сутки даже при оптимальных для нее солевых условиях. При более высоких температурах и соленостях (более 7.5‰), а также на ранних стадиях развития монодакна более чувствительна к недостатку кислорода (Карпевич, 1955б). Интенсивность потребления кислорода у монодакны еще значительно ниже, чем у амфаретид; наибольшую величину (0.044 см<sup>3</sup> O<sub>2</sub> на 1 г в час) она имеет при оптимальной солености. Ю. М. Марковский подтверждает, что летальная норма кислорода для цветной монодакны — 0.9 мг/л. Но для монодакны понтической *M. pontica*, более пелофильной, летальное содержание кислорода, по его опытам, значительно ниже и составляет всего 0.2—0.3 мг/л. Однако потребление кислорода у этого вида не меньше, чем у цветной монодакны, а именно 0.072 мг (0.050 см<sup>3</sup>) на 1 г в час, при 25—30° (Бодрова и Краюхин, 1955).

Для адакны *Adacna plicata*, по данным того же автора, летальная норма опять выше — 0.945 мг/л, т. е. близка к норме цветной монодакны. К со-

жалению, для обеих последних цифр не указано время, в течение которого при этом содержании кислорода наступает гибель моллюска. Во всяком случае ясно, что и понтическая монодакна совершенно не выносит отсутствия кислорода.

Изучавшие этих адакнид авторы считают, что приведенные нормы свидетельствуют о высокой требовательности их к кислороду. Действительно, ближайший их родственник *Cardium edule* обладает большей выносливостью к его недостатку (погибает лишь при исчезновении кислорода), хотя считается чувствительным к недостаткам кислорода по сравнению с синдесмией и другими морскими формами.

Требовательность к кислороду дрейссены *Dreissena polymorpha* достаточно хорошо известна из литературы.

Об отношении к кислороду каспийских гастропод известно очень мало. Есть лишь указания Ю. М. Марковского (1954б) и Н. В. Бодровой и Б. В. Краюхина (1955), что для *Micromelania* (= *Pyrgula*) *linct*a содержание кислорода 0.4 мг/л является уже летальным, а потребление кислорода несколько выше, чем у монодакны и составляет в среднем при 25—30° 0.095 мг (0.066 см<sup>3</sup>) на 1 г в час (при 14—15° — 0.053 мг). Судя по этим данным и по распространению в водоемах, виды пиргулид в Понтоазовском бассейне не менее оксифильны, чем кардииды.

Азовский понтогаммар *Pontogammarus maeoticus*, резко выраженная приуроченность которого к зоне уреза воды заставляет предполагать высокую оксифильность, по данным А. Ф. Каревич (1940) для рачков из Каспийского моря, действительно, погибает от удушья уже при содержании кислорода 1—1.5 см<sup>3</sup>/л. Потребление кислорода у него (как, впрочем, и у других изученных ракообразных) значительно выше, чем у полихет и моллюсков, а именно 0.4—0.55 см<sup>3</sup>/г в час (при температуре 18—20° и солености 10—15‰). Ю. М. Марковский, проводивший опыты с понтогаммаром из Днестровского лимана, нашел, что чувствительность к кислороду у него меньше:<sup>28</sup> летальная концентрация составляет 0.31—0.38 мг/л.

Возможно, что понтоазовские и каспийские популяции этого вида действительно, различно относятся к кислороду — во всяком случае отношение к солености у них разное: каспийские живут только в соленых водах, понтоазовские свободно выдерживают совершенно пресные. Но и установленная для днестровских популяций норма показывает, что понтогаммар погибает задолго до исчезновения кислорода.

Другие изученные в экспериментах каспийские амфиподы обнаруживают вообще высокую потребность в кислороде.

По данным моих опытов, *Chaetogammarus ischnus*, один из обитателей «уреза воды», погибает уже при содержании кислорода 1.1—1.5 мг/л. Другой обитатель этой зоны, более распространенный *Dikerogammarus villosus*, погибает при содержании кислорода несколько менее 1 мг/л.

Между прочим, в опытах с этими гаммаридами было показано, что, впадая в неподвижность от асфиксии при низком содержании кислорода, они погибают не сразу и, пробыв даже час в воде, содержащей 0.1—0.3 мг/л кислорода, могут вернуться к жизнедеятельности.

*Dikerogammarus haemobaphes*, по Ц. И. Иоффе (1954), погибает при содержании кислорода 0.46—1.05 мг/л, а мелкие особи — даже при 1.44 мг/л.

<sup>28</sup> По мнению указанного автора, это вполне соответствует образу жизни азовского понтогаммара, закапывающегося в песок. Однако основная масса рачков очень подвижна и питается взвешями, находящимися в воде (Резниченко, 1957).

По данным А. Янковской (1941), потребление кислорода у живущих в Волге каспийских амфипод *Pandorites* (?) *platycheir* примерно такое же, как у азовского понтогаммара — 0.54 мг/г (что соответствует 0.39 см<sup>3</sup>/г) в час, но у других видов — *Corophium curvispinum*, *Pontogammarus obesus*, *Dikerogammarus haemobaphes* — больше: 0.95—1.27 мг/г (или 0.66—0.90 см<sup>3</sup>/г) в час. Правда, эти данные получены при более высокой температуре (22—27°), а с ее повышением (а также у более молодых особей) интенсивность дыхания возрастает. Для последних двух видов П. П. Дремкова (1954) получила близкие величины: при колебаниях температуры от 3 до 25° — потребление кислорода 0.48—0.99 мг/г для первого и 0.68—1.29 мг/г для второго (у молоди соответственно 0.69—1.29 мг/г и 0.86—1.45 мг/г). При высокой температуре — 25° — летальная концентрация кислорода для этих видов оказывается очень высокой: при 3.5—3.9 мг/л через 4—5 часов погибают все рачки.

Близкие величины потребления кислорода — 0.50—1.08 мг/г в час при 25—30° — были получены Н. В. Бодровой и Б. В. Краюхиным (1955) для амфипод *Gmelina costata* и *Corophium nobile*.

Высокую оксифильность обнаруживают в опытах и все каспийские мизиды. *Paramysis* (*Metamysis*) *ullskyi*, известная реофильная речная мизидка Понтокаспия, по моим данным, при температуре 18—21° не выносит содержания кислорода ниже 1.6—1.0 мг/л. Потребление кислорода этой мизидой, по А. Ф. Карпевич (1955б), ниже, чем у других каспийских мизид, и составляет при разных соленостях от 0.29 до 0.37 см<sup>3</sup>/г, по А. П. Янковской (1941) — не ниже, а именно 0.71—0.88 мг/г (0.5—0.61 см<sup>3</sup>/г).

Другая мизидка, широко распространенная в реках, а также в лиманах эстуарных систем северо-западного причерноморья — *Paramysis kessleri sarsi* — обнаруживает, по Ю. М. Марковскому (1953б, 1955), в дельте Дуная два ясно выраженных экотипа. Реофильный экотип, живущий в рукавах Дуная, очень требователен к высокому содержанию кислорода и погибает уже при 3—3.8 мг/л. Другой — «стагнофильный» экотип, населяющий лиманы, менее требователен, но тоже имеет все-таки сравнительно высокую летальную норму — от 0.9 до 2.4 мг/л, в среднем 2 мг/л. Этот вид в целом несомненно весьма оксифилен. Он отличается и высоким потреблением кислорода — 0.5—1.1 мг/г веса тела у стагнофильного экотипа, и еще выше у реофильного.

Примерно такой же оксифильностью отличается другой вид этого рода — *P. baeri*, который также имеет два экотипа — реофильный с летальной нормой 3.1—3.5 мг/л и стагнофильный с нормой 1.6—2.0 мг/л.<sup>29</sup>

Дополнительные данные об этих двух видах были опубликованы Л. П. Брагинским (1957),<sup>30</sup> работавшим под руководством Ю. М. Марковского; по его опытам, проводившимся при 22—25°, зрелые (с наполненным марзупиумом) самки стагнофильных *P. kessleri sarsi* имели значительно более высокую интенсивность дыхания, чем молодые, хотя потребление кислорода на единицу веса было почти одинаковым и зависело не от возраста, а больше от исходной концентрации кислорода и возрастало с увеличением последней до 11—14 мг/л. У реофильных же *P. baeri* интенсивность дыхания значительно выше — при 25° в среднем 3.5 мг/г.

<sup>29</sup> Раньше Б. В. Краюхин (1951) находил у этих двух видов мизид не очень высокое потребление кислорода: 0.42—0.50 мг/г в час.

<sup>30</sup> В цитируемой статье Л. П. Брагинского приводятся также данные по корофидам, но изученные им виды *Corophium volutator* и *C. grossipes* — средиземноморские формы (а не каспийские, как считал Брагинский), поэтому эти данные мы не приводим.

Наиболее подробно исследованная *P. kowalewskyi*, как и следовало ожидать, в соответствии с ее местообитанием несколько менее оксифильна. По моим опытам, при температуре 16—20° она не выносит содержание кислорода ниже 1.9 мг/л. Более подробные исследования А. Ф. Карневич (1955б, 1958) и Ц. И. Иоффе (1958), показали, что летальная концентрация кислорода для этой мизиды при температурах от 10 до 23—24° и благоприятных солевых условиях составляет 1.5—2.1 мг/л; при повышении температуры выше 30° и солёности до 20‰ летальная норма повышается, что, видимо, свидетельствует о понижении жизнеспособности животного. Потребление кислорода мизидой Ковалевского при температуре 20—23° по Карневич составляет в пресной воде 0.53 см<sup>3</sup>/г, по Иоффе — 0.87—1.68 мг/г (т. е. 0.61—1.17 см<sup>3</sup>/г) в час; оба автора указывают на значительное понижение интенсивности дыхания с понижением температуры и с возрастом. Расхождение в данных можно объяснить тем, что Карневич брала мизид из Таганрогского залива, а Иоффе — из дельты Дона. Впрочем, эти различия не так велики. С. К. Тютенков (1959) получил для этого вида промежуточные значения потребления кислорода: 0.75—1 мг/г (т. е. 0.52—0.70 см<sup>3</sup>/г) и приблизительно такую же, но более сильно изменяющуюся с температурой, летальную концентрацию: от 1—1.5 до 2.73 мг/л при 7—20°. Экспериментируя с тем же видом из дельты Волги, К. В. Горбунов (1953) получил для него другую, более низкую (хотя все же довольно высокую) летальную норму — в среднем 0.87 мг/л (от 0.75 до 1.19 мг/л).<sup>31</sup>

По интенсивности дыхания кумовых имеются только данные Е. Н. Бокковой (1958) для живущего в Каспии *Schizorhynchus bilamellatus*. У этого вида потребление кислорода в слабосоленовой (2.5—5‰) каспийской, аральской и балтийской воде составляло 0.44—0.56 мг/г (0.31—0.39 см<sup>3</sup>/г), т. е. величины того же порядка, что и у амфипод и мизид.

В обзорной статье Г. Г. Винберга (1950) об интенсивности обмена ракообразных в зависимости от их размеров данные по каспийским ракообразным почти отсутствуют. Есть лишь некоторые сведения по *Astacus leptodactylus*, у которого скорость потребления кислорода изменяется в зависимости от веса в общем так же, как и у других ракообразных, удовлетворяя выведенному Винбергом общему для всего класса уравнению. По мнению этого автора, интенсивность дыхания (обмена) у ракообразных не зависит от их возраста, что не согласуется с приведенными выше данными других авторов по амфиподам.

Некоторые экспериментальные данные есть и о рыбах. По А. Б. Лозинкову (1952), кислородный порог (летальная концентрация O<sub>2</sub>) составляет при температурах от 10 до 25° у молоди осетра 1.5—2.1 мг/л, у молоди севрюги 2.2—2.5 мг/л (у сеголетков несколько ниже), но угнетение дыхания начинается уже при более высоком содержании кислорода: 1.7—2.7 мг/л у осетра, 2.5—5.5 мг/л у севрюги. Более выносливы бычки, но в опытах сирман *Neogobius syrman* и кругляк *N. melanostomus* при содержании O<sub>2</sub> в 1 см<sup>3</sup>/л испытывают затруднения в дыхании, а при 0.3—0.6 см<sup>3</sup>/л (в среднем) уже погибают от удушья (Карневич, 1955б).

Как видно, имеющиеся экспериментальные данные подтверждают оксифильность каспийской фауны в Понтоазове.

<sup>31</sup> Для правильной оценки данных опытов важно также указание Иоффе, что интенсивность дыхания мизид (потребление кислорода) при понижении порционного давления кислорода сильно понижается (в несколько раз при понижении содержания кислорода с 6—7 до 2—3 мг/л).

Но вся ли автохтонная фауна Каспия оксифильна? В Понтоазовском бассейне обитает население мелководного Северного Каспия, а в глубинных слоях Среднего и Южного Каспия кислородный режим значительно хуже. И в действительности, здесь фауна глубже 100 м резко беднеет. По данным Л. В. Арнольди (1938а), М. М. Брискиной (1938), Д. З. Демина (1938), приблизительно с этой глубины начинается область мягких илов, заселенная преимущественно ракообразными, щетинконогими червями и отдельными видами моллюсков (микромеланий и дрейссен), дающими в целом ничтожные биомассы в десятые доли грамма на 1 м<sup>2</sup>. Примерно около 200 м — граница захождения в глубину моллюсков; почти до 300 м доходят отдельные виды рыб (бычок *Anatirostrum*); из ракообразных глубже распространяются некоторые виды амфипод и мизид, в том числе и все арктические формы. В большинстве случаев между 400 и 500 м проходит граница животной жизни на дне вообще, но часто уже на глубинах 300 и менее метров дночерпатель не приносит никакой фауны. Обычно глубже 400 м встречаются только полихета *Hypania* и олигохеты (ближе не определенные). В толще воды жизнь распространяется несколько глубже — до 400—600 и даже 750 м, где встречаются «батипелагические» формы — арктические по происхождению гаммариды *Pseudalibrotus* и мизиды *Mysis*, а также автохтонная *Paramysis loxolepis*.

Лишь отдельные находки выходят из этих границ. Так, однажды бентос был обнаружен Арнольди (1938а) на глубине 579 м, а Брискина (1938) в одном случае обнаружила живую *Hypania* даже на глубине 960 м, т. е. близкой к максимальной глубине Каспия.

Уже из распределения фауны Каспия по глубинам ясно, что его автохтонная фауна в целом оксифильна. Характерно, что на больших глубинах возрастает роль арктических форм, которые часто преобладают. Из автохтонов глубже 400 м распространяются в основном два вида — гипания и *P. loxolepis* (не определенные до вида олигохеты, может быть, принадлежат к пресноводным формам). Но выше мы видели, что гипания, один из самых эвриоксидных каспийских видов, значительно менее вынослив к недостатку кислорода, чем многие морские полихеты.

Подводя итоги, можно дать такую краткую экологическую характеристику каспийской фауны в Понтоазовском бассейне.

В целом эта фауна мелководная, в массе не распространяющаяся глубже 30 м; но это объясняется не столько отбором олигобатных форм Каспия, как гидрологическими особенностями Понтоазова и особенно отношением Каспийской фауны к солености и кислороду. По отношению к солености она в основной массе (на  $\frac{3}{4}$ ) является олигогалинной, причем почти все (а может быть и все) виды свободно переносят совершенно пресную воду, хотя не все могут в ней размножаться. Наиболее эвригалинной и даже галофильной группой являются рыбы.

При этом виды, олигогалинные в Понтоазове, в условиях своеобразного каспийского состава солей оказываются мезогалинными.

По отношению к кислороду каспийская фауна в целом обладает ясно выраженной оксифильностью, проявляющейся и во всем автохтонном комплексе Каспия. Следствием этого является немногочисленность пелофильных каспийских форм и преобладание форм псаммопелофильных и литофильных и вообще эпифауны.

Следствием преобладающей олигогалинности и оксифильности является массовое развитие каспийской фауны в низовьях речных систем и ее реофилия.

Таким образом, несмотря на разнообразие систематического состава каспийской фауны и населяемых ею биотопов, она носит в общем однородные экологические черты.

## БИОЛОГИЯ (ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ, ПИТАНИЕ, ЗНАЧЕНИЕ В БИОЦЕНОЗАХ)

Сведения по размножению, росту, питанию каспийской фауны в Понтоазовском бассейне столь же неравномерны и для некоторых групп отрывочны, как и сведения об ее отношении к факторам среды. Здесь также больше данных по объектам акклиматизации и промысловым рыбам. В этом разделе я рассмотрю и вопрос о значении каспийских элементов в фауне Понтоазова, о роли, которую играет каспийская фауна в биоценозах и которую можно оценить благодаря проводившимся количественным исследованиям.

### Жизненный цикл

Размножение каспийской фауны в Понтоазовском бассейне происходит, как я упоминал выше, вообще в теплое время года; исключений из этой закономерности я не знаю, хотя периоды размножения у разных форм различны.

К и ш е ч н о п о л о с т н ы е размножаются летом. Кордилофора, как известно, не имеет медузной стадии, и ее половое размножение происходит при помощи гонофоров (носящих даже скорее характер споросаков), которые образуются в летние месяцы. По исследованиям Кинне (Kinne, 1956), в канале, соединяющем Балтику с Северным морем, гонофоры образуются у кордилофоры при температуре не ниже 10—12°, в период от мая до начала октября. Из женских гонофоров выходит плавающая ресничная планула, приблизительно через 12 часов прикрепляющаяся к субстрату. К июлю образуются уже небольшие молодые колонии, но размножаются они только следующей весной. К концу осени щупальца гидрантов сливаются, они втягиваются в перидермальную трубку и переходят в покоящуюся стадию «менонты», в которой проводят зиму, а также вообще неблагоприятные условия (Schultze, 1923).

Меризии имеют типичную смену поколений: медузы выплывают на полипах и встречаются в планктоне со второй половины лета — с июля. Они наиболее многочисленны в Азовском море и в лиманах в конце лета и осенью (август—октябрь) и держатся в планктоне до ноября (как и большинство морских медуз).

*Polypodium*, один из самых загадочных организмов Понтокаспия, паразитирует в икринках рыб — не только стерляди, но, как показал В. А. Догель (1940), и других осетровых; некоторое время он ведет и свободный образ жизни. Несмотря на ряд исследований, посвященных полиподию (Липин, 1910, 1915, 1925; Бенинг, 1913; Райкова, 1957, 1958), его жизненный цикл до конца до сих пор не разгадан. Известно, что полиподий выходит из икринок осетровых в виде столона, который делится на 12-щупальцевых полипчиков, живущих свободно на дне реки и питающихся как хищники мелкими олигохетами, турбелляриями и др. В течение лета полипы делятся, затем у них развиваются гонады. Е. В. Райкова (1957) предполагает, что в дальнейшем образуются свободноплавающие личинки, но как они проникают в рыбу и заражают икринки — до сих пор не установлено.



Полыхеты-амфаретиды не имеют планктонных стадий. Из яиц, откладываемых в трубки, выходят личинки, в общем сходные со взрослыми; они ведут донный образ жизни и первое время живут в материнских трубках, как было показано еще А. А. Остроумовым (1899). В последнее время жизненный цикл *Hypania* и *Hypaniola* был исследован Ц. И. Иоффе (1958), показавшей, что у гипании развитие яиц в трубке длится 10—15 дней, а вышедшие из них личинки уже через 2—3 дня превращаются в молодых червей. Плодовитость гипании — от 233 до 702 яиц, гипаниолы — от 210 до 430. В дельте Дона молодь появляется в июне и созревает уже частью осенью, но в основной массе следующей весной; после размножения черви, видимо, погибают.

Двусторчатые моллюски каспийского типа сохранили характерный признак морских моллюсков — они размножаются при помощи планктонных личинок типа велигера. Размножение дрейссены *Dreissena polymorpha*, биология которой изучена сравнительно хорошо, в реках начинается, по крайней мере на юге, уже в мае, но период размножения очень растянут и продолжается до сентября—октября, хотя личинка живет в планктоне всего 7—8 дней. Возможно, что имеется несколько пометов личинок, но молодь достигает зрелости не ранее чем на следующий год. Биология дрейссены довольно подробно описывается в статьях А. С. Скорикова (1903), В. И. Жадина (1946а), Ю. М. Марковского (1954б) и др.<sup>32</sup>

Монодакны имеют жизненный цикл, близкий к циклу их хорошо изученного родича — средиземноморско-атлантического кардиума *Cardium edule*, изученного В. П. Воробьевым (1949) и другими авторами. Однако в Азовском море они достигают большего возраста (5—6 лет), чем кардиум (не более 4 лет). Монодакна цветная *Monodacna colorata* в Таганрогском заливе размножается со второго года жизни, в период с апреля по сентябрь, и образует сотни тысяч яиц, причем личинка находится в планктоне очень долго, от двух недель — летом, до месяца — весной (Максимова, 1953). Благодаря этому, а также очень высокой плодовитости моллюска образуются огромные количества личинок, в некоторые периоды составляющие основную массу планктона. В Днепровском лимане летом количество личинок монодакны (вместе с личинками дрейссены) достигало временами полумиллиона, а биомасса — колоссальной цифры, 122 г на 1 м<sup>3</sup> воды (Марковский, 1954б).

Монодакна понтическая размножается (в дунайских лиманах) с апреля до конца августа; личинки живут в планктоне 14—16 дней, в максимальном количестве (до 200 000 экз. в 1 м<sup>3</sup>) встречаются в июне (Марковский 1954б; Пидгайко, 1955).

Брюхоногие в отношении размножения, как и других сторон биологии, совершенно неизучены. По всей видимости, они не образуют пелагических личинок, так как велигеры брюхоногих в водоемах, обитаемых этими моллюсками, не встречаются; это соответствует их пресноводному, очевидно, происхождению.

<sup>32</sup> Следует подчеркнуть, что этот моллюск, особенно в молодом возрасте, далеко не неподвижен и может совершать довольно значительные передвижения, о чем писал еще А. С. Скориков (1903), цитировавший данные И. Френцеля. Позже Т. Г. Шевченко (1949) показала, что на первом году жизни дрейссена может пройти по субстрату за ночь до 7 см и даже скользить при помощи ноги, будучи подвешена снизу к поверхности пленки воды. По Журавлю (1955а), некоторой подвижностью обладает и другая понтозавская дрейссена — *D. rostriformis bugensis*.

К л а д о ц е р ы каспийского типа — типичные летние теплолюбивые формы, появляющиеся в планктоне Азовского моря обычно не раньше июня и исчезающие уже в сентябре. Под осень они образуют зимние, покоящиеся яйца, которые, по Бенингу (1941a), опускаются на дно.

Наибольший интерес среди полифемид вызывает удивительный *Cercopagis pengoi*, явно близкородственный пресноводному *Bythotrephes*, но сильно отличающийся от него высокой заостренной выводковой сумкой и поразительно длинной хвостовой иглой (каудальным придатком), в 5—10 раз превосходящей длину тела и имеющей в задней части петлеобразный изгиб. Жизнь этих существ была совершенно не изученной, пока ими не заинтересовался А. Валканов, в небольшой статье (1951) показавший, что церкопагис *C. pengoi* в Гебедженском озере (в Болгарии) моноциклический и образует, как и другие полифемиды, покоящиеся яйца с хитиновой оболочкой, покрытой еще студенистым слоем; при партеногенезе развивается обычно 6—9 зародышей, но в период появления гамогенетических самок число их уменьшается и рождается всего 1—2 детеныша. Валканов наблюдал образование известных уже ранее агрегатов (называвшихся Гриммом и Сарсом «колониями»), возникающих вследствие сцепления рачков изгибами хвостовых игол; хотя значение этих образований неясно, но тот факт, что они движутся часто как единое целое, например к источнику света, и что  $\frac{9}{10}$  особей в пробах входили в состав агрегатов, заставляет думать, что это не просто случайные скопления.

К о п е п о д а *Heterocope* тоже преимущественно летняя форма. Все виды этого рода образуют также опускающиеся на дно ламентные яйца, окруженные плотной оболочкой и зимующие (Рылов, 1930).

Все высшие ракообразные каспийского происхождения не проходят метаморфоза; развитие у них прямое, причем у перакарид самки вынашивают яйца под защитой оостегитов грудных конечностей. Из яиц выходят вполне сформированные молодые рачки, иногда не сразу покидающие выводковую полость самки.

Размножение у всех высших ракообразных происходит в теплое время года, начиная с мая или апреля, и продолжается до осени. У перакарид продолжительность жизни, по-видимому, вообще не превышает одного года, и раз перезимовавшие рачки отмирают в течение следующего лета.

У а м ф и п о д каспийского типа в Понтоазовском бассейне жизненные циклы были исследованы мною (1949a) у *Chaetogammarus ischnus* и *Dikerogammarus villosus*, частично у *Pontogammarus robustoides*. Некоторые сведения, касающиеся *P. maeoticus*, приводятся другими авторами (Воробьев, 1949; Марковский, 1953б; Резниченко, 1957). Размножение и развитие у этих видов происходит так же, как у тех же или близких видов в Каспийском море и его бассейне, как было показано М. М. Брискиной (1950), позже для некоторых видов П. П. Дремковой (1954) и В. Ф. Осадчих (1957), а для аральского бокоплава Н. З. Хусаиновой (1957), и принципиально не отличается от того, что известно для морских и пресноводных гаммарид, в этом отношении изученных довольно хорошо. Можно отметить, что, как правило, гаммариды могут давать не менее двух (иногда — до пяти-шести) поколений за год, но каждая самка дает несколько пометов; летом и вообще при более высоких температурах рачки созревают быстрее, но при меньших размерах, и имеют меньшую плодовитость.

Корофииды, по моим наблюдениям в системах Дона и Днестра, также имеют не менее двух периодов размножения в течение лета. Однако второе размножение у них, как правило, более интенсивно. В дельте Днестра в августе почти все виды корофиид охвачены массовым размножением —

большинство самок яйценосно, наряду с ними есть уже массы молоди. Сезонные исследования показывают, что и в Азовском бассейне к концу лета и осени количество корофид сильно возрастает (в Миусском лимане и других водоемах). Это подтверждается также в отношении вида *C. curvispinum* auct. для Северного Каспия и для Нижней Оки (Неизвестнова-Жакина и Ляхов, 1941).

Подробные наблюдения над размножением *Corophium curvispinum* в Германии были выполнены Бибер-Рихтер (Bieber-Richter, 1949). По ее данным, у этого вида родившиеся весной рачки созревают месяца через два и размножаются, так что получают две генерации в году. Следующей весной они размножаются вторично и отмирают к началу лета, но их первый помет созревает только следующим летом, размножается один раз и отмирает к осени. Бибер-Рихтер провела детальные наблюдения над чрезвычайно интересным и сложным процессом размножения *Corophium curvispinum*, происходящим исключительно в трубках и ранее не изученным у корофид (и вообще у амфипод с дорзовентрально сплюснутым телом.)

Мизиды размножаются в те же сроки, что и амфиподы. Очень характерно массовое наличие крупных яйценосных самок в апрельских сборах, замена их молодью в мае и июне, преобладание средних и крупных стерильных особей в октябре—ноябре. Каспийские мизиды в бассейне Дона и Дуная тоже имеют летние генерации, размножающиеся в июле—сентябре при гораздо меньших размерах, чем весенние. Эти летние генерации Бэческу (Băcescu, 1940) называет «карликовыми» и считает их размножение своего рода неотенией. Плодовитость мизид зависит от размеров и колеблется в широких пределах (от 5 до 65); характерно преобладание самок (как у гаммарид) и отмирание большинства самцов к осени.

Довольно хорошо изучена биология *Paramysis kessleri sarsi*. В Дунайских лиманах этот вид размножается при температуре более 16° — от конца марта до октября — и дает три поколения, причем у первого, перезимовавшего, интенсивность размножения и плодовитость наивысшие, а в дальнейшем они падают (Марковский, 1955).

Многие авторы занимались биологией излюбленного объекта акклиматизации в водохранилищах — парамизиса Ковалевского *Paramysis kowalewskyi*. По наиболее подробным данным Ц. И. Иоффе (1958), у этой мизиды в дельте Дона яйца появляются в марзупии уже при 7—8°, но отрождение молоди происходит при температуре около 15°. Этот автор предполагает, что мизид Ковалевского может иметь до четырех генераций в течение года. Надо, однако, заметить, что прямых доказательств этого нет, так как в условиях аквариума заставить мизид проделать весь жизненный цикл очень трудно; Ц. И. Иоффе удалось получить созревание только одной родившейся в аквариуме самки, не давшей, однако, молоди. Поэтому даже для наиболее изученных каспийских мизид сроки созревания и число пометов точно не установлены.

У мизиды *Hemimysis anomala* мне удалось установить наличие несомненно не менее двух пометов.

По-видимому, у большинства мизид имеется не менее двух генераций — первая зимует и размножается весной, другая, отрождающаяся от первой, размножается летом и отмирает не перезимовав.<sup>33</sup>

<sup>33</sup> В. Ф. Осадчих (1956) пишет, что широко распространенные виды мизид рода *Paramysis* имеют в Северном Каспии четыре генерации в год.

В Каспийском море, по А. Н. Державину (1939a), автохтонные мизиды размножаются в более теплые месяцы, но сроки размножения сильно изменяются в зависимости от широты. В то время как в Южном Каспии, на широтах менее  $40^{\circ}$  с. ш., размножение многих форм растягивается чуть ли не на круглый год (с февраля по ноябрь включительно), в Северном Каспии период размножения сокращается до шести-семи (апрель—октябрь), а в Верхней Волге до четырех-пяти (май—сентябрь) месяцев.

К у м о в ы е со стороны биологии и, в частности, размножения — одна из наименее изученных групп. Данных относительно числа пометов и поколений нет, что связано также с трудностью содержания этих своеобразных рачков в аквариумах. Судя по наблюдениям в Таганрогском заливе, во всяком случае весеннее размножение более интенсивно, чем летнее, и число поколений не менее двух (у *Pterocuma pectinata*, *Schizorhynchus eudorelloides*).<sup>34</sup>

Р ы б ы, как известно, не отличаются в отношении сроков размножения от других каспийских форм и, как большинство пресноводных рыб Понтокаспия, имеют весенне-летнее икрометание. В общем период размножения рыб охватывает месяцы от марта (некоторые бычки) до августа и даже сентября у отдельных экземпляров осетра и севрюги. Из каспийских рыб морского происхождения пелагическая (у проходных сельдей — придонно-пелагическая) икра и личинки наблюдаются только у сельдевых.

Для автохтонных каспийских бычков характерно сокращенное развитие, без прохождения пелагической стадии, наблюдающейся при развитии средиземноморских бычков. Пелагическую предличинку сохранили только виды родов *Hyrcanogobius* и *Knipowitschia*; у остальных автохтонных бычков эта стадия проходит внутри яйцевой оболочки, в связи с чем икринки у них «олигоплазматические» и крупные (Крыжановский и Пчелина, 1941; Казанова, 1951). Это носит характер приспособления к жизни во внутренних водоемах.

Таким образом, в целом каспийская фауна по жизненному циклу, способам и срокам размножения принципиально не отличается от фаун других типов умеренных широт. Группы морского происхождения обычно сохраняют биологические особенности своих морских родственников, хотя иногда наблюдаются некоторые изменения в сторону сходства с пресноводными группами.

### Миграции

У многих представителей каспийской фауны, как в Понтоазове, так и в Каспии, наблюдается явление миграций, иногда в чрезвычайно широких масштабах.

Есть сведения о миграциях, совершаемых монодакной. Живущая в дунайских лиманах монодакна понтическая, по мнению Ю. М. Марковского (1955), в зимние месяцы локализуется в более глубоких частях лиманов, а весной распределяется и по мелководным областям их. В наиболее мелководных и прогреваемых районах концентрируются главным образом годовики и сеголетки моллюска. Эта миграция, по-видимому, вызвана стремлением избежать неблагоприятного влияния очень низких температур. Весьма возможно, что монодакна совершает большие передвижения, так как ее близкий родственник кардиум, по В. П. Воробь-

<sup>34</sup> Работа Гржебинной (Grsebin, 1910) по развитию *Pterocuma pectinata* касается только строения эмбриональных стадий.

еву (1949), способен ползти со скоростью 0.5—1 см в сек., что составляет 0.43—0.86 км в сутки, или 3—6 км в неделю! Для малоподвижного фильтра такая скорость кажется невероятной; однако мы, по-видимому, недооцениваем способности моллюсков к передвижениям под влиянием сильных экологических факторов: достаточно вспомнить об удивительной подвижности, казалось бы, прикрепленной дрейссены (Шевченко, 1949).

В тех же дунайских лиманах наблюдается и миграция брюхоногого *Micromelania*, носящая такой же характер — скопление в глубоких частях лиманов зимой и расселение по всей их площади весной.

Тем же автором наблюдались миграции мизид, исследованные более подробно для парамизиса Сарса *Paramysis kessleri sarsi* в Дунайском лимане Ялпуг. В сентябре взрослые мизиды начинают переходить в более глубокие районы лимана, но это переселение заканчивается только в феврале, когда на мелководьях остаются только единичные особи; весной мизиды возвращаются на мелководья; молодежь локализуется в наиболее мелких и прогреваемых частях, однако летом главная масса их отходит в районы с глубиной 1.5—2 м, очевидно избегая сильного перегрева.

По-видимому, миграции такого же характера, т. е. с целью избежать слишком высоких или слишком низких температур и найти районы с наиболее благоприятными для размножения условиями, наблюдаются и у многих других каспийских ракообразных. Очень ярко выражены они у азовского понтогаммара, к зиме совершенно покидающего свое обычное местообитание у уреза воды и переходящего на глубину нескольких метров (Воробьев, 1949, и др.); я наблюдал также отход от берегов к осени другого понтогаммара — *Pontogammarus robustoides*.

Но кроме этих горизонтальных миграций, многим каспийским ракообразным свойственны и миграции вертикальные. Эти любопытные явления, широко распространенные вообще у планктонных животных,<sup>35</sup> наблюдаются в данном случае у типично донных форм. Вертикальные миграции наиболее известны для мизид; среди автохтонных мизид Каспия некоторые виды совершают значительные передвижения на десятки и сотни метров по вертикали, ведя по ночам пелагический образ жизни (Книпович, 1921; Державин, 1939а, и др.). Бэческу (Băcescu, 1940) обнаружил наиболее ярко выраженные миграции у *Limnomysis* (а также *Diatomysis pengoi* и *Mesopodopsis*, т. е., как он подчеркивает, у форм с наиболее длинными жгутами антенн и глазными стебельками), почти 100% которых, по его мнению, ночью поднимаются к поверхности; в меньшей степени, но также мигрирует к поверхности по ночам *Paramysis ullskyi*.

По моим наблюдениям в низовьях и дельте Дона (19576), суточные вертикальные миграции совершают все группы перакарид, но наиболее закономерный характер они носят у кумовых. Хотя кумовые вообще живут на дне, зарываясь почти целиком в грунт, они размножаются в свободноплавающем состоянии. С наступлением темноты в верхние слои воды поднимаются только взрослые особи, преимущественно самцы, хорошо плавающие благодаря наличию экзоподитов на III и IV перейопадах. Отдельные экземпляры самок поднимаются вверх и там оплодотворяются; таким образом, все это явление совершенно аналогично роению тендипедид и других насекомых. Молодь кумовых всплывает в незначительном количестве. В противоположность этому из мизид в Дону

<sup>35</sup> В Каспийском море происходят в очень крупных масштабах вертикальные миграции автохтонных копепоид (*Eurytemora grimaldi*, *E. minor*), исследованные А. Л. Бенингом (19386), Е. Н. Куделиной (1959) и другими авторами.

в суточной миграции принимает участие главным образом молодь, причем в основном — видов *Paramysis kowalewskyi* и *P. intermedia*. Из амфипод корофииды, особенно *Corophium sowinskyi*, принимают более интенсивное участие в миграциях, чем гаммариды; но и те и другие также представлены преимущественно в виде молоди. Несомненно, что причины миграций у мизид и амфипод иные, чем у кумовых. Возможно, что лучше говорить о вынужденном уходе на дно с восходом солнца, понижающем активность этих светобоязливых форм.

Очень важно то, что подъем в верхние слои наблюдается у таких чисто донных форм, как кумовые или корофииды, живущие в прикрепленных трубках, в условиях проточного водоема, в реке. Всплывающие рачки сносятся за ночь на значительное расстояние вниз по течению. Мигрирующие корофииды должны каждый день (утром) строить себе новую трубку. Так как рачки опускаются на дно там, где их застает восход солнца, неизбежно возникает постоянное смешение форм, различно относящихся к грунтам, и изменчивость в составе биоценозов (примесь чуждых данному биотопу видов). Кроме того, непрерывно идет накопление фауны в наиболее низко расположенных частях реки, в низовьях дельты.

Интересно, что в Нижнем Дону под Ростовом, при скорости течения 0.2—0.4 м/сек. мизиды почти не мигрируют; в значительно большем количестве они мигрируют в низовьях дельты, где скорости ниже, и в еще большем количестве, с участием взрослых особей — в Таганрогском заливе. Создается впечатление, что течение подавляет инстинкт миграции, и в этом можно усматривать определенный смысл, так как это помогает мизидам удерживаться в реке. Проникшие наиболее высоко в реки крупные виды парамизис *Paramysis ullskyi* и *P. baeri*, по моим наблюдениям, в Дону ночью почти совершенно не мигрируют. Однако все-таки количество мизид по течению в Дону сильно возрастает, достигая максимума в самых нижних частях рукавов дельты и в авандельте.

Чрезвычайно интересное и во многих отношениях еще не понятое явление суточных вертикальных миграций донных беспозвоночных заслуживает более глубокого изучения. К сожалению, начатые мною с участием студентов Ростовского университета (Т. С. Петипа, Е. П. Делало и др.) исследования суточных миграций были прерваны в 1949 г.

Миграции, совершаемые каспийскими рыбами, хорошо известны. Нерестовые миграции бычков наиболее скромны и заключаются главным образом в подходе к берегам в условиях той же солевой зоны. Из сельдевых тюлька тоже не совершает больших переходов, оставаясь в основном в пределах мезо- и олигогалинных вод. Другие сельдевые, как и карповые (шемая, вырезуб), мигрируют дальше, особенно черноморская сельдь и дунайский пузанок, регулярно из Черного моря идущие высоко в реки Дон, Дунай и др. Наиболее велики миграции осетровых, особенно осетра и белуги, часть особей которых, достигая Верхнего Дона и течения Дуная в области Чехословакии, проделывают ежегодно не менее 4—5 тысяч км. Кроме того, многие рыбы совершают еще кормовые миграции.

### Питание

Питание большинства каспийских беспозвоночных однообразно. Хищников среди них сравнительно очень мало. К ним относятся меризии и кордилофора — гидранты ее питаются, по моим наблюдениям, преимущественно копеподами, но, по наблюдениям Кинне (Kinne, 1956), также

молодью гаммарид, мелкими олигохетами и тендипедидами, а в отдельных случаях даже овладевают личинками рыб. Хищники также полипидий в свободноживущей стадии (поедает преимущественно олигохет и турбеллярий), пиявка *Archaeobdella* (питается каспийскими полихетами) и полифемиды, которые, по А. Л. Бенингу (1941а), питаются преимущественно копеподами. Особенно ясный характер хищника имеет *Cercopagis*, весь своеобразный облик которого указывает на его активный, быстро подвижный образ жизни. Однако питание его совершенно не изучено. Хищничает, очевидно, и копепода *Heteroscope*, которая нападает не только на других планктонных рачков, но даже на личинок тюльки (Владимиров, 1950).

Остальные свободноживущие каспийские беспозвоночные (почти 90% видов) питаются планктоном, растительными тканями и особенно детритом.

Полихеты-амфаретиды — детритофаги, или илоеды, собирающие детрит с поверхности грунта. Сидя в своей трубке, червь вытягивает покрытые ресничками щупальца на поверхности ила. По данным Л. П. Максимовой (1958), содержимое кишечника *Hypania* и *Hypaniola* из дельты Дона состояло главным образом из детрита, мелких песчинок и синезеленых водорослей, а также диатомовых, преимущественно отмирающих или разрушенных. Е. А. Яблонская (1955) также относит *Hypaniola* к детритоедом.

Каспийские двустворчатые — фильтраторы, питаются взвешенными в воде детритом и планктоном. Дрейссена *Dreissena polymorpha*, отфильтровывая детрит, бактериопланктон и мелкий фитопланктон, может служить мощным биофильтром, интенсивно очищающим воду от взвесей (Жадин, 1946а). Однако крупные органические и минеральные взвеси, засоряя и раздражая сифоны моллюска, действуют подавляюще на его развитие, и этим объясняется то, что количество дрейссены в водоеме находится в соответствии с прозрачностью его вод, как это хорошо видно при сравнении разных пресных и олигогалинных водоемов Понтоазова.

Монодакна менее чувствительна к количеству взвесей. Ее пища состоит главным образом из фитопланктона. В восточной части Таганрогского залива основную часть пищи монодакны составляют диатомовые (*Coscinodiscus* и др.) и протококковые, но потребляются также детрит и бактерии (Максимова, 1953). Кардииды Каспия тоже питаются преимущественно фитопланктоном и детритом.

Питание каспийских гастропод, как и другие стороны их биологии, пока совершенно не изучено. Есть лишь указания Марковского (1954б), что *Micromelania* (*Pyrgula*) *linctata* питается детритом и водорослями.

Питание высших ракообразных в большинстве случаев неспециализировано и нередко очень пластично.

Каспийские мизиды как атлантические и средиземноморские представители этого отряда широко пользуются фильтрационным способом питания. При помощи движения перепоподов создаются токи воды, увлекающие питательные частицы детрита, планктона к ротовым частям. Многие виды, в частности *Paramysis ullskyi*, питаются сидя или медленно двигаясь по поверхности илисто-песчаного грунта. Литофильные *Hemimysis* совершенно не прикасаются к грунту, но все время плавают у дна, очевидно, отфильтровывая взвеси из воды. Но и те и другие могут питаться и животной пищей. Мною и другими авторами (Резниченко, 1959) неоднократно наблюдалось нападение мизид, в частности *Hemimysis*, на представителей своего же вида, которых они схватывают передними перепоподами (ногочелюстями). По опытам Ц. И. Иоффе (1958), *Paramysis kowa-*

*lewskyi* не использует животной пищи (живых олигохет и тендипедид) при наличии обильного фитопланктона и детрита (ила) и начинает потреблять ее лишь в голодном состоянии (при отсутствии в сосудах планктона и ила). Содержимое кишечника у этой мизиды в природе, по Л. П. Максимовой (1958), состоит главным образом из детрита, с некоторой примесью отмирающих планктонных или донных водорослей. По моим наблюдениям, *Paramysis ullskyi* долго (неделями) жили в сосудах, не содержащих никакой пищи, кроме бактерий (в виде налета на стенках и, видимо, в виде планктона).

Каспийские гаммариды вообще всеядны, не отличаясь в этом отношении от морских и пресноводных. В опытах они хорошо живут и развиваются на растительной пище (кусочках макрофитов и водорослей), но еще лучше — при прибавлении животной (мертвые рачки, рыбы и т. д.). Среди них также часто наблюдается нападение на живых рачков и каннибализм (М.-Болтовской, 1949а; Осадчих, 1957, и др.). В последнее время выяснилось, что гаммариды также способны к фильтрационному питанию. Это было показано Поньи (Ponyi, 1956) по отношению к дунайским *Dikerogammarus*; позже О. Г. Резниченко (1957), исследуя азовского понтогаммара, нашел, что, хотя этот рачок использует в пищу обрывки водорослей (в воде и в грунте), основным способом питания для него является отфильтровывание взвесей из взмученной воды в зоне прибоя.

Совершенно не исследовано питание каспийских корофинид, но, судя по густым щеткам из щетинок и волосков на переоподах, едва ли можно сомневаться в том, что они также способны к фильтрационному процессу, а может быть, даже являются только фильтраторами. Об этом говорят интересные наблюдения Энц (Entz, 1949) над *Corophium curvispinum* из оз. Балатон. Рачки, содержащиеся во взвеси туши или кармина, весьма искусно отфильтровывали их от воды, наполняя ими свой кишечник. При этом плеоподы создают непрерывный ток воды, а передний отдел кишечника пульсирует. Содержимое кишечника взятых из природы рачков состояло почти исключительно из частиц детрита размером от 1 до 13  $\mu$  (преимущественно 2—4  $\mu$ ).

У каспийских кумовых питание тоже не изучено. Кажется, все сведения относительно кумовых ограничиваются данными Л. П. Максимовой (1958) о содержимом кишечника донского *Schizorhynchus eudorelloides*, состоящем главным образом из детрита и мельчайших песчинок с примесью донных диатомовых. По-видимому, они используют детрит из грунта — это подтверждают и М. М. Брискина (1952), и Яблонская (1955) для *Pterocuma*, — собирая его с поверхности ила или с песчинок таким же способом, как это было описано Циммером (Zimmer, 1935) для атлантических кумовых.

Речные раки, как известно, всеядны, но к фильтрационному питанию, очевидно, неспособны вследствие неподходящего строения конечностей.

Из каспийских рыб хищный образ жизни ведут морской судак, белуга, отчасти севрюга и осетр, черноморская сельдь и другие сельдевые — преимущественно планктофаги. Остальные рыбы питаются главным образом бентосом, хотя у более крупных бычков некоторую роль играет и хищное питание.

#### Роль каспийской фауны в биоценозах и ее численность

Несмотря на то что большая часть каспийской фауны населяет в Азовском и Черном морях особые, олигогалинные и частично мезогалинные, ареалы и в массе не смешивается со средиземноморской фауной, оба



фаунистических комплекса некоторыми своими элементами тесно связаны друг с другом биоценотическими связями.

Можно указать хотя бы на то, что каспийские осетровые, бычки и карповые в море питаются в основном за счет средиземноморского бентоса (полихет, двустворчатых, отчасти ракообразных), каспийские сельди, а отчасти и тюлька — в значительной степени за счет средиземноморских планктонных раков, особенно копепод. Последнее относится и к каспийским гидроидным и полифемидам. С другой стороны, и средиземноморские хищные рыбы пожирают каспийских бычков и сельдей, а планктоноядная хамса потребляет и каспийские элементы в азовском планктоне.

Еще более тесные пищевые связи наблюдаются между каспийскими и пресноводными формами.

Прходные каспийские осетровые, карповые, сельдевые, а также обитающие в олигогалинных и пресных водах бычки используют в пищу как пресноводных, так и каспийских беспозвоночных. Пресноводные рыбы также питаются и теми и другими, а некоторые хищники питаются именно в основном каспийскими рыбами (судак — тюлькой и бычками). Для бентосоядных пресноводных рыб каспийские беспозвоночные в опресненных и пресных водах являются, как показали многие исследования, наиболее ценным объектом питания: живущие на поверхности грунта и обладающие тонкими покровами, каспийские перакариды и полихеты составляют главную долю «кормовой биомассы».

В общем животоядные каспийцы используют преимущественно средиземноморскую фауну, а детрито- и растениеядные служат пищей преимущественно животоядным пресноводным формам.

Какова роль каспийской фауны в животном населении Понтоазовского бассейна, какое место она занимает в биоценозах?

Известно, что каспийские рыбы являются важными промысловыми объектами этого бассейна как по величине улова, так и особенно по ценности (осетровые, сельди). За период от 1930 до 1938 г. общий вылов всех рыб Понтоазовского бассейна колебался между 1452 и 2772 тысячами центнеров, в среднем составляя 2093 тыс. ц (Солдатов, 1938). Из этой цифры каспийские рыбы (бычки, тюлька, осетровые, сельдевые) составляли 948 тыс. ц, что дает 45.3%, т. е. почти половину всего улова бассейна!

Приблизительно такую же долю (45—50%) образуют каспийские рыбы в общем количестве «запасов» промысловых рыб в Азовском море, составлявших в 30-х годах, по определению В. Н. Майского, около 6 млн центнеров (Зенкевич, 1956).

Эта цифра говорит прежде всего о чрезвычайной *многочисленности* каспийских рыб, особенно если учесть, что главную часть улова (840 тыс. ц) составляли мелкие рыбы — бычки и тюлька.<sup>36</sup>

Правда, оценить истинное соотношение каспийских, морских и пресноводных рыб трудно, так как мы не располагаем сведениями об их действительных запасах, но и данные об уловах достаточно уже показательны.

<sup>36</sup> А. А. Остроумов (1902) считал даже, что «Азовское море своими рыбными богатствами обязано почти исключительно реликтовым рыбам» (стр. 39), которые составляют более 90% улова. Но это было верно тогда, когда ловили главным образом осетровых и сельдей.

В Черном море, как можно подсчитать по данным, приводимым Т. С. Рассом (1949), улов каспийских рыб составляет приблизительно около 18—20% общего улова.

Значительно ниже роль каспийцев в планктоне. Каспийские полифемиды, копеподы и медузы в больших количествах встречаются лишь в Азовском море и в солоноватых черноморских лиманах. Однако их роль в биомассе и здесь обычно невелика. В азовском планктоне доминируют средиземноморские копеподы и тинтинноидеи, а каспийские полифемиды и гетерокопа локализуются главным образом в Таганрогском заливе, но и там редко бывают господствующими формами планктона.

Преобладание каспийских видов в планктоне наблюдалось Ю. М. Марковским в лиманах эстуарных систем северо-западного причерноморья. Чаще всего в этих случаях доминирующим видом оказывается *Heteroscope caspia*. Планктонный «ценоз», или «комплекс» *Heteroscope* наблюдался в олигогалинных или совсем пресных водах — в Кучурганском лимане, в северной, более опресненной, половине Днестровского лимана (здесь, собственно, живет ценоз *Calanipeda*+*Heteroscope*), в восточных и средних частях Днепровского лимана, в лиманах дельты Дуная.

В Днепровском и Бугском лиманах иногда формируется еще другой каспийский ценоз — с преобладанием *Cercopagis pengoi*. Эти комплексы сравнительно богаты — их средняя биомасса составляет обычно не менее одного, а иногда и несколько г/м<sup>3</sup>. Однако они имеют временный характер, развиваются только в конце весны или летом и легко переходят в комплексы с преобладанием форм пресноводных или солоноватоводных. Иногда толща воды переполняется огромным количеством планктонных личинок каспийских двустворчатых, но возникающие вследствие этого «личиночные планктонные комплексы» носят еще более временный, переходящий характер.

В общем в областях максимального развития каспийской фауны в планктоне преобладают комплексы пресноводные или солоноватоводные, из последних наиболее распространен комплекс каланипеды *Calanipeda aquae-dulcis*.

Совершенно противоположная картина наблюдается в планктобентосе. В пресных и олигогалинных водах эстуариев Понтоазова планктобентос носит чисто каспийский характер. Это объясняется тем, что среди пресноводной макрофауны нет настоящих планктобентических видов. К их числу относятся, пожалуй, только личинки *Chaoborinae*. В каспийской же фауне очень богато представлены типично планктобентосные придонные мизиды. «Планктобентосный ценоз» в эстуарии Дона (дельте, авандельте и предустьевой зоне) состоит главным образом из *Paramysis kowalewskyi* и *P. intermedia*, в эстуарии Днепра—Буга — из *P. kessleri sarsi*, *P. baeri*, *P. intermedia*, *P. uilskyi*; в эстуариях Днестра и Дуная — из тех же форм, но с сильным преобладанием *P. kessleri sarsi*.

С переходом к мезогалинной зоне эти комплексы сменяются солоноватоводным, состоящим из мизиды *Mesopodopsis slabberi* с примесью средиземноморских креветок. В полигалинных же водах появляется ряд других морских мизид и десятиногих, но численность планктобентоса сильно снижается. Количественное изучение планктобентоса в Понтоазове, проводившееся на высоком уровне Ю. М. Марковским, было выполнено им только в эстуарных системах северо-западного причерноморья, поэтому в настоящее время еще нет возможности дать сравнение роли каспийской фауны в биоценозах придонного слоя в разных районах бассейна.

В бентосе такое сравнение возможно благодаря наличию многочисленных работ по количественному учету.

В бентосе Черного моря каспийские беспозвоночные практически не играют никакой роли. Те немногие формы каспийских ракообразных, которые были найдены в открытых частях Черного моря, настолько редки, что при описании биоценозов С. А. Зерновым (1913), Л. В. Арнольди (1941) и другими авторами вообще не упоминаются. Только О. Б. Мокиевский (1949) указывает на наличие в фауне песчаной черноморской литорали азовского понтогаммара, дающего не более 2—3% биомассы.

Ничтожную роль играют каспийцы и в донных биоценозах Сиваша [Воробьев (1940) указывает только амфипод в сотых долях грамма и не учитываемых дночерпателем кордилофор], так же как и в осолоненных до полигалинности кубанских и черноморских лиманов.

В Азовском море и мезогалинных лиманах роль каспийской фауны возрастает. Однако в открытом Азовском море каспийцы играют важную роль только в некоторых специфических биоценозах верхних горизонтов, как видно из табл. 4.

Таблица 4

Роль каспийской фауны в донных биоценозах Азовского моря<sup>37</sup>

	Hydrobia Nephtys; ил	Syndesmya; ил и ил-ра- куша	Nereis; ил и ил-ракуша	Balanus; ра- куша, пе- сок-ил	Cardium; ра- куша-ил	Mytilaster; ракуша	Corbuloidea; песок, пе- сок-ил при брежья	Pontogammarus; песок у берега
Общая биомасса бентоса (в г/м <sup>2</sup> ) . . . . .	14.9	214.1	12.6	156.9	621.2	680.8	400.9	203.4
Биомасса каспийцев:								
в г . . . . .	0.001	0.068	0.060	0.013	0.074	0.180	6.585	198.02
в % от общей . . . . .	0.007	0.03	0.50	0.01	0.02	0.03	1.64	97.37

Отсюда видно, что роль каспийцев по биомассе в общем выше на более жестких грунтах и в более мелководных районах, но остается очень низкой вплоть до уреза воды, где внезапно появляется «каспийский биоценоз», состоящий почти исключительно из понтогаммаров *Pontogammarus maeoticus*, частично и *P. weidmanni*.

Понтогаммаровый биоценоз<sup>38</sup> опоясывает все море по песчаным берегам, прерываясь лишь в заиленных бухтах и на участках скалистого побережья. Последнее заселено биоценозом с преобладанием неритин *Theodoxus pallasi* (Чугунов, 1926), количественно не изученным. Не изучены также биоценозы обрастаний с преобладанием кордилофоры.

Таким образом, каспийская фауна в бентосе Азовского моря играет важную и даже доминирующую роль лишь в самых верхних горизонтах,

<sup>37</sup> Взяты цифры, средние из весенних и осенних, приведенных в работе В. П. Воробьева (1949).

<sup>38</sup> Биоценозы следует, конечно, различать и называть по преобладающим в них видам или группам. М. Ф. Ярошенко (1957) почему-то «не видит смысла» в таких наименованиях, но видит смысл в наименованиях Жадинна: литореофильный, псаммореофильный, пелсореофильный и т. д. Однако эти наименования маскируют действительное разнообразие биоценозов и применимы лишь к большим группам их. В самом деле, среди, например, «литореофильного биоценоза» или, проще говоря, фауны камней в реках в разных условиях и районах могут быть совершенно различные по составу, происхождению и обилию биоценозы симулиидный (с преобладанием *Simulium*), гидрорсидный, дрейссеновый, гастроподовый и др. Таким же образом можно указать несколько псаммо- и пелофильных биоценозов.

за счет массового развития нескольких наиболее оксифильных (литофильных) из мезогаалинных форм.

В биоценозах Таганрогского залива абсолютное и относительное количество каспийцев возрастает главным образом в связи с уменьшением солености, но глубина и характер грунта тоже имеют значение (М.-Болтовской, 1937, 1939б). Это видно из табл. 5 и рис. 18.

Легко видеть, что в мейомезогаалинной зоне залива участие каспийцев в биоценозах значительно возрастает по сравнению с открытым морем, составляя от 6.5 (5.4) до 34.9% по биомассе и 26—50% по числу видов.

Таблица 5

Роль каспийской фауны в донных биоценозах Таганрогского залива <sup>39</sup>

А. «Основные» биоценозы заиленного ложа

	Плейомезогаалинная зона	Мейомезогаалинная зона		Олигогаалинная зона		Пресноводная зона
	<i>Cardium</i> ; ил—ракуша	<i>Cyprideis</i> — <i>Nereis</i> ; ил	<i>Cyprideis</i> ; ил	<i>Monodacna</i> ; ил—песок	<i>Monodacna</i> — <i>Unionidae</i> ; ил—песок	
Общая биомасса (г/м <sup>2</sup> )	107.4 (142.2)	22.9 (25.7)	9.1 (9.2)	78.6 (57.8)	96.8 (163.0)	
Общее число видов . .	31	19	28	22	33	
Число каспийских видов	8	5	11	10	20	
% каспийских видов .	25.8	26.3	39.3	45.5	60.6	
Биомасса каспийских видов (г/м <sup>2</sup> ) . . . . .	1.1 (1.5)	1.5 (1.4)	1.1 (1.4)	72.5 (46.0)	62.6 (127.0)	
% биомассы каспийских видов . . . . .	1.0 (1.0)	6.5 (5.4)	11.6 (13.0)	92.2 (80.0)	64.7 (78.0)	

Б. «Производные» основных биоценозов на отмелях (глубина менее 1—2 м)

	Плейомезогаалинная зона	Мейомезогаалинная зона		Олигогаалинная зона		
	<i>Cardium</i> ; ракуша, песок—ракуша	<i>Cyprideis</i> — <i>Corophium</i> ; ракуша, ил—песок	<i>Corophium</i> — <i>Hydranobia</i> ; песок—ракуша	<i>Monodacna</i> ; песок, песок—ракуша	<i>Dreissena</i> — <i>Monodacna</i> ; песок, песок—ракуша	
Общая биомасса (г/м <sup>2</sup> )	36.7	27.6	2.6	28.1	32.6	11.2
Общее число видов . .	23	19	16	28	27	24
Число каспийских видов	8	8	8	17	19	18
% каспийских видов .	34.8	42.1	50.0	60.7	70.4	75.0
Биомасса каспийских видов (г/м <sup>2</sup> ) . . . . .	2.60	3.68	0.88	25.99	31.98	10.49
% биомассы каспийских видов . . . . .	7.01	13.34	34.9	92.5	98.2	93.6

<sup>39</sup> Приведенные в таблице цифры получены по данным сборов дночерпателя в 1934—1935 гг. В скобках приведены цифры, полученные по данным исследования 1936—1937 гг.

Во всех биоценозах олигогалинной и пресной зон залива каспийская фауна уже явственно преобладает и по числу видов (обычно более 50%, до 75%) и особенно по биомассе (от 64.7 до 98.2%). Биоценозы с преобладанием монодакны и дрейссены — каспийские биоценозы, в которых фауна других типов отодвинута на задний план; морская здесь составляет уже незначительную примесь, а пресноводная играет существенную роль в биомассе (22—35%) лишь на заиленных грунтах предустьевой полосы, за счет развития унионид.

В связи с характерной для каспийской фауны эдафопатией ее роль постоянно выше в биоценозах отмелей, чем в соответствующих им по положению в «солевом спектре» биоценозах более глубокого заиленного ложа залива.

Наиболее резко выражено преобладание каспийской фауны на мелководных отмелях предустьевого района, где пресноводцы дают всего от 2 до 6% биомассы.

Пышный расцвет, «царство» каспийской фауны в бентосе наблюдается в олигогалинной или практически пресной воде. Распределение ее биомассы по Таганрогскому заливу хорошо подтверждает основные экологические свойства каспийской фауны — оксифильность и олигогалинность.

В соединяющемся с Таганрогским заливом олигогалинным Миусском лимане господствует также монодакновый биоценоз, местами заменяющийся биоценозом с преобладанием корофид *Corophium sowinskyi*, но его биомасса значительно ниже — 59 г/м<sup>2</sup>, а если не считать унионид, то 30 г/м<sup>2</sup>. Донная фауна этого лимана обеднена — видимо под влиянием его необычайной мутности и мелководности; особенно угнетена дрейссена, биомасса которой в среднем 2—3 г/м<sup>2</sup>. Понтогаммаровый биоценоз вследствие отсутствия песчаных пляжей заменен биоценозом неритин — дикерогаммаров.

В Днепровском лимане, по А. К. Макарову (1939а) и Ю. М. Марковскому (1954б), западная треть заселена средиземноморскими биоценозами. В средней и частично восточной частях лимана, как и в Бугском лимане, заиленное ложе начиная с глубины 3.5—4 м заселено солоноватоводно-пресноводным по преобладающим формам биоценозом олигохет,<sup>40</sup> каспийские же биоценозы заселяют более мелководные области.

В связи с неблагоприятным кислородным режимом заиленного ложа и повышенной соленостью (придонных слоев) область, занимаемая каспийскими биоценозами, относительно меньше, чем в Таганрогском заливе; их нижняя граница несколько смещена кверху, на меньшую глубину. Солоноватоводный биоценоз внедряется дальше в область господства каспийской фауны.

Площадь, занимаемая всеми каспийскими биоценозами, составляет в Днепровском лимане в среднем 1/5 (17.4—22.2%), а в Бугском — более 1/3 (38—40%) общей площади лимана.

Несмотря на ограниченность занимаемой Каспийскими биоценозами области, они отличаются здесь значительно большим разнообразием по видовому составу и высокой биомассой. Наиболее богат здесь биоценоз дрейссены, особенно в Бугском лимане, где в летние месяцы средняя

<sup>40</sup> Хотя Ю. М. Марковский называет этот биоценоз олигохетным, едва ли можно сомневаться в том, что при исследовании микробентоса он оказался бы остракодовым. Очевидно, и здесь преобладает вездесущая солоноватоводная остракода *Cyprideis littoralis*.

биомасса биоценоза достигает почти  $3 \text{ кг/м}^2$ ! Широко распространен биоценоз клессиниоли, тоже сравнительно богатый — в среднем  $54 \text{ г/м}^2$ . В противоположность Таганрогскому заливу биоценоз монодакны развит слабо и беднее биомассой (около  $40 \text{ г/м}^2$ ), причем в Бугском лимане вместо него образуется, но тоже на ограниченных площадях, биоценоз адакны. Другое отличие от Таганрогского залива — образование особого каспийского корофиидного биоценоза, с преобладанием крупного *Corophium nobile*, которого нет в Азовском бассейне.

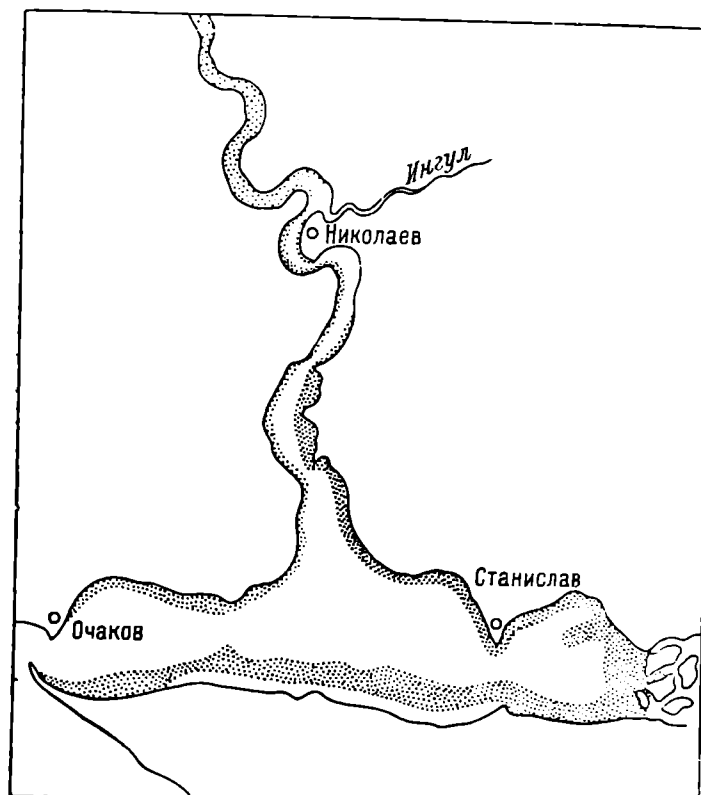


Рис. 27. Распределение планктобентоса (мизид) в Днепро-Бугском лимане. (По Ю. М. Марковскому).

Очень интересно распределение планктобентоса, т. е. собственно мизид. В Днепро-Бугском лимане по глубинам от 0.3—0.4 м до 3—3.5 м образуется «бентонектическое кольцо», опоясывающее центральное заиленное ложе, лишенное мизид. Составленная Ю. М. Марковским схематическая карта распределения «бентонектона», которую я воспроизвожу здесь (рис. 27), хорошо передает особенности распределения каспийской фауны в целом.

В эстуарии Днестра — Днестровский и Кучурганский лиманы. Оба лимана заселены преимущественно каспийскими биоценозами. Главную роль здесь играет монодакна *Monodactyla pontica*: она образует монодакновый биоценоз в северной и средней частях Днестровского лимана и вместе с дрейссеной — основной биоценоз Кучурганского. Средние части Днестровского заселены также корофиидными биоценозами с *Corophium nobile*, и весь лиман у берега окаймляется понтогаммаровым. Только южные осолоняемые части лимана заняты солоноватоводным корофиидным биоценозом с *C. volutator*. Биомасса каспийских биоценозов в этих лиманах

выше (в среднем  $153 \text{ г/м}^2$ ), чем пресноводных (в среднем  $93 \text{ г}$ ) и морских (в среднем  $96 \text{ г}$ ). Богаче других дрейссено-монодакновый биоценоз, но по биомассе (в среднем  $437 \text{ г/м}^2$ ) он значительно уступает дрейссеновому днепро-бугскому (Марковский, 1953б).

В эстуарии Дуная основное местообитание каспийской фауны — пресные или олигогалинные «бессарабские» лиманы (Ялпуг, Катлабуг, Китай, Кагул и др.). Здесь основной биоценоз — тоже монодакновый с *M. pontica*; распространен также дрейссеновый; оба моллюска часто развиваются вместе, образуя монодакново-дрейссеновые биоценозы.

Во многих местах развиваются также биоценозы с преобладанием микромелании *Micromelania lincta*, адакны *Adacna laeviuscula* и каспийских корофид *Corophium chelicorne*. Как указывалось выше, в дунайских лиманах каспийские биоценозы широко распространены и на илах, но в условиях «плейофилии» (черных илов) заменяются пресноводными — олигохетным, тендипедидным, вивипарным и др. По биомассе монодакновый биоценоз богаче, чем в эстуариях Днепро-Буга и Днестра ( $26\text{—}125 \text{ г/м}^2$ , в среднем почти  $100 \text{ г/м}^2$ ), но в среднем биомасса каспийских биоценозов оказывается здесь ниже ( $76 \text{ г/м}^2$ ) вследствие значительно более слабого развития дрейссены (Марковский, 1955).

В этом отношении, а также в отсутствии понтогаммарового биоценоза наблюдается сходство с Миусским лиманом, обусловленное их общими экологическими свойствами: олигогалинностью, мелководностью, мутностью.

Основные донные биоценозы лиманов северного причерноморья по их средней биомассе и роли каспийской фауны сопоставлены в табл. 6 (по данным Марковского, 1953б, 1954б, 1955).

В дельтах понтоазовских рек каспийская фауна обычно также очень сильно развита.

Как было показано выше, в водоемах и биотопах, не подходящих для каспийцев главным образом вследствие скверного кислородного режима, развиваются чисто пресноводные биоценозы; но в речных, богатых кислородом биотопах каспийская фауна может не только преобладать, но и почти целиком составлять население биоценоза. В исследованных мною дельтах Дона и Днепра (1940, 1948б) закономерности в распределении каспийцев одни и те же, как это видно из следующей таблицы (табл. 7).

Как видно, резкое преобладание каспийской фауны в дельтах наблюдается на жестких (стабильных) грунтах и на песках. Здесь обитают каспийские — дрейссеновые, гаммаридные и мизидные биоценозы, и пресноводная фауна составляет лишь примесь к основному каспийскому фону. Особенно резко преобладание каспийцев в дельте Днепра. На илисто-песчаных грунтах биоценозы носят смешанный характер: в Днепре несколько больше каспийцев, в Дону перевешивают пресноводцы (униониды). На серых илах при паличии небольших поверхностных скоростей, каспийцев еще много, причем их биомасса сильно возрастает вследствие развития дрейссены, но еще больше возрастает биомасса пресноводных форм.

В заросших проточных водоемах преобладание последних еще больше. Наконец, в озерах и других стоячих водоемах с темными илами роль каспийской фауны приближается к нулю. В заросшей рипали рукавов Днепра наблюдается массовое развитие гастропод, но в Дону в крупных рукавах вместо рипали под влиянием сгонов развивается осушенная зона с редкими зарослями до глубины  $0.8\text{—}1 \text{ м}$ , очень бедная фауной вообще.

Таблица 6

Основные донные биоценозы лиманов северо-западного причерноморья и роль в них каспийской фауны

Днепро-Бугский лиман

	<i>Dreissena</i>	<i>Monodaspa colorata</i>	<i>Cleassinola</i>	<i>Cerophium nobile</i>	<i>Adaspa</i>	<i>Pontogammarus maeoticus</i>	<i>Oligoschaeta</i>	<i>Nereis</i>	<i>Cardium</i>
Грунт, глубина . . . . .	Зайленный песок—ракуша; 1.5—4 м.	Зайленный песок, ил; 2—3.5 м.	Песок—ракуша; 0.5—2 м.	Зайленный песок, ил; 2—5 м.	Ил; 2—4 м.	Песчаный заплеск.	Ил; глубже 3.5—4 м.	Ил, зайленый песок.	Ил.
Средняя общая биомасса (г/м <sup>2</sup> ) . . . . .	1041.0	39.9	54.0	19.5	39.7	94.7	3.3	7.6	127.7
% каспийской фауны (по сумме $\sqrt{bp}$ ) . . . . .	70—99	52	90—96	74—87	81	80	4—13	0	2

Днепровский и Кучугурганский лиманы

	<i>Dreissena-Monodaspa</i>	<i>Monodaspa pontica</i>	<i>Microtelania</i>	<i>Cerophium nobile</i>	<i>Pontogammarus maeoticus</i>	<i>Oligoschaeta</i>	<i>Cerophium volutator</i>
Грунт . . . . .	Зайленный песок, ил. 437.2	Зайленный песок, ил. 36.7	Зайленный песок. 25.0	Зайленный песок, ил. 10.9	Песчаный заплеск. 623.7	Ил. 4.3	Зайленный песок, ил. 25.0
Средняя общая биомасса (г/м <sup>2</sup> ) . . . . .	89	79	69	77	98	0.1	2.5
% каспийской фауны (по сумме $\sqrt{bp}$ ) . . . . .							



Таблица 6 (продолжение)

Дунайские (бессарабские) лиманы									
	<i>Monodonta pontica</i>	<i>Dreissena</i>	<i>Micromelania</i>	<i>Glyptostoma</i>	<i>Melanopsis</i>	<i>Lithoglyphus</i>	<i>Viviparus</i>	<i>Tendipedidae</i>	<i>Oligochaeta</i>
	Ил (мейо-пелофилия)	Песчано-глинистый, ил-ракуша.	Запленный песок, ил.	Запленный песок.	Прибрежная зап. росль.	Песок, запленный песок, ил.	Темный ил.	Ил серый и темный.	Темный ил.
Грунт . . . . .	26,2—125,3	14,3—390,4	14,5—46,1	14,4	15,6	20,8	44—93	1—29	11—14
Средняя общая биомасса (г/м <sup>2</sup> ) . . . . .	65—95	46—95	60—89	65	50	10	0,1—50	5—50	0,01
% каспийской фауны по биомассе . . . . .									

В дельте Дона вследствие отсутствия настоящей рипали гастроподы (вивипара) держатся в медиали рукавов — как на жестких, так и на илистых грунтах.<sup>41</sup> Поэтому роль каспийцев на жестких грунтах здесь понижается, но это происходит также и потому, что дрейссена в связи с мутностью донских вод вообще развивается здесь слабее и более распространена (на илах с ракушей) во второстепенных рукавах, где с понижением скоростей возрастает прозрачность.

На песчаных грунтах дельт абсолютная величина биомассы каспийцев гораздо ниже, чем на песчано-ракушечных отмелях залива, хотя их роль высока. Это объясняется тем, что вообще весь бентос на речных песках чрезвычайно беден вследствие подвижности влекомых песчаных наносов.

В общем в дельте Днепра роль каспийцев выше, чем в дельте Дона. Фауна жестких грунтов здесь почти чисто каспийская: только 1% биомассы производят пресноводцы. Но по числу видов каспийцы составляют только 55—70%.

Наиболее каспийский характер носит распространенный в этой дельте своеобразнейший биоценоз корофидных грунтов, биомасса этого биоценоза на 85% составлена корофидами, из которых руководящими являются *Corophium chelicorne* и *C. sowinskyi*. Вся остальная фауна состоит из каспийских амфипод и полихеты *Nuранia*, которой здесь также очень много. Вся эта группировка производит впечатление хорошо сложившегося, как бы «замкнутого в себе» биоценоза, во главе которого стоят 5—6 видов со стопроцентной встречаемостью. Массовое размножение доминирующих видов настолько сильно, что грунт как бы насыщен фауной, особенно корофидами, располагающимися не на поверхности, а во всей толще губчатого скопления трубок; плотность населения достигает местами 68 тысяч, биомасса, при отсутствии моллюсков, — почти 100 г (до 98,8 г). На станциях с наиболее типичным чистым корофидным грунтом пресноводные виды отсутствуют полностью. Более подробно этот биоценоз был описан мною в особой статье (1948а).

<sup>41</sup> Может быть, именно отсутствие настоящей заросшей рипали и есть причина отсутствия в донской дельте меланопсисов и клессиноль. Возможно, что первоначально в дельте или в Таганрогском заливе условия для фитофильных гастропод были лучше, так как раковины клессиноль часто встречаются в грунтах.

Таблица 7

Роль каспийской фауны в донных биоценозах дельт  
Дельта Дона

	Основные рукава		Основные и второстепенные рукава				Стоячие водоемы	
	биоценозы:							
	дрейс-сены	мизид	туби-фицид	виви-пары—туби-фицид	виви-пары	виви-пары		пиявок—олигохет
	жесткие грунты	пески	песок—ил	ил—песок	илы серые	илы с зарос-лями		черные илы, за-росли
Общая биомасса (г/м <sup>2</sup> ) . . . . .	224.64	1.15	10.2	177.2	366.9	536.1	11.3	
Биомасса каспийцев (г/м <sup>2</sup> ) . . . . .	182.7	0.92	3.1	44.3	91.8	77.6	0.02	
% биомассы каспийцев . . . . .	81.7	79.9	30.1	27.2	25.0	14.4	0.2	

Дельта Днепра <sup>42</sup>

	Основные рукава			Основные и второ- степенные рукава		Озера	Затоны и ерики	
	биоценозы:							
	коро- фиид	дрейс- сены	амфи- под	тубифи- цид—ам- фипод	униони- онид— дрейс- сены	гастро- под	виви- пары	туби- фицил
	коро- фиидный грунт	жесткие грунты	пески	ил— песок	илы серые	илы— зарос- ли ри- пали	черные илы	
Общая биомасса (г/м²)	42.9	1002.5	1.85	18.45	486.6	422.8	111.0	40.4
Биомасса каспийцев (г/м²) . . . . .	42.3	992.0	1.62	10.75	138.0	10.0	0.85	0.13
% биомассы каспийцев	98.6	99.2	90.3	58.4	28.4	2.5	0.8	0.8

В рукавах дельты Днестра каспийская фауна играет очень важную роль, так как здесь широко распространены биоценозы дрейссены (с коро-фидами) и корофиид—поденок на глинистых и песчано-илистых грун-тах и корофиид—олигохет с гипаниями на илах; биомасса каспийцев везде составляет высокий процент от общей (от 21 до 83%), но дрейссена дает сравнительно очень низкую биомассу (Марковский, 1953б).

В рукавах килийской дельты Дуная дрейссена не играет почти ника-кой роли в биоценозах. Наиболее распространен здесь развивающийся

<sup>42</sup> Приведенные здесь цифры получены для Днепра на основании только дно-черпательных сборов, поэтому данные по мизидам преуменьшены. Весьма ве-роятно, что в биоценозе песков в дельте Днепра мизиды являются руководящими, как и в дельте Дона, где для них имелись более достоверные данные салазоч-ного трала.

на илах, в различных вариантах, биоценоз олигохет с невысокой ролью каспийцев (12% по сумме «индексов плотности») и невысокой биомассой — 8.9 г/м<sup>2</sup>; на илесто-песчаных грунтах развиваются более бедные биомассой (2.6—9.4 г/м<sup>2</sup>) биоценозы гипаниолы и литоглифа, но с более высокой ролью каспийцев (26—46%). Последние преобладают (составляя 62% по индексам плотности) только в несколько более богатом (11.7 г/м<sup>2</sup>) биоценозе гаммарид—гидропсихид на песчано-глинистых грунтах. Но на глинах, часто встречающихся в дунайской дельте в прибрежной зоне рукавов, преобладают уже роющие личинки поденок *Palingenia*, каспийцы же (гаммариды) составляют только 9% (Марковский, 1955).

В целом фауна рукавов дунайской дельты явно обеднена и лишена многих характерных для других дельт форм — как каспийских, так и пресноводных. Легко видеть, что отсутствующие или слабо развивающиеся здесь формы — это те, которые нуждаются в стабильных субстратах. Рукава дельты Дуная почти лишены таких субстратов и отличаются непостоянством грунтов, то размываемых в паводок, то заносимых наносами в межень. Обеднение фауны вызывается в основном интенсивным заносом и заилением дна поступающими в массах взвешенными веществами. Иначе говоря, создаются условия, напоминающие условия горных рек, крайне бедных фауной.

Соотношение отдельных донных биоценозов по их биомассе в дельтах крупных рек Понтоазовского бассейна дано в виде графиков на рис. 25 и 26.

В реке выше дельты, в нижнем и тем более в среднем и верхнем течении, роль каспийской фауны уменьшается. Однако, как мы видели выше, каспийских видов в нижнем течении еще очень много, и в участках с благоприятным для них экологическими условиями сохраняются некоторые из каспийских биоценозов. Наиболее устойчивы дрейссенный и корофиидный биоценозы. В нижнем Днепре (между дельтой и Никоподем), по данным Г. А. Оливари (1953, 1958а), кроме этих двух, в главном русле распространен еще биоценоз гаммаридный, с преобладанием *Pontogammarus* и *Dikerogammarus*, а местами встречается у дельты и монодакновый; в придаточных рукавах был найден и биоценоз с преобладанием *Hypania*.<sup>43</sup> Но биомасса дрейссенного биоценоза ниже, чем в дельте Днепра, она составляет в средних числах 171—552 г/м<sup>2</sup>. Однако в среднем биомасса каспийских биоценозов здесь все же выше — 84.2 г/м<sup>2</sup>, чем пресноводных — 73.2 г/м<sup>2</sup>.

В нижнем Днестре, по М. Ф. Ярошенко (1957), на жестких грунтах каспийская фауна также резко преобладает. При средней биомассе 84.8 г/м<sup>2</sup> господствует дрейссена, много также амфипод, особенно корофиид.

Роль каспийской фауны остается еще довольно высокой и в Среднем Дону. До образования Цимлянского водохранилища в той части Дона, которая позже была залита им, наиболее богатая каспийская фауна обитала на затопленных корягах, образуя биоценоз обрастаний с преобладанием дрейссены и сильным развитием корофиид и гидроидов: 88% его высокой (в среднем 437 г/м<sup>2</sup>) биомассы давали каспийские виды. На жестких грунтах — камнях и глинах — каспийская фауна была тоже довольно богата (дрейссена, гаммариды, корофииды), хотя преобладали пресноводные формы (вивипары, неритины, ручейники); биомасса

<sup>43</sup> Возможно, однако, что здесь речь идет об одной-двух стапциях, на которых наблюдалось большое количество *Hypania*, что не дает еще оснований для выделения особого биоценоза.

каспийцев составляла в среднем 15—20% общей. На песках же каспийские гаммариды составляли лишь незначительную примесь — 5% биомассы.

Следует заметить, что в Волге даже на расстоянии 1000—1500 км от устья на песках каспийские гаммариды, особенно *Pontogammarus sarsi*, очень многочисленны и составляют более половины, до  $\frac{3}{4}$  биомассы (Жадин, 1948; М.-Болтовской, 1959).

Массовое развитие дрейссены (обычно с гаммаридами) и корофид (преимущественно *Corophium sowinskyi* или *C. curvispinum*, иногда *C. cheilicorne*) на жестких грунтах наблюдается в нижнем и среднем течении почти всех крупных понтокаспийских рек, кроме быстрых горных рек, перегруженных взвесью (как Кубань). Своеобразный корофидный грунт с его характерным населением был прослежен обнаружившим его Д. Е. Белингом (1925а) до днепровских порогов; позже эти грунты с паразитительно богатой и разнообразной чисто каспийской фауной были найдены Бэческу (Băcescu, 1948а) в Дунае в районе Железных Ворот, т. е. в 970—975 км от устья, в необычайно глубоких для рек (50—60 м) ямах, дно которых находится на 10—15 м ниже уровня Черного моря.

Богато населенные корофидные грунты были обнаружены также в нижнем Днестре М. Ф. Ярошенко (1957).

Массовое развитие корофид, и именно *Corophium curvispinum* auct., наблюдается также в Волге и ее притоках Каме и Оке. В Оке они местами достигают огромной численности — до 145 000 экз./м<sup>2</sup> (Неизвестнова-Жакина и Ляхов, 1941). Интересно, что в Волге в районе Куйбышева этот вид так распространен, что попадал не раз в водопроводную систему (Ляхов, 1956).

Скопления корофид наблюдались местами и в Оке и других реках. Однако в реках вдали от дельт каспийская фауна, даже если и развивается местами в массах, распределена пятнами, или «островами», разделенными большими промежутками, как было показано еще для Верхней Волги (Державин и др., 1921). В противоположность этому в дельтах она заселяет русла сплошь, где только позволяет характер субстрата.

Резюмируя изложенное о роли каспийской фауны в биоценозах, можно сказать, что в плейомезогалинных водах она господствует лишь у уреза воды, в мейомезогалинных играет значительную роль и на песчано-ракушечных отмелях, в олигогалинных и пресных водах лиманов и заливов преобладает и на отмелях, и на илисто-песчаных грунтах, а в низовьях рек, вследствие выпадения части видов в условиях текучей воды (адакнид), сохраняет господство на песках и жестких (стабильных) грунтах, но на последних в дельте почти полностью составляет все население.

Интересно сравнить биоценозы трех основных встречающихся в Понтоазове типов — морского (средиземноморского), каспийского и пресноводного — по их количественным показателям.

Биомасса средиземноморских биоценозов Черного и Азовского морей в средних числах колеблется между 12.6 и 666.7 г. На илистых грунтах в Черном море (черный ил в Балаклавской бухте, фазеолиновый ил) и Азовском (биоценозы переид, гидробии и синдесмии) биомасса — от 12.6 до 214.1 г, на илисто-песчаных ракушечниках и ракушечных (вепусовые и мидиевые биоценозы в Черном, кардиевый, митиластровый и другие — в Азовском) — от 107.9 до 666.7 г (Арнольди, 1941; Воробьев, 1949).

Биомасса каспийских биоценозов, рассмотренных мною выше, в лиманах и Таганрогском заливе (моподакновые, дрейссенные, корофидные,

понтогаммаровые и др.) колеблется в средних числах между 1.4 и 1041.0 г, в дельтах понтоазовских рек (дрейссеновые, мизидные, гаммаридные, корофиидные) — между 1.2 и 1002.5 г.

Биомасса пресноводных биоценозов (унионидных, гастроподных, олигохетных) в этих же водоемах колеблется в средних цифрах между 1 и 729 г/м<sup>2</sup>.

Отсюда мы видим, что в сходных климатических условиях (на широтах около 45—47° с. ш.) биомасса средиземноморских и пресноводных биоценозов по средним цифрам колеблется приблизительно в одинаковых пределах, биомасса же каспийских может достигать большей величины.

При сравнении средней биомассы всех каспийских биоценозов в одной эстуарной системе со средней биомассой всех пресноводных в этой же системе первая, как правило, оказывается выше. Так, в системах Днестра, Дуная и Нижнего Днепра средняя биомасса каспийских биоценозов составляет соответственно 153, 76 и 84 г/м<sup>2</sup>, а пресноводных — 93, 43 и 73 г/м<sup>2</sup>.

Численность (плотность населения) менее показательна, чем биомасса, вследствие очень сильных колебаний в размерах животных разных видов. Наивысшей численностью, по-видимому, обладают солоноватоводные биоценозы с их массовым развитием микробентоса, особенно остракод, количество которых достигает миллиона и более на 1 м<sup>2</sup>. Но можно отметить, что по численности макрофауны каспийские биоценозы явно превосходят пресноводные, так как для них также весьма характерно массовое развитие многих форм, особенно ракообразных.

В общем по показателям продуктивности каспийские биоценозы в Понтоазове стоят несомненно высоко.

В еще большей мере это справедливо для отдельных форм каспийского комплекса. Очень многие из каспийских беспозвоночных (гидроиды, полихеты, моллюски, ракообразные разных отрядов) могут давать в благоприятных условиях чрезвычайно высокую численность и биомассу. Это видно из табл. 8, в которой приведено, по разным источникам, максимальное обилие для ряда каспийских видов в Понтоазовском бассейне.

Многие из этих цифр без дальнейших сравнений должны быть признаны абсолютно очень высокими.

Легко представить себе, что понтогаммары при плотности населения сто тысяч экземпляров и 2½ кг биомассы на 1 м<sup>2</sup> должны буквально переполнять грунт. Ракушечный песок в Азовском море и Днепровском лимане в местах массового развития понтогаммаров иногда более чем на 50% по объему состоит из этих рачков. То же наблюдается и в корофиидных грунтах, губчатая масса которых переполнена корофиидами и другими формами. Общая численность фауны в таких грунтах, например в ямах Среднего Дуная, превосходит полмиллиона экземпляров на 1 м<sup>2</sup>, из которых 350 000 составляют одни корофииды. Еще больше должна быть густота населения для незарывающихся форм, распределенных в одной плоскости. Таковы, например, кумовые, которые сидят в самом поверхностном слое грунта так, что на поверхности выступает передний конец головогруды с ротовыми частями и конец абдомена с уropодами. В глубоких ямах крупных рукавов донской дельты на 1 м<sup>2</sup> песчано-илистого дна встречается до 32 500 экз. кумового *Schizorhynchus eudorelloides*. Размеры (длина) рачка колеблются от 2 до 6.5 мм, следовательно, занимаемая одной особью площадь — от 3 до 32.5 мм<sup>2</sup>, а в среднем — около 18 мм<sup>2</sup>. Отсюда можно вычислить, что на 1 м<sup>2</sup> дна могло бы поместиться вплотную друг к другу всего 55 556 рачков (так, чтобы они сопри-

касались перейоподами). Эта цифра менее чем вдвое больше наблюдавшейся численности. Однако, как это обычно бывает в местах массового развития одной формы, здесь же наблюдается большое количество и других псаммопелофильных форм: обоих видов полихет, других видов кумовых, олигохет. Таким образом, наблюдавшаяся плотность, очевидно, близка к предельной: животные должны буквально сплошь покрывать дно и несомненно мешать друг другу при движениях.

Не меньше, если не больше, густота населенности при наличии 12—21 тысяч на 1 м<sup>2</sup> полихеты гипании, хотя и менее подвижной, но более крупной, чем *Schizorhynchus*.

Поистине колоссального обилия достигает дрейссена *Dreissena polymorpha*. Как видно из табл. 8, она дает максимальные известные для каспийских видов цифры обилия, достигая в некоторых случаях биомассы почти 5 кг/м<sup>2</sup>, (4985.0 г/м<sup>2</sup>) и численности в <sup>3</sup>/<sub>4</sub> миллиона на 1 м<sup>2</sup>! Последняя цифра относится, собственно, к случаю, когда молодь дрейссены была собрана с растений в заросшем «куту» (заливе) донской авандельты в объеме 1 м<sup>3</sup>, но при глубине в месте сбора менее 1 м. В других случаях дрейссена давала на дне или на подводных предметах более 100 тысяч экз/м<sup>2</sup>. Вероятно, в различных гидротехнических сооружениях, где дрейссена, как известно, при массовом развитии наносит чрезвычайно серьезный вред, можно обнаружить еще более плотные поселения этого моллюска.

В добавление ко всем этим цифрам приведу еще колоссальную численность — 221 800 экз./м<sup>2</sup> (при очень высокой биомассе, в 24.4 г/м<sup>2</sup>), которой, по Я. Я. Цеебу (1958), в дельте Днепра достигает полихета *Manajunkia caspica*. Хотя этот вид отнесен мною к арктическим, он вместе с тем может считаться и каспийским, поскольку проник в Понто-азовский бассейн, видимо, из Каспия.

Но все это совершенно не согласуется с широко распространенным мнением об угнетенности каспийской фауны, которое высказывалось многими авторами.

Л. А. Зенкевич, Я. А. Бирштейн и А. Ф. Карпевич (1945) писали: «Целый ряд авторов, к которым полностью присоединяемся и мы, считает древнюю солоноватоводную фауну Каспия и Азовского и Черного морей угнетенной и вырождающейся» (стр. 26).

Сравнивая средиземноморские биоценозы Азовского моря с каспийскими, которые в пределах этого моря, действительно, дают меньшую среднюю (и максимальную) биомассу, В. П. Воробьев (1949) пишет, что реликтовые (каспийские) виды, особенно моллюски и черви, не в состоянии дать такой высокой биомассы и плотности, как средиземноморские, вследствие присущей им более низкой производительной способности. Л. А. Зенкевич считает, что каспийская фауна в Азовском море «оттиснута в предустыевые участки Дона и в самую реку. . . под воздействием жизненно более сильной средиземноморской фауны» (Бобринский, Зенкевич и Бирштейн, 1946, стр. 191) и что «в общем каспийская автохтонная фауна экологически слабее многих компонентов. . . средиземноморской фауны» (Зенкевич, 1952, стр. 19). Более низкая биомасса каспийских биоценозов в Азовском море по сравнению со средиземноморскими объясняется, по мнению Зенкевича, пониженным «биотическим потенциалом» первой, ее неспособностью давать популяции высокой плотности и биомассы.<sup>44</sup>

<sup>44</sup> Очевидно, эти свойства А. Н. Световидов (1943, 1952, 1957) находит и у каспийских сельдевых. По его мнению, живущие в Понтоазове каспийские сельдевые пред-

Таблица 8

Максимальная численность (экз./м<sup>2</sup>) и биомасса (г/м<sup>2</sup>) некоторых каспийских видов в Понтоазовском бассейне

Вид	Местоположение	Максимальная численность	Максимальная биомасса	Источник
<i>Cordylophora caspia.</i>	Таганрогский залив.	—	56.000	М.-Болтовской, 1937.
<i>Hypania invadida.</i>	Дельта Дона.	5500	15.400	М.-Болтовской, 1940.
	» »	12480	86.000	Поффе, 1958.
	Днепроовское водохранилище.	21000	—	Журавель, 1952.
<i>Hypaniola kawalewskyi.</i>	Дельта Дона.	18575	8.500	М.-Болтовской, 1940.
	Таганрогский залив.	41250	4.810	М.-Болтовской, 1937.
<i>Archaeobdella esmonti.</i>	Дельта Дона.	175	7.125	М.-Болтовской, 1940.
<i>Dreissena polymorpha.</i>	Дельта Дона.	737400*	—	М.-Болтовской.
	» »	14478	1181.750	М.-Болтовской, 1940.
	Дельта Днепра.	—	2700.400	М.-Болтовской, 1948б.
	Бугский лиман. Днепроовское водохранилище.	92000 142860	4985.000 —	Марковский, 1954б. Жадин, 1940б.
<i>Monodacna colorata.</i>	Днепровский лиман.	4750	217.000	Марковский, 1954б.
	Таганрогский залив.	9000	1349.000	М.-Болтовской, 1939а.
<i>M. pontica.</i>	Днепровский лиман.	19975	218.600	Марковский, 1953б.
Личинки <i>M. pontica.</i>	Дунайские лиманы.	201000*	—	Пидгайко, 1955.
Личинки дрейссены и монодакны.	Днепровско-Бугский лиман.	500000*	192.000*	Марковский, 1954б.
<i>Micromelania lineta.</i>	Дельта Дона.	600	41.250	М.-Болтовской, 1940.
	Дунайские лиманы.	2300	—	Марковский, 1955.
<i>Clessiniola.</i>	Днепровско-Бугский лиман.	7000	144.400	Марковский, 1954б.
<i>Dikerogammarus haemobaphes.</i>	Дельта Дона	5520	6.240	М.-Болтовской.
<i>D. villosus.</i>	» »	—	6.960	»
<i>Pontogammarus maeoticus.</i>	Азовское море.	80000	642.000	Воробьев, 1949.
	Днепровско-Бугский лиман.	100000	1397.200	Марковский, 1954б.
	Днепровский лиман.	—	До 2500.000	Марковский, 1953б.
<i>P. obesus.</i>	Дельта Днепра.	2788	6.086	М.-Болтовской.
<i>P. robustoides.</i>	Дельта Дона.	4280*	70.100*	»
<i>Amathillina cristata.</i>	Дельта Днепра.	1394	7.140	»
<i>Chaetogammarus ischnus.</i>	Средний Дон.	2291	14.900	»
<i>Corophium curvispinum.</i>	Дельта Днепра.	33750	28.050	»
<i>C. sowinskyi</i> (Mart.)	Миусский лиман.	42250	23.691	»
	Средний Дон.	29574	53.072	»
	Средний Дунай.	54000	—	Вăcesco, 1948а.
<i>C. curvispinum</i> auct.	Оз. Палеостом.	17532	29.940	Куделина, 1940.

Таблица 8 (продолжение)

Вид	Местоположение	Максимальная численность	Максимальная биомасса	Источник
<i>C. chelicorne.</i>	Дельта Днестра.	26037	40,250	М.-Болтовской.
<i>C. robustum.</i>	» »	1275	24,500	»
<i>C. nobile.</i>	» »	11679	12,070	»
<i>C. maeoticum.</i>	Нижний Дон.	39781	158,760	»
<i>Pterocuma pectinata.</i>	Средний Дунай.	283000	—	Băcesco, 1948a.
<i>Schizorhynchus eudorelloides.</i>	Дунайские лиманы.	79000	9,194	Марковский, 1955.
<i>Mesomysis kowalewskyi.</i>	Дельта Дона.	32500	4,275	М.-Болтовской, 1940.
<i>Paramysis kessleri sarsi.</i>	Минусский лиман.	5490	4,225	М.-Болтовской, 1948 г.
<i>Jaera sarsi.</i>	Дельта Дона.	600	4,750	М.-Болтовской, 1940.
	Днестровский лиман.	468	20,200	Марковский, 1953b.
	Дунайские лиманы.	3227	70,000	Марковский, 1955.
	Средний Дунай.	75000	—	Băcesco, 1949.

Примечание. Звездочка в третьей и четвертой графах означает, что численность и биомасса даны в объеме 1 м³ в толще воды или среди зарослей.

Положение о сниженности биотического потенциала каспийской фауны и ее деградированности по сравнению с прогрессивной океанической фауной Бирштейн (1945а) обосновывает сравнением средней биомассы биоценозов разных фаунистических типов.

Этот вывод действительно напрашивается сам, если основываться на данных по Северному Каспию. По Н. Л. Чугунову (1923), биомасса бентоса в Северном Каспии в среднем составляет в разных зонах от 2.8 до 148.1 г. Более подробные исследования Я. А. Бирштейна (1945а) позволили ему различать в Северном Каспии пять комплексов, биомасса которых колебалась между 11.3 и 124.6 г; средняя биомасса по всем комплексам была 47.5 г. При сопоставлении этой последней цифры со средней биомассой средиземноморских биоценозов она оказывается очень низкой, так как эта средняя в Азовском море — 198 г., а в Черном — 175 г. Средняя биомасса каспийских биоценозов в Азовском море, по вычислениям В. П. Воробьева, тоже оказывается сильно пониженной — 81 г.

Особенно подчеркивались слабые продуктивные возможности каспийских моллюсков по сравнению со средиземноморскими в связи с массовым развитием в Каспии средиземноморского двустворчатого *Mutaster lineatus*, проникшего сюда, очевидно, вместе с черноморскими судами, перевезенными в район Баку 35—40 лет тому назад. Этот моллюск к 1935—1938 гг. распространился по всему Среднему и Южному

ставлены значительно меньшим числом видов и форм, чем в Каспии, и оттеснены в опресненные и прибрежные части Черного и в Азовское море под влиянием средиземноморских сельдевых, жизненно более сильных. Но следует учесть то, что совершенно так же, как это имеет место в других группах каспийской фауны, в Понтоазове отсутствуют сельдевые, живущие в Среднем и Южном Каспии (а также размножающиеся в открытых частях Северного, но не в устьях и реках). Локализация же сельдевых преимущественно в опресненных частях Понтоазова объясняется, как я полагаю, избеганием повышенной солености океанического типа. Уже в Мраморном и Эгейском морях каспийских сельдевых нет, хотя некоторые виды их и живут в устьях рек и прибрежных озерах этих морей.



Каспию и проник в южные, а затем и средние части Северного (Броцкая и Неценгевич, 1941). Он заселил главным образом каменистые и ракушечные грунты и во многих местах размножился в массах — особенно у западных берегов Южного Каспия, где давал среднюю биомассу —  $900 \text{ г/м}^2$ , а еще больше в обрастаниях прибрежных скал, где достигал биомассы  $5\text{--}6 \text{ кг на м}^2$  (Арнольди, 1938б).

По мнению Л. В. Арнольди, митиластер, распространяясь по Каспию, вытесняет местную автохтонную фауну двустворчатых как косвенными (через поглощение большей части их общей пищи), так и прямыми (захватом площади и обрастанием с удушением моллюсков) способами.

Доказательством большей жизнестойкости митиластера и другого средиземноморского моллюска — кардиума по сравнению с каспийскими является, по мнению Я. А. Бирштейна (1945б), то, что в течение наблюдавшегося между 1935 и 1938 гг. почти катастрофического падения количества бентоса в Северном Каспии<sup>45</sup> эти два вида не только не пострадали, но увеличились в количестве. По мнению этого автора, основной причиной падения биомассы бентоса были заморные явления в 1936 г., от которых пострадали оксифильные каспийские формы.

Однако, по А. А. Шорыгину (1945), изменения в бентосе Северного Каспия, выразившиеся не только в падении биомассы, но и в изменении ареалов распространения отдельных видов, находят более естественное объяснение в изменениях солености.

Впрочем, возможно, что весьма выносливый к ухудшению газового режима митиластер мог оказаться в условиях замора более стойким, чем каспийские формы, в массе оксифильные.

Но можно ли считать эвриоксидность доказательством жизнестойкости? Оксифильность организма сама по себе еще не говорит об его угнетенности или жизненной слабости.

Можно указать много несомненно оксифильных форм, обладающих, очевидно, высоким «биотическим потенциалом», дающим очень высокое обилие. Вспомним личинок ручейников *Hydropsyche*, в огромных количествах заселяющих русла наших рек, многих реофильных тензипедид и поденок. Можно ли сомневаться в чрезвычайно высокой энергии размножения явно оксифильной дрейссены в условиях рек?

Иное впечатление о возможностях автохтонной фауны получается по Среднему Каспию. Здесь биоценозы значительно богаче, чем в Северном Каспии. У западного побережья на заиленных грунтах обитает адакнидный (монодакна и адакна) биоценоз со средней биомассой до  $232.7 \text{ г}$ , на ракушечниках — биоценоз дрейссен и кардиид с биомассой  $338.9 \text{ г}$  и на нем пятна с биомассой  $885.5 \text{ г}$  при наличии местных скоплений дрейссены *Dreissena rostriformis grimmi* с биомассой до  $1.5 \text{ кг/м}^2$ . У восточного побережья Среднего Каспия на большом протяжении тянется область с биомассами более  $500 \text{ г}$ , и есть (в районе зал. Киндерли) большое пятно с биомассой более  $1 \text{ кг}$ . Наиболее богат бентос на глубине от  $15$  до  $60 \text{ м}$  за счет митиластера и не уступающей ему дрейссены *D. grimmi* (Брискина, 1937, 1944; Демин, 1938). По Л. В. Арнольди (1938б), в Среднем Каспии на глубине более  $40\text{--}50 \text{ м}$ , где митиластер уже почти не встречается, на ракушечниках биомасса бентоса составляет в среднем  $453 \text{ г/м}^2$ .

Не только дрейссена, но и другие автохтонные виды в Каспии, особенно Среднем, могут развивать чрезвычайно высокое обилие. Так, азовский

<sup>45</sup> Позднее количество бентоса, в том числе автохтонных каспийских моллюсков, в Северном Каспии вновь возросло.

понтотаммар *P. maeoticus*, по А. А. Протасову (1951), у западных берегов Среднего Каспия дает местами биомассу до 1.455 кг/м, т. е. не меньше, чем в Понтоазовском бассейне.

В общем биоценозы Среднего Каспия, в том числе и такие, в которых не участвуют средиземноморские формы, оказываются не беднее азовско-черноморских.

К этому можно добавить то, что многие рыбы растут в Каспии быстрее, чем в Понтоазове. Это относится, в частности, к сельдевым, среди которых виды, общие обоим бассейнам, в Каспии значительно крупнее (Световидов, 1948).

Таким образом, и в Каспии автохтонная фауна при благоприятных условиях обнаруживает большие продукционные возможности.

Приведенные же выше чрезвычайно высокие (5—6 кг/м<sup>2</sup>) биомассы митиластера наблюдались в обрастаниях, представляющих собою специфический биотоп. Участвующие в обрастаниях виды («эпибионты») обнаруживают часто исключительно массовое развитие, вероятно, обусловленное сочетанием особенно благоприятных условий дыхания, питания и субстрата. Специальное изучение обрастаний в Каспийском море, выполненное Г. Б. Зевиной (1958), показало, что в этом биотопе митиластер может развивать и значительно более высокие биомассы, достигающие как максимум огромной цифры в 28.6 кг/м<sup>2</sup>.

Митиластер, как и его сородич мидия, в высшей степени склонен к образованию обрастаний. Здесь он, по-видимому, действительно вытеснил одну из каспийских дрейссен (*Dreissena elata*?), занимавшую самые верхние горизонты в биоценозах скал. По Арнольди (1938a), в 1934—1935 гг. на Апшеронском полуострове отдельные особи дрейссен еще встречались среди густых «щеток» митиластера, но в 1959 г. я их уже не находил. Однако в тех районах Каспия, где соленость понижена, митиластер отходит на второй план. При солености менее 10—12‰ дрейссена *D. polymorpha* становится руководящей формой в обрастаниях и развивается также в таких массах, что ее биомасса достигает иногда 13.5 кг/м<sup>2</sup>. Это цифра хотя и более низкая, чем максимальная биомасса митиластера, но одного с нею порядка. Другие автохтонные каспийские формы также достигают чрезвычайно высокой плотности и биомассы в обрастаниях: кордилофора — до 2 кг/м<sup>2</sup>, корофииды (преимущественно *C. curvispinum* auct., *C. robustum*) — до 284 000 экз. и, вместе с домиками, 3.3 кг/м<sup>2</sup> (Зевина, 1958).

В бентосе же митиластер не давал биомассы более 3 г/м<sup>2</sup> и не мог вытеснить живущих на дне дрейссен и кардиид. Это видно уже из того, что за период с 1935 по 1953 г. в западной половине Северного Каспия, по Л. Г. Виноградову (1959), митиластер в среднем давал менее 20% биомассы всех моллюсков (3.0 г/м<sup>2</sup>). По-видимому, массовая вспышка митиластера, характерная для большинства акклиматизирующихся видов — III стадия по Л. А. Зенкевичу (1940б) — уже давно прошла; однако среди бедной видами фауны Каспия он не встретил сильных врагов; в частности, до последних лет здесь не было балануса, который, по В. П. Воробьеву (1949), в Азовском море находится в ожесточенной борьбе с митиластером. Быстро прогрессирующее развитие балануса может сильно отразиться на митиластере.

Но для сравнения средиземноморских и автохтонных каспийских форм более показательна, пожалуй, судьба другого средиземноморского пришельца — *Cardium edule*. Этот моллюск, появляющийся в каспийских отложениях послеледниковой эпохи в больших количествах в виде крупных, сначала тонкостенных, а затем очень массивных раковин (*C. e. v.*

*magna*), позже переходит в более мелкую современную разновидность (Богачев, 1932; Бярштейн, 1936) и теперь занимает довольно скромное место в каспийских биоценозах, количественно вообще сильно уступая автохтонным кардидам. Он доминирует лишь в более осолоненных районах — некоторых участках Южного Каспия, а раньше преобладал и в Мертвом Култуке. Кардиум, видимо, обитает в той же экологической нише, что и многие адакпиды, но в условиях нормальной каспийской солености не только их не вытесняет, но скорее находится в несколько угнетенном состоянии — во всяком случае, дает несравненно более низкие биомассы, чем в Азовском море.<sup>46</sup>

Положение о более низкой производительной способности каспийских форм по сравнению со средиземноморскими в Понтоазовском бассейне представляется мне ошибочным. Заключение В. П. Воробьева основано на сравнении открытого Азовского моря с Таганрогским заливом, отличающимся значительно большей изменчивостью термических и солевых условий, резкими колебаниями уровня, взмученностью. Воробьев сам признает, что «реликтовые биоценозы в отношении распределения их по грунтам и глубинам находятся далеко не в оптимальных условиях». Тем не менее каспийская фауна и в этих условиях может давать очень высокую биомассу. Так, максимальная биомасса в каспийском биоценозе Таганрогского залива, найденная мною в 1937 г., составляет 1355 г, из которых 1349 г дает монодакна.

Наиболее близкий к ней из средиземноморцев кардиум дает максимальную биомассу в открытом море 2.7 кг. Хотя последняя цифра выше, но это величина одного порядка, и их различие можно отнести за счет более благоприятных для моллюсков-фильтраторов условий открытого Азовского моря. Характерно, что в осолоненных кубанских лиманах, режим которых очень непостоянен, морские кардиум и синдесмия не дают биомассы выше 650 г (Харин, 1939, 1951).

Наибольшая установленная в Азовском море биомасса бентоса (не обрастаний) равна 4577 г/м<sup>2</sup> главным образом за счет массового скопления митиластера. Экологически близкая к митиластеру дрейссена в Таганрогском заливе не дает более 533.4 г/м<sup>2</sup>, но уже в дельте Дона — до 1182 г, а в системе Днепра и Буга, с их более прозрачными водами, ее биомасса, как мы видели, достигает 2700—4985 г/м<sup>2</sup>.

Сравнение каспийских и средиземноморских форм по их «продукционным способностям» было бы полнее при наличии цифр максимального обилия для морских видов из тех же систематических групп и той же климатической зоны. Но то немногое, что имеется, говорит не в пользу средиземноморской фауны. Морской (правильнее — солоноватоводный) *Corophium volutator* в зоне своего оптимального развития в Таганрогском заливе дает максимальную (за три года исследований) численность — 10 435 экз. и биомассу 14 200 г/м<sup>2</sup> — цифры хотя и высокие, но значительно более низкие, чем для большинства каспийских корофид. Средиземноморская амфипода *Ampelisca*, живущая в прибрежных песках Азовского моря, дает максимальную биомассу не более 90 г/м<sup>2</sup>, т. е. во много раз ниже, чем каспийский понтогаммар.

Морская (солоноватоводная) мизиды *Mesopodopsis* в Азовском море по дночерпательным сборам дает максимальную биомассу 3.430 г/м<sup>2</sup>, т. е. ниже, чем каспийская *Mesomysis* в дельте Дона (тоже по дночерпателью).

<sup>46</sup> В западной половине Северного Каспия, по Л. Г. Виноградову (1959), за период 1935--1953 гг. кардиум давал в среднем биомассу 2.2 г/м<sup>2</sup> (т. е. 12% биомассы всех моллюсков).

В авандельте Дуная *Mesopodopsis*, по данным салазочного трала, достигает 13 000 экз. и 33.0 г/м<sup>2</sup>. В данном случае численность значительно больше, чем численность каспийской парамизис Сарса, но максимальная биомасса значительно ниже (*Mesopodopsis* гораздо мельче парамизис).

Итак, все эти цифры показывают, что в о з м о ж н о с т и каспийской фауны давать высокие плотности населения и продуцировать высокие биомассы не ниже, чем у средиземноморских, если экологические условия благоприятны. Если же средние биомассы бентоса в Таганрогском заливе и лиманах оказываются ниже, чем в море, то это объясняется неблагоприятными условиями этих водоемов и вовсе не доказывает, что каспийские биоценозы не могут развивать такую же биомассу, как морские.

Следует еще иметь в виду, что каспийские биоценозы беднее качественно по видовому составу. При большем числе видов использование среды совершеннее и общий эффект по биомассе будет выше. В каспийской фауне нет некоторых экологических групп, например типичной инфауны, мало обрастающих и сидячих форм, и вследствие этого некоторые «ниши» остаются незаполненными.

Высокие продуктивные возможности каспийской фауны доказываются и цифрами п р о д у к ц и и, которые были получены В. П. Воробьевым (1949) и мною (1948в) в результате специальных сезонных исследований. Для каспийских червей и особенно ракообразных коэффициенты удельной продукции очень высоки (до 6.5—7.6) и не ниже, чем для морских представителей этих групп.

Сравнение каспийской фауны с пресноводной по количественным показателям также доказывает скорее сравнительное богатство, чем бедность первой.

Выше я уже указывал, что биоценозы пресноводные, т. е. с преобладанием пресноводных форм, в системах Днестра, Днепра и Дуная по средней биомассе уступают каспийским. Для дельты Дона получается несколько иное соотношение вследствие ослабленного развития дрейссены и обилия вивипары. Но биомасса наиболее богатых вивипарно-унионидных биоценозов здесь составляет около 360 г/м<sup>2</sup>, т. е. ниже, чем наиболее богатых каспийских биоценозов в черноморских эстуариях. Максимальные же биомассы фауны в пресноводных и каспийских биоценозах близки.

Если ограничиться только Черным и Азовским морями и их эстуарными системами, то максимальные найденные биомассы бентоса имеют следующие значения: для морской фауны — в биоценозе митиластер (в Азовском море) 4 650 г/м<sup>2</sup>, для пресноводной — в биоценозе вивипары (в дельте Дона) 5071 г/м<sup>2</sup>, для каспийской — в биоценозе дрейссены (в Бугском лимане) 5003 г/м<sup>2</sup>.

Таким образом, в Понтоазовском бассейне максимальные биомассы относящихся к разным фаунистическим типам донных биоценозов почти одинаковы — между 4.7 и 5.1 кг/м<sup>2</sup>. По-видимому, около 5 кг/м<sup>2</sup> — цифра, близкая к предельной для д о н н о й фауны в этом бассейне.<sup>47</sup>

Но, может быть, несмотря на высокие продуктивные возможности каспийской фауны, она отступила под натиском средиземноморской, не выдержав конкуренции с последней?

Однако выше я показал, что между главным ареалом каспийской и главным ареалом средиземноморской фауны лежит хиатус — зияющий промежуток мейомезогалинных вод, в котором невозможно массовое раз-

<sup>47</sup> Я не распространяю это на другие бассейны (хотя полагаю, что пресноводная фауна едва ли может где-нибудь сильно превзойти эту цифру), а также на фауну обрастающих, которая может быть богаче.

витие ни той, ни другой. В силу различий в галопатии не происходит массового смещения этих двух фаун, и мы уже поэтому не можем видеть их массового столкновения и борьбы. Несомненно, что высокая соленость, а не конкуренция со средиземноморской препятствует каспийской фауне беспозвоночных распространяться в Азовское и Черное моря.

Но, с другой стороны, некоторые каспийские рыбы населяют Азовское море в колоссальном количестве и в массах обитают и в Черном море. В последнем каспийские и средиземноморские бычки уживаются вместе. Каспийские сельди зимуют, а осетровые северо-западного района и кормятся в открытом Черном море, не боясь конкуренции средиземноморских рыб. А. Н. Световидов (1952) предполагает, что живущие в открытом море каспийские сельдевые не могли развиваться в Черном море потому, что черноморская пелагиаль была заселена более жизнедеятельными средиземноморскими иммигрантами. Но эти сельдевые относятся к фауне Среднего и Южного Каспия, которая, как я указывал, вообще почти отсутствует в Понтоазовском бассейне.

Я не могу найти доказательства вытеснения каспийцев более жизнеспособной средиземноморской фауной.

Что касается пресноводной фауны, то нетрудно показать, что каспийская фауна не только не уступает ей, но, напротив, во многих случаях, очевидно, вытесняет пресноводную фауну, оказываясь более сильной.

В опресненных водах Таганрогского залива обитают биоценозы со смешанным каспийско-пресноводным населением, в котором сильно преобладает каспийское. Если мы представим себе, что каспийская фауна из биоценозов исчезла, то получим следующее: на отмелях подводной дельты и предустьевых районах вместо дрейссеновых — тубифицидные биоценозы с биомассой в среднем 0.6—0.7 г и 2.1 г, на илистых песках предустьевого района и олигогалинной зоны биоценозы унионид с биомассой 34.1 г и тубифицид с биомассой 6.1 г.

Обращает на себя внимание бедность оставшейся пресноводной фауны. Средняя биомасса этого воображаемого «водоема» будет составлять всего около 9 г/м<sup>2</sup>.

Более ясное представление о взаимоотношениях каспийской и пресноводной фаун получается при рассмотрении бентоса дельт.

В дельте Дона в биоценозе жестких грунтов без каспийцев остается всего 41 г/м<sup>2</sup> биомассы — вивипара, немного олигохет и других; в дельте Днепра еще меньше — всего 5.8 г/м<sup>2</sup> — губки, немного тубифицид. На песках в обеих дельтах по удалении каспийцев остается ничтожная биомасса — 0.2 г, почти исключительно тубифициды. На илистых песках в обеих дельтах остается унионидно-тубифицидный комплекс с биомассой 26 и 7.7 г. В корофиидном биоценозе остается всего 0.4 г, а на наиболее типичных корофиидных грунтах фауны вообще не остается, так как пресноводных форм нет. Характерно, что после удаления каспийцев остаются преимущественно тубифициды.

Вообще в биоценозах дельт из пресноводной фауны всегда больше всего тубифицид, живущих в сравнительно глубоких слоях грунта, и очень мало тендипедид, живущих на поверхности или в поверхностных слоях, т. е. там же, где живет основная масса каспийской фауны.

В дельтах и лиманах Понтоазовского бассейна даже на илах сравнительно очень мало мотылей *Tendipes*, которые господствуют в фауне озер, придаточных водоемов реки и водохранилищ в средней полосе Европы.

Что песчаные грунты, и при наличии каспийской фауны бедные, населены пресноводной фауной очень скудно — это вполне естественно. Крайняя

бедность псаммофильных биоценозов хорошо известна. В несколько более северно расположенной Средней и Верхней Оке и в верхней Волге, где каспийцев нет или почти нет, биомасса бентоса на песках тоже ничтожна — 0.1—0.4 г/м<sup>2</sup> (Жадин, 1940б). Но уже в Нижней Оке появляются первые понтогаммары *Pontogammarus sarsi* и корофииды *Corophium curvispinum*, и биомасса возрастает: в среднем она составляет на песках 1.55 г., из которых только 0.38 г составляют пресноводцы (Неизвестнова-Жадина и Ляхов, 1941). В Средней Волге на месте Куйбышевского водохранилища благодаря наличию понтогаммаров биомасса была 1.47—2.48 г/м<sup>2</sup> (М.-Болтовской, 1959в).

Таким образом, на речных песках каспийская фауна, очевидно, дополняет пресноводную, в результате чего возникает более богатый, хотя все же очень скудный биоценоз с преобладанием каспийцев. Интересно, что биомасса этого биоценоза в трех исследованных реках очень близка: в Дону (в дельте) — 1.2 г,<sup>48</sup> в Днепре (тоже в дельте) — 1.85 г, в Нижней Оке — 1.55 г, в Волге и Каме на месте Куйбышевского водохранилища в среднем 1.3 г (0.6—2.5 г/м<sup>2</sup>). Для речных песков, по-видимому, биомасса порядка двух грамм близка к предельной.

Каспийские формы, поселяющиеся на речных песках и образующие 70—90% биомассы (амфиподы, мизиды, а в Дону и кумовые), пополняют состав населения за счет «незаполненных экологических ниш» и потому обогащают биоценоз.

Но на жестких грунтах соотношение иное. Жесткие грунты рек — местообитание литофильной пресноводной фауны, вообще очень богатой. Литофилы наиболее многочисленны и образуемые ими биоценозы богаче, чем другие речные биоценозы. Особенно характерны для литофильных сообществ личинки ручейников и поденок, господствующие во всех реках, в которых нет или очень мало каспийцев; очень обычны также некоторые гастроподы, личинки тендипедид и мошек, некоторые пиявки, иногда губки и другие формы.

Биомасса литофильных биоценозов без участия каспийцев или с малым участием их вообще высока, хотя и ниже, чем при преобладании каспийцев. В валдайских реках и Средней Оке она составляет около 100 г, в Нижней Оке — в среднем 225 г (Жадин, 1940б), на мертвых лесах в Рыбинском водохранилище — 123 г/м<sup>2</sup> (М.-Болтовской, 1955). От этих пресноводных литофильных биоценозов в дельтах Дона и Днепра почти ничего не остается. Собственно говоря, пресноводные литофилы исчезают; в небольшом количестве остаются некоторые, экологически менее специализированные, литофитофилы. Причиной этого может быть только вытеснение их каспийцами. Характерно, что в Дону, где дрейссены сравнительно мало, есть еще немного (40.4 г/м<sup>2</sup> в среднем) вивипар, но в Днепре они уже совершенно отсутствуют.

По-видимому, вытеснение части пресноводных видов наблюдается и на илисто-песчаных грунтах дельт. В дельте Дона и особенно Днепра на заиленных грунтах чрезвычайно мало пресноводных *Sphaeriidae*, *Valvata*, личинок тендипедид, в частности мотыля, столь распространенных в других речных биоценозах илистых грунтов. Из пресноводных форм распространены главным образом тубифициды и унioniны, зарывающиеся в илистые группы и почти не сталкивающиеся с каспийцами, заселяющими в основном поверхность грунта.

<sup>48</sup> Правда, для Дона цифра взята с учетом поправок по мизидам по сборам салазочного трала, которых в других реках не было; по диочерпателю биомасса здесь всего 0.8 г.

Очень показательны, что в водоемах, заселенных каспийскими амфиподами, никогда не встречаются пресноводные гаммариды подрода *Rivulogammarus*. Совместное существование пресноводных и каспийских гаммарид, видимо, невозможно, причем первые неизменно оказываются вытесненными или в пойменные водоемы, как в Дону, в Днепре, Днестре, Волге или в верховьях рек, как в р. Хосте, р. Берде — т. е. в водоемы с неблагоприятным и изменчивым кислородным режимом (Бенинг, 1924а, 1930; Мартынов, 1924а, 1932; М.-Болтовской, 1946а, и др.).

В Висле, куда проник каспийский бокоплав *Chaetogammarus ischnus*, пресноводные *Rivulogammarus* совершенно отсутствуют на всем протяжении реки (Jagosci et Demianowicz, 1931).

Наиболее любопытное явление в реках представляет биоценоз корофиидного грунта — чисто каспийский, в дельте Днепра в типичном случае совершенно лишенный пресноводцев. Правда, сам биотоп здесь создается каспийцами — корофидами, но он заселяется не только корофидами, но и другими формами — гаммаридами, полихетами, турбелляриями, и все они тоже оказываются каспийскими. Почему сюда не проникает ни одной пресноводной формы? Мы не можем объяснить этого.

Корофиидные грунты в ямах Среднего Дуная, описанные Бэческу (Băcescu, 1948а) и представляющие собой, пожалуй, самый богатый фауной биотоп в реках, тоже населены в основном каспийцами. В районе Казана из 550 тысяч животных (на 1 м<sup>2</sup>) около 380 тысяч, т. е. 70%, составляли каспийские формы, но из остальных 170 тысяч было 110 тысяч турбеллярий из *Rhabdocoela*, неизвестных видов, вероятно также относящихся к каспийскому типу. Только 60 тысяч, т. е. около 10% населения, составляли явно пресноводные олигохеты, нематоды и низшие рачки. Тендипедиды, по-видимому, отсутствовали совсем. Автор для полноты картины добавляет, что среди этой пышной реликтовой фауны паслись каспийские или эндемичные рыбы.

Складывается впечатление, что на корофиидных грунтах создается какая-то особая «каспийская» среда, или в каких-то отношениях неблагоприятная для пресноводных видов, или особо благоприятная для каспийских, более жизнеспособных и вытесняющих первых. Наиболее показательно здесь отсутствие тендипедид, составляющих вообще неотъемлемую принадлежность любого пресноводного биотопа. С экологической стороны все это пока совершенно непонятно и заслуживает тщательного изучения.

Итак, мы видим, что, судя по распространению и количественным показателям, каспийская фауна не является угнетенной или менее жизнеспособной, чем фауна других типов. Она не слабее средиземноморской фауны, и наиболее замечательно то, что, будучи в основной массе исконно генетически морской, видимо, сильнее пресноводной и вытесняет последнюю в ее основных местопребываниях.

Правда, можно сказать, что в низовьях рек каспийская фауна, будучи реликтом древнего моря, существовала раньше пресноводной; но и тогда необходимо признать, что она препятствует нормальному развитию последней.

Но нет ли каких-нибудь признаков угнетенности в биологических особенностях каспийских видов?

Выше я показал, что по характеру жизненного цикла, способам размножения, способам и составу питания каспийские виды принципиально не отличаются от средиземноморских (или пресноводных) видов из тех же систематических групп (отрядов, семейств, родов).

У мизид, амфипод и многих других групп наблюдается во всем цикле размножения в течение года далеко идущее сходство с циклами морских и даже пресноводных форм этих отрядов. И по своим осморегуляторным способностям, как показали Г. М. Беляев и Я. А. Бирштейн (1940), каспийские виды принципиально не отличаются от средиземноморских — кривые изменения гипертонии различны у разных систематических групп одного происхождения, но очень сходны у каспийских и средиземноморских видов одного отряда или семейства.

Верно ли то, что у каспийской фауны понижен «биотический потенциал» Чэпмана (Chapman, 1931), означающий способность вида к воспроизведению и выживанию? Биотический потенциал определяется плодовитостью, скоростью развития и роста, числом поколений. Так как во многих случаях эти обстоятельства остаются неизвестными, о биотическом потенциале судят по численности вида.

Однако смысл понятия биотического потенциала подразумевает оптимальные для данного вида условия. «Динамическая сила» вида, определяющая его жизнеспособность в борьбе за существование, в неблагоприятных условиях среды будет пониженной. Между тем, как это было показано выше, населенные каспийской фауной лиманы и мелководные заливы по своим экологическим условиям далеко не оптимальны.

В более благоприятных условиях каспийские виды, в частности двустворчатые, могут давать значительно большее обилие, а это говорит о том, что их биотический потенциал в действительности гораздо выше, чем кажется при недостаточных данных.

Для некоторых каспийцев мы имеем и более точные данные, определяющие биотический потенциал. Так, сроки развития, число поколений, плодовитость для каспийских мизид и гаммарид не ниже, чем для их морских сородичей.

Сравнивая в этом отношении средиземноморских и каспийских гаммарид, М. М. Брискина (1950) указывает, что из ряда изученных ею видов наибольшей потенциальной плодовитостью обладает каспийский *Dikerogammarus haemobaphes*. Из видов рода *Hemimysis* наибольшей плодовитостью также обладают каспийские виды (Резниченко, 1959).

Весьма характерно для многих форм каспийских перакарид быстрое созревание и размножение в летние месяцы особей, далеко не достигших окончательных размеров — явление, которое, по мнению Бэческу (Băcescu, 1940), может считаться неотенией. Наличие неотении можно считать прогрессивным признаком, свидетельствующим о способности к видообразованию, так как она была, как известно, одним из очень распространенных способов эволюции.<sup>49</sup> Вместе с тем неотения, увеличивая число поколений, также повышает биотический потенциал.

Биотический потенциал каспийской фауны не понижен, а скорее даже повышен по сравнению с морской или пресноводной, но в целом эта фауна отличается относительной с т е н о т о п и о с т ь ю или, как часто говорят, более узкой «экологической валентностью», которая выражается, однако, лишь в том, что она сравнительно стеногалинна (олигогалинна) и стенооксигенна (оксифильна). Лишь часть форм, преимущественно рыб, обладает эвригалинностью и единичные виды — известной эвриоксидностью, но далеко не доходящими до той выносливости к колебаниям солености и к

<sup>49</sup> Значение неотении в эволюции подчеркивает, например, Кюэно (Cucnot, 1952) в своем обзоре филогении животного мира.



ухудшению газового режима, какой обладают многие морские и пресноводные виды.

Подводя итоги, можно сказать, что олигогалинность и оксифильность каспийской фауны — основные ее свойства в условиях Понтоазовского бассейна, определяющие в целом ее распространение и биотопы, которые она населяет.

Именно эти свойства и ограничивают во многих случаях распространение и численность каспийцев. К этому присоединяется то, что районы обитания каспийской фауны в Понтоазове, определяющиеся главным образом ее олигогалинностью, часто далеко не благоприятны вследствие резкой изменчивости термического и солевого режимов и чрезмерного обилия минеральных взвесей, и поэтому в них трудно ожидать полного осуществления биотического потенциала населяющих их видов.

Несмотря на относительную стеноитопность каспийской фауны, она вовсе не имеет ограниченного ареала. Напротив, область распространения ее очень широка и, как я покажу ниже, расширяется и в настоящее время. Там, где условия солености и дыхания (кислородного режима) допускают существование каспийских видов, они оказываются в высшей степени жизнеспособными и далеко расширяют свой ареал, во многих случаях несомненно вытесняя своих конкурентов.

---

## ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ КАСПИЙСКОЙ ФАУНЫ

### РАСПРОСТРАНЕНИЕ КАСПИЙСКОЙ ФАУНЫ В ПОНТОАЗОВСКОМ БАССЕЙНЕ

Распространение каспийской фауны в Понтоазовском бассейне очень своеобразно. Хотя представители каспийской фауны населяют, вообще говоря, весь бассейн от Черного моря до верховьев некоторых рек, основная масса их, как известно, обитает в сильно опресненных участках моря и лиманов и низовьях рек — эстуариях в широком смысле слова.

В связи с этим стоит другая особенность географического распространения каспийской фауны: разорванность ареалов большинства каспийских форм. За исключением нескольких эвригалинных видов, каспийцы обитают в нескольких участках бассейна, разделенных областями открытого моря. Их ареалы повторяются несколько раз, если следовать вдоль морского побережья бассейна.

Прежде всего следует выделить наиболее богатые каспийской фауной пять главных эстуариев крупных рек — Дуная, Днестра, Днепра с Бугом, Дона и Кубани. Все остальные реки бассейна или значительно меньше, или (как Кизиль-Ермак, который по длине не уступает Кубани) не образуют дельт и лиманов. Кроме того, у берегов Черного и Азовского морей довольно много озер различной солености (от совершенно пресных до гипергалинных), частью обособленных и от моря, и от рек. Во многих этих озерах и устьях маленьких рек есть также представители каспийской фауны, но в значительно меньшем количестве, чем в крупных эстуариях; их можно объединить условно в группу «второстепенных эстуариев». Затем особые области составляют Азовское море и Черное море, за пределами эстуариев.

В каждом из этих районов Понтоазовского бассейна населяющая его каспийская фауна обладает некоторыми характерными особенностями. Наблюдаются некоторые различия в видовом составе (в некоторых районах есть виды, отсутствующие в других), в связи с чем неодинаково общее число видов.

Можно говорить как бы об эндемичных для отдельных районов видах, подразумевая под ними такие, которые, хотя и не эндемичны для Понтоазова в целом, но встречаются только в одном из его районов. Но более существенны отличия в количественных соотношениях видов и групп. При одном или близком видовом составе тот же вид в одном районе может быть массовым, а в другом — редким. Можно согласиться с Б. К. Штегманом (1938), что при выделении зоогеографических подразделений лучше применять не чисто географические термины (области, провинции и т. д.), а говорить о «типах фауны». Но тип фауны определяется не только видовым составом, но соотношением видов. Различия в этих

соотношениях объясняются, очевидно, экологическими причинами, хотя в ряде случаев мы еще не в состоянии понять, в чем они заключаются.

Правда, в некоторых случаях различия в фауне разных районов объясняются их неодинаковой изученностью. Однако это относится главным образом ко второстепенным эстуариям, преимущественно по южным (турецким) берегам Черного моря, а основные эстуарии и моря в отношении состава Каспийской фауны изучены теперь уже удовлетворительно, и дополнений можно ожидать лишь по редким или единично встречающимся видам. Слабо изучены только паразитические каспийские формы, и об их распространении по районам судить пока трудно. Для беспозвоночных недостаточно выяснены также низшие таксономические единицы, поэтому, хотя для некоторых районов описаны подвиды, неизвестно, эндемичны ли они. Поэтому в нижеследующую таблицу распространения каспийской фауны (табл. 9) паразиты, а также подвиды беспозвоночных не включены.

Рассмотрим теперь особенности каспийского комплекса по отдельным районам. Для более ясного представления об условиях обитания каспийских видов я даю для каждой эстуарной системы ее краткое описание и карту.

### Эстуарная система Дуная

Дунай, наиболее мощная река бассейна, образует обширную дельту, несколько выше вершины которой принимает большой приток Прут (рис. 28).

Дельта Дуная, имея вид неправильного треугольника с высотой 75 км и основанием около 50 км, состоит из трех крупных рукавов — Килийского, Сулинского и Георгиевского и расположенных между ними мелких протоков и многочисленных озер; все это пространство во время паводка заливается водой и превращается в систему временных «полойных» водоемов.

Дунайская дельта представляет собою почти закончившую свое формирование дельту заполнения, в настоящее время в северной части, по Килийскому рукаву уже быстро нарастающую в сторону моря. Однако от бывшего Дунайского залива или лимана, выполненного наносами, остались крупные озерные водоемы, непосредственно примыкающие к дельте: с юга — система обширных Разельмских озер, соединяющихся еще с морем и снабжаемых дунайскими водами через каналы, с севера — серия лежащих далеко от моря и соединяющихся с рекой временами, только весной, южнобессарабских лиманов (Ворсеа, 1924; Antipa, 1941). За пределами дельты на юге лежат соленые и солоноватые прибрежные озера в районе Констанцы, на севере — тоже соленые, но более крупные озера, Сасык и др.

Наиболее разнообразные условия солености наблюдаются в Разельмской системе, северо-восточная часть которой — собственно Разельм — большей частью слабосоленоватая, с соленостью между 0.1—2.7‰ хлора, в то время как в южных частях наблюдаются все градации до черноморской солености. Однако в годы прекращения доступа дунайских вод (до 1894 г.) Разельмская система подвергалась сильному осолонению.

Южнобессарабские лиманы, отдаленные от моря — Китай, Катлабуг, Ялпуг, Кагул (и Братеш, лежащий уже западнее устья Прута) представляют собою крупные (длиной 21—39 км, шириной 4—11 км) мелководные (2—5.5 м) водоемы, вытянутые меридиально и по временам вступающие в связь с Дунаем. Они содержат совершенно пресную (лиман Китай — слегка соло-

Таблица 9

Распространение каспийских видов по основным районам Понтоазовского бассейна

Вид	Эстуарные системы					Моря	
	Дунай	Днестра	Днепро-Буга	Дона	Кубани	Азовское	Черное
<i>Cordylophora caspia</i>	+	+	+	+	+	+	-
<i>Moerisia maeotica</i>	++	-	++	++	++	++	+
<i>Polypodium hydriforme</i>	+	-	+	+	+	-	-
<i>Tricladida</i> sp.	+	-	+	-	-	-	-
<i>Thalassioplanina geniculata</i>	+	+	+	+	-	-	+
<i>Hypania invalida</i>	+	+	+	+	-	-	-
<i>Hypaniola kowalewskyi</i>	+	+	+	+	+	+	-
<i>Psammoryctes deserticola</i>	-	+	+	-	-	-	-
<i>Archaeobdella esmonti</i>	-	+	+	+	-	-	-
<i>Victorella pavidula</i>	+	-	-	-	+	-	-?
<i>Dreissena polymorpha</i>	+	+	+	+	+	-	-
<i>D. rostriformis bugensis</i>	-	-	+	-	-	-	-
<i>Monodacna pontica</i>	+	+	+	+	-	-	-
<i>M. colorata</i>	-?	-	+	+	+	+	-
<i>Adacna plicata relicta</i>	+	+	+	-	-	-	-
<i>A. laeviuscula fragilis</i>	+	+	+	+	+	+	-
<i>Theodoxus pallasi</i>	+	-?	+	+	-	-	-
<i>Pyrgula (=Micromelania) lineta</i>	+	+	+	+	-	-	-
<i>P. (=Caspia) gmelini</i>	-	+	+	+	-	-	-
<i>P. (=Clessiniola) variabilis</i>	-?	+	+	-	-	-	-
<i>P. (=C.) triton</i>	-	-?	+	-	-	+	-
<i>Cercopagis pengoi</i>	-	+	+	+	-	+	-
<i>Evadne trigona</i>	-	+	+	+	-	+	-
<i>E. maeotica</i>	+	-	+	-	-	+	-
<i>E. anonyx</i>	-	-	-	-	-	+	-
<i>Heterocope caspia</i>	+	+	+	+	+	-	-
<i>Eurytemora grimmi</i>	+	-	+	-	-	-	-
<i>Limnocletodes behningi</i>	+	+	+	+	+	+	-
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>	+	+	+	+	-	-	-
<i>D. villosus</i>	+	+	+	+	-	-	-
<i>D. palmatus</i>	-	-	+	-	-	-	+
<i>Pontogammarus maeoticus</i>	+	+	+	+	+	+	-
<i>P. abbreviatus</i>	+	+	-	+	+	-	-
<i>P. sarsi</i>	+	+	+	+	+	+	-
<i>P. weidmanni</i>	+	+	+	+	+	-?	-
<i>P. robustoides</i>	+	+	+	+	+	-?	-
<i>P. aralensis</i>	-	+	+	+	-	-	-
<i>P. subnudus</i>	-	+	-	+	+	+	-
<i>P. crassus</i>	+	+	+	+	+	-	-
<i>P. obesus</i>	+	+	+	-	-	-	-
<i>Niphargoides corpulentus</i>	+	-	+	-	-	-	-
<i>N. compactus</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>N. motasi</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>N. spinicaudatus</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>N. intermedius (=N. borodini intermedius?)</i>	+	+	+	-	-	-	-
<i>Stenogammarus compressus</i>	+	+	+	+	-	-	-
<i>S. similis</i>	+	+	+	+	-	-	-
<i>S. compresso-similis</i>	+	-	+	+	-	-	-
<i>S. macrurus</i>	+	+	+	+	+	-	-
<i>Chaetogammarus ischnus</i>	+	+	+	+	-	-	-
<i>Ch. placidus</i>	+	+	+	-	-	-	-
<i>Ch. deminutus</i>	+	+	+	-	-	-	-

Таблица 9 (продолжение)

Вид	Эстуарные системы					Моря	
	Дунай	Днестра	Днепро-Буга	Дона	Кубани	Азовское	Черное
<i>Ch. warpachowskyi</i> . . . . .	+	+	+	—	—	—	—
<i>Iphigenella acanthopoda</i> . . . . .	+	+	—	—	—	—	—
<i>I. andrussowi</i> . . . . .	+	+	+	—	—	—	—
<i>Gammarus</i> (Iph.?) <i>shablensis</i> . . . . .	+	—	+	—	—	—	—
<i>Cardiophilus baeri</i> . . . . .	+	—	+	+	+	+	+
<i>Gmelina pusilla</i> . . . . .	+	+	+	+	—	—	—
<i>G. kusnetzowi</i> . . . . .	—	—	+	+	+	—	—
<i>G. costata</i> . . . . .	+	+	—	—	—	—	+
<i>Gmelinopsis tuberculata</i> . . . . .	—	+	+	+	—	—	—
<i>Amathillina cristata</i> . . . . .	—	—	+	+	—	—	—
<i>Pandorites podoceroideis</i> . . . . .	—	—	—	+	—	—	—
<i>Corophium nobile</i> . . . . .	+	+	+	—	—	—	—
<i>C. robustum</i> . . . . .	+	+	+	+	—	—	—
<i>C. chelicorne</i> . . . . .	+	+	+	+	—	—	—
<i>C. maeoticum</i> . . . . .	+	+	+	+	—	—	—
<i>C. curvispinum</i> (= <i>C. devium</i> ) . . . . .	+	?	+	—	—	—	—
<i>C. sowinskyi</i> (= <i>C. curvispinum</i> ) . . . . .	+	+	+	+	+	—	—
<i>C. mucronatum</i> . . . . .	—	+	—	—	—	—	—
<i>Paramysis baeri</i> . . . . .	+	+	+	+	+	—	—
<i>P. kessleri sarsi</i> . . . . .	+	+	+	—	—	—	—
<i>P. ullskyi</i> . . . . .	+	+	+	+	+	—	—
<i>P. kowalewskyi</i> . . . . .	+	+	+	+	+	+	—
<i>P. intermedia</i> . . . . .	+	+	+	+	+	—	—
<i>Katamysis warpachowskyi</i> . . . . .	+	+	?	—	—	—	—
<i>Limnomysis benedicti</i> . . . . .	+	+	+	+	+	—	—
<i>Hemimysis anomala</i> . . . . .	+	+	+	+	—	+	+
<i>H. serrata</i> . . . . .	+	—	—	—	—	+	+
<i>Pterocuma pectinata</i> . . . . .	+	+	+	+	+	+	—
<i>P. sowinskyi</i> . . . . .	—	+	—	+	+	—	—
<i>P. rostrata</i> . . . . .	+	+	+	+	—	—	—
<i>Pseudocuma cercaroides</i> . . . . .	+	+	+	+	—	—	—
<i>P. laevis</i> . . . . .	+	—	—	—	—	—	—
<i>Stenocuma tenuicauda</i> . . . . .	+	—	+	+	—	—	—
<i>S. graciloides</i> . . . . .	+	+	+	+	—	—	—
<i>Schizorhynchus eudorelloides</i> . . . . .	+	+	+	+	—	—	—
<i>Sch. abbreviatus</i> . . . . .	+	+	+	+	—	—	—
<i>Caspiocuma campylaspoides</i> . . . . .	—	+	+	+	—	—	—
<i>Volgocuma telmatophora</i> . . . . .	—	+	+	+	—	—	—
<i>Iaera sarsi</i> . . . . .	+	+	+	+	—	—	—
<i>Astacus leptodactylus</i> . . . . .	+	+	+	+	+	—	—
<i>A. colchicus</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	(Рион)
<i>A. pachypus</i> . . . . .	—	—	+	+	+	+	+
<i>Caspihalacarus hyrcanus</i> . . . . .	+	—	+	+	—	—	—
Беспозвоночных . . . . .	69 (73?)	61 (63?)	76 (77?)	56 (59?)	27	16 (20?)	6 (7?)
<i>Acipenser ruthenus</i> . . . . .	+	+	+	+	—	—	—
<i>A. nudiventris</i> . . . . .	+	—	+	?	?	+	+
<i>A. güldenstädti colchicus</i> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. stellatus</i> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
<i>Huso huso</i> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
<i>Alosa</i> ( <i>Caspiatlosa</i> ) <i>caspia</i> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. (C.) kessleri pontica</i> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. (C.) brachnikowi maeotica</i> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
<i>Clupeonella delicatula</i> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+

Таблица 9 (продолжение)

Вид	Эстуарные системы					Морп	
	Дуная	Днестра	Днепро-Буга	Дона	Кубани	Азовское	Черное
<i>C. abrau</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	(Абрау)
<i>Pungitius platygaster</i> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lucioperca marina</i> . . . . .	—	—	+	—	+	+	+
<i>L. volgensis</i> . . . . .	+	+	+	+	—	—	—
<i>Abramis sapo</i> . . . . .	+	+	+	+	+	—	—
<i>Cobitis caspia</i> . . . . .	+	—	—	—	—	—	—
<i>Chalcalburnus chalcoides</i> . . . . .	+	?	—	—	—	—	—
<i>Rutilus frisii</i> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
<i>Knipowitschia longicaudata</i> . . . . .	—	—	+	+	+	—	—
<i>Neogobius ratan</i> . . . . .	—	—	+	+	+	+	+
<i>N. platyrostris</i> . . . . .	—	—	—	—	+	+	+
<i>N. cephalarges</i> . . . . .	—	+	—	+	+	+	+
<i>N. kessleri</i> . . . . .	+	+	—	—	+	+	—
<i>N. syrman</i> . . . . .	—	+	+	+	—	+	+
<i>N. fluviatilis</i> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
<i>N. melanostomus</i> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mesogobius gymnotrachelus</i> . . . . .	+	+	+	+	—	—	+
<i>M. batrachocephalus</i> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
<i>Proterorhinus marmoratus</i> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
<i>Caspiosoma caspium</i> . . . . .	—	—	+	+	—?	+	—
<i>Benthophiloides brauneri</i> . . . . .	—	—	+	—	—	—	—
<i>Benthophilus stellatus</i> . . . . .	+	+	+	+	+	+	—
<i>B. ctenolepidus magistri</i> . . . . .	—	—	—	+	+	+	—
Рыб . . . . .	22	21 (22?)	27	25 (26?)	23 (25?)	22	21 (22?)
Всего . . . . .	90 (94?)	82 (85?)	103 (104?)	81 (85?)	50 (52?)	38 (42?)	27

новатую, олигогалинную, с соленостью до 1‰) воду, покрыты илистыми песками и серыми илами и имеют в общем благоприятный кислородный режим (в лимане Кагул несколько худший). Эти водоемы представляют собою несомненно остатки обширного морского залива, находившегося в прошлом на месте дельты Дуная, именно — северных его отрогов (Ап-тіра, 1941). Поэтому они могут считаться настоящими реликтовыми озерами в смысле Креднера (Credner, 1887, 1888), а населяющая их фауна — настоящей реликтовой. Между этими более крупными лиманами разбросаны более мелкие пойменные водоемы (Сафьян, Кугурлуй, Картал, Дервент и др.), тоже пресные, но сильно заиленные, заросшие и частично заморные.

Рукава Дунайской дельты отличаются преобладанием илисто-песчаных и глинистых грунтов, очень сильно засоренных мелкими растительными остатками, и несут массу взвесей: в Килийском рукаве 0.10—0.35 мг/л, весной до 0.90 мг/л.

Перед дельтой Дуная в Черном море создается неясно ограниченная, поворачивающая на юг вдоль берегов, полоса значительного опреснения (близкие к дельте участки побережья имеют соленость 6—14‰).



Сведения по каспийской фауне эстуарной системы Дуная и прилегающих к ней водоемов приводят А. А. Остроумов (1897б, 1898) и В. К. Совинский (1904), затем о моллюсках — К. О. Милашевич (1908, 1916), позже румынские зоологи: Борча (Borcea, 1924, 1926а, 1926б, 1933, 1936), Бэческу (Băcescu, 1933, 1934—1935, 1937, 1938, 1940, 1948а, 1955; Băcescu, Dumitrescu, 1958), Кэрэушу (Cărgăușu, 1937а, 1937б, 1943), Моташ и Бэческу (Motas et Băcescu, 1938а, 1938б), Якубияк (Jakubisiak, 1938а, 1938б) и, наконец, Ю. М. Марковский (1955).

В эстуарной системе Дуная были произведены очень подробные фаунистические исследования каспийского комплекса, особенно кардийд, высших ракообразных, рыб. Каспийская фауна здесь богата — найдено не менее 90 каспийских видов.

По-видимому, в Дунайской системе наиболее полно представлена группа мизид — здесь обитают все 9 понтоазовских видов, в том числе оба вида *Hemimysis anomala*.

Наиболее распространенные и многочисленные мизиды в Дунайской системе *Paramysis kessleri sarsi*, *Limnomysis benedeni*. В пресных водах этой системы очень част также *Diamysis pengoi*.

Для Дунайского эстуария эндемичны в пределах Понтоазова 6 видов: гаммариды *Niphargoides motasi*, *N. compactus*, *N. spinicaudatus*, *Stenogammarus compresso-similis*, кумовые *Pseudocuma laevis*, рыба *Cobitis caspia* (Cărgăușu, 1943; Берг, 1948—1949; Băcescu, 1951; Cărgăușu et al., 1955).

Дунайский эстуарий отличается вообще обилием псаммофильных гаммарид (полный набор псаммофильных видов *Pontogammarus* и *Stenogammarus* и все понтоазовские виды *Niphargoides*, из которых три в других эстуариях не встречены) что, видимо, связано с чрезвычайным распространением песчаного русла в рукавах. Характерно также массовое развитие среди мизид *Paramysis kessleri sarsi*, которая служит руководящей формой в планктобентосе. Число видов моллюсков, напротив, понижено, и из кардийд преобладает монодакна понтическая, образующая, правда, богатые биоценозы.

Биоценозы с преобладанием каспийских видов распространены главным образом в бессарабских лиманах. Это преимущественно биоценозы с преобладанием монодакны понтической и дрейссены (встречающиеся в разных вариантах), а местами с преобладанием адакны и микромелании. В рукавах каспийские моллюски подавлены взвесями и, хотя амфипод и мизид много, преобладают чаще олигохеты. В планктобентосе везде господствуют каспийские мизиды, особенно *Paramysis kessleri sarsi* и *P. baeri*. В планктоне преобладание каспийских форм — *Heterocope caspia* — наблюдается временами только в лиманах. В заливах и кутах морского края дельты фауна наиболее смешанная, но при образовании в процессе ее нарастания опресненных лагун приобретает преимущественно каспийский характер.

### Эстуарная система Днестра

В эстуарную систему Днестра входит крупный Днестровский лиман (рис. 29) в низовьях Днестра. Лиман, длиной около 40 км (при ширине от 6 до 12 км), соединяется с Черным морем узким проливом — «гирлом», не очень мелководен (в наиболее глубоких ямах глубина достигает 10—11 м) и относится большей частью к олигогалинной зоне. Только его южная часть (треть) входит в мезогалинную зону и отличается сильными колебаниями солёности в зависимости от стока Днестра и сгонно-нагонных явлений. Прибрежье лимана окаймлено песчаными пляжами, за которыми



следует полоса илисто-песчаных грунтов; срединная часть лимана покрыта серыми илами. Кислородный режим лимана благоприятен по всей его площади, что связано с отсутствием устойчивой солевой стратификации. Поэтому условия обитания на илах лимана, как пишет Ю. М. Марковский



Рис. 29. Эстуарная система Днестра и распространение донных биотопов в ее лиманах. (По Ю. М. Марковскому, схематизировано).

1 — *Dreissena*; 2 — *Monodactyla*; 3 — *Lithoglyphus*; 4 — *Corophium nobile*; 5 — *C. volutator*; 6 — *Pontogammarus*.

(1953б), нигде не выходят за пределы «мейопелофии». При впадении в лиман Днестр почти не образует дельты, но к ней относят и участок нижнего течения до района Тирасполь—Бендеры, с рукавом Турунчук, покрытый заболоченными плавнями и озерами и представляющий собою, видимо, выполненный наносами древний залив. Остатком этого залива считают Кучурганский лиман, лежащий в 50 км от Днестровского. Кучурганский лиман также покрыт преимущественно илистыми грунтами и имеет благоприятный кислородный режим, но у берегов и в вершине довольно сильно зарастает. Хотя к этому, как и к Днепровско-Бугскому, эстуарию относятся первые сведения о каспийских беспозвоночных в Понтоазове, имеющиеся в работах Э. Эйхвальда (Eichwald, 1829, 1830), в дальнейшем о нем приводятся лишь отрывочные данные (Остроумов, 1897б; Совинский, 1904; Милашевич, 1916); более подробные исследования производил А. К. Макаров (1929, 1938а) и румынские зоологи (Motaș et Băcesco, 1938а, 1938б; Băcesco, 1940).

В послевоенные годы в Днестровском эстуарии были выполнены довольно обширные количественные исследования фауны, давшие несколько работ, в том числе две монографии (Буяновская,

Гринбарт, 1951; Буяновская, 1953; Гринбарт, 1953; Марковский, 1953б; Ярошенко, 1957).

В относительно маленькой и обособленной Днестровской эстуарной системе каспийская фауна богата и разнообразна. По числу каспийских видов эта система мало уступает Дунайской. Основная масса каспийцев

обитает в Днестровском и Кучурганском лиманах. Это весьма характерный для каспийской фауны в Понтоазове ареал, отрезанный от соседних (Дунайского и Днепробугского) непроходимой для ее основной массы областью черноморской воды, лишь незначительно опресненной.

Богатство Днестровской системы объясняется, вероятно, тем, что здесь мы имеем обширные олигогалинные пространства и сравнительно небольшие колебания солености в лимане, сильно отграниченном от моря. Всего в этой системе найдено не менее 82 видов каспийцев.<sup>1</sup>

Очень богато представлены мизиды; здесь есть все понтоазовские виды их, кроме *Hemimysis serrata*, а в южной части — и средиземноморские. По мнению Бэческу, Днестровский лиман есть «наиболее богатый мизидами во всем мире солоноватый бассейн». Особенно многочислен здесь *Paramysis kessleri sarsi*, который размножается в колоссальных количествах и «ловится килограммами», как, впрочем, и *Limnomysis* и другие формы в Дунайской системе. Из других групп много кумовых (8 видов против 5 в Дунайской системе), и также полностью представлены все кардиниды. Основной донный биоценоз в Днестровском лимане — монодакновый, с *Monodacna pontica*, но распространены также корофиидные с *Corophium nobile* (в южных частях с *C. volutator*), а берега опоясаны чрезвычайно богатым понтогаммаровым, с преобладанием *Pontogammarus maeoticus*. В Кучурганском лимане наряду с монодакной в массах развиваются дрейссена и микромелания *Pyrgula lincta*. В этом лимане, по Ю. М. Марковскому (1953б), наблюдаются необыкновенно крупные, как он пишет — «гигантские», монодакны и микромелании, подобных которым не встречается в других районах бассейна. Эндемичны для этой системы амфиподы *Pontogammarus subnudus* и *Corophium mucronatum*.<sup>2</sup>

### Днепровско-Бугская эстуарная система

Эта система образована Днепром и Южн. Бугом, которые впадают в лиманы, соединяющиеся в своих нижних частях, образуя один крупный Днепровско-Бугский лиман, открывающийся в Черное море (рис. 30). Развитие этой системы идет исключительно под влиянием Днепра, так как ничтожный сток Буга практически не оказывает на нее никакого влияния. Лиман очень велик — длиной до 60 км (при ширине от 5.6 до 17.6 км, у выхода 4 км) и относительно глубок: глубины в центральном желобе более 10 м, в сужениях достигают 12—16 м. Сама дельта Днепра невелика, длина до 28 км по прямой, при ширине до 10 км — и подразделяется (видимо, в связи с прохождением кристаллической гряды) на Верхнюю

<sup>1</sup> Из 61 вида беспозвоночных в Днестровской эстуарной системе 4 вида, а именно *Stenogammarus compressus*, *S. macrurus*, *Pterocuma sowinskyi* и *Iaera sarsi*, указываются впервые М. Ф. Ярошенко (1957). Этот автор приводит также еще 7 не определенных до вида форм (*Dikerogammarus* sp., *Niphargoides* sp.?, *Pandorites* sp.?, *Pontogammarus* sp.?, *Chaetogammarus* sp., *Corophium* sp., *Pterocuma* sp.?). В списке «реликтов лиманного комплекса» (табл. 15) и в списке донной фауны Днепра (прилож. II) Ярошенко приводит некоторые синонимы как отдельные виды, например — *Schizorhynchus abbreviatus* и *Sch. scabriusculus*, *Metamysis strauchi* и *M. ullskyi*. Наконец, в первый из указанных списков внесено несколько видов, не имеющих никакого отношения к реликтовой фауне и представляющих обычные средиземноморские виды, например *Gammarus locusta*, *Diamysis bahrhensis*, *Iphinoë serrata*, *Mesopodopsis slabberi*, *Gastrosaccus sanctus*. Все это невольно заставляет предполагать, что названный автор не довел до конца изучения каспийских ракообразных системы Днепра. В связи с этим желательно проверить определения упомянутых 4 видов.

<sup>2</sup> А также найденные Ю. М. Марковским (1953б) виды *Iphigenella philareti* и *Niphargoides makarowi*, которые я не принимал во внимание, поскольку они не были описаны.

и Нижнюю резким сужением, в котором все рукава, на которые разделилась река (Старый, Новый Днепр и др.), вновь сливаются в одно русло, ниже опять разветвляющееся (на рукава Рвач, Бакай и др.). Между рукавами и по бокам дельты лежат многочисленные озера (пресные). Дельта нарастает медленно, вследствие незначительного количества взвесей в Днепре (Самойлов, 1952). Приводимые М. Крендовским (1884) данные о том, что ее нарастание составляет 7 км в столетие, сильно преувеличены. Основные рукава дельты отличаются значительной глубиной (в ямах до 25—30 м) и хорошо развитой рипалью (прибрежной зоной макрофитов), что связано со сравнительно высокой прозрачностью (в среднем 0.9 м, взвешенных веществ в паводок 0.140, в межень 0.02—0.03 кг/м<sup>3</sup>). Паводок заливают почти всю площадь дельты.

По Ф. Великохатко (1938), Днепровский лиман ранее был значительно короче и открывался в море южнее (в Егорлыцкий залив, что объясняет миграционные пути рыб), но с нарастанием Кинбурнской косы удлинился и повернул на запад, захватив устье Бугского лимана, который раньше самостоятельно соединялся с морем. Вследствие этого последний не приобрел характерной для лиманов морской косы и превратился в придаток Днепровского. Чрезвычайно вытянутый (по фарватеру 106 км, с глубинами по ложу до 13 м), он, очень постепенно сужаясь, переходит в реку, которая почти не образует дельты (началом лимана считается район Новой Одессы), и сохраняет, по-видимому наиболее древние, так сказать примитивные очертания (Соколов, 1895). Бугский лиман отличается сравнительно (при сопоставлении с другими лиманами) высокой прозрачностью — до 3 м и наполнен обычно водой, поступающей из Днепровского лимана. Вследствие низкого стока Буга в нем очень слабы течения и соленость обычно несколько выше, чем в Днепровском: на поверхности она колеблется большей частью в пределах олигогалинной и нижних отделов «мейомезогалинной» зоны; у дна соленость постоянно повышена и в глубоких слоях средней части лимана круглый год держится в мезогалинных пределах (обычно от 4—5 до 12—13‰). В Днепровском лимане соленость более изменчива: весной, после речного паводка, он опресняется почти весь вплоть до глубоких слоев до 0.2‰ и ниже; в межень период на поверхности в восточной половине, до устья Бугского лимана, содержит олигогалинную воду (менее 3—4‰), в западных — мезогалинную, а в придонных слоях центрального желоба за счет проникновения морских вод соленость повышается по всему лиману очень сильно, достигая даже в восточной половине на ямах до 15‰ (Макаров, 1938б, 1939а; Марковский, 1953а).

Таким образом, для обоих лиманов характерна резкая солевая стратификация в углубленных частях, вследствие чего здесь, особенно в летние месяцы, наблюдается сильный дефицит кислорода, доходящий в придонных слоях на желобах до его полного отсутствия.

Этот район в фаунистическом отношении исследован лучше других; здесь, так же как и в Днестре, впервые собирал моллюсков и ракообразных Э. Эйхвальд (Eichwald, 1829, 1830), а в конце XIX в. развернули свои исследования А. А. Остроумов (1897б, 1898, 1902) и В. К. Совинский (1904). Впоследствии в Днепровско-Бугской системе работали К. О. Милашевич (1908, 1916), отчасти С. А. Зернов (1908), а в 20-х годах вышло много работ украинских и русских гидробиологов (Белинг, 1925а, 1925б, 1929; Мартынов, 1925а; Деркавин, 1925б; Марковский и Мирошниченко, 1927; Милославская, 1927а; Конкина и др., 1927; Марковский, 1928; Паули, 1928; Конкина, 1929; Линдгольм, 1929а).

Большие исследования были выполнены здесь А. К. Макаровым (1929, 19386, 1939a). Некоторые его работы не были опубликованы, но благодаря любезности директора Одесской рыбохозяйственной станции А. И. Амброза я имел возможность с ними ознакомиться. После войны мною было выполнено исследование днепровской дельты (19486), а затем тщательное изучение Днепровско Бугского лимана осуществил Ю. М. Марковский

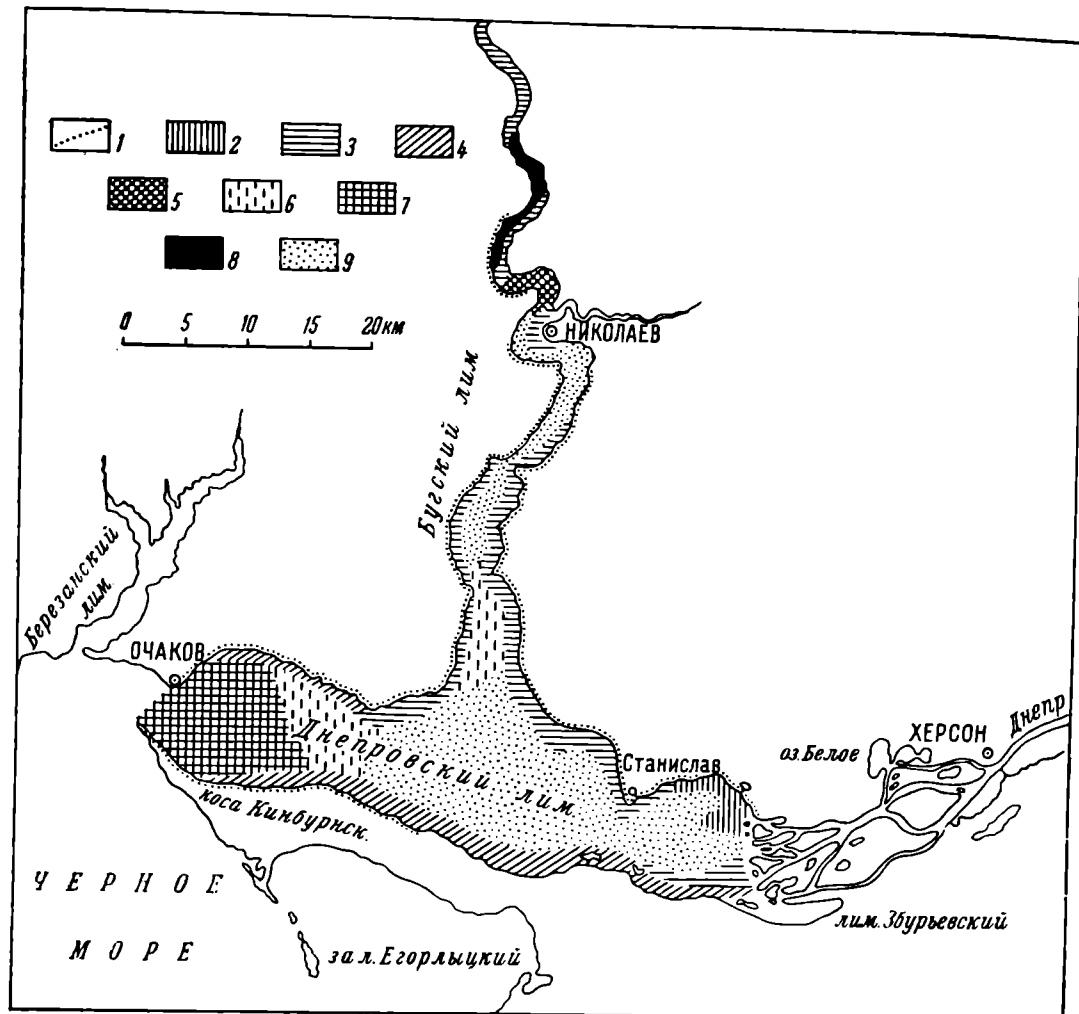


Рис. 30. Эстуарная система Днепро-Буга и распределение донных биоценозов в Днепровско-Бугском лимане. (По А. К. Макарову и Ю. М. Марковскому, схематизировано).

1 — *Pontogammarus*; 2 — *Monodacna*; 3 — *Dreissena*; 4 — *Clessiniola*; 5 — *Adacna*; 6 — *Nereis*; 7 — *Cardium*; 8 — *Corophium*; 9 — *Oligochaeta*.

(19546). Наконец, Нижний Днепр и его дельта изучались Г. А. Оливари (1953, 1958a, 19586).

Несмотря на то, что вследствие особых гидрологических условий Днепровского и Бугского лиманов область обитания каспийской фауны здесь сильно сокращена, она отличается здесь исключительным богатством. Общее число найденных в этой системе каспийских видов больше чем в какой-либо другой и достигает 103.

Наиболее полно представлены моллюски — в обоих лиманах обитают все известные для Понтоазова 11 видов, не считая сомнительной *Adacna luciae*.

Именно и только в Днепровско-Бугском эстуарии найдена в живом виде замечательная *Dreissena rostriformis bugensis*. Очень полно представлены также амфиподы, среди которых эндемичен *Dikerogammarus pal-matus*.<sup>3</sup> Из рыб недостает только двух бычков, но зато есть эндемичные для района морской судак (в лимане) и особый род бычков *Benthophiloides* (в Днепре).

В береговой полосе лиманов на камнях характерно массовое развитие неритин; на песках наблюдается в мезогалинных водах колоссальное развитие понтогаммарового биоценоза. На илисто-ракушечных грунтах олиго-галинной верхней части Бугского лимана характерно массовое развитие корофинд. Мелководная полоса песчаных грунтов (на глубине 1—3 м), нередко с зарослями макрофитов, отличается сильным развитием мелких каспийских гастропод, образующих особый клессиниолевый биоценоз; несколько глубже залегает ракушечник (на 2—4 м) с чрезвычайно богатым биоценозом дрейссен, особенно мощно развитым в Бугском лимане, где он достигает такого обилия и биомассы (средняя биомасса 3 кг/м<sup>2</sup>!), как нигде.

Оба лимана представляют выдающийся интерес по богатству каспийской фауны, особенно Бугский лиман, о котором еще А. А. Остроумов (1902) писал, что это «небольшой уголок, сохранившийся от древнего плиоценового моря, и лишь слегка подновленный» (стр. 32). Сравнительно устойчивые условия олиго-мезогалинности в связи с незначительностью течения и высокая прозрачность вод создает, очевидно, среду, особо благоприятную для развития каспийцев и прежде всего дрейссен. Видимо, не только по морфометрии, но и по фауне Бугский лиман лучше всего сохранил черты древних бассейнов каспийского типа, предшествовавших современному Понтоазову.

В днепровской дельте каспийские биоценозы отличаются чрезвычайно сильным развитием амфипод. Особенно пышно развиваются корофинды, создающие, особенно на глинистых субстратах, корофиндные грунты. На песках тоже преобладают амфиподы, наряду с мизидами. На каменистых и ракушечных грунтах развиваются очень богатые биоценозы дрейссен. Полоса прибрежных макрофитов (рипаль) заселена здесь главным образом пресноводной фауной, особенно с гастроподами, вивипарами, неритинами, меланописсами.

К Днепровско-Бугской эстуарной системе можно отнести и группу лиманов, лежащих между устьем Днепровского лимана и Одессой: Березанский, Тилигульский, Хаджибейский, Куяльницкий и другие, более мелкие. Это любопытная серия, как бы демонстрирующая наглядно ход эволюции лиманов, не связанных с крупной рекой.

Они были исследованы сначала П. Н. Бучинским (1897), а затем Н. А. Загоровским, который в ряде небольших работ (1926, 1928, 1930а, 1930б) рассмотрел их генезис и дал изящную классификацию лиманов по их стадиям развития («возрасту»).

Первая стадия развития — речная («потамолимен»); к ней относятся все пресноводные и слабо осолоненные лиманы, в том числе и Березанский, открыто связанный с морем. В нем обитает еще наряду с солоноватоводной морской довольно богатая каспийская фауна. Все последующие стадии представляют собою уже «закрытые», т. е. отрезанные от моря лиманы, с незначительным притоком пресных вод, постепенно осолоняющиеся.

<sup>3</sup> Марковский (1954б) упоминает еще второй, точно не определенный, вид рода *Amathillina*.

В лиманах морской стадии («талассолимен») — как например Тилигульский, отделившийся от моря недавно, в начале XIX в., — наблюдается морская фауна с некоторыми своеобразными чертами, особенно в биологии; здесь встречаются лишь единичные, наиболее эвригалинные, каспийцы (кордилофора). Наконец, в лиманах «собственно лиманной» стадии («эулимен») — как Хаджибейский и Куяльницкий, отрезанных от моря не позже XIV в., — соленость уже гораздо выше морской (63.5 и 112.7‰), каспийские формы отсутствуют полностью, из морских остаются только немногие, и главную часть фауны составляют галофильные формы пресноводного происхождения.

Умирающий лиман превращается в осаждающее соль соленое озеро, прогрессивно мелеющее.

К сожалению, последовательная смена населения и разных фаун в этом эволюционном ряду не были изучены достаточно подробно. Изменение состава населения в связи с изменением солености было исследовано позже на кубанских лиманах, но лиманы черноморского побережья представляют значительно больший интерес, как водоемы более древние, остатки древнечерноморской трансгрессии, бывшие некогда крупными морскими заливами и до сих пор сохранившие значительные глубины (до 12—19 м).

Днепровско-Бугская эстуарная система глубоко внедряется в сушу и поэтому фаунистически мало отражается на прилегающем участке моря. Каспийские формы из лиманов, кроме некоторых проходных рыб (сельди, осетровые, некоторые бычки), распространяются лишь на незначительное расстояние за пределы Днепровского лимана; это большей частью лишь планктонные формы (полифемиды и некоторые другие), которые выплывают летом в поверхностные слои моря с опресненным течением (Тарусов, 1925; Загорский, 1925).

Все три рассмотренных мною района — Дунайский, Днестровский и Днепровско-Бугский — располагаются в северо-западном углу Черного моря. Их можно объединить в одну северночерноморскую группу эстуариев. Наиболее характерной общей чертой в фауне этих трех эстуариев является присутствие родов *Adacna*, *Clessiniola* и *Nipharoides*. Во всех трех эстуариях наблюдается также преобладание в планктонентосе *Paramysis kessleri s. rsi*, в других эстуариях отсутствующей, а сельдь *Alosa caspia* (пузанок) представлена подвидом *nordmanni*.

Северночерноморской группе в целом свойственны и *Dreissena rostriformis bugensis*, и *Lucioperca marina*, хотя они обитают только в Днепровско-Бугской системе.

Пресные воды бассейна северо-западного района Черного моря отличаются также, как я упоминал выше, наличием нескольких эпидемичных видов моллюсков (родов *Theodoxus* и *Melanopsis*) и окуневых рыб (родов *Aspro*, *Acerina*, *Romanichthys*), чисто пресноводных и не относящихся к каспийскому комплексу.

### Эстуарная система Дона

Эстуарная система Дона охватывает дельту Дона и Таганрогский залив; к ней можно отнести открывающиеся в залив лиманы Миусский и Ейский (рис. 31). Таганрогский залив соответствует донскому лиману, но отличается от других лиманов огромными размерами — длиной 145 км (при ширине 22—54 км) и широким сообщением с морем. Однако он относительно очень мелководен: в центральных частях залива глубина не пре-

вышает 5—7 м, и только в районе, прилегающем к выходу в море, достигает 8—9 м.

На первый взгляд кажется, что донская эстуарная система находится на самой ранней стадии развития — залив еще не превратился в лиман; однако Таганрогский залив существовал еще до последней трансгрессии, во время которой образовались Миусский и Ейский лиманы и древний лиман Дона, простиравшийся до устья Маныча, если не дальше, и в настоящее время уже почти выполненный речными наносами (Богачев, 1924; Лисицин, 1932).

Дельта Дона имеет весьма правильную конструкцию — треугольную форму при последовательном дихотомическом ветвлении рукавов. Сама дельта невелика, но несколько больше Днепровской — боковые стороны

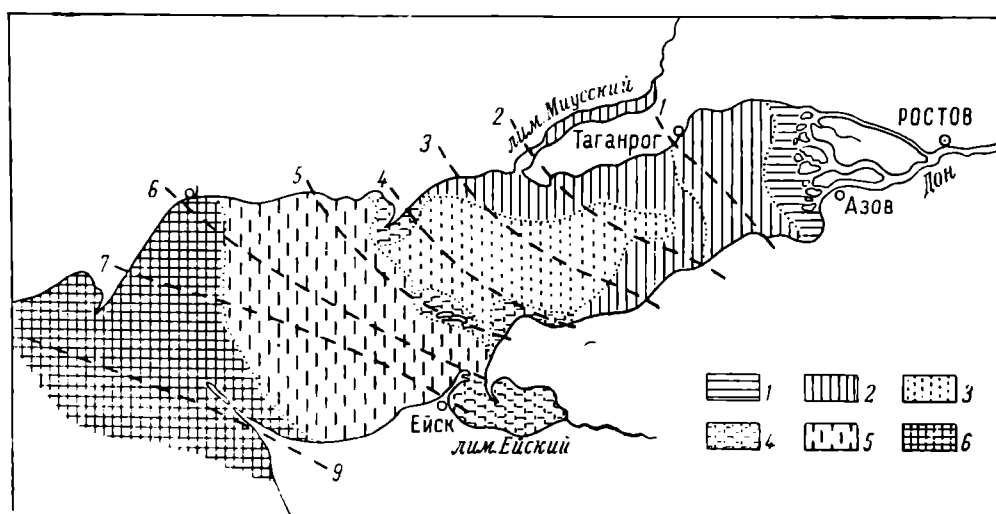


Рис. 31. Эстуарная система Дона и распределение донных биоценозов в Таганрогском заливе. (По М.-Болтовскому, 1938).

1 — *Dreissena*; 2 — *Monodactyla*; 3 — *Cyprideis*; 4 — *Corophium*; 5 — *Nereis*; 6 — *Cardium*. Прерывистые линии — изогалины; цифры около них означают соленость (S) в ‰.

31—32 км, основание 24 км; она начинается с отделения (в 8 км ниже Ростова-на-Дону) рукава Мертвый Донец от главного русла Дона, которое в 13 км ниже делится на Старый Дон и Каланчу, в свою очередь разветвляющуюся ниже на Большую Кутерьму и Мокрую Каланчу. Между этими основными рукавами ветвятся многочисленные второстепенные. Характерная особенность донской дельты — отсутствие водоемов озерного типа. Весенние паводковые воды, распределяясь между рукавами, почти не заливают дельту. Донская эстуарная система отличается чрезвычайно сильным развитием сгонно-нагонных явлений. Это связано с тем, что нижнее течение Дона лежит по направлению оси Таганрогского залива, в свою очередь широко открытого к морю, и совпадает с направлением господствующих ветров.

Абсолютная амплитуда колебаний уровня достигает 5 м. Дельта непрерывно нарастает в сторону залива, приблизительно на 0.8—1.0 км в столетие.<sup>4</sup>

<sup>4</sup> По расчетам А. Чебыкина (1929), произведенным по наблюдающемуся нарастанию и по характеру наносов, через 1023—1063 года закраина дельты должна выдвигаться до меридиана Таганрога.

Рипальная зона макрофитов в дельте развита слабо, что связано со значительно большей мутностью Дона (в среднем взвешенных веществ в паводок 0.35, в межень 0.04—0.05 кг/м<sup>3</sup>). Сильные колебания уровня создают в прибрежной полосе рукавов осушную зону.

Для Дона характерна также относительно высокая минерализация вод — сухой остаток в среднем 0.450‰ (Волков, 1937; М.-Болтовской, 1940).

Соленость в Таганрогском заливе постепенно возрастает от дельты к открытому морю, достигая у выхода в море в среднем около 8‰ (4.5‰ хлора), причем вследствие отклонения тока опресненной воды к северным берегам залива все изогалины сильно смещены, располагаясь по отношению к оси залива не под прямым углом, а примерно под углом 45°. Наиболее восточные части залива, приблизительно до устья Миусского лимана, лежат в пределах олигогалинной зоны, а остальные — в пределах зоны мезогалинной, причем лишь пригорловой район залива выходит за пределы мейомезогалинной подзоны. Хотя соленость в заливе подвержена сильным колебаниям в зависимости от времени года и ветров (сильное опреснение весной и при восточных ветрах), эти колебания меньше, чем в Днепровско-Бугском лимане, что объясняется меньшим солевым градиентом от моря к реке при значительно большем протяжении залива. Гидрологическая стратификация выражена в нем очень слабо. Все это создает возможности хорошей аэрации придонных слоев воды, в которых содержание кислорода в летние месяцы обычно не падает ниже 50% насыщения.

Миусский лиман, до некоторой степени аналогичный Бугскому по своему положению и тесной зависимости от режима Таганрогского залива, резко отличается от него чрезвычайной мелководностью (глубина его почти по всей площади менее 2 м и только в сужениях перед южной частью лимана и перед выходом в залив достигает 3—4 м), очень сильным развитием сгонно-нагонных явлений и необычайной мутностью воды (прозрачность обычно ниже 0.2 м). По солености это типично олигогалинный водоем: его соленость редко достигает 2.5—3‰.

Ейский лиман тоже мелководен (глубины не более 4 м) и заполнен главным образом мейомезогалинной водой из прилегающей части залива с соленостью 5.5—6.5‰.

Изучение Донского эстуария началось позже, чем предыдущих: первые сведения об Азовском море с Таганрогским заливом и отчасти о дельте Дона мы находим у А. А. Остроумова (1892, 1893, 1894, 1896а, 1896б, 1897а) и В. К. Совинского (1894, 1898а, 1904).

Но в дальнейшем его фауна исследовалась многими авторами (Зерпов, 1901а; Мартынов, 1919, 1924а; Державин, 1925а; Чугунов, 1926; Книпович, 1932; Бенинг, 1936; Волков, 1937; М.-Болтовской, 1937, 1939а, 1939б, 1940 и неопубликованные материалы). Поэтому в настоящее время фауна Донского эстуария изучена довольно хорошо.

Всего в Донской эстуарной системе найдено не менее 81 вида каспийцев, из которых 56 беспозвоночных.

Наиболее характерно для Донского эстуария количественное обилие кумовых, которые представлены здесь почти в полном составе (10 видами) и полихеты *Hypaniola*. Довольно богата также фауна амфипод и рыб, среди которых есть также некоторые эндемичные виды.

Всего известно 2 эндемичных для этого района вида: гаммариды, *Pandorites podoceroideus* и бычок *Benthophilus ctenolepidus magistri*. Площади, занятые в Донском эстуарии каспийскими биоценозами, больше, чем в чер-



номорских. Однако число каспийских видов в нем меньше, чем даже в одном Днестровском эстуарии.

Для этого эстуария характерно обширное распространение монодактового биоценоза и сравнительно очень слабое развитие дрейссенового. Биоценозы каспийских гастропод отсутствуют, в значительной степени вследствие отсутствия камней и зарослей, а понтогаммаровый ограничен преимущественно мезогалинной зоной, так как береговые пески олигогалинной подвергаются заилению. Эти особенности связаны с мутностью воды, которая еще сильнее отражается на фауне Миусского лимана. Последний, однако, очень богат каспийскими ракообразными, особенно кумовыми, амфиподами. Вообще Миусский лиман представляет собою редкий в Понтоазове тип устойчиво олигогалинного водоема, приблизительно одного возраста с черноморскими лиманами, разнообразием каспийской фауны, резко отличающийся от других азовских лиманов.

В дельте Дона каспийская фауна, как я уже указывал, играет меньшую роль, чем в дельте Днепра, хотя на грунтах песчаных и жестких тоже преобладает. Здесь также слабое развитие дрейсены и сравнительно с Днепром очень мало корофиид, но значительно больше кумовых. Сравнение полученных по однородной методике (дночерпательные сборы) данных по обоим дельтам очень интересно. В дельте Днепра на песках руководящую роль играет гаммарид *Stenogammarus compressus*, много *Niphargoides* — эти виды отсутствуют в Дону, но вместо них наиболее многочисленны кумовые — *Schizorhynchus eudorelloides*, *Pterocuma swinskyi*, которых нет в Днепре. Одна из руководящих донских форм — полихета *Hypaniola* в Днепре довольно редка, зато там очень много *Hypania*, которые в Дону реже. Господствующие в Дону мизиды *Paramysis kowalewskyi* и *Paramysis baeri* редко встречаются в Днепре, где на их место становится эндемичная для северночерноморского района *P. kessleri sarsi*. Эта перестановка даже общих обоим дельтам видов по их значимости, «перетасовка карт в колоде», представляет собою любопытное явление, причины которого в настоящее время малопонятны.

### Эстуарная система Кубани

Эта система состоит только из дельты Кубани, к которой можно присоединить и расположенные поблизости Бейсугско-Челбасские (на севере) и Кизилташские (на юге) лиманы, большей частью связанные с Кубанской дельтой в прошлом (рис. 32).

Дельта Кубани чрезвычайно велика и имеет форму огромного треугольника, вершина которого находится в месте разделения реки на два основных рукава — Протоку и Старую Кубань (собственно Кубань), а основание составляет берег Азовского моря. В дельту входят не только площадь, заключенная между этими рукавами, но обширные группы лиманов, лежащих к северо-востоку от Протоки и к западу от устья Старой Кубани. Расстояние между ними, равное 115 км по прямой или 135 км по морскому берегу, может характеризовать размеры основания дельты, а расстояние от места отделения Протоки до моря, равное 50—55 км по прямой, — ее высоту.

Кубанская эстуарная система является полной противоположностью донской. Это типичная «дельта заполнения», находящаяся, однако, на гораздо более ранней стадии, чем дунайская и состоящая из огромного количества озерообразных водоемов — лиманов, между которыми, кроме двух, основных речных рукавов, проходят соединяющие их только мелкие

ерики и гирла (протоки). Лиманы — это остатки существовавшего здесь некогда большого морского залива; основная масса их лежит непосредственно за приморской грядой, составляя 4 главные группы с севера на юг: Ахтарско—Гривенские, Сладковско—Черноерковские, Жестерско—Куликовские и Темрюкские (Куртчанский, Ахтанизовский и другие, примыкающие непосредственно к Старой Кубани).

Все лиманы кубанской дельты представляют собою очень однообразные «блюдцеобразные» водоемы, чрезвычайно мелководные (глубина в них



Рис. 32. Эстуарная система Кубани.

лишь редко достигает 2 м, а обычно не превосходит 1—1.5 м) и обычно сильно заиленные. Гидрологические условия в них отличаются крайней изменчивостью. В пределах дельты можно найти лиманы с любой соленостью между 0.2‰ и 50‰ и выше. Кроме того, каждый лиман подвергается сильным изменениям солености на протяжении нескольких лет или десятилетий.

Центральные лиманы, бывшие долгое время опресненными, к 30-м годам XX в. вследствие прекращения доступа вод из Протоки через Черный Ерик и связанного с этим засорения морского гирла превратились в изолированные водоемы и очень сильно осолонились; вследствие резкого падения рыбохозяйственного значения этих лиманов они были в 1936—1937 г. опреснены искусственно сооружением специальных систем опрес-

нительных каналов. С опреснением лиманов на протяжении каких-нибудь двух лет произошли коренные изменения не только в фауне, но и в растительности и во всем их гидрологическом режиме, описанные С. К. Троицким (1941).

Таким образом, лиманы кубанской дельты имеют совершенно иной характер, чем северночерноморские лиманы и водоемы донского эстуария. Хотя они возникли из морского залива, образовавшегося, видимо, при той же древнечерноморской трансгрессии, но в таком виде, в каком мы застаем их теперь, это водоемы сравнительно очень молодые, причем непрерывно испытывающие коренные изменения гидрологического режима.

Речные рукава кубанской дельты — Протока и Кубань представляют потоки с очень высокими скоростями и массой взмученных веществ ( $1.0—2.5 \text{ кг/м}^3$ ), дно которых покрыто слоем влекомых минеральных наносов; рипаль отсутствует; пойма вообще не заливается, так как берега реки обвалованы.

Каспийская фауна Кубанского эстуария до настоящего времени недостаточно изучена. Кроме отдельных указаний старых авторов (Остроумов, 1897б; Зернов, 1901а; Совинский, 1904), первые работы, посвященные фауне кубанских лиманов, принадлежали Е. Н. Куделиной (1930), А. И. Александрову (1930) и Б. С. Ильину (1930а).

Результаты производившихся позже в течение ряда лет обширных, в том числе количественных, исследований были опубликованы в работах Н. Н. Харина (1939, 1951) и С. К. Троицкого (1939, 1940, 1941).

Хотя каспийская фауна Кубанского эстуария изучена недостаточно, несомненна ее исключительная бедность по сравнению с фауной других эстуариев. До сих пор отсюда известно только 50 каспийских видов, из которых 27 видов беспозвоночных.

Многие группы фауны представлены лишь отдельными видами — кольчатые черви, гастроподы, корофииды (по 1 виду), кумовые (2 вида). Вся группа полифемиид совершенно отсутствует.

Лучше представлены, хотя все же далеко не полным числом видов, гаммариды (9 видов) и мизиды (5 видов). Понижено и число видов бычков, которых из Кубанской дельты известно даже меньше, чем из Азовского моря. Возможно, что это, как и отсутствие обитающих в Азовском море видов *Hemimysis*, связано с некоторым однообразием биотопов в Кубанских лиманах (отсутствие каменистых грунтов). Ни одного эндемичного для Кубанского эстуария вида нет.

Каспийская фауна локализуется, конечно, главным образом в олигогалинных и нижнемезогалинных лиманах. Наиболее распространены из каспийцев мизиды, особенно *Paramysis kowalewskyi*, развивающиеся нередко в массах, и *Hypaniola*. Из биоценозов с преобладанием каспийцев в пресных лиманах образуется дрейссеновый, дающий, однако, не очень высокую биомассу (Харин, 1951).

Возможно, что дальнейшие исследования могут обнаружить в Кубанской дельте еще некоторые каспийские виды, скорее всего в крупных, издавна опресненных лиманах Темрюкской группы.

Однако едва ли можно ожидать значительного увеличения списка каспийцев. Бедность каспийской фауны в лиманах несомненно связана с отрицательными особенностями их гидрологического режима. Они сказываются и на средиземноморской фауне: в лиманах, осолоненных сильнее Азовского моря, эта фауна оказывается резко обедненной по сравнению с морем и совершенно лишена тех «древнечерноморских реликтов», которые характерны для Утлюкского лимана и Сивашей.

Ясно, что в центральных лиманах, где на протяжении нескольких десятилетий соленость увеличивалась и уменьшалась в сотни раз, колеблясь от почти речной до океанской и больше, не могло оставаться ни одного не только каспийского, но и средиземноморского вида и вся населяющая их фауна состоит из пришельцев последних лет. Средиземноморцы приходят из Азовского моря; последнее может служить источником и для заселения лиманов некоторыми эвригалинными каспийскими видами, но большая часть каспийской фауны должна иметь какие-то другие убежища. Таким убежищем практически не может служить сама Кубань и ее рукава с их невыносимым режимом. Темрюкские лиманы тоже не могли быть опресненными на протяжении очень долгого времени, так как русло Кубани раньше проходило далеко от них.

Надо полагать, что существуют не стационарные, а «блуждающие» убежища в тех лиманах, которые в данный исторический момент опреснены (а какая-то часть лиманов, поскольку существует Кубань, всегда неизбежно будет опресняться).

При таком положении вещей естественно сильное обеднение каспийского комплекса и сохранение преимущественно его более эвритопных элементов. Последние обычно широко распространены по бассейну, и именно поэтому эндемичные кубанские каспийцы неизвестны и едва ли и будут найдены.

В Челбасско-Бейсугской системе лиманов каспийские элементы есть, но в меньшем количестве, чем в лиманах дельты Кубани. К юго-востоку от Челбасских лиманов глубоко в степях лежит еще несколько водоемов, частью совершенно пресных, представляющих, по-видимому, реликтовые озера (остатки древнего залива). Я находил в них *Paramysis kowalewskyi*, но там возможно нахождение и других каспийских видов.

В Кизилташских же лиманах не сохранилось никаких каспийских элементов, так как после потери связи с рекой они чрезвычайно сильно осолонились. Они представляют собою остатки крупной эстуарной системы, находившейся раньше у берегов Черного моря у впадения южного рукава Кубани (Старой Кубани). После поворота в 60-х годах XIX в. этого рукава в Азовское море приток пресных вод к лиманам уменьшился, а к 30-м годам XX в. прекратился вовсе. Намытая волнами песчано-ракушечная коса прервала связь и с морем, и только несколько соленых озер указывают на следы погибшего эстуария.

### Азовское море

Азовское море в его открытых частях, за пределами Таганрогского залива, представляет собою мезогалинный водоем. До гидротехнической реконструкции Дона его средняя соленость составляла около 10—11‰ (средняя 10.6‰); в настоящее время она должна быть в среднем выше, но не намного, и во всяком случае она далеко не доходит до верхней границы мезогалинной зоны.<sup>5</sup>

Как известно, Азовское море стало объектом исследований зоологов значительно позже, чем Черное и Каспийское. Собственно, первые сведения об его беспозвоночных доставила Н. Пепго (1879а, 1879б), которая в двух своих заметках о полифемидах описала как раз виды, оказавшиеся позже

<sup>5</sup> По В. Самойленко (1947), в результате изъятия 10 км<sup>3</sup> речного стока соленость Азовского моря должна была повыситься до 12.3‰. В действительности изъятие воды было меньше.

каспийскими. Затем на наличие каспийских форм указывал И. П. Тарнани (1889).

Упомянутые выше работы А. А. Остроумова, В. К. Совинского, С. А. Зернова, К. О. Милашевича, А. Н. Державина, Н. Л. Чугунова и обзор Н. М. Книповича, цитированные выше, относятся не только к Таганрогскому заливу, но и к открытому морю. Сведения о каспийской фауне Азовского моря есть также в работах по зоопланктону (Долгопольская и Паули, 1933; М.-Болтовской, 1938; Окул, 1940, 1941; Пицык и Новожилова, 1951) и по донной и придонной фауне открытых частей моря (Воробьев, 1949; Старк, 1955а, 1955б; Резниченко, 1957, 1959).

Для Азовского моря за пределами Таганрогского залива указано 38—42 каспийских вида, из которых 16—20 беспозвоночных.

Это число, однако, не характеризует каспийскую фауну открытого моря, так как в него входят некоторые виды, держащиеся, по-видимому, только в прикубанской опресненной зоне или выносимые с опресненным течением из Таганрогского залива (*Heteroscope*). В опресненных районах держатся и многие бычки, особенно *Knipowitschia*, *Caspiosoma*.

Следует заметить, что в смысле состава фауны и открытое Азовское море неоднородно, его восточная половина, приблизительно к востоку от линии Керченский пролив — Бердянская коса, заметно отличается от западной.

Только в восточной половине моря, и то единичными экземплярами, встречаются *Hypaniola*, монодакна, *Cercopagis*, точно не определенные формы амфипод, приводимые В. П. Воробьевым, бычок *Benthophilus ctenolepidus* и некоторые другие. Интересно, что пресноводные промысловые рыбы Азовского моря — лещ, судак, тарань и другие — тоже зимуют и откармливаются преимущественно в восточной половине моря, а в западную заходят в незначительном количестве.

Еще Н. М. Книпович (1932) показал, что периферические районы моря, лежащие в восточной половине, имеют средние солености 5.1—5.9‰, а лежащие в западной половине — 5.7—6.6‰ хлора, не считая районов входа в Таганрогский залив и Керченский пролив.

Как я указывал (1953б), есть основания думать, что изогалина, проходящая где-то между 10 и 11‰ (между 5.5 и 6‰ хлора), имеет какое-то биологическое значение, тем более, что здесь же проходит граница массовых цветений синезеленых.<sup>6</sup>

Постоянными обитателями открытого Азовского моря, встречающимися во всех его частях, можно считать всего 30 видов каспийцев, а именно:

- |                                   |  |
|-----------------------------------|--|
| 1. <i>Cordylophora caspia</i>     | 16. <i>Huso huso</i>                   |
| 2. <i>Moerisia maeotica</i>       | 17. <i>Caspialosa caspia tanaica</i>   |
| 3. <i>Eriadne trigona</i>         | 18. <i>C. kessleri pontica</i>         |
| 4. <i>E. maeotica</i>             | 19. <i>C. brashnikovi maeotica</i>     |
| 5. <i>Pontogammarus maeoticus</i> | 20. <i>Ctupeonella delicatula</i>      |
| 6. <i>Dikerogammarus</i> sp. (?)  | 21. <i>Pungitius platygaster</i>       |
| 7. <i>Cardiophilus baeri</i>      | 22. <i>Chalcalburnus chalcoides</i>    |
| 8. <i>Mesomysis kowalewskyi</i>   | 23. <i>Neogobius melanostomus</i>      |
| 9. <i>Hemimysis anomala</i>       | 24. <i>N. ratan</i>                    |
| 10. <i>H. serrata</i>             | 25. <i>N. cephalarges</i>              |
| 11. <i>Pterocuma pectinata</i>    | 26. <i>N. fluviatilis</i>              |
| 12. <i>Astacus pachypus</i> (?)   | 27. <i>N. syrmian</i>                  |
| 13. <i>Theodoxus pallasi</i>      | 28. <i>Mesogobius batrachocephalus</i> |
| 14. <i>Acipenser güldenstädti</i> | 29. <i>Proterorhinus marmoratus</i>    |
| 15. <i>A. stellatus</i>           | 30. <i>Benthophilus stellatus</i>      |

<sup>6</sup> Может быть, следует выделять «нижний участок верхнесолоноватой подзоны» между 8 и 10—11‰ или считать этот солевой промежуток пограничным между подзонами.

Общее число каспийцев в Азовском море, таким образом, сравнительно высоко, но характерно заметное преобладание рыб над беспозвоночными, которых всего 13 видов.<sup>7</sup>

Однако и к этому списку надо сделать примечание, что многие виды имеют основную область распространения в мейомезогаалийной или даже в олигогалийной воде, а в Азовском море, особенно его центральных и западных частях, близки к пределу распространения и встречаются хотя и нередко, но в единичных экземплярах.

Из беспозвоночных в большом количестве населяют все Азовское море 6 каспийских видов: кордилофора, меризия, *Evadne trigona*, понтогаммар *Pontogammarus maeoticus*, *Cardiophilus* и *Theodoxus pallasi* (последний — на каменистых грунтах). Это массовые формы, количество которых не возрастает с опреснением.

В азовских биоценозах, как я показал выше, каспийские формы играют вообще подчиненную роль. Планктонные полифемиды в массах размножаются только в конце лета, а медузы — в начале осени; в общей массе планктона их значение очень невелико. Бентосные каспийские формы обнаруживают массовое развитие лишь в узкой береговой полосе (неритины, понтогаммары) и в обрастаниях (кордилофоры), в основных же биоценозах играют ничтожную роль и по численности, и по биомассе. Иное соотношение получается в ихтиофауне, где каспийские элементы скорее преобладают над средиземноморскими (особенно характерны для открытого моря каспийские бычки).

К Азовскому морю непосредственно примыкают осолоненные лиманы у его западных берегов: Утлюкский и Сиваши. Эти лиманы не относятся к эстуарным системам и не связаны с какими-либо более или менее значительными реками. Возникновение Сивашей, по-видимому, относится к эпохе древнечерноморской трансгрессии у западных берегов Азовского моря. Утлюкский лиман, правильнее залив, мог возникнуть в результате образования в море косы (коса Федотова, с Бирючьим островом) под влиянием циклонических течений.

Утлюкский залив, широко открытый к морю, с глубинами до 7—8 м, представляет особый интерес вследствие наличия в нем «древнечерноморских реликтов» — нескольких форм, преимущественно из полихет и моллюсков, ныне обитающих только в Черном море и отсутствующих в других частях Азовского моря; местами в этом заливе они даже преобладают (биоценоз пектинарий).

Сиваш представляет собою сложную систему чрезвычайно мелководных (до 2—3 м) очень сильно осолоненных водоемов, только узким проливом у Геническа связанных с морем. Восточные Сиваши были исследованы Н. И. Тарасовым (1927) и В. П. Воробьевым (1940), по данным которых только в I Сев. Сиваше, прилегающем к Геническому проливу, где соленость не превосходит обычно 15‰ хлора, обитают древнечерноморские реликты и немногочисленные проникающие в Сиваши каспийские формы: рыбы *Alosa brashnikovi*, *Proterorhinus* и *Neogobius fluviatilis* и 4 вида беспозвоночных — кордилофора, меризия, *Theodoxus pallasi* и гаммариды, определенная, вероятно, ошибочно, как *Pontogammarus crassus* (в действительности, вероятно, *P. aralensis* или *Dikerogammarus*).

Донской и Кубанский эстуарный районы вместе с Азовским морем естественно объединяются в одну Азовскую или северовос-

<sup>7</sup> Хотя виды *Hemimysis* в Азовском море найдены пока только у скал в районе Казантипа, я их включил, полагая, что они обитают везде у скалистого побережья, которое в этом море мало развито.

точную группу опресненных водоемов бассейна. Эта группа отличается наибольшими в бассейне непрерывными олиго- и мезогалинными областями.

Поверхность Азовского моря составляет около 37 600 км<sup>2</sup>, с лиманами (без Сивашей) почти 40 000 км<sup>2</sup>, а поверхность всех лиманов и приморских озер северо-западной части Черного моря немногим превосходит 2500 км<sup>2</sup> (из них около 800 км<sup>2</sup> Днепровско-Бугский, 400 км<sup>2</sup> Днестровский с Кучурганским, остальное — главным образом дунайские лиманы), т. е. почти в пятнадцать раз меньше. Один Таганрогский залив с его олигогалинной и мейомезогалинной водой вдвое больше черноморских лиманов. Поэтому Азовская группа водоемов должна представлять особенно благоприятные условия для каспийской фауны.

Несмотря на это, в отношении видового состава она характеризуется преимущественно отрицательными чертами. В Азовской группе эстуариев есть только 2 вида, отсутствующие в западночерноморской — гаммариды *Pandorites podoceroideus* и бычок *Benthophilus ctenolepidus*, а также особые подвиды пузанка (*Alosa caspia tanaica*) и тюльки (*Clupeonella delicatula azowi*), но зато отсутствуют многие моллюски (адакны, клессиниоли), гаммариды (весь род *Niphargoides* и многие виды родов *Ponto-* и *Chaetommarus*), некоторые корофииды, мизиды и рыбы.

Для Азовской группы характерно также массовое распространение мизиды *Paramysis kowalewskyi*, полихеты *Hypaniola*, моллюска *Monodacna*, а в Донском районе массовое развитие кумовых. При этом характерные для Днепро-Буга дрейссены и корофииды, напротив, отходят на второй план.

Отличия в соотношении форм в большинстве случаев объяснить трудно. Но общую обедненность каспийской фауны в Азовской группе эстуариев, вероятно, нужно связывать в конечном итоге с избытком в з в е с е й, приносимых огромным по своему объему (относительно Азовского моря) речным стоком.<sup>8</sup> Влияние взвесей сказывается не только непосредственно на многих фильтраторах, но и в заполнении ложа всех водоемов, в создании обширных очень мелководных акваторий с изменчивым и часто неблагоприятным гидрологическим режимом. Все Азовское море с его эстуариями чрезвычайно сильно занесено минеральными и органическими осадками и продолжает заноситься ими и далее; как я указывал (1953б), это и есть основной неблагоприятный для биологии моря фактор, который, правда, должен быть в известной мере ослаблен произведенной недавно гидротехнической реконструкцией Дона.

### Черное море

Черное море, за исключением опресненных районов перед дельтой Дуная и северных частей Одесского залива, полигалинное (не менее 17—18‰), значительно беднее каспийскими элементами, чем Азовское.

Каспийские беспозвоночные в открытом Черном море вообще редки. Если исключить все случаи нахождения их в ближайшем соседстве с источниками опресненных вод, мы можем констатировать только 4 вида каспийских беспозвоночных: мизид *Hemimysis anomala* и *H. serrata*, и гаммарид *Pontogammarus maeoticus* и *Cardiophilus baeri*.

Может быть, сюда следует отнести еще один вид — гаммариду *Gmelini costata aestuarica*, указанную Кэрэушу (Cărausu, 1943) не только

<sup>8</sup> До гидротехнической реконструкции Дона речной сток составлял в среднем около 1/3 объема Азовского моря.

в русле рукавов Дуная, но и в море между их впадением, а Ю. М. Марковским (1955) на взморье у впадения Килийского рукава, но в окружении чисто морской фауны.

Однако это все-таки зона в какой-то степени опресненная. Наконец, есть основания отнести к числу обитающих в открытом море видов медузу *Moerisia*, хотя прямые указания на ее нахождение там есть, кажется, только у М. А. Галаджиева (1948) и Валканова (1957).

Каспийских рыб в Черном море значительно больше — в открытых частях его встречаются все те 15 видов, которые я отнес к числу эвригалпных — 4 вида осетровых, черноморская сельдь и пузанок, колюшка, шемая и 7 видов бычков. Азовская сельдь *Caspialosa maeotica* тоже зимой живет в Черном море и известна для черноморского побережья Болгарии и Румынии (Берг, 1948—1949). Ни один из этих видов, как я указывал, не живет исключительно в Черном море, хотя есть специально черноморские подвиды, а сельди, мигрирующие в Дон и Азовское море на зимовку, возвращаются в Черное море, которое, следовательно, является их обязательным местопребыванием.

Таким образом, в открытых частях Черного моря встречается всего 27 каспийских видов, что составляет всего около 21% всей обитающей в Понтоазовском бассейне каспийской фауны.<sup>9</sup>

#### Реки и прибрежные озера, не связанные с крупными эстуариями

Большинство мелких рек и обособленных приморских озер Понтоазова до сих пор не исследовано. Это особенно относится к южному (турецкому) побережью Черного моря, по которому в литературе я вообще не нашел никаких данных о фауне. Другие обследованы во время кратковременных однократных посещений.

Более полные, хотя тоже недостаточные, сведения имеются по озерам Палеостом и Абрау, которые посещались несколькими лицами, а также о водоемах Болгарии.

Водоемы описываемой группы разнообразны по своему характеру и по своей фауне. Можно подметить только одну черту: бедность каспийских элементов. В самом деле, для нескольких десятков обследованных водоемов в общем известно лишь около 50 каспийских видов, из коих беспозвоночных 28—29, т. е. меньше, чем для одного крупного, кроме Кубанского, эстуария. Привожу таблицу их распространения (табл. 10).

Река Р и о н, впадающая в Черное море недалеко от Батуми, в настоящее время образует незначительную дельту, но связана с лежащим недалеко и отделенным косой от моря оз. П а л е о с т о м. Оз. Палеостом, длиной около 4.5 км, мелководное (глубина до 3 м), возникло сравнительно недавно, в историческую эпоху: еще во II в. нашей эры на его месте был морской залив (Державин, 1924). Озеро и сейчас еще связано с морем длинным узким протоком (речкой Укапарчино), но река Пичора (а также Рион) снабжает его пресной водой. Большую часть года оно имеет пресную или олигогалинную воду, но в конце лета и осенью осолоняется до 5—10‰, а иногда и выше (Куделина, 1940).

Сам Рион представляет собою горную речку с высокими скоростями течения и огромным количеством взвешенных веществ (в среднем течении около 2 кг/м<sup>3</sup>), вследствие чего фауна в нем чрезвычайно бедна. Ни в Рионе,

<sup>9</sup> Это относится к свободноживущим формам. Этот процент повысится, если учесть и паразитов, так как большинство их обитает в каспийских рыбах, живущих в Черном море (Османов, 1940; Решетникова, 1955).



Таблица 10

Распространение каспийских видов по мелким эстуариям и прибрежным озерам  
Понтоазовского бассейна

Вид	Рион и Палеостом	Болгар- ские воды	Речки Крыма, Кавказа	Речки Азовского моря	Оз. Абрау
<i>Cordylophora caspia</i> . . . . .	+	+	+	+	—
<i>Moerisia maeotica</i> . . . . .	+	+	+	—	—
<i>Victorella pavidia</i> . . . . .	+	+	—	—	—
<i>Theodoxus pallasii</i> . . . . .	—	—	—	—	+
<i>Dreissena polymorpha</i> . . . . .	—	+	—	+	—
<i>Monodactna colorata</i> . . . . .	—	+	—	—	—
<i>Evadne trigona</i> . . . . .	—	+	—	—	—
<i>Cercopagis pengoi</i> . . . . .	—	+	—	—	—
<i>Heterocope caspia</i> . . . . .	—	—	—	—	+
<i>Cardiophilus baeri</i> . . . . .	—	+	—	—	—
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> . . . . .	—	+	—	+	—
<i>D. villosus</i> . . . . .	—	+	—	+	—
<i>Iphigenella andrussowi</i> . . . . .	—	+	—	—	—
<i>I. (?) shablensis</i> . . . . .	—	+	—	—	—
<i>I. acanthopoda</i> . . . . .	—	—	—	+	—
<i>Pontogammarus abbreviatus</i> . . . . .	—	+	—	—	—
<i>P. robustoides</i> . . . . .	+	+	—	+	+
<i>Chaetogammarus ischnus</i> . . . . .	+	+	+	+	—
<i>Gmelina costata aestuaria</i> . . . . .	—	—	—	+	—
<i>Amathillina cristata</i> . . . . .	—	—	—	+	—
<i>Corophium curvispinum</i> (auct.) . . . . .	+	+	—	+	+
<i>Paramysis kowalewskyi</i> . . . . .	—	—	—	+	+
<i>P. intermedia</i> . . . . .	—	—	—	+	—
<i>Limnomysis benedeni</i> . . . . .	+	+	—	+	—
<i>Iaera sarsi</i> . . . . .	—	+	—	—	+
<i>Astacus leptodactylus</i> . . . . .	+	+	+	+	+
<i>A. pachypus</i> . . . . .	—	—	+	—	+
<i>A. colchicus</i> . . . . .	+	—	—	—	—
<i>Caspihalacarus hyrcanus</i> . . . . .	—	+	—	—	—
<b>Беспозвоночных</b> . . . . .	8 (9?)	19 (20?)	5	12 (14?)	7 (8?)
<i>Acipenser güldenstädti colchicus</i> . . . . .	+	+	+	+	—
<i>A. stellatus</i> . . . . .	+	+	+	+	—
<i>A. nudiventris</i> . . . . .	+	—	—	—	—
<i>A. ruthenus</i> . . . . .	—	—	—	+	—
<i>Huso huso</i> . . . . .	+	+	+	+	—
<i>Alosa kessleri pontica</i> . . . . .	+	+	+	—	—
<i>A. caspia</i> . . . . .	+	+	+	—	—
<i>A. brashnikowi maeotica</i> . . . . .	—	+	—	+	—
<i>Clupeonella delicatula</i> . . . . .	+	+	—	—	—
<i>C. abrau</i> . . . . .	—	—	—	—	+
<i>Rutilus frisi</i> . . . . .	+	—	+	—	—
<i>Chalcalburnus chalcoides</i> . . . . .	+	+	+	+	—
<i>Pungitius platygaster</i> . . . . .	—	+	—	+	—
<i>Neogobius fluviatilis</i> . . . . .	+	+	+	+	—
<i>N. melanostomus</i> . . . . .	+	+	+	+	—
<i>Mesogobius batrachocephalus</i> . . . . .	—	+	—	+	—
<i>M. gymnotrachelus</i> . . . . .	+	—	—	—	—
<i>Neogobius platyrostris cyrtus</i> . . . . .	+	—	+	—	—
<i>N. cephalarges constructor</i> . . . . .	—	—	+	—	—
<i>N. syrman</i> . . . . .	—	—	—	+	—
<i>N. kessleri</i> . . . . .	—	+	—	—	—
<i>Proterorhinus marmoratus</i> . . . . .	—	—	—	+	—
<b>Рыб</b> . . . . .	15	13	11	12	1
<b>Всего</b> . . . . .	23 (24?)	32 (33?)	16	24 (26?)	8 (9?)

ни в его протоках и старицах не найдено никаких каспийских форм, за исключением нескольких проходных рыб, входящих сюда на перест из Черного моря — белуги, шипа, осетра, севрюги (Берг, 1948—1949).

Но в Палеостоме обитает сравнительно богатая каспийская фауна, впервые обнаруженная А. А. Остроумовым (1898), если не считать пайденных в нем В. Чернявским (1882—1883) мизид; дополнения к его дан- жавина (1924); более полный обзор фауны Палеостома дали затем М. В. Зи- верт (1931), Е. Н. Куделина (1940) и И. И. Пузанов (1940).

По данным этих авторов, в Палеостоме обитает не менее 9 видов кас- пийских беспозвоночных и 15 видов рыб, в том числе также и те, которые указаны собственно для Риона.

По Куделиной, наблюдается массовое развитие *Corophium curispinum*, отчасти *Pontogammarus robustoides*; интересно, что эти виды обитают сов- местно с морскими nereидами *Nereis succinea* и даже кардиумом.

Указание Совинского на нахождение в Палеостоме *Corophium cheli- corne* не было подтверждено другими авторами и, вероятно, ошибочно. Державин сомневается и в указании Совинского на нахождение в Потий- ском порту, т. е. собственно в устьях Риона, *Chaetogammarus ischnus*; однако Совинский его несомненно нашел, так как описывает даже укло- нения найденных им особей от типичных, причем эти отклонения близки к тем, которые наблюдались позже у рачков этого вида в р. Хосте и за- ставили даже А. В. Мартынова (1932) выделить новый вид *Ch. trichiatus*.

Из форм, найденных в Палеостоме (и бассейнах Риона и Чороха), есть один эндемичный для Понтоазова вид — *Astacus colchicus*, о котором я уже упоминал. Эндемичным видом считалась и палеостомская сельдь, живущая в Черном море только в районе Поти, входящая на перест в озеро и описанная под именем *Caspialosa palaeostomica* (Майорова, 1934); однако позже (Ворсеа, 1936; Майорова, 1939) было доказано, что эта форма должна рассматриваться как подвид пузанка *C. caspia palaeostomica*.

Вследствие периодических значительных осолонений Палеостома в нем не может быть много каспийских беспозвоночных. Но можно ожи- дать нахождения еще некоторых видов в устьях рек; кроме того, в самом озере могут быть виды, обитающие и в открытом Черном море, в том числе и некоторые бычки. На кавказском побережье Черного моря это наиболее богатый очаг каспийской фауны.

Б о л г а р с к и е п р и б р е ж н ы е в о д о е м ы являются райо- ном, несколько приближающимся по типу к большим эстуариям. Это се- рия небольших озер, расположенных вдоль болгарских берегов Черного моря, и несколько небольших рек (рис. 33).

Озера Варненское (Девно), длиной 11 км, и Белославское (Гебедаже), длиной 5 км, близ устья р. Провадия, ранее были отрезаны от моря и со- вершенно пресны, но в 1907 г. Варненское озеро (рис. 33) было соединено с ним каналом и сильно осолонилось (до 12‰), а Белославское стало олигогалинным (0.5—2.0‰).

У Бургасского залива лежат олигогалинное оз. Мандренское (длина до 7 км), осолоненные Бургасское (до 10 км), с глубинами до 7 м, Помо- рийское и др. В северной части Болгарии находятся олигогалинные озера Блатнишское, Шабленское и др.

Сведения о фауне этих водоемов, насколько мне известно, впервые в виде очень кратких указаний, главным образом о рыбах, встречаются у Е. Максимова (1913). В дальнейшем более подробным исследованием болгарских озер, Варненских особенно, занялась Варненская биологи-

ческая станция, в частности Паспалев (Paspaleff, 1934, 1936), Шишков (1939) и Валканов (1935/36, 1937/38а, 1937/38б, 1951, 1957; Valkanov, 1936), который дал общий обзор фауны солоноватых вод Болгарии, а в последние годы — Л. Цветков (1957, 1958).

В болгарских водоемах найдено довольно много каспийских видов — 19 видов беспозвоночных<sup>10</sup> и не менее 13 видов рыб, так что всего — 32 вида. Впрочем количество каспийских рыб должно быть больше, так как здесь, как и в других районах, не отрезанных от моря, могут обитать все рыбы, известные для открытого моря (19—20 видов в Черном, 22 в Азовском). От других второстепенных эстуариев эти воды отличаются наличием некоторых форм с довольно ограниченным распространением — полифемид и гаммарид *Iphigenella andrussowi*, *I. (?) shablensis*, *Pontogammarus abbreviatus*; последние, впрочем, найдены в озерах Шабла и других, примыкающих к Разельским и входивших, может быть, в эстуарий Дуная. Наиболее интересно нахождение *Cercopagis*, в большом количестве населяющего Белославское озеро и не найденного даже в дунайских лиманах.

Относительно большое число видов в этих водоемах связано, конечно, и с более тщательным исследованием их болгарскими зоологами.

К болгарским озерам примыкает и оз. Деркос, расположенное недалеко от Константинополя; в нем был найден только *Dikerogammarus haemobaphes* (Spandl, 1924a).

Мелкие реки кавказского и крымского побережья исследованы гораздо хуже. О них мы имеем большей частью данные сборов, сделанных на случайных экскурсиях.

Сборы А. В. Мартынова (1932) в Черноморских речках Кавказа и Крыма (1931) показали, что населяющие их амфиподы — почти исключительно — пресноводные формы; только в низовьях р. Хосты им был найден упомянутый выше *Chuetogammarus ischnus* (= *Ch. trichiatus*).

В Черной речке у Севастополя М. В. Пальчикова-Остроумова (1925) обнаружила кордилофору (ее находил ранее в том же районе Остроумов) и меризий; там же, а также в других речках или устьях найдены речные раки *Astacus*.

Характерно для горных кавказских речек наличие речных пресноводных форм бычков *Neogobius platyrostris cyrius* и *N. cephalarges constructor*.

Из проходных каспийских рыб — белуга, осетр, севрюга, черноморская сельдь, пузанок известны и для анатолийского побережья.

Из азовских рек есть данные по Кальмиусу, Берде, Обиточной, Молочной и р. Большой Утлюг.

Кальмиус, сравнительно крупная река, образующая перед впадением небольшое расширение (которое иногда называют «лиманом»), впадает, собственно, в западную часть Таганрогского залива, но уже перед началом плейомезогалинных вод (у Жданова). Низовья этой реки, от устья вверх на протяжении 8—9 км, были обследованы Н. М. Милославской (1927б), позже и мною.

В низовьях Кальмиуса, по крайней мере в меженное время, преобладает влияние моря, а не реки: здесь мы имеем мезо- и олигогалинную воду с изменчивой соленостью, причем в придонных слоях она вообще выше и бентос имеет характер солоноватоводно-морской; найдено 8 видов

<sup>10</sup> Нахождение *Monodacna colorata* я считаю сомнительным, тем более, что она указана для морского побережья. По всей вероятности, были найдены створки, а не живой моллюск.

каспийских беспозвоночных, но все это виды, обитающие и в открытом море и проникающие в реку из залива, за исключением только дрейсены. Выпележащие, вполне пресные участки реки остались неисследованными.

В реках Берда и Обиточная обширные сборы («качественными» орудиями лова, на 67 станциях) были сделаны Украинской академией наук;



Рис. 33. Юго-западная часть Черного моря и Мраморное море.

ихтиофауна этих рек была обработана Д. Е. Белингом и Г. А. Гиммелейхом (1940), данные о каспийских беспозвоночных — опубликованы мною (1946а).

Берда — небольшая (длиной 121 км) степная речка, несущая сильно минерализованную — собственно солоноватую воду специфического состава (плотный остаток 2—5‰, а хлоридов 0.3‰). Как и все степные реки, она в летние месяцы сильно обмелевает, в засушливые годы ме-

стами даже пересыхает. Нижнее течение Берды впадает в солоноватый Сладкий лиман.

Берда была подвергнута сплошному фаунистическому исследованию от истока до устьев вместе с лиманами, так что данные об ее донной фауне и рыбах довольно полны. В лиманах и нижнем течении реки найдено 12 каспийских видов рыб; из них очень интересно нахождение стерляди, которая в открытом Азовском море не встречается. Но большинство рыб заходит из моря лишь в Сладкий лиман и расширенный пригорловой участок реки. В нижнее течение реки, собственно, проникают лишь колюшка и бычки (4 вида), а в среднее течение — главным образом бычок *Neogobius fluviatilis*.

Из беспозвоночных я обнаружил только 4 вида ракообразных: из них интересно нахождение *Iphigenella acanthopoda*, которая была найдена только в двух пробах из среднего течения. Можно ожидать, что ее распространение может оказаться столь же широким, как и распространение рака — ее хозяина (или носителя), но пока она была найдена еще только в Дунае и Днестре (Марковский, 1953б, 1955).

Только в среднем течении Берды обитает также каспийский *Pontogammarus robustoides*, который в верхнем течении заменяется пресноводным *Rivulogammarus pulex* (как всегда, эти 2 вида нигде не встречены вместе).

Таким образом, Берда в своем среднем течении, где она уже выходит из сферы влияния моря, чрезвычайно бедна каспийцами: всего 3 вида ракообразных и, как постоянный обитатель, 1 вид рыб.

Река Обиточная несколько меньше (88 км), в среднем течении она разделена плотинами на ряд стоячих водоемов, а в нижнем в летние месяцы пересыхает, причем в настоящее время уже отделена от моря пересыпью (косой), которая прерывается лишь периодически. Вода Обиточной осолонена еще больше, особенно в конце лета (в августе 1937 г. — от 2.4 и 18.5‰). Каспийские элементы найдены почти только в нижнем течении: это та же мизиды и 4 вида рыб, из которых только *Neogobius melanostomus* проникает и в среднее течение. В приморской (пригорловой) части попадают только и другие рыбы из Азовского моря. Надо полагать, что все эти виды связаны по своему происхождению с морем, откуда проникают при прорывах косы, и в Обиточной нет «своей» каспийской фауны, в то время как в Берде в среднем течении сохраняется «реликтовый» участок с каспийцами, не распространяющимися ниже (и выше) и отсутствующими в море.

В р. Молочной (Дубовский, 1956; Коновалова, 1956) найдены только 2 гаммариды — *Pontogammarus* sp. и *Dikerogammarus haemobaphes*, а также речной рак.

Богаче оказалась каспийская фауна в реках Большой и Малый Утлюг, несмотря на то, что они в летнее время превращаются в серию обособленных водоемов, которые временами довольно сильно осолоняются. В р. Большой Утлюг плотный остаток (сумма ионов) составляет 0.93—2.32‰, из которых хлоридов 0.23—0.57‰; в нижнем течении ее найдено 3 вида мизид и 7 видов гаммарид, среди которых *Amathillina cristata*, обычно не встречающаяся за пределами крупных эстуариев.<sup>11</sup>

<sup>11</sup> Указание Лубянова (1958б) на нахождение *Gmelina costata*, на мой взгляд, требует проверки, так как этот вид в Азовском бассейне нигде больше найден не был.

З а м к н у т ы е о з е р а, не связанные ни с морем, ни с реками, выпадающими в море, представляют с точки зрения их фауны большой интерес, так как могут быть настоящими реликтовыми озерами.

Из таких озер наиболее хорошо исследовано оз. А б р а у, лежащее к северо-западу от Новороссийска. Это сравнительно крупное, горного характера озеро, лежащее на 70 м выше уровня Черного моря, глубиной 9—10.5 м, с совершенно пресной водой 0.382‰ S (Водяницкий, 1930а). По происхождению оно, очевидно, является реликтовым, т. е. остатком какого-то морского залива, хотя непосредственных геологических доказательств этому нет. В нескольких километрах от озера ближе к морю лежит маленький (диаметром около 200 м) тоже совершенно пресный водоем «Лиманчик», с глубиной до 5 м, отделенный от моря косой (шириной в 35 м), через которую временами из Лиманчика идет сток воды.

Первые сведения об этом замечательном озере восходят еще к 70-м годам прошлого столетия, когда, можно сказать на заре понтоазовской гидробиологии, его посетил Н. Кричагин (1877) и вскоре после него — В. Чернявский (1879). Затем Абрау исследовал А. Скориков (1904), позже — А. Н. Державин (1924), Н. Н. Фадеев (1926), обработавший сборы Чернявского, С. М. Малятский (1930), В. А. Водяницкий (1930а). Последние данные приводит о нем А. Н. Световидов (1943). Мне тоже удалось посетить эти водоемы.

Фауна Абрау, по данным всех этих авторов, состоит главным образом из обычных пресноводных форм, но среди них найдено также 8 или 9 каспийских видов.

Водяницкий приводит еще моллюска *Theodoxus fluvialtilis* v. *abrauensis* Mil., который, по мнению В. И. Жадина (1952), чрезвычайно близок к каспийскому *Th. pallasi*. По описанию К. О. Милашевича (1913) ясно, что это действительно так, и я вообще не могу понять, почему Милашевич отнес абраусские формы к первому виду. Впрочем, это только подтверждает то, что виды этого рода переходят друг в друга.

Обитающая в Абрау *Iaera* определялась ранее как *I. nordmanni*, но я лично убедился в том, что это каспийская форма *I. sarsi*. Что касается речных раков, то Скориков предполагал, что оба вида были перевезены в озеро из дельты Кубани; относительно длиннопалого *Astacus leptodactylus* это доказано, но широкопалый *A. pachypus* был найден Чернявским еще до установленного времени перевозки (80-е годы).

Кроме каспийских форм, у берегов обнаружена еще средиземноморская амфипода *Orchestia bottae*, но присутствие этого амфиботического вида не представляет ничего удивительного, так как он может распространяться по влажной земле и проник, как известно, в район Ростова-на-Дону и даже в Средний Дунай (Dudich, 1927).

Названные каспийские формы в озере развиваются в массовых количествах, особенно мизиды и изоподы; последние почти сплошь покрывают прибрежные камни (я нигде не видел такой массы *Iaera*), в планктоне господствует каспийская *Heterocope*.

Каспийские виды в Абрау (кроме раков), очевидно, являются в полном смысле слова реликтами того времени, когда это озеро было частью морского залива, а в Черном море господствовала каспийская фауна. Особый интерес возбуждает абраусская тюлька *Clupeonella abrau*. Этот эндемичный для Понтоазова вид был описан впервые С. М. Малятским (1930), затем подробно исследован Л. Н. Световидовым (1941), который показал, что абраусская тюлька приближается к каспийским килькам *C. grimmi* и *C. engrauliformis*, однако не совпадает и с ними, представляя

своеобразные черты и морфологические, и биологические (необыкновенно быстрое развитие икры — в течение 10—12 часов вместо 2—3 суток, как у других *Clupeonella*).

Следует, однако, отметить, что каспийские беспозвоночные в Абрау, за исключением, пожалуй, *Heteroscore*, относятся к формам, очень широко распространенным и вообще эвритопным. Мы видим здесь остаток когда-то, может быть, богатой фауны, конечный результат того, вероятно, жесткого отбора, которому она подвергалась на протяжении истории озера.

Из экологии каспийцев ясно, что сама по себе пресноводность озера ни в коем случае не предполагает гибели большинства этой фауны; скорее она могла бы произойти при его осолонении, но еще более вероятной причиной является неблагоприятный кислородный режим, если не в настоящем, то в прошлом. Этим и можно объяснить отсутствие чисто донных видов беспозвоночных, а из рыб бычков. Отсутствие других каспийских рыб может быть связано и с отсутствием нерестилищ.

В небольшом озерце Лиманчик я обнаружил тоже часть населяющих Абрау каспийских видов, а именно обеих амфипод и мизиду. В настоящее время Лиманчик не имеет с Абрау поверхностного водного сообщения, поэтому нахождение их весьма интересно, тем более, что Лиманчик несомненно мог отделиться лишь сравнительно очень недавно от моря, которое в этом районе не имеет никаких признаков опреснения. Надо полагать, что соединение Абрау с Лиманчиком, существовало ранее (в настоящее время между ними некоторые предполагают подземную связь).

Из других кавказских озер А. Н. Державиным (1924) были исследованы лежащие в Абхазии озера Инкит и Анышцхара; в них были найдены им только бычок *Bubyr caucasicus* и мизиды *Diamysis pengoi*. Оба озера, по его мнению, являются остатками Пицундского залива, во времена Страбона уже превратившегося благодаря образованию косы в большое озеро. Здесь мы имеем дело со средиземноморскими эвригалинными формами, оставшимися после отделения и опреснения морского залива, в котором и не было каспийских элементов, так как этот залив существовал после заселения Черного моря средиземноморской фауной.

В многочисленных замкнутых соленых озерах Крыма Я. Я. Цееб (1937, 1958) из каспийцев нашел только длиннопалого рака, который, так же как и широкопалый, был известен из Крыма и ранее.<sup>12</sup>

Если теперь сопоставить все имеющиеся данные по водоемам, не входящим в крупные эстуарные системы, то легко увидеть, что при всем разнообразии этих водоемов каспийская фауна в них, если она вообще имеется, обнаруживает общие черты не только в смысле бедности, но и по видовому составу.

Из беспозвоночных это или мезогалинные виды, способные распространяться через Азовское и Черное моря (как кордилофора, меризии), или олигогалинные, но относящиеся большей частью к формам зарослевым или прибрежным, т. е. таким, которые в дельтах крупных эстуариев или проникают в озера, обнаруживая известную эвриоксидность, или могут избегать ухудшения кислородного режима, обитая у самого уреза воды.

<sup>12</sup> Я. Я. Цееб (1958) приводит еще корофииду *Corophium maeoticum*, найденную в полигалинных водоемах. Я считаю это указание очень сомнительным, так как указанный вид не распространяется даже в мезогалинные воды.

Очень характерно почти полное отсутствие настоящих бентосных форм — полихет, кардид, кумовых, псаммо- и псаммопелофильных амфипод *Stenogammarus*, *Niphargoides* и мизид.

Отбор определенной группы каспийских видов ясно говорит о том, как складывался каспийский комплекс мелких озер и рек. Большая часть его составляется из форм, активно или пассивно проникающих из открытого моря. Меньшая часть — олигогалинные (частью, может быть, и мезогалинные) формы представляют собою туземное население, резко обедненное под влиянием неустойчивого гидрологического режима. Все эти водоемы подвергались, очевидно, сильным изменениям солености, и в периоды осолонения олигогалинные каспийцы спасались в пресных водах, но могли уцелеть лишь те, которые способны были вынести кислородный режим небольших озер или степных рек или удержаться в береговой зоне горных рек; остальные же вымирали. Очень характерно, что из рыб мезо- или олигогалинных сохраняется лишь *Clupeonella*, которая вообще способна переносить жизнь в озерах (правда, более крупных), образуя озерные морфы.

Таким образом, мелкие реки и озера вдоль морских побережий образуют как бы серию мелких реликтовых очагов, в которых сохраняются группы каспийских форм или отдельные виды фактически в условиях изоляции, даже если есть водное сообщение с морем. Так, *Chaetogammarus ischnus* среди кавказских рек найден только в Хосте и в устье Риона, где образует колонии, живущие лишь в их нижнем течении; в р. Берде живет колония *Pontogammarus robustoides*, занимающая только участок между 25 и 60 км от устья.

Изоляция, наступившая со времени осолонения Черного моря, способствует образованию новых форм, поэтому именно в этих водоемах мы видим 2 эндемичных для Понтоазова вида — *Clupeonella abrau*, *Astascus colchicus* и два-три подвида — палеостомская сельдь, имеющая обособленный район нереста, абраусская неритина, может быть и хетогаммар из Хосты.

Дальнейшие исследования мелких рек и озер должны пополнить списки их каспийских элементов, хотя я думаю, что едва ли будет найдено много видов, выходящих за пределы этого комплекса наиболее эвритопных форм. Но именно в водоемах такого типа есть основания искать эндемичные для Понтоазова формы.

### [Крупные реки Понтоазовского бассейна

Выше я показал, что в дельтах крупных понтоазовских рек каспийская фауна почти так же богата, как в опресненных частях заливов и лиманов, отличаясь от них лишь отсутствием некоторых мезогалинных форм, а также, если в дельтах нет крупных озер или лиманов, и планктонных. Я упоминал также, что и за пределами дельт, в нижнем течении крупных равнинных рек Понтоазова, каспийская фауна оказывается тоже еще очень богатой и образует особые биоценозы.

Как показали исследования ряда авторов (Белинга, 1925а; Мартынова, 1925а; Марковского, 1954б), в дельте Днепра обитает не менее 60 видов каспийских беспозвоночных; в нижнем Днепре до района Основа—Берислав, т. е. на 90—100 км от лимана, из них остается 42 вида; до Никополя, в 250 км от лимана, доходит 30 видов и до бывшей порожистой части Днепра, точнее до Кичкаса, в 350 км от лимана, доходило 22 вида.



В Нижнем Дону до района Багаевской, т. е. до 110 км от моря, было найдено около 25 видов каспийских беспозвоночных, обитающих в дельте (где их не менее 50).

В Нижнем Дунае, по имеющимся сведениям (Dudich, 1947; Vacesco, 1948a), обитает не менее 18—20 видов беспозвоночных (вероятно, больше).

Что касается Кубани, то по беспозвоночным для этой реки выше дельты данные почти отсутствуют. Но Кубань как в своих дельтовых рукавах, так и в нижнем и в среднем течении сохраняет тот же характер стремительного потока, несущего массы минеральной мути над дном, покрытым влекомыми наносами. Только в верхних участках Кубань приобретает тип горной реки с каменистым дном. В этом отношении она резко отличается от других крупных рек бассейна, имеющих равнинный характер. Поэтому в Кубани и нельзя ожидать значительного числа каспийских видов. Мне известно лишь нахождение у Краснодара (это надо считать, собственно, нижним течением реки) речного рака (вероятно, длиннопалого) и дрейссены (Розен, 1911). В сборах из Кубани я также нашел гаммариду *Dikerogammarus* sp.

Таким образом, в равнинных реках Понтоазова километрах в ста от моря или лимана остается еще много, часто более половины каспийских видов. Выше по течению их количество продолжает падать. Исчезновение каспийских видов по мере удаления от устьев происходит во многих случаях постепенно. Это постепенное убывание вида вплоть до его исчезновения наблюдал, например, Д. Е. Белинг (1925a) на полихете *Hypania* в Днепре: до района Основы она была распространена широко по руслу, выше попадалась лишь отдельными пятнами и, наконец, выше Никополя (250 км от устья) уже не встречалась.<sup>13</sup> Нередко это можно заметить еще в пределах дельты: так, по моим наблюдениям, мизиды *Paramysis intermedia* в верхней части дельты Днепра встречается вдвое реже, чем в нижней; полихета *Hypaniola* в нижней части дельты имеет встречаемость 64%, среднюю биомассу 0.132 г., в верхней соответственно 13% и 0.006 г., а в Днепре в районе Основы уже вовсе не найдена.

В дельте Дона очень ясную картину убывания в количестве с удалением от гирл показывают мизиды (в основном *Paramysis kowalewskyi*), как это я показал на отдельной карте (1940).<sup>14</sup>

Очень характерно распределение корофид в Нижнем Днепре (по моим рукописным данным); у Херсона найдено 5 видов корофид; у Основы — 4 вида (исчезают *Corophium nobile*); у Никополя, в 250 км от лимана, только 3 вида (исчезает *C. chelicorne*), — причем общая встречаемость корофид падает с 73 до 59%; в порожистой части, 350 км от лимана и выше, оставалось только 2 вида (исчезал и *C. sowinskyi*) и общая встречаемость падает до 42%.

Как правило, можно отметить, что по мере удаления от устья ранее других форм исчезают кардииды, гастроподы и кумовые. Как я указывал (1959a), для всех понтокаспийских рек можно говорить о «биологических показателях», или индикаторах дельт, определяющих их границу, может быть, лучше, чем гидрологические признаки. Эти индикаторы — виды *Adacna*, *Niphargoides*, *Hypaniola*, по-видимому и *Gmelina*, *Clesiniola*, а также встречающиеся вообще значительно реже *Gmelinopsis*,

<sup>13</sup> Впоследствии, однако, П. А. Журавель (1941) нашел эту полихету в Днепровском водохранилище, в приплотинной части ниже бывших порогов; видимо, здесь в глубокой яме у Кичкаса обитала колония гипании.

<sup>14</sup> Эта карта, но в упрощенном виде и с некоторыми изменениями, была позже воспроизведена в работе Ц. И. Поффе (1958).

*Volgocuta*, *Caspiocuta*. Для дельт, особенно для нижней зоны их, очень характерно также сплошное (не прерывистое) распространение мизид рода *Mesomysis*, гипании, пиявки *Archaeobdella*, кумовых.

Выпадают из фауны с удалением от устья вообще преимущественно формы, связанные с илисто-песчаными или илистыми грунтами, избегающие сильной проточности и жестких грунтов. Многие же из литофильных и псаммофильных видов в нижнем течении остаются столь же распространенными, а иногда даже и более многочисленными, чем в дельтах. Такие виды обычно идут далеко вверх по реке.

Некоторые из псаммофильных и даже пелофильных видов в нижнем течении рек хотя и убывают в количестве, но в виде отдельных очагов или колоний, как упомянутая выше гипания, встречаются и далеко от дельты.<sup>15</sup>

В среднем течении рек Понтоазова (и Каспия) обитает тоже еще довольно много каспийских видов. При этом наблюдается значительное сходство в каспийской фауне различных рек, большее, чем в их низовьях.

Правда, для сопоставления рек необходимо сравнивать аналогичные участки их. Одно расстояние от устья еще не характеризует их, так как реки очень различны по длине. Нужно принимать во внимание принятое гидрологами разделение на нижнее, среднее и верхнее течение, хотя надо заметить, что это подразделение часто очень условно. С фаунистической и вообще с биологической точки зрения важным пунктом на реке являются пороги (если они имеются), представляющие преграду для распространения многих животных. Для Днепра, Южн. Буга, Днестра и Дуная, образующих пороги в местах пересечения кристаллических массивов, нижним течением можно считать часть реки, лежащую ниже порогов, хотя длина этой части оказывается очень различной и непропорциональной всей длине реки (соответственно 350, 170, 568 и 966 км). Для Днепра, конечно, в настоящее время границей нижнего течения будет плотина Днепростроя. Но для Дона такой границы нет, и нижним течением его считают условно или часть, расположенную ниже излучины у Калача, в 610 км от устья, или часть, лежащую ниже впадения Северского Донца, в 170 км от устья. Я предпочитаю второй вариант, так как впадение крупного притока может иметь биологическое значение.

Состав каспийской фауны в среднем течении понтоазовских рек виден из табл. 11, на которой для сравнения приводятся также данные по Волге.

При составлении этой таблицы я воспользовался для Дуная данными Карамана (Karaman, 1953) по югославской, Дудича (Dudich, 1927, 1941, 1947) и Кессельяка (Kesselyak, 1938) по венгерской, Страшкраба (Straszkraha, 1958) и Поньи (Ponyi, 1956, 1958) по чехословацкой и А. Тинеманна (A. Thienemann, 1950) по австрийской частям этой реки; для Днестра — данными А. Л. Бенninga (1930), Яроцкого и Демьяновича (Jarocki et Demianovicz, 1931), М. Ф. Ярошенко (1957); для Днепра — данными Д. Е. Белинга (Beling, 1929), П. А. Журавля (1950а, 1955а, и др.), И. П. Лубянова (1955а, 1956), для Дона — данными В. И. Бухаловой (1929), К. К. Сент-Илера и В. И. Бухаловой (1937) и своими (1949б); для Волги — данными А. Л. Бенninga (1924а), Г. В. Аристовской (1958), А. С. Констан-

<sup>15</sup> Может быть, имеет биологический смысл выделение в реках «низовьев с нагонами», в которых бывает остановка течения или даже обратное течение (при сильных нагонных ветрах с моря), препятствующее сносу планктонных личинок или форм с суточными миграциями. Не исключено, что именно граница нагонных явлений и определяет распространение *Monodactyla pontica* в Дону и Днепре (на 50—100 км от устья).

Таблица 11

## Каспийские виды в среднем течении рек

	Дунай	Днестр	Днепр	Дон	Волга
<i>Cordylophora caspia</i> . . . . .	+	—	+	+	—
<i>Polypodium hydriforme</i> . . . . .	+	—	+	+	+
<i>Dreissena polymorpha</i> . . . . .	+	+	+	+	+
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> . . . . .	+	+	+	+	+
<i>D. villosus</i> . . . . .	+	+	+	+	—
<i>Pontogammarus sarsi</i> . . . . .	—?	—	—	—	+
<i>P. maeoticus</i> . . . . .	—	—	—	+	—
<i>P. obesus</i> . . . . .	+	+	+	—	—
<i>P. crassus</i> . . . . .	+	+	+	—	—
<i>P. robustoides</i> . . . . .	—	—	+	—	—
<i>P. abbreviatus</i> . . . . .	—	—	—	—	+
<i>Stenogammarus macrurus</i> . . . . .	—	—	—	+	+
<i>Chaetogammarus ischnus</i> . . . . .	+	+	+	+	—
<i>Corophium maeoticum</i> . . . . .	+	+	—	+	—
<i>C. curvispinum</i> auct. . . . .	+	+	+	+	+
<i>C. chelicorne</i> . . . . .	—	+	—	+	—
<i>C. robustum</i> . . . . .	+	+	—	—	—
<i>Limnomysis benedeni</i> . . . . .	+	—	—	—	—
<i>Paramysis ullskyi</i> . . . . .	—	—	—	+	+
<i>P. baeri</i> . . . . .	—	—	—	+	—
<i>Iaera sarsi</i> . . . . .	+	+	+	—	—
<i>Astacus leptodactylus</i> . . . . .	+	+	+	+	+
Беспозвоночных . . . . .	14	12	12	14	8
<i>Proterorhinus marmoratus</i> . . . . .	+	—	+	+	—
<i>Neogobius fluviatilis</i> . . . . .	—	+	+	+	—
<i>N. melanostomus</i> . . . . .	—	+	+	+	—
<i>N. kessleri</i> . . . . .	+	+	+	—	—
<i>Mesogobius gymnotrachelus</i> . . . . .	+	+	—	+	—
<i>Benthophilus stellatus</i> . . . . .	—	—	—	+	—
<i>Pungitius platygaster</i> . . . . .	+	—	+	—	—
Рыб . . . . .	4	4	5	5	0
Всего . . . . .	18	16	17	19	8

тинова (1953), В. В. Громова (1956) и С. М. Ляхова (1958). Данные по распространению рыб беру главным образом по сводке Л. С. Берга (1948—1949).

Я не привожу сведений о распространении проходных рыб (осетровых, сельдевых, карповых), так как их периодические миграции, очень часто достигающие среднего, даже верхнего течения, принципиально отличаются от вселения в реки непроходных форм «на постоянное местообитание».<sup>16</sup>

В эту таблицу я намеренно не включил те формы, которые проникли в среднее течение в связи с образованием водохранилищ или вселены

<sup>16</sup> Впрочем, проходные рыбы, вероятно, также постепенно завоевывали все более высоко расположенные участки рек. Когда-то, в эпоху таяния ледников, реки были, очевидно, непригодны для нереста рыб, и лишь постепенно условия в них улучшились. В эту таблицу не включены из рыб белоглазка, берш и стерлядь, которые живут во всех реках Поволжья. По отношению к ним более уместно ставить вопрос о степени проинкирования в море, чем о распространении вверх по рекам.

искусственно. На этом я ниже останавлиюсь подробнее. Таким образом, она дает представление о результатах естественного процесса распространения каспийских видов в реках.

Мы видим, что в среднем течении всех понтоазовских рек обитает в общем 28 каспийских видов, а с проходными рыбами — 36 видов, но в одной реке до сих пор находили не более 17—19 видов. Среди них преобладают ракообразные, особенно амфиподы, и рыбы (бычки).

В пределах среднего течения в крупных реках наблюдается постепенное уменьшение числа видов вверх по течению. Это хорошо видно, например, по Дунаю, где в югославском участке встречается 10—12 каспийских видов (из 3 видов корофиумов остается один), в венгерском — у Будапешта — 8 видов (выпадают *Pontogammarus obesus*, *P. crassus*) в чехословацком 7 (выпадает *Limnomysis*) и, наконец, в австрийском, у Вены, найдено только 2 вида (*Iaera sarsi* и дрейссена).

Не менее ясная картина убывания каспийской фауны была видна (до вселения новых видов беспозвоночных) и в Днепре: Днепровское водохранилище — 18 видов, Днепропетровск (440 км от лимана) — 10 видов, Кременчуг (610 км от лимана) — 6 видов, Киев и выше Киева (950 км и выше) — 4 вида.

Легко видеть, что во всех или почти во всех реках в среднем течении всегда имеется 12 видов: дрейссена, длиннопалый рак, амфиподы *Dikergammarus haemobaphes*, *D. villosus*, *Chaetogammarus ischnus*, *Pontogammarus obesus*, *Corophium curvispinum* (auct.), изопода *Iaera*, стерлядь, 3 вида бычков — *Proterorhinus*, *Neogobius fluviatilis*, *N. melanostomus*.

Хотя отдельные виды из этого списка для некоторых рек пока не указаны, они, вероятно, будут в них найдены. Так, полиподий, связанный с осетровыми, имеющимися в Днестре, будет, очевидно, найден и в этой реке; *Iaera*, наверно, была пропущена в Дону по своей незаметности.

Надо полагать, что распространившаяся уже и в другие бассейны коридилофора тоже может быть включена в этот список, хотя указана только для Дона и Дуная.

Остальные виды, указанные в табл. 11, встречаются только в некоторых реках. Это прежде всего группа псаммофильных форм — мизиды *Paramysis ullskyi*, *P. baeri*, гаммариды *Pontogammarus sarsi*, *P. maeoticus*,<sup>17</sup> *Stenogammarus macrurus*, найденные в Дону, но отсутствующие во всех других реках Понтоазова. В притоке Дона Северском Донце первые 2 вида — мизиды тоже имеются, причем распространились они на большое расстояние от его устья (на 400—620 км). В Северском Донце есть также и почти все остальные формы, найденные в Среднем Дону; отсутствуют только понтогаммар и стеногаммар, но найдена еще гарпактицида *Limnocletodes behningi*. Дон и Северский Донец отличаются от других рек еще наличием бычка *Benthophilus stellatus* и корофиума *C. chelicorne* (Фадеев, 1929а, 1929б, 1930). Проникновение последнего так далеко вверх по течению (более 1200 км) ни в одной другой реке не наблюдается (только в Днестре, если определение Ярошенко правильно, более чем на 500 км).

<sup>17</sup> Необычайно широкое распространение *Pontogammarus sarsi* по песчаной медиали Волги, Камы и Оки, через которую он проникает по Клязьме даже до Уводи (Долгов, 1925), при полном отсутствии там *P. maeoticus*, наводит на мысль, не было ли ошибки в определении найденных в Дону В. И. Бухаловой понтогаммаров. Не относятся ли они тоже к виду *P. sarsi*?

Распространение же по Дону и Донцу псаммофильных форм несомненно объясняется отсутствием в этих реках порогов, которые служат для них непроходимым препятствием в других реках.<sup>18</sup>

Это подтверждается тем, что очень сходная картина наблюдается и в Волге. Но надо заметить, что при принятом А. Л. Бенингом подразделении Волги ее нижнее течение кончается лишь у впадения Камы, т. е. несоразмерно длиннее, чем в других реках, а именно — 1685 км. Поэтому неудивительно, что в среднее течение Волги при таком делении проникает только 9 видов беспозвоночных, из которых 4 псаммофильных. Если же считать, что Средняя Волга начинается у Саратова, лежащего в 1032 км от моря, то она окажется не беднее, а богаче каспийцами, чем среднее течение крупных понтоазовских рек. Почти до Камы (выше Ульяновска) доходят живущие в среднем течении других рек *Pontogammarus obesus*, *P. crassus*, *Chaetogammarus ischnus* (Аристовская, 1958; Ляхов, 1958), а несколько выше Саратова живут еще *Stenogammarus compressus*, *Iphigenella acanthopoda* (Константинов, 1953) и, по старым данным А. Л. Бенинга (1924а), и *Niphargoides compactus*, *Pandorites platycheir*, а также планктонная *HeterosCOPE caspia*. Всего в средней Волге оказывается 17 видов каспийских беспозвоночных, из которых 7 псаммофильных.<sup>19</sup>

В притоки Волги Оку и Каму проникают и распространяются на большое расстояние почти все виды, проникшие в ее среднее течение, только в Оке не найден *Stenogammarus* (Жадин, 1940б), но зато в Каму далеко проникает *Pontogammarus abbreviatus* (Бенинг, 1928б; Громов, 1956).<sup>20</sup>

Интересно, что некоторые виды обнаруживают весьма различную степень проникновения вверх по реке даже в сходных по характеру русла реках. Это замечается уже среди понтоазовских рек, но больше при сравнении их с Волгой. Так, *Paramysis ullskyi* и *Dikerogammarus* по Волге с притоками распространяются более чем на 3000 км, а по Дону — не более чем на 1200 км, *Stenogammarus macrurus* — соответственно на 2200 км и между 600 и 1150 км от моря. Напротив, *Corophium chelicorne*, преодолевший около 1200 км по Дону, в Волге не удаляется от моря более, чем на 250 км, а *C. robustum*, достигший порогов в Днепре и Днестре, в Волге не выходит из дельты. *Chaetogammarus ischnus*, через верховья Днепра перешедший даже в другие бассейны, в Волге не доходит до Камы.

Для меня пока совершенно непонятно очень незначительное распространение вверх по Волге каспийских бычков. По сведениям, приводимым Л. С. Бергом (1948—1949), ни один из бычков в Волге не доходит до Камы и даже до Саратова, и только *Neogobius melanostomus* достигает района Сталинграда (около 600 км от моря), а остальные не поднимаются выше Астрахани (около 120 км).<sup>21</sup>

<sup>18</sup> Караман (Караман, 1953) для югославского участка Дуная приводит *Pontogammarus sarsi*, но с оговоркой, что найденные им экземпляры погибли; поэтому он не мог еще раз проверить определение. Так как это единственное указание на нахождение этого вида в реке выше порогов, я полагаю, что в данном случае имела место ошибка.

<sup>19</sup> Указывались еще 2, не определенные до вида гаммариды: Аристовской (1958) — *Gmelinopsis* sp. в области Куйбышевского водохранилища и Константиновым (1953) — *Niphargoides* sp. (может быть, имелся в виду *Pontogammarus* sp., так как этот автор, очевидно, объединял оба рода) в районе несколько выше Саратова.

<sup>20</sup> Указанный А. Н. Державиным (1912а) для Камы у Мурахи *Paramysis intermedia*, видимо, есть плод недоразумения, так как эта мизиды в дальнейшем не была найдена ни разу ни в Каме, ни значительно ниже в Волге.

<sup>21</sup> В противоположность этому кумовые распространяются по Волге дальше: 7 видов их встречается в 150—214 км от моря, в то время как в понтоазовских реках все они, за исключением лишь *Pseudocuma cercaroides*, исчезают уже менее чем в 100 км. Это объясняется, очевидно, значительно большей протяженностью Волжской дельты

Значение порогов для распространения каспийских видов очень хорошо видно по мизидам, которые совершенно не могут их преодолевать, что наблюдалось в Днепре, до его реконструкции, Днестре и Дунае. Единственное исключение составляет *Limnomysis* в Дунае, проникший выше порогов, к чему я вернусь ниже.

В Южн. Буге пороги также служат преградой для мизид, кумовых и большинства других беспозвоночных. Здесь пороги, лежащие очень близко — всего в 170 км от устья, являются резкой границей каспийской фауны, которая ниже порогов сразу появляется в массах (Белинг, 1929). Выше порогов найдены бычки — те же 4 вида, которые преодолевают и днепровские пороги. У Винницы М. Я. Кирпиченко (1937) не нашел ни одного каспийского беспозвоночного. Однако некоторые виды и здесь должны проникать выше порогов, и Кирпиченко упоминает о том, что дрейсены, гаммариды и корофииды обитают в порожистой части, а *Iaera* найдена даже и выше — у Первомайска.

В Кубани, в которой нет порогов, в среднем и верхнем течении не только не найдено беспозвоночных, но очень мало и рыб. Мне известны только (кроме немногих проходных рыб, как белуга, шемая) указания на нахождение «кавказских речных бычков» (*Neogobius platyrostris cyrius*, *N. cephalarges constructor*) в ее верховьях. Гибельный режим наносов в Кубани является более серьезной преградой, чем были даже 67 км днепровских порогов с их огромными скоростями и водопадами. На это указывал и Б. С. Ильин (1930а), по мнению которого вселение каспийских форм в Кубань вообще едва ли возможно и «кавказские речные бычки» в ее верховых притоках являются самыми древнейшими реликтами.

Но в водоемах, лежащих в непосредственной близости к руслу Кубани, от которого они получают питание по ерикам, найдено несколько видов бычков и одна мизида; речь идет об озерах («лиманы» Куркуй и Чебургольский), расположенных еще в области кубанской дельты, т. е. ниже отделения Протоки. Впрочем, один бычок *Neogobius melanostomus* найден и вне дельты, в притоке речки Кирпили, впадающей в лиманы независимо от Кубани.

Наиболее удивительно нахождение в Среднем Дунае мизиды *Limnomysis benedeni*. Это фитофильная форма, живущая преимущественно в зарослях русла и его придаточных водоемов, в других реках держится в низовьях, в Днепре не переходит порогов. В Дунае же она найдена в нескольких местах вплоть до Будапешта (Dudich, 1947), а затем переселена Войнаровичем (Wojnarovich, 1954) в оз. Балатон. Я предполагал, что была сделана ошибка в определении и в действительности речь идет о *Diamysis pengoi*, распространившейся в бассейн верхнего течения нескольких рек, в том числе Дона. Однако просмотр мизид из Балатона, любезно присланных мне д-ром Страшкраба, убедил меня в том, что это действительно типичные *Limnomysis*.<sup>22</sup>

(167 км) со свойственными дельтам ослабленным течением и илисто-песчаными грунтами. Но эти же особенности режима должны были облегчать и распространение бычков.

<sup>22</sup> По своей экологии лимномизис напоминает другую мизиду, которую я не отношу к каспийским формам — *Diamysis pengoi*. Она встречается в бассейнах всех рек Понтоазова, но особенно широко распространена в бассейне Дона, где была найдена в долине среднего и даже верхнего Дона (Септ-Илер, 1925; Бухалова, 1941) и Сев. Донца (Фадеев, 1929а, 1930). Обнаружена она и около Кубани (Водяницкий, 1925). Но не только на Кубани, но и на Дону эта мизида обитает почти исключительно в пойменных водоемах. Она заходит также в зарастающие маленькие речки, затоны и заводи Дона, но совершенно отсутствует собственно в русле. В этом отношении она отличается

В верхнее течение крупных понтоазовских рек тоже проникает несколько каспийских форм. Но здесь мы опять сталкиваемся с неопределенностью понятия верхнего течения или верховья. Если принимать, как считают, за верхнее течение Дуная часть реки выше Ульма, Днестра — выше Киева, а Дона — выше Воронежа, то окажется, что по Верхнему Дунаю вообще нет данных, в Верхнем Дону каспийцы отсутствуют, а в Верхний Днепр (т. е. выше 953 км) проникает 4 вида беспозвоночных, вселившиеся и в Десну: длиннопалый рак, *Chaetogammarus ischnus*, *Corophium curvispinum* и дрейссена (Шарлемань, 1922; Коротун, 1937) и 2 вида бычков — *Proterorhinus* и *Neogobius fluviatilis*. В Дону только 3 каспийца подходят к устью р. Воронеж (1500 км от моря) — бычок *Benthophilus stellatus*, дрейссена и *Corophium curvispinum*, но последние два распространяются в Воронеж, не заходя в верхний участок Дона.

В Верхней Волге, если считать, по Бенингу, что она начинается от устья Шексны (2866 км от моря), встречаются лишь рак, дрейссена и мизиды *Paramysis ullskyi*. Но к обитателям Верхней Волги можно относить (Державин, Дексбах, Лепнева, 1921) и живущих у Ярославля амфипод *Dikerogammarus haemobaphes*, *P. sarsi*, *C. curvispinum*, тем более, что по Оке и Каме они распространяются еще дальше — более чем на 3200 км от моря.

Правда, в настоящее время каспийские виды в этих реках стали очень редкими, главным образом в связи с их загрязнением (Громов, 1956).

Итак, в верхнее течение понтоазовских и понтокаспийских рек проникает несколько каспийских видов из литофилов или (в Волге) псаммофилов. Надо заметить, что эти виды здесь, так же как и в среднем течении, прочно вошли в фауну рек и развиваются в больших количествах, а некоторые, особенно дрейссена, корофииды, играют важную роль в донных биоценозах. Так, в Нижней Оке корофиум *Corophium curvispinum* ауст. образует местами на мергелях корофиидные грунты, населенные до плотности в 167 640 экз/м<sup>2</sup> и биомассы 74 г/м<sup>2</sup> (Жадин, 1940б); в Среднем Днепре корофиумы и хетогаммары — одни из руководящих форм в биоценозе камней. Для видов, проникших очень далеко в реку, удаленность от устья не имеет значения для их численности. Важнее режим заселяемого ими участка реки.

В схематизированном виде распространение каспийской фауны в Понтоазовском бассейне, по его основным районам и эстуариям, изображено на карте на рис. 34.

Наличие многочисленных каспийских видов далеко от моря в реках давно вызывало вопрос о том, каким образом попали сюда эти формы морского происхождения.

Многие из каспийских форм на определенных участках рек, перекрывавшихся в прошлом морскими трансгрессиями, могли остаться в реке в качестве реликтов этих трансгрессий. Однако, отложив до следующих глав вопрос о возможности сохранения таких реликтов, я рассмотрю здесь вопрос о возможности в с е л е н и я каспийских видов из лиманов и предустьевых пространств в реку и их распространения вверх по течению.

---

от всех других каспийских видов, что подтверждает ее некаспийское происхождение. Лимномизис, хотя и заходит в озерные водоемы, — но лишь крупные, с хорошим газовым режимом или непосредственно связанные с руслом.

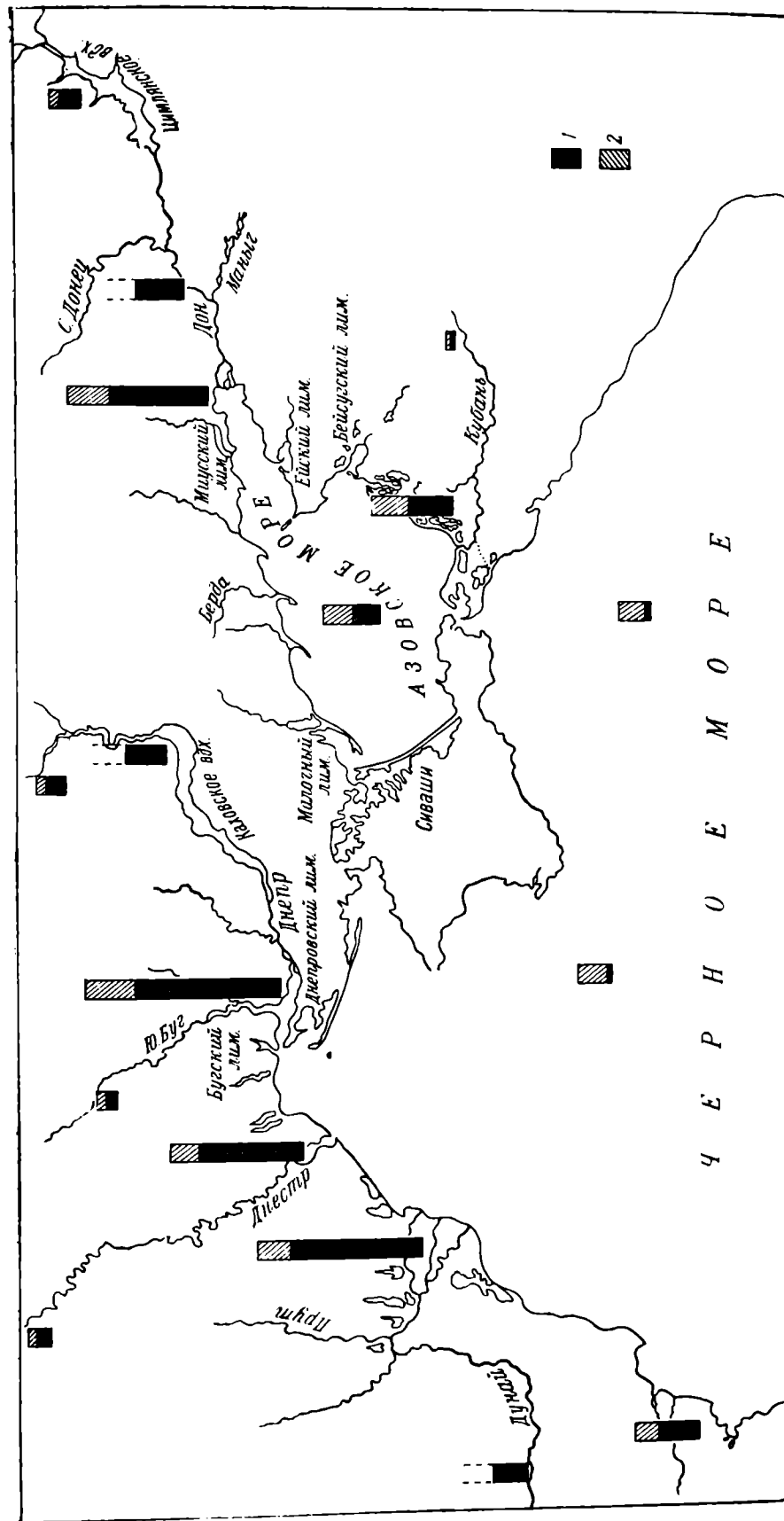


Рис. 34. Схематическая карта распределения каспийской фауны по Азовско-Черноморскому бассейну.  
 1 — беспозвоночные; 2 — рыбы.



## СПОСОБЫ РАСПРОСТРАНЕНИЯ КАСПИЙСКИХ ВИДОВ ВВЕРХ ПО РЕКАМ

Вселение и дальнейшая миграция животного вверх по реке может быть пассивной и активной.

**П а с с и в н а я** миграция должна иметь место у прикрепленных (сидячих) форм, неспособных к передвижению. К их числу относится, конечно, дрейссена, которая во взрослом состоянии вообще неподвижно прикрепляется к какому-нибудь субстрату биссусом. Распространение дрейссены как формы морского происхождения в принципе должно осуществляться ее планктонными личинками. Они могут занести дрейссену вверх по реке в низовьях, где бывает обратное течение при нагонах, но это расстояние не превышает максимум нескольких десятков километров. На большие же расстояния распространяется взрослый моллюск. В настоящее время наиболее сильным средством распространения дрейссены являются, конечно, суда, на корпусах которых она часто образует обрастания.

Однако, известно, что дрейссена расселялась высоко вверх по рекам и перешла даже в бассейн Балтийского моря (Жадин, 1946а) и в доисторические времена. Очевидно, она использовала для этого каких-то других животных, двигавшихся против течения.

Из водных животных дрейссена использует в качестве субстрата крупных моллюсков — унioniд и вивипар, которые, конечно, могут перемещаться против течения. Я думаю, однако, что наиболее эффективным средством распространения дрейссены до судоходства мог служить речной рак. Это крупное животное, панцирь которого используется многими сидячими формами, значительно подвижнее моллюсков и несомненно активно распространяется далеко вверх по рекам. Дрейссена нередко встречается на его панцире, а на старых, редко линяющих экземплярах — иногда целыми колониями. Интересно, что в Нижней Кубани у Краснодара она была найдена впервые именно на речном раке (Розен, 1911).

Путь дрейссены на раке не следует, конечно, представлять себе непрерывным, и он должен быть очень длительным, прежде чем она достигнет среднего, а тем более верхнего течения реки, так как панцири раков рано или поздно сбрасываются и необходимы повторные заселения других раков.<sup>23</sup> Тем не менее такой путь теоретически вполне допустим, и я склонен связывать доисторическое распространение дрейссены в Западной Европе именно с расселением за пределы Понтокаспия видов рода *Astacus*, может быть даже *A. astacus* или других, уже не живущих в этом бассейне.<sup>24</sup> Ископаемые остатки речных раков очень скудны, но в связи с вышесказанным обращает на себя внимание указание А. Н. Державина (1939а) на нахождение в отложениях северных частей Акчагыльского бассейна *A. leptodactylus* (или близкой к нему формы) одновременно с *Dreissena polymorpha*.

Исключительная способность дрейссены к распространению объясняется тем, что этот моллюск прикрепляется к любому сколько-нибудь стабильному субстрату, не нуждаясь ни в убежищах среди обрастаний, ни в материале для постройки домиков. Молодые дрейссены встречаются ре-

<sup>23</sup> Возможно, что скорость передвижения раков вверх по реке иногда и не так мала. Д. Е. Белинг (1925б) находил у Херсона раков, «обросших живыми баланусами», но последние могут жить лишь в мезогалинной зоне лимана, отдаленной от Херсона не менее чем на 40 км; значит, это расстояние рак должен был пройти за время, в течение которого баланусы не погибли. Правда, баланусы довольно долго (неделями) могут жить в пресной воде.

<sup>24</sup> Такой способ распространения дрейссены допускает и Энтц (Entz, 1943).

шительно везде. Кэрзушу (Cărgăușu и др., 1955) приводит изображение молодой дрейссены на сегментах метазомы дикерогаммара, а я находил их даже на панцире парамизис *Paramysis ullskyi*. Но, конечно, достигнуть зрелости дрейссена может только на таком крупном животном, как рак. Можно представить себе поселение дрейссены и на рыбах, но такие случаи неизвестны: по-видимому, этому здесь препятствует слизь.

На панцире раков, очевидно, распространяется и *Iphigenella acanthopoda*, расселившаяся тоже довольно далеко по Волге, почти до района Саратова, в Азовском бассейне в р. Берду.

Сказанное по отношению к дрейссене в значительной мере относится и к кордилофоре, которая часто поселяется на моллюсках и в том числе на самой дрейссене. Густые обрастания из кордилофоры были найдены также на панцирях «голландских» крабиков *Rhitropanopeus* в Таганрогском заливе (М.-Болтовской, 1958).

Пассивная миграция вполне возможна и для ракообразных, живущих в обрастаниях. К числу таковых относится безусловно *Corophium curvispinum* и *C. maeoticum*.

В обрастаниях живут также гаммариды *Pontogammarus obesus* и *P. crassus*, проникшие в среднее течение Днестра и на днепровские пороги.

А к т и в н а я миграция как расселение вида «под давлением» размножения и в поисках пищи и убежищ вверх по реке затруднена противодействием речного течения. Явной способностью двигаться в воде против течения при господствующих в равнинных реках скоростях обладают лишь проходные рыбы. Можно предполагать, что и бычки, и длиннопалый рак также способны двигаться против течения.

Выше я рассмотрел способы, с помощью которых многие каспийские беспозвоночные удерживаются в реках на течении.

Мы до сих пор не знаем, насколько велика способность разных форм бороться с течением, т. е. не можем выразить ее в цифрах скоростей. Было бы чрезвычайно интересно и важно провести эксперименты по этому вопросу. Но едва ли подлежит сомнению, что очень высокие скорости, возникающие в период паводка по всему руслу (у поверхности 1—2 м/сек., а у дна во всяком случае достаточные для влечения наносов и их взмучивания), непреодолимы для большинства перакарид. Период паводка для подвижной, не прикрепленной фауны рек — несомненно критический, особенно в среднем или в верхнем течении.

Но каспийские ракообразные переносят этот период и все-таки распространяются далеко вверх по реке несомненно активным способом.

Просматривая список каспийских обитателей среднего и верхнего течения рек, легко убедиться, что это главным образом формы псаммофильные, снижающие сносящее действие течения тем, что они зарываются в песок, или формы прибрежные, избегающие высоких скоростей стремля реки тем, что живут у самых берегов.

З а р ы в а ю щ и е с я в грунт — это псаммофильные мизиды *Paramysis ullskyi* и *P. baeri* и гаммариды *Pontogammarus sarsi*, *P. maeoticus* и *Stenogammarus*. Для распространения вверх по реке необходима непрерывность песчаной медали, как это видно по наличию псаммофильных рачков только в Волге и в Дону, где нет порогов. Но и в Дону, и в Волге среднее и верхнее течение не сплошь заселяется псаммофилами: *Paramysis ullskyi* в среднем течении Волги встречается в реке пятнами, «островами». В Дону обе мизиды также встречаются лишь в немногих местах. Это связано, конечно, с приуроченностью мизид к определенным гидродинамическим условиям. Очевидно, что их распространение вверх

по течению идет, так сказать, скачками, совершаемыми главным образом в периоды года (или даже годы) с пониженными скоростями течения. В периоды паводков резервациями мизид служат скорее всего более глубокие ямы русла, а не придаточные водоемы реки, отмирающие русла и старицы, в которых они быстро погибают после прекращения паводка.

Понтогаммары распределяются более равномерно, по крайней мере в системе Волги, где *P. sarsi* был (ниже Камы и в Нижней Оке) постоянным и руководящим компонентом биоценоза песков; это связано с тем, что они глубже зарываются в песок.

Прибрежные формы — это все остальные гаммариды, проникающие в среднее течение. Наиболее ярко выражено, как я показал (гл. II), прибрежное обитание у *Chaetogammarus ischnus* и *Dikerogammarus villosus*, которые занимают самый верхний ярус у уреза воды. Другой вид — *D. haemobaphes* не имеет такой явственной склонности к прибрежью, но отличается эвритопностью, которая позволяет ему легче, чем другим, сохраняться в придаточных водоемах реки, в которых он иногда встречается.

Все эти виды, конечно, распространяются вверх по течению в непосредственной близости от берега, где скорости почти совершенно отсутствуют. Этим объясняется то, что они не зависят от режима медиали и легко преодолевают пороги Днепра и Дуная. Видимо, имеет значение и подвижность рачков: малоподвижные понтогаммары *Pontogammarus obesus* и *P. crassus*, также встречающиеся в прибрежной зоне (кроме обрастаний), сильно отстают в распространении от хето- и дикерогаммаров. Но постепенно и они поднимаются вверх по реке, что показал, между прочим, С. М. Ляхов (1958) для Волги.

Из проникающих в среднее и верхнее течение корофиид *Corophium curvispinum* («форма Вундша»), относящийся к фауне и обрастаний, и прибрежных зарослей, обладает наибольшими возможностями и пассивного, и активного распространения.

В обрастаниях встречаются также *C. sowinskyi* и *C. robustum*, но это формы преимущественно медиальные. Следовательно, надо предполагать у этих видов активную миграцию. *C. sowinskyi* отличается большой эвритопностью, в частности эвриэдафичностью, и может распространяться по прибрежной полосе. Труднее понять, каким образом мог проникнуть так далеко вверх по рекам (по Дону на 1200 км, по Донцу на 700 км от моря) *C. chelicorne*, которого я никогда не встречал ни в обрастаниях, ни в прибрежной полосе на глубине менее 2 м.

Возможно, что распространение этих корофиид, заселяющих разные грунты, в том числе и пески, облегчается тем, что они строят себе на песчаных грунтах чехлики, которые представляют собою, конечно, тела более тяжелые, чем песчинки, и не так подверженные сносу течением.

Живущие в обрастаниях рачки *Pontogammarus obesus* и *P. crassus* также встречаются у берегов и могут распространяться по прибрежной зоне. Несомненно, к такому расселению способна и *Iaera*, которая благодаря своему уплощенному телу может, вероятно, противостоять довольно значительному течению.

Едва ли есть другие способы распространения, кроме тех, которые я здесь разобрал (перенос в обрастаниях судов, активное расселение по дну и у берегов реки). Хотя нельзя отрицать возможности переноса моллюсков и яиц птицами,<sup>25</sup> я думаю, что этот способ не играет существенной

<sup>25</sup> Факты переноса двустворчатых моллюсков водоплавающими птицами приводят многие, например Н. Шарлемань, которого цитирует В. В. Богачев (1924). Послед-

роли в расселении каспийцев. Если бы случаи переноса птицами происходили часто, мы имели бы весьма пеструю картину распространения числа видов вверх по реке и четко сложившейся одинаковой в разных реках «передовой группы» видов.

Высказывалось предположение о том, что в распространении ракообразных играют роль рыбы (Жадин, 1940б). Интересные опыты Б. С. Грезе (1923) показали, что из яиц пресноводных копепод (циклопид), прошедших через кишечник рыб, можно вывести взрослых рачков.

Распространение планктонной каспийской копеподы *Heteroscope caspia* в Дону, где она встречается гораздо выше дельты и особенно в Волге, где она встречается на огромном расстоянии, более 1000 км от устья, возможно только путем заноса ее яиц рыбами.<sup>26</sup> Сохранение в качестве реликта планктонной формы, даже при наличии опускающихся на дно зимних яиц, в условиях реки невероятно. Однако для перакарид такой способ распространения невозможен, так как их яйца, вынашиваемые в мариупольной полости, не имеют плотных оболочек и явно нестойки.

Еще более загадочно проникновение до Будапешта, на расстояние 1650 км от устья Дуная, *Limnomysis*. Эти мизиды не зарываются, не живут у уреза воды и в обрастаниях и держатся среди зарослей. Ниже я покажу, что предположение об их сохранении в качестве реликтов третичных морей не выдерживает критики. Приходится предположить, что их распространение было осуществлено с помощью судоходства. Может быть эти мизиды, очень интенсивно мигрирующие по ночам, попадали в живорыбные баржи или задерживались в густых водорослевых обрастаниях судов.<sup>27</sup>

Подводя итоги, мы можем сделать вывод, что в общем и целом активный способ расселения вверх по рекам является основным для каспийских видов, разве лишь за исключением дрейссены и кордилофоры; но и они могут заселять реки независимо от судоходства, хотя и значительно медленнее.

Все вышеприведенные факты ясно говорят о том, что наблюдаемая картина распространения каспийцев в реках и за пределами Понтоазова (Понтокаспия) есть картина динамическая, но ни в коем случае не статическая. То, что мы видим, это не конечный результат исторических и экологических условий, а какой-то момент в процессе распространения каспийских видов за пределы своего первоначального ареала, момент, соответствующий периоду 40—50-х годов XX в.

Если бы распространение каспийцев по рекам давно закончилось, оно было бы гораздо однообразнее. Между тем мы видим, что число каспийских видов вверх по течению сильно убывает и что некоторые виды в одних реках едва выходят за пределы дельт, а в других поднялись на сотни и тысячи километров. Очевидно, они находятся в разных точках пути продвижения вверх, успешность которого зависит от гидрологи-

---

ний приводит даже случаи нахождения мелких сферид на колючих летающих насекомых (плавунцов, водяных клопов).

<sup>26</sup> Только таким образом можно представить себе и проникновение в бассейн Среднего или Верхнего Днестра, в район Киева, копеподы *Calanipeda* (Сабаньев, 1932). Во всяком случае ее яйца, как и яйца *Diaptomus salinus*, явно не перевариваются в кишечниках молодых судака, как я неоднократно замечал при изучении питания последней.

<sup>27</sup> Все это относится и к *Diamysis pengoi*. Может быть, распространение этого вида облегчается благодаря мощным коготкам лапок перейоподов, отличающим ее от близкородственной *D. bahirensis*.

ческого режима и истории реки, и их распространение продолжается и в настоящее время.

Во времена Палласа и Гмелина, 150—200 лет тому назад, на заре исследований Понтокаспия распространение каспийской фауны по рекам (и за пределами Понтокаспия) было, очевидно, более узким.

Процесс распространения каспийской фауны, происходящий в порядке свойственного всем организмам стремления к расширению ареала, идет энергично на наших глазах, сопровождаясь, по всей видимости, частичным вытеснением или угнетением прежних (пресноводных) обитателей; можно сказать, что это не только «ингрессия», но и «агрессия».

Однако утверждая, что «сейчас мы присутствуем при активном и интенсивном расселении по системам рек морских животных, быстро расширяющих свои ареалы», Я. А. Бирштейн (1935, стр. 759) должен был оговориться, что в данном случае речь идет о животных, которых можно назвать морскими лишь по отдаленному происхождению.

Проблема проникновения каспийской фауны в реки не совпадает с проблемой проникновения морской фауны в пресные воды вообще. В настоящее время каспийская фауна в Понтоазове, как я показал, уже вполне приспособлена к пресной воде, и эта приспособленность выработалась еще в геологическом прошлом. А. Н. Державин (1924) справедливо замечает, что Пельзнер (Pelseneer, 1905), считающий понтоазовское побережье одним из главных районов проникновения морской фауны в пресные воды, рассуждает вне геологической перспективы.

Есть немало фактов, подтверждающих расширение ареалов каспийских видов в течение последних десятилетий. Они были сопоставлены мною недавно в специально посвященной этому вопросу статье (1957а), в которой я указывал, что есть некоторые основания предполагать и освоение отдельными каспийскими видами Черноморской акватории. Так, азовский понтогаммар *Pontogammarus maeoticus*, найденный в 1934—35 гг. Кэрэушу (Cărăușu, 1937а) в небольшом количестве к северу от дельты Дуная, а в 1946—1947 гг. оказавшийся уже постоянным, хотя и не массовым, элементом биоценоза прибрежного песка в Крыму (Мокиевский, 1949), в конце XIX в. здесь безусловно отсутствовал. В. К. Совинский не нашел ни одного экземпляра понтогаммара на всем протяжении от Евпатории до Керчи, несмотря на специальные поиски его в 1879, 1882 и 1892 гг. Столь же удивительно, что Совинский не нашел в Азовском и Черном морях *Cardiophilus*, ныне широко распространенного в этих морях, или что медуза меризия, найденная в 1895 г. А. А. Остроумовым (1896а) только в Азовском море, в 30—40-х годах была обнаружена в Черном, и в Средиземном. Но все же в этих случаях можно предполагать, что предыдущий исследователь случайно пропустил, не заметил данный вид. Однако так невозможно объяснить многочисленные факты расширения ареала каспийцев во внутренних водоемах.

Так, *Polypodium hydriforme*, долгое время (с 1885 г.) бывший известным лишь как паразит икры стерляди в Волге, к 40-м годам был постепенно найден и у других осетровых (осетра, шипа, севрюги), причем процент заражения им икры стерляди вчетверо возрос,<sup>28</sup> и затем этот паразит был обнаружен и в крупных реках Понтоазова (Райкова, 1957).

Мизиды *Paramysis ullskyi* (= *Metamysis strauchi*), в 1905 и 1914—1916 гг. найденная Д. Третьяковым (1908), а позже — А. Н. Державиным, Н. К. Декс-

<sup>28</sup> Не связано ли увеличение экстенсивности инвазии с уменьшением численности осетровых?

бах и С. Г. Лепневой (1921) в Волге выше Рыбинска и безусловно отсутствовавшая в Шексне, где ее специально искали, в 1955—1958 гг. оказалась очень распространенной в Шексне, в 150 км выше по течению (М.-Болтовской, 1960).

Корофиум (*Corophium curvispinum*) появился в 1933 г. в оз. Балатон, где его никогда не было и куда несомненно проник из Дуная по каналу Шио, причем очень быстро размножился там в массах (Sebestyen, 1934; Entz, 1943).

Дрейссена *Dreissena polymorpha* появилась в том же озере на год раньше корофиума. «Бугская» дрейссена *D. rostriformis bugensis*, обитавшая ранее только в Бугском лимане, в 1940 г. была найдена и в Днепровском лимане, а в 1941 г. — и в Днепровском водохранилище (Журавель, 1952, 1955а).

Появление мизиды *Limnomysis benedeni* в 1946 г. в такой хорошо изученной реке, как Дунай у Будапешта (Dudich, 1947), также невозможно объяснить тем, что ее до сих пор там не замечали, тем более, что позже Войнарович (Wojnarovich, 1954) обнаружил эту мизиду во многих местах по Дунаю на участке длиной более 200 км (1441—1683 км от моря).

Расселение вверх по реке (Волге) гаммариды *Pontogammarus obesus* между 20-ми и 50-ми годами доказывает С. М. Ляхов (1958).

Еще более яркие примеры идущего на наших глазах расселения каспийцев по речным и озерным системам можно привести для нескольких видов, распространившихся за пределы Понтокаспия, на чем я останавлиюсь ниже.

Вместе с тем, однако, наблюдается и исчезновение каспийских видов в некоторых реках, происходящее под влиянием их загрязнения или резкого изменения режима. Загрязнение Камы промышленными стоками, как показал В. В. Громов (1956), вызвало гибель в этой реке каспийских ракообразных, сохранившихся лишь в ее притоках и низовьях. В Волге у большинства амфипод в течение периода между 20-ми и началом 50-х годов встречаемость и численность понизились. В частности, понтогаммар *Pontogammarus sarsi*, ранее широко распространенный выше Оки, стал здесь редким видом (Ляхов, 1958). По-видимому, большую роль сыграли в этом отношении заморы в Волге в 1939—1940 гг., вызвавшие массовое вымирание оксифильных, в частности и каспийских, элементов.

Сокращение области распространения многих каспийских видов происходит и в эстуарных системах, где под влиянием сильных изменений солености и газового режима во многих дельтовых водоемах исчезают некоторые менее выносливые формы.

Сильное влияние на распространение каспийских форм в реках оказала и оказывает гидротехническая реконструкция рек Понтокаспийского бассейна. Этот вопрос следует рассмотреть подробнее.

#### ВЛИЯНИЕ ГИДРОТЕХНИЧЕСКОЙ РЕКОНСТРУКЦИИ РЕК НА РАСПРОСТРАНЕНИЕ КАСПИЙСКОЙ ФАУНЫ

На протяжении последних тридцати лет реки Понтокаспийского бассейна подверглись коренной реконструкции. В результате сооружения плотин на большинстве крупных рек Понтокаспия в пределах СССР возникли крупные водохранилища, очень сильно изменившие гидрологический режим и условия обитания фауны на большом протяжении реки. На Днепре в 1931—1932 гг. было построено Днепровское водохранилище, а в 1956 г. образовалось Каховское. На Дону в 1952 г. возникло Цимлян-

ское водохранилище, а на Днестре в 1955 г. — Дубоссарское. Цепь постепенно возникавших водохранилищ образовалась по всему течению Волги: Ивановское и Угличское — в 1936—1937 гг., Рыбинское — в 1941 г., Горьковское и Куйбышевское — в 1956 г., Сталинградское — в 1959 г.

Сооружение водохранилища сопровождается перегораживанием русла реки плотиной и превращением участка реки выше плотины в водоем озерного или полуозерного характера, слабопроточный или практически непроточный, за исключением верхней (хвостовой) части. В результате этого бывшее русло и часть затопленной реки должны покрываться иловыми отложениями. На распространение каспийской фауны это оказывает двойное влияние. Во-первых, плотина, загораживая русло реки, прекращает расширение ареала видов, распространяющихся вверх по реке, и препятствует нерестовой миграции проходных рыб. Правда, это препятствие не является абсолютно непреодолимым, так как для рыб делаются рыбоподъемные сооружения, а беспозвоночные могут, хотя и с большими затруднениями, чем ранее, проникать вверх по реке через плюзы.<sup>29</sup> Во-вторых, прекращение проточности и осаждение илов влечет за собой неизбежное ухудшение условий обитания основной массы каспийской фауны. Лито- и псаммофильные формы исчезают с бывшего русла. Часть их расселяется по новообразовавшемуся побережью, которое, однако (особенно в первые годы, когда идет распад наземной растительности), представляет для многих из них малоподходящий биотоп, а основная масса их вымирает. Выше по течению, где с постепенным «выклиниванием» созданного плотиной подпора вновь появляется течение и устанавливается речной режим, они сохраняются, и таким образом в распространении многих каспийских видов возникают своеобразные лакуны, пробелы. Но живущие выше водохранилища популяции каспийских видов продолжают расширять свой ареал вверх по руслу, если этому не препятствуют другие факторы (загрязнение и т. п.). Водохранилищная лакуна не останавливает этого процесса; но если в области затопления водохранилищем находилась верхняя граница захождения вида вверх по реке, его распространение приостанавливается.

Но при некоторых условиях водохранилище способствует распространению каспийских видов. Это имеет место тогда, когда водохранилищем затопляется порожистый участок реки. Пороги с их скалами и огромными скоростями для псаммо- и псаммопелофильных форм составляют совершенно непреодолимое препятствие, более серьезное, чем водохранилище. Если плотина сооружается так, что она отрезает и включает в состав водохранилища некоторый участок реки ниже порогов, то для обитавших в этом участке и не имевших возможности раньше подняться выше каспийских форм создаются условия для расселения, особенно — следуя по мелководной прибрежной зоне, причем даже с меньшими затруднениями, чем против течения по реке.

Некоторые каспийские формы в условиях водохранилища развиваются даже в большем количестве. Это относится особенно к дрейссене, которая в хорошо аэрированных верхних горизонтах на плотных субстратах развивается в массах, очевидно благодаря осветлению воды (осаждению минеральных взвесей) при одновременном поступлении питательного органического бактериодетрита. Благоприятные условия находят и при-

<sup>29</sup> Косвенные доказательства распространения вверх по плюзованной реке можно видеть на примере распространения по Шексне мизиды *Paramysis (Metamysis) ullskyi* (М.-Болтовской, 1960).

брежные, и фитофильные ракообразные, и для них обширные акватории водохранилищ могут стать «второй родиной», очагами массового развития.

Кроме того, превращение ранее несудоходного участка реки в судоходный, естественно, открывает возможность распространения вверх по реке видов, которые могут жить в обрастаниях судов.

Наиболее подробные сведения о влиянии сооружения водохранилища на каспийскую фауну реки имеются по отношению к Днепровскому водохранилищу, обладающему почти озерным режимом, водоему, длиной до 156 км и глубиной в приплотинном районе до 40—50 м.

Большие изменения, происшедшие в гидрологическом режиме, флоре и фауне затопленного участка Днепра, были описаны группой украинских гидробиологов (Свиренко, 1937; Журавель, 1934, 1937, 1941, 1950б; Берестов и Журавель, 1937; Берестов, 1941, и др.) и в работах В. И. Жади́на (1940б и др.).

До постройки плотины Днепрогэса, которая была сооружена в районе Кичкасской ямы, т. е. в 11 км ниже первого снизу порога — Вольного, в порожистой части, состоявшей из девяти порогов и имевшей общую длину до 66 км, по исследованиям Д. Е. Белинга (1928, 1931, 1939), обитало 10 видов каспийских беспозвоночных, но из них 3 понтогамма — *Pontogammarus robustoides*, *P. crassus*, *P. obesus* — встречались единично, преимущественно в районе самого нижнего порога.

После образования водохранилища, когда все пороги, оказавшись на глубине 10—35 м, стали быстро покрываться наносами, особенно илом, большая часть его дна заселилась пресноводной пелофильной фауной. Вся каспийская фауна оказалась оттесненной в прибрежные мелководные части водоема, причем некоторые виды при обследовании в 1934 г. были найдены лишь в единичных экземплярах или вовсе не были обнаружены. Зато дрейссена, встречавшаяся ранее на порогах лишь кое-где, быстро размножилась в огромных количествах, сначала в залитых балках и притоках, а потом и в основном водоеме, заселив преимущественно верхние горизонты дна и всевозможные субстраты. Из гаммарид *P. robustoides*, встречавшийся ранее единично, распространился по всему водохранилищу по прибрежной растительности и затопленной луговой траве и был найден уже и у Днепропетровска, т. е. в 19 км выше первого сверху порога. Наряду с этим в водохранилище появились новые каспийские элементы — мизиды, на порогах ранее отсутствовавшие. Мизиды, главным образом *Paramysis kowalewskyi*, *P. ullskyi*, ранее заселяли район Кичкаса вплоть до нижнего порога (Вольного), представлявшего для них непроходимую преграду. В 1934 г. мизиды встречались уже в мелководных частях водохранилища в 40 км выше прежнего предела распространения, а в 1935 г. были найдены почти у Днепропетровска, т. е. еще на 40 км выше. Широко расселился также и бычок *Benthophilus stellatus*; после 1937 г. в водохранилище была найдена и полихета *Hyrpania*, что доказывает, что она существовала в яме у Кичкаса до постройки плотины (Журавель, 1941). Очевидно, с судами в водохранилище проникла из Днепровско-Бугского лимана *Dreissena rostriformis* (Журавель, 1955а).

В период между 1941 и 1947 гг. водохранилище не существовало вследствие разрушения во время войны плотины Днепрогэс. Но в 1947 г. оно было восстановлено и заселение его каспийскими формами продолжалось: в 1958 г. в водохранилище был найден гидроид кордилофора (Журавель, 1959б), а затем и мизиды *Hemimysis anomala*. Последняя, до сих пор встречавшаяся только в море и в дельтах, по мнению Журавля (1959а), была занесена в водохранилище вместе с партией вселяемых рачков.



В Цимлянском водохранилище, возникшем на Среднем Дону в 1952 г., по данным Ц. И. Иоффе (1954), в первый же год его существования из обитавших ранее в русле Дона в количестве 12 видов каспийских беспозвоночных было найдено только 6 или 7.<sup>30</sup> Из них только дрейссена и амфиноды *Dikerogammarus villosus* и *Corophium curvispinum* (auct.) были широко распространены, а остальные [*D. haemobaphes*, *C. chelicorne*, *Gmelina* (?) и *Pontogammarus* sp.] встречались редко. Псаммофильные мизиды и гаммариды в сборах бентоса вообще не были найдены. Дикерогаммар и корофиум распространились по новому водоему широко, но главным образом на мелководьях и среди затопленной древесной и кустарниковой растительности в прибрежной зоне. Здесь они, так же как и дрейссена, в конце лета размножились в больших количествах.

В Каховском водохранилище, по данным Я. В. Ролла, Я. Я. Цееба и др. (Ролл и др., 1959), весной 1956 г., пока продолжалось затопление (начатое еще осенью 1955 г.), каспийская фауна широко распространилась по новому водоему, но к осени в связи с прекращением проточности и заилением мизиды и гаммариды отступили на мелководья. Однако в верхнем участке водохранилища, где весной сохранялись высокие скорости и каспийских форм почти не было, осенью они появились вслед за понижением скоростей и распространением илисто-песчаных грунтов. По всему водохранилищу распространилась также дрейссена.

В водохранилищах на Волге судьба каспийской фауны была такой же. В Куйбышевском водохранилище доминировавшие на песчаном русле Волги *Pontogammarus sarsi* и *Stenogammarus* исчезли уже к июлю 1956 г. (затопление началось в ноябре 1955 г.), но лито- и фитофильные дикерогаммары и *Pontogammarus obesus* встречались среди залитой растительности у берегов (М.-Болтовской, 1959в). Дрейссена на затопленной суше появилась уже в первый год, но лишь в последующие годы сильно размножилась.

Ниже я вернусь еще к вопросу об искусственном заселении водохранилищ каспийской фауной.

#### РАСПРОСТРАНЕНИЕ КАСПИЙСКОЙ ФАУНЫ ЗА ПРЕДЕЛАМИ ПОНТОКАСПИЯ

За пределами Понтоазовского и Каспийского бассейнов в настоящее время найдено уже немало каспийских рыб и беспозвоночных. Распространение их за пределы этих бассейнов могло идти и через реки, и морским путем. Речными границами Понтоазова, естественно, являются верховья Дуная, Днестра, Днепра и малоазиатских и болгарских рек с их притоками. Речные границы бассейна Каспия — это верховья Волги, Урала и других рек Каспия.

Верховья Волги и ее притоков граничат с верховьями рек Балтийского, Беломорского и Ледовитоморского бассейнов. Наличие каспийских элементов в бассейне Белого и Северного Полярного моря следует объяснить переходом из их системы Волги, но наличие их в бассейне Балтийском может быть результатом перехода и из системы Волги, и из системы Днепра, Днестра или Дуная. В бассейны же Средиземного моря и Атлантического океана каспийские виды могут проникнуть только из бассейна

<sup>30</sup> Иоффе указывает в их числе *Gmelina* sp. Вероятно, это в действительности какой-то из видов *Pontogammarus*, так как виды гмелии в Среднем Дону и вообще в среднем течении рек не встречались. Иоффе включает в число каспийцев *Diamysis mecznikovi* (= *D. pengoi*), которую я не отношу к этому комплексу.



рис. 36. Бассейн Азовского и Черного морей и его связь со сменными бассейнами.

Соединительные системы (каналы): 1 — Волго-Донская, 2 — Москва — Волга, 3 — Северо-Двинская, 4 — Мариинская, 5 — Огинская, 6 — Диспровско-Бугская, 7 — Огинская, 8 — Диспровско-Бугская

Дуная и малоазиатских рек. Отношения Понтоазовского бассейна к соседним и существующие между ними водные связи показаны на рис. 35.

Морской путь, по которому может идти распространение каспийской фауны, идет через Босфор в Мраморное море и оттуда через Дарданеллы в Эгейское и далее в Средиземное. Морской границей Понтоазовского бассейна обычно считается Босфор.

Мраморное море поэтому обычно относят не к Понтоазовскому, а к Средиземноморскому бассейну. Однако с зоогеографической точки зрения это, пожалуй, неправильно. Это маленькое море, более соленое, чем Черное, но все же опресненное его водами до солености около 24‰, содержит довольно значительное количество каспийских видов. В Мраморном море встречаются белуга, севрюга, бычки *Neogobius melanostomus*, *N. fluviatilis*, *Mesogobius batrachocephalus*, *Proterorhinus* (Сластененко, 1938б; Берг, 1948—1949). Можно считать, что все эти рыбы, обладая значительной эвригалинностью, проникают в Мраморное море из Черного.

Но так невозможно объяснить чрезвычайно интересные находки ряда каспийских видов в сильно опресненных и совершенно пресных озерах, лежащих около Мраморного моря: у его северных берегов — небольшие связанные с морем лиманы (Биюк-Чекмедже), у его южных берегов — довольно крупные озера Маньяс, Абулионд (Апольонт), Изник и Сапанджа (рис. 33). В этих озерах было обнаружено несколько каспийских рыб — шемая, вырезуб, сельди *Caspialosa caspia tanaica*, *C. brashnikowi macrotica*, бычки, найденные в Мраморном море, за исключением *Mesogobius batrachocephalus*, и, кроме того, *M. gymnotrachelus* (K. Kosswig u. F. Battalgi, 1943). Особенно интересно нахождение в пресном мелководном (до 4 м) оз. Абулионд тюльки, описанной сначала как новый эндемичный вид *Clupeonella muhlisi* (Woltereck, 1934; Neu, 1934).

В дальнейшем А. Н. Световидов (1941) показал, что *C. muhlisi* совпадает с живущей в Абрау *C. abrau*. От этого находка не становится менее интересной; напротив, возникает предположение о сходном и, может быть, одновременном происхождении озер Абрау и Абулионда как реликтовых, оставшихся от трансгрессии Понтоазова, происходившей до соединения его со Средиземным морем. Но отсюда следует, что во время этой трансгрессии Мраморное море составляло одно целое с Черным, что, впрочем, и не отрицается геологами для некоторых эпох. Хотя Абулионд соединяется ныне с Мраморным морем речкой, проникновение в него *Clupeonella* из моря невозможно, так как виды этого рода не живут даже в открытом Черном море. В этом же озере была найдена и мизиды, определенная позднее Бэческу (Băcescu, 1955) как *Limnomysis benedeni*. В другом озере — Сапанджа была найдена каспийская копепода *Heteroscore caspia* (Рылов, 1930). Позднее Коссвиг (Kosswig, 1954) обнаружил в этом озере, как он пишет, «богатую сарматскую фауну беспозвоночных». К сожалению, он не указывает видов, а проводит только названия родов: *Dikerogammarus*, *Corophium*, *Mesomysis*, *Paramysis*, *Dreissena*.

Таким образом, Мраморное море и окружающие его водоемы с достаточным основанием можно отнести к Понтоазовскому бассейну. Они представляют собою один из очагов каспийской фауны, может быть и довольно богатый, но пока крайне слабо изученный.

Но к этому бассейну нельзя уже относить озера юго-западной части Малой Азии, близкие к Эгейскому и Средиземному морям или даже связанные с ними, и р. Марицу, впадающую в Эгейское море. В этих водоемах также были найдены некоторые каспийские виды. Нахождение се-

врюги и бычка-цуцика *Proterorhinus* в р. Марице (Берг, 1948—1949) и пузанка *Alosa Caspialosa caspia* в устье этой реки и в Эгейском море (Световидов, 1957) можно объяснить проникновением их из Мраморного моря. Но в пресных озерах Анатолии — Бейшехир, Ишикли были найдены олигогалинные каспийские формы — дрейссена, *Limnomy-sis*, *Paramysis lacustris turcica* (= *P. kowalewskyi turcica*, Kosswig u. Battalgie, 1943; Băcescu, 1948в, 1955). Еще более любопытно нахождение в оз. Ишикли нового вида мизиды, описанного Бэческу (Băcescu, 1948в) как новый вид *Paramysis kosswigi* — близкий, но не совпадающий с *P. lacustris* (= *P. kowalewskyi*).

Чрезвычайно интересны находки несомненно каспийских амфипод в бассейне Эгейского моря. Караман (Karaman, 1931) обнаружил в Македонии, в районе Салоник, гаммариду, которую назвал *Ostiogammarus spandli*; позднее Шелленберг (Schellenberg, 1944, 1951) показал, что этот вид следует относить к каспийскому роду *Dikerogammarus*, и сам описал еще один вид из Греции, из района Фив, относящийся, по его мнению, к каспийскому роду *Pontogammarus* и названный им *P. boeoticus*.<sup>31</sup>

Но менее интересна находка в восточной части Малой Азии. В озере Гёльджик, высокогорном (на высоте 1219 м), с «пресной на вкус» водой, Шпандль (Spandl, 1924в) обнаружил полифемиду, очень близкую к каспийским видам рода *Evadne*, особенно *E. macotica*, но не совпадающую с ним, которую и описал как новый вид *E. lacustris*.

В виду значительной отдаленности оз. Гёльджик от ближайшего морского берега (от черноморского — более 200 км), здесь очень трудно предполагать такое же происхождение, как и для каспийских элементов в Абрау и Абуллонде. Но и Шпандль (Spandl, 1924в), и А. Л. Бенинг (1941а) полагают, что все-таки полифемиду из оз. Гёльджик следует рассматривать тоже как реликт (подобно полифемидам из оз. Чалкар), хотя и более древнего происхождения. Оз. Гёльджик относится не к Понтоазовскому бассейну, а к бассейну Персидского залива, так как оно лежит у верхнего течения Евфрата. В озерах бассейна Евфрата, по Н. Андрусову (1897), найдена и дрейссена.

Все эти факты говорят о существовании определенных связей водоемов Малоазиатской суши с Понтоазовским или Понтокаспийским бассейном. Однако эти связи, очевидно, относятся к отдаленному прошлому, о чем говорит наличие особых видов, относящихся к эндемичным понтокаспийским родам, но заметно отличающихся от всех известных в Понтокаспии видов.

Подробное исследование пресных водоемов, окружающих Мраморное море и расположенных в Малой Азии и у западного побережья Эгейского моря, сулит много нового и представляет выдающийся зоогеографический интерес. Заметим, что «понтоткаспийское влияние» распространяется очевидно недалеко в глубь Балканского полуострова, так как фауна озер Преспа и Охрида, при всем своем глубоком своеобразии, как известно (Stanković, 1931), лишена каспийских элементов, если не считать давно проникшей и в другие бассейны дрейссены.<sup>32</sup>

<sup>31</sup> Караманом (Karaman, 1931) в верховьях одной речки, впадающей в Саву (бассейн Дуная), был найден еще один новый вид гаммарид — *Gammarus kusceri*, отнесенный им позже (Karaman, 1953) к новому роду *Jugogammarus*. Шелленберг находит сходство этого рода с каспийскими *Ponto*-и *Dikerogammarus*, но Караман считает его родственником байкальской *Brandtia*.

<sup>32</sup> Вместе с тем нельзя отрицать существования каких-то связей между Охридой и Каспием, выражающихся в систематической близости губок и брюхоногих (пиргулид).

Несколько каспийских видов найдено и в Средиземном море: белуга, севрюга, кордилофора и меризия. Относительно последней я уже говорил выше (стр. 44). Если найденная в солоноватых лагунах Средиземного моря (и даже в Атлантическом океане?) медуза-меризия действительно совпадает с понтоазовской, то она, конечно, могла проникнуть туда только морским путем.

Распространение белуги и севрюги в сторону Средиземного моря плло, вероятно, также морским путем, через Мраморное море. Эта возможность, вообще говоря, есть и у других рыб, живущих постоянно в открытых частях Черного моря. Пути миграции для них открыты, но весь вопрос в том, какова верхняя граница солености, которую они выносят. Проходные рыбы для акклиматизации в Средиземном море, конечно, должны еще найти вход в соответствующие реки; и мы знаем, что адриатические белуга и севрюга входят в р. По (Берг, 1948—1949).

Возможно, что и гидроид кордилофора распространился тоже морским путем, особенно в стадии менонты.

По Роху (Roch, 1924), кордилофора к 1924 г. была распространена уже почти по всему миру, в том числе и в Австралии и в Америке, но везде небольшими очагами в районах солоноватых вод, причем почти исключительно в точках, посещаемых судами. Но вполне возможен был занос кордилофоры в Балтийский бассейн и с судами Каспийского бассейна через Волгу и Мариинскую систему, а позже и из бассейна Днепра.

Можно не сомневаться в том, что судоходство является важнейшим фактором в расселении кордилофоры; отсюда понятно, что с развитием человеческой культуры ее распространение должно было во много раз расшириться. Возможно, что до появления первых финикийских или египетских судов в Черном море кордилофора не выходила за его пределы, а в западноевропейских морях появилась лишь с развитием международных торговых сношений. По А. А. Остроумову (1902), этот гидроид был найден в Западной Европе впервые в 1816 г. (Альманом в Швеции), в 1843 г. появился в Ирландии и распространялся вообще на наших глазах.

Распространение кордилофоры действительно продолжается и ныне. Не так давно она появилась у западных берегов Северной Америки, где ранее не встречалась (Hand a. Gwilliam, 1951) и в верхнем течении Нила (Rzoska, 1949).<sup>33</sup>

В связи с этим я нахожу не вполне убедительным предположение Тихого (1916), подтвержденное Л. А. Зенкевичем (1940а), что меризия и кордилофора, найденные в египетском оз. Курун, суть реликты простиравшегося до Египта плиоценового моря, один из заливов которого, отделившись, образовал оз. Мерис — предшественник современного Куруна.

Учитывая сказанное, не будет ли проще предположение, высказанное еще В. М. Рыловым (1922) по отношению к кордилофоре, что оба вида были

---

Более отчетливо намечаются связи Каспия с Байкалом, выражающиеся в сходстве нескольких групп, в том числе даже гаммарид (Верещагин, 1940). Однако эти связи относятся к очень отдаленному геологическому прошлому, вероятно к третичному периподу.

<sup>33</sup> В связи с этими фактами наличие кордилофоры в оз. Курун (в древности называвшемся Мерис) в Египте, мне кажется, лучше объяснить, как это сделал В. М. Рылов (1922), завозом ее с судами XII династии египетских фараонов, а не тем, что она сохранилась, как и меризия, с третичной эпохи в виде реликта Тетиса или его производных (Тихий, 1916; Зенкевич, 1940а). Но Курунскую меризию, образующую особый вид (*Moerisia lyonsi*), можно рассматривать в качестве такого реликта.

завезены в солоноватое оз. Мерис судами XII династии египетских фараонов?

Пять видов — дрейссена, стерлядь, длиннопалый рак и амфиподы *Chaetogammarus ischnus* и *Corophium curvispinum* обитают в настоящее время в верховьях рек Понтоазовского бассейна и Волги, и пути их переселения в другие бассейны следует искать на водоразделах между ними, а не в море, тем более, что все перечисленные виды не проникают или почти не проникают даже в мезогалинные воды Понтоазова.

Для достигшего верховьев реки ракообразного или рыбы канал, соединяющий эту реку с другой, уже не должен представлять затруднения при переселении.

Факты, относящиеся к распределению некоторых из этих форм, подтверждают значение искусственных соединений между бассейнами Понтоазовским и Балтийским.

Дрейссена *Dreissena polymorpha*, известная «странствующая ракушка», один из самых популярных моллюсков, как известно, в настоящее время широко распространена в пресных водах Европы, относящихся к бассейну Балтийского моря, Атлантического океана и отчасти Средиземного моря, и во многих местах развивается в массах, принося серьезный вред гидротехническим и водопроводным сооружениям.

Н. И. Андрусов (1897) и А. С. Скориков (1903) показали, что этот вид, как и другие виды этого рода, является автохтоном Понтокаспия, распространившимся по Европе в самом недалеком прошлом, а именно в начале XIX в. Описанный впервые П. Палласом (1770—1773) из Каспия, он был обнаружен через пятьдесят лет, в 1824—1826 гг., в Германии, Англии (в р. Темзе), Голландии (в Рейне), а в течение 30—40-х годов XIX в. появился во многих странах Западной Европы.

Для дрейссены характерно, как пишет Тинеманн (Thienemann, 1950), «взрывообразное» (explosionsartige) появление — внезапное с быстрым нарастанием численности в течение ближайших двух-трех лет. Это наблюдалось и при заселении дрейссеной новых районов в пределах Понтоазовского бассейна, как например оз. Балатон и других водоемов. После вспышки первых лет часто следует падение численности, а в некоторых случаях даже исчезновение.<sup>34</sup>

Почти все авторы связывают распространение дрейссены за пределы Понтокаспия с переносом моллюска на судах или плотках через искусственные каналы.

Перенос в Англию через Ламанш и от одного эстуария к другому в океанской воде предполагал бы высокую эвригалинность, дрейссене не свойственную; при краткости пути гораздо вероятнее перенос ее вне воды, так как она свободно выдерживает воздушную среду в течение многих часов (и даже более суток).

Но до сих пор точно не установлен географический путь проникновения дрейссены в Балтийский бассейн. По А. Скорикову, он шел через Мариинскую систему (от бассейна Шексны к Онежскому озеру) или через Тихвинский канал (от бассейна Мологи к Ладожскому озеру). Однако в Ладожском и Онежском озерах дрейссены нет; вообще на севере этот моллюск уживается плохо, в Финляндии и северных частях Балтийского моря отсутствует; в Сев. Двину дрейссена, правда, проникла, но в настоя-

<sup>34</sup> Впрочем, такая вспышка наблюдается и при появлении других каспийских (и не только каспийских) форм в новых водоемах и вообще характерна для начального периода жизни акклиматизированного животного в новом местообитании (Зенкевич, 1940б).

щее время встречается редко, как и в Шексне.<sup>35</sup> Шлеш (Schlesch, 1931), И. Ф. Овчинников (1933) и Н. К. Дексбах (1935) указывают на возможность переселения дрейссены в Западную Европу из бассейна Днепра. Шлеш высказал предположение, недавно поддержанное Одебрехтом (Odebrecht, 1957), что переход моллюска произошел по каналу Огинского, соединяющему р. Ясельду, приток Припяти (в которой дрейссена очень распространена), с р. Шера, притоком Немана. Последний не только впадает в Балтийское море, но еще связан каналом (Августовским) с системой Вислы, а та другим каналом — с Одером. Канал Огинского был открыт в 1803 г., и после этого года могло начаться распространение дрейссены по рекам Западной Европы. Овчинников считает очень вероятным перенос дрейссены из бассейна Березины (приток Днепра) в бассейн Западной Двины в районе г. Лепель (где речки и озера обоих бассейнов подходят очень близко друг к другу) вместе с лодками и орудиями рыболовства (сетями) при перевозке их из одного водоема в другой.

Но, как я показал выше, судоходство и вообще человек не являются единственным средством распространения дрейссены. Палеонтологические данные неопровержимо доказывают, что дрейссена еще в доисторическое время была в средней и верхней Волге и даже в Западной Европе. Раковины дрейссены были найдены в отложениях последней ледниковой или межледниковых эпох в Волге у Рыбинска (Новский, 1959), в Белоруссии близ истоков Березины (Овчинников, 1933) и, наконец, в районе Клайпеды, т. е. в бассейне Балтийского моря. На этом основании В. И. Жадин (1946а) считает, что в Германии дрейссена сохранилась как реликт еще с третичного времени и пережила там ледниковый период или проникла туда в иольдиевое время. Однако Гамс (Gams, 1929), рассматривая историю Балтийского моря, пишет, что хотя дрейссена появилась еще в его бассейне интергласциально, но впоследствии исчезла, а затем была вторично занесена после 1800 г. судами из русских рек.

Конечно, сохранение дрейссены в Западной Европе с доисторических времен невероятно. Одебрехт (Odebrecht, 1957) подчеркивает, что моллюски пресных вод Германии и Англии были уже хорошо исследованы во второй половине XVIII в. и дрейссена в то время безусловно отсутствовала. Действительно, невозможно себе представить, учитывая крупные размеры этого моллюска и склонность его к массовому развитию, как он мог оставаться незамеченным до середины 20-х годов XIX в.

Переход дрейссены в Западную Европу в межледниковые эпохи мог осуществляться через водные сообщения между верховьями рек разных бассейнов, несомненно широко распространенные в периоды таяния ледников. Переселение могло происходить при помощи целагических личинок, увлекаемых течениями, которые в водораздельных водоемах могли быть разного направления.

Амфипода *Corophium curvispinum* G. Sars, о систематическом положении которой я уже говорил, в настоящее время тоже очень широко распространена в Западной Европе. Открытая впервые Вундшем (Wundsch, 1912) в Мюггельском озере около Берлина, она была позже обнару-

<sup>35</sup> В Волге выше Ярославля дрейссена встречалась еще давно, 90 лет тому назад (Сабаньев, 1880), но в очень небольшом количестве, как и в настоящее время. В Рыбинском водохранилище дрейссены очень мало везде, за исключением самого южного Волжского плеса. Интересно, что в расположенном выше по Волге Угличском и Ивановском водохранилищах, а также в Учинском дрейссена развивалась в больших количествах, но не сразу, а через 8—10 лет после их образования, причем в Учинском ее массовое размножение наступило внезапно (Фейгина, 1950; Соколова, 1959).

жена им же (Wundsch, 1915) в массовых количествах во многих германских озерах и по всему нижнему Одеру, затем Зелиго (Seligo, 1920) в прибрежной зоне р. Вислы и другими авторами во всех реках Балтийского и Атлантического бассейнов от Немана до Эльбы (Schellenberg, 1942).

Позднее этот рачок был найден Кроуфордом (Crawford, 1937) и в одной реке в Англии. Несомненно, что распространение этого вида быстро расширялось и продолжает расширяться. Вундш (Wundsch, 1915) считает, что он проник после 1900 или даже 1910 г. из бассейна Днепра через Припять и каналы (Огинского и Днепро-Бугский), соединяющие ее с Зап. Бугом и Неманом.

Во всяком случае в водах Пруссии до 1912 г. он безусловно отсутствовал, а к 1915 г. стал массовой формой в озерах и речках. Вундш приводит для иллюстрации быстроты расселения этого рачка факт активного заселения им канавы длиной 0.8 км (в том числе 100 м подземного течения, в трубе) в течение одного лета. Что помогло корофиуму вселиться в Балтийский бассейн именно после 1910 г. — неизвестно, но в его распространении судоходство также может играть важную роль, что доказывается нахождением этого рачка в обрастаниях судов.

Еще более широко распространен длиннопалый речной рак *Astacus leptodactylus*. В настоящее время он заселяет огромную область от Югославии, Венгрии и бассейна Балтийского моря на западе до бассейна Белого моря и Иртыша на севере и востоке, причем распадается на пять географических форм, или подвидов (Бирштейн и Виноградов, 1934). Расселение рака в другие бассейны, как писал еще К. Ф. Кесслер (1874а), шло главным образом по искусственным каналам, но параллельно с этим неоднократно производилась и его намеренная перевозка и акклиматизация (например, в бассейне Оби).

Известно, что этот вид везде в случаях встречи с широкопалым «благородным» раком *A. astacus* вытесняет его из водоема. Последний обитает в Западной Европе, а в пределах СССР только в Балтийском бассейне, в том числе в Финляндии, где длиннопалый отсутствует, и в некоторых речках и озерах верховьев Днепра.

Факт вытеснения его длиннопалым раком является, по-моему, лишним подтверждением того, что каспийские формы при столкновении с пресноводными оказываются сильнее.

Гаммариды *Chaetogammarus ischnus* найдена была впервые вне пределов Понтокаспия около 30 лет тому назад Яроцким и Демьяновичем (Jaroski et Demianowicz, 1931), которые обнаружили этого рачка в Висле, где он населяет в больших количествах прибрежную зону реки по крайней мере на протяжении около 400 км. Авторы считают, что этот вид мог проникнуть из бассейна Днепра через Припять и Днепро-Бугский канал в Зап. Буг или из притоков Днестра в притоки Сана упомянутым выше путем, причем находят возможным пассивный перенос его судами. Я думаю, однако, что для этого хетогаммара, живущего в прибрежной зоне и у самого уреза воды, вполне возможно активное расселение. До сих пор этот вид в других частях Балтийского бассейна не найден, но можно ожидать появления его и в других реках.

Стерлядь, известная из бассейнов Ладожского и Онежского озер, Белого моря (Сев. Двина) и Северного Ледовитого океана (Обь, Енисей) (Берг, 1948—1949; Остроумов и Огурцов, 1954, и др.), могла распространяться активной миграцией через каналы из бассейна Волги. А. С. Скориков (1903) считает несомненным, что стерлядь проникла в Сев. Двину из Камы через Северо-Екатерининский канал, связывавший Сев. Кельтму



с р. Джуричь (притоком Южн. Кельтмы) и функционировавший между 1822 и 1838 гг. По этому каналу, по мнению Скорикова, в Сев. Двину перешли и дрейссена, и длиннопалый рак. Но нахождение лучей грудного плавника стерляди в неолитических остатках в бассейне Белого моря, относящихся ко времени приблизительно около 2000 лет до нашей эры (Никольский, 1943), по Л. С. Бергу (1945), свидетельствует о проникновении стерляди и других рыб в Беломорский бассейн еще в одну из теплых послеледниковых эпох, возможно — через упоминавшуюся выше озерную систему. Распространение стерляди в реках Сибири можно объяснить происходившим в четвертичное время сильным опреснением Северного Полярного моря, способствовавшим, по Л. А. Зенкевичу (1933), выработке особого комплекса эвригалинных и олигогалинных ракообразных и рыб; при последовавшем потом осолонении стерлядь вместе с этим комплексом переместилась в эстуарии и реки.

Очевидно, вместе со стерлядью в Сев. Двину проник и полиподий.

Принимая за каспийскую форму белоглазку *Abramis sapa*, мы должны допустить, что ее единственное нахождение за пределами Понтокаспия, в оз. Ильмень, также объясняется переходом через каналы Марининской или Тихвинской системы.

Можно предполагать, что и рак, и обе амфиподы (и, может быть, какие-нибудь другие формы) также проникали в Беломорский и Балтийский бассейны в межледниковые эпохи, подобно дрейссене и стерляди; но все они, за исключением стерляди, каким-то образом успевшей пробраться далеко в сибирские реки, вымерли при последующем оледенении.

Совершенно загадочным остается нахождение у атлантических берегов Северной Америки полихеты *Hypaniola grayi*, о котором я упоминал выше. До этой находки род *Hypaniola* был эндемичным для Понтокаспия и содержал один лишь вид *H. kowalewskyi*. Последний строго ограничен в своем распространении только Каспием и крупными эстуариями Понтоазова, никогда не встречается в Черном море и явно неспособен ни к активной миграции вверх по рекам, ни к пассивной — в обрастаниях. Но тщательное описание Петтибон (Pettibone, 1953), по-видимому, не оставляет сомнения в принадлежности найденной ею полихеты к роду *Hypaniola*.

Таким образом, в настоящее время известно 20 видов, принадлежащих к каспийскому комплексу и встречающихся за пределами бассейнов Черного и Азовского (с Мраморным) и Каспийского морей, а также бассейна Аральского моря. Из них 6 — *Hypaniola grayi*, *Pontogammarus boeoticus*, *Dikerogammarus spandli*, *Paramysis kossuigi* и, может быть, *P. lacustris turcica* и *Evadne lacustris* — представляют собою особые виды или подвиды, которые можно рассматривать как следы более широкого распространения фауны каспийского типа (понтической) в прошлом. Остальные 14 совпадают с ныне живущими в Понтокаспии и перешли в соседние бассейны или открытой морской дорогой, или через временные сообщения между верховьями разных речных систем, или через искусственные каналы. Некоторые из них на наших глазах переселились в другие бассейны или расширяют в них свои ареалы, причем их распространение в ряде случаев шло и идет, очевидно, и без участия человека. Есть основания ожидать перехода в смежные бассейны, по крайней мере в Балтийский, наиболее тесно связанный с понтоазовским, и других каспийских форм, населяющих верхнее и отчасти среднее течение Днепра, Днестра и Дуная. Такими «кандидатами на ингрессию в Балтику» являются прежде всего гаммариды *Dikerogammarus*, *haemobaphes* и особенно *D. villosus*,

изопода *Iacra sarsi*, бычки *Neogobius fluviatilis*, *Proterorhinus*, стерлядь, а может быть, и псаммофильные понтогаммар и мизиды *Paramysis ullskyi*.

Последняя в настоящее время уже приближается к Белому озеру, лежащему между бассейнами Волги и Балтийским.

Через море очень возможно также выселение за пределы Понтоазовского бассейна еще некоторых эвригаллиных рыб (бычков, сельдей, осетра).

Все сведения о распространении каспийских видов за пределами Понто-каспийского бассейна сведены в табл. 12.

Таблица 12

Каспийские виды, встречающиеся за пределами Понтокаспия и Арала

Вид	Местонахождение
<i>Cordylophora caspia</i> Pall. . . . .	Бассейны всех трех океанов.
<i>Moerisia maeotica</i> (Ostr.) . . . . .	Бассейн Средиземного моря.
<i>Polypodium hydriforme</i> Uss. . . . .	Сев. Двина.
<i>Hypaniola grayi</i> Pett. . . . .	Бассейн Атлантического океана (Сев. Америка).
<i>Victorella pavidia</i> Kent. . . . .	Бассейн Средиземного моря, Атлантического и Тихого океанов.
<i>Dreissena polymorpha</i> Pall. . . . .	Бассейн Атлантического океана, Балтийского, Белого и Средиземного морей.
<i>Evadne lacustris</i> Spandl . . . . .	Оз. Гельджик, бассейн Евфрата.
<i>Pontogammarus boeoticus</i> Schell. . . . .	Озеро в Греции, бассейн Эгейского моря.
<i>Dikerogammarus spandli</i> (Kar.) . . . . .	Озера в Македонии, бассейн Эгейского моря.
<i>Chaetogammarus ischnus</i> Stebb. . . . .	Реки бассейна Балтийского моря.
<i>Corophium curvispinum</i> g. Sars. . . . .	Бассейн Балтийского моря и Атлантического океана.
<i>Paramysis lacustris</i> (= <i>P. kowalewskyi</i> )	
<i>turcica</i> (Cz.) . . . . .	Оз. Бейшехир (Малая Азия).
<i>P. kossigi</i> Băc. . . . .	Оз. Ишикли (Малая Азия).
<i>Astacus leptodactylus</i> Esch. . . . .	Бассейны Балтийского, Белого морей и р. Оби.
<i>Huso huso</i> (L.) . . . . .	Средиземное (Адриатическое) море, р. По.
<i>Acipenser stellatus</i> Pall. . . . .	Средиземное (Адриатическое) море, р. По, р. Марица.
<i>A. ruthenus</i> L. . . . .	Озера Ладожское, Онежское, бассейн Белого моря и рек Сибири.
<i>Alosa (Caspialosa) caspia</i> ssp. . . . .	Р. Марица, бассейн Эгейского моря.
<i>Abramis sapa</i> (Pall.) . . . . .	Оз. Ильмень, бассейн Балтийского моря.
<i>Proterorhinus marmoratus</i> Pall. . . . .	Р. Марица, бассейн Эгейского моря.

В эту таблицу не включены, однако, виды, встречающиеся в Аральском море.

Фауна Аральского моря представляет одну из зоогеографических загадок. Хотя я не собираюсь разрешать трудную проблему происхождения фауны этого своеобразнейшего водоема, я не могу обойти ее совсем, так как вопрос о фауне Арала по существу входит в вопрос о распространении каспийской фауны за пределами Понтокаспия.

Как показали еще В. В. Богачев (1922) и А. Н. Державин (1924), Аральское море не может быть включено в Каспийскую провинцию.

Вместе с тем Аральское море занимает все-таки особое положение и содержит в себе значительную группу каспийских видов, наличие которых несомненно указывает на его связь в прошлом с Каспием.

Как известно, все Аральское море заселено также видами пресноводными или пресноводного происхождения: *Tendipes*, *Procladius* и другие тендипедиды, олигохеты из широко распространенных видов наидид и тубифицид (Грабье, 1936), личинки ручейников, диаптомиды и др. Кроме того, в Арале есть несколько видов явно средиземноморского происхождения — мшанка *Bowerbankia imbricata* ssp. *uralensis*, моллюски *Cardium edule* и *Hydrobia ventrosa* (?) и широко распространенные солоноватоводные формы, как остракода *Cyprideis litoralis* и др. Аральского лосося *Salmo trutta aralensis* можно признать за представителя арктической фауны.<sup>36</sup>

Среди всей этой генетически разнородной фауны каспийские виды играют важную роль, составляя значительную, а иногда и большую часть биомассы бентоса.

Состав каспийского комплекса в Арале, по существующим литературным данным (Берг, 1908, 1948—1949; Мейснер, 1908; Беклемишев, 1922, 1923б, 1927б, 1953; Viets, 1928; Бенинг, 1934; Боруцкий, 1952; Хусаинова, 1957, 1959; Райкова, 1957; Абрикосов, 1959а), представляется в следующем виде.

Гидроидные	Ракообразные
1. <i>Polypodium hydriforme</i> Uss.	17. <i>Cercopagis pengoi</i> Ostr.
	18. <i>Evadne camptonyx</i> G. Sars.
	19. <i>E. anonyx</i> G. Sars
	20. <i>Limnocletodes behningi</i> Bor.
	21. <i>Pontogammarus aralensis</i> Ul.
Турбеллярии	Паукообразные
2. <i>Haplodiscus agilis</i> Bekl.	22. <i>Copidognathus oxianus</i> Viets.
3. <i>Promonotus orientalis</i> Bekl.	
4. <i>Microdalyellia bergi</i> Bekl.	
5. <i>Byrsophlebs geniculata</i> Bekl.	
6. <i>Beklemischeviella contorta</i> (Bekl.) A. Luther	
7. <i>Koinocystis relictia</i> Bekl.	
8. <i>Phonorrhynchoides flagellatus</i> Bekl.	
9. <i>Kirgisella forcipata</i> Bekl.	
Трематоды	Моллюски
10. <i>Dactylogyrus propinquus</i> Bych.	23. <i>Dreissena polymorpha</i> v. <i>polymorpha</i> Pall.
11. <i>D. chalcaburni</i> Bych.	<i>D. p. pallasii</i> Andr.
12. <i>D. mallaеus</i> Linst.	24. <i>D. caspia</i> Eichw.
13. <i>D. kulwieci</i> Bych.	25. <i>Adacna vitrea</i> v. <i>minima</i> (Ostr.)
	26. <i>Theodoxus pallasii</i> Lind.
	27. <i>Hydrobia grimmi</i> W. Dyb.
Мшанки	Рыбы
14. <i>Victorella bergi</i> Abr.	28. <i>Acipenser nudiventris</i> Lov.
	29. <i>Abramis sapa bergi</i> Bel.
Нематоды	30. <i>Chalcaburnus chalcoides aralensis</i> (Berg)
15. <i>Adoncholaimus aralensis</i> Fill.	31. <i>Pungitius platygaster</i> (Kessl.)
16. <i>Oncholaimus</i> sp.	

<sup>36</sup> Живущая в Арале турбеллярия *Beklemischeviella contorta* близка к каспийской *B. brevistyla*, но обе близки к обитающему в Балтийском море виду этого рода. Поэтому не исключено, что этот вид, как и живущий в Каспии, имеет арктическое происхождение (Беклемишев, 1953; Ах, 1959); но пока я оставляю его в составе каспийского комплекса Арала.

Из 31 вида для Аральского моря эндемичными являются *Victorella bergi*, нематоды, большинство турбеллярий.<sup>37</sup>

Однако В. Н. Беклемишев считает, что турбеллярии Арала, имеющие вообще каспийский характер, будут найдены в дальнейшем и в Каспии; 2 вида действительно уже найдены там. Вероятно, это относится и к нематодам.

По поводу *Victorella bergi* Г. Г. Абрикосов (1959а), описавший этот вид, пишет, что хотя эта мшанка — аральский автохтон, она морфологически ближе не к каспийской *V. pavidus*, а к восточно-азиатским видам этого рода.

В остальных группах фауны мы не находим в Арале ни одного эндемичного вида. Есть только аральские подвиды — шемаи, белоглазки, адакны и дрейссены. Долго считалась отдельным видом *D. pallasii*, но еще В. В. Богачев (1932) выразил сомнение в ее самостоятельности, Н. З. Хусаинова (1957) высказала предположение, что эта дрейссена — гибрид двух других видов дрейссен, а Б. М. Логвиненко и Я. И. Старобогатов (1959) признали ее за подвид *D. polymorpha*.<sup>38</sup>

Таким образом, эндемизм у аральской фауны каспийского типа выражен очень слабо, не больше, если не меньше, чем у Понтоазовской. Этим Арал, несмотря на свою полную отрезанность и значительную удаленность от Каспия, отличается от озер Малой Азии и Эгейского побережья (и даже, может быть, от озер побережья Черного моря).

Бросается в глаза не только бедность, но и своеобразие видового состава каспийской фауны в Арале. Обилие турбеллярий, конечно, объясняется тем, что их исследовал В. Н. Беклемишев, и, возможно, что в Понтоазове каспийские турбеллярии не менее многочисленны.

Ряд видов, найденных в Арале, совершенно отсутствует в Понтоазовском бассейне, если не считать турбеллярий — один вид *Evadne*, *Adacna vitrea*, *Copidognathus*, *Dreissena caspia*, так что, очевидно, каспийцы в Арал отбирались, так сказать, по другому признаку, чем в Понтоазов.

В Понтоазовском бассейне обитают главным образом виды, живущие в Северном Каспии, с которым этот бассейн был связан по Манычам. По аналогии с этим в Аральском море можно было бы ожидать виды, характерные для Южного Каспия, с которым он был связан по Узбою. Однако по составу каспийского комплекса в Арале южнокаспийское влияние не замечается.

Причины бедности каспийской фауны в Арале можно усматривать в своеобразном составе солей, характеризующем этот, по меткому выражению В. Н. Беклемишева (1922), патологический водоем. Но объясняет ли этот аберрантный солевой состав своеобразный состав каспийского комплекса? Для этого надо доказать, что живущие в Арале каспийские виды лучше выносят изменение в составе солей, чем другие каспийские виды.

Однако имеющиеся данные не подтверждают ядовитости или вредности аральской воды для каспийских видов, отсутствующих в Арале. Так, каспийская севрюга, искусственно пересаженная в Арал, акклиматизировалась в нем и, кроме того, принесла с собой моногенетического сосальщика *Nitzschia*, перешедшего на аральского шипа и очень сильно размно-

<sup>37</sup> Эндемизм нематод, как и для Каспия, нельзя считать доказанным. *Hydrobia grimmeri* W.-Dyb., по мнению Б. М. Логвиненко и Я. И. Старобогатова (1959), вероятно, относится к одному из каспийских видов рода *Pyrgohydrobia*.

<sup>38</sup> В статье С. Сидорова (1929) указывается еще «*Dreissena rostriformis* или близкая к ней форма», но другими авторами этот вид не приводится.

жившегося. Как замечают В. А. Догель и Б. Е. Быховский (1938), это хорошо доказывает, что современные условия обитания в Арале вполне подходят для многих форм Каспия. С другой стороны, есть и прямые экспериментальные данные, подтверждающие безвредность для них аральской воды. По Я. А. Бирштейну и Г. М. Беляеву (1946), отношение каспийских гаммарид *Pontogammarus robustoides* и *P. obesus* к аральской воде почти не отличается от их отношения к каспийской воде, но вода из оз. Балхаш оказывается гораздо вреднее. Мизида *Paramysis kowalewskyi*, как я упоминал выше, а также *Dreissena polymorpha* в опытах А. Ф. Карпевич (1958) даже лучше выживала в аральской воде, чем в каспийской. Очевидно, аральская вода для каспийских автохтонов во всяком случае благоприятнее, чем настоящая морская. Средиземноморские формы тоже, по-видимому, довольно хорошо выносят аральскую воду. Во всяком случае в Арале обитает средиземноморский *Cardium edule* и лосось *Salmo trutta aralensis* (арктический или средиземноморский), и в последнее время прижились креветки *Leander* и бычки, случайно попавшие вместе с акклиматизируемой кефалью (Хусаинова, 1957).

Может быть, обеднение фауны Арала есть результат очень сильных изменений солености, которые он несомненно переживал хотя бы уже в связи с колебаниями уровня и стока рек (Берг, 1908). Надо, однако, заметить, что его нынешние обитатели не относятся к числу наиболее эвригалинных.

Едва ли допустимо предположение, что бедность фауны Арала есть следствие заморных явлений, так как аральские каспийцы не относятся и к наиболее эвриоксидным и их состав вовсе не соответствует тому, который сохраняется в отрезанных от моря и рек водоемах. К тому же Аральское море отличается хорошим кислородным режимом, связанным с очень низкой окисляемостью и вообще малым количеством органических веществ.

Оно очень бедно и биогенными соединениями. Как указывает Л. К. Блинов (1957), фосфор и нитраты находятся в Аральском море в исчезающе малых количествах, нередко падающих до нуля, и это ограничивает развитие фитопланктона. В полную противоположность другому маленькому морю — Азовскому, страдающему от избытка питательных веществ, Аральское море испытывает их недостаток и отличается низкой биологической продуктивностью, что хорошо видно хотя бы по количественной бедности зоопланктона и бентоса: при преобладании дрейссеновых биоценозов средняя биомасса составляет всего около 20—30 г/м<sup>2</sup> (Хусаинова, 1957; Яблонская, 1958). Не является ли низкая продуктивность, недостаток пищи одной из причин видовой бедности, в частности отсутствия питающихся на грунте детритофагов (большинство высших ракообразных, полихеты)?

Аральское море является наиболее восточным очагом каспийской фауны. Восточнее Арала из каспийских элементов были найдены только колюшка *Pungitius* в реках Казахстана (Чу, Нура и др.), когда-то относившихся к Аральскому бассейну.<sup>39</sup>

<sup>39</sup> Еще восточнее, уже за пределами Аральского бассейна, в оз. Иссык-Куль, обитает моллюск, который был определен Клессеном как *Caspia issykkulensis*. Однако В. А. Линдгольм (1929б) считает, что он представляет самое большее подвид широко распространенного в морях *Hydrbia ventrosa*. Но нахождение этого, обитающего в открытых морях, вида в Иссык-Куле (и в других озерах Казахстана) представляет большой интерес. Есть еще указание (Григорович, 1938) на загадочное нахождение нескольких створок дрейссены в оз. Балхаш, не подтвержденное в дальнейшем ни рецензиями, ни ископаемыми материалами.

Аральский очаг — остаток прошедшей, хотя на мой взгляд и недавней по геологическим масштабам, эпохи. В современную эпоху распространение каспийской фауны идет главным образом на запад и лишь в незначительной степени — на север.

---

Широкое распространение каспийской фауны во внутренних водоемах Понтокаспийского бассейна и ее склонность глубоко внедряться в речные системы и переходить в другие бассейны невольно навели на мысль о возможности искусственного переселения этой фауны с целью акклиматизации в новых водоемах. Развитие этой идеи, ее значение и осуществление я рассмотрю в следующей главе.

---

## КАСПИЙСКАЯ ФАУНА КАК ОБЪЕКТ АККЛИМАТИЗАЦИИ

Акклиматизация водных животных в новых водоемах с целью повышения их рыбопродуктивности производилась еще с XIX в. Но только в начале 30-х годов XX в. акклиматизационные работы в нашей стране приобретают широкое развитие и плановый характер.

Благодаря Л. А. Зенкевичу возникает их теоретическое обоснование и организуются хорошо продуманные акклиматизационные мероприятия в Каспийском море. Как известно, эти мероприятия, а именно вселение в Каспий беспозвоночных из Азовского моря, были осуществлены в 1939—1940 гг. и дали блестящий результат, выразившийся в обогащении Каспийского моря недостававшими в нем высокоценными как кормовые объекты полихетами *нерейс*, а затем и моллюском *синдесмия*.

Уже давно было известно, что крупные реки Понтокаспийского бассейна, особенно в их нижнем течении, отличаются наличием высших ракообразных морского (каспийского) происхождения, развивающихся нередко в массах. Естественно, что по примеру акклиматизации в Каспии возникла мысль о желательности обогащения фауны других внутренних водоемов этими формами, представляющими хорошие кормовые объекты. В. И. Жадин (1940б) писал, что в эстуариях рек имеются мощные очаги для обеспечения фауны рек «высококачественными организмами». Позже (Жадин, 1941) он указывал на то, что фауну новообразующихся водохранилищ можно обогащать за счет акклиматизации животных из других водоемов. Впервые в конкретной форме вопрос об акклиматизации в водохранилищах некоторых беспозвоночных каспийского типа, живущих в лиманах, поднял П. А. Журавель (1946), который указал на желательность вселения в водохранилища Днепропетровской области мизид и полихеты *гипания*, прибавив к ним в следующей заметке (Журавель, 1947) и некоторые другие формы. По его мнению, многие водохранилища в первые годы бедны кормовыми для рыб ресурсами и вселение указанных форм, обитающих в пресных водоемах и реках, а следовательно, способных жить и в водохранилищах, может обогатить эти ресурсы.

Предложение П. А. Журавля было поддержано мною (1947б). Я подчеркивал, что обитающая в Азовско-Черноморском бассейне каспийская фауна в целом может рассматриваться как богатый фонд для акклиматизации во внутренних водоемах. Рекомендую, кроме указанных П. А. Журавлем, еще корофинид, гаммарид и кардинид, я вместе с тем указывал на важность проведения предварительных экспериментов по выявлению наиболее эвриоксидных видов.

В появившейся позднее статье А. Ф. Карпевич (1948), подводившей первые итоги работ по акклиматизации рыб и беспозвоночных в СССР

и намечавшей ее дальнейшие перспективы, в числе рекомендуемых к акклиматизации объектов указывался ряд каспийских рыб — стерлядь, севрюга, осетр, шемая, некоторые бычки, а из беспозвоночных — монодакна, адакна, полихета, *Hypaniola*, речной рак и без указания видов мизиды, горофииды и кумовые. Все эти формы рекомендовались для вселения в Арал, Балхаш и в Балтийское море; только гипаниола и кардиниды — также для вселения в пресные водоемы. А. Ф. Карпевич не ознакомилась с работами вышеупомянутых авторов и поэтому в опубликованном ею плане акклиматизации каспийская фауна оказалась очень слабо использованной, причем совершенно не учтена возможность обогащения за счет этой фауны водохранилищ.

План обогащения фауны водохранилищ за счет вселения каспийских беспозвоночных впервые был составлен П. А. Журавлем (1950<sup>5</sup>) в его диссертации применительно к водохранилищам юго-востока Украины. В этом плане указывается ряд видов мизид, амфипод, кумовых, моллюсков и полихет из каспийского комплекса, рекомендуемых для вселения в определенные водохранилища — Днепровское, Самарское, Карачуновское, Крзсовское. Этот же план в несколько сокращенном виде был опубликован Журавлем (1950а) в статье, в которой содержатся также некоторые наблюдения по распространению и биологии *Hypania*, *Paramysis kowalewskyi*, *Limnomysis* и *Pseudocuma* и сообщения о произведенной автором перевозке трех последних видов осенью 1948 г. в водохранилища и другие искусственные водоемы Криворожского бассейна.

Можно считать, что с этого времени (с 1947—1948 гг.) начинается переселение и акклиматизация каспийских беспозвоночных в новых для них водоемах. За истекшие 12—13 лет в этом направлении сделано много, но прежде чем изложить результаты этой работы, необходимо высказать соображения, по которым акклиматизация каспийской фауны, на мой взгляд, представляет собою нужное и вполне осуществимое мероприятие, но вместе с тем не может считаться универсальным средством для повышения продуктивности внутренних водоемов.

Обоснование целесообразности акклиматизации каспийских видов было изложено мною сначала в упомянутой выше статье (1947б), позже в статье по экологии каспийской фауны (1953а). Оно сводится к следующим положениям.

1. Каспийская фауна, по крайней мере обитающая в Понтоазовском бассейне, обладает высокой жизнеспособностью и склонностью к массовому развитию. Многие каспийские виды развиваются в больших количествах, достигая чрезвычайно высокой численности и биомассы, примеры которых были приведены мною выше (стр. 150). Ряд фактов, также приведенных мною выше, свидетельствует о том, что эта фауна по жизнестойкости и жизненной активности не уступает средиземноморской и пресноводной и, видимо, даже превосходит последнюю.

Это противоречит одному из принципов, положенных в основу акклиматизации в Каспийском море средиземноморских видов, преимущество которых усматривалось прежде всего в их большей жизнестойкости и способности давать более высокие продукции, чем автохтонная фауна Каспия. Однако акклиматизация в Каспии беспозвоночных, обитающих в грунте (относящихся к инфауне), особенно таких, как nereиды, вполне целесообразна и имеет большое значение, так как эти виды заполняют незаполненные каспийской фауной экологические ниши (илы). По этой же причине целесообразно вселение в Каспий также представителей других, отсутствующих в автохтонной фауне, экологических форм: крупных



десятиногих (крабов, креветок) и, может быть, некоторых планктонных рачков.

2. Большинство каспийских видов, особенно обитающих в Понто-азовском бассейне, олигогалинно: они живут в низовьях рек и стоячих водоемах эстуарных систем совместно с пресноводной фауной в совершенно пресной воде. Следовательно, они могут обитать в различных внутренних пресных водоемах, в которых они отсутствуют не потому, что не подходят экологические условия, а потому, что эти водоемы не связаны с Понтокаспийским морским бассейном. Иначе говоря, «потенциальный ареал» большинства каспийских видов, как и средиземноморских видов, о которых говорит Зенкевич, чрезвычайно велик и охватывает большинство речных систем и озер умеренных (а вероятно, и южных) зон, что и доказывается расселением многих каспийских видов, перешедших через водоразделы, во внутренних и морских водоемах, бассейнах за пределами Понтокаспия. Можно рекомендовать вселение громадного большинства каспийских видов в различные пресные водоемы. Кроме того, так как ряд экспериментальных исследований показал, что каспийские виды легко переносят солоноватую воду с большим количеством сульфатов, их можно рекомендовать для вселения в Аральское море и другие солоноватые озера.

3. Все каспийские виды живут на поверхности грунта, т. е. относятся к эпифауне, или зарываются только в самые поверхностные его слои. В этом отношении они имеют преимущество перед пресноводной фауной, среди которой важную роль играют зарывающиеся глубоко в ил пелофилы (тендипедицы и тубифициды) и гастроподы с очень твердой раковиной. Хотя зарывающиеся пелофилы (инфауна) тоже составляют важные кормовые объекты, но при полном наборе кормовых объектов должна быть и инфауна, и эпифауна, и последняя во внутренних водоемах часто очень слабо развита. Среди каспийских видов мало форм с очень твердой раковиной и жесткими домиками, и легко выбрать много объектов с тонкими покровами и высокой питательностью, а также очень подвижных (как мизиды), до известной степени имитирующих мальков рыб, необходимых некоторым хищным рыбам.

Многие каспийские беспозвоночные обладают высокой кормовой ценностью, определяемой калорийностью, содержанием белка и усвояемостью их рыбами (Бокова, 1946). По данным Т. И. Биргер (1958), среди беспозвоночных Днепровского эстуария мизиды усваиваются рыбами лучше всех. Поэтому некоторые каспийские ракообразные, легко добываемые в массах, рекомендуются как корм в рыбоводстве.

Таким образом, вселяемая в новый водоем каспийская фауна должна главным образом составить *дополнение* к фауне водоема, в который она вселяется, тем самым повысив количество и увеличив разнообразие его фауны. Следовательно, акклиматизация каспийской фауны будет в основном акклиматизацией *внедрения* (Зенкевич, 1952). В некоторых случаях, правда, может иметь место и «акклиматизация замещения» (так, видимо, каспийские гаммариды вытесняют пресноводных, корофииды с развитием корофиидных грунтов — тендипедид, возможно, что и кардииды — сфериид), но и в этом случае она будет способствовать повышению продуктивности, так как замещающие каспийские виды обычно более многочисленны и продуктивны, чем пресноводные.

Акклиматизацию каспийских видов следует наиболее рекомендовать в новообразовавшихся водохранилищах, обладающих ограниченными для рыб кормовыми ресурсами и, особенно в первые годы, заселяемых

главным образом лишь тендипедами и планктоном. Очень интересна и желательна также акклиматизация каспийских рыб, к которым относятся наиболее ценные представители промысловой ихтиофауны — осетровые и сельди. Вселение этих форм можно рекомендовать, однако, только для крупных водоемов с притоками, как Аральское море или большие озера.

Признавая желательность и очевидную эффективность акклиматизации каспийских беспозвоночных и рыб, следует иметь в виду прежде всего цели, которые при этом преследуются, и затем возможности массового развития вселенных форм, так как только в случае массового развития их можно рассчитывать на повышение продуктивности водоема.

Если в водоеме наблюдается недостаток пищи для рыб, питающихся преимущественно инфауной, как например лещ, целесообразно ставить вопрос о вселении в этот водоем пелофильных и псаммопелофильных представителей — полихет-амфаретид, кардиид (мелкие монодакны и адакны могут быть хорошими объектами питания), кумовых, некоторых зарывающихся в грунт гаммарид. Если имеется в виду улучшить условия питания хищников на ранних возрастах (сеголетков, годовиков), то имеет смысл вселять не зарывающихся, а наиболее подвижных ракообразных, особенно — ведущих придонный образ жизни мизид. Мизиды представляют собою основной и, видимо, превосходный по своим качествам кормовой объект для подрастающего малька судака (в возрасте более месяца), и, может быть, именно обилием мизид объясняется процветание этой рыбы в Понтокаспийском бассейне (М.-Болтовской, 1954). Для рыб, питающихся в основном эпифауной и подбирающих кормовые объекты с поверхности субстратов, можно рекомендовать корофиид и различные лито- и фитофильные формы.

В том случае, если, например, имеется в виду улучшение кормовой базы леща, вселение мизид едва ли даст желаемый эффект, так как они, как правило, лещом не потребляются или потребляются в небольшом количестве.

Впрочем, во многих случаях расчет на определенных рыб не делается и акклиматизация имеет в виду повышение кормовой базы рыб безотносительно к их видовому составу.

Еще более важно предусмотреть возможность массового развития вселяемых видов. Прежде всего всегда необходимо учитывать характерную для каспийской фауны особенность — ее оксифильность. Вселение каспийских элементов в водоем заморный или вообще отличающийся тяжелым кислородным режимом наверняка не даст желаемых результатов; в лучшем случае вселенный каспиец будет держаться в прибрежной зоне. Виды с ясно выраженной оксифилией, в условиях речных систем реофильные, вообще мало подходят для стоячих заиленных водоемов. Для таких водоемов следует выбирать более эвриоксидные, по возможности пелофильные виды каспийцев. Ю. М. Марковский (1954а) правильно указывал, что для акклиматизации в водохранилищах желательно использовать стагнофильные экотипы массовых видов, обитающие в озерах и непроточных лиманах и более выносливые к недостатку кислорода, чем их реофильные экотипы.

Другое обстоятельство, от которого в большой степени зависит успех акклиматизации — это условия питания вселяемого вида. Массовое размножение вселенного вида возможно только в том случае, если он найдет в новом водоеме благоприятные условия питания или, короче говоря,

обилие пищи. Большинство каспийских беспозвоночных не очень требовательно к составу пищи: как мы видели, это или фильтраторы, или собиратели детрита, а иногда и всеядные формы. Так как в настоящее время еще не разработана оценка пищевого значения детрита, об условиях питания вселяемого беспозвоночного можно судить по общим признакам трофичности водоема и особенно по состоянию и численности населяющих этот водоем беспозвоночных, также питающихся в основном за счет детрита.

Если водоем имеет признаки пониженной трофичности и населяющие его формы, в частности тендипиды (мотыль, *Glyptotendipes* и другие), придонные низшие ракообразные (планктонные в данном случае менее показательны) дают низкую численность и биомассу — трудно рассчитывать на то, что вселенный каспийский вид сможет развить высокую численность. В таких случаях акклиматизация беспозвоночных не может быть радикальным средством повышения продуктивности данного водоема. Она может только увеличить разнообразие кормов для рыб, эффективность чего, очевидно, невелика. Правда, в водоемах, в которых основную долю биомассы составляют мотыли и вообще тендипиды, удачная акклиматизация каспийского ракообразного, полихеты или моллюска может создать для бентосоядных рыб некоторую кормовую базу на время вылета и первых стадий развития (время «провала биомассы») мотыля.

По этой причине я и считал (1955), что акклиматизация новых кормовых, в частности каспийских, беспозвоночных в Рыбинском водохранилище, отличающемся низкой биомассой, а в открытых частях — почти полным отсутствием бентоса, в частности мотылей, не решает проблему повышения продуктивности этого крупного водоема. Его низкая продуктивность обусловлена, видимо, недостаточным количеством бактерий и питательного детрита, связанным в свою очередь с недостатком прибрежной макрофлоры и окружающим ландшафтом. Поэтому хотя я и не возражал против вселения некоторых видов, но считал, что эффект от него может иметь ограниченное значение и для усиления кормовой базы рыб необходимы другие мероприятия (изменения режима уровня и т. д.).

Остановлюсь вкратце на проводившихся к настоящему моменту работах по акклиматизации каспийских форм. Вся работа по акклиматизации рыб и беспозвоночных проводится под руководством Главрыбвода Министерства рыбной промышленности СССР, при котором есть Центральная акклиматизационная станция, существующая еще с 1948 г.

В 1952 г. было созвано совещание по проблеме акклиматизации рыб и кормовых беспозвоночных, между прочим, утвердившее план акклиматизационных мероприятий во внутренних и морских водоемах. В этот план был включен ряд каспийских беспозвоночных, в основном те же объекты, которые указывались Журавлем и мною. В плане предполагалось акклиматизировать их не только в различных водохранилищах, но и в Балхаше и Аральском море.

Но к моменту созыва этого совещания по акклиматизации каспийских форм было сделано уже много. Необходимо прежде всего указать на работы П. А. Журавля и других украинских гидробиологов, с большим энтузиазмом развернувших работы по акклиматизации после первых опытов в 1947 г.

Осенью 1947 г. П. А. Журавель (1948) произвел переселение кумового *Pseudocuma cercaroides*, найденного им ниже плотины Днепрогэс,

в Днепровское водохранилище. В 1951 г. это вселение было повторено; в дальнейшем рачок был найден в водохранилище, чем доказывается, что он в нем прижился (Журавель, 1954).

В 1948—1949 гг. П. А. Журавель с другими сотрудниками Института гидробиологии Днепропетровского университета произвел переселение мизид *Paramysis kowalewskyi* и *Limnomysis benededeni* в Карачуновское и Крэсовское водохранилища и два карьера (Тарапаковский и Каменоломня) в Криворожском бассейне, о чем им было сообщено в упомянутой выше статье (Журавель, 1950б). По сообщениям его же (Журавель, 1956а) и И. П. Лубянова (1953б), вселенные мизиды в большинстве случаев прижились, особенно *L. benededeni*. В Тарапаковском карьере и Карачуновском водохранилище они так размножились, что оттуда вылавливались позже для переселения в другие водоемы. Мизиды вошли в пищевой рацион молоди судака и отчасти леща и, по мнению Журавля, способствовали повышению жирности рыб и увеличению рыбодобычи в водоемах Криворожского бассейна.

В те же годы П. А. Журавлем были предприняты дальнейшие работы по акклиматизации беспозвоночных в Днепровском водохранилище. В 1948 г. в Самарский отрог этого водохранилища была переселена мизид *Limnomysis*, а затем из приплотинного участка была расселена в средние и верхние части водохранилища полихета гипания. *Limnomysis* прижилась и развилась в больших количествах в зарастающих частях Самарского отрога (Журавель и Лубянов, 1953; Журавель 1954), а потом распространилась и по другим частям водохранилища (Лубянов, 1955б). Лубянов (1955б) приводит список из 18 каспийских форм, которые, по его мнению, следует вселить или дополнительно расселить по этому водохранилищу.

В 1949—1950 гг. П. А. Журавель произвел расселение по Среднему Днепру, в районах Кременчуга и Киева, мизиды Ковалевского *Paramysis kowalewskyi*, которая после сооружения Днепрогэса распространилась по всему Днепровскому водохранилищу, но не могла подняться выше его по реке. Проверка 1951—1953 гг. показала, что эта мизид прижилась и появилась в нескольких местах, особенно близ устьев рек, впадающих в Средний Днепр (Журавель, 1955б; Лубянов, 1957б).<sup>1</sup>

В 1955 г. П. А. Журавель производил вселение тех же двух мизид еще в Симферопольское и Альминское водохранилища и их же вместе с гаммаридами, хетогаммаром и дикерогаммаром — в Симферопольское водохранилище. Проверка, произведенная в 1956—1957 гг. показала, что в обоих водохранилищах вселенные виды прижились (Журавель, 1958а, 1958б; Лубянов, 1958а).

Следует, однако, заметить, что Симферопольское водохранилище, по-видимому, относится к числу тех водоемов, в которых трудно ожидать существенный эффект от акклиматизации. По данным Г. Б. Мельникова и И. П. Лубянова (1958), это водохранилище не только бедно фауной, но отличается общей бедностью питательными веществами, т. е. олиготрофностью, и на массовое развитие вселенных форм рассчитывать нельзя.

В последнее время П. А. Журавель (1958в) сообщил еще об удачной акклиматизации гаммарид и мизид *P. kowalewskyi*, *Limnomysis* в Васильчиковском водохранилище (на р. Волчьей).

<sup>1</sup> Не исключено, однако, что мизид Ковалевского распространилась туда из Днепровского водохранилища сама за годы 1947—1951.

С 1949—1950 гг. работы по акклиматизации каспийских беспозвоночных начал Ю. М. Марковский. В докладе на Совещании по проблеме акклиматизации (Марковский, 1954а) он сообщил об опытах, проведенных им и другими сотрудниками Института гидробиологии Украинской академии наук с целью выявления эколого-физиологических особенностей переселяемых видов и методов их транспортировки. В специально сконструированных им сосудах Ю. М. Марковский произвел в 1950—1951 гг. перевозку монодакн *Monodacna colorata* в Днестровский лиман из Днепровско-Бугского и *M. pontica* в Днепровское водохранилище и Днепр в районе будущего Каховского из Дунайской дельты. Затем в пойменные водоемы в районе Киева и Канева были перевезены *Micromelania*, *Paramysis kessleri* и гаммариды *Pontogammarus robustoides*, *P. obesus*. Из них прижились только гаммариды, что было показано еще Ю. М. Марковским и через несколько лет И. П. Лубяновым (1956), обнаружившим их массовое распространение в Среднем Днепре. Последний автор (Лубянов, 1955б) сообщает о том, что в Днепровское водохранилище в октябре 1953 г. вновь были вселена монодакна понтическая, а также азовский понтогаммар *P. maeoticus*.

В связи со строительством Каховского водохранилища возник вопрос о мероприятиях по его обогащению кормовой базой рыб, в связи с чем П. А. Журавель (1952) проанализировал каспийскую фауну, обитающую в Днепре в районе Каховки, и предложил список из 26 видов, рекомендуемых для вселения в это водохранилище. Надо заметить, что значительная часть видов из этого списка обитала в районе будущего водохранилища и их переселение представлялось излишним. Однако в 1956 и 1957 гг. Я. Я. Цееб и Г. А. Оливари (1958а, 1958б) произвели перевозку большинства указанных П. А. Журавлем, а также других беспозвоночных в Каховское водохранилище. Эти авторы в отличие от других производили перевозку в массовом масштабе в живорыбных баржах-прорезях. Этим методом ими было перевезено 36 миллионов особей различных видов, среди которых преобладали *Pontogammarus maeoticus*, *P. robustoides*, *Corophium nobile*, *Paramysis intermedia*, *Pterocuma rostrata*.

Несмотря на массовость этого вселения, в его эффективности уверенности нет. Перевозка миллионов и сотен миллионов особей не даст такого результата, который может дать естественное размножение в благоприятных условиях, да и результат перевозки невозможно учесть, так как почти все перевезенные виды и раньше жили в районе Каховского водохранилища.

В 1952—1953 гг. работы по акклиматизации каспийских беспозвоночных были начаты ВНИОРХ. П. Л. Пирожников (1955) в статье об обогащении фауны озер и водохранилищ предлагает новый список беспозвоночных с указанием водоемов, в которые они должны быть вселены, и водоемов, из которых должны быть взяты.

В этом списке для солоноватых озер Сибири и Казахстана Пирожников справедливо рекомендует каспийские виды, живущие в Арале, т. е. в воде, близкой по составу к озерной.

В 1954—1955 гг. ВНИОРХ начал работу по акклиматизации в Цимлянском водохранилище. На основании представленных мною данных по распространению каспийцев в низовьях Дона и рекомендаций в отношении видового состава акклиматизируемых форм Ц. И. Иоффе (1956, 1958) были предприняты исследования по биологии и экологии полихетамфаретид, *Paramysis kowalewskyi* и некоторых других форм. Поли-

хеты, мизиды и кумовые *Schizorhynchus eudorelloides* были перевезены в Цимлянское водохранилище в специальных ящиках — садках и выпущены в нескольких местах. Проверка результатов в 1955—1956 гг. показала, что мизиды прижились, распространились и вошли в пищевой рацион молоди судака, но полихеты найдены не были. В последние годы массовые перевозки мизид были произведены ВНИОРХ еще в северные части Куйбышевского водохранилища, а осенью 1957 г. Институтом биологии водохранилищ партия мизид, в основном *Paramysis intermedia*, была выпущена в Рыбинское водохранилище (М.-Болтовской и Митропольский, 1958).

Большие работы по акклиматизации каспийских беспозвоночных были проведены В. М. Кругловой, которая осуществила в 1951—1956 гг. массовое переселение их из низовьев Дона в Веселовское водохранилище. Это водохранилище, сооруженное в 1932—1933 гг. на Маныче, было долгое время довольно сильно осолонено и опреснилось только после 1948 г. при помощи подвода воды из Кубани. Круглова перевезла за четыре года в специально изготовленных садках 12 видов каспийских беспозвоночных, в общем количестве более 1 миллиона экземпляров.

Проверкой в последующие годы было установлено, что из перевезенных форм широко распространились по водохранилищу и развились в больших количествах мизиды Ковалевского, корофиум *Corophium sowinskyi*, полихета *Hypaniola kowalewskyi*; реже встречаются *Paramysis intermedia*, *Pterocuma sowinskyi*, *Hypania invalida*; другие переселенные формы встречаются редко, а некоторые (монодакна), видимо, вовсе не прижились (Круглова, 1957, 1958, 1959). По данным Кругловой, акклиматизировавшиеся формы приспособились к новым для них грунтам, образовали новые биоценозы вместе с тендипедами и вошли в пищевой рацион рыб. Больше всего используется мизиды Ковалевского — главным образом молодь судака, бершом и окунем; потребляются также полихеты и корофиумы (лещом и сазаном).

Надо заметить, что Веселовское водохранилище, чрезвычайно близкое к богатым каспийской фауной районам, после опреснения могло само заселиться некоторыми формами, в частности корофидами (в обрастающих судов) и, может быть, некоторыми мизидами. Тем не менее этот опыт акклиматизации представляет большой интерес как по своим результатам, так и потому, что в нем были использованы представители настоящего каспийского бентоса.

Еще в первые годы исследований по проблеме акклиматизации был поднят вопрос о возможности вселения некоторых форм в оз. Балхаш, отличающееся очень бедной фауной и специфическим составом солей. Вначале было представление о невозможности выживания в балхашской воде каспийских ракообразных (Бирштейн и Беляев, 1946), но позже выяснилось, что вода менее осолоненной западной части озера значительно более безвредна, что косвенно подтверждала и удачная акклиматизация аральского шипа. Н. З. Хусаиновой (1955) было предложено акклиматизировать в Балхаше аральского бокоплава *Dikerogammarus aralensis* и осуществлено его вселение в это озеро. Судя по опытам А. Ф. Карпевич (1958), в Балхаш возможно вселение и других каспийских раков и дрейссен.

С. К. Тютеньковым (1959) экспериментально была показана хорошая выживаемость в балхашской воде мизиды *Paramysis kowalewskyi* и на основании этого в 1956—1958 гг. произведено массовое (сотни ты-

сяч экземпляров) вселение этой мизиды в Балхаш. По имеющимся сведениям, парамизис здесь прижилась.

Надо упомянуть еще об удачных опытах акклиматизации мизиды *Limnomysis* в прудах. Этот фитофильный рачок хорошо приживается в различных мелких водоемах, и не связанных с рекой, но, вероятно, все же не заморных. П. А. Журавель (1956б) сообщил о своем опыте удачного вселения лимномизис в один из прудов Днепропетровской области и об аналогичных успешных опытах Федько и Ярошенко в прудах той же области и Молдавии.

Эта же мизида была объектом единственного, насколько мне известно, опыта акклиматизации каспийских беспозвоночных за рубежом. После обнаружения *Limnomysis* в венгерском участке Дуная Войнарович произвел массовое переселение этой мизиды в оз. Балатон, где она, по его данным, хорошо прижилась (Woynárovitch, 1954).

До сих пор переселение каспийских беспозвоночных производилось в пределах южных и умеренных широт; самыми северными пунктами были Куйбышевское и Рыбинское водохранилища ( $56-58^{\circ}$  с. ш.), но для них результаты акклиматизационных работ пока неизвестны. Хотя каспийская фауна в массах не распространяется далеко на север, некоторые виды беспозвоночных и рыб живут на указанных и более высоких широтах, и поэтому предложение С. В. Герда (1953) о вселении каспийских ракообразных в озера Карелии заслуживает внимания.

Несколько слов надо сказать и об акклиматизации каспийских рыб. Не приходится доказывать, какой интерес представляет акклиматизация в новых водоемах осетровых. Они и указывались в качестве рекомендуемых объектов акклиматизации в решениях вышеупомянутого совещания. Кроме того, для вселения в Амур рекомендовались также сельди (черноспинка и волжская), а в качестве кормовых объектов — и мелкие бычки *Hyrnanogobius*, *Knipowitschia* (Решения совещания по проблеме акклиматизации, 1954). Б. С. Ильин (1954) рекомендовал еще переселение каспийских сельдей и бычков в Балтийское море.

Результаты акклиматизации рыб к 1953 г. были подробно проанализированы в статьях П. А. Дрягина (1954) и М. И. Тихого (1954). По данным этих авторов, из каспийских рыб была перевезена в Дон и Северский Донец каспийская минога *Caspiomyzon*, в Печору и Зап. Двину — стерлядь, в Аральское море — севрюга и в р. Или и оз. Балхаш — аральский шип. Во всех этих случаях переселенные рыбы прижились и начали попадаться в уловах.

Акклиматизация же каспийских сельдей (пузанка) в Аральском море не удалась. Это могло быть следствием разных биотехнических недостатков. Вообще же то, что мы знаем об Аральском море и отношении каспийских форм к аральской воде, позволяет усиленно рекомендовать вселение различных каспийских рыб (осетровых, сельдей, даже бычков) в этот водоем, недонасыщенный, видимо, фауной.

Таким образом, в настоящее время вселение каспийских беспозвоночных и рыб в водохранилища и другие водоемы стало широко практиковаться в различных областях нашего Союза. Однако следует заметить, что, хотя в ряде случаев доказана успешная акклиматизация вселенных видов, эффективность ее в смысле повышения продуктивности требует еще доказательств. Общим недостатком этих работ следует признать то, что сравнительно очень мало переселялись — настоящие донные, особенно пелофильные, формы, между тем как во многих водохранилищах наблюдается именно недостаток кормовых объектов в бентосе.

## ПРОИСХОЖДЕНИЕ КАСПИЙСКОЙ ФАУНЫ В АЗОВСКО-ЧЕРНОМОРСКОМ БАССЕЙНЕ

После исследований Кесслера, Остроумова и Совинского, приведших к представлению о самобытной «понто-арало-каспийской» фауне, утвердилось мнение, что каспийские виды в Понтоазовском бассейне являются остатками — реликтами большого слабосоленого морского бассейна, существовавшего в третичном периоде на месте Черного (с Азовским), Каспийского и Аральского морей.

По имени этого бассейна — Сарматского или сменившего его позже Понтического — фауна каспийского типа в Азовском и Черном морях с тех пор обычно называлась реликтовой сарматской или понтической. Таким образом, предполагается, что фауна, населявшая когда-то весь Понтический бассейн, после распада последнего сохранившаяся главным образом в изолированном Каспии, уцелела также и в опресненных частях Азовского и Черного морей, после того как они соединились со Средиземным и были заселены в большей своей части фауной, иммигрировавшей из этого последнего. Правильность этого взгляда доказывается тем, что реликтовые понтические или сарматские виды совпадают с современными каспийскими или очень близки к ним, а также и тем, что фауна (в основном — моллюски), сохранившаяся в отложениях Сарматского или Понтического морей, близка к современной каспийской. Следовательно, своеобразная каспийская фауна сложилась уже в Сарматском или Понтическом море и с тех пор, т. е. по крайней мере с плиоцена, когда распалось Понтическое море, существует в изолированных бассейнах, доныне сохраняясь и в Каспии, и в Понтоазовском бассейне приблизительно в том же виде, в каком она существовала в плиоцене.

Такова в схематических чертах та точка зрения, которая господствовала среди зоологов и гидробиологов по отношению к фауне каспийского типа в Понтоазовском бассейне.

Несомненно, что это положение имеет, вообще говоря, веские основания. Наличие каспийской фауны в отрезанном от Каспия Понтоазовском бассейне естественно объяснить именно сохранением в нем остатков третичной фауны. Однако проблема происхождения каспийской фауны в Понтоазовском бассейне в действительности значительно сложнее, что выясняется при рассмотрении геологической истории этого бассейна.

### ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ НАШИХ ЮЖНЫХ МОРЕЙ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ КАСПИЙСКОЙ ФАУНЫ В ПОНТОАЗОВЕ

Еще в палеогене в средиземноморской орогенической зоне продолжало существовать возникшее ранее обширное море Тетис, сообщавшееся открыто с океаном.



Неогеновая история этого моря заключается в общем в его постепенном сокращении и распадении. Уже в среднемиоценовое время значительная регрессия морских вод приводит к его подразделению на восточную, более опресненную часть, и связанную с ней и океаном проливами западную, с нормальной морской соленостью.

В верхнем миоцене связь западной части с океаном прерывается и образуется обширный внутриконтинентальный Сарматский бассейн, по всему пространству которого распространяется опреснение и связанная с ним обедненная морская фауна. Сарматский бассейн в периоды максимальных трансгрессий достигал на востоке западных частей Аральского моря, на севере проходил южнее Сталинграда, в районе Цимлянской и Днепропетровска.

С тех пор в Черноморском бассейне море уже не проникало севернее этих точек, и выше по течению современных рек морской фауны не было.

Фауна Сарматского бассейна была обедненной морской фауной, характер которой указывает на его опресненность. Однако по общему типу эта фауна скорее всего напоминает современную черноморскую, но никак не каспийскую.

Мы судим о фауне морей прошедших геологических эпох главным образом по сохранившимся в их отложениях раковинам моллюсков. Выводы, которые делают геологи, сравнивая малакофауну разных бассейнов, распространяются, так сказать экстраполируются, и на весь органический мир моря, и на основании этих данных делаются заключения даже об его гидрологическом режиме.

Такая экстраполяция содержит в себе, конечно, источник ошибок. Моллюски никогда не образуют преобладающей части фауны водоема; напротив, обычно их доля в фауне невелика. В современной автохтонной фауне Каспия моллюски составляют всего немного, более 15% видового состава! Иногда малакофауна по своему составу находится не в соответствии с другими группами.

Достаточно представить себе, насколько ошибочно было бы заключение о преимущественно каспийском характере перакардид и рыб Аральского моря на основании преобладающего каспийского характера его моллюсков — дрейссены, адакны, неритины, гидробии.

Но моллюски являются наиболее достоверным материалом для стратиграфических построений, так как сохраняются относительно полно; от других групп фауны сохраняются обычно лишь случайные фрагменты. И судя по моллюскам, Сарматское море имело более «морской» характер, обладало более разнообразной и богатой видами морской фауной, чем современное Черное море.

По В. П. Колесникову (1935), сарматская малакофауна состоит из 283 видов, среди которых нет не только ни одного современного каспийского вида, что естественно, но и ни одного представителя автохтонных каспийских родов. Вообще из родов, представленных в современной каспийской автохтонной фауне, есть лишь один, *Hydrobia*, т. е. тот род, который имеет много представителей и в других морях.

А. Н. Державин (1924) считает, что в Сарматском море жило уже много форм, очень близких к современным, и в подтверждение ссылается на сообщение В. В. Богачева (1922), который пишет, что ихтиофауна нижнего сармата была «поразительно сходна» с современной каспийской и состояла из мелких сельдей и бычков — гобиид. Но Богачев не приводит видов, а ведь гобиид много и среди средиземноморской ихтиофауны Черного

моря, и иногда даже трудно решить, к каспийскому или средиземноморскому комплексу относятся некоторые виды бычков.

По мнению Т. С. Расса (1951), проанализировавшего состав ихтиофауны Каспия, в ней нет элементов, сформировавшихся в Сарматском бассейне.

Позже А. Н. Державин (1927, 1941) описал 6 видов гаммарид, которые были обнаружены в верхнесарматских глинах и отнесены им к родам *Praegmelina*, *Andrussowia* и *Gammarus*. По мнению Державина, эти формы генетически связаны с современными каспийскими. Следует, однако, заметить, что они не имеют очень характерных для каспийских гаммарид признаков (расширенного 2-го членика 5-го перейопода, укороченного эндоподита и двучленистого экзоподита 3-го уропода), и эта генетическая связь представляется мне проблематичной.

А. Н. Световидов (1943), рассматривая формообразование каспийских сельдевых, считает их потомками сельдевых, найденных не только в сарматских, но и нижнемиоценовых отложениях.

Однако эти ископаемые формы, как указывают В. П. Колесников (1940б) и В. П. Жижченко (1940), относятся к широко распространенным родам *Clupea* и *Clupeonella* и найдены, кроме того, на фоне совершенно морской, особенно в нижнем миоцене, малакофауны.

Верхнесарматское море сменилось Меотическим, фауна которого чужда сарматской и сложилась, как показал Колесников (1940б), главным образом за счет иммигрантов из открытых морей, с которыми в меотическую эпоху вновь восстановилось сообщение. Лишь с началом плиоцена вновь формируется замкнутый бассейн — Понтическое озеро-море, и с тех пор соединение с океаном (Средиземным морем) уже не восстанавливается вплоть до ледникового периода.<sup>1</sup>

Появившаяся впервые лишь в Понтическом море фауна каспийского типа, по мнению В. В. Богачева (1922), сложилась еще в предшествовавшее время в бассейнах Паннонской (среднедунайской) низменности, откуда мигрировала в восточные части бассейна в связи с понтической трансгрессией. Понтический бассейн был меньше Сарматского, на востоке не распространялся за Каспий, на севере в бассейне Дона («Пра-дона», который уже существовал) доходил тоже до района Цымлянкой и Каменской, в бассейне Днепра не заходил выше района порогов.

Фауна Понтического бассейна резко отличается от фауны предшествовавших — Сарматского и Меотического. Не имея ничего общего с сарматской, она обнаруживает лишь незначительное сходство с меотической. В своих основных чертах малакофауна Понтического бассейна имеет уже совершенно ясно выраженный каспийский тип. Этот «каспийский тип» заключается в том, что двустворчатые представлены исключительно кардидами с «испорченным», (редуцированным) замком и дрейссенидами, а брюхоногие — мелкими переднежаберными (из пиргулид и гидробиид) с примесью различных пресноводных форм — неритин, вивипар, легочных и др. (Страхов, 1938). Судя по большой примеси этих пресноводных форм, предполагают, что соленость понтического озеро-моря была низкой, даже ниже, чем соленость современного Каспия. Вообще

<sup>1</sup> Б. М. Личков (1928), основываясь на совпадении всех четырех ярусов террас на берегах южной части Черного моря и на берегах Средиземного, полагает, что они были связаны друг с другом уже с верхнего плиоцена, но из Черного моря, получавшего большие массы пресных вод, все время шел интенсивный сток, препятствовавший вселению средиземноморской фауны. Однако последнее, на мой взгляд, неубедительно, так как мы знаем, что многие виды могут распространяться против течения.

фауна этого бассейна была однообразной. За исключением одного вида конгерии и особняком стоящего *Parvivenerus*, его малакофауна, не считая пресноводных форм, состояла из нескольких видов дрейссены и дидакны, родственных ей других кардинид с недоразвитым замком и микромеланиид. Создается впечатление, что фауна Понтического бассейна развилась из каких-то очень немногих, может быть всего трех-четырех, видов, унаследованных от фауны предшествовавших морей, почти полностью погибшей вследствие неизвестных нам причин (может быть, катастрофических?).

Немногие уцелевшие виды в дальнейшем дали начало новым, образовавшим группы родственных форм. «Экстраполируя», мы предполагаем, что и другие группы понтической фауны имели каспийский характер и тоже состояли из групп родственных видов, относящихся к немногим семействам и родам. Важно то, что появляющаяся в нижнем плиоцене фауна каспийского типа уже с самого начала оказывается очень бедной и фрагментарной, дефективной, а не становится такой к настоящему времени.

Вследствие полного отсутствия сходства понтической фауны с сарматской мне представляется нецелесообразным связывать последнюю с каспийской фауной и применять по отношению к автохтонам Понтокаспия выражение «сарматские реликты».<sup>2</sup>

Но при чрезвычайном сходстве каспийской и понтической фауны и совпадении в значительной мере родового состава, видовой состав их очень сильно отличается. Совпадает только несколько видов пресноводных гастропод, но, как указывал Н. И. Андрусов (1917), из 48 видов кардинид и дрейссенид есть только один или два современных вида — *Dreissena rostriformis*, *D. aff. polymorpha*.

Уже из этого видно, что автохтонная фауна Каспия и каспийская фауна Понтоазова не могут считаться прямыми потомками понтической фауны, развившимися обособленно в изолированных бассейнах. Почти полная смена видового состава малакофауны говорит о том, что со времен Понтического яруса она подверглась в области будущего Каспия интенсивному процессу видообразования. Но каспийская фауна в Понтоазовском бассейне, жившая изолированно от Каспия, также должна была подвергнуться не менее значительному видоизменению, причем это изменение, как вытекает уже из самого факта географической изоляции, должно было привести к дивергенции, расхождению признаков. Если учесть еще то, что судьбы Понтоазовского и Каспийского бассейнов в послепонтическое время были совершенно различны и оба переживали коренные изменения гидрологического режима, неизбежность значительного расхождения в составе их автохтонной фауны станет еще более ясной. К современной эпохе различие между автохтонными фаунами Каспия и Понтоазова должно было быть во всяком случае больше, чем между ними и исходной для них обеих понтической фауной.

Между тем, как мы видели, дело обстоит как раз наоборот, и каспийская фауна Понтоазова, можно сказать, представляет собою просто часть (меньше половины) автохтонной фауны Каспия, в почти неизменном виде.

<sup>2</sup> С. Экман (Ekman, 1953) называет каспийскую фауну «фактически чисто сарматской». Но это выражение неточно даже как условный термин, указывающий на происхождение каспийской фауны, так как фауна Каспия не может рассматриваться как потомок фауны Сарматского моря и едва ли похожа на нее больше, чем на фауну Черного и других опресненных морей.

Выше я показал, что среди каспийской фауны в Понтоазове можно насчитать лишь 6 (4.3%) несомненно установленных эндемичных видов, а остальные 134 вида или тождественны с каспийскими, или образуют их географические формы (подвиды).

Эндемизм каспийцев в Понтоазове оказывается чрезвычайно низким и никак не соответствующим представлению о том, что фауна каспийского типа живет в Понтоазове в изоляции со времен нижнего плиоцена, т. е. несколько миллионов лет.<sup>3</sup>

Для объяснения почти полного совпадения видового состава в Понтоазове и Каспии в условиях их изоляции необходимо предположить почти одинаковый, параллельный процесс эволюции в течение длительного времени в двух разных бассейнах, подвергавшихся глубоким и различным изменениям — допущение, совершенно невероятное и противоречащее основным положениям эволюционной теории.

Ясно, что или этой изоляции не было, или каспийская фауна в Понтоазовском бассейне не обитает в нем с давних пор, а проникла в него из Каспийского моря в более позднюю геологическую эпоху.

Действительно, если рассмотреть более подробно геологическую историю наших южных морей по данным исследований последних десятилетий, то окажется, что для объяснения наличия каспийской фауны в Понтоазове нет необходимости признавать сохранение понтической фауны в условиях изоляции с нижнего плиоцена.

В конце нижнего плиоцена происходит регрессия Понтического бассейна и распадение его на три части: Дакийскую (в Румынии), Черноморскую и Каспийскую. Первая в дальнейшем распадается на мелкие озера и исчезает (высыхает), а вторая и третья начинают с тех пор вести самостоятельное существование.

Черноморский бассейн в среднем плиоцене переходит в стадию так называемого Киммерийского моря, которое отличалось необыкновенным богатством фауны, крупными размерами, даже гигантизмом моллюсков (некоторые конгерии и кардииды достигали 8—9 см) и пышным расцветом кардийд, составлявших 14 родов (Эберзин, 1940). Это — апогей фауны каспийского типа, которая после этого уже никогда не достигала такого разнообразия.

Затем на смену Киммерийскому приходит Куяльницкий бассейн, со значительно обедненной фауной. В самом конце плиоцена в черноморской области существует Чаудинский бассейн, фауна которого имеет уже значительное сходство с современной каспийской, хотя совпадающих видов еще очень мало.

Каспийский бассейн после разделения Понта пережил совершенно иную и гораздо более бурную историю. Сначала в нем откладываются так называемые бабаджанские слои, уже резко отличающиеся по фауне от синхронного ему в черноморской области босфорского горизонта — общих видов между ними почти нет. Это хорошо доказывает значение изоляции, очень скоро приводящей к дивергенции видов.

Но затем происходит быстрое сокращение каспийского бассейна. В это время отлагается знаменитая нефтеносная «продуктивная толща», или балаханский ярус, содержащий исключительно пресноводных и наземных моллюсков. Каспийская фауна бесследно исчезает. По мнению некоторых геологов (Эберзин, 1940), это произошло в результате полного

---

<sup>3</sup> По В. Громову и Г. Мирчинк (1937), четвертичный период продолжается около одного, а третичный — около тридцати миллионов лет.

опреснения бассейна. Но не вероятнее ли гибель каспийской фауны в мелких озерах от ухудшения кислородного режима?

Вслед затем на смену балаханскому ярусу выступают неожиданно отложения совершенно иного бассейна — Акчагыльского. Акчагыльский бассейн, давший грандиозную трансгрессию к северу, доходившую по Волге до низовьев Камы, был сравнительно сильно осолонен и населен бедной, но совершенно своеобразной морской фауной. Эта фауна не имеет никакого сходства с понтической и лишь отдаленно напоминает фауну миоценовых морей.<sup>4</sup>

Но после этого снова происходит сокращение моря, и в каспийской области появляется новый — Апшеронский бассейн, фауна которого вновь имеет вполне понтическо-каспийский характер. Объяснить появление этой фауны возможно только путем миграции ее из черноморской области — скорее всего, из Куяльницкого бассейна — по Манычскому проливу (Герасимов и Марков, 1939а; Эберзин, 1940). Таким образом, геологические данные свидетельствуют о том, что автохтонная фауна Каспия, хотя и была в его котловине еще в нижнем плиоцене, но не сохранилась с тех пор, а вновь проникла из черноморской области уже в самом конце третичной эпохи. Тем самым общий источник для нее и каспийской фауны Понтоазова перемещается уже из понтической эпохи на значительно более позднее время — последние стадии плиоцена.

Вся третичная история южнорусских морей оказывается, как видно из вышеизложенного, очень сложной и временами неясной. Смена следовавших друг за другом бассейнов различного характера напоминает, по меткому сравнению В. В. Богачева (1922), смену актов в «интермедиях» древнеримского театра. Преемственности фауны геологи ищут, и во многих случаях установить ее не удастся. Так, после распада Понта над богатой понтической фауной в каспийской области опускается «занавес» немого балаханского яруса. Затем открывается новый акт — Акчагыл, в котором все совершенно иное.

Но четвертичная история наших южных морей в некоторых отношениях еще сложнее. По мнению М. М. Жукова (1945), С. А. Яковлева (1956) и других геологов, колебания уровня этих морей в четвертичный период были обусловлены не столько тектоническими причинами, сколько периодически наступавшими оледенениями. В ледниковые эпохи вследствие связывания больших масс воды наступали понижения уровня и регрессии моря; во вторую фазу ледниковья, когда происходило таяние льдов, начинались повышения уровня и трансгрессии морей, продолжавшиеся и в межледниковые эпохи. В это время неоднократно устанавливалась связь между каспийским и черноморским бассейнами, причем так как в первом, замкнутом водоеме уровень повышался сильнее, из него обычно возникал сток по Манычскому проливу.

Как видно из стратиграфической схемы (табл. 13), четвертичный период начинается с существования в черноморской области Чаудинского, в каспийской — Бакинского бассейнов, имевших соединение и вследствие этого сходную фауну. Регрессии, вызванные ляхвинским (=миндельским) оледенением, — или, как выражается Яковлев (1950), вторым древнеледниковьем — привели к разобщению бассейнов. Но в последующую фазу таяния вновь начались трансгрессии, и в черноморской области образовался Древнеэвксинский бассейн, синхронный Нижнехазарскому

<sup>4</sup> Встречающиеся в акчагыльских отложениях дрейссены из групп *polymorpha* и *rostriformis*, по В. П. Колесникову (1939), обитали в реках, впадавших в Акчагыльское море.

Таблица 13

Стратиграфическая схема черноморской и каспийской областей<sup>5</sup>

Отделы	Черноморская область (бассейны)	Связь по Манычу	Каспийская область (бассейны)	Ледниковые эпохи
Современный (голоцен).	Новочерноморский, Древнечерноморский.	Нет.	Новокаспийский, Древнекаспийский.	Послеледниковая.
Новочетвертичный.	Новоэвксинский.	Нет.	Верхнехвалынский.	Валдайская (= вюрм).
	Сурожский (Аланский).	—	Среднехвалынский.	
	Гирканский.	Есть.	Нижнехвалынский.	Днепровско-Валдайское межледниковье.
	Карангатский.	Нет.		
Среднечетвертичный.	Узунларский.	Нет.	Верхнехазарский.	Днепровская (= рисс).
	Древнеэвксинский.	Есть.	Нижнехазарский.	Лихвин-Днепровское межледниковье.
Нижнечетвертичный.	Урунджикский.	Есть.	Верхнебакинский.	Лихвинская (= миндель).
	Чаудинский.	Нет.	Нижнебакинский.	
		Есть.		
Плиоцен.	Куяльницкий.	Есть.	Апшеронский.	—
	Киммерийский.	—	Акчагыльский.	—
			Балаханский.	—
			Понтический.	

<sup>5</sup> Эта стратиграфическая схема составлена в основном по схеме, приведенной Г. И. Поповым (1955), но в соответствии с работой С. А. Яковлева (1956) в нее внесены некоторые изменения; в частности, между Карангатским и Аланским (Сурожским) бассейнами вставлен еще Гирканский, существование которого, впрочем, позднее не отрицал и Попов (1957). Очень показательная стратиграфическая схема В. П. Колесникова (1940а), дающая в виде графика одновременно и размеры трансгрессий, к сожалению, в настоящее время, по крайней мере для четвертичной эпохи, оказывается уже недостаточно полной.

бассейну в каспийской области. Эти бассейны были связаны друг с другом нешироким (до 40 км) проливом по Манычам и имели сходную, но уже не совпадающую фауну. Так, среди дидакн было несколько общих видов, но были и специально древнеэвксинские и специально хазарские. Вследствие наличия пресноводных форм соленость Древнеэвксина предполагается сильно пониженной ( $6-8\text{‰}$ ).<sup>6</sup>

В черноморской области в конце существования Древнеэвксинского бассейна произошло чрезвычайно важное явление — возобновление сообщения со Средиземным морем, (в районе Мраморного моря). События, разыгравшиеся при этом, и все то, что происходило в дальнейшем в Черноморской области вплоть до наших дней, подробно описываются в прекрасной монографии А. Д. Архангельского и Н. М. Страхова (1938) и в других работах этих авторов. По их мнению, образование проливов Босфора и Дарданелл было обусловлено причинами тектоническими — опусканием в этом районе суши, в результате чего речная долина Дарданелл, существовавшая и раньше как ложбина стока древнеэвксинских вод, превратилась в морской пролив с двояким течением.

Результатом этого явилось осолонение черноморской области и появление средиземноморской фауны. Возникшая таким образом «Первая средиземноморская фаза» делится на узунларскую эпоху, когда фауна носит характер современный азовский, т. е. солоноватоводный (с преобладанием двустворчатых кардиум, синдесмии, митиластера) и карангатскую эпоху, в течение которой произошло значительно большее осолонение и фауна во всем черноморском бассейне приобрела резко выраженный морской характер. Наряду с современными черноморскими видами было значительное количество (не менее 25%) средиземноморских моллюсков, ныне в Черном море отсутствующих, и даже морские ежи *Echinocyamus pusillus*. Соленость Карангатского моря, судя по этому, была выше, чем современного Мраморного. В первую, узунларскую, эпоху видимо, еще существовали некоторые каспийские формы; но во вторую, карангатскую, все каспийцы бесследно исчезли не только в море, но и во всех предустьевых частях бассейна.

Карангатская трансгрессия, соответствовавшая второй тирренской трансгрессии Средиземного моря, началась от таянья «Великого ледника» (рисского или днепровского оледенения) и продолжалась очень долго, в течение всей последовавшей межледниковой эпохи.

Но затем картина вновь коренным образом меняется. Слон со средиземноморской фауной ( $QM_1$ ), как показал впервые П. И. Андрусов (1918a) сменяются вновь отложениями типично каспийскими ( $QK_2$ ). Возникает опресненный Новоэвксинский бассейн, фауна которого состоит из каспийских, в основном уже современных видов, и почти совершенно лишена средиземноморских элементов.<sup>7</sup> По Архангельскому и Страхову, это произошло вследствие поднятия Эгейской суши, превратившего опять

<sup>6</sup> Надо заметить, что геологи иногда переоценивают значение раковин пресноводных моллюсков в каспийских отложениях. Так, в прибрежных ракушечниках района Баку постоянно встречаются раковины *Viviparus*, которые, обладая плавучестью, приносятся сюда течениями, видимо, из районов устья Терека и Волги.

<sup>7</sup> По С. В. Бруевичу и О. В. Шишкиной (1959), о солености Новоэвксинского бассейна можно заключить по солености отпрессованных грунтовых растворов из монолитов ила, взятых со дна Черного моря — соленость этих растворов составляла не менее  $4-6.84\text{‰}$  Cl, что соответствует при морском составе солей  $7.4-11.7\text{‰}$  S. Я не знаю, были ли у авторов основания принимать морской состав солей, но надо заметить, что указанные солености при этом составе для каспийской фауны, в частности для моллюсков, чрезмерно велики.

Дарданеллы в ложбину стока. Новоэвксинский бассейн, занимавший приблизительно современную площадь Черного и Азовского морей, был очень глубоким, и его центральная котловина, как и ныне, была лишена фауны — однако, по мнению авторов, вследствие отсутствия глубоководных видов, а не сероводородного заражения (я полагаю, однако, что причина в конечном итоге заключается в газовом режиме).

Уже в современную геологическую эпоху происходят вторичное опускание Эгейской суши, образование проливов и Новоэвксинский бассейн сменяется «Второй средиземноморской фазой» Черного моря. В отложениях QK<sub>2</sub> появляется смешанная средиземноморско-каспийская малакофауна, которая в вышележащих слоях заменяется чисто средиземноморской, но сначала очень обедненной. Это так называемый Древнечерноморский бассейн, имевший еще невысокую соленость; его образование, по Н. М. Страхову (1930), относится уже к исторической эпохе — приблизительно 3000—4000 лет до начала нашей эры. Надо полагать, что между Новоэвксинским и Древнечерноморским бассейнами одно время существовала солоноватая — мейомезогалинная промежуточная стадия с палеонтологически немymi отложениями, и новоэвксинские раковины среди средиземноморских являются «танатоценозом».

Постепенное дальнейшее осолонение Древнечерноморского бассейна приводит его к современному Черному и Азовскому морям, в которых каспийская фауна Новоэвксина сохраняется преимущественно в эстуарных системах.

Позднейшие исследования показали, что эта, намеченная еще Андрусовым и развитая Архангельским и Страховым, схема, в общих чертах правильная, усложняется еще некоторыми обстоятельствами. После карпатской трансгрессии возобновилась на некоторое время связь с Каспийской областью, в которой тогда происходила мощная хвалынская трансгрессия, простиравшаяся на север далеко до Самарской Луки и Уральска. В результате этой связи в черноморской области наступила так называемая Г и р к а н с к а я стадия, характеризовавшаяся опять фауной каспийского типа. Г. И. Горецкий (1953) доказывает, что в это время опреснение и распространение каспийской фауны охватило и все Азовское, а может быть, и Черное море, и ингрессия, вызванная тектоническими причинами, была мощной и быстрой. Вслед затем наступает разобщение каспийской и черноморской областей, соответствующее первому из вюрмских (=валдайских) оледенений (первому новоледниковью). К его окончанию и первому «межледниковью» в черноморской области наступает новая трансгрессия, называемая аланской или, как выражается Г. И. Попов (1955), сурожской. С осолонением опять распространяется черноморская фауна, но каспийская не исчезает, в результате чего в бассейне Азовского моря отлагаются слои со смешанной средиземноморско-каспийской фауной. И только после новой регрессии со значительным понижением уровня во вторую стадию вюрма наступает новоэвксинская трансгрессия с каспийской фауной, содержащей, по Попову, и некоторые виды дидаки — *Didacna tanaitica*, но в некоторых местах и примесь эвригалинных средиземноморских форм — кардиум, синдесмия. Вследствие обильного поступления талых вод с севера уровень Новоэвксина поднимается, и он начинает сбрасывать свои воды в Средиземное. Но затем уровень последнего поднимается еще больше и его воды начинают поступать в черноморскую область, следствием чего было образование Древнечерноморского бассейна.



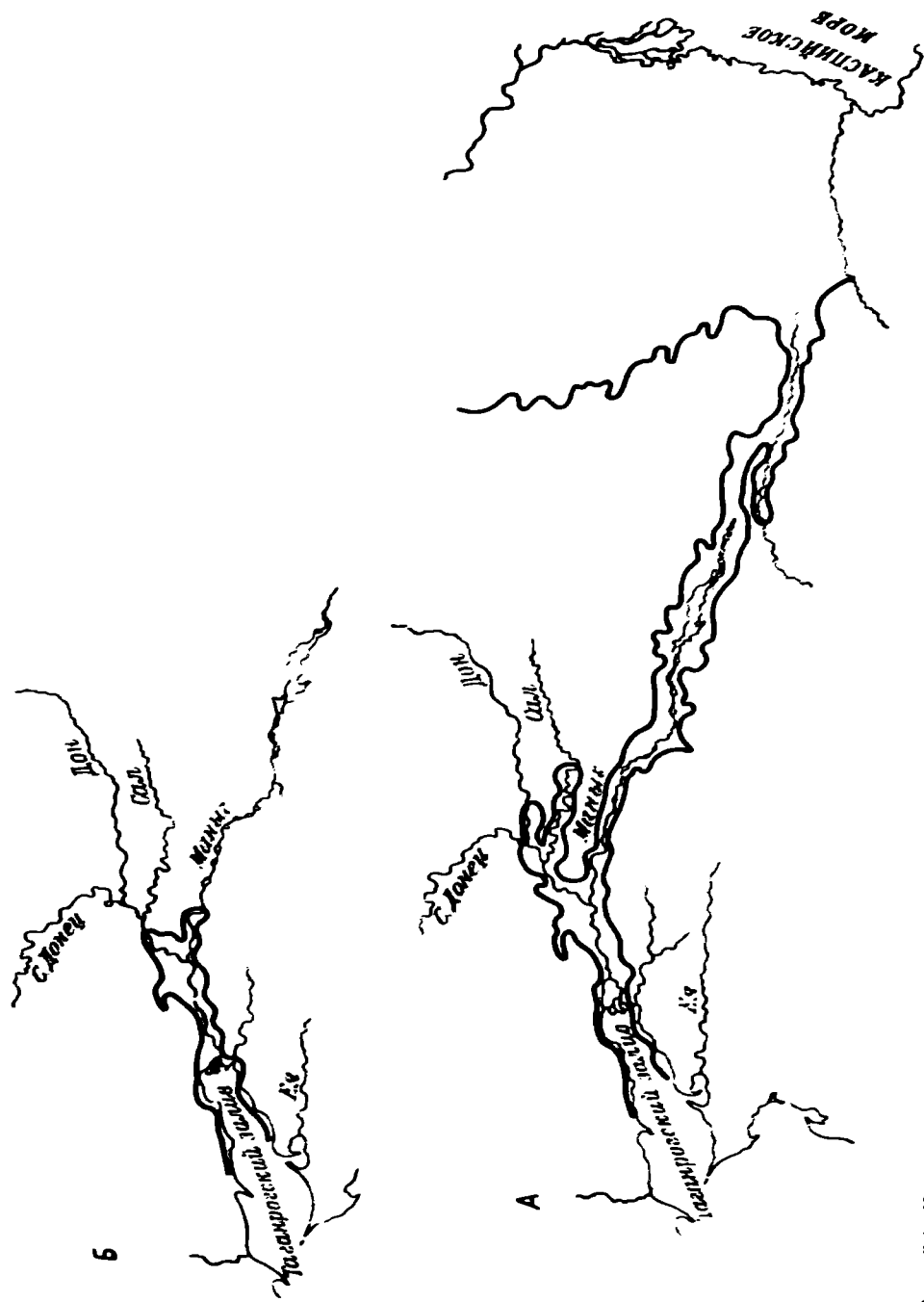


Рис. 36. Донской эстуарий и Маныч в последнюю ледниковую и последнюю эпохи. (По Г. Н. Попову).  
 А — в границах и суровое время; Б — в дрифтотермическое время.

Таким образом, на протяжении четвертичного периода после прекращения связи Древнеэвксинского бассейна с Нижнехазарским соединением каспийской и черноморской областей восстановилось еще раз перед последним оледенением. Связь между бассейнами осуществлялась по Манычскому проливу, имевшему очертания, показанные на рис. 36 (по Попову, 1957). И так как геологические данные говорят о том, что в эпоху первой средиземноморской фазы каспийская фауна в черноморской области исчезла и появилась вновь лишь в Новоэвксинском или, по более новым данным, сначала в Гирканском бассейне, необходимо допустить, что она проникла сюда из Каспийской области, т. е. из Хвалынского бассейна. Произошла, так сказать, «реэмиграция» фауны каспийского типа, возвращение ее в область, в которой она была до первой средиземноморской фазы и из которой еще в куяльницкую эпоху заселила Апшеронский бассейн.

Предположение о том, что Новоэвксинский бассейн получил свою фауну из Хвалынского, впервые было высказано П. Двойченко (1925). Позже оно было поддержано некоторыми другими геологами (Герасимов, и Марков, 1939а). Вообще существование стока вод из Хвалынского, особенно Нижнехвалынского, бассейна (давшего наибольшую трансгрессию от таянья рисского ледника), в Черноморский бассейн по Манычам признают многие геологи. По М. М. Жукову (1945), Манычский пролив является регулятором уровня Каспия, не позволяющим его подъем выше наиболее высоких точек дна в проливе. Но вопрос о времени этого соединения и сопровождавшей его миграции фауны не решен. Основываясь на соотношении солей в каспийской воде, сравнительно близком к океаническому, С. В. Бруевич (1939) доказывает, что в конце ледникового периода должен был существовать даже мощный водообмен между Каспием и Понтоазовским бассейном. Его расчеты приводят к выводу, что это происходило приблизительно 13 000 лет тому назад, что соответствует времени, прошедшему со времени последнего — вюрмского оледенения.<sup>8</sup>

По более новым данным, Новоэвксинский бассейн не имел связи по Манычскому проливу с Хвалынским, но эта связь, как указывалось, возникла на некоторое время после карангатской эпохи и проникая в то время в черноморскую область и пережившая осолонение Аланской (Сурожской) стадии фауна каспийского типа после опреснения широко расселилась по Новоэвксинскому бассейну. Начало же Новоэвксинского бассейна, по Яковлеву, имело место около 77 000 лет тому назад.

Во всяком случае общий источник автохтонной фауны Каспия и каспийской фауны Понтоазова перемещается на значительно более позднее — верхнечетвертичное время, отстоящее от современности всего на десятки тысяч лет.

При таком положении вещей затруднение, возникающее в связи с близостью каспийской фауны в двух изолированных бассейнах, исчезает, так как период изоляции сокращается до времени, истекшего с начала последнего оледенения.

Становится совершенно понятным слабо выраженный эндемизм каспийской фауны в Понтоазове и идентичность подавляющего числа видов.

<sup>8</sup> В своих расчетах Бруевич исходит из того, что в период водообмена между Понтоазовом и Каспием в последнем установился состав солей, почти совпадающий с океаническим (как в открытых опресненных морях) при мезогалинной солености в 6—7‰. Мне кажется, что трудно представить себе такое совпадение при наличии связи только по Манычскому проливу. Кроме того, мезогалинная вода океанического типа должна была отразиться очень сильно на автохтонной каспийской фауне, чего не замечается на фауне Хвалынского моря.

Ясно, что если каспийская фауна пришла в черноморскую область по Манычам всего десятки тысяч лет тому назад, она не могла дать значительного расхождения с современной каспийской. Исходной для обеих является фауна Хвалынского моря, моллюски которого, как известно, чрезвычайно близки к современным моллюскам Каспия (Боброва, 1939; Иуков, 1945).

Изложенная здесь точка зрения на происхождение каспийской фауны в Понтоазове была высказана мною еще в 1946 г. (М.-Болтовской, 1946б), но тогда еще не было уточнено, в какие эпохи существовали связи Каспийского бассейна с Понтоазовским, и предполагалось, что она появилась немного позднее, непосредственно перед новозвксинской эпохой.

В том же году был опубликована статья Я. А. Бирштейна (1946), который независимо от меня пришел к сходным выводам относительно происхождения большинства каспийских высших ракообразных и рыб в Понтоазовском бассейне. Бирштейн предполагал «сравнительно недавнюю иммиграцию» мелководных, эвригалинных и свободноподвижных форм из Каспия, но считал, что она имела место в конце вюрмского оледенения, т. е. уже к концу новозвксинской эпохи.

Однако при таком предположении гирканская-новозвксинская фауна оказывается уже не зависящей от этой иммиграции и ее происхождение становится непонятным. Зависимость же этой фауны от иммиграции каспийцев по Манычам представляется несомненной; важным подтверждением ее служит, между прочим, та особенность новозвксинской фауны, что она состоит почти исключительно из видов, живущих в настоящее время на мелководьях (до глубины 15—20 м) Северного Каспия (Архангельский и Страхов, 1938).

Выше я уже подчеркивал, что в современной каспийской фауне в Понтоазове наблюдается довольно тщательный отбор северокаспийских форм. Через Манычский пролив, примыкающий к Северному Каспию, могли мигрировать прежде всего именно северокаспийские формы, да и сам пролив должен был быть мелководным.

Факт недавних миграций фауны по Манычскому проливу, но в сторону Каспия, доказывает наличие в Каспийском море средиземноморских форм, прежде всего столь популярного у геологов *Cardium edule*.

По-видимому, можно считать доказанным, что первое появление этого моллюска в каспийских отложениях относится не ранее чем к хвалынскому, если не послехвалынскому времени. Но в то время стока из Каспия (Хвалынского моря) по Манычам в черноморскую область не было; напротив, в последние стадии угасания Хвалынского бассейна он переживал фазу сильной регрессии и его уровень лежал значительно ниже черноморского. В Черноморской же области происходила древнечерноморская трансгрессия, затопившая и западные части Маныча, куда мог проникнуть кардиум. Вместе с ним проникли в Каспий, очевидно, и другие средиземноморские формы: *Fabricia*, *Calanipeda*, игла, атерина, гастропода *Hydrobia ventrosa*, и, может быть, бычок *Pomatoschistus*, мшанка *Bowerbankia*.<sup>9</sup>

Наличие в Понтоазовском бассейне очевидно арктической формы — черноморского лосося *Salmo trutta labrax*, весьма близкого к каспийскому *S. t. caspius*, можно расценивать как доказательство миграций по Манычам из Каспия на запад. Однако этот переход трудно отнести к гиркан-

<sup>9</sup> Иную точку зрения высказывают Г. И. Горецкий (1953) и Коссвиг (Kosswig, 1956), которые относят время проникновения в Каспий средиземноморцев (первый — кардиума, второй — атерины и, может быть, иглы) к тирренской-карапатской трансгрессии.

скому времени. Арктические формы попали в Каспий, по-видимому, позднее. Если в период древнечерноморской трансгрессии по Манычам некоторое время происходил сток в сторону Каспия, то в это время лосось свободно мог пройти в обратном направлении, двигаясь против течения.

Древнечерноморская трансгрессия (лучше сказать «новейшая трансгрессия» Понтоазовского бассейна, так как она происходила уже после значительного осолонения Черноморского бассейна) заливала дельту Дона и его низовья вплоть до Маныча или даже до Донца (Лисицин, 1932, 1933; Попов, 1955) (рис. 36). Она относится уже несомненно к исторической эпохе. Возможно, что эта трансгрессия (тем более, если она действительно происходила быстро) и вызвала обеднение каспийской фауны Новоевксина, которая была богаче современной. Об этом с несомненностью свидетельствуют находки в субфосильном состоянии и даже просто в ракушечниках раковин каспийских моллюсков, ныне не живущих в Понтоазове.

Так, в румынских водах Гроссу (Grossu, 1956) обнаружил в субфосильном состоянии раковины нескольких видов микромеланий — *Micromelania caspia*, *M. spica*, *M. dimidiata*.

В лиманах дунайской дельты встречается ныне не живущая в них клессиниола и монодакна цветная *Monodacna colorata*. В ракушечниках дельты Дона и Таганрогского залива я много раз находил пустых, но совершенно свежих клессиниоль. Чрезвычайно интересны замечательные находки О. В. Розена (1925), который обнаружил на песчаном пляже у Миусского лимана, кроме клессиниоль, также раковины обоих живущих в Понтоазове видов адаки и 4 видов дидакн. Правда, так как эти виды дидакн не найдены в новоевксинских отложениях, можно предположить, что они были отмыты из древнеевксинских; но Розен пишет, что найденные им раковины *Didacna pyramidata*, *D. trigonoides* и *Adacna* были совершенно свежими, некоторые цельными (с двумя створками), с сохранившимся лигаментом и даже с засохшей мантией, из чего он заключает, что эти моллюски «еще недавно жили в Миусском лимане».

Вообще в эстуарных системах, особенно с быстро нарастающими дельтами, отличающихся постоянным перемещением береговой линии, недолговечностью дельтовых водоемов и неустойчивостью гидрологического режима, условия для обитания каспийской фауны в целом недостаточно благоприятны. С течением времени неизбежно должно происходить сокращение области распространения и даже вымирание некоторых наиболее stenotopных видов, отбор более эвритопных. Поэтому-то богаче всего каспийской фауной наиболее устойчивый Бугско-Днепровский эстуарий и беднее всего — Кубанский.

Возражая против моего предположения об иммиграции из Каспия основной массы каспийских видов по Манычам в конце ледниковой эпохи Державин (1951a) указывает на то, что в Донском эстуарии (рис. 36), примыкающем к Манычам, каспийская фауна должна была быть богаче, чем в северочерноморских, между тем как дело обстоит наоборот. Но приведенные факты говорят о том, что малакофауна Донского эстуария была не беднее, последовавшее же затем обеднение каспийской фауны следует объяснить менее благоприятными условиями обитания в нем, особенно в связи с избытком минеральных извесей. Если переход средиземноморских форм в Каспий произошел во время древнечерноморской трансгрессии, то существование хотя бы и обмелевшего Манычского пролива имело место в самом недавнем прошлом.

Надо сказать, что весь характер Манычской долины, широкой и по всей длине своей усеянной цепью многочисленных мелких и крупных соленых озер, среди которых бросается в глаза огромный лиман Гудило, невольно вызывает представление о морском проливе, который еще не успел даже окончательно высохнуть. На это обращали внимание все исследователи, побывавшие здесь, начиная с Палласа. В. В. Богачев (1936) говорит, что предание о Манычском водном пути из Азовского моря в Каспий жило всегда и в настоящее время еще распространено в народе.<sup>10</sup>

В своем красивом произведении «Лик Каспия» С. А. Ковалевский (1933) сопоставлением многочисленных исторических материалов доказывает, что Манычский пролив еще функционировал как морской пролив во всяком случае не позже, чем за 1500 лет до начала нашей эры, и тогда по нему прошли во время своих скитаний аргонавты, воспеваемые Гомером. В то время Каспий был почти пресным (о пресной воде Каспия говорят многие писатели и ученые древности) и получал массы изливавшихся в него на севере вод от растаявших ледников (или Анцилового озера). По Ковалевскому, еще при Геродоте, т. е. в I в. до нашей эры, Маныч продолжал существовать как водный путь из Каспия в Понт, хотя и обмелевший, и лишь в IV в. нашей эры превратился в болотистые топи.

Хронология Ковалевского, который переносит Хвалынское море в современную эпоху, Хазарское относит к вюрму и весь Акчагыл перемещает в постплиоцен, подверглась резким возражениям, в частности со стороны Л. С. Берга (1934б), и большинством геологов, кажется, не принимается.

Тем не менее, в свете данных Н. М. Страхова о времени наступления второй средиземноморской фазы Черного моря, существование Манычского пролива в начале древнегреческой истории очень вероятно.

В современную эпоху соленые озера Маныча, теперь большей частью уже затопленные водохранилищами, не дают никаких доказательств недавних миграций фауны. До сооружения водохранилищ они были населены лишь галофилами и галобионтами внутренних водоемов. В менее соленом Зап. Маныче были некоторые эвригалинные каспийские формы, в частности кордилофора и *Pontogammarus aralensis*, но они, конечно, поступали сюда из Дона.<sup>11</sup> Совершенно неправдоподобно предположение А. О. Таусон (1936) и Я. А. Бирштейна (1946), что найденные А. Л. Бенингом (1936) в весенних разливах Маныча в нескольких километрах от его впадения в Дон каспийские ракообразные проникали сюда через всю систему Манычей прямо из Каспия.

Итак, проблема происхождения каспийской фауны в Новозвксинском бассейне и всего этого бассейна разрешается существованием стока Хвалынских вод через Манычский пролив, которые, опреснив воды черноморской котловины, заселили ее каспийской. Произошла полная смена фауны, как и при переходе от Древнеэвксинского бассейна к первой средиземноморской фазе.

<sup>10</sup> Очень характерны приведенные В. В. Богачевым (1903а) слова одного казака, сопровождавшего его в экскурсиях: «Тут, видно, море было, а здесь под буграми — берег. Потому тут и земля один солончак» (стр. 133).

<sup>11</sup> В настоящее время в Веселовском водохранилище, опресненном через каналы Кубанской водой, обитает несколько каспийских видов, частично переселенных искусственно (Круглова, 1959), частично проникших туда самостоятельно.

Однако А. Д. Архангельский и Н. М. Страхов решают этот вопрос иначе; они полагают, что появление каспийских форм в Новоэвксине могло быть результатом расширения ареала этих форм, сохранившихся где-то в качестве древнеэвксинских реликтов во время первой средиземноморской фазы. Но убежища, в которых переживали каспийцы, авторами не найдены. Вплоть до низовьев современных рек отложения этой фазы содержат исключительно средиземноморские виды. Карангатское море давало, как известно, трансгрессию еще более значительную, чем упомянутая, заливавшую низовья Дона до устья Северского Донца<sup>12</sup> и проникшую в Зап. Маныч. В дельте Дона под Азовом бурения дают не только азовскую, но уже настоящую черноморскую фауну, с *Venus*, *Tapes*, *Nassa*, *Pecten* и другими средиземноморскими формами (Лисицин, 1933). Морские моллюски проникли почти до водораздела Зап. и Вост. Манычей. В. В. Богачевым (1903б), К. Лисициным (1932, 1933), Г. И. Поповым (1955) в отложениях этого района была найдена богатая чисто черноморская малакофауна без малейшей примеси каспийской, свидетельствующая, по мнению последнего, об осолонении до 15—19‰. В районе лимана Гудило существовали даже устричные банки. Г. И. Горецкий (1953) подчеркивает, что здесь в мелководных прибрежных и несомненно сильно опресненных бухтах, где оставались только наиболее эвригалинные морские формы и даже появлялись пресноводные, каспийских моллюсков все-таки не было, кроме речной *Dreissena polymorpha*.

По его мнению, это свидетельствует о том, что Узунларская (карангатская) ингрессия была чрезвычайно быстрой, носила характер вторжения, совершенно погубившего каспийскую фауну.

Однако в то время средиземноморские формы все же не достигли Каспия: вероятно, вследствие поднятия водораздела между Зап. и Вост. Манычами здесь оставалась перемычка шириной всего в 3—4 км, к востоку от которой начинался уже залив Нижнехвалынского моря с каспийской фауной.

Таким образом, фауна каспийского (понтического) типа, которая могла бы остаться от Древнеэвксинского бассейна, в карангатскую эпоху была уничтожена его полигалинными водами.

Такие явления гибели, вытеснения и миграции широко используются геологами для объяснения многих непонятных картин, которыми так изобилует геологическая летопись.

Но с точки зрения биолога, учитывающего экологические особенности не одних только моллюсков, а всех групп, полное уничтожение в с е й древнеэвксинской фауны допустить трудно. Действительно, если бы древнеэвксинская фауна обладала теми же экологическими свойствами, как и современная каспийская, то некоторые элементы ее, более эвригалинные, главным образом рыбы, могли бы пережить осолонение Карангата, — ведь мы находим 4 вида бычков в Мраморном море, а 2 вида осетровых даже в Адриатике; главная же масса, олигогалинная или даже пресноводная, могла бы сохраниться в предустьевых районах и реках.

Хотя в карангатское время все Азовское море и низовья Дона были осолонены не менее, чем современное Черное море, и эстуарии, особенно в условиях трансгрессии, должны были быть сильно сокращены, олигогалинная зона все-таки должна была где-то существовать, поскольку существовала впадавшая в море река и ее устье. Устьевые части каран-

<sup>12</sup> По Г. И. Попову (1955), морская, или, вернее, солоноватоводная, *Hydrobia ventrosa* обитала даже у хутора Соленого, т. е. в 20 км ниже Цымлянской.

гатских рек могли служить убежищем до сих пор не найденных древнеэвксинских реликтов в первую средиземноморскую фазу.

Но здесь нужно принять во внимание два обстоятельства. Во-первых, мы пока не имеем доказательств того, что экология древнеэвксинской фауны совпадала с экологией современной каспийской. Есть основания предполагать, что приспособление к совершенно пресным водам выработалось у каспийской фауны в самом Каспии позже, во время ледникового периода, так же как и приспособление к соленым водам океанического типа у некоторых форм создавалось постепенно и вырабатывается и в настоящее время.

Во-вторых, и это было более серьезным препятствием к сохранению форм каспийского типа в устьях рек, — то, что сами реки в карангатскую эпоху должны были иметь совершенно иной характер, чем теперь. Карангатский бассейн образовался в конце и после рисского (днепровского) оледенения, когда от притока огромных масс вод тающего Великого ледника реки Русской платформы совершенно изменили свой режим и превратились в стремительные мощные потоки, несущие массы продуктов эрозии.

В таких реках, примером которых могут служить современные Кубань и Рион, фауна, как известно, уничтожается вплоть до полного исчезновения, о чем я упоминал выше.

В течение всего ледникового периода, во всяком случае к концу каждого оледенения, реки превращались в такие горного типа потоки, несомненно остававшиеся безжизненными, пока не утихала эта «эрозионная буря». Это подчеркивают многие геологи, в частности В. В. Богачев (1924), Г. И. Горецкий (1953) и др. Как хорошо заметил Богачев (1924), мощные разливы Дона, которые являются, как и в других реках, вообще критическими моментами для фауны, до некоторой степени воссоздают ежегодно картину, наблюдавшуюся при таянии ледников. В связи с этим В. И. Жадин (1940б) высказал предположение, что вся реофильная фауна к началу послеледникового времени была опустошена на всем протяжении рек, хотя бы частично затронутых влиянием ледников, и до настоящего времени реки еще далеко не насыщены фауной, в противоположность стоячим водоемам, не пострадавшим от оледенений.

Итак, древнеэвксинская фауна, со стороны моря угнетаемая наступлением (и, может быть, стремительным) вод с высокой соленостью, в низовьях рек встретила невыносимый режим наносов и должна была погибнуть.

Но есть другие соображения, по которым невозможно предполагать, чтобы каспийский комплекс в Понтоазове представлял бы собою древнеэвксинскую фауну, сохранившуюся в качестве реликта. Древнеэвксинский бассейн, синхронный минделю (лихвину) и последующему межледниковью, отделен от нас все-таки очень значительным промежутком времени — по Яковлеву, он существовал от 450 000 до 240 000 лет назад. Если мы будем считать, что в ту эпоху фауна общавшихся между собой бассейнов Каспийского и Черноморского была общей и с тех пор развивалась самостоятельно в течение почти всей четвертичной эпохи, то и такого периода изоляции будет достаточно для существенного расхождения в видовом составе двух бассейнов.

Изоляция и сама по себе является чрезвычайным мощным фактом видообразования. Еще Ч. Дарвин писал: «Несходство между обитателями разных областей может быть приписано их изменению под влиянием изменчивости и естественного отбора и, вероятно, в меньшей степени определенному влиянию различных физических условий. Степень несходства

обусловливается тем, насколько полно было предотвращено переселение из одной области в другую. . . Отсюда важное значение преград, задерживающих переселение, так же как важно время для медленного процесса изменения под влиянием естественного отбора» (1935, стр. 472).

Но очевидно, что различие между фаунами двух бассейнов будет больше, если условия среды в них будут неодинаковыми.

Между тем четвертичная история Понтокаспия говорит о том, что экологическая обстановка в черноморской и каспийской областях была совершенно различной. Малакофауна Древнеэвксинского и синхронного ему Нижнехазарского бассейна была уже хотя и сходной, но далеко не одинаковой. Значительно больше сходства между моллюсками Новозэвксинского и Хвалынского морей (оба очень близки к современному Каспию), хотя теоретически, если предполагать сохранение древней фауны в Понте, именно здесь должно было быть наибольшее расхождение.

А. Д. Архангельский и Н. М. Страхов объясняют сохранение древнеэвксинских реликтов тем, что между новозэвксинской и древнеэвксинской (вообще очень плохо еще изученной) фауной около трети (36 %) общих видов. Но эта цифра очень низка и доказывает как раз то, что за время, истекшее между этими двумя бассейнами, произошло значительное изменение видового состава! Впрочем, крайняя неполнота геологической летописи заставляет геологов больше искать сходства, чем устанавливать отличия в фауне разных горизонтов.

Конечно, теоретически рассуждая, от древнеэвксинской фауны могли бы все-таки остаться некоторые элементы. Если крупные реки для нее были недоступны и все расположенные близ берегов озера и лиманы были залиты карангатской трансгрессией, то все же где-нибудь, хотя бы на юге, могли сохраняться устьевые участки с более благоприятным режимом наносов, а за время существования моря (тем более, что в узунларскую стадию оно еще не сильно осолонилось) к его соленым водам могли бы приспособиться некоторые формы, особенно рыбы.

Но сохранившиеся от Древнеэвксина и предшествовавших времен формы должны, вообще говоря, сильно отличаться от каспийских. Это должны были быть особые эндемичные роды, или группы видов, или сильно уклоняющиеся виды. Однако таких мы почти не находим.

Если не считать многочисленные, но ничего не доказывающие черноморские формы неизученных групп нематод и остракод, есть только два эндемичных для Понтоазова рода — *Percarina* и *Relictogobius*. Их можно было бы относить к этим древним остаткам Древнеэвксинского и предшествовавших ему в черноморской области бассейнов. Однако эти формы, как я уже упоминал выше, по своему систематическому положению не обнаруживают никакой связи с каспийскими видами. Если первый может оказаться в дальнейшем средиземноморцем, то перкарина, видимо, относится к той же группе, что и эндемичные для рек Понтоазова дунайско-днестровские окуневые и гастроподы (виды *Melanopsis*, *Theodorius*); эта группа представляет остаток третичного пресноводного комплекса. Фактически можно говорить только о двух явственно обособленных каспийских видах — *Corophium maeoticum* и *Gammarus shablensis* (если они не будут найдены в Каспии). Эндемизм каспийского комплекса чрезвычайно слабо выражен. Объяснить это, принимая сохранение древнеэвксинской фауны в Понтоазове, можно только двумя путями. Можно предположить, что из древнеэвксинской фауны были отобраны и дошли до наших дней только те виды, которые были также и в нижнехазарской, а те, которые не совпадали с нижнехазарскими, вымерли. Но невозможно представить



себе, каким образом мог произойти такой отбор. Тогда приходится допустить, что со времен древнеэвксинской эпохи до современности в двух различных бассейнах (в черноморской и каспийской областях) происходила параллельная эволюция фаун. Более того, — эволюция конвергентная, так как сначала эти фауны расходились больше, чем теперь!

По поводу слабого эндемизма каспийской фауны в Понтоазове может быть сделано возражение, что мы ведь не знаем темпов эволюции фаун, и возможно, что оставшаяся в нем древнеэвксинская фауна (при этом, конечно, надо допустить, что она совпадала с древнекаспийской) за время своей изоляции просто не успела достаточно сильно эволюционировать, чтобы дать сильное расхождение с каспийской.

Еще Ч. Дарвин писал, что «у нас нет средств для определения в годах, какой период времени нужен для того, чтобы вид мог измениться» (1935, стр. 415). Применительно к фауне Понтокаспия К. Ф. Кесслер (1877) тоже писал, что в его время не было никаких наблюдений, которые позволили бы определить время, необходимое для превращения одного вида в другой. Но и в настоящее время таких данных имеется еще очень мало.

По палеонтологическим данным, известны отдельные стойкие формы, сохраняющиеся без видимых изменений на протяжении долгих периодов. Мы знаем несколько таких устойчивых древних видов, появившихся еще в верхнетретичное время, главным образом среди пресноводных гастропод, но есть они и среди дрейссен — такова *Dreissena rostriformis*, известная еще с Понта. В отложениях нижнечетвертичных морей указываются и некоторые другие современные виды, хотя, правда, перед видовым названием часто стоит «affinis», по существу сводящее на нет определение. Однако такие формы единичны. Следует заметить, что вообще именно моллюски, на которых зиждется вся палеонтология южнорусских морей, представляют собою группу, неблагоприятную для выводов о скорости видообразования. Точное определение не только ископаемых, но и современных моллюсков часто представляет большие затруднения.<sup>13</sup> Собственно говоря, это естественно, так как о формах ископаемых моллюсков мы судим исключительно по раковине. Такие же трудности и по той же причине возникают и по отношению к остракодам.

Однако на основании сведений о распространении современных видов или зоогеографических групп, особенно при наличии изоляции, можно заключить, что в некоторых группах животных образование новых форм идет довольно быстро, и даже время, истекшее с последнего оледенения, достаточно для образования новых подвидов или даже видов. Иллюстрирующие это факты были собраны мною в недавно опубликованной статье (1959б). Из них можно привести относящиеся к арктическому комплексу в Каспии, среди которого есть эндемичные не только подвиды, но и виды, 4 вида *Mysis* — *M. caspia*, *M. microphthalma*, *M. macrolepis*, *M. amblyops*, возникших несомненно из одной исходной арктической *M. oculata relicta* и 2 вида *Pseudalibrotus* — *P. platyceras*, *P. caspius*. Л. А. Зенкевич (1949) указывает, что только 35% форм этого комплекса идентичны с арктическими. Но проникновение арктического комплекса в Каспий, по мнению большинства авторов (Зенкевич, 1949; Thienemann, 1950), относится к послеледниковому времени, т. е. произошли 10—20 тысяч лет назад.

<sup>13</sup> В. В. Богачев (1932) даже приходит к выводу, что под влиянием неустойчивости гидрологического режима Каспия у дидаки происходило хаотическое оплодотворение дававшее необыкновенные межвидовые помеси и химеры.

Ныне живущие в Черном море формы средиземноморского происхождения обитают здесь, видимо, не ранее чем с момента начала второй средиземноморской фазы, имевшей место, по Н. М. Страхову (1938), 5—6 тысяч лет назад.<sup>14</sup> Между тем среди них в условиях неполной изоляции («затрудненного сообщения») мы знаем уже ряд эндемичных подвидов и даже как будто бы видов. Как я уже указывал (1959б), если не принимать во внимание многочисленных черноморских подвидов и видов моллюсков, описанных К. О. Милашевичем и внушающих сомнение, то описано несколько черноморских видов гарпактицид (Jakubisiak, 1938a), мизид *Diamysis pengoi* и *Paramysis kröyeri*, *P. pontica*, *P. agigensis* (Băcescu, 1940) и большое число черноморских форм рыб — особые подвиды атерины, хамсы, барабули и других видов и эндемичные виды *Labrus prosostictus*, *Arnoglossus kessleri*, *Scophthalmus torosus* и др. (Сластененко, 1936, 1939). Даже если все черноморские эндемичные виды будут в дальнейшем сведены к низшим систематическим единицам, остается факт наличия множества ясно выраженных подвидов, возникших в течение исторической эпохи в условиях постоянного притока и пополнения черноморской фауны типичными популяциями. Такого же порядка цифрой, 5—12 тысяч лет, В. Гептнер (1935) оценивает возраст подвидов многих птиц.

Подвиды образовались и у средиземноморских форм, проникших в Каспийское море из Черного, т. е. хотя и попавших в условия изоляции в новой среде, но находящихся в этих условиях еще более краткое время, может быть всего тысячи 4 лет (фабриция, бовербанкия, игла).

Таким образом, в разных группах животных, и в частности среди ракообразных и рыб, новые подвиды и виды образуются за время, исчисляемое не более чем 5—10 тысячами лет.

Но это срок, ничтожный, конечно, по сравнению с тем, который отделяет нас от древнеэвксинской эпохи ( $1/4$ — $1/2$  миллиона лет). У нас нет решительно никаких оснований приписывать каспийской фауне более медленный темп эволюции. Все то, что мы знаем о каспийцах, говорит об их широкой индивидуальной изменчивости, склонности к образованию экологических и географических форм. Бэческу (Băcescu, 1940) пишет, что фауна каспийских мизид бассейна Дуная производит впечатление относительно молодой и «находящейся в полной эволюции». По А. Н. Державину (1939a), в Каспии среди автохтонного комплекса мизид энергично идет видообразование. Мы уже в пределах самого Понтоазова находим у некоторых каспийских видов подвиды, занимающие разные ареалы. Если для олигогалинных форм, как длиннопалый рак, ареалы, могут быть изолированы пространствами моря, то для проходных рыб они даже не могут считаться изолированными, а между тем населены разными подвидами (три разных подвида шеман, подвиды белуги, палеостомская сельдь).<sup>15</sup>

<sup>14</sup> Правда, относительно времени начала второй средиземноморской фазы Черного моря единого мнения нет. М. И. Нейштадт (1952) считает, что она началась 7 тысяч лет тому назад, Пфанненштиль (по Яковлеву, 1956) — 18 тысяч лет, Коссвиг (Kosswig, 1956) — 20 тысяч лет назад. Однако все это цифры одного порядка, не выходящие за пределы современной геологической эпохи.

<sup>15</sup> В связи с этим очень мало правдоподобно предположение Ю. И. Полянского (1958), что обитающие в Каспии на сельдевых и осетровых, но широко распространенные в разных морях 5 видов паразитов (см. стр. 23) представляют собою древнейшие остатки фауны третичных морей, предшествовавших Сармате и Понту. Даже признавая замедленность темпа эволюции паразитов (Догель, 1947), очень трудно представить себе совпадение видовых признаков у форм, обитавших в Тетисе и после его распада раздельно существовавших, с одной стороны, в открытых морях, а с другой — в замкнутом, многократно опреснявшемся Каспии.

Я не отрицаю возможности сохранения в Понтоазовском бассейне некоторых древнеэвксинских форм. Но среди каспийского комплекса в Понтоазове такие формы трудно указать. Хотя мы и находим в этом комплексе эндемичные для Понтоазовского бассейна формы, вполне вероятно, что все эти формы, среди которых менее 5% эндемичных видов, могли возникнуть в этом бассейне за время, которое прошло с момента их иммиграции из Нижнехвалынского моря (порядка ста тысяч лет).

Итак, вопрос о происхождении каспийской фауны в Азовско-Черноморском бассейне решается так, что эта фауна, во всяком случае подавляющее большинство относящихся к ней видов или близких к ним форм, от которых они произошли, иммигрировала в этот бассейн из Хвалынского бассейна по Манычскому проливу в верхнечетвертичное время (вероятнее всего, перед последним оледенением).

В фауне Аральского моря каспийские элементы, вероятно, имеют аналогичное происхождение. В понтическую эпоху море не достигало Арала, его котловина возникла уже в четвертичном периоде (Герасимов и Марков, 1939б). Вероятно, во время хвалынской трансгрессии Аральское море заселилось каспийской фауной, которая сначала, как показывают находки моллюсков в отложениях (Берг, 1908), была богаче. В дальнейшем произошло обеднение фауны Арала по неизвестным причинам. Проводником каспийских форм в Арал были несомненно Узбой и сарыкамышская депрессия. Это подтверждается исследованиями А. Л. Бенинга (1938а), И. В. Старостина (1948), И. В. Старостина и Е. И. Егоровой (1951), обнаруживших в озерах старого русла Узбоя 7 каспийских видов и из них 4 вида, отсутствующие в Арале: амфиподы *Dikerogammarus haemobaphes*, *Pontogammarus crassus*, *Corophium curvispinum*, бычки *Neogobius cephalarges constructor*, а также средиземноморскую рыбу атерину.

Очевидно, по Узбою же, по которому связь Арала с Каспием восстанавливалась и позже, в том числе и в историческое время, проникли в Арал и живущие там средиземноморские виды — кардиум и мшанка *Bowerbankia* и единственная арктическая форма — аральский лосось *Salmo trutta aralensis*, близкий к каспийскому.<sup>16</sup>

Предположение об очень недавнем — верхнечетвертичном или даже послеледниковом — переселении каспийского комплекса в Арал вполне согласуется с его очень слабо выраженным эндемизмом. Оно согласуется и с его составом, так как каспийский комплекс в Арале состоит главным образом из форм планктонных (полифеиды) или живущих среди растительности (неритины, гидробия, аральский понтогаммар), а если это чисто донные формы, то имеющие пелагическую личинку (дрейссены, адакна, кардиум). Такие формы могли легче перейти по Узбою, чем малоподвижные и тесно связанные с дном. Правда, отбор подвижных и пелагических форм оказывается очень неполным, так как в Арале нет ни мизид, ни сельдевых.

<sup>16</sup> Предположение Н. З. Хусаиновой (1957), что аральский кардиум является не средиземноморским, а автохтонным видом, потомком кардинд, живущих в бассейнах — предшественниках Каспия, кажется мне необоснованным. Прежде всего оно должно предполагать удивительную конвергенцию признаков, так как аральские кардиумы относятся к тому же виду *Cardium edule* — или, учитывая данные Петерсена (Petersen, 1958), *C. lamarcki*, что и каспийские и понтоазовские. Не предполагает ли Хусаинова, что и аральская мшанка *Bowerbankia* — тоже потомок акчагыльских или даже сарматских мшанок? Что в озерах по Узбою, где найден ряд каспийских форм, кардиума нет — неудивительно, так как он должен был погибнуть при полном опреснении, которое переносят все эти формы.

Может быть в дальнейшем формировании состава фауны Арала сыграла какую-то роль очень низкая биологическая продуктивность этого водоема, о которой я упоминал выше.

### ЗООГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА КАСПИЙСКОЙ ФАУНЫ В ПОНТОАЗОВСКОМ БАСЕЙНЕ

Что же представляют собою каспийские виды в Понтоазовском бассейне с точки зрения зоогеографа? Как я показал, они не могут считаться в полном смысле ни понтическими, ни тем более сарматскими реликтами.

Если они вселились в Понтоазовский бассейн во времена хвалынской трансгрессии, то это прежде всего — позднеледниковые иммигранты.

С другой стороны, поскольку они существуют в Понтоазове только со времени Новоэвксинского бассейна, они могут считаться, как остатки фауны этого бассейна, новоэвксинскими реликтами.

Однако вопрос о зоогеографическом значении каспийских видов в Понтоазове решается не так просто. В разных частях бассейна даже для одного и того же вида оно может быть различным.

Живущие в морских частях бассейна эвригалинные каспийские виды (преимущественно рыбы, но также некоторые гидроиды и ракообразные) могли остаться здесь со времени существования Новоэвксинского бассейна. Они будут новоэвксинскими реликтами, хорошо соответствующими этому понятию в определении Экмана (Ekman, 1915) или Л. С. Берга (1916б): «... формы, существование которых в данной области можно объяснить лишь тем, что они остались здесь с тех пор, когда условия были чужды современным» (стр. 1358). Так как эти виды, очевидно, приспособились к жизни в совершенно иных солевых условиях, чем в новоэвксинское время, они могут считаться настоящими «адаптивными» реликтами, в понимании В. М. Рылова (1921). Впрочем, уже само это определение реликта предполагает адаптацию к новым условиям.

Следует, однако, заметить, что каспийцы вообще очень плохо соответствуют тому представлению о реликтах, которое широко распространено в зоогеографии и связывается обычно с сохранением в ограниченных районах отдельных форм, уцелевших в них благодаря специфическим условиям и избежавших борьбы за существование с другими, более сильными видами. В таком именно смысле характеризуют реликтов Даль (Dahl, 1921), Гессе (Hesse, 1924), В. Гептнер (1935).

Я. А. Бирштейн (1947) формулирует понятие реликта так, что это остатки фаун прошлых эпох, характеризующиеся замедленным темпом эволюции, населяющие ограниченный ареал и узко приспособленные к специфическим условиям существования.

Из вышеизложенного видно, что каспийские виды в Понтоазовском бассейне не соответствуют этому определению ни в одном из признаков, кроме того, что их можно считать остатком фауны прошлых эпох,<sup>17</sup> и уж во всяком случае это не «побежденные в борьбе за существование» формы.

<sup>17</sup> Бирштейн считает, что мы должны стремиться замещать реликтовые виды нереликтовыми и в пример приводит акклиматизацию средиземноморских форм в Каспии. Но акклиматизируемый нереис не заместил никаких «реликтовых» (автохтонных) форм, а дополнил крайне недостаточную пелофильную фауну Каспия. Сопоставление же пресноводных форм с каспийскими скорее дает основание рекомендовать замещение нереликтовых форм реликтовыми. Это и осуществляется при широко распространенной акклиматизации каспийцев во внутренних водоемах, хотя здесь тоже происходит преимущественно пополнение, а не замещение фауны.

К каспийской фауне в Понтоазове больше подходит представление не об «ущелевших остатках» (Новоэвксинского бассейна), а о вселенцах, сравнительно недавно (в хвалынскую эпоху) вторгшихся в новый бассейн и, несмотря на ухудшение условий в нем (осолонение), расширяющих свой ареал.

В эстуарных системах — опресненных частях Черного и Азовского морей, лиманах, предустьевых районах и дельтах рек зоогеографическая оценка каспийской фауны значительно усложняется. Здесь обитает, не выходя даже в мезогалинные воды, большая часть каспийских видов. В Новоэвксинском бассейне, вероятно, все эти виды обитали по всему морю. Осолонение бассейна во вторую средиземноморскую фазу сократило их ареалы, заставив их уйти в опресненные воды. Затем Понтоазовский бассейн испытывает значительную трансгрессию моря, вследствие опускания северных частей бассейна [но не всего бассейна, что подчеркивает Б. М. Личков (1928)]. Именно в это время и образуются лиманы, как это показал Н. Соколов в своей стройной теории происхождения лиманов (1895).<sup>18</sup> Азовское море заселяется фауной черноморского типа, о чем с неопровержимостью говорит нахождение на его дне в субфоссильном и просто в мертвом состоянии большого количества раковин черноморских видов моллюсков, на что обращали внимание еще Н. Л. Чугунов (1926) и В. Л. Паули (1927), и сохранение в живом виде в Утлюкском заливе и в Сев. Сиваше некоторых черноморских моллюсков и полихет. Во время своих исследований бентоса я находил среди ракушки в дночерпательных пробах в совершенно свежем состоянии и в значительных количествах раковины черноморских моллюсков *Nassa*, *Cerithium*, *Venus*, *Rissoa* и других на косах у входа в Таганрогский залив и даже в средних частях залива, до меридиана Ейска. Раковины же азовских форм (кардиум, синдесмия) начинали попадаться уже на меридиане Таганрога, в олигогалинной зоне. Это показывает, что условия, близкие к современным черноморским, господствовали уже в западной половине залива в самом ближайшем прошлом — вероятно порядка нескольких столетий тому назад. Но геологические данные показывают, что еще ранее вплоть до низовьев Маныча простирались по крайней мере мезогалинные воды, содержавшие кардиум — Доно-Манычский лиман (Лисицын, 1933).

Эта «новейшая трансгрессия» от более древней карангатской отличалась, однако, не только меньшим протяжением, но и наличием у своих границ каспийских форм, сохранившихся в отложениях. Таким образом, каспийцы в то время вместе с дельтами и авандельтами были смещены довольно далеко от моря, но не вымерли, как в первую средиземноморскую

<sup>18</sup> Многие лиманы образовались в результате затопления речных долин. Если лиман образовывался в долине мощной реки, он в результате нарастания ее дельты заполнялся наносами и терял свою первичную форму. При наличии же незначительной реки ее русло сохранялось, и некоторые лиманы до сих пор поразительно напоминают водохранилища. В сущности говоря, и те и другие возникли от одного и того же процесса — подпора, в первом случае со стороны моря, во втором — от плотины, причем судьба и тех и других зависит главным образом от поступающих в них взвесей, т. е. твердого стока реки. С этим связаны и некоторые общие черты в условиях обитания в этих водоемах, часто упоминаемые в статьях П. А. Журавля (1947, 19506 и др.). В наиболее неизменном виде, можно сказать почти в неприкосновенности, сохранил эту первичную древнюю форму водохранилища Бугский лиман. В этих древних водохранилищах, насчитывающих не менее чем 5000-летний возраст, следы их первоначального происхождения (затопленной суши), очевидно, уже давно скрыты под ракушечными и иловыми отложениями. Хотя режим уровня этих водоемов, как и их фауна, различны, нельзя ли в их биологии найти некоторые черты будущего биологического режима давно полностью сформировавшихся водохранилищ?

фазу. То же наблюдалось и в черноморских лиманах. «Новейшая» азовско-черноморская трансгрессия, очень сильно стеснившая ареалы каспийцев, была, очевидно, важным добавочным импульсом для вселения их в пресные воды.

Все эти события безусловно относятся уже к исторической эпохе. Н. А. Загоровский (1928) находит их отклики в произведениях Диодора Сицилийского и других древнегреческих писателей, глухо упоминавших о грандиозных наводнениях и потопах на берегах Понта.

В настоящее время давно уже идет обратный процесс — регрессия моря или скорее, может быть, наступание рек, естественный процесс заноса предустьевых районов, результаты которого начали проявляться, как только прекратились тектонические явления, вызывающие трансгрессию моря.<sup>19</sup>

Но из всего изложенного вытекает любопытное следствие. Если на месте современных эстуариев, в Дону до Маныча, по крайней мере на 80 км выше устья, одно время существовала мезогалинная зона, то, следовательно, главная масса каспийских видов, олигогалинных и мезогалинных, в местах своего современного обитания некоторое время безусловно отсутствовала. Значит здесь эти олиго- и мезогалинные виды не могут считаться в полном смысле слова реликтами: они не оставались в своем современном местообитании с новоэвксинской эпохи, но на некоторый период ушли, были пассивно передвинуты вверх по течению вместе с перемещением своего экологического ареала, а потом таким же порядком вернулись обратно. Зоогеографическая оценка каспийских видов в низовьях рек поэтому сильно усложняется; скорее всего надо считать их псевдореликтами, но вернувшимися на прежние местообитания.

В реках Понтоазовского бассейна вопрос о зоогеографическом значении каспийцев решается иначе.

В верхнем и среднем течении рек, вне пределов самых крупных трансгрессий Понтического моря — т. е. в Дону выше Цымлянкой, в Днепре выше порогов или даже Днепропетровска и так далее — все обитающие здесь каспийские виды являются безусловно иммигрантами.

Вопрос о реликтовом происхождении их в этих частях понтоазовских рек может даже и не подниматься. Нет необходимости присваивать им также наименование псевдореликтов, как это делает С. А. Зернов (1949). Под псевдореликтами понимают те реликтовые формы, которые распространились в данную область из другой, в которой стали реликтами, причем, по Экману, благодаря ныне не существующим условиям, между тем как распространение этих иммигрантов идет и в настоящее время и из областей, в которых они не являются — по крайней мере новоэвксинскими — реликтами.

Каспийские формы ниже предела понтических трансгрессий моря, теоретически говоря, могли бы быть и понтическими реликтами. Но если такие виды в реках Понта и были, то к моменту образования Новоэвксинского бассейна они не могли бы остаться в них по той же причине, по которой не могли вселиться в реки каспийцы во время карангатской эпохи — вследствие уничтожающего влияния эрозии, связанной с таянием ледников.

---

<sup>19</sup> Р. Выржиковский (1928) по наблюдениям берегов между Одессой и Дунаем сделал заключение даже о том, что и ныне продолжается, или начинается вновь, и трансгрессия моря; однако он же признавал, что темпы нарастания дельт выше, в результате чего они выдвигаются в море.

Таким образом получается, что каспийские виды и в нижнем течении рек, перекрывавшемся понтической трансгрессией, должны быть иммигрантами. Их иммиграция могла начаться уже в голоцене, после того как затихла «эрозионная буря» в реках.

Не в меньшей степени влияние ледникового периода должно было сказаться и на Волге. Поэтому предположение А. Н. Державина (1912а), поддержанное А. Л. Бенингом (1924а, 1936), о том, что каспийцы в Волге являются реликтами акчагыльской трансгрессии или, как Державин в дальнейшем (1939а) признал, по крайней мере Бакинской трансгрессии, представляется мне маловероятным.

Соображения, относящиеся к ледниковому периоду, только подкрепляют ту, на мой взгляд, правильную точку зрения, которую высказал В. Н. Беклемишев (1923а). По мнению Беклемишева, нет необходимости вообще вводить гипотезу о реликтах, если доказана способность активной миграции против течения в реке — а ее можно считать совершенно доказанной для всех тех форм, которые проникли в реки (Волгу, Каму) выше пределов максимальной, бакинской, трансгрессии. Кроме того, само проникновение в пресные воды рек многих каспийских перакарид просто объясняется тем, что для них пресная вода не служила препятствием. К этому взгляду позже присоединился и Я. А. Бирштейн (1935), который, основываясь на данных С. А. Ковалевского (1933), относившего Акчагыл к постплицену, предположил, что один из ледников, доходивших, по П. Православлеву (1930), почти до дельты Волги, должен был уничтожить оставшихся в Волге акчагыльских реликтов. Но нет необходимости основываться на недоказанном проникновении даже рисского ледника так далеко на юг, чтобы показать причину уничтожения оставшихся в реке каспийцев.

Если несомненно, что животное может расселяться вверх по реке (активно или пассивно), то его «иммигрантская природа» может не вызывать никаких сомнений. Но если по всем признакам животное не способно к такому расселению и тем не менее находится в реке, то возникает сомнение в том, что оно иммигрировало в реку.

В фауне не только речных рукавов дельт, но и низовьев реки оказывается много таких форм, распространение которых вверх по течению очень маловероятно или просто невозможно.

Таковы, например, монодакна с ее пелагическими личинками, малоподвижные гастроподы — микромелании и *Caspia*, полихеты — амфареитиды, кумовые с их интенсивными вертикальными миграциями и другие формы, о которых говорилось выше.

История дельт понтокаспийских рек и процесс их развития показывают, что в низовьях рек не только могут, но и должны образовываться реликтовые популяции каспийских видов, и они образуются непрерывно на наших глазах. Когда выдвигающиеся в предустьевой район отмели подводной дельты, постепенно нарастая от непрерывного осаждения наносов, поднимаются на поверхность воды в виде кос, от моря или лимана отрезается, присоединяясь к дельте, озеро или ограничивается новый участок рукава. Жившие в этом присоединяющемся к дельте районе каспийские виды непроизвольно и незаметно оказываются собственно в нижнем течении реки и превращаются, таким образом, в морских реликтов.

Условия их обитания изменяются сравнительно мало, что видно из того, что каспийское население подводных дельт очень мало отличается от населения нижних дельтовых рукавов («гирл»).

С нарастанием дельты прежнее местообитание каспийского вида постепенно удаляется от моря, переходит из нижних частей дельты в верхние, а затем и оказывается в нижнем течении собственно реки.

Реки, впадающие с севера в Понтокаспийский бассейн, были в низовьях затоплены в эпоху последней древнечерноморской трансгрессии и после ее прекращения непрерывно нарастали в сторону моря. Поэтому каспийские формы в дельтах и низовьях этих рек могут быть реликтами, но не древними поитическими или новозвксинскими, а сравнительно очень молодыми древнечерноморскими, существующими не более нескольких тысяч лет.

Отдельные каспийские виды должны будут распределяться по всему участку реки от границ бывшей трансгрессии до моря в соответствии с их способностями удерживаться на течении и использовать участки с менее благоприятным газовым режимом, причем число видов должно постепенно возрастать вниз по течению, как оно и есть в действительности, но верхние границы отдельных видов будут очень неопределенными — на большом протяжении вид должен встречаться отдельными, постепенно вымирающими колониями.

Однако в речных системах есть участки, в которых животные, неспособные противостоять течению, могут удерживаться чрезвычайно долго в виде отдельного очага. Это или районы впадения притоков, вернее приустьевые участки последних, в которых под влиянием подпора главной реки создается застойная зона (или зона завихрений течения), или очень глубокие заиленные ямы, которые не размываются полностью даже в самые сильные паводки.

Здесь мы находим каспийские формы, явно неспособные распространяться против течения. Особенно показательна в этом отношении гипания *Hypania invalida*, найденная в глубоких, сильно заиленных и, по-видимому, не размываемых в паводок ямах на большом расстоянии — в сотнях километров от устья: в Днепре и Дунае она найдена сразу под порогами (Журавель, 1941; Băcescu, 1948a), в Днестре у Бендер (Ярошенко, 1957). Гипания найдена мною и в Дону около устья Северского Донца, тоже в заиленном, очевидно находящемся в зоне постоянного подпора, участке. Несомненно, во всех этих случаях гипания представляет собою настоящий реликт последней трансгрессии. Она образует в этих местах обособленные колонии и на значительном протяжении вниз по течению отсутствует (вновь появляясь еще ниже): в Дону почти до Ростова, в Днепре до Никополя — Каховки; очевидно, на этом промежутке она вымерла или, лучше сказать, была снесена течением.

Особенно интересно нахождение гипании в Дунае у Железных Ворот, в 970 км от устья, в чрезвычайно глубокой (до 50 м, лежащей ниже уровня моря) яме, в которой Бэческу обнаружил корофиидные грунты с невиданно богатой каспийской фауной. В Кичкасской яме в Днепре вместе с гипанией обитала также богатая каспийская фауна, «столпившаяся» под порогами (после сооружения водохранилища начавшая расселяться вверх по течению) и в том числе кумовое *Pseudocuma cercaroides*. Последняя найдена также вместе с гипанией в Дону у устья Северского Донца. Судя по всему, что мы знаем о биологии кумовых, они безусловно не могут распространяться вверх по течению.

В сохранении гипании важную роль сыграла свойственная ей эвритопность и сравнительная выносливость к заилению; псевдокума из всех кумовых тоже наиболее эвритопна и встречается в придаточных водоемах русла.



Мне кажется, что в этих случаях наличие явно неспособных к миграции вверх по течению форм может служить не менее, если не более достоверным показателем границы морских трансгрессий, чем палеонтологические остатки. «Живые ископаемые» всегда все-таки лучше мертвых. Поэтому можно полагать, что если не древнечерноморская морская трансгрессия, то подпертый ею опресненный участок, лиман или эстуарий простирался в Дону до устья Северского Донца, в Днепре и Дунае — до порогов.

Живущие в Волге каспийские виды могут быть реликтами не древнее, чем последней, верхнехвалынской трансгрессии. Однако она соответствует фазе таянья последних ледников, во время которой реки были едва ли доступны для иммиграции. Вероятно, последняя стала возможна уже во время отступления моря, продолжавшегося долго, вплоть до начала исторических времен; в эпоху древнечерноморской трансгрессии Каспий отступил, особенно далеко — его уровень был на 51 м ниже абсолютного нуля (Яковлев, 1956). Может быть, обширностью хвалынских трансгрессий и их более ранними сроками объясняется то, что некоторые каспийские формы распространились по Волге значительно дальше, чем в понтоазовских реках. Реликты хвалынской трансгрессии сохранились несомненно в солоноватом (3—7‰) оз. Челкар (Чархал), лежащем далеко (более чем в 400 км) от Каспия, но в пределах этой трансгрессии.

В этом озере наряду с пресноводной фауной и эвригалинными формами соленых озер было найдено несколько каспийских форм, которые никак не могли бы попасть в него из Каспия в современную эпоху: полифемиды *Evadne trigona*, бычок *Neogobius melanostomus*, колюшка и тюлька — так называемая «чархальская селедочка» (Бенинг, 1928а; Бондаренко, 1938; Старостин, 1948). По мнению Н. П. Серова (1956), живущий в Челкаре судак также должен быть отнесен к морскому судаку *Lucioperca marina*, а не к пресноводному. О. Боброва (1939) различает в береговых ракушечниках этого озера «реликтовый танатоценоз» с массой крупных свежих раковин монодакт, видимо совсем недавно вымерших.

Резюмируя, можно сказать, что в настоящее время центрами а р е а л о в каспийской фауны в Понтоазове вообще являются предустьевые районы (авандельты и подводные дельты) и вообще олигогалинные воды. Это, так сказать, основные резервации каспийцев, где наблюдается наибольшее видовое разнообразие их и наибольшее количественное развитие. Вследствие идущего в настоящее время в северных частях бассейна процесса нарастания дельт и обмеления лиманов эти резервации медленно перемещаются на земной поверхности, предшествуя наступающим дельтам. За ними тянется по дельтам и в нижнем течении рек «хвост» неспособных к распространению против течения морских реликтов, постепенно утончающийся и сходящий на нет на известном расстоянии от устья. Но группа видов, способных к такому распространению, выходя из дельт, напротив, стремится вверх по реке; многие уже достигли ее истоков и перешли в другие бассейны, другие непрерывно отвоевывают участок за участком. Другая полоса каспийцев, выходя из предустьевых районов в сторону моря, тоже сужается по направлению к Черному (полигалинному) морю, причем весьма возможно, что и здесь образовалась группа видов, преимущественно рыб, активно распространяющихся в этой зоне и дальше, в том числе и в другие бассейны. Сказанное иллюстрируется схемой на рис. 37.

Остановлюсь теперь на вопросе о з о о г е о г р а ф и ч е с к о м р а й о н и р о в а н и и каспийской фауны.

В начале настоящей работы (стр. 10) я указывал, что В. К. Совинский пришел к выводу о необходимости выделения особой Понто-Каспийско-Аральской зоогеографической провинции Средиземноморской области. А. А. Остроумов, В. В. Богачев и А. Н. Державин внесли важные изменения в определение Совинского, указав, что правильнее говорить просто о «Каспийской» провинции, ограничив ее только Каспием и эстуарными районами Понтоазовского бассейна и имея в виду только некоторые группы фауны (моллюсков, ракообразных и рыб).

Л. С. Берг (1932) на основании фауны рыб, водящихся в пресных водах Понтокаспийского бассейна, относит его, в виде особой Понто-Каспийско-Аральской провинции, к средиземноморской области Голарктики. Такое же районирование принимает В. И. Жадин (1952) для пресноводных моллюсков. Однако само Каспийское море Берг (1934а) выделяет в особую Каспийскую подобласть Голарктики.

Я думаю, что каспийская фауна не может быть включена даже в качестве подобласти ни в какую область. Эта фауна не имеет общих черт

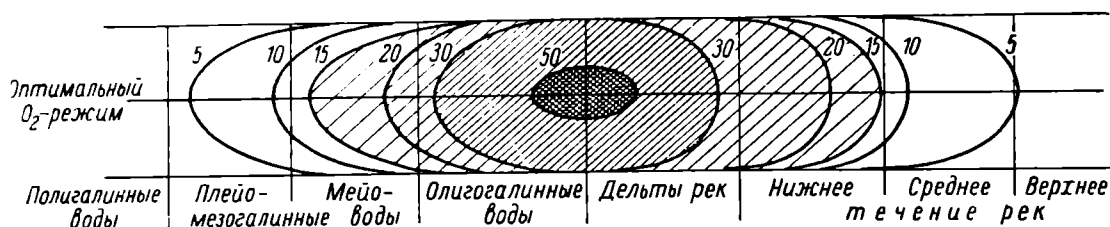


Рис. 37. Схема распространения каспийских беспозвоночных в эстуарных системах.

Цифры обозначают число видов.

с фауной средиземноморской области, к которой ее относил Совинский. Есть основания говорить о самостоятельной морской или солоноватоводной К а с п и й с к о й о б л а с т и, характеризующейся относительно очень бедной, но глубоко своеобразной фауной. В этом отношении моя точка зрения вполне сходится с точкой зрения Л. Л. Зенкевича (1947).

Если следовать обычным приемам зоогеографического районирования, Каспийскую область можно делить на провинции. Первая, Каспийская провинция, отличается значительно более богатой фауной и рядом эндемичных для нее родов (*Parhypania*, *Didacna*, *Apagis*, несколько родов амфипод и рыб) и даже одним семейством — (*Caspicolidae*). Вторая, Понтоазовская, гораздо беднее и имеет только несколько эндемичных видов. Провинции можно делить на «округа», или, лучше сказать районы, заселенные фауной разного типа. Для Понтоазовского бассейна эти районы были охарактеризованы мною выше. Границы Каспийской области нечетки, так как по рекам каспийская фауна внедряется глубоко в континент и отдельные представители ее проникают далеко за пределы Понтокаспийского бассейна.

В заключение, возвращаясь к вопросу о происхождении каспийской фауны в Понтоазовском бассейне, я хочу подчеркнуть, что обоснованная выше точка зрения по этому вопросу хорошо объясняет не только чрезвычайную систематическую близость каспийского комплекса в Понтоазове к автохтонной фауне Каспия, но и его экологические особенности — олигогалинность и оксифильность.

Автохтонной фауне Каспия, прежде чем часть ее иммигрировала в Понтоазов, пришлось перенести глубокие потрясения гидрологического ре-

жима, который переживал Каспий в связи с периодическими оледенениями. Каждая трансгрессия, следовавшая за таянием ледников, сопровождалась опреснением бассейна, которое нередко было очень сильным, может быть и полным. В это время автохтонная фауна Каспия должна была приспособляться к пресным водам, а пресноводная фауна могла вселяться в Каспий. Так и возникали «новые автохтоны» пресноводного происхождения и складывалась олигогалинность и пресноводность «древних автохтонов». Каспий переживал в сильной степени те самые «солевые пульсации», о которых писал Л. А. Зенкевич (1933), придавая им значение основного фактора, обусловившего вселение в пресные воды многих морских форм и появление в морях пресноводных колонистов.

Переселившись в Понтоазов, этот комплекс сохранил свои свойства, выражающиеся не только в преобладании олигогалинных форм, но и в том, что его формы способны к обитанию в пресной воде. Но не приученные к солесности океанического типа каспийцы с осолонением Понтоазова отступили в эстуарии и реки. Таким образом они получили добавочный импульс для вселения в пресные воды. Может быть этим объясняется проникновение в пресные воды Понтоазова некоторых форм, в Каспии не распространяющихся даже в опресненные предустьевые районы (*Corporium robustum*, *Monodasna*, некоторые сельдевые и др.).

Оксифильность каспийской фауны, ясно выраженная у подавляющего большинства форм, тоже связана, вероятно, с ледниковым периодом. Представители каспийской фауны обладают оксифильностью и в пресных водах и в условиях моря — как в Понтоазовском, так и в Каспийском бассейнах. Возможно, что в эпохи опреснения Каспия у его морской по происхождению фауны могли повышаться требования к кислороду. Но в состав автохтонной фауны Каспия входят и группы явно пресноводного происхождения, видимо, не менее оксифильные. Почему-то на илистых грунтах Каспия не сохранилось эвриоксидных форм как морского, так и пресноводного происхождения. Можно предположить, что некогда во всем Каспии был очень благоприятный кислородный режим и населяющая его фауна совершенно к нему приспособилась, потеряв выносливость к недостатку кислорода. Такой режим мог возникнуть в послеледниковую эпоху (или эпохи), если холодные талые ледниковые воды наполняли всю котловину Каспия, который к тому времени должен был быть уже почти пресным (при наличии значительной солесности талые воды могли бы остаться в верхних слоях).

В этих условиях происходило массовое формирование оксифильных форм, которые, как более подвижные и активные, с большей «энергичной жизнедеятельности» вообще, видимо, вытесняют формы более эвриоксидные, менее активные. Замечу, что оксифилия характеризует и ледниково-морских реликтовых ракообразных в озерах Европы.

Таким образом, на экологии каспийской фауны хорошо заметна печать ледникового периода, с которым связано и ее происхождение в Понтоазовском бассейне.

Однако необходимо подчеркнуть, что бедность каспийской фауны — видовая и особенно групповая — не есть следствие ледникового периода. Каспийская — понтическая фауна, как я указывал выше (стр. 233), появляется на сцене в нижнем плиоцене сразу в таком же обедненном состоянии, как в настоящее время. Корни этой фауны, так же как и причины этой обедненности, неясны.

Но возможно, что резкие изменения гидрологического режима Каспия оказали не отрицательное, а скорее положительное действие на его автох-

топную фауну. Пережив вместе с Каспием всю его бурную историю, проникнув в Понтоазовский бассейн, где она подверглась неблагоприятному влиянию морских вод и растеряла значительную часть форм, каспийская фауна к настоящему моменту оказалась не угнетенной и ослабленной а, образно выражаясь, закаленной, «прошедшей огонь и воду», в высокой степени жизнеспособной. За пределами Каспия она находит как бы вторую родину. Там, где общебиологические условия благоприятны, каспийская фауна в Понтоазове и в соседних бассейнах, в которые она проникает, расцветает пышно, завладевая различными биотопами и даже вытесняя их прежних обитателей.

Прогноз В. К. Совинского, предсказывавшего в будущем окончательное вытеснение и исчезновение «самобытной фауны» в Понтоазове, нельзя признать правильным. Эта самобытная фауна двойственна по своим свойствам и по своей судьбе. Одна часть ее, состоящая из видов, неспособных к миграциям и приспособлению к океанической солености, будет постепенно сокращать свой ареал под влиянием неустойчивости режима эстуарных систем. Но другая, более подвижная часть этой фауны будет распространяться все дальше и дальше, захватывая новые ареалы, приспособляясь к новым биотопам и образуя новые формы и вместе с иными фаунами участвуя в грандиозном процессе эволюции органического мира Земли.

---

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Каспийская автохтонная фауна представляет собою несомненно один из наиболее замечательных фаунистических комплексов земного шара.

Из вышеизложенного видно, что как в Понтоазовском бассейне, так и в самом Каспии и за их пределами эта фауна далеко не достаточно изучена. Легко видеть, что она представляет в высшей степени благодатный материал для различных исследований, многие из которых могут способствовать решению ряда крупных проблем современной биологии.

Мне хотелось бы наметить наиболее важные вопросы, по которым, на мой взгляд следовало бы направить эти исследования.

Очень важно изучение видовой состава многих групп каспийской фауны, прежде всего губок, нематод, водяных клещей, а также (особенно в Понтоазовском бассейне) турбеллярий. Возможно нахождение автохтонных форм среди немертин, пока не известных из Каспия.

Недостаточно выяснен видовой состав или необходима серьезная таксономическая ревизия копепод, кладоцер, брюхоногих моллюсков.

В областях массового распространения автохтонной каспийской фауны необходимо развернуть исследования интерстициальной фауны прибрежья и береговых грунтовых вод, за счет которой возможно пополнение многих указанных, а может быть и других групп. Следует обратить внимание также на паразитофауну беспозвоночных, особенно на группы, не связанные с рыбами (например, мермитиды), в которых могут быть обнаружены новые автохтонные виды.

Для окончательного выяснения соотношения автохтонной фауны Каспия и Понтоазова необходима тщательная таксономическая доработка и непосредственное сравнение всех эндемичных понтоазовских форм и близких к ним форм из Каспия. Но и сравнение представителей одного и того же вида из этих двух бассейнов и из их морских, озерных и речных участков представляет большой интерес с точки зрения проблемы факторов возникновения новых видов и подчиненных виду низших таксономических подразделений.

Со стороны экологии и биологии из крупных групп почти совершенно не изучены брюхоногие моллюски, едва затронуты аннелиды (полихеты и пиявки) и кладоцеры-полифемиды. Нет никаких сведений по турбелляриям и, конечно, по другим группам, у которых даже не выяснен видовой состав.

Из названных групп выдающийся интерес представляет изучение биологии автохтонных каспийских полифемид (особенно «*Corniger*», *Apagis* и *Cercopagis*). Изучение поведения этих форм, представляющих крайнюю степень морфологической адаптации к планктонному образу жизни, может способствовать решению важнейших вопросов планктонологии.

Не окончательно выяснен и нуждается в уточнении вопрос об отношении каспийской фауны к водам различного, особенно аберрантного солевого состава (воде Аральского моря и соленых озер). Для многих форм не установлены также предельные солености каспийской и океанической (черноморской) воды, что важно в связи с проблемой фаунистического хиатуса (разрыва) в нижнесолоноватых водах и в связи с проблемой распространения каспийской фауны в сторону открытых морей.

Плохо изучено питание большинства каспийских беспозвоночных. Для массовых форм важно уточнение самого способа питания (у высших ракообразных, особенно кумовых) и выяснение относительного значения различных объектов питания — детрита, бактерий, водорослей (для двустворчатых и высших раков).

Специального более углубленного исследования заслуживают едва затронутые явления вертикальных миграций, особенно у донных беспозвоночных в реках, где их последствия имеют большое значение для распределения фауны.

Для решения вопроса о сравнительной жизнеспособности различных фаун — автохтонной каспийской, пресноводной и средиземноморской — очень интересно проведение аквариальных опытов с совместным существованием представителей этих фаун.

Другая серия экспериментов — по непосредственному определению способности сопротивления каспийских форм встречному потоку воды и наносов — очень важна для разрешения проблемы их распространения по рекам.

Для получения полной картины географического распространения каспийской фауны наиболее важно исследование южного побережья Черного моря, бассейна Мраморного и Эгейского морей и внутренних водоемов Малой Азии. Здесь возможно дальнейшее нахождение реликтовых форм, оставшихся от эпох более широкого распространения каспийской фауны. Эти исследования, так же как и подробное изучение субфоссильных остатков в эстуарных системах, помогут окончательно выяснить историю фауны понтическо-каспийского типа и бассейнов, которые она населяла, и ее судьбу после наступления средиземноморской фазы в Черноморской области.

Я считал бы задачу настоящей работы выполненной, если бы она содействовала дальнейшему изучению каспийской фауны в названных направлениях.

---

## ЛИТЕРАТУРА

- А б р и к о с о в Г. Г. 1959а. Мшанки Каспийского и Аральского морей. Зоол. журн., т. XXXVIII, в. 5.
- А б р и к о с о в Г. Г. 1959б. Membranipora crustulenta в Каспийском море. Зоол. журн., т. XXXVIII, в. 11.
- (А к а т о в а Н. А.) A k a t o w a N. 1935. Drei neue Copepoden-Arten aus dem Kaspischee. Zool. Anz., Bd., 111, N. 11/12.
- А л е к с а н д р о в А. И. 1930. Материалы по описанию дельты р. Кубани и перспективы рыбохозяйственной мелиорации ее. Тр. Аз.-Черн. научн. рыбохоз. ст., в. 7.
- А н д р у с о в Н. И. 1888. Очерк истории развития Каспийского моря. Изв. Русск. геогр. общ., т. XXIV, в. 2.
- А н д р у с о в Н. И. 1890а. Предварительный отчет об участии в Черноморской глубоководной экспедиции 1890 г. Изв. Русск. геогр. общ., т. XXVI, в. 1.
- А н д р у с о в Н. И. 1890б. Dreissena rostriformis в р. Буге. Вестн. естествозн. за 1890 г.
- А н д р у с о в Н. И. 1897. Ископаемые и живущие Dreissensidae Евразии. Тр. СПб. общ. естествоисп., отд. геол., т. XXV.
- А н д р у с о в Н. И. 1917. Понтический ярус. Геология России. Изд. Геол. комитета, IV.
- А н д р у с о в Н. И. 1918а. Геологическое строение дна Керченского пролива. Изв. Росс. акад. наук, т. XII, № 1.
- А н д р у с о в Н. И. 1918б. Взаимоотношения эвксинского и каспийского бассейна в неогеновую эпоху. Изв. Росс. акад. наук, т. XII, № 8.
- (А н н е н к о в а Н.) A n n e n k o w a N. 1927. Über die pontokaspischen Polychaeten. I. Die Gattungen Hypania Ostr. und Hypaniola n. g. Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук, т. XXVIII.
- (А н н е н к о в а Н.) A n n e n k o w a N. 1929. Über die pontokasp. Polychaeten. II. Die Gattungen Hypania, Parhypania etc. Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук, т. XXX.
- А н н е н к о в а Н. П. 1930. Пресноводные и солоноватоводные Polychaeta СССР. Определит. организмов пресных вод СССР, в. 2, М.—Л.
- А н н е н к о в а Н. П. 1936. Многощетинковые кольчатые черви. Животн. мир. СССР, т. I, М.—Л.
- А р и с т о в с к а я Г. В. 1958. Кормовая база (бентос) зоны затопления Куйбышевского водохранилища. Тр. Татар. отдел. ВНИОРХ, в. 8.
- А р н о л ь д и Л. В. 1938а. К вопросу о распределении зообентоса в Каспийском море. Тр. по компл. изуч. Касп. моря (КАСП), в. V.
- А р н о л ь д и Л. В. 1938б. Mytilaster lineatus в Каспийском море. Тр. I Всекасп. рыбохоз. конфер., т. II.
- А р н о л ь д и Л. В. 1941. Материалы по количественному изучению зообентоса в Черном море. Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. VII, в. 2.
- А р х а н г е л ь с к и й А. Д. и Н. М. С т р а х о в. 1938. Геологическое строение и история развития Черного моря. Изд. Геол. инст. Акад. наук СССР.
- А с а д о в С. А. 1951. Паразитические плоские и круглые черви. Животный мир Азербайджана. Изд. Азерб. акад. наук, Баку.
- Б а с к и н а В. 1928. Экспериментальные предпосылки к экологической географии внутренних морей. Изв. Биол. н.-н. инст. при Пермск. гос. унив., т. VI, в. 5.
- (Б е к л е м и ш е в В.) B e k l e m i s c h e w W. 1914. Über einige acöle Turbellarien des Kaspischen Meeres. Zool. Anz., Bd. 45, № 1.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1915. О фауне турбеллярий Каспийского моря. Тр. СПб. общ. естествоисп., т. II, VI, в. 1, протоколы засед., № 3.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1922. Новые данные о фауне Аральского моря. Русск. гидроб. журн., т. I, № 9—10.

- Беклемишев В. Н. 1923а. К вопросу о речных Regasacrida Понтокаспийского бассейна. Русск. гидробиол. журн., т. II, № 11—12.
- Беклемишев В. Н. 1923б. О некоторых видах прибрежных биоценозов Арала. Изв. биол. н.-и. инст. при Пермск. гос. унив., т. I, в. 9—10.
- Беклемишев В. Н. 1927а. К фауне турбеллярий Одесского залива и впадающих в него ключей. Изв. биол. н.-и. инст. при Пермск. гос. унив., т. V, в. 5.
- (Беклемишев В. Н.) B e k l e m i s c h e w W. 1927б. Über die Turbellarienfauna des Aralsees. Zool. Jahrb., Abt. System. Bd. 54.
- Беклемишев В. Н. 1937а. Ресничные черви. Животн. мир СССР, т. I, М.—Л.
- Беклемишев В. Н. 1937б. Класс турбеллярий (Turbellaria). Руководство по зоол., т. I, М.
- Беклемишев В. Н. 1951. О видах Macrostomum (Turbellaria, Rhabdocoela). Бюл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол., т. VI (4).
- Беклемишев В. Н. 1953. Ресничные черви (Turbellaria) Каспийского моря. I. Rhabdocoela. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол., т. VIII (6).
- Беклемишев В. Н. 1954. Ресничные черви (Turbellaria) Каспийского моря. II. Triclada Maricola. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол., т. IX (6).
- Беклемишев В. Н. и В. Баскина-Заколоткина. 1933. Экспериментальные предпосылки к экологической географии внутренних морей. II. Изв. Пермск. биол. н.-и. инст., VIII, в. 9—10.
- Белинг Д. Е. 1923. Заметки по ихтиофауне Украины, 1, 2. Русск. гидробиол. журн., т. II, №№ 3—4, 5—7.
- Белинг Д. Е. 1925а. Материалы по гидрофауне и ихтиофауне нижнего течения р. Днепра. Тр. Всеукр. гос. черн.-аз. н.-пром. оп. ст., в. 1.
- Белинг Д. Е. 1925б. Некоторые данные по гидрофауне низовий Днепра. Тр. I Всесоюзн. гидролог. съезда в 1924 г.
- Белинг Д. Е. 1928. Работы по изучению животного населения порожистой части Днепра. Тр. II Всесоюзн. гидрол. съезда в 1928 г.
- (Белинг Д.) B e l i n g D. 1929. La faune aquatique de fleuves méridionaux de l'Ukraine en rapport avec la question de son origine. Actes d. IV Congr. Intern. de Limnologie.
- Белинг Д. Е. 1931. Жизнь Днепра в районе порогов. Тр. IV Всесоюзн. съезда зоол., анат. и гистол.
- Белинг Д. Е. 1939. До вивчення біоценозів каміння і штучних кам'яних споруд у Дніпрі. Праці наук.-досл. інст. біол. Київ. держав. унів., т. II.
- Белинг Д. Е. и Г. А. Гиммельрейх. 1940. Риби р. Берди та р. Обіточної. Допов. Акад. наук УРСР, № 10.
- Беляев Г. М., Я. Л. Бирштейн. 1940. Осморегуляторные способности каспийских беспозвоночных. Зоол. журн., т. XIX, в. 4.
- Беляев Г. М., Я. А. Бирштейн. 1944. Сравнение осморегуляторных способностей волжских и каспийских Amphipoda. Докл. Акад. наук СССР, т. XLV, № 7.
- (Бенинг А.) B e h n i n g A. 1913. Freilebendes Polypodium hydriforme Lss. in der Wolga bei Saratow. Zool. Anz., Bd. 41, № 4.
- (Бенинг А. Л.) B e h n i n g A. 1914а. Corophium curvispinum G. Sars und seine geographische Verbreitung. Zool. Jahrb., Abt. System., Bd. 37, H. 4.
- (Бенинг А. Л.) B e h n i n g A. 1914б. Gammarus sowinskyi n. sp. aus der Umgebung von Kiew. Zool. Anz. Bd. 44, № 1.
- Бенинг А. Л. 1914в. Амфиподы окрестностей Киева. Тр. Днепровск. биол. ст., № II.
- Бенинг А. Л. 1924а. К изучению придонной жизни р. Волги. Изд. Волжск. биол. ст., Саратов.
- (Бенинг А. Л.) B e h n i n g A. 1924б. Studien über die Malakostraken des Wolgabassins. I. Intern. Revue d. ges. Hydr. u. Hydr., XII, H. 3/4.
- (Бенинг А. Л.) B e h n i n g A. 1925. Studien über die Malakostraken d. Wolgabassins. III. Intern. Revue d. ges. Hydr. u. Hydr., XIII, H. 1/2.
- Бенинг А. Л. 1928а. О планктоне озера Чалкара. Русск. гидробиол. журн., т. VII, № 10—12.
- Бенинг А. Л. 1928б. Материалы по гидрофауне р. Камы. Работы Волжск. биол. ст., IX, № 4—5.
- Бенинг А. Л. 1930. Понтокаспийские элементы в р. Днестре. Гидробиол. журнал СССР, т. IX.
- Бенинг А. Л. 1934. Гидрологические и гидробиологические материалы к составлению промышленной карты Аральского моря. Тр. Аральск. отдел. ВНИРО, т. III.
- Бенинг А. Л. 1936. Каспийские перакариды в бассейне Маныча. Докл. Акад. наук СССР, т. IV, № 2.
- Бенинг А. Л. 1937а. О планктоне заливов Мертвый Култук и Кайдак. Тр. Комис. по компл. изуч. Касп. моря, в. I, ч. 1.



- Бенинг А. Л. 1937б. О бентосе заливов Мертвый Култук и Кайдак. Тр. Комис. по компл. изуч. Касп. моря, в. I, ч. 1.
- Бенинг А. Л. 1938а. Каспийские реликты среди фауны озер Узбоя. Докл. Акад. наук СССР, т. XXI, № 6.
- Бенинг А. Л. 1938б. О зимнем зоопланктоне Каспийского моря. Тр. по компл. изуч. Касп. моря (КАСП), в. V.
- Бенинг А. Л. 1940а. О зоопланктоне заливов Комсомолец (М. Култук) и Кайдак. Тр. Комис. по компл. изуч. Касп. моря (КАСП), в. III.
- Бенинг А. Л. 1940б. О бентосе сев.-вост. побережья Каспия (заливы Комсомолец и Кайдак). Тр. Комис. по компл. изуч. Касп. моря (КАСП), в. III.
- Бенинг А. Л. 1941а. Кладоцера Кавказа. Высокогорн. биол. ст. НКП Грузии, Тбилиси.
- (Бенинг А. Л.) Behning A. 1941б. *Miscellanea aralo-caspica*. Intern. Revue d. ges. Hydr. u. Hydr., XXXIX.
- Берг Л. С. 1908. Аральское море. Научн. результаты Аральск. экспед., в. 9.
- Берг Л. С. 1911—1914. Рыбы. I, III. Фауна России и сопредельных стран. Изд. АН.
- Берг Л. С. 1916а. Рыбы пресных вод Российской империи. М.
- Берг Л. С. 1916б. О распространении рыбы *Myoxocephalus quadricornis* (L.) из сем. Cottidae и связанных с этим вопросах. Изв. имп. Акад. наук, № 15.
- Берг Л. С. 1928. О происхождении северных элементов в фауне Каспия. Докл. Акад. наук СССР, т. XIV, № 3.
- (Берг Л. С.) Berg L. 1932. Übersicht der Verbreitung der Süßwasserfische Europas. Zoogeographica. Bd. 1, H. 2.
- Берг Л. С. 1934а. Разделение Палсарктики на зоогеографические области на основе распространения пресноводных рыб. Тр. I Всесоюзн. геогр. съезда, в. 3.
- Берг Л. С. 1934б. Уровень Каспийского моря за историческое время. Probl. физич. геогр., в. 1.
- Берг Л. С. 1945. О стерляди в бассейне Белого моря. Природа, № 6.
- Берг Л. С. 1948—1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, ч. I, II, III. 4-е изд., Изд. Акад. наук СССР.
- Берг Л. С. 1950. О причинах сходства в фауне рыб Волги, Дона и Днепра. Тр. Касп. бассейнового филиала ВНИРО, т. XI.
- Берестов О. 1941. Зообентос водосховища. Дніпровське водосховище. Вісн. Дніпропетр. гідробіол. ст., т. VII.
- Берестов О. и П. О. Журавель. 1937. Зообентос порожистої частини р. Дніпра. його продуктивність та зміни під впливом побудування греблі Дніпрельстану. Вісн. Дніпропетр. гідробіол. ст., т. II.
- Биргер Т. И. 1958. Пищевая ценность для рыб беспозвоночных Днепра и Днепро-Бугского лимана. Тр. совещ. Ихтиол. комиссии АН СССР, в. 8.
- Бирюля А. 1897а. Заметка о видах рода *Amphiteis* Gr., водящихся в Черном и Каспийском морях. Изв. Акад. наук, т. VII, № 1.
- Бирюля А. 1897б. Материалы для биологии и зоогеографии преимущественно русских морей. II. Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук, № 2.
- Бирштейн Я. А. 1935. К вопросу о происхождении морских ракообразных в реках Понто-Каспийского бассейна. Зоол. журн., т. XIV, в. 4.
- Бирштейн Я. А. 1936. Рост и распространение *Cardium edule* заливов Мертвого Култука и Кайдака в связи с соленостью. Докл. Акад. наук СССР, т. IV, № 4.
- Бирштейн Я. А. 1938. *Derzhavinella macrochelata* n. gen. n. sp., новый род и вид Amphipoda из Северного Каспия. Зоол. журн., XVII, в. 1.
- Бирштейн Я. А. 1940. Высшие раки (Malacostraca). Жизнь пресных вод СССР, т. I.
- Бирштейн Я. А. 1945а. Донное население Северного Каспия. Рукопись.
- Бирштейн Я. А. 1945б. Годовые изменения бентоса Северного Каспия. Зоол. журн., т. XXIV, в. 3.
- Бирштейн Я. А. 1945в. Рензия системы каспийских Gammaridae. Докл. Акад. наук СССР, т. 50.
- Бирштейн Я. А. 1946. Заметки о географическом распространении пбнтокаспийских бокоплавов. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол., т. 51 (3).
- Бирштейн Я. А. 1947. Понятие «реликт» в биологии. Зоол. журн., т. XXVI, в. 4.
- Бирштейн Я. А. и Г. М. Беляев. 1946. Действие воды оз. Балхаш на волго-каспийских беспозвоночных. Зоол. журн., т. XXV, в. 3.
- Бирштейн Я. А. и Л. Г. Виноградов. 1934. Пресноводные Decapoda СССР и их географическое распространение. Зоол. журн., т. XIII, в. 1.
- Бирштейн Я. А. и Н. Н. Спасский. 1952. Донная фауна Каспийского моря до и после вселения *Nereis succinea*. Сб. «Акклиматизация перенос в Каспийском море», изд. МОИП.

- Б л и н о в Л. К. 1944. О происхождении солевого состава морской воды. Диссертация. Мосрыбвтуз.
- Б л и н о в Л. К. 1957. Гидрохимия Аральского моря. Автореф. докторской диссертации. Моск. гос. унив.
- Б о б р и н с к и й Н. А., Л. А. З е н к е в и ч, Я. А. Б и р п т е й н. 1946. География животных. Изд. «Советская наука».
- Б о б р о в а О. 1939. Танатоценозы Хвалынского моря. Бюлл. Моск. общ. исп. прир. отд. геол., XVII, № 2—3.
- Б о г а ч е в В. В. 1903а. Степи бассейна р. Маныча. Изв. Геол. комитета, т. XXII, № 2.
- Б о г а ч е в В. В. 1903б. Геологические наблюдения в долине Маныча, произведенные летом 1903 года. Изв. Геол. комитета, т. XXII, № 9.
- Б о г а ч е в В. В. 1922. Колонии в южнорусских неогеновых морях. Изв. Азерб. гос. унив., № 2, первый полутом.
- Б о г а ч е в В. В. 1924. Пресноводная фауна Евразии. Тр. Геол. комитета, нов. сер., в. 135.
- Б о г а ч е в В. В. 1928. *Mytilaster* в Каспийском море. Русск. гидробиол. журн., т. VII, № 8—9.
- Б о г а ч е в В. В. 1932. Руководящие окаменелости разреза Апшеронского п-ова и прилегающих районов. Тр. Азерб. н.-и. нефт. инст., в. 4.
- Б о г а ч е в В. В. 1936. Проблема Маныча. Тр. Азерб. н.-и. нефт. инст., в. XXXI.
- Б о д р о в а Н. В., Б. В. К р а ю х и н. 1955. Інтенсивність газообміну у деяких ракоподібних і молюсків Дністровського лиману. Допов. Акад. наук УРСР, № 2.
- Б о к о в а Е. Н. 1946. Кормовая ценность бентоса Северного Каспия. Зоол. журн., т. XXV, в. 6.
- Б о к о в а Е. Н. 1958. Материалы к биологическому обоснованию акклиматизации некоторых видов северокаспийских кумовых и корофид в Аральском и Балтийском морях. Аннотации к работам, выполненным ВНИРО в 1956 г., сб. 3.
- Б о н д а р е н к о Н. 1938. Исследование бентоса и планктона оз. Чархал. Зоол. журн., т. XVII, в. 6.
- Б о р о д и н Н. 1897. Отчет об экскурсии с зоологической целью летом 1895 г. в сев. части Каспийского моря. Вестн. рыбопр. инст., XII год, № 1.
- Б о р у ц к и й Е. В. 1952. Naupacticoida пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные, т. III, в. 4.
- Б р а г л и н с к и й Л. П. 1957. Интенсивность дыхания и кислородный порог некоторых каспийских перакард из черноморских лиманов. Зоол. журн., т. XXVI, в. 4.
- Б р и с к и н а М. М. 1937. Распределение биомассы бентоса вдоль восточного берега Среднего и Южного Каспия. Рукопись ВНИРО.
- Б р и с к и н а М. М. 1938. Распределение биомассы бентоса в южной части Каспийского моря. Тр. Всекасп. научн. рыбохоз. конф., т. II.
- Б р и с к и н а М. М. 1944. Биология гаммарид в северной части Каспийского моря. Диссертация. Мосрыбвтуз.
- Б р и с к и н а М. М. 1950. Материалы по биологии развития и размножения некоторых морских и солоноватоводных амфипод. Тр. Карадагск. биол. ст., в. 10.
- Б р и с к и н а М. М. 1952. Состав пищи данных беспозвоночных северной части Каспийского моря. Докл. ВНИРО по биол., систем. и питанию рыб и др., в. 1.
- Б р о д с к и й А. Л. 1928. Foraminifera (Polythalamia) в колодцах пустыни Кара-Кум. Тр. Средне-аз. гос. унив., сер. 8а, Зоология, в. 5.
- Б р о д с к и й С. Я. 1954. Речные раки (Astacidae) Украинской ССР, их биология и промысел. Автореф. дисс. Инст. зоол. Акад. наук УССР.
- Б р о н ш т е й н З. С. 1941. Определитель Polyphemidae (понто-арало-каспийских форм). Мосрыбвтуз, рукопись.
- Б р о н ш т е й н З. С. 1947. Ostracoda пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные, т. II, в. 1.
- Б р о ц к а я В. А. и М. Н е ц е н г е в и ч. 1941. Распространение *Mytilaster lineatus* в Каспийском море. Зоол. журн. т. XX, в. 1.
- Б р у е в и ч С. В. 1937. Гидрохимия Среднего и Южного Каспия. Тр. по компл. изуч. Касп. моря, в. IV.
- Б р у е в и ч С. В. 1939. Возраст современного озерного периода Каспия и метаморфизация солей речного стока в море. Докл. Акад. наук СССР, т. XXIII, № 7.
- Б р у е в и ч С. В. и О. В. Ш и ш к и н а. 1959. О палеогидрологии Черного моря в позднечетвертичное время. Докл. Акад. наук СССР, т. CXXVII, № 3.
- (Б у х а л о в а В. И.) B u c h a l o w a W. 1929. Die Malakostraken marinen Ursprungs im mittleren Stromlauf des Dons. Zool. Anz., Bd. 85, H. 9/10.
- Б у х а л о в а В. И. 1941. К экологии *Diamysis moczniakowi* n. *pengo*i в пойменных озерах Дона. Научн. сообщ. Воронежск. гос. унив., в. 1.

- Б у ч и н с к и й П. Н. 1897. Фауна Одесских лиманов. Зап. Новоросс. общ. естеств., т. XXI, в. 2.
- Б у я н о в с к а я А. А. 1952. Зоопланктон лиманов Измаильской области (Шаблат, Алибей, Бурнас). Матер. по гидробиол. и рыбол. лиманов сев.-зап. Причерноморья.
- Б у я н о в с к а я А. А., С. Б. Г р и н б а р т. 1951. Гидробиологический режим и кормовые ресурсы Днестровского лимана. Тр. проблем. и темат. совещ. Зоол. инст. АН СССР, в. 4.
- Б у я н о в с к а я А. А. 1953. Зоопланктон Днестровского лимана и нижнего течения Днестра. Матер. по гидроб. и рыболов. лиманов сев.-зап. Причерноморья. Вып. 2. Одесск. гос. унив.
- В е й с и г С. Я. 1928. К биологии каспийской медузы *Moerisia pallasii* Derz. Русск. гидробиол. журн., т. VII, № 10—12.
- В е л и к о х а т ь к о Ф. 1938. Миграционные пути проходных рыб Черного моря и их исторические причины. Зоол. журн., т. XVII, в. 5.
- В е р е щ а г и н Г. Ю. 1940. Происхождение и история Байкала, его фауны и флоры. Тр. Байкал. лимнол. ст., т. X.
- В и н б е р г Г. Г. 1950. Интенсивность обмена и размеры ракообразных. Журн. общ. биол., т. XI, № 5.
- В и н о г р а д о в К. А. 1949. Многощетинковые черви (Polychaeta) Черного моря. Тр. Карадаг. биол. ст., в. 7.
- В и н о г р а д о в К. А. 1958. Очерки по истории отечественных гидробиологических исследований на Черном море. Изд. Акад. наук Укр. ССР.
- В и н о г р а д о в Л. Г. 1959. Многолетние изменения северокаспийского бентоса. Тр. ВНИРО, т. XXXVIII, в. 1.
- В л а д и м и р о в В. И. 1950. О систематическом положении азовской и черноморской тюльки. Докл. Акад. наук СССР, т. 70, № 1.
- В о д я н и ц к и й В. А. 1923. Заметки о моллюсках Новороссийской бухты. Русск. гидробиол. журн., т. II, № 1—2.
- В о д я н и ц к и й В. А. 1925. К распространению *Diamysis pengoi* (Cz.). Русск. гидробиол. журн., IV, № 10—12.
- В о д я н и ц к и й В. А. 1930а. К познанию фауны оз. Абрау. Работы Новоросс. биол. ст., в. 4.
- В о д я н и ц к и й В. А. 1930б. К вопросу о происхождении фауны рыб Черного моря. Работы Новоросс. биол. ст., в. 4.
- В о л к о в Л. И. 1937. Материалы к гидробиологии водоемов системы р. Дона. Изв. Ростовск. пединст., в. 8.
- В о р о б ь е в В. П. 1940. Гидробиологический очерк Восточного Сиваша и возможности его рыбохоз. использования. Тр. Аз.-черн. н.-и. инст. рыбн. хоз., в. 12, ч. 1.
- В о р о б ь е в В. П. 1949. Бентос Азовского моря. Тр. АзЧерНИРО, в. 15.
- (В а л к а н о в А.) В ь л к а н о в А. 1935/36. Бележки върху нашитѣ бракични води, I, II. Годишн. Софийск. унив. физ.-мат. фак., т. XXXI, кн. 3.
- (В а л к а н о в А.) В ь л к а н о в А. 1937/38а. Преглед на хидрозойната фамилия *Moerisiidae*. Годишн. Софийск. унив., т. XXXIV, кн. 3.
- (В а л к а н о в А.) В ь л к а н о в А. 1937/38б. Преглед на европейскитѣ представители на рода *Iaera* Leach. Годишн. Софийск. унив., т. XXXIV, кн. 3.
- (В а л к а н о в А.) В ь л к а н о в А. 1950. Бележки върху *Ostroumovia maeotica* (Ostr.). Труд. на морската биол. ст. в Сталин, 15.
- (В а л к а н о в А.) В ь л к а н о в А. 1951. Изследования върху *Cercopagis pengoi* (Ostr.). Труд. на морската биол. ст. в Сталин, 16.
- (В а л к а н о в А.) В ь л к а н о в А. 1955. Ревизия на фамилия *Moerisiidae*. Труд. на морската биол. ст. в гр. Варна, 18.
- (В а л к а н о в А.) В ь л к а н о в А. 1957. Каталог на нашата Черноморска фауна. Труд. на морската биол. ст. в гр. Варна, 19.
- В ы р ж и к о в с к и й Р. 1928. Современная трансгрессия Черного моря. Вісник Україн. відд. Геол. коміт., в. 11.
- Г а л а д ж и е в М. А. 1948. Сравнительный состав, распределение и количественные соотношения зоопланктона Каркинитского залива и открытого моря в районе южного берега Крыма. Тр. Севастоп. биол. ст., т. VI.
- Г а р т м а н О. 1960. О нерис *Neanthes diversicolor* Comb. N. в Каспийском море и о расширении области ее распространения. Зоол. журн., т. XXXIX, в. 1.
- Г е п т н е р В. 1935. Общая зоогеография. Биомедгиз.
- Г е р а с и м о в И. П. и К. К. М а р к о в. 1939а. Четвертичная геология. Учпедгиз, М.
- Г е р а с и м о в И. П. и К. К. М а р к о в. 1939б. Ледниковый период на территории СССР. Тр. Инст. геогр. АН СССР, в. XXXIII.

- Герд С. В. 1953. Основные задачи работ по введению в озера Карело-Финской ССР ракообразных как корма для рыб. Матер. совещ. по пробл. повыш. рыбн. продукт. водоемов Карело-Финской ССР.
- Гмелин С. Г. 1777—1785. Путешествие по России для исследования всех трех царств в природе, ч. I, II, III. СПб.
- Горбунов К. В. 1953. Распад остатков водных растений и его экологическая роль в водоемах нижней зоны дельты Волги. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., т. V.
- Горецкий Г. И. 1953. О палеогеографии Приазовья и западного Приманьчя в Узунларско-Гирканский и Буртасский века. Вопр. геогр., сб. 33, Физ. география.
- Горецкий Г. И. 1955. О возрастных соотношениях осадков узунларской и карангатской трансгрессий. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., геол., т. XXX, в. 2.
- Грабье С. 1936. К познанию Oligochaeta Аральского моря. Изв. Акад. наук СССР, биол., № 6.
- Гравеский Э. Я. и М. В. Поганкин. 1937. Материалы по гидрофауне р. Камы и ее поймы в районе Соликамск-Чусовая. Изв. Биол. н.-и. инст. Пермск. гос. ун-в., т. XI, в. 3—4.
- Гребницкий Н. А. 1873. Предварительное сообщение о сродстве фауны Черного моря с другими морями. Зап. Новоросс. общ. естеств., т. II.
- Грезе Б. С. 1923. К вопросу о выживании яиц ракообразных в кишечнике рыб. Русск. гидробиол. журн., т. II, № 1—2.
- Грезе В. И. 1951. К обнаружению паразитической копеподы *Paraergasilus gylovi* на Байкале. Докл. Акад. наук СССР, т. LXXIX, № 2.
- Григорович М. О. 1938. О находке *Dreissena polymorpha* в террасовых отложениях оз. Балхаш. Бюлл. комисс. по изуч. четверт. пер., № 4.
- Гримм О. А. 1874. Предварительное сообщение о результатах исследования фауны Каспийского моря. Тр. СПб. общ. естествоисп., т. V, в. II.
- Гримм О. А. 1876, 1877. Каспийское море и его фауна. Тетради 1, 2. Тр. Арало-каспийской экспед., в. 2.
- Гримм О. А. 1880. Сообщение о фауне ракообразных Каспийского моря. Протокол засед. 20 I 1879 г. Зоол. отделения. Тр. СПб. общ. естествоисп., т. XI, в. 1.
- Гринбарт С. Б. 1953. Зообентос Днестровского лимана и низовьев Днестра, его кормовая оценка. Матер. по гидробиол. и рыболов. лиманов сев.-зап. причерноморья, в. 2, изд. Одесск. гос. ун-в.
- Гринбарт С. Б. 1957. До вивчення зообентосу Григорівського лиману та його кормових ресурсів. Праці Одеськ. ун-в., сер. біол. н., т. 147, № 8.
- Громов В. В. 1941. Влияние отбросов бумажного комбината на донную фауну р. Камы. Изв. Биол. ч.-и. инст. Пермск. гос. ун-в., т. XII, в. 1.
- Громов В. В. 1956. Современные изменения в распространении каспийских форм в р. Кама. Зоол. журн., т. XXXV, в. 11.
- Громов В. и Г. Мирчинк. 1937. Четвертичный период и его фауна. Животн. мир СССР, т. I, М.—Л.
- Гурьянова Е. Ф. 1933. К фауне Crustacea—Malacostraca Обь-Енисейского залива и Обской губы. Иссл. морей СССР, в. 18.
- Давиташвили Л. 1932. Сарматский ярус. Тр. н.-и. нефт. инст., Руковод. ископаемые, т. V.
- Дарвин Ч. 1935. Происхождение видов путем естественного отбора. Пер. К. Тимирязева. ОГИЗ-Сельхозгиз.
- Двойченко П. 1925. Геологическая история Крыма. Зап. Крымск. общ. естествоисп., VIII.
- Дексбах Н. К. 1935. Распространение *Dreissena polymorpha* в европейской части СССР. . . Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., биол., т. XLIV, в. 4.
- Демин Д. З. 1938. Материалы по количественному учету бентоса Дагестанского района Каспия. Тр. I Всекасп. научн. рыбохоз. конфер., т. II.
- Денъгина Р. С. 1957. Гидробиологическая съемка залива Аджибай Аральского моря в 1953 г. Тр. Лабор. озеровед., в. 4.
- Державин А. Н. 1912а. Каспийские элементы в фауне бассейна Волги. Тр. Ихтиол. лабор. Упр. Касп.-Волжских рыбн. промысл., т. II, в. 5.
- Державин А. Н. 1912б. *Caspionema pallasi*, медуза Каспийского моря. Тр. Ихтиол. лабор. управл. Касп.-Волжск. рыбн. промысл., т. II, в. 5.
- (Державин А. Н.) *Derzhawin* A. 1912в. Neue Cumaceen aus dem Kaspischen Meere. Zool. Anz., Bd. 39, № 8/9.
- (Державин А. Н.) *Derzhawin* A. 1912г. *Caspionema pallasi*, eine Meduse des Kaspischen Meeres. Zool. Anz., Bd. 39, № 11/12.
- Державин А. Н. 1923. Каспийские Malacostraca в фауне рек Южного Каспия. Русск. гидробиол. журн., т. II, № 8—10.

- Д е р ж а в и н А. Н. 1924. Пресноводные *Pegasarida* черноморского побережья Кавказа. Русск. гидробиол. журн., т. III, № 6—7.
- Д е р ж а в и н А. Н. 1925а. Материалы по понтоазовской карцинофауне. Русск. гидробиол., журн., т. IV, № 1—2.
- Д е р ж а в и н А. Н. 1925б. Новая мизиды бассейна Днепра. Тр. Всеукр. гос. черн.-аз. н.-пром. оп. ст., в. 1.
- Д е р ж а в и н А. Н. 1927. К познанию верхнесарматских амфипод Понтокаспийской области. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., геол., т. V, пов. сер., т. XXXV.
- Д е р ж а в и н А. Н. 1938. Бокоплавы Нахичеванской АССР. Тр. Зоол. инст. Азерб. акад. наук, т. VIII.
- Д е р ж а в и н А. Н. 1939а. Мизиды Каспия. Изд. Акад. наук Азерб. ССР, Баку.
- Д е р ж а в и н А. Н. 1939б. Пресноводные перакариды Талыша. Тр. Зоол. инст. Азерб. фил. Акад. наук СССР, X.
- Д е р ж а в и н А. Н. 1941. Ископаемые бокоплавы Эльдара. Изв. Азерб. фил. Акад. наук СССР, № 2.
- Д е р ж а в и н А. Н. 1944. Новое семейство *Caspiellidae* (Amphipoda) из Каспийского моря. Изв. Азерб. фил. Акад. наук, № 8.
- Д е р ж а в и н А. Н. 1945. Нифарг Каспийского моря. Докл. Акад. наук Азерб. ССР, т. I, № 2.
- Д е р ж а в и н А. Н. 1949. Новые формы гаммарид из Каспийского моря. Сб. пам. акад. С. А. Зернова.
- Д е р ж а в и н А. Н. 1951а. Очерк истории фауны Каспия и пресных водоемов Азербайджана. Животный мир Азербайджана. Изд. Акад. наук Азерб. ССР, Баку.
- Д е р ж а в и н А. Н. 1951б. Хордовые. Мягкотелые. Членистоногие. Кольчатые черви. Немертины. Плоские черви. Кишечнополостные, губки. Простейшие. Животный мир Азербайджана. Изд. Акад. наук Азерб. ССР, Баку.
- Д е р ж а в и н А. Н. 1956. Новый вселенец в Каспийское море — морской желудь *Balanus improvisus*. Докл. Акад. наук Азерб. ССР, т. XII, № 1.
- Д е р ж а в и н А. Н., Н. К. Д е к с б а х, С. Г. Л е п н е в а. 1921. Каспийские элементы в фауне Верхней Волги. Тр. Ярослав. ест.-истор. общ., III, в. 1.
- Д о г е л ь В. А. 1937. Тип кишечнополостных (Coelenterata). Руководство по зоологии, т. I. М.
- Д о г е л ь В. А. 1940. Новое местонахождение и новые хозяева *Polypodium hydriogme*. Зоол. журн., т. XIX, в. 2.
- Д о г е л ь В. А. 1947. Значение паразитологических данных для решения зоогеографических вопросов. Зоол. журн., т. XXVI, в. 6.
- Д о г е л ь В. А. и Б. Е. Б ы х о в с к и й. 1934. Фауна паразитов рыб Аральского моря. Паразитол. сб., IV, Зоол. инст. АН СССР.
- Д о г е л ь В. А. и Б. Е. Б ы х о в с к и й. 1938. Паразиты рыб Каспийского моря. Тр. Комис. по компл. изуч. Касп. моря, в. VII.
- Д о л г о в Г. И. 1925. Изменения в биологической картине р. Уводи. Тр. I Всерос. гидрол. съезда в 1924 г.
- Д о л г о п о л ь с к а я М. А. и В. Л. П а у л и. 1933. Зоопланктон Азовского моря. Рукопись.
- Д р е м к о в а П. П. 1954. Донная фауна реки Волги в районе строительства Сталинградской ГЭС и роль в ней каспийских бокоплавов. Автореф. дисс. Зоол. инст. Акад. наук СССР и Сталингр. пед. инст.
- Д р я г и н П. А. 1954. Теоретические основы и план акклиматизации рыб во внутренних водоемах СССР. Тр. Совещ. по пробл. акклиматизации, М.
- Д у б о в с к и й Н. В. 1939. Материалы к познанию фауны *Ostracoda* Черного моря. Тр. Карагадагск. биол. ст., в. 5.
- Д у б о в с к и й Н. В. 1956. Животное население дна и зарослей реки Молочной и ее притоков. Уч. зап. Харьковск. ун-ва, т. XVII.
- Д ы б о в с к и й В. 1933. Гастроподы Каспийского моря. Перевод с дополнениями В. В. Богачева. Тр. Азербайдж. нефт. лист., геол. отд., в. XVI.
- Д ь я к о в Ф. 1927. Некоторые наблюдения над обрастанием пароходов Нижней Волги. Тр. II съезда зоол., анат. и гистол.
- (Ж а д и н В. И.) S h a d i n W. 1932. Die Mollusken des Bassins des südlichen Bogs. Збірник праць Дніпрян. біолог. станції, № 6.
- Ж а д и н В. И. 1940а. Моллюски. Жизнь пресных вод СССР, т. I, М.—Л.
- Ж а д и н В. И. 1940б. Фауна рек и водохранилищ. Тр. Зоол. инст. Акад. наук СССР, т. V, в. 3—4.
- Ж а д и н В. И. 1941. Проблема реконструкции фауны Волги и Каспия в связи с волжским гидростроительством. Тр. Зоол. инст. Акад. наук СССР, т. VII, в. 1.
- Ж а д и н В. И. 1946а. Странствующая ракушка дрейссена. Природа, № 5.

- Ж а д и п В. И. 1946б. Проблема генезиса фауны внутренних водоемов. Зоол. журн., т. XXV, в. 5.
- Ж а д и п В. И. 1948. Бентос Волги в районе от Свияги до Жигулей и его возможные изменения. Тр. Зоол. инст. Акад. наук СССР, т. VIII, в. 3.
- Ж а д и п В. И. 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. Определители организмов пресных вод, изд. Зоол. инст. Акад. наук СССР.
- Ж и ж ч е н к о В. П. 1940. Нижний миоцен. Стратиграфия СССР, т. XII, Неоген.
- Ж у к о в М. М. 1945. Плиоценовая и четвертичная история севера Прикаспийской впадины. Пробл. Зап. Казахстана, т. II.
- Ж у р а в е л ь П. О. 1934. Про надто масову появу *Dreissena polymorpha* (Pall.) у порожиистої частині Дніпра в 1932 р. Збірн. праць Зоол. музею Всеукр. акад. наук, № 13.
- Ж у р а в е л ь П. А. 1937. Про стан деяких представників фауни Mollusca та Crustacea у водосховищі Дніпрогесу. Вісн. Дніпропетр. гідробіолог. ст., т. II.
- Ж у р а в е л ь П. А. 1941. О фауне скал прибойной зоны Днепровского водохранилища. Природа, № 5.
- Ж у р а в е л ь П. А. 1946. Об увеличении естественных кормовых ресурсов в пресноводных водоемах. Природа, № 9.
- Ж у р а в е л ь П. А. 1947. К проблеме обогащения естественными кормовыми (для рыб) ресурсами водохранилищ и других водоемов юго-востока Украины. Матер. научн. конф. по рыбохоз. освоению водоемов юго-востока УССР.
- Ж у р а в е л ь П. А. 1948. О Псевдокума церкароидес из Днепра района плотины Днепрогеса. Вестн. н.-и. инст. гидробиол. Днепропетровск. гос. унив., т. VIII.
- Ж у р а в е л ь П. А. 1950а. К проблеме обогащения кормности водохранилищ юго-востока Украины. Зоол. журн., т. XXIX, в. 2.
- Ж у р а в е л ь П. А. 1950б. О формировании биологического режима водохранилищ юго-востока Украины и пути обогащения их естественных кормовых (для рыб) ресурсов. Автореф. дисс. Днепропетр. гос. унив.
- Ж у р а в е л ь П. А. 1952. О фауне лиманного комплекса Нижнего Днепра и прогнозы ее формирования в Каховском водохранилище. Вестн. Днепропетр. н.-и. инст. гидробиол., т. IX.
- Ж у р а в е л ь П. А. 1954. О новых вселенцах из фауны беспозвоночных лиманного комплекса Днепровского водохранилища. Третья эколог. конф., тез. докл., ч. II.
- Ж у р а в е л ь П. А. 1955а. О фауне лиманного комплекса Днепровского водохранилища после его восстановления. Вестн. Днепропетр. н.-и. инст. гидробиол., т. XI.
- Ж у р а в е л ь П. А. 1955б. Опыт вселения кормовых для рыб ракообразных — мизид — в средний участок р. Днепра. Вопр. ихтиол., в. 5.
- Ж у р а в е л ь П. А. 1956а. О вселении в водохранилища и другие водоемы Криворожского бассейна кормовых для рыб ракообразных — мизид. Зоол. журн., т. XXXV, в. 8.
- Ж у р а в е л ь П. А. 1956б. Опыт вселения в непоименный пруд Днепропетровской области кормового для рыб рачка — мизиды *Limnomysis benedeni*. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., т. VII.
- Ж у р а в е л ь П. А. 1958а. Новые вселенцы из фауны мизид (Crustacea, Mysidacea) в Альминском водохранилище Крыма. Научн. докл. высшей школы, № 3.
- Ж у р а в е л ь П. А. 1958б. Обогащение фауны пресных водоемов Крыма. Природа, № 6.
- Ж у р а в е л ь П. О. 1958в. Нові види ракоподібних у Васильківському водоймищі на р. Вовчий. Допов. Акад. наук УРСР, № 8.
- Ж у р а в е л ь П. О. 1959а. Нова для системи Дніпра мізіда — *Hemimysis anomala* Sars в Дніпровському водоймищі. Допов. Акад. наук УРСР, № 1.
- Ж у р а в е л ь П. А. 1959б. О появлении гиридного полица *Cordylophora caspia* Pall. в Самарском отроге Днепровского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр., № 4.
- Ж у р а в е л ь П. А. 1959в. Некоторые данные о биологии и экологии мизид, вселенных в опытном порядке в водохранилища Украины ... Зоол. журн., т. XXXVIII, в. 7.
- Ж у р а в е л ь П. А. и И. П. Л у б я н о в. 1953. Опыт акклиматизации кормовых для рыб ракообразных в водохранилищах и других водоемах юго-востока Украины. Рыбн. хоз., № 3.
- З а б у с о в а З. 1951. Новый вид планарии из Каспийского моря *Caspioplana pharyngosa*. Тр. Мургабской гидробиол. ст., в. 1.
- З а г о р о в с к и й П. А. 1925. Очерки по черноморскому планктону. Материалы к фауне ветвистоусых раков. Тр. I Всерос. гидр. съезда в 1924 г.
- З а г о р о в с к и й П. А. 1926. Гидробиологическое исследование северо-западного побережья Черного моря. Тр. V Всесоюзн. съезда по курорт. делу.

- Загоровский Н. А. 1928. Прошлое и настоящее Одесского залива. Зап. Одесск. общ. естествоисп., XVII.
- Загоровский Н. А. 1930а. Задачи гидробиологического исследования лиманов северного Причерноморья. Изв. Инст. физ.-хим. анализа, IV, в. 2.
- Загоровский Н. А. 1930б. Сравнительно-гидробиологическое исследование северного Причерноморья. Тр. II Всесоюзн. гидрол. съезда, ч. III.
- Зевина Г. Б. 1957. Усоногие раки (*Balanus improvisus*, *B. eburneus*) в обрастаниях судов и гидротехнических сооружений Каспийского моря. Докл. Акад. наук, СССР, т. CXIII, № 2.
- Зевина Г. Б. 1958. Обрастание судов и гидротехнических сооружений на Каспийском море. Автореф. дисс. Инст. океанол. АН СССР.
- Зевина Г. Б. 1959. Новые организмы в Каспийском море. Природа, № 7.
- Зенкевич Л. А. 1922. *Fabricia sabella* sbsp. *caspica* из Каспийского моря. Русск. гидробиол. журн., т. I, № 11—12.
- Зенкевич Л. А. 1927. Количественный учет донной фауны Печорского района Баренцева моря и Белого моря Тр. Пловуч. морск. научн. инст., т. II, в. 4.
- Зенкевич Л. А. 1933. Некоторые моменты зоогеографии северного полярного бассейна в связи с его палеогеографическим прошлым. Зоол. журн., т. XII, в. 4.
- (Зенкевич Л. А.) Zenkewitsch L. 1935. Über das Vorkommen d. Brackwasserpolychaete *Manajunkia* an der Murmanküste. Zool. Anz., Bd. 109, № 7/8.
- Зенкевич Л. А. 1938. Действие вод Черного и Каспийского морей пониженной и повышенной солености на некоторых черноморских беспозвоночных, чч. I, II. Зоол. журн., т. XVII, в. 5, 6.
- Зенкевич Л. А. 1940а. Распространение пресноводных и солоноватоводных кишечнополостных. Зоол. журн., т. XIX, в. 4.
- Зенкевич Л. А. 1940б. Об акклиматизации в Каспийском море новых кормовых (для рыб) беспозвоночных и теоретические к ней предпосылки. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., т. XLIX, в. 1.
- Зенкевич Л. А. 1947. Фауна и биологическая продуктивность моря, ч. II. Изд. «Советская наука».
- Зенкевич Л. А. 1949. О древности возникновения холодноводной морской фауны и флоры. Тр. Инст. океанол. АН СССР, т. III.
- Зенкевич Л. А. 1951. Фауна и биологическая продуктивность моря, ч. 1. Изд. «Советская наука».
- Зенкевич Л. А. 1952. Теоретические обоснования. Сб. «Акклиматизация *Nereis succinea* в Каспийском море», изд. МОИП.
- Зенкевич Л. А. 1956. Моря СССР, их фауна и флора. Изд. 2-е, Учпедгиз, Москва.
- (Зенкевич Л. А.) Zenkevitch L. A. 1959. The classification of brackish-water basins, as exemplified by the seas of the USSR. Sympos. on the classif. of brack. waters, Venezia.
- Зенкевич Л. А. и Я. А. Бирштейн. 1934. О возможных мероприятиях по повышению продуктивных свойств Каспия и Арала. Рыбн. хоз., № 3.
- Зенкевич Л. А. и Я. А. Бирштейн. 1937. К вопросу об акклиматизации в Каспийском и Аральском морях новых видов животных. Зоол. журн., т. XVI, в. 3.
- Зенкевич Л. А., Я. А. Бирштейн и А. Ф. Карпевич. 1945. Первые успехи реконструкции фауны Каспийского моря. Зоол. журн., т. XXIV, в. 1.
- Зенкевич Л. А. и В. А. Броцкая. 1937. Материалы по экологии руководящих форм бентоса Баренцева моря. Уч. зап. МГУ, т. XIII, № 3.
- Зернов С. А. 1901а. Результаты зоологической экскурсии по Азовскому морю на п/х «Ледокол Донских Гирл». 2. Планктон Азовского моря. Ежегодн. Зоол. муз. Акад. наук, т. VI.
- Зернов С. А. 1901б. Сравнение животного планктона морей Азовского, Аральского и Каспия. Дневн. XI съезда русск. естеств. и врачей.
- Зернов С. А. 1908. Отчет о командировке в сев.-зап. часть Черного моря. Ежегодн. Зоол. муз. Акад. наук, т. XIII.
- Зернов С. А. 1911. Краткий отчет о командировке в Черное море у берегов Румынии и Болгарии. Ежегодн. зоол. муз. Акад. наук, т. XVI.
- Зернов С. А. 1913. К вопросу об изучении жизни Черного моря. Зап. Акад. наук по физ.-мат. отд., т. XXXII, № 1.
- Зернов С. А. 1949. Общая гидробиология. Биомедгиз.
- Зиверт П. В. 1931. Реликтовое озеро Палеостом и его фауна. Тр. IV Всесоюзн. съезда зоол., анат. и гистол.
- Зыков В. П. 1903. Материалы по фауне Волги и гидрофауне Саратовской губернии. Москва. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., № 1.

- И д е л ь с о н М. С. 1941. Зообентос полых водоемов дельты Волги и его значение в питании рыб. Тр. ВНИРО, т. XVI.
- И л ь и н Б. С. 1927а. Биоценозы Азовского моря. Тр. II съезда зоол. анат. и гистол.
- И л ь и н Б. С. 1927б. Бычки северо-западного района Черноморского бассейна. Тр. гос. ихтиол. опытн. ст., т. III, в. 1.
- И л ь и н Б. С. 1927в. Определитель бычков морей Черного и Азовского. Тр. Аз.-Черн. научн. промысл. экспед., в. 2.
- И л ь и н Б. С. 1930а. Некоторые данные по распространению ракообразных и бычков кубанских лиманов. Тр. Аз.-Черн. научн. рыбохоз. ст., в. 7.
- И л ь и н Б. С. 1930б. Новая медуза Азовского моря *Eugenia cimberia*. Тр. Аз.-Черн. научн. рыбохоз. ст., в. 7.
- И л ь и н Б. С. 1936. Новый бычок из Каспийского моря *Gobius nonultimus*. Докл. Акад. наук СССР, т. IV, № 7.
- И л ь и н Б. С. 1938. Бычки по матерьялам экспедиции Акад. наук в Мертвый Култук и Кайдак. Тр. Комис. по компл. изуч. Касп. моря, в. II.
- И л ь и н Б. С. 1954. Акклиматизация рыб в морях в связи с гидростроительством. Тр. Совещ. по пробл. акклиматизации, М.
- И л ь и н Б. С. 1956. Замечания и поправки к подотряду *Gobioidei* в книге Л. С. Берга «Рыбы пресных вод СССР». Вопр. ихтиологии, в. 7.
- И о ф ф е Ц. И. 1954. Донные кормовые ресурсы Цимлянского водохранилища в первый год его существования. Изв. ВНИОРХ, т. XXXIV.
- И о ф ф е Ц. И. 1956. Первые работы по обогащению кормовой базы Цимлянского водохранилища. Научн. техн. бюлл. ВНИОРХ, № 1—2.
- И о ф ф е Ц. И. 1958. Обогащение донной фауны Цимлянского водохранилища. Изв. ВНИОРХ, т. XLV.
- К а з а н о в а И. И. 1951. Молодь бычков (*Gobiidae*) северной части Каспийского моря. Тр. ВНИРО, т. XVIII.
- К а н а е в И. И. 1949. Кишечнополостные. Жизнь пресных вод СССР, т. II. М.—Л.
- К а р п е в и ч А. Ф. 1940. Влияние сероводорода на выживаемость *Mytilaster lineatus* и *Pontogammarus maeoticus* Каспийского моря. Зоол. журн., т. XIX, в. 6.
- К а р п е в и ч А. Ф. 1941. Акклиматизация некоторых азово-черноморских животных в Каспии. Экол. конфер. 1940 г., тез. докл., ч. II.
- К а р п е в и ч А. Ф. 1946а. Отношение некоторых видов сем. *Cardiidae* к солевому режиму Северного Каспия. Докл. Акад. наук СССР, т. IV, № 1.
- К а р п е в и ч А. Ф. 1946б. Потребление корма *Pontogammarus maeoticus* Каспийского моря. Зоол. журн., т. XXV, в. 6.
- К а р п е в и ч А. Ф. 1947. Влияние солевых условий на выживание дрейссен Северного Каспия. Докл. Акад. наук СССР, т. LVI, № 3.
- К а р п е в и ч А. Ф. 1948. Итоги и перспективы работ по акклиматизации рыб и беспозвоночных в СССР. Зоол. журн., т. XXVII, в. 6.
- К а р п е в и ч А. Ф. 1952. Значение экологии беспозвоночных для оценки кормовой базы рыб. Докл. ВНИРО по биол., систематике и питанию рыб и др., в. 1.
- К а р п е в и ч А. Ф. 1953. Состояние кормовой базы южных морей после зарегулирования стока их рек. Тр. Конфер. по вопр. рыбн. хоз. в дек. 1951 г.
- К а р п е в и ч А. Ф. 1955а. Некоторые данные о формировании у двустворчатых моллюсков. Зоол. журн., т. XXXIV, № 1.
- К а р п е в и ч А. Ф. 1955б. Отношение беспозвоночных Азовского моря к изменению солености. Тр. ВНИРО, т. XXXI.
- К а р п е в и ч А. Ф. 1955в. Экологическое обоснование прогноза изменений ареалов рыб и состава ихтиофауны при осолонении Азовского моря. Тр. ВНИРО, т. XXXI.
- К а р п е в и ч А. Ф. 1958. Выживание, размножение и дыхание мизиды *Mesomysis kowalevskyi* в водах солоноватых водоемов СССР. Зоол. журн., т. XXXVII, в. 8.
- К а р п е в и ч А. Ф. и В. Ф. О с а д ч и х. 1952. Влияние солености, газового режима воды и характера грунта на *Nereis succinea*. Сб. «Акклиматизация перелес в Каспийском море», изд. МОИП.
- К е с с л е р К. Ф. 1874а. Русские речные раки. Тр. Русск. энтомол. общ., VIII, № 1—4.
- К е с с л е р К. Ф. 1874б. Описание рыб, принадлежащих к семействам, общим Черному и Каспийскому морям. Тр. СПб. общ. естествоисп., т. V.
- К е с с л е р К. Ф. 1877. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-Каспийско-Понтийской ихтиологической области. Тр. Арало-Касп. экспед., в. IV.
- К и р п и ч е н к о М. И. 1937. Дно і бентичне тваринне населення р. Півден. Бога в районі м. Вінниця. Тр. гідробіол. ст. Акад. наук УРСР, № 14.
- К и р п и ч и к о в В. С. 1953. Каспийский тюлень из нижне-четвертичных отложений Азовского моря. Докл. Акад. наук СССР, т. XC, № 5.
- К и с е л е в и ч К. 1922. Жизнь южнорусских морей (зоогеографический очерк). Сб. «Рыбное хозяйство», кн. 1.



- Книпович Н. М. 1921. Гидробиологические исследования и Каспийское море в 1914—15 гг. Тр. Каспийск. экспед., № 1.
- Книпович Н. М. 1923а. Определитель рыб Черного и Азовского морей. Научрыб-бюро, М.
- Книпович Н. М. 1923б. Каспийское море и его промыслы. Берлин.
- Книпович Н. М. 1932. Гидрологические исследования в Азовском море. Тр. Аз.-Черн. промысл. экспед., в. 5.
- Книпович Н. М. 1933. Гидрологические исследования в Черном море. Тр. Аз.-Черн. промысл. экспед., в. 5.
- Книпович Н. М. 1938. Гидрология морей и солоноватых вод. Изд. ВНИРО.
- Ковалевский А. О. 1870. Заметка о поездке на Каспий. Зап. Киевск. общ. естествоисп., т. I.
- (Ковалевский А. О.) Kowalewskyi A. 1896. Etude sur l'anatomie de l'Archaeobdella Esmonti de O. Grimm. Изв. Акад. наук, т. V, № 5.
- Ковалевский С. А. 1933. Лик. Каспия. Тр. геол.-развед. конторы Азнефти, в. 2.
- Колесников В. П. 1935. Сарматские моллюски. Палеонтология СССР, т. X, ч. 2.
- Колесников В. П. 1939. К вопросу о происхождении каспийских моллюсков. Докл. Акад. наук СССР, т. XXV, № 5.
- Колесников В. П. 1940а. Параллелизация неогеновых и четвертичных отложений понтокаспийской области. Докл. Акад. наук СССР, т. XXVI, № 9.
- Колесников В. П. 1940б. Верхний миоцен. Нижний плиоцен. Стратиграфия СССР, т. XII, Неоген.
- Колесников В. П. 1941. Вертикальное распределение гастропод в южной части Каспийского моря. Докл. Акад. наук СССР, т. XXXI, № 4.
- Колесников В. П. 1947. Таблица для определения каспийских гастропод. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., геолог., т. XXII, в. 1.
- Конкина С. А. 1929. К изучению пресноводных моллюсков Днепровско-Бугского лимана. Тр. Гос. ихтиол. опытн. ст., т. IV, в. 1.
- Конкина С. А., Н. М. Милославская, В. Л. Паули. 1927. Список моллюсков и высших ракообразных. сев. зап.-бассейна Черного моря. Тр. Гос. ихтиол. опытн. ст., III, в. 2.
- Коновалова Е. И. 1956. Макрофауна реки Молочной и ее притоков. Уч. зап. Харьковск. унив., т. XVII.
- Константинов А. С. 1953. Бентос Волги близ Саратова и влияние на него загрязнения. Тр. Саратовск. отд. Касп. филиала ВНИРО, т. II.
- Коротун М. 1937. Донная фауна р. Десны. Тр. Гидробиол. ст. Акад. наук УРСР, № 13.
- Косякина Е. Г. 1936. О фауне Copepoda Harpacticoida Новоросийской бухты. Тр. Новорос. биол. ст., т. II, в. 1.
- Косякина Е. Г. 1940. К фауне Harpacticoida Новоросийской бухты. Тр. Новорос. биол. ст., т. II, в. 3.
- (Краюхин Б. В.) Краюхин Б. В. 1951. Интенсивність газобміну у мізид Дністровського лиману. Допов. Акад. наук УРСР, № 4.
- Крендовский М. 1884. Исследование Бугского, Днепровского и других лиманов. Тр. Общ. испыт. прир. Харьковск. унив., т. XVIII.
- Кричагин Н. 1877. Отчет об экскурсии на сев.-вост. берег Черного моря, совершенной летом 1874 года. Зап. Киевск. общ. естествоисп., т. V.
- Круглова В. М. 1957. Интродукция кормовых организмов, как мероприятие для увеличения рыбной продуктивности водоемов. Рыбн. хоз., № 12.
- Круглова В. М. 1958. Об интродукции в водохранилищах нескольких видов из состава фауны каспийского типа. Тез. докл. Всесоюзн. совещ. по вопро. рыбохоз. освоения водохранилищ.
- Круглова В. М. 1959. Веселовское водохранилище и пути увеличения его рыбопродуктивности. Тр. Н.-и. биол. инст. Ростовск. унив. в. 5.
- Крыжановский С. Г. и З. М. Пчелкина. 1941. О принципе построения системы бычков сем. Gobiidae. Зоол. журн., т. XX, в. 3.
- Куделин Н. 1910. О фауне губок Черного моря (Одесского залива). Зап. Новорос. общ. естествоисп., XXXV.
- Куделин Н. 1912а. О распределении животных в Черном море в связи с вопросом о происхождении пресноводной фауны. Зап. Новорос. общ. естеств., XXXIX.
- Куделин Н. 1912б. К вопросу о морской фауне проникновения в пресные воды. Зап. Новорос. общ. естествоисп., т. XXXIX.
- Куделина Е. Н. 1930. Зоопланктон приазовских лиманов р. Кубани. Тр. Аз.-Черн. научн. рыбохоз. ст., в. 7.
- Куделина Е. Н. 1940. Гидробиологическая характеристика озера Палестом. Тр. Научн. рыбохоз. и биол. ст. Грузин, т. III.

- Куделина Е. Н. 1959. Зоопланктон Среднего и Южного Каспия и его изменения в период падения уровня моря. Тр. ВНИРО, т. XXXVIII, в. 1.
- Курбангалиева Х. М. 1957. Планктон и бентос водоемов поймы Волги, заливаемых Куйбышевским водохранилищем. Уч. зап. Казанск. унив., т. 117, № 6.
- Кусморская А. П. 1937. Качественная характеристика зоопланктона Мангистаусского района. Тр. I Всекасп. научн. рыбохоз. конф., т. II.
- Кусморская А. П. 1940. Зоопланктон Мертвого Култука и Кайдака. Зоол. журн., т. XIX, в. 6.
- Ласточкин Д. А. 1937. Новые виды *Oligochaeta limicola* в фауне европейской части СССР. Докл. Акад. наук СССР, т. XVII, № 4.
- Лесников Л. А. и Р. П. Матвеева. 1959. О характере влияния волжского стока на зоопланктон Северного Каспия. Тр. ВНИРО, т. XXXVIII, в. 1.
- Линдгольм В. А. 1924. К номенклатуре некоторых каспийских гастропод. Русск. гидробиол. журн., III, № 1—2.
- (Линдгольм В.) Lindholm W. 1929a. Zur Kenntnis der Malakofauna des Unterlaufes des Dnjepr. Тр. Физ.-мат. відділу Всеукр. акад. наук, т. 11, в. 3.
- (Линдгольм В. А.) Lindholm W. A. 1929b. Drei interessante Wasserschnecken (Gastropoda) aus dem westlichen Turkestan. Докл. Акад. наук СССР, А, № 13.
- Линдгольм В. А. 1936. Мякотелые, или моллюски. Животный мир СССР, т. I, М.—Л.
- Липин А. Н. 1910. К биологии *Polypodium hydriforme* Uss. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. ун-ве, XIII, в. 5.
- Липин А. Н. 1915. Половозрелая форма, филогения и систематическое положение *Polypodium hydriforme*. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. ун-ве, XLVII, в. 4.
- (Липин А.) Lipin A. 1925. Geschlechtliche Form, Phylogenie und Systematik von *Polypodium hydriforme*. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Ontog., Bd. 47.
- Лисицын К. 1932. Геологический путеводитель по Манычу. Путеводитель экскурсий II четвертич. геол. конф. АИЧПЕ.
- Лисицын К. 1933. К строению долины р. Маныча. Тр. II междунар. конф. АИЧПЕ, в. 3.
- Личков Б. М. 1928. К вопросу о происхождении Черного моря. Зап. Одесск. общ. естествоисп., т. XVIII.
- Личков Б. М. 1940. Современная геологическая эпоха и ее характерные черты. Природа, № 9.
- Логвищенко Б. М. 1959. Новейшие вселенцы в Каспийское море. Природа, № 2.
- Логвищенко Б. М. и Я. И. Старобогатов. 1959. Моллюски Каспийского моря. Рукопись.
- Лозинов А. Б. 1952. Отношение молоди осетровых к дефициту кислорода в зависимости от температуры. Зоол. журн., т. XXXI, в. 5.
- Ломакина Н. Б. 1958. Кумовые раки (*Синасеа*) морей СССР. Определители по фауне СССР, изд. Зоол. инст. АН СССР, в. 66.
- (Лубянов И. П.) Луб'янов И. П. 1953a. Про нові види ракоподібних, акліматизованих, у Дніпровському водосховищі. Допов. Акад. наук УРСР, № 2.
- Лубянов И. П. 1953b. О формировании и путях направленного изменения донной фауны малых водохранилищ юго-востока Украины. Зоол. журн., т. XXXII, в. 6.
- Лубянов И. П. 1954. Донная фауна реки Молочной. Зоол. журн., т. XXXIII, в. 3.
- (Лубянов И. П.) Луб'янов И. П. 1955a. Особливості поширення донної фауни на середньому Дніпрі. Допов. Акад. наук УРСР, № 2.
- Лубянов И. П. 1955b. Донная фауна заливов Днепровского водохранилища после его восстановления. Вестн. Днепропетр. н.-и. инст. гидробиол., т. XI.
- (Лубянов И. П.) Луб'янов И. П. 1956. Нові види бокоплавів гамарусів в Середньому Дніпрі. Допов. Акад. наук УРСР, № 4.
- Лубянов И. П. 1957a. Донная фауна нижнего течения Днепра и Каховского водохранилища в первый год его существования. Зоол. журн., т. XXXVI, в. 6.
- Лубянов И. П. 1957b. К биоэкологической характеристике донной фауны Среднего Днепра в связи с гидростроительством. Тр. Проблем. и тематич. совещ. Зоол. инст. АН СССР, в. VII.
- Лубянов И. П. 1958a. Донная фауна Симферопольского водохранилища в Крыму в первые два года его существования. Научн. докл. высш. школы, № 1.
- Лубянов И. П. 1958b. Донная фауна рек Большой и Малый Утлюг и условия ее существования. Научн. докл. высш. школы, № 3.
- Лукин Е. И. 1929. О нахождении *Caspihalacarus hircanus* Viets на Днепровских порогах. Русск. гидробиол. журн., т. VIII, № 8—9.
- Лукин Е. И. 1936. К вопросу о факторах эволюции пресноводной фауны. Праці наук. дослід. зоол.-біол. інст. Харків. держ. унів., в. 1.

- Лунгерсгаузен Л. 1938. Плиоценовая гидрография юга Украины. Докл. Акад. наук СССР, т. XIX, № 4.
- Ляхов С. М. 1956. Несколько случаев пропикновения беспозвоночных в водопроводную систему. Зоол. журн., т. XXXV, в. 5.
- Ляхов С. М. 1958. О границах распространения каспийских бокоплавов в Волге к началу ее гидротехнической реконструкции. Научн. докл. высшей школы, № 3.
- Майорова А. 1934. Новый вид сельди из оз. Палеостом. Тр. Научн. рыбохоз. и биол. ст. Грузии, т. I, в. 1.
- Майорова А. 1939. Систематика азовско-черноморских сельдей рода *Caspialosa*. Тр. Научн. рыбохоз. и биол. ст. Грузии, т. II.
- Майский В. Н. 1955. Азовский ерш — перкарина. Тр. АзЧерНИРО, в. 16.
- (Макаров А.) Makaroff A. 1929. Die Cumaceen des Nordwestgebietes des Schwarzen Meeres. Zool. Anz., Bd. 81, N. 5/6.
- Макаров А. К. 1938а. Распространение некоторых ракообразных и лиманных моллюсков в устьях рек и открытых лиманах сев. причерноморья. Зоол. журн., т. XVII, в. 6.
- Макаров А. К. 1938б. Количественный учет бентоса Днепро-Бугского лимана. Рукопись Одесск. научн. рыбохоз. ст.
- Макаров А. К. 1939а. Состав и распределение бентоса в Днепро-Бугском лимане. Рукопись Одесск. научн. рыбохоз. ст.
- Макаров А. К. 1939б. О некоторых новых элементах в составе фауны черноморских лиманов в связи с судоходством. Докл. Акад. наук СССР, т. XXIII, № 8.
- Максимов Е. 1913. Образ жизни промысловых рыб и их ловля у берегов Болгарии и Румынии. Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук, т. XVIII.
- Максимова Л. П. 1953. Биология монодакны Азовского моря. Автореф. дисс. Мосрыбвуз.
- Максимова Л. П. 1958. Питание беспозвоночных, вселяемых в Цимлянское водохранилище из низовьев Дона. Известия ВНИОРХ, т. XLV.
- Малевич И. И. 1937. К фауне *Oligochaeta* Азовского моря. Сб. труд. Зоол. музея МГУ, IV.
- Малютский С. М. 1930. Новый реликтовый вид сардельки из озера Абрау. Тр. Аз.-Черн. научн. рыбохоз. ст., в. 6.
- (Маркевич А. П.) Markewitsch A. 1933. Les crustacés parasites des poissons de la mer Caspienne. Bullet. de l'Inst. Océanograph., № 638.
- Маркевич А. П. 1951. Паразитофауна пресноводных рыб Украинской ССР. Изд. АН УССР, Киев.
- Маркевич А. П. 1956. Паразитические веслоногие рыб СССР. Изд. Акад. наук УССР.
- (Маркевич А. П., А. П. Кусморская) Маркевич А. П., А. П. Кусморская. 1937. *Paraergasilus rylovi*, новый представитель *Copepoda parasitica* Каспийского моря. Наук. зап. Київ. держ. унів., III, в. 4.
- Марковский Ю. М. 1928. Обзор фауны перистовусих ракуватих (*Cladocera*) Украины. Зб. праць Дніпровськ. біол. ст., т. IV, в. 4.
- Марковский Ю. М. 1951. Опыт количественного изучения бентонектона и планктон лиманов рек УССР. 2-я экол. конфер. 1950., Тезисы докладов, ч. 3, Киев.
- Марковский Ю. М. 1953а. Гидрологические особенности Днепровско-Бугского лимана, как условия существования населяющих его животных. Тр. Инст. гидробиол. АН УССР, № 29.
- Марковский Ю. М. 1953б. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины. I. Водоемы дельты Днестра и Днестровский лиман. Изд. Акад. наук УССР.
- Марковский Ю. М. 1954а. Результаты работы института гидробиологии АН УССР по переселению некоторых кормовых беспозвоночных. Тр. Совещ. по пробл. акклиматиз. рыб и кормовых беспозвоночных.
- Марковский Ю. М. 1954б. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины. II. Днепровско-Бугский лиман. Изд. Акад. наук УССР.
- Марковский Ю. М. 1955. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины. III. Водоемы Килийской дельты Дуная. Изд. Акад. наук УССР.
- (Марковский Ю. М., А. М. Прошениченко) Марковский Ю. М., О. М. Прошениченко. 1927. Зоопланктон Південного Бугу. Зб. праць Дніпровск. біол. ст., т. IV, в. 4.
- Марти В. Ю. 1941. Новое об акклиматизации кефалей в Каспийском море. Природа, № 3.
- Мартинов А. В. 1919. О высших ракообразных окрестностей Ростова н/Д. Проток. засед. общ. естествоисп. Донск. унив., т. I, в. 3.
- Мартинов А. В. 1924а. К познанию реликтовых ракообразных бассейна Нижнего Дона, их этологии и распространения. Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук, XXV.

- Мартынов А. В. 1924б. О некоторых интересных формах Malacostraca из пресных вод Европейской России, ч. I. Русск. гидробиол. журн. III, № 8—10.
- Мартынов А. В. 1925а. Gammaridae Нижнего Днепра. Тр. Всеукр. гос. черн.-аз. н.-пром. оп. ст., в. 1.
- Мартынов А. В. 1925б. Malacostraca, собранные Д. Тарноградским в Сев. Персии и на Кавказе в 1921—23 гг. Работы Сев.-Кавк. гидробиол. ст., т. I, в. 1.
- (Мартынов А. В.) Martynow A. 1931. Zur Kenntniss der Amphipoden der Krim. Zool. Jahrb., Abt. System., Bd. 60, H. 5/6.
- Мартынов А. В. 1932. К познанию пресноводной фауны черноморского побережья Кавказа, ч. I. Тр. Зоолог. инст. Акад. наук, т. I, в. 1.
- Медведева Н. Б. 1925. О влиянии солей на выживаемость *Corophium curvispinum*. Работы. Волжск. биол. ст., т. VIII, № 1—3.
- Мейснер В. И. 1908. Микроскопические представители водной фауны Аральского моря. . . Научн. результаты Аральской экспед., в. VIII.
- Мельников Г. Б. 1955. Гидробиологический режим Днепровского водохранилища после его восстановления. Вестн. Н.-и. инст. гидробиол. Днепропетр. гос. ун-в., т. XI.
- Мельников Г. Б. и И. П. Лубянов. 1958. Формирование зоопланктона и донной фауны Симферопольского водохранилища в Крыму. Зоол. журн., т. XXXVII, в. 6.
- (Миддендорф А.) Middendorff A. T. 1847—1849. Beiträge zu einer Malakozologia Rossica. Mem. Acad. imp. Scien. St.-Peterb. VI ser., t. 6.
- (Миддендорф А.) Middendorff A. T. 1848. Grundriss für eine Geschichte der Malakozoographie Russlands. Bull. Soc. imp. Natur. Moscou, T. XXI, № 11.
- Мплашевич К. О. 1908. Моллюски, собранные во время экскурсии С. А. Зернова на р. Дунай. . . Изв. Акад. наук, № 12.
- Мплашевич К. О. 1913. Моллюски, собранные С. Зерновым у берегов Кавказа в 1910 г. Ежегодн. Зоол. муз. Акад. наук, XVIII.
- Мплашевич К. О. 1916. Моллюски Черного и Азовского морей. Фауна России и сопредельных стран. Моллюски русских морей, т. I. СПб.
- Мпославская Н. М. 1927а. Malacostraca лиманов и устьев рек сев.-зап. части Черного моря. Тр. Гос. ихтиол. опынт. ст., III, в. 2.
- Мпославская Н. М. 1927б. Предварит. сообщение о фаунистических исследованиях в устье р. Кальмиус. Тр. Харьк. товар. дослідн. прир., т. 50, в. 2.
- Мпославская Н. М. 1931. Дополнения к фауне Amphipoda Gammaroidea Черного моря. Тр. Карадаг. биол. ст., в. 4.
- Мпославская Н. М. 1939а. Бокоплавы Amphipoda Gammaroidea Черноморско-Азовского бассейна. Тр. Карадаг. биол. ст., в. 5.
- Мпославская Н. М. 1939б. К экологии черноморских Gammaroidea в связи с происхождением их фауны. Тр. Карадаг. биол. ст., в. 5.
- Мпославская Н. М. и В. Л. Паулин. 1931. Определительные таблицы по Amphipoda Gammaroidea Черноморско-Азовского бассейна. Тр. Карадаг. биол. ст., в. 4.
- Мирчик Г. Ф. 1933. Стратиграфия, синхронизация и распространение четвертичных отложений Европы. Тр. II междунар. конф. АИЧПЕ, в. 3.
- Мокневский О. Б. 1949. Фауна рыхлых грунтов литорали западных берегов Крыма. Тр. Инст. океанол. АН СССР, т. 4.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1937. Состав и распределение бентоса в Таганрогском заливе. Работы Доно-Кубанск. научн. рыбохоз. ст., в. 5.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1938. К изучению планктона Азовского моря. Тр. Ростовск. обл. биол. общ., в. 2.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1939а. О реликтовой фауне низовьев Дона. Тр. Ростовск. обл. биол. общ., в. 3.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1939б. О годовых изменениях в бентосе Таганрогского залива. Зоол. журн., т. XVIII, в. 6.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1940. Состав и распределение донной фауны в водоемах дельты Дона. Тр. Аз. ЧерНИРО, в. 12, ч. 2-я.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1946а. О каспийских ракообразных в реках север. побережья Азовского моря. Докл. Акад. наук СССР, т. LII, № 5.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1946б. К вопросу о происхождении каспийской фауны в Азовско-Черноморском бассейне. Зоол. журн., т. XXV, в. 5.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1947а. О систематическом положении *Corophium devium* (Wundsch). Докл. Акад. наук СССР, т. LVI, № 4.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1947б. К вопросу об увеличении кормовых ресурсов в пресных водоемах. Природа, № 12.

- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1948а. О корофиидном биоценозе в понто-каспийских реках. Докл. Акад. наук СССР, т. LX, № 3.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1948б. Распределение бентоса в дельте Днепра. Зоол. журн., т. XXVII, в. 5.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1948в. О сезонной динамике зообентоса в Таганрогском заливе. Сб. научн. трудов Ивановск. с.-х. инст.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1948 г. Материалы по гидробиологии Миусского лимана. Уч. зап. Ростовск. н/Д. унив., т. XII.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1949а. Жизненный цикл некоторых каспийских гаммарид. Докл. Акад. наук СССР, т. LXVI, № 5.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1949б. Бентос и кормовые запасы Дона в районе от Цимлянкой до Калача при существующих условиях и вероятное изменение их в связи с образованием водохранилищ. Рукопись.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1953а. Экология каспийской фауны в Азовско-Черноморском бассейне. Зоол. журн., т. XXXII, в. 2.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1953б. Влияние гидротехнической реконструкции Дона на биологию Азовского моря. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. V.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1954. Некоторые данные о выращивании молоди судака в нерестово-выростных хозяйствах на Дону. Вопр. ихтиол., в. 2.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1955. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 2.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1957а. Процесс распространения каспийской фауны в современную эпоху. Пробл. зоогеогр. суши, Львов.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1957б. О суточных вертикальных миграциях донных беспозвоночных в Дону и значении их в биостое рек. Тр. Пробл. и темат. совещ. Зоол. инст. АН СССР, в. VII.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1958. Обрастания «голландского» крабика. Природа, № 9.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1959а. Донная фауна дельт понтокаспийских рек. В печати.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1959б. К вопросу о темпах видообразования водной фауны. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., биол., т. LXIV, в. 4.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1959в. Первые этапы формирования бентоса Куйбышевского водохранилища (исследования 1956 г.). Тр. Инст. биол. водохрани., в. 1 (4).
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1959 г. Каталог фауны свободноживущих беспозвоночных Азовского моря. В печати.
- Мордухай - Болтовской Ф. D. 1960. О распространении в бассейне Волги *Paramysis (Metamysis) ullskyi Czern.* Бюлл. Инст. биол. водохр., № 6.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. и В. И. Митропольский. 1958. Опыт перевозки мизид и дальневосточных креветок для акклиматизации в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр., № 3.
- Москвитин А. И. 1947. Молого-Шекснинское межледниковое озеро. Тр. Инст. геолог. наук, в. 88, геолог. сер. (№ 26).
- Наумов Д. В. 1960. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. Определители по фауне СССР, изд. Зоол. инст. АН СССР, в. 70.
- Небольсин Т. К. 1959. Краб в Каспийском море. Природа, № 6.
- Невесский Е. Я. 1957. Последняя фаза истории Черного моря по данным исследований прибрежной зоны. Тез. докл. Всесоюз. совещ. по изуч. четверт. периода 16—27 V 1957.
- Неизвестнова - Жадина Е. С. 1937. Распределение и сезонная динамика биоценозов речного русла и методы их изучения. Изв. Акад. наук. СССР, сер. биол., № 4.
- Неизвестнова - Жадина Е. С. и С. М. Ляхов. 1941. Динамика донных биоценозов р. Оки в связи с динамикой гидрологических факторов. Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. VII, в. 1.
- Нейштадт М. И. 1952. О подразделении позднечетвертичной эпохи в СССР и Европе. Матер. по четверт. периоду СССР, в. 3.
- Никольский Г. В. 1943. К истории ихтиофауны бассейна Белого моря. Зоол. журн., т. XXII, в. 1.
- Новский В. А. 1959. Находка *Dreissena polymorpha* в четвертичных слоях Рыбинского района Ярославской обл. В печати.
- Овчинников И. Ф. 1933. Современное распространение *Dreissena polymorpha* в БССР. Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. I, в. 3—4.

- О к у л А. В. 1940. Питание и пища планктоноядных рыб Азовского моря. Тр. АзЧерНИРО, в. 12, ч. 2-я.
- О к у л А. В. 1941. Материалы по продуктивности планктона Азовского моря. Зоол. журн., т. XX, в. 2.
- О л и в а р и Г. А. 1953. Донное животное население Нижнего Днепра. Тр. Инст. гидробиол. Акад. наук УССР, № 31.
- О л и в а р и Г. А. 1958а. Бентос нижнего течения Днепра. Автореф. дисс. Днепропетровск. гос. ун-в.
- (О л и в а р и Г. А.) О л і в а р і Г. А. 1958б. Бентос дельты Дніпра. Тр. Инст. гідробіол. Акад. наук УССР, № 34.
- О л и ф а н В. 1940. Влияние солености на ранние стадии развития азовского леща, судака и волжской сельди. Зоол. журн., т. XIX, в. 1.
- О с а д ч и х В. Ф. 1956. Исследования по биологии северо-каспийских мизид. Аннотации к работам, выполненным ВНИРО, в. 1.
- О с а д ч и х В. Ф. 1957. Жизненный цикл бокоплава гмелина (*Gmelina costata*). Тр. Касп. н.-и. инст. морск. рыби. хоз. и океан., т. XIII.
- О с м а н о в С. О. 1940. Материалы к паразитофауне рыб Черного моря. Уч. зап. Пед. инст. им. Герцена, т. 30.
- О с т р о у м о в А. А. 1892. Отчет об участии в научной поездке по Азовскому морю на транспорте «Казбек» летом 1891 г. Зап. Акад. наук, т. 69, № 6, прилож.
- (О с т р о у м о в А. А.) O s t r o u m o f f A. 1893. Catalogue des Mollusques de la mer Noire et d'Azow, observés jusqu'à ce jour à l'état vivant. Zool. Anz., XVI Jahrg., № 422.
- О с т р о у м о в А. А. 1894. О драгировках лейтенанта Бухтеева в Азовском море. Зап. Акад. наук, т. 74.
- О с т р о у м о в А. А. 1896а. Научные результаты экспедиции «Атманая» I. Coelenterata. Изв. Акад. наук, т. IV, № 4.
- О с т р о у м о в А. А. 1896б. Научные результаты экспедиции «Атманая» II. Polychaeta. Изв. Акад. наук, т. V, № 2.
- О с т р о у м о в А. А. 1897а. Научные результаты экспедиции «Атманая» III. Рыбы Азовского моря. Изв. Акад. наук, т. VII, № 3.
- О с т р о у м о в А. А. 1897б. О гидробиологических исследованиях в устьях южно-русских рек в 1896 году. Изв. Акад. наук, т. VI, № 4.
- О с т р о у м о в А. А. 1898. Краткий отчет о гидробиологических исследованиях в 1897 г. Изв. Акад. наук, т. VIII, № 2.
- О с т р о у м о в А. А. 1899. Заметка о личинке *Hurania invalida* (Gr.). Ежегодн. Зоол. муз. Акад. наук, № 4.
- О с т р о у м о в А. А. 1902. Жизнь южно-русских морей. Изд. Казанск. ун-в.
- О с т р о у м о в А. А. 1903. «В. К. Совинский. Введение в изучение фауны Понто-каспийско-Аральского морского бассейна». Уч. зап. Казанск. ун-в., год 70-й, кн. 5—6, критика и библиогр.
- О с т р о у м о в А. А. 1905. Поездка на Каспий. Тр. Общ. естеств. Казанск. ун-в., т. 39, в. 6.
- О с т р о у м о в А. А. и В. М. О г у р ц о в. 1954. О двух формах стерляди. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., биол., т. LIX.
- П а л л а с П. С. 1770—1773. Путешествие по разным провинциям Российской империи, ч. I, II, III. СПб.
- (П а л л а с П. С.) P a l l a s P. 1805. Voyages entrepris dans les gouvernemens méridionaux de l'Empire de Russie, т. I.
- (П а л л а с П. С.) P a l l a s P. 1831. Zoographia Rosso-Asiatica sistens omnium animalium in extenso imperio rossico... v. III. Petropoli.
- (П а л ь ч и к о в а - О с т р о у м о в а М.) P a l t s c h i k o w a - O s t r o u m o w a M. 1925. *Moerisia inkermanica* n. sp. Zool. Anz., Bd. 62, № 11/12.
- П а р а м о н о в А. А. 1929. Свободные нематоды Кинбурнской косы и сопредельных вод. Тр. Гос. ихтиол. ст., т. IV, в. 1.
- П а у л и В. Л. 1927. К истории фауны Азовского моря. Тр. II съезда зоол., анат., гистол. в 1925 г.
- (П а у л и В. Л.) P a u l i W. 1928. Brackwasser- und Meeresmollusken aus der Mündung des Südlichen Bug. Тр. Физ.-мат. відділу Всеукр. акад. наук, т. 10, в. 3.
- П а у л и В. Л. 1938. Определитель мизид Черноморско-Азовского бассейна. Тр. АзЧерНИРО, в. 11.
- П е н г о Н. 1879а. О *Bythotrephes* Азовского моря и о видовых признаках этого рода вообще. Тр. Общ. испыт. прир. Харьков. ун-в., т. XIII.
- П е н г о Н. 1879б. О новом ракообразном из сем. *Polyphemidae*. Тр. Общ. испыт. прир. Харьков. ун-в., т. XIII.

- Пидгайко М. Л. 1955. Зоопланктон Придунайских водоемов. Изд. Акад. наук УССР.
- Пирожников П. Л. 1937. К вопросу о происхождении северных элементов в фауне Каспия. Докл. Акад. наук СССР, т. XV, № 8.
- Пирожников П. Л. 1955. К вопросу обогащения кормовой фауны озер и водохранилищ. Зоол. журн., т. XXXIV, в. 2.
- Пицык Г. К. и А. Н. Новожилова. 1951. О динамике зоопланктона Азовского моря. Тр. АзЧерНИРО, в. 15.
- Подлесный А. В. 1941. Географическое распространение белорыбицы и ее происхождение в басс. Каспия. Зоол. журн., т. XX, в. 3.
- Полянский Ю. И. 1958. Зоогеографическая характеристика паразитофауны морских рыб СССР. Сб. «Основные проблемы паразитологии рыб», изд. ЛГУ.
- Попов Г. И. 1955. История Манычского пролива в связи со стратиграфией черноморских и каспийских четвертичных отложений. Бюлл. МОИП, геол., т. XXX (2).
- Попов Г. И. 1957. Сравнительная стратиграфия четвертичных отложений Манычского пролива, Каспия и Эвксина. Тр. Комисс. по изуч. четверт. периода, XIII.
- Православлев П. 1930. Террасы балочных систем и флювиогляциальные образования южной части Ергеней. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., т. 60, в. 1.
- Прокудина Л. А. 1952. Каталог фауны и флоры Черного моря района Карадагской биологической станции. Тр. Карадаг. биол. ст., в. 12.
- Протасов А. А. 1951. Применение понтогаммаруса в рыбоводстве. Рыбн. хозяйство, № 10.
- Пузанов И. И. 1940. Материалы к познанию фауны и рыбного промысла оз. Палеостом. Тр. Научн. рыбохоз. и биол. ст. Грузии, т. III.
- Пчелина З. М. 1940. Личинки и мальки рыб в районе Новороссийской бухты. Работы Новорос. биол. ст., т. II, в. 3.
- Райкова Е. В. 1957. *Polypodium hydriforme* и его энтомологическое значение. Научно-техн. бюлл. ВНИОРХ, № 5.
- Расс Т. С. 1939. Заметка о рыбах, собранных в заливах Мертвый Култук и Кайдак. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., биол., т. XLVIII, в. 2—3.
- Расс Т. С. 1949. Ихтиофауна Черного моря и ее использование. Тр. Инст. океанол. Акад. наук СССР, т. IV.
- Расс Т. С. 1951. Ихтиофауна Каспийского моря и некоторые вопросы ее истории. Тр. Инст. океанол. Акад. наук СССР, т. VI.
- Резвой П. Д. 1936. Пресноводные губки. Фауна СССР, губки, т. II, в. 2, М.—Л.
- Резвой П. Д. 1937. Губки. Животный мир СССР, I.
- Резниченко О. Г. 1957. Экология и кормовое значение *Pontogammarus maoticus* (Sow.) Азовского моря. Зоол. журн., т. XXXVI, в. 9.
- Резниченко О. Г. 1959. К экологии и морфологии мизид рода *Hemimysis*. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., т. IX.
- Решения совещания по проблеме акклиматизации рыб и беспозвоночных. 1954. М.
- Решетникова А. В. 1955. К изучению паразитофауны рыб Черного моря. Тр. Карадаг. биол. ст., XIII.
- (Розен О.) Rosen O. 1911. Die Mollusken Ciskaukasiens und speciell des Kubangebietes. Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук, т. XVI.
- Розен О. В. 1925. К фауне моллюсков Азовского моря и специально Миусского лимана. Изв. Донск. политехн. инст., т. IX.
- Ролл Я. В., Я. Я. Цееб, К. К. Зеров, К. С. Владимирова, А. И. Денисова, Г. А. Оливари. 1959. Каховское водохранилище в первый год его становления. Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод.
- Романова Н. Н. 1956а. Многолетние изменения биомассы высших ракообразных Северного Каспия. Докл. Акад. наук СССР, т. 109, № 2.
- Романова Н. Н. 1956б. Распределение Amphipoda и Cumacea Северного Каспия в зависимости от солености и характера грунта. Авторефер. дисс. Инст. океанол. Акад. наук СССР.
- Романова Н. Н. 1959. Выживание некоторых Amphipoda Северного Каспия при разных соленостях. Тр. ВНИРО, т. XXXVIII.
- Рылов В. М. 1921. К вопросу о ледниковых реликтах в пресноводной фауне. Изв. Росс. гидрол. инст., № 1—3.
- Рылов В. М. 1922. К вопросу о происхождении гидроида *Cordylophora lacustris* Allm. Докл. Акад. наук, А (стр. 24—27).
- Рылов В. М. 1930. Пресноводные Calanoida СССР. Определит. организмов пресных вод СССР, в. 1, М.—Л.
- Рылов В. М. 1940. Ветвистоусые раки. Свободноживущие веслоногие ракообразные. Жизнь пресных вод СССР, т. I, М.—Л.

- С а б а п е е в В. 1880. Список сухопутных и пресноводных слизняков, водящихся в Ярославской губернии. Тр. Общ. для иссл. Ярославск. губ. в естеств.-истор. отнош., в. 1.
- С а б а н с е в П. П. 1932. Про знаходження *Calanipeda aquae-dulcis* Krit. в невеликому ставку Київщини. Зб. праць Дніпр. биол. ст., № 6.
- С а д о в с к и й А. А. 1934. К вопросу о промежуточном положении черноморских моллюсков между формами атлантическими и средиземноморскими. Тр. Зоол. сект. Закавказск. фил. Акад. наук СССР, т. I.
- С а е н к о в а А. К. 1956. Новое в фауне Каспийского моря. Зоол. журн., т. XXXV, в. 5.
- С а л ь н и к о в Н. И. и С. М. М а л ь т с к и й. 1934. К систематике белуги Азовско-Черноморского бассейна. Тр. Научн. рыбохоз. и биол. ст. Грузии, т. I, в. 1.
- С а м о й л е н к о В. 1947. Ближайшее будущее Азовского моря. Тр. Гос. океаногр. института, в. 3. (15).
- С а м о й л о в Н. В. 1952. Устья рек. Географиздат, Москва.
- С а м о х и н А. Ф. 1929. Гидрологическая загадка Маньчей. Тр. II Всесоюзн. гидр. съезда, ч. II.
- С в а р ч е в с к и й Б. 1905. Материалы фауны губок Черного моря. Зап. Киевск. общ. естеств., т. XX, в. 1.
- С в е т о в и д о в А. Н. 1941. О происхождении *Clupeonella abrau* в связи с условиями развития фауны сельдевых в Каспийском и Черноморско-Азовском бассейнах. Докл. Акад. наук СССР, т. XXXI, в. 8.
- С в е т о в и д о в А. Н. 1943. О каспийских и черноморских сельдевых из рода *Sardinops* и *Clupeonella* и об условиях их формообразования. Зоол. журн., т. XXII, в. 4.
- С в е т о в и д о в А. Н. 1948. О некоторых сходных особенностях фауны рыб Каспийского и Черного морей и северных частей Тихого и Атлантического океанов. Докл. Акад. наук СССР, т. 62, № 5.
- С в е т о в и д о в А. Н. 1952. Сельдевые. Фауна СССР, Рыбы, т. II, в. 1. М.—Л.
- С в е т о в и д о в А. Н. 1957. О причинах различия в росте каспийских и черноморско-азовских сельдевых. Зоол. журн., т. XXXVI, в. 11.
- (С в и р е н к о Д.) С в і р е н к о Д. 1937. Порожиста частина р. Дніпра та її зміни, викликані побудуванням греблі Дніпрелестану. Вісн. Дніпропетр. гідробіол. ст., т. II.
- С е н т - И л е р К. К. 1925. Фауна водоемов Воронежской губ. по обследованиям 1922—25 гг. Тр. Воронежск. гос. унив., т. II.
- С е н т - И л е р К. К. 1927. Медуза, найденная в р. Дон. Тр. Н.-и. инст. при Воронежск. унив., № 1.
- С е н т - И л е р К. К. 1929. Экспедиция на Дон летом 1928 года. Тр. Н.-и. инст. при Воронежск. унив., № 3.
- С е н т - И л е р К. К. и В. И. Б у х а л о в а 1937. К изучению фауны Верхнего Дона. Тр. Воронежск. гос. унив., т. IX, в. 2.
- С е р о в Н. П. 1956. Рыбы озера Челкар. Сб. работ по ихтиол. и гидробиол. Акад. наук Казахск. ССР, в. 1.
- С п д о р о в С. 1929. Моллюски Арала и его ближайших окрестностей. Русск. Гидробиол. журн., т. VIII, № 1.
- С к о р и к о в А. С. 1903. Современное распространение *Dreissena polymorpha* в России. Тр. Саратовск. общ. естествоисп., т. III, в. 2.
- С к о р и к о в А. С. 1904. К истории фауны оз. Абрау. Ежегодн. Зоол. муз. Акад. наук, т. IX.
- (С л а с т е н е н к о Е. П.) S l a s t e n e n k o E. 1936. Revue de la faune ichthyologique de la mer Noire. Ann. Scient. Univ. de Jassy, XXII, f. 1—4.
- С л а с т е н е н к о Е. П. 1938а. Каталог рыб Черного и Азовского морей. Тр. Новорос. биол. ст., т. II, в. 2.
- С л а с т е н е н к о Е. П. 1938б. Рыбы Мраморного моря. Тр. Новорос. биол. ст. II, в. 2.
- (С л а с т е н е н к о Е. П.) S l a s t e n e n k o E. 1939. Les poissons de la mer Noire et de la mer d'Azov. Ann. Scient. Univ. Jassy, XXV, f. 1.
- (С м и р н о в С. С.) S m i r n o v S. 1933. Notiz über *Limnocletodes behningi* Borutzky. Zool. Anz., Bd. 102, N. 5/6.
- С о в и н с к и й В. К. 1894. Ракообразные Азовского моря. Зап. Киевск. общ. естеств., т. XIII, в. 2.
- С о в и н с к и й В. К. 1898а. Научные результаты экспедиции «Атманая». Crustacea Malacostraca Азовского моря. Изв. Акад. наук, т. VIII, № 5.
- С о в и н с к и й В. К. 1898б. Современное положение вопроса о родстве фаун морей Понто-Каспийско-Аральского бассейна. Дневн. X съезда русск. естествоисп. и врачей, № 10.



- С о в и н с к и й В. К. 1904. Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна, рассматриваемой с точки зрения самостоятельной зоогеографической провинции. Зап. Киевск. общ. естествоисп., т. XVIII.
- С о к о л о в Н. 1895. О происхождении лиманов Южной России. Тр. Геол. комитета, т. X, № 4.
- (С о к о л о в Н.) S o k o l o w N. 1902. Der Mius-liman und die Entstehungszeit der Limane Süd-Russlands. Зап. СПб. Минерал. общ., сер. 2, ч. 40, в. 1.
- С о к о л о в а Н. Ю. 1952. Питание осетровых рыб в Северном Каспии после вселения *Nereis succinea*. Сб. «Акклиматизация нереис в Каспийском море», изд. МОИП.
- С о к о л о в а Н. Ю. 1959. Новые материалы по бентосу Учтинского водохранилища (по исследованиям 1950—51 гг.). Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. IX.
- С о л д а т о в В. К. 1938. Промысловая ихтиология, ч. 2. Пищепромиздат.
- С п а с с к и й Н. Н. 1945. Нахождение в водах Северного Каспия кольчатого червя *Nereis succinea*. Зоол. журн., т. XXIV, в. 1.
- С п а с с к и й Н. Н. 1948. Изменчивость *Dreissena polymorpha* в Северном Каспии и кормовое значение ее вариететов для воблы. Тр. Волго-Касп. н. рыбохоз. ст., т. X.
- С т а р к И. Н. 1955а. Изменения в бентосе Азовского моря в условиях меняющегося режима. Тр. ВНИРО, т. XXXI.
- С т а р к И. Н. 1955б. Некоторые данные по биологии корбуломи и других моллюсков. Тр. АзЧерНИРО, в. 16.
- С т а р о с т и н И. В. 1948. Материалы по гидробиологии реликтовых озер Узбоя. Изв. Туркмен. фил. АН СССР, № 1.
- С т а р о с т и н И. В., Е. И. Е г о р о в а. 1951. О рыбах пресноводных озер Узбоя. Тр. Мургабской гидробиол. ст., в. 1.
- С т о я н о в С. 1952. *Leuciscus borysthenicus* Kessler от системата на р. Марица. Труды на морск. биол. станция в гр. Сталин, 17.
- С т р а х о в Н. М. 1930. Последние страницы геологической истории Черного моря. Природа, № 11—12.
- С т р а х о в Н. М. 1938. Историческая геология. Учпедгиз.
- С ы р о в а т с к и й И. Я. 1929. Рыболовство дельты р. Днепра. Тр. Гос. ихтиол. ст., т. IV, в. 2.
- Т а р а с о в Н. И. 1927. К гидробиологии Сиваша. Изв. Гос. гидр. инст., № 19.
- Т а р н а н и И. П. 1889. Программа исследований Азовского моря. Тр. СПб. общ. естествоисп., т. XX, в. 1.
- Т а р у с о в Б. 1925. О гидробиологических исследованиях 1923 года в NW части Черного моря. Тр. I Всерос. гидр. съезда в 1924 г.
- Т а у с с о н А. О. 1936. Фауна полоев р. Маныча и значение их как кормовой базы для питания мальков рыб. Уч. зап. Пермск. гос. унив., т. II, в. 3.
- Т и х и й М. И. 1916. Планктонный гидростом Каспийского моря. Тр. Петрогр. общ. естествоисп., т. 47, в. 1, № 4.
- Т и х и й М. И. 1954. Результаты акклиматизации рыб во внутренних водоемах СССР. Тр. Совещ. по пробл. акклиматизации.
- Т р е т ь я к о в Д. 1908. *Mesomysis volgensis* nov sp. (из материалов экскурсии 1905 г. по Волге). Тр. СПб. общ. естествоисп., т. XXXVII, в. 2.
- Т р о и ц к и й С. К. 1939. О рыбах в бассейне реки Кубань. Природа, № 10.
- Т р о и ц к и й С. К. 1940. Новое в ихтиофауне р. Кубани. Природа, № 6.
- Т р о и ц к и й С. К. 1941. Центральные лиманы дельты Кубани и их рыбохозяйственная мелиорация. Работы Доно-Кубанск. рыбохоз. ст., в. 7.
- Т р у с о в К. Д. 1947. Биологические и экспериментальные основы мероприятий по восстановлению запасов аральского шипа. Тр. Лабор. основ рыб. водства, т. 1.
- Т ю т е н ь к о в С. К. 1959. Акклиматизация каспийских мизид в Балхаше. Тр. Совещ. по биол. основам рыб. хозяйства, Томск. гос. унив.
- У л ь я н и н В. 1872. Материалы для фауны Черного моря. Изв. Моск. общ. любит. естествозн., т. IX, в. 1.
- Ф а д е е в Н. Н. 1926. Реликтовое озеро Абрау и его обитатели. Работы Сев.-Кавк. гидробиол. ст., т. I, в. 2.
- Ф а д е е в Н. Н. 1929а. Морские элементы в фауне бассейна р. Северный Донец. Русск. гидробиол. журн., т. II, в. 11—12.
- Ф а д е е в Н. Н. 1929б. Каталог водных животных, найденных в бассейне Дона. Тр. Харківськ. товар. дослїдн. прир., т. 52.
- Ф а д е е в Н. Н. 1930. Отчет о работах Донецкой научной экспедиции. Тр. Донецк. наук. экспед., в. 1.

- Фейгина З. С. 1950. Проникновение дрейссены в водную систему канала им. Москвы и способы борьбы с ней. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., т. II.
- Филиппьев И. Н. 1917. Новая свободная нематода Каспийского моря. *Chromadogissa* gen. nov. Русск. зоол. журн., т. II, в. 1—2.
- Филиппьев И. Н. 1918, 1921. Свободноживущие морские нематоды окрестностей Севастополя. Тр. Особой Зоол. лабор. и Севастоп. биол. ст. Акад. наук, сер. II, № 4, в. 1, 2.
- Филиппьев И. Н. 1922а. Новые данные о свободных нематодах Черного моря. Тр. Ставроп. сел.-хоз. инст., т. I, Зоология, № 16.
- Филиппьев И. Н. 1922б. О свободных нематодах Азовского моря. Тр. Ставроп. сел.-хоз. инст., т. I, Зоология, № 17.
- (Филиппьев И. Н.) Filipjev I. N. 1925. Les Nematodes libres des mers septentrionales, appartenant à la famille des Enoplidae. Arch. f. Naturgeschichte, 91 Jahrg., Abt. A. H. 6.
- Филиппьев И. Н. 1928. Свободные нематоды р. Оки. Работы Окской биол. ст., в. 5.
- Филиппьев И. Н. 1936. Свободноживущие круглые черви. Животный мир СССР, т. I, М.—Л.
- Харин Н. Н. 1939. Гидробиологический очерк осолоненных приазовских лиманов — жестерских и черноерковско-сладковских. Тр. Новочеркасск. зоо-вет. инст., в. 5.
- Харин Н. Н. 1951. Зообентос и зоопланктон Кубанских лиманов и их изменения при опреснении лиманов. Тр. АзЧерНИРО, в. 15.
- Хусаинова Н. З. 1955. К акклиматизации кормовых (для рыб) беспозвоночных в Балхаше. Уч. зап. Казахск. гос. унив., т. XVII.
- Хусаинова Н. З. 1957. Биологические особенности некоторых массовых донных кормовых беспозвоночных Аральского моря. Автореф. дисс. Моск. гос. унив.
- Хусаинова Н. З. 1959. Генезис донной фауны Аральского моря. Сб. раб. по ихтиол. и гидробиол., в. II, Акад. наук Казахск. ССР.
- Цалкин В. И. 1938. Морфологическая характеристика, систематическое положение и зоогеографическое значение морской свиньи Азовского и Черного морей. Зоол. журн., т. XVII, в. 4.
- Цветков Л. 1957. Зообентос на Белославского озера. Българ. акад. наук, Изв. Зоол. инст., кн. VI.
- Цветков Л. 1958. Исследования върху микробентоса на Черноморские езера. Изв. Зоол. инст., кн. VII.
- Цееб Я. Я. 1937. К методике количественного учета микрофауны пелогена в связи с ее применением на соленых озерах Крыма. Зоол. журн., т. XVI, в. 3.
- Цееб Я. Я. 1958. Состав и количественное развитие фауны микробентоса низовьев Днепра и водоемов Крыма. Зоол. журн., т. XXXVII, в. 1.
- (Цееб Я. Я., Г. А. Оливари). Цееб Я. Я., Г. А. Оливари. 1958а. Вселения кормовых безхребетных в Каховське водоймище. Допов. Акад. наук УРСР, № 3.
- Цееб Я. Я., Г. А. Оливари. 1958б. Опыт перевозки кормовых беспозвоночных для интродукции. Природа, № 6.
- Чаликов Б. Г. 1944. Новый вид осетровых *Acipenser primigenius*. Зоол. журн., т. XXIII, в. 3.
- Чебыкин А. 1929. Режим устьевой части Дона и устройство глубоководной пролези в южной части бара Дона Тр. II Всесоюзн. гидрол. съезда, ч. II.
- Чекункова В. И. 1959. Влияние некоторых ионов солей морской воды на выживание каспийских беспозвоночных. Информ. сб. ВНИРО, № 5, биол. работы.
- Чернявский В. 1868. Материалы для сравнительной зоографии Понта. Тр. I съезда русск. естествоисп. и врачей, отд. зоол.
- Чернявский В. 1879. Отчет о поездке к Черному морю и к озеру Абрау на Кавказе. Тр. Харьковск. общ. испыт. прир., XIII.
- Чернявский В. 1880. Прибрежные губки Черного и Каспийского морей. Бюл. Моск. общ. испыт. прир., т. 53.
- Чернявский В. 1882—1883. Монография мизид, преимущественно Российской империи. СПб.
- Чернявский В. 1884. Прибрежные десятиногие ракообразные Понта. Харьков.
- Чугунов Н. Л. 1921. К изучению планктона сев. части Каспийского моря. Работы Волжск. биол. ст., VI, № 3.
- Чугунов Н. Л. 1923. Опыт количественного исследования продуктивности донной фауны в Сев. Каспии. Тр. Астрахан. ихтиол. лабор., т. V, в. 1.
- Чугунов Н. Л. 1926. Предварительные исследования продуктивности Азовского моря. Тр. Аз.-Черн. н.-промысл. экспед. в. 1.

- Шарлемань Н. 1922. Заметка о некоторых ракообразных Днепра. Русск. Гидро-биол. журн., т. I, №№ 1—12.
- Шевченко Т. Г. 1949. О движении дрейссены. Природа, № 9.
- Шимкевич В. М. 1886. К распространению рода *Astacus*. Изв. Моск. общ. любит. естествозн. и этнографии.
- Шишковъ Г. 1939. Рибната фауна на нашитѣ рѣки от Егейския бассейнь. Рибарски прегледъ. Гос. IX, кн. 4.
- Шкорбатов Ю. Л. 1950. Влияние условий среды на физиологические особенности близких видов пресноводных моллюсков. Докл. Акад. наук. т. LXX, № 6.
- Шорыгин А. А. 1928. Иголкожие Баренцова моря. Тр. Морск. пловуч. научн. инст., т. III, в. 4.
- Шорыгин А. А. 1945. Изменения количества и состава бентоса Северного Каспия в 1935—40 гг. Зоол. журн., т. XXIV, в. 3.
- Шорыгин А. А. и А. Ф. Карпевич. 1948. Новые вселенцы Каспийского моря и их значение в биологии этого водоема. Мип. рыбн. пром. западн. район. СССР.
- Штегман Б. К. 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. Фауна СССР, Птицы, т. I, в. 2.
- Шульман С. С. 1954. Обзор фауны паразитов осетровых рыб СССР. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., т. LXXII, в. 4.
- Шульман С. С. 1958. Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб Советского Союза. Сб. «Основные проблемы паразитологии рыб», изд. ЛГУ.
- Эберзин А. Г. 1940. Средний и верхний плиоцен Черноморской области. Стратиграф. СССР, т. XII, Неоген.
- (Эйхвальд Э.) Eichwald E. 1829. Zoologia specialis quam expositis animalibus tum vivis, tum fossilibus. . . Vilnae.
- (Эйхвальд Э.) Eichwald E. 1830. Naturhistorische Skizze von Lithauen, Volhynien und Podolien. Wilna.
- (Эйхвальд Э.) Eichwald E. 1841. Fauna Caspio-Caucasica. Nouveaux mém. Soc. imper. Natural. de Moscou, t. VII.
- (Эйхвальд Э.) Eichwald E. 1855. Zur Naturgeschichte des Kaspischen Meeres. Nouv. Mem. Soc. imper. Natur. Moscou, t. X.
- Яблонская Е. А. 1955. Возможные изменения кормовой базы рыб Азовского моря при регулировании стока рек. Тр. ВНИРО, т. XXXI.
- Яблонская Е. А. 1958. Распространение донных биоценозов и биомассы бентоса Аральского моря. Аннотации к работам, выполненным ВНИРО в 1956 г., сб. 3.
- Яковлев С. А. 1928. О связи между бассейном Балтики и верховьями Волги в позднеледниковое время. Природа, № 1.
- Яковлев С. А. 1950. Терминология подразделений четвертичной системы. Природа, № 10.
- Яковлев С. А. 1956. Основы геологии четвертичных отложений русской равнины (стратиграфия). Геолтехиздат.
- (Якубова Л. и Е. Мальм) Jacobowa L. und E. Malm. 1931. Die Beziehungen einiger Benthos-Formen des Schwarzen Meeres zum Medium. Biolog. Zentralblatt, Bd. 51, H. 3.
- Якубова Л. и В. Штоль. 1909. Polyclada Севастопольской бухты. Зап. Акад. наук, т. VIII, сер. 24.
- Янковская А. И. 1941. Изучение интенсивности дыхания некоторых волжских амфипод. Рефер. работ учрежд. Отд. биол. наук АН СССР за 1940 г.
- Ярошенко М. Ф. 1948. Oligochaeta Днепробугского лимана (предварит. сообщение). Научн. запис. Молдавск. н.-и. базы Акад. наук СССР, т. I.
- Ярошенко М. Ф. 1950. Генезис и развитие Днестровской поймы. Науч. зап. Молдавск. фил. Акад. наук СССР, т. III.
- Ярошенко М. Ф. 1957. Гидрофауна Днестра. Изд. Молдавск. филиала Акад. наук СССР.
- Antipa Gr. 1941. Marea Neăgra. Acad. Romana Publ. Fond. Vas. Ad., T. X, № LV. București.
- Ах Р. 1959. Ökologie und Tiergeographie der Turbellarienfauna in den ponto-kaspischen Brackwassermereen. Zool. Jahrb., Abt. Syst., Ökol., Geogr., Bd. 87, H. 1/2.
- Вассо М. 1933. Contributions à l'étude des Mysidés de la mer Noire ainsi que des limans et des lacs. . . Ann. Scient. Univ. Jassy, XIX, f. 1—4.
- Вассо М. 1934/35. Metamysis strauschi, Katamysis warpachowskyi, Paramysis helleri, mysidacés nouveaux pour la faune de la Roumaine. Ann. Scient. Univ. Jassy, XXI.
- Вассо М. 1937. Hemimysis lamornae sbsp. reducta, n. sbsp. et Hemimysis anomala dans les eaux roumaines de la mer Noire. Ann. Scient. Univ. Jassy, XXIII, f. 1.

- Băcesco M. 1938. *Hemimysis serrata* n. sp., un mysidacé nouveau, trouvé dans la mer Noire. Ann. Scient. Univ. Jassy, XXIV, f. 2.
- Băcesco M. 1940. Les mysidacés des eaux roumaines. Ann. Scient. Univ. Jassy, XXVI, f. 2.
- Băcesco M. 1948a. Quelques observations sur la faune benthonique du défilé roumain du Danube. . . Ann. Scient. Univ. Jassy, XXXI.
- Băcesco M. 1948b. Myside (*Racusori* evoluti) pontocaspice în apele Anatoliei Sub-Vestice. Revista Stiint. «V. Adamachi», an. XXXIV, № 4.
- Băcesco M. 1949. Faune survivante de type marin dans les gouffres du Danube à Cazane et aux Porte de Fer (Roumanie). XIIIe Congrès internat. de Zoologie. Comptes rendus, 9 sect.
- Băcesco M. 1951. Cumacea. Fauna republicii populare Romîne. Crustacea, v. IV, f. 1.
- Băcesco M. 1955. Mysidacea. Fauna Republicii Populare Romîne. Crustacea, v. IV, f. 3.
- Băcesco M. et H. Dumitresco. 1958. Les lagunes en formation aux embouchures du Danube et leur importance pour les poissons migrateurs. Verh. Intern. Ver. Limnol., XIII.
- Băcesco M., Dumitresco, V. Manea, F. Por, R. Mayer. 1957. Les sables à *Corbulomya* (*Aloidis*) *maeotica* Mil.-base trophique de premier ordre pour les poissons la mer Noire. Trav. Museum hist. Natur. «Gr. Antipa», v. I.
- Rieber-Richter I. 1949. *Corophium curvispinum* und seine Bedeutung als Fischnährtier. Abhandl. aus d. Fischerei, lief. 2.
- Blegvad H. 1922. On the biology of some Danish Gammarids and Mysids. Report of Danish Biolog. Stat., XXXIII.
- Borcea J. 1924. Faune survivante de type caspien dans les limans d'eau douce de Roumaine. Ann. Scient. Univ. Jassy, XIII, f. 1, 2.
- Borcea J. 1926a. Quelques remarques sur les adacnides et principalement sur les adacnides des lacs Raselm. Ann. Scient. Univ. Jassy, XIII, f. 3, 4.
- Borcea I. 1926b. Observations sur la faune des lacs Raselm. Ann. Scient. Univ. Jassy, XIII, f. 3, 4.
- Borcea I. 1929. Maeotias inexpectata dans le liman de Raselm. Ann. Scient. Univ. Jassy, XV, f. 3, 4.
- Borcea I. 1933. Revision systematique et distribution géographique des Gobiidés de la mer Noire et partic. des eaux roumaines. Ann. Scient. Univ. Jassy, XIX, f. 1—4.
- Borcea I. 1936. Les clupeides de la region littorale roumaine de la mer Noire etc. Ann. Scient. Univ. Jassy, XXII.
- Boulinger C. 1912. On *Caspionema pallasi* Derzh., the Medusa recently discovered in the Caspian Sea. Zool. Anz., Bd. 40, № 2/3.
- Că ră u ș u S. 1937a. Etude sur le *Pontogammarus maeoticus* (Sow.) Ann. Scient. Univ. Jassy, XXIII, f. 1.
- Că ră u ș u S. 1937b. Trois gammarides de type caspien, nouveaux pour le basin azovo-pontique. Ann. Scient. Univ. Jassy, XXIII.
- Că ră u ș u S. 1943. Amphipodes de Roumanie. 1. Gammaridés de type Caspien. Institutul de cercetari piscicola al Romaniei.
- Că ră u ș u S., E. Dobrea n u, C. M a n o l a c h e. 1955. Amphipoda. Forme salmastre și de apa dulce. Fauna republicii populare Romîne. Crustacea, v. IV, f. 4.
- Caspers H. 1951. Quantitative Untersuchungen über die Bodentierwelt des Schwarzen Meeres im bulgarischen Küstenbereich. Arch. f. Hydrobiol., Bd. XLV, H. 1/2.
- Chapman R. N. 1931. Animal Ecology with especial reference to Insects. Mac Graw-Hill, N. Y.
- Codreanu R. 1949. Sur un nouveau triclade oculé du défilé du Danube: *Palaeodendrocoelum romanodanubialis*. Bull. Biolog d. l. France et d. l. Belgique, t. LXXXIII, Trim. 3, f. 3.
- Crawford G. 1937. A Review of the amphipod genus *Corophium* with Notes on the British Species. Journ. of Marine Biol. Associat., v. XXI, № 2.
- Credner R. 1887. Die Reliktenseen I. Petermann's Mitteilungen, Ergänzungsheft, № 86.
- Credner R. 1888. Die Reliktenseen. II. Petermann's Mitteilungen, Ergänzungsheft № 89.
- Cuén ot L. 1952. Phylogénèse du regne animal. Traité de Zoologie, P. Grassé, t. I.
- Dahl F. 1921. Grundlagen einer Ökologischen Tiergeographie. Iena.
- Delamare-Deboutville C. 1958. Synthèse de nos connaissances sur le benthos interstitiel et la faune des eaux souterraines littorales. XV-th Internat. Congress of Zoology, Sect. IV, p. 17.
- Dudich E. 1927. Neue Krebstiere in der Fauna Ungarns. Arch. balatonicum, I.

- D u d i c h E. 1941. Die im Gebiete der historischen Ungarn nachgewiesenen Amphipoden. *Fragm. Faun. Hungarica*, т. IV, f. 1.
- D u d i c h E. 1947. Die höheren Krebse (Malacostraca) der Mittel-Donau. *Fragmenta Faunistica Hungarica*, т. X.
- D u m i t r e s c u M., P. B a n a r e s c u, N. S t o i c a, 1957. *Romanichthys valsani-*  
*cola nov. gen. nov. sp. (Pisces, Percidae). Trav. du Museum l'hist. natur. «Gr. An-*  
*tipa», v. I.*
- E k m a n S. 1915. Vorschläge und Erörterungen zur Reliktenfragen in der Hyd-  
robiologie. *Arkiv f. Zoologi*, Bd. 9, № 17.
- E k m a n S. 1916. Systematische und tiergeographische Bemerkungen über einige gla-  
zial-marine Relikte des Kaspischen Meeres. *Zool. Anz.*, Bd. 47, № 9.
- E k m a n S. 1927. Die Methodik der Tiergeographie des Süßwassers. *Handb. d. biolog.*  
*Arbeitsmethod.*, Abt. IX, т. 2, H. 2.
- E k m a n S. 1953. *Zoogeography of the Sea*. Sidgw. and Jackson, London.
- E n t z B. 1943. Beitrag zur Kenntnis der Morphologie und Biologie des *Corophium cur-*  
*vispinum f. devium*. *Arbeit. Ungar. Biol. Forschungsinstit.*, Tihany,  
v. XV.
- E n t z B. 1949. Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Biologie des *Corophium*  
*curvispinum G. S. f. devium W.* in Ungarn. *Arch. f. Hydrobiol.*, Bd.  
XLII, H. 4.
- F i n a l resolution of the Symposium of the classification of brackishwater, Venezia, 1959.
- G a m s H. 1929. Die Geschichte der Ostsee. *Intern. Revue d. ges. Hydr. u. Hydrob.*,  
Bd. 22, H. 3/4.
- G e n o v e s c i S. 1956. Su due Misidacei dei laghi di Ganzirri e di Faro (Messina). *Bol-*  
*letino di Zool.*, v. XXIII, f. II.
- G i b i t z A. 1922. Verbreitung und Abstammung mariner Cladoceren. *Verhandl.*  
*Zool.-bot. Gesell. zu Wien*. Bd. LXXI, Hefte 1—10.
- G r o s s u A. 1956. Gastropoda Prosobranchia și Opisthobranchia. *Fauna rep. pop.*  
*Romîne. Mollusca*, v. III, f. 2.
- G r s c h e b i n N. 1910. Zur Embryologie von *Pterocuma pectinata*. *Zool. Anzeig.*,  
Bd. 35.
- H a d z i I. 1928. Knidarien des brackischen und des süßen Wassers. *Acad. Scien. Acts.*  
*Slaves Süd. Zagreb. Bull. Trav. Cl. Scien. math. nat.*, Svez. 22.
- H a n d C. and G. G w i l l i a m. 1951. New distributional records for two athecate  
hydroids, *Cordylophora lacustris* and *Candelabrum*. . . *Journ. Washingt. Acad.*  
*Scien.*, v. 41, № 6.
- H e s s e R. 1924. *Tiergeographie auf ökologischer Grundlage*. Berlin.
- H ö g b o m A. 1917. Über die arktischen Elemente in der aralokaspischen Fauna, ein  
tiergeographisches Problem. *Bull. Geol. Inst. Uppsala*, 14.
- H o l m q u i s t Ch. 1955. Die «Mysis relicta» aus dem Mittelmeergebiet . . . *Zool.*  
*Anz.*, Bd. 154, H. 11—12.
- H r a b é S. 1941. K posnání dunajských Oligochaet. *Práce Morav. Prirodoved. Spolecn.*,  
Svaz. XIII, spis. 12.
- H r a b é S. 1950. Oligochaeta Kaspiskeho jezera. *Práce Morav. Akad. Ved prirod.*,  
svaz. XXII, spis. 9.
- J a k u b i s i a k S. 1938a. Sur les harpacticoides des limans de la mer Noire. *Arch.*  
*Hydrobiol. i rybact.*, t. XX, № 3—4.
- J a k u b i s i a k S. 1938b. Les harpacticoides de la mer Noire (côtes roumaines). *Annal.*  
*Scientif. Univ. Jassy*, XXIV, f. 2.
- J a r o c k i I. et A. D e m i a n o w i c z. 1931. O występowaniu w rzece Wistie pon-  
tisko-kaspijskiego obunoga *Chaetogammarus tenellus* (G. Sars). *Bullet. internat.*  
*de l'Acad. polon. de Sciences et des lettres*, № 6, Cl. de Sc. math. et natur.
- J a e c k e l S. 1954. Zur Kenntnis der Meeres- und Brackwasser — mollusken von Varna  
(Bulgarien). *Hydrobiologia*, f. 1—2.
- K a r a m a n S. 1931. III Beitrag zur Kenntnis der Amphipoden Jugoslaviens, sowie  
einiger Arten aus Griechenland. *Prirodoslovne razprave*, Kn. 1.
- K a r a m a n S. 1953. Pontokaspische Amphipoden der Jugoslawischen Fauna. *Acta*  
*Musei Maced. Scient. Natur.*, T. I, № 2, Skopje.
- K e s s e l y a k A. 1938. Die Arten der Gattung *Iaera* Leach (Asellota). *Zool. Jahrbüch.*,  
Abt. System., Bd. 71, H. 3.
- K i n e O. 1956. Zur Ökologie der Hydroidpolypen des Nordostseekanals. *Zeit. Morph.*  
*und Ökol. d. Tiere*. Bd. 45, H. 3.
- K l i e W. 1937. Ostracoden und Harpacticoiden aus brackigen Gewässern an der bulgari-  
schen Küste des Schwarzen Meeres. *Bull. Inst. Hist. Natur.*, Sophia, X.
- K o s s w i g C. 1954. Beitrag zur Zoogeographie der Seen im Marmaragebiet. *Publicat.*  
*Inst. Recherches Hydrobiol.*, Univers. d'Istanbul. Ser. B, T. I, f. 4.

- K o s s w i g C. 1955. Beitrag zur historischen Zoogeographie der Süßwasserseen im Marmaragebiet. Verh. Int. Verein. Limnol., XII.
- K o s s w i g C. 1956. Beitrag zur Faunengeschichte des Mittelmeeres. Public. d. staz. Zoolog. di Napoli, v. 28.
- K o s s w i g C. und F. B a t t a l g i l. 1943. Beiträge zur türkischen Faunengeschichte. 1. Süßwasserfische. Comptes rendus ann. et archive d. l. Soc. Turque d. Scien. Phys. Nat., f. 8.
- K r a m p P. 1938. Die Meduse *Ostroumovia inkermanica* und die systematischen Stellung der Olindiiden. Zool. Anz., Bd. 122, № 3/4.
- L a n g K. 1948. Monographie der Harpacticiden, I, II. Lund.
- L i n d b e r g K. 1951. Notes sur quelques Halicyclops de la mer Caspienne. Meddelelser fra det Zool. Mus., Oslo, № 58.
- L i n d b e r g K. 1952. Deux cyclopidés nouveaux de l'USSR. Bull. d. la Soc. Zool. de France, T. LXXVII, N 1.
- M a r g a l e f f R. 1952. Materiales para la hidrobiologia de isla de Manorca. Publ. Inst. Biol. Aplicada. 11.
- M o o n H. P. 1934. A quantitative survey of the Balaton mudfauna. Arbeit d. ungar. biolog. Forschungsinst., Tihany., v. VII.
- M o t a ş C. et M. B ä c e s c o. 1938a. *Hypania invalida* et *Hypaniola kowalewskyi* en Roumaine. Ann. Scient. Univ. Jassy, XXIV, f. 2.
- M o t a ş C. et M. B ä c e s c o. 1938b. Sur quelques cumacés limniques et maricoles de Roumaine. Volume jubilaire «Grigore Antipa».
- N e u W. 1934. Der Zwerghering des Abuliond-Göl *Clupeonella muhlisi* n. sp. Int. Revue ges. Hydr. u. Hydr., Bd. 30, H. 5/6.
- N o r d m a n n N. 1840. Observations sur la faune pontique. Voyage dans la Russie méridionale, sous la direct. de m. de Demidoff, t. III.
- O d e b r e c h t W. 1957. Ausbreitung der Wander- oder Zebamuschel in Europa. Urania, Jahrg. 20, H. 1.
- P a s p a l e w G. 1934. Über das Vorkommen von *Thaumantias maeotica* Ostr. im Golf von Varna. Int. Revue d. ges. Hydr. u. Hydr., Bd. 31.
- P a s p a l e w G. 1936. *Thaumantias maeotica* Ostr.-*Pontia Ostroumovi* g. et sp. n. Zool. Anz., Bd. 115, № 11/12.
- P a s p a l e w G. 1937. *Odessia maeotica* n. sp. (Namenberichtigung). Zool. Anz., Bd. 118, № 3/4.
- P e l s e n e e r P. 1905. L'origine des animaux d'eau douce. Bullet. d. l. Classe des Sciences. Acad. royale de Belgique, № 12.
- P e s t a O. 1925. Carcinologische Mitteilungen. Wissensch. Forschungserg. aus d. Geb. d. unter. Donau. Arch. f. Hydrobiologie, XVI, H. 1.
- P e t e r s e n G. H. 1958. Distinction between *Cardium edule* L. and *C. lamarcki* Reeve. Nature, v. 181, № 4605.
- P e t i t G. et F. R u l l i e r. 1956. Encore *Mercierella enigmatica* dans les eaux saumâtres de Roussillon et du Languedoc. Vie et milieu, 7, № 1.
- P e t t i b o n e M. 1953. A new species of polychaete worm of the family Ampharetidae from Massachusetts. Journ. Washingt. Acad. Scien., v. 43, № 11.
- P i c a r d I. 1952. Nouvelle contribution à l'étude des Moerisiidae. Rec. trav. Stat. mar. Endoume, № 4.
- P o n y i E. 1956. Ökologische, ernährungsbiologische und systematische Untersuchungen an verschiedenen Gammarus-Arten. Arch. f. Hydrobiol., Bd. 52, H. 3.
- P o n y i E. 1958. Neuere systematische Untersuchungen an den ungarischen *Dicerogammarus*-Arten. Arch. f. Hydrobiol., Bd. 54, H. 4.
- P o r a E. 1938. Sur l'adaptation de l'*Atherina pontica* Eichw. aux changements de salinité. Ann. Scient. Univ. Jassy, XXIV, f. 1.
- P o r a E. et S. C ä r ä u ş u. 1939. Sur la resistance de l'amphipode *Pontogammarus maeoticus* de la mer Noire aux variations de salinité du milieu ambiant. Ann. Scient. Univ. Jassy, ser. natur., XXV, f. 1.
- R a t h k e H. 1837. Zur Morphologie. Reisebemerkungen aus Taurien. Riga u. Leipzig.
- R e d e k e H. 1933. Über den jetzigen Stand unserer Kenntnisse der Flora und Fauna des Brackwassers. Verhandl. Internat. Vereinig. Limnologie, Bd. VI.
- R e m a n e A. 1934. Die Brackwasserfauna. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch., 36, Zool. Anz., Supplaband. 7.
- R e m a n e A. 1956. Die Verbreitung der subterranean Meeresfauna. Proceed. XIV Intern. Congr. of Zoology. Copenhagen, 1953.
- R e m a n e A. 1958a. Die interstitielle Fauna des Meeressandes. XV Intern. Congr. of Zoology, Sect. IV, Paper 4.
- R e m a n e A. 1958b. Ökologie des Brackwassers. Die Binnengewässer, Bd. XXII, Die Biol. d. Brackwas., t. I.

- Roch F. 1924. Experimentale Untersuchungen an *Cordylophora caspia* (Pallas) über die Abhängigkeit ihrer geographischen Verbreitung . . . Ztschr. Morphol. Ökol. Tiere, Bd. 2.
- Rzóska I. 1949. *Cordylophora* from the Upper White Nile. — The Annals and Magaz. Nat. Hist., 12 ser., v. 2, № 19.
- Sars G. O. 1893. Crustacea caspia (Contributions to the knowledge of the carcinological Fauna of the Caspian Sea). Part 1. Mysidae. Melang7 biol., tirés du Bull. de l'Acad. de Sciences de St.-Petr., t. XIII, 1. 3.
- Sars G. O. 1894a. Crustacea Caspia. p. II. Cumacea. Mel. biol. Bull. Acad. Scien., St.-Petr., XIII.
- Sars G. O. 1894b. Crustacea Caspia. p. III. Amphipoda. Gammaridae. Bull. Acad. Scien. St.-Petr., v. I, № 4.
- Sars G. O. 1895a. Crustacea Caspia. p. III. Corophiidae. Bull. Acad. Scien. St.-Petr., v. III, № 3.
- Sars G. O. 1895b. Crustacea Caspia. Account of the Mysidae in the collections of Dr. Grimm. Bull. Acad. Scien. St.-Petr., v. III, № 5.
- Sars G. O. 1896. Crustacea Caspia. Amphipoda, Supplement. Bull. Acad. Scien. St.-Petr., v. IV, № 5.
- Sars G. O. 1897a. Pelagic Entomostraca of the Caspian Sea. Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук, т. II.
- Sars G. O. 1897b. On some additional Crustacea from the Caspian Sea. Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук, т. II.
- Sars G. O. 1902. On the Polyphemidae of the Caspian Sea. Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук, т. VII.
- Sars G. O. 1903. On the Crustacean Fauna of Central Asia. Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук, т. VIII.
- Sars G. O. 1907. Cumacea. Тр. Касп. эксп. 1904 г., т. I.
- Sars G. O. 1914. Mysidae. Тр. Касп. эксп. 1904 г., т. IV.
- Sars G. O. 1927. Notes on the crustacean Fauna of the Caspian Sea. Сб. в честь проф. Н. М. Книповича, М.
- Schäferna K. 1914. Über eine neue *Dikerogammarus*-Art. Bull. Intern. Acad. Scien. Bohème, I.
- Schellenberg A. 1942. Flohkrebse oder Amphipoda. Die Tierwelt Deutschlands u. angr. Meerest., T. 40, Crustacea, IV.
- Schellenberg A. 1944. Über das Vorkommen pontokaspischer Amphipoden im Süd- und Westbalkan, Zool. Anz., Bd. 144, № 9/10.
- Schellenberg A. 1951. Variabilität des Rückenkiels bei Gammariden als Beitrag zu seiner systematischen Bewertung. Zool. Anz., Bd. 146, H. 1—2.
- Schlesch H. 1931. Über die Verbreitung von *Dreissena polymorpha* im Norden. Folia Zoologica et Hydrobiologica, v. 11, № 1, Riga.
- Schlieper C. 1928. Die biologische Bedeutung der Salzkonzentration der Gewässer. Die Naturwissenschaften, H. 14.
- Schlieper C. 1932. Die Brackwassertiere und ihre Lebensbedingungen, vom physiologischen Standpunkt aus betrachtet. Verhandl. Intern. Vereinig. Limnologie, Bd. VI.
- Schlieper C. 1958. Physiologie des Brackwassers. Die Binnengewässer, Bd. XXII, Die Biol. d. Brackwass., T. II.
- Schultze P. 1923. *Cordylophora lacustris* Allm. Biologie d. Tiere Deutschlands, Lief. 1.
- Sebestyen O. 1934. Appearance and rapid increase of *Dreissena polymorpha* and *Corophium curvispinum* in lake Balaton. Arbeit d. Ungar. biolog. Forschungstit., Tihany, v. VII.
- Segerstråle S. 1937. Studien über die Bodentierwelt in südfinnländischen Küstengewässern. IV. Bestandesschwankungen beim *Corophium volutator*. Acta Societ. pro Fauna et Flora Fennica, 60.
- Segerstråle S. G. 1957. On the immigration of the glacial relicts of Northern Europe, with remarks on their prehistory. Soc. Scient. Fennica, Comment. Biol., XVI, 16.
- Seligo A. 1920. Das Leben im Weichselstrom. Mitteilung. d. Westpreus. Fischerei-Vereins, 32.
- Spandl H. 1924a. Studien über Süßwasseramphipoden. Sitzungsber. Akad. Wissensch. zu Wien, Abt. I, Bd. 133.
- Spandl H. 1924b. Hydrobiologisches aus Armenien. Verhandl. Intern. Verein. Limnol., I.
- Spandl H. 1925. Die Süßwasser-Mikrofauna. Wissensch. Forschungsergeb. aus d. Gebiete d. unter. Donau . . . Arch. Hydrobiol., XVI, H. 1.

- S p a n d l H. 1926. Beiträge zur Kenntnis der im Süßwasser Europas vorkommenden Mysidaceen. Intern. Revue ges. Hydr. und Hydrob., Bd. XV, H. 5/6.
- S t a n k o v i ě S. 1931. Die Fauna des Ohridsees und ihre Herkunft. Arch. Hydrobiol., Bd. XXIII, H. 4.
- S t e b b i n g T. 1906. Amphipoda, I. Gammaroida. Das Tierreich, Lief. 21.
- S t e i n m a n n P. 1915. Organismen der fließenden Gewässer. Berlin.
- S t r a š k r a b a M. 1958. Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung der Amphipoden in der Tschechoslowakei aus dem zoogeographischen Gesichtspunkt. Acta Univ. Carolinae, Biol., № 2, Praha.
- S t r a š k r a b a M. 1959. Príspevek k poznání fauny amphipod slovenska. Biológia, Rocn. XIV, cislo 3, Bratislava.
- T a t t e r s a l l W. M. and O. S. T a t t e r s a l l. 1951. The british Mysidacea. London, Ray Soc.
- T h i e l M. 1935. Zur Kenntnis der Hydromedusenfauna des Schwarzen Meeren. Zool. Anz., Bd. 111, № 7,8.
- T h i e l e I. 1929—1935. Handbuch der systematischen Weichtierkunde, Teile I, II, III, IV. Gust. Fischer, Iena.
- T h i e n e m a n n A. 1928a. Die Reliktenkrebse *Mysis relicta*, *Pontoporeia affinis*, *Pallasea quadrispinosa*. . . Arch. f. Hydrobiol., XIX.
- T h i e n e m a n n A. 1928b. *Mysis relicta* im sauerstoffarmen Tiefenwasser der Ostsee und das Problem der Atmung in Salz- und Süßwasser. Zool. Jahrb., Abt. Allgem. Zool., Bd. 45.
- T h i e n e m a n n A. 1950. Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. Die Binnengewässer. Bd. XVIII.
- V a l k a n o v A. 1936. Über einige Mysiden von Bulgarien. Zool. Anz., Bd. 115, № 1/2.
- V ä l i k a n g a s I. 1933. Über die Biologie der Ostsee als Brackwassergebiet. Verhandl. Int. Verein. Limnol., Bd. VI.
- V i e t s K. 1928. Wassermilben aus dem Schwarzen Meere, dem Kaspischen Meere und Aralsee. Abhandl. Naturwiss. Verein. Bremens, XXVII, H. 1.
- W o l t e r e c k R. 1913. Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursachen der sogenannten Schwebefortsätze pelagischer Cladoceren. Zoologica, H. 67.
- W o l t e r e c k R. 1934. Untersuchungen an türkischen Seen. Intern. Revue ges. Hydr. u. Hydr., Bd. 30, H. 5/6.
- W o y n á r o v i c h E. 1954. Vorkommen der *Limnomysis benedeni* Cz. im ungarischen Donauabschnitt. Acta Zoologica Ac. Sc. Hungar., T. I, f. 1—2.
- W u n d s c h H. 1912. Eine neue Species des Genus *Corophium* Latr. aus dem Müggelsee bei Berlin. Zool. Anz., Bd. 39.
- W u n d s c h H. 1915. Weitere Beiträge zur Frage der Süßwasserform von *Corophium curvispinum*. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturfor. Freunde zu Berlin, № 3.
- Z e m i a n k o w s k i V. 1939. Note sur les gobiides de la region boucovinienne de Dniester. Ann. Scient. Univ. Jassy, XXV, f. 1.
- Z i m m e r C. 1916. Die Systematik d. Tribus Mysini. Zool. Anz., Bd. 46, № 7.
- Z i m m e r C. 1935. Beobachtungen an lebenden Mysidaceen und Cumaceen. Sitzungsber. d. Gesellsch. Naturforsch. Freunde zu Berlin, № 8—10.



# О Г Л А В Л Е Н И Е

	Стр.
Предисловие . . . . .	5
Глава I. Состав каспийской фауны в Азовско-Черноморском бассейне . . .	7
Краткий исторический обзор исследований . . . . .	7
Данные сводки Совинского . . . . .	14
Фауна Каспийского моря . . . . .	19
Состав каспийской фауны в Понтоазове по современным данным . . .	41
Глава II. Экология и биология каспийской фауны в Азовско-Черноморском бассейне . . . . .	67
Экология (отношение к факторам среды) . . . . .	69
Отношение к глубине . . . . .	70
Отношение к течению . . . . .	74
Отношение к температуре . . . . .	75
Отношение к солености воды . . . . .	76
Отношение к субстрату . . . . .	106
Отношение к кислороду . . . . .	116
Биология (жизненный цикл, питание, значение в биоценозах) . . .	127
Жизненный цикл . . . . .	127
Миграции . . . . .	131
Питание . . . . .	133
Роль каспийской фауны в биоценозах и ее численность . . . .	135
Глава III. Географическое распространение каспийской фауны . . . . .	161
Распространение каспийской фауны в Понтоазовском бассейне . . .	161
Эстуарная система Дуная . . . . .	162
Эстуарная система Дисстра . . . . .	167
Днепровско-Бугская эстуарная система . . . . .	169
Эстуарная система Дона . . . . .	173
Эстуарная система Кубани . . . . .	176
Азовское море . . . . .	179
Черное море . . . . .	182
Реки и прибрежные озера, не связанные с крупными эстуариями . .	183
Крупные реки Понтоазовского бассейна . . . . .	191
Способы распространения каспийских видов вверх по рекам . . .	200
Влияние гидротехнической реконструкции рек на распростране- ние каспийской фауны . . . . .	205
Распространение каспийской фауны за пределами Понтокаспия . . .	208
Глава IV. Каспийская фауна как объект акклиматизации . . . . .	221
Глава V. Происхождение каспийской фауны в Азовско-Черноморском бас- сейне . . . . .	230
Геологическая история наших южных морей и происхождение каспийской фауны в Понтоазове . . . . .	230
Зоогеографическая оценка каспийской фауны в Понтоазовском бас- сейне . . . . .	250
Заключение . . . . .	259
Литература . . . . .	261

# CONTENTS

	Pages
Foreword . . . . .	5
Chapter I. Composition of the Caspian fauna in the Azov-Black Sea basin. .	7
Brief historical survey of investigations . . . . .	7
Data of Sovinsky's Review . . . . .	14
Fauna of the Caspian Sea . . . . .	19
Composition of the Caspian fauna in the Ponto-Azov basin according modern data . . . . .	41
Chapter II. Ecology and biology of the Caspian fauna in the Azov-Black Sea basin. Ecology (relations to environmental factors) . . . . .	67
Relation to depth . . . . .	69
Relation to current . . . . .	70
Relation to temperature . . . . .	74
Relation to salinity . . . . .	75
Relation to substrate . . . . .	76
Relation to oxygene . . . . .	106
Biology (life cycle, nutrition, role in biocenoses) . . . . .	116
Life cycle . . . . .	127
Migration . . . . .	127
Nutrition . . . . .	131
Role of the Caspian fauna in biocenoses and its biomass . . . . .	133
Chapter III. Geographical distribution of the Caspian fauna. . . . .	135
Distribution of the Caspian fauna in the Ponto-Azov basin . . . . .	161
Danube estuary system . . . . .	162
Dniestr estuary system . . . . .	167
Dnieper-Bug estuary system . . . . .	169
Don estuary system . . . . .	173
Kuban estuary system . . . . .	176
Azov Sea . . . . .	179
Black Sea . . . . .	182
Rivers and coastal lakes, not connected with main estuaries . . . . .	183
Large rivers of the Ponto-Azov basin . . . . .	191
Means of up-stream spreading of Caspian species . . . . .	200
Influence of hydrotechnical reconstruction of rivers on the Caspian fauna distribution . . . . .	205
Distribution of the Caspian fauna beyond of the Ponto-Caspian basin . . . . .	208
Chapter IV. Caspian fauna as an object of acclimatization . . . . .	221
Chapter V. Origin of the Caspian fauna in the Azov-Black Sea basin . . . . .	230
Geological history of southern russian seas and origin of the Caspian fauna in the Ponto-Azov basin . . . . .	230
Zoogeographical evaluation of the Caspian fauna in the Ponto-Azov basin . . . . .	250
Conclusion . . . . .	259
Literature . . . . .	261

ФИЛАРЕТ ДМИТРИЕВИЧ МОРДУХАЙ-БОЛТОВСКОЙ

КАСПИЙСКАЯ ФАУНА В АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОМ БАССЕЙНЕ

Утверждено к печати Институтом биологии водохранилищ Академии наук СССР

Редактор издательства Г. И. Козлова. Технический редактор В. Т. Бочевер

Корректоры М. А. Брайкина и Э. А. Кацман

Сдано в набор 22/VI 1960 г. Подписано к печати 26/VIII 1960 г. РИСО АН СССР № 98-61В.  
 Формат бумаги 70×108<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бум. л. 9. Печ. л. 18=24,66 усл. печ. л. + 1 вкл. Уч. изд. л. 25,6 +  
 + 1 вкл. (0,11 уч.-изд. л.). Изд. № 1163. Тип. зан. № 734. М-45602. Тираж 1300.

Цена 19 р. 50 к., с 1/I 1961 г. 1 р. 95 к.

Ленинградское отделение Издательства Академии наук СССР.

Ленинград, В-134, Мидельсенская лин., д. 1.

1-я тип. Издательства Академии наук СССР Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12.

ИСПРАВЛЕНИЯ И ОПЕЧАТКИ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
14	24 сверху	(1959в)	(1959г)
23	10 снизу	в Средиземноморском море.	В Средиземном море.
29	18 сверху	не живут	живут
62	Табл. 2, второй столбец слева, 1 снизу	поставлен знак минус.	Не должно быть никакого знака.
62	Табл. 2, четвертый столбец слева, 1 сверху	Отсутствует знак минус.	Должен быть знак минус.
62	Табл. 2, третий столбец слева, 14—13 снизу	<i>gymnotrachoeus</i>	<i>gymnotrachelus</i>
67	22 снизу	о и	и о
78	Табл. 3, первый столбец справа, 3 снизу	45	15
78	2 снизу	по соленому	по солевому
78	22 »	Подавленная	Подавляющая
82	5 сверху	«розовая»	«разовая»
84	1 снизу	стр. 72	стр. 48.
87	23 »	лиманского	лиманного
89	Подпись к рис. 7, 2—3 сверху	<i>Monodacna colorata</i> и <i>Cardium edule</i>	<i>Monodacna colorata</i> (1) и <i>Cardium edule</i> (2)
89	22 сверху	галонапатии	галопатии
95	10 »	виде	воде
112	25 снизу	32	2
114	2 »	эти	ее
122	3 сверху	( $\pm 0.5$ мг/л).	( $\pm 0.5$ мг/л).
123	11 »	<i>Dreissena</i>	<i>Dreissena</i>
129	24 »	ламентные	латентные
135	8 снизу	сельдь и другие сельдевые —	сельдь; другие сельдевые —
156	3 »	реки	рек
159	25 сверху	имеет	имеем
182	1 снизу	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{8}$
217	9 сверху	ssp. <i>uralensis</i> ,	ssp. <i>aralensis</i> .
222	4 »	полихета, <i>Hypaniola</i> ,	полихета <i>Hypaniola</i> .
231	25 снизу	немного, более	немногим более
244	22 сверху	<i>polymorpha</i> .	<i>polymorpha</i> .
245	5 снизу	фактом	фактором

19 p. 50 k.  
1-1931 г. 1 p. 95 k.