

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ КАСПИЙСКОГО МОРЯ ПОСЛЕ ВСЕЛЕНИЯ ГРЕБНЕВИКА *MNEMIOPSIS LEIDYI* A. AGASSIZ, 1865

© 2025 Рубан Г.И.^а, Барабанов В.В.^б, Дергунова Н.Н.^а, Осипов Ф.А.^а,
Петросян В.Г.^{а*}

^а Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071, Россия;

^б Волжско-Каспийский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, ВНИРО (КаспНИРХ), Астрахань, 414056, Россия
e-mail: *petrosyan@sevin.ru

Поступила в редакцию 7.06.2025. После доработки 15.07.2025. Принята к публикации 19.08.2025

На основе многолетних данных мониторинга проведён анализ динамики численности промысловых морских, проходных и полупроходных рыб в Каспийском море после вселения гребневика *Mnemiopsis leidy* A. Agassiz, 1865. Показано, что негативное воздействие *M. leidy* особенно сильно сказалось на двух эндемичных видах – большеглазой и анчоусовидной кильках, что обусловлено пищевой конкуренцией между этими видами и гребневиком в Среднем и Южном Каспии. После вселения *M. leidy* в 1999 г. средние годовые нерестовые запасы анчоусовидной кильки снизились в 4 раза, а большеглазой — в 46 раз. Установлено, что значимое снижение средних годовых нерестовых запасов рыб-бентофагов (воблы и леща) в период 2000–2010 гг. совпадает с резким ростом численности *M. leidy* в Каспии. В 2011–2020 гг. наблюдалась стабилизация средних годовых запасов этих видов со слабой тенденцией к росту. Выявлено, что, в отличие от рыб зоопланктофагов и бентофагов, у осетровых (русский осётр, севрюга, белуга) наблюдается непрерывное снижение нерестовых запасов, связанное главным образом с ухудшением их рациона и качества питания, потерями нерестовых площадей, сокращением объёмов естественного размножения, низкой эффективностью искусственного разведения и масштабным нелегальным выловом. Ежегодные средние потери нерестового запаса белуги, русского осетра и севрюги в период 2000–2020 гг. составили 2, 7 и 10% соответственно. Из осетровых только для белуги наблюдается стабилизация нерестового запаса на низком уровне. Данные мониторинга за 1980–2020 гг. подтвердили, что вследствие особенностей биологии обыкновенной кильки *M. leidy* не оказывает на неё значимого влияния: после вселения гребневика ежегодный прирост запасов составлял 2.23%, тогда как до вселения – 0.8%. Анализ также показал отсутствие влияния *M. leidy* на динамику промысловых запасов сазана, поскольку средние ежегодные запасы этого вида для различных периодов времени не различались, включая период резкого роста численности *M. leidy* в Каспии.

Ключевые слова: вселенец, гребневик, зоопланктон, осетровые, кильки, рыбы-бентофаги, экосистема.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-156-170

Введение

Каспийское море является одним из важнейших рыбопромысловых водоёмов Российской Федерации. На протяжении XIX–XX вв. рыболовство на Каспии занимало особое положение, поскольку в нём добывалось свыше 60% общего улова рыбы во внутренних водоёмах России [Иванов, Мажник, 1997; Власенко А, Власенко С, 2012]. В середине XX в. на Каспии уже добывалось до 37–46% всей рыбы страны [Барабанов, Белоголова, 2018].

В современный период запасы промысловых видов рыб находятся в глубокой депрессии, вызванной совокупным воздействием различных факторов. На динамику численности промысловых видов рыб Каспия особенно сильное влияние оказали тотальный прессинг всех форм рыболовства, включая браконьерство и любительский лов, вылов производителей, массово идущих на нерест, а также факторы антропогенного происхождения. Например, сооружение каскада гидро-

электростанций и водохранилищ на Волге и других реках в 50–60-х гг. XX столетия привело к частичной или полной потере нерестилищ проходных рыб и ухудшению условий размножения и существования полупроходных рыб.

В формировании промысловых запасов осетровых, мигрирующих в р. Волга, выделяли несколько периодов [Ходоревская, 1992; Ходоревская и др. 2007].

1. Период до зарегулирования стока р. Волга плотиной Волжской ГЭС (г. Волгоград) в 1958 г. Пополнение запасов осетровых осуществлялось только за счёт естественного воспроизводства.

2. С 1959 по 1972 г. поколения осетровых формировались в основном за счёт естественного воспроизводства. Этот период совпал с запретом морского промысла и началом деятельности осетровых рыбобродных заводов. В 1962–1964 гг. введён запрет на морской промысел осетровых для сохранения их молоди на местах нагула в Каспийском море. Локализация промысла осетровых в реках способствовала проведению ряда мер по его регулированию: установление лимитов на вылов, ограничение времени лова, осуществление прерывистого лова с целью пропуска необходимого количества производителей на естественные нерестилища [Коробочкина, 1964]. В результате значительно увеличились размеры и масса добываемых особей русского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt et Ratzeburg, 1833), севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771) и белуги (*Huso huso* Linnaeus, 1758), возросли промысловые запасы рыб. Вследствие строительства Волгоградской плотины протяжённость нерестовых миграций белуги, осетра и севрюги сократилась. Пополнение от естественного воспроизводства снизилось. Деятельность рыбобродных заводов стала весомым вкладом в формирование запасов осетровых.

3. Период с 1973 по 1977 г. был критическим для пополнения всех видов осетровых, особенно русского осетра. Он характеризовался резким уменьшением естественного воспроизводства вследствие переполнения сохранившихся нерестилищ, вызвавшего массовую гибель выметанной икры [Вла-

сенко, 1979а, 1979б], а также выживаемости молоди в результате понижения уровня моря, повлекшего увеличение солёности и сокращение площадей нагула.

4. Период с 1978 по 1989 г. характеризовался началом повышения уровня Каспийского моря, снижением его солёности, увеличением площадей нагула молоди, что способствовало лучшей выживаемости поколений 1978–1989 гг. Выпуск молоди с рыбобродных заводов, расположенных в дельте р. Волга, к концу периода возрос. Вместе с тем неблагоприятная экологическая обстановка способствовала сокращению пополнения от естественного нереста. В эти годы было обнаружено массовое заболевание осетровых, оказавшее негативное влияние на воспроизводительную систему производителей, данное заболевание явилось результатом хронической интоксикации осетровых [Лукьяненко, 1989]. В 1981 г. приняты дополнительные меры по изменению режима промысла и сокращению интенсивности изъятия, направленные на увеличение пополнения от естественного нереста.

5. Начиная с 1990 г. резко повысился уровень браконьерства на побережье Каспийского моря и в реках бассейна, нелегальный вылов осетровых многократно превышал официальный [Рубан и др., 2015, 2017]. Произошло разрушение сложившейся системы рационального использования биоресурсов, воспроизводства, охраны осетровых. Пополнение от естественного нереста было сведено к критическому минимуму. Объёмы выпуска молоди с рыбобродных заводов снизились. После 1991 г. наблюдалась низкая заполняемость оставшихся нерестилищ, и их площадь уже перестала быть лимитирующим фактором [Рубан и др. 2017].

Согласно приказу Госкомрыболовства РФ № 55 от 28.02.2000 г. коммерческий промысел белуги в Волго-Каспийском бассейне был запрещен. Аналогичная мера в отношении русского осетра и севрюги последовала в 2005 г. (Распоряжение Правительства РФ от 18.12.2004 г. № 1668р) [Рубан и др., 2015]. Однако эти запреты не дали положительного результата: численность популяций и величина промысловых запасов осетровых про-

должала снижаться. Причиной этого явилась невозможность компенсирования действия многих неблагоприятных факторов, в частности влияние гребневика *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865. Его вселение значительно усилило отрицательную тенденцию сокращения численности промысловых видов рыб.

Гребневик *M. leidyi* впервые обнаружен в Каспийском море осенью 1999 г., куда он был случайно интродуцирован с балластными водами нефтяных танкеров [Ivanov et al., 2000]. Со второй половины сентября 1999 г. вид обнаруживался в туркменских водах [Шакирова, 2011]. Уже к 2001 г. его численность в Каспии превысила зарегистрированную в Чёрном море в 1989 г. [Shiganova et al., 2004]. *Mnemiopsis leidyi* относят к числу «экосистемных инженеров». Он уменьшает прозрачность воды, влияет на её гидрохимические параметры и содержание биогенов. Питаясь преимущественно веслоногими рачками, икрой рыб, их мальками и личинками, имеет потенциал для значительного воздействия на пелагические морские экосистемы. Вселение *M. leidyi* в новые моря при отсутствии конкурентов приводит к каскадным эффектам на всех трофических уровнях. Будучи эффективным хищником-планктофагом, гребневик в период сезонной экспансии резко сокращает биомассу зоопланктона, тем самым ухудшая условия нагула планктоноядных рыб (эффект top-down) и способствуя чрезмерному развитию фито- и бактериопланктона (эффект bottom-up) [Shiganova et al., 2004, Камакин и др., 2018; Shiganova et al., 2023].

Из этого краткого анализа можно заключить, что влияние *M. leidyi* через кормовую базу на динамику численности морских рыб-зоопланктофагов, бентофагов и осетровых может быть значительным. Это можно объяснить тем, что полупроходные рыбы-бентофаги (сазан (*Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758), вобла (*Rutilus rutilus caspicus* Jakowlew, 1870), лещ (*Abramis brama* Linnaeus, 1758)), являясь в основном конечным звеном нижнего трофического уровня, обитают в опресненных (5–8 PSU) мелководьях Северного Каспия, а также в устьевых зонах рек, питаются ракообразными (лещ) и моллюсками (вобла и сазан). Планктоноядные виды сельдевых

занимают следующий трофический уровень. Осетровые в значительной степени зависят от функционирования обеих этих групп: молодь питается ресурсами нижнего трофического уровня в Северном Каспии, а взрослые особи используют кормовую базу Среднего и Южного Каспия. С учётом вышеизложенного, мы полагаем, что дальнейшее сокращение численности промысловых видов рыб в значительной степени усиливалось под влиянием *M. leidyi*.

Ранее отечественные и зарубежные исследования в значительной степени касались вопросов изучения изменения биоразнообразия фитопланктона, зоопланктона и макробентоса в разных частях Каспийского моря после вселения гребневика [Roohi et al., 2010; Шакирова, 2011]. В предыдущих исследованиях также был проведён анализ на основе ограниченных данных мониторинга о влиянии вселенца *M. leidyi* на морские и анадромные виды рыб в период 1999–2016 гг. [Камакин и др. 2018; Камакин, Ходоровская, 2018]. Однако обобщающие оценки последствия влияния *M. leidyi* на динамику важнейших промысловых видов отсутствуют.

Цель работы – проанализировать и обобщить влияние вселенца *M. leidyi* на популяции важных промысловых видов рыб Каспийского моря.

Материалы и методы

Общая характеристика динамики численности и пространственного распространения промысловых видов рыб. Для анализа влияния *M. leidyi* на динамику промысловых видов рыб Каспийского моря в работе использовались комплексные мониторинговые данные, собранные и обработанные сотрудниками Каспийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства за период с 1980 по 2024 г. Методические аспекты сбора и первичной обработки данных биоресурсов частично были опубликованы в обобщающих работах, посвящённых состоянию запасов промысловых видов рыб в Южном рыбохозяйственном районе Волжско-Каспийского бассейна [Инструкции по сбору..., 2011; Барабанов и др., 2024]. В данной работе для анализа использованы мониторинговые

данные на примере девяти морских и анадромных видов: трёх видов рыб-зоопланктофагов, трёх видов бентофагов и трёх видов осетровых [Барабанов и др., 2024].

Каспийские кильки (рыбы-зоопланктофаги) представлены тремя эндемичными видами, различающимися по образу жизни и пространственному распространению: анчоусовидная (*Clupeonella engrauliformis* Borodin, 1904), большеглазая (*Clupeonella grimmi* Kessler, 1877) и обыкновенная килька (*Clupeonella cultriventris caspia* (Svetovidov, 1941)). Анчоусовидная килька придерживается зон круговых течений Среднего и Южного Каспия и обитает в пелагиали на глубинах более 20 м в диапазоне температуры воды от 4.6 до 28°C и солёности от 8 до 14 PSU [Воронина и др., 2011; Устарбекова, 2014; Разинков и др., 2020]. Большеглазая килька также придерживается зон круговых течений Среднего и Южного Каспия, но обитает в пелагиали на глубинах от 80 до 400 м. Выносит колебания температуры воды от 4.0 до 26.4°C и солёности от 11 до 14 PSU [Промысловые рыбы России, 2016]. Обыкновенная килька – эвригалинный вид, обитает в Северном, Среднем и Южном Каспии на глубинах менее 100 м, заходит в воды Волги, Урала, Терека, встречается как в пресной воде, так и воде с солёностью до 36 PSU [Елизаренко и др., 2012]. Существуют два относительно репродуктивно изолированных стада обыкновенной кильки – северокаспийское и южнокаспийское [Асейнова, 2011].

Бентосоядные рыбы представлены тремя видами: вобла, лещ и сазан, распространёнными в Южном рыбохозяйственном районе Волжско-Каспийского бассейна в период 2000–2020 гг. [Барабанов и др., 2024]. Этот район подразделяется на четыре рыбохозяйственных подрайона: Волго-Каспийский и Северо-Каспийский (Астраханская область), Северо-Западный и часть Северо-Каспийского (Республика Калмыкия) и Терско-Каспийский (побережье Дагестана и внутренние водоёмы). Вобла обитает в солоноватых прибрежных водах Северного и Северо-Западного Каспия и заходит на нерест в реки. Лещ – полупроходная рыба, обитающая в слабосоленоватых и пресных водах. Сазан в Каспии

обитает в солоновато-водных участках моря на глубине от 4.5 до 10–30 м и солёностью 3.1–10.7 PSU. Из приведённого описания и карты сезонных изменений важных переменных среды Каспийского моря в современных климатических условиях (см. рис. П1) следует, что вобла и лещ в основном обитают в Северном Каспии, а сазан – в Северном и Среднем Каспии.

Данные по динамике нерестовых запасов осетровых рыб (севрюги, русского осетра и белуги) после вселения *M. leidy* в Каспийское море получены из литературных источников [Ходоревская и др., 2007; Сафаралиев, 2012; Сафаралиев и др., 2013, 2019] и обобщающих работ, которые частично были опубликованы ранее [Барабанов и др., 2024]. Осетровые в Каспийском море осуществляют сезонные горизонтальные и вертикальные миграции. Горизонтальные миграции направлены весной с юга на север, а в конце лета и осенью – с севера на юг. Вертикальные миграции наблюдаются весной с глубин на мелководную прибрежную зону моря, а в конце лета и осенью, наоборот, из прибрежья в места с большими глубинами [Ходоревская и др., 2007].

Методы анализа динамики численности рыб. Для оценки тренда динамики запасов промысловых рыб после вселения *M. leidy* мы рассчитали темпы снижения запасов с помощью геометрического среднего λ , вычисленного с использованием следующих отношений

$$\lambda_1 = N_2/N_1; \lambda_2 = N_3/N_2, \dots; \lambda_t = N_{t+1}/N_t$$

В данном случае

$$\lambda = (\lambda_1 * \lambda_2 * \dots * \lambda_t)^{(1/t)} = (N_{t+1}/N_1)^{(1/t)},$$

где N_t – запас конкретного вида рыб в момент времени t .

Удобство использования λ заключается в том, что эта мера позволяет легко интерпретировать скорость снижения запасов для заданного периода времени и проводить сравнительный анализ темпов изменений запасов между разными видами рыб.

Мы рассчитали эти значения для разных видов и периодов для того, чтобы оценить основные тенденции снижения и увеличения запасов. Если $\lambda < 1$ подразумевает сокращение численности вида, $\lambda = 1$ – означает стабиль-

ную динамику в данном временном интервале, в противном случае $\lambda > 1$ – подразумевает рост численности. Кроме этого параметра также были использованы модели однофакторного дисперсионного анализа (GLM-ANOVA) с фиксированными эффектами для оценки различия запасов в разные периоды. Сравнение средних значений в рамках GLM-ANOVA проводилось с использованием теста Тьюки ($P < 0.05$). Все данные были логарифмически преобразованы перед анализами для достижения нормальности остатков и гомоскедастичности дисперсии. Хотя тест Тьюки достаточно устойчив к незначительным отклонениям от нормальности, он чувствителен к неоднородности дисперсии. Поэтому в случаях неоднородности мы использовали тест Тьюки с аппроксимацией Уэлча [Zar, 2010]. Статистический анализ и визуализация результатов выполнялись в среде RStudio 2023.09.0 с использованием языка R [Posit team, 2023].

Для выявления сопряжённого изменения запасов килек и осетровых мы использовали универсальную меру связи или зависимости, которая не делает предположений о природе возможной связи между нашими последовательностями численности рыб. Один из подходящих методов для решения этих задач является коэффициент зависимости Хёфдинга D [Hoeffding, 1948], который предлагает уникальный способ количественной оценки зависимости между двумя последовательностями. Этот метод оценивает статистику на основе разницы между наблюдаемым «совместным распределением» рангов и тем, что ожидалось бы, если бы две последовательности были независимы. Эта мера оценивает, отклоняется ли наблюдаемое совместное распределение рангов от того, что можно было бы ожидать, если бы последовательности были независимы. Если между последовательностями существует зависимость, наблюдаемое совместное распределение будет отличаться, указывая на то, что ранги в одной последовательности систематически связаны с рангами в другой. Коэффициент Хёфдинга D количественно оценивает это различие с помощью меры зависимости между последовательностями. Такая мера варьирует от -0.5 до 1 , где -0.5 указывает на независимость

сравниваемых последовательностей, а значения, близкие к 1 , – на сильную зависимость между ними.

Результаты

Анализ динамики запасов килек в Каспийском море после вселения *M. leidy*. Оценка влияния вселенца *M. leidy* на динамику численности рыб-зоопланктофагов проведена на основе данных общих запасов килек в Каспийском море (рис. 1). Из этих оценок видно, что весь период наблюдений (1980–2024 гг.) можно разделить на два интервала: 1980–2000 и 2001–2024 гг., где в течение второго периода наблюдается резкое снижение запасов двух видов после вселения *M. leidy*. Если в первый период средний годовой запас анчоусовидной кильки оставлял 944 ± 29 тыс. т, то во втором периоде запас снизился в 4 раза и составил 216 ± 14 тыс. т ($F = 521.7$; $P < 0.01$). Средний годовой запас большеглазой кильки сократился ещё сильнее: с 232 ± 21 тыс. т в первый период до 5 ± 0.9 тыс. т во второй, т.е. в 46 раз ($F = 119$, $P < 0.01$). В то же время запас обыкновенной кильки, наоборот, увеличился, т.е. если в первый период средний годовой запас составлял 432 ± 18 тыс. т, то во втором периоде уже 633 ± 32 тыс. т ($F = 26.3$; $P < 0.01$). В данном случае наблюдается увеличение запаса вида в 1.5 раза. Важно отметить, что влияние *M. leidy* в период 2001–2024 гг. в Среднем и Южном Каспии на анчоусовидную и большеглазую кильку, которые в основном обитали в пелагиали в этих частях Каспийского моря, следует из рис. П2. На рисунке видно, что круглогодично в этих частях Каспийского моря имеются обширные районы для максимального и минимального размножения и существования *M. leidy*, что проявляется пищевой конкуренцией между данными видами и гребневиком.

В целом суммарный запас всех трёх видов килек в первый период составлял 1608 ± 35 тыс. т, а во второй – 854 ± 34 тыс. т ($F = 21.8$, $P < 0.01$). В терминах метрики λ можно заметить, что снижение запаса анчоусовидной кильки справедливо как для первого периода 1980–2000 гг. ($\lambda = 0.988$), так и для второго периода 2001–2024 гг. ($\lambda = 0.948$). Из этих оценок следует, что если для первого пе-

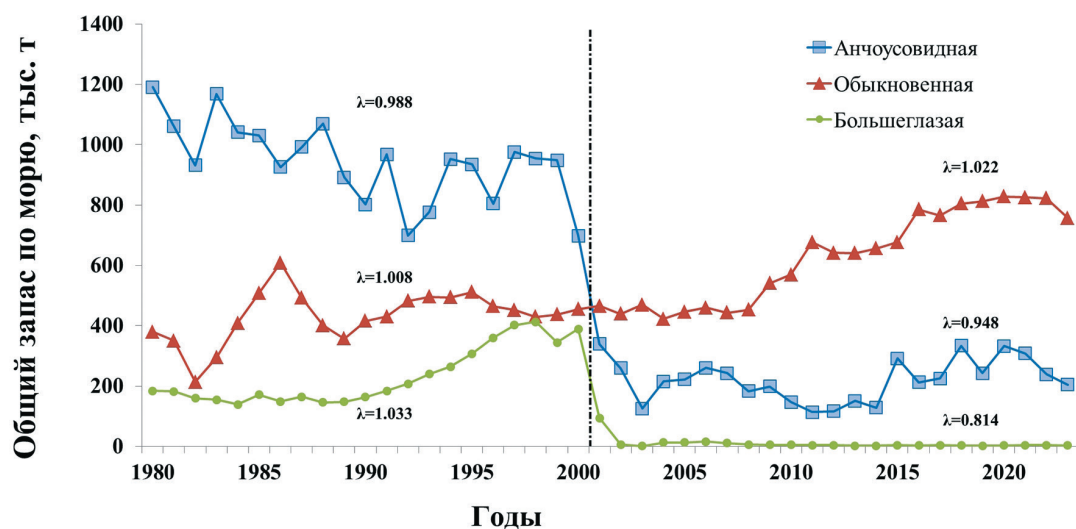


Рис. 1. Динамика общих запасов кильки после вселения *M. leidy* в Каспийское море.

риода среднее ежегодное сокращение запаса анчоусовидной кильки составляло 1.18%, то для второго периода – 5.2%.

Для обыкновенной кильки отмечался ежегодный рост запасов: $\lambda = 1.008$ (0.8%) в 1980–2000 гг. и $\lambda = 1.022$ (2.23%) в 2001–2024 гг. У большеглазой кильки тенденция изменилась: в первом периоде рост ($\lambda = 1.033$; +3.34%), а во втором — резкое сокращение ($\lambda = 0.814$; –18.5%).

Анализ динамики рыб-бентофагов после вселения *M. leidy*. Основные тенденции изменения запасов рыб-бентофагов в Северном и Среднем Каспии после вселения *M. leidy* представлены на рис. 2. Основные периоды (апрель–июнь, июль–сентябрь, октябрь–ноябрь) влияния *M. leidy* на рыб-бентофагов представлены на рис. П2. Согласно этим картам, многие районы Северного Каспия весной (апреле–июне) и осенью (октябре–ноябре) становились пригодными для существования гребневика (категория 4, рис. П2, В). Более того, в самые тёплые месяцы (июль–сентябрь) наиболее интенсивно *M. leidy* мог размножаться в значительной части Северного Каспия (категория 6, рис. П2, С). Следовательно, влияние *M. leidy* на воблу и леща через кормовые ресурсы в значительной части Северного Каспия происходило все сезоны года, за исключением зимнего. В отличие от этих видов, потенциальное влияние *M. leidy* на сазана через кормовые ресурсы в Среднем Каспии происходило в круглый год.

Из оценок запасов рыб-бентофагов видно (см. рис. 2), что весь исследуемый период 2000–2020 гг. также можно разделить на два интервала, включая 2000–2010 и 2011–2020 гг., где в течение второго периода наблюдалась стабилизация и умеренный рост промысловых запасов ($\lambda > 1$). Если в первый период средний годовой промысловый запас леща составлял 64.1 ± 2 тыс. т, то во втором периоде промысловый годовой запас снизился на 17% и составил 52.9 ± 2 тыс. т ($F = 15.7$; $P < 0.01$). Среднегодовое снижение в первом периоде составляло 1.9%, тогда как во втором — произошёл рост на 0.3%, что свидетельствовало о медленном восстановлении запаса.

Для воблы ежегодное среднее снижение промыслового запаса в первом периоде было более выраженным, чем для леща, – 2.9% в год (см. рис. 2). Если в первый период средний годовой промысловый запас воблы составлял 45.4 ± 2.3 тыс. т, то во втором периоде запас сократился на 17% и составил 25.9 ± 2.2 тыс. т ($F = 36.9$; $P < 0.01$). Рост годового промыслового запаса воблы в 2010–2020 гг. составил 0.8%, что незначительно больше, чем у леща (0.3%). В отличие от других бентофагов, годовой промысловый запас сазана был меньше как в первый период (17.1 ± 0.7 тыс. т), так и во второй (15.3 ± 0.7 тыс. т) и остался статистически неизменным в течение всего периода мониторинга ($F = 3.2$; $P = 0.09$). Однако изменение λ показывает, что если в первом периоде был ежегодный спад промыслового запаса (–4%), то во втором периоде наступила стабилизация ($\lambda \approx 1$).

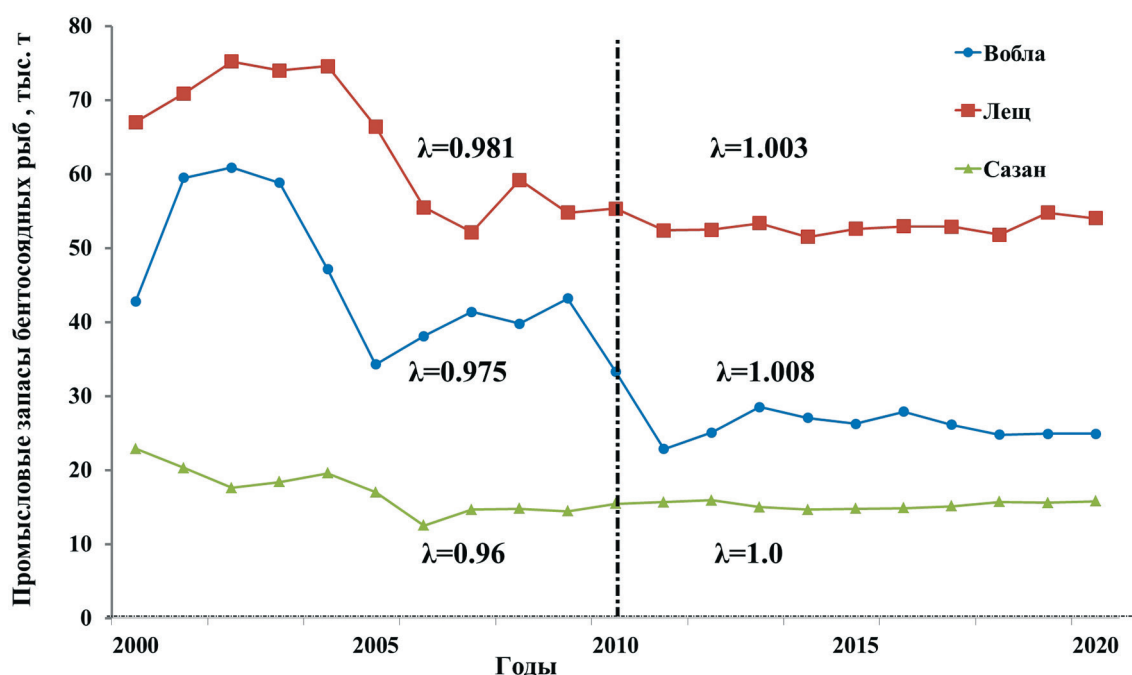


Рис. 2. Динамика запасов рыб-бентофагов в Северном и Среднем Каспии после вселения *M. leidyi*.

Анализ динамики осетровых в Каспийском море после вселения *M. leidyi*. На рис. 3 видно, что с начала широкого распространения *M. leidyi* в Каспийском море стало наблюдаться резкое снижение нерестовых запасов осетровых видов рыб. Мониторинговые данные показали, что у белуги среднее уменьшение запасов за весь исследуемый период составляло 2% ($\lambda = 0.98$). При этом нерестовой запас не отличался между периодами: 0.15 ± 0.01 тыс. т (2000–2010 гг.) и 0.18 ± 0.01 тыс. т (2011–2020 гг.) ($F = 3.4$, $P = 0.08$). Ежегодные средние потери нерестового запаса белуги за весь исследуемый период составляли 2% (см. рис. 3).

Для русского осетра и севрюги также наблюдалось значительное ежегодное снижение нерестовых запасов за весь период исследования на 7% ($\lambda = 0.93$), 24% ($\lambda = 0.76$) соответственно.

Ежегодные потери нерестового запаса русского осетра увеличились с 3% ($\lambda = 0.97$) в первом периоде (2000–2010 гг.) до 11% ($\lambda = 0.89$) во втором периоде (рис. 3). При этом средний нерестовой запас уменьшился с 1.6 ± 3.4 тыс. т в первом периоде до 0.69 ± 0.09 тыс. т во втором, что является статистически значимым снижением ($F = 50$, $P < 0.01$).

Ежегодное сокращение нерестового запаса севрюги увеличилось с 2% ($\lambda = 0.98$) в

первом периоде до 19% ($\lambda = 0.81$) во втором (рис. 3). На рисунке видно, что средний годовой нерестовой запас севрюги уменьшился с 0.77 ± 0.04 тыс. т в первый период до 0.25 ± 0.04 тыс. т ($F = 99.7$, $P < 0.01$) во второй.

Результаты непараметрического анализа сопряженности (метрика Хёфдинга D, CorD) представлены далее в таблице. Полученные оценки мер связи (CorD), 95% доверительных интервалов (Cint) и уровней значимости (P-val) наглядно показывают, что имеются значимые связи между осетровыми и кильками. Наибольшая связь установлена между русским осетром и обыкновенной килькой (CorD = 0.78), а наименьшая – между русским осетром и анчоусовидной килькой (CorD = 0.46). Наибольшая связь у белуги наблюдается с обыкновенной килькой (CorD = 0.74). Для севрюги наибольшая связь наблюдается также с обыкновенной килькой (CorD = 0.66).

Если предположить, что связь между данными осетровых и килек не случайна, то установленные связи могут быть интерпретированы как мера предпочтения осетровыми разных кормовых ресурсов. Для белуги кормовые ресурсы можно ранжировать следующим образом: обыкновенная килька (CorD = 0.74) >> большеглазая килька (CorD = 0.68) >> анчоусовидная килька (CorD = 0.54). Для русского осетра наблюдается такой же по-

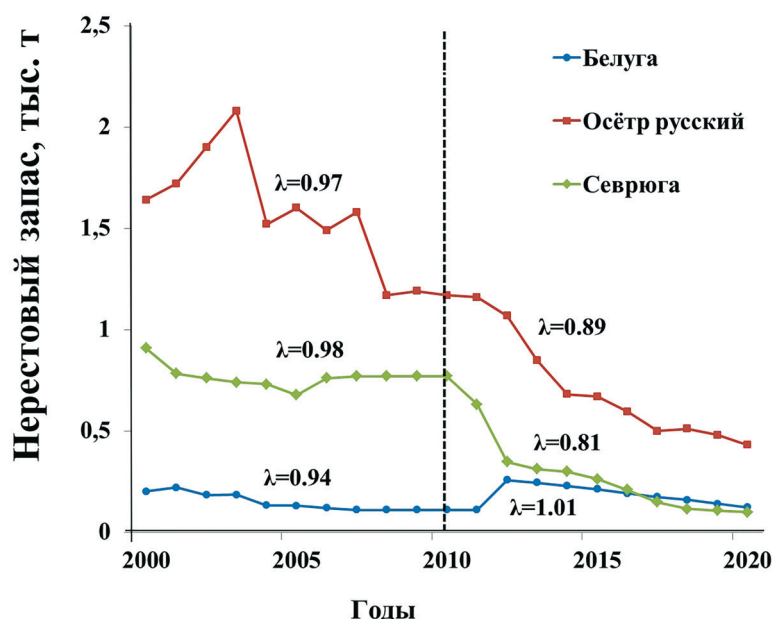


Рис. 3. Динамика нерестового запаса осетровых рыб после вселения *M. leidy* в Каспийском море.

Таблица. Сопряжённые изменения показателей промысловых запасов килек и осетровых в период 2000–2020 гг.

Кормовые рыбы (кильки)	Белуга			Осётр русский			Севрюга		
	CorD	P-val	Cint	CorD	P-val	Cint	CorD	P-val	Cint
Анчоусовидная	0.54	0.03	0.23–0.79	0.46	0.05	0.21–0.82	0.51	0.05	0.22–0.74
Обыкновенная	0.74	0.01	0.61–0.85	0.78	0.01	0.67–0.85	0.66	0.01	0.33–0.85
Большеглазая	0.68	0.01	0.43–0.83	0.6	0.01	0.34–0.73	0.61	<0.01	0.40–0.72
Все виды	0.46	0.05	0.34–0.91	0.46	0.05	0.15–0.52	0.38	0.07	0.04–0.42

рядок предпочтения: обыкновенная килька (CorD = 0.78) >> большеглазая килька (CorD = 0.6) >> анчоусовидная килька (CorD = 0.46). Для севрюги порядок предпочтения также не отличается от других видов осетровых: обыкновенная килька (CorD = 0.66) >> большеглазая килька (CorD = 0.61) >> анчоусовидная килька (CorD = 0.51).

Обсуждение

Влияние *M. leidy* на морских рыб-зоопланктофагов. Негативное воздействие *M. leidy* сказалось в первую очередь на двух видах рыб-зоопланктофагов, особенно на эндемичной большеглазой кильке (рис. 1). Данные мониторинга показали, что после вселения гребневика промысловый запас большеглазой кильки снизился в 46 раз. Это негативное влияние ранее было описано в литературе [Аббаси и др., 2004; Адели и др., 2004; Камакин и др., 2018]. В этих работах отмечается, что гребневик является основным пищевым конкурентом для каспийских килек и некоторых видов нехищных сельдей.

Широкое распространение такого активного зоопланктофага, как *M. leidy* с момента вселения привело к тому, что из состава зоопланктонного сообщества в Среднем и Южном Каспии стали исчезать такие эндемики моря, как *Eurytemora grimmeri* (G.O. Sars, 1897) и *Eurytemora minor* (Behning, 1938) [Полянинова и др., 2003]. Изменения привели к тому, что этот вселенец, кроме пищевой конкуренции, оказывал прямое влияние, питаясь пелагической икрой и личинками указанных видов рыб. Не вызывает сомнений, что это привело к уменьшению запасов рыб-зоопланктофагов, особенно в Среднем и Южном Каспии, где *M. leidy* осуществляет своё трофическое воздействие на протяжении всего года (см. рис. П2). Поскольку анчоусовидная и большеглазая кильки придерживаются зон круговых течений Среднего и Южного Каспия и обитают в пелагиали на глубинах от 20 до 400 м, в этих частях Каспийского моря максимально проявляется пищевая конкуренция между данными видами и *M. leidy*. Кроме того, важно отметить, что зимняя гомотер-

мия (в период декабрь–март), наблюдаемая в глубоководной части моря [Камакин, Зайцев, 2012], приводит к равномерному вертикальному распределению *M. leidy* до глубины около 100 м. Причём в Южном Каспии гребневик проникает до слоёв с температурой до 7.4 °С, а в Среднем Каспии – до 5.3 °С [Ходоревская и др., 2007]. Поскольку глубины более 80 м являются характерным биотопом для большеглазой кильки, значит, в этот период на указанных глубинах у *M. leidy* пищевая конкуренция с данным видом проявляется максимально [Камакин и др., 2010, 2018].

В целом считается, что сокращение запасов эндемичных видов килек в течение последних десятилетий в значительной степени связано со многими сопряженными факторами. Среди них, по мнению многих авторов, наиболее важными являются чрезмерный вылов рыбы, сейсмическая активность и вторжение инвазионного вида *M. leidy* [Daskalov, Mamedov, 2007; Разинков и др., 2021]. Например, данные о землетрясениях показывают, что в первом квартале 2001 г. вследствие сейсмического моретрясения в районе банки Апшеронская и выбросов токсичных газов произошла массовая гибель рыб [Катунин и др., 2001], а в апреле и мае 2001 г. зарегистрирована гибель рыб в Среднем и Южном Каспии в количестве 166 тыс. т [Седов и др., 2002].

Таким образом, с 2000 г. под воздействием сейсмических процессов и инвазии *M. leidy* произошло резкое и выраженное сокращение запасов ряда эндемичных видов. Причём влияние *M. leidy* на рыб осуществляется как напрямую через поедание икры и личинок, так и опосредованно – через пищевую конкуренцию. Численность указанных эндемичных видов до настоящего времени всё ещё не может восстановиться, что, вероятно, связано с массовым развитием гребневика. Несмотря на существенное снижение запасов двух видов, обыкновенная килька вследствие своей экологической пластичности и способности заселять всю акваторию Каспийского моря в меньшей степени подвержена отрицательному воздействию гребневика *M. leidy*. Мониторинговые данные показывают, что вид сохранил своё воспроизводство и ресурсный

потенциал для продолжения роста численности (рис. 1).

Влияние *M. leidy* на морских рыб-бентофагов. В отличие от анчоусовидной и большеглазой килек, влияние *M. leidy* на динамику численности рыб-бентофагов выражено менее наглядно. Однако, учитывая, что в период с 1999 по 2009 г. наблюдался резкий рост численности популяции *M. leidy* в Каспийском море (в 235–385 раз) [Камакин и др., 2010], наличие значительных пригодных территорий существования и размножения *M. leidy* во все сезоны, за исключением зимы (декабрь–март) в Среднем и Южном Каспии (рис. П2), не могло не отразиться на других звеньях трофической пирамиды экосистемы. По нашему мнению, значительное снижение запасов воблы и леща в 2000–2010 гг. (рис. 2) напрямую связано с резким ростом численности *M. leidy* в Каспии, включая северную часть моря. В последующее десятилетие (2011–2020 гг.), после пика численности гребневика, запасы леща и воблы начали стабилизироваться, оставаясь на низком уровне (рис. 2). Из рисунка следует, что годовой запас леща в период 2010–2020 гг. стабилизировался на более высоком уровне (52.9 ± 2 тыс. т), чем у воблы (25.9 ± 2.2 тыс. т). Данное различие, по-видимому, обусловлено особенностями пищевых стратегий этих видов, что подтверждается данными детального анализа их пищевых взаимоотношений [Сокольский, 2024]. В этой работе отмечается, что в Северном Каспии вобла и лещ конкурируют за одинаковую кормовую базу. При этом отмечается, что вобла характеризуется меньшей активностью, но большей экологической пластичностью, тогда как лещ, напротив, более активен, но менее пластичен. С учётом этих различий можно предположить, что в условиях ограниченного пищевого ресурса лещ вытесняет воблу с традиционных участков нагула, тем самым снижая её численность. Таким образом, для увеличения запаса воблы необходимо повысить вылов леща, что даст возможность на той же кормовой базе увеличить запасы воблы Северного Каспия [Шорыгин, 1952].

Наш сравнительный анализ динамики запаса сазана показал, что средний годовой запас этого вида в периоды 2000–2010 гг. (пе-

риод резкого роста численности *M. leidy*) и 2011–2020 гг. статистически значимо не различался. Исходя из этого мы полагаем, что снижение запасов сазана в последние годы связано с иными факторами. В литературе широко обсуждается, что это может быть связано в значительной степени с низкой эффективностью естественного воспроизводства вида из-за потери основных нерестовых, зимовальных и нагульных площадей и малой водности крупных рек (Волга, Урал, Терек, Кура и др.) [Бархалов и др., 2014; Туменов и др., 2020; Барабанов и др., 2024]. Кроме того, высокий неучтенный вылов и чрезмерное изъятие производителей негативно отражаются на величине промыслового запаса сазана, который в настоящее время формируется в основном малочисленными и близкими к средней численности поколениями. Например, в литературе отмечается, что передислокация стока р. Терек в Средний Каспий через канал «Прорезь» негативно отразилась на численности сазана, поскольку привела к утрате основных нерестовых, зимовальных и нагульных площадей [Бархалов и др., 2014]. Потеря постоянной гидрологической связи р. Терек с Северным Каспием в результате заиления и размыва Кубякинского банка нарушила миграционные пути производителей и молоди. В другом исследовании, проведенном в 2019 г., показано, что из-за снижения водности р. Урал карповые рыбы, а именно сазан, не имели возможности для нереста в поймах и заливных лугах реки. Отлов производителей для нужд искусственного воспроизводства показал, что нерестовая часть популяции сазана на тот момент состояла из особей в возрасте от 5 до 12 лет [Туменов и др., 2020].

Влияние *M. leidy* на осетровых. Поскольку под воздействием *M. leidy* происходят существенные изменения трофических условий обитания молоди и взрослых особей осетровых, то при таком длительном периоде их жизни в морской среде эти процессы не могут не влиять на изменения трофических связей, оказывающих существенное воздействие на рост и половое созревание этих видов. Данные мониторинга показывают, что после 2000 г., с началом широкого распространения *M. leidy*, наблю-

дается постепенное ежегодное уменьшение запасов осетровых. Ранее проведенные модельные исследования показали, что трофические взаимоотношения русского осетра с азово-черноморскими вселенцами из различных таксономических групп (Annelida, Mollusca и Crustacea), например в Северном Каспии, довольно тесно отражаются в их пространственном распределении. Роль чужеродных ракообразных, моллюсков и кольчатых червей в питании севрюги в Северном Каспии в летний период ранее также была показана в специальных исследованиях [Сафаралиев и др., 2013, 2019]. Вместе с тем, начиная с 2000 г., отмечается устойчивая тенденция к сокращению биомассы зообентоса, включая двустворчатых моллюсков и многощетинковых червей. Так, полевые наблюдения в восточной части шельфа Южного Каспия показали, что двустворчатый моллюск рода *Mytilaster*, ранее присутствовавший в значительных количествах (до 52 г/м²), уже к 2002 г. полностью исчез из проб [Полянинова и др., 2003]. Отмечено, что в Северном Каспии потребление двустворчатых моллюсков русским осетром сократилось в среднем в 8–10 раз, а потребление обыкновенной кильки таким хищником, как белуга, – более чем в 12 раз [Полянинова и др., 2003; Молодцова, Полянинова, 2006, 2009; Камакин и др., 2018]. Согласно литературным данным, начиная с 1999 г. наблюдается уменьшение потребления русским осетром и севрюгой моллюсков рода *Mytilaster* и каспийских килек – анчусовидной, обыкновенной и большеглазой [Камакин и др., 2018]. Известно, что до вселения *M. leidy* в Среднем и Южном Каспии каспийские кильки играли важную роль в питании осетровых, составляя до 40% рациона. Причём вне зависимости от сезона высокое содержание килек постоянно наблюдалось в питании русского осетра и севрюги в зимний и весенний периоды (20–40%) [Сафаралиев, 2012; Тихонова, 2014]. Это утверждение дополнительно подтверждается данными многолетней динамики (1988–1998 гг.) [Камакин и др., 2018]. Результаты анализа показали, что доля каспийских килек в рационе русского осетра и севрюги (%)

от массы пищевого комка) в летний период составляли 65 и 40% соответственно. Однако содержание каспийских килек в летнем рационе русского осетра, например в российской части акватории Северного Каспия, в 2003–2007 гг. составляло в среднем 4.5%, а в 2008–2012 гг. – 3.7% [Камакин и др., 2018]. На рис. 3 видно, что интенсивный рост популяций *M. leidy* в 2000–2010 гг. существенно оказал влияние на динамику нерестовых запасов белуги ($\lambda = 0.94$), русского осетра ($\lambda = 0.97$) и севрюги ($\lambda = 0.98$), т.е. в этот период ежегодные средние потери запаса видов составляли 6, 3, 2% соответственно. В период 2011–2020 гг. наблюдается дальнейшее снижение нерестовых запасов севрюги и русского осетра и стабилизация падения белуги на достаточно низком уровне запаса.

Важно отметить, что хотя при проведении сопряженного анализа изменения численности килек и осетровых мы использовали ограниченный набор данных, охватывающий период после вселения гребневика, тем не менее оценки показали на нулевые связи между видами по коэффициенту Хёфдинга D. Это означает что, несмотря на резкое сокращение численности двух видов килек, они продолжают играть определённую роль в питании осетровых. При этом наиболее выраженные связи отмечены между осетровыми и обыкновенной килькой, которая сохраняет доминирующее положение по численности. Наш анализ показал, что после широкого распространения в Каспийском море вселенца – гребневика *M. leidy* наблюдалась тенденция к резкому снижению численности и промысловых запасов осетровых (см. рис. 3). Кроме того, следует отметить, что после массовой гибели анчоусовидной и большеглазой кильки в 2001 г. восстановление их численности при продолжающемся воздействии со стороны *M. leidy* происходит крайне медленно (см. рис. 1).

Из приведённого анализа можно заключить, что постепенное падение промысловых запасов осетровых в 2000–2020 гг. вызвано синергией разных факторов, включая: сокращение доли каспийских килек в рационе питания; потерю нерестовых площадей; нелегальный промысел; снижение численности

зрелой части популяции; ограниченный доступ производителей к местам нереста вследствие изъятия их по пути миграции; снижение качества производителей; сокращение объёмов естественного размножения; невысокую эффективность искусственного выращивания [Иванов, 2001; Ходоревская и др., 2007]. Например, известно, что в предыдущие годы в результате зарегулирования русла р. Волга было потеряно 99% нерестовых площадей белуги, 80% нерестовых площадей осетра и 45% нерестовых площадей севрюги [Барабанов и др., 2024].

Заключение

Анализ многолетних данных мониторинга наглядно показывает, что за последние два десятилетия XXI века ряд ключевых видов рыб утратил своё промысловое значение. Негативное воздействие гребневика *M. leidy* наиболее отчётливо отразилось на рыбах-зоопланктофагах – большеглазой и анчоусовидной кильке, что обусловлено пищевой конкуренцией между этими видами и гребневиком *M. leidy* в Среднем и Южном Каспии. Результаты подтвердили, что резкое снижение нерестовых запасов рыб-бентофагов (воблы и леща) совпадает с периодом (2000–2010 гг.) интенсивного роста численности *M. leidy* в Каспии. В последующее десятилетие (2011–2020 гг.) наблюдается стабилизация запасов этих видов с незначительной тенденцией к росту. В целом результаты анализа позволяют утверждать, что восстановление этих видов рыб зависит от эффективности их естественного воспроизводства, которое определяется гидрологическим режимом крупных впадающих рек – Волга, Урал, Терек и Кура, а также площадью доступных нерестовых, зимовальных и нагульных районов. Вместе с тем наши оценки указывают, что устойчивая численность популяций осетровых Каспийского моря может поддерживаться исключительно за счёт эффективного искусственного воспроизводства с учётом минимизации влияния *M. leidy* и ряда других мероприятий, включающих: усиление контроля за сохранением осетровых на местах их нагула, зимовках и миграционных путях; создание условий для

восстановления заброшенных нерестилищ и размножения производителей в местах сохранившихся естественных нерестилищ; осуществление постоянного выпуска в море жизнестойкой молоди от промышленного воспроизводства в достаточном количестве; минимизацию нелегального вылова.

Финансирование работы

Анализ литературных источников и написание статьи выполнены в рамках государственных заданий ИПЭЭ РАН «Экология и биоразнообразие водных сообществ (№ AAAA-A18-118042490059-5)» и «Фундаментальные основы охраны живой природы и рационального природопользования (№ FFER-2024-0022)».

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием живых организмов в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

Аббаси К., Адели Ю., Сабкьяра Д. Изучение численности и некоторых биологических характеристик пузанков на иранском побережье Каспийского моря в 2002–2003 гг. // Тезисы докладов IX Всероссийской конференции по проблемам рыбопромыслового прогнозирования, 19–21 октября 2004 г., г. Мурманск. Мурманск: ПИНРО, 2004. С. 18–20.

Адели Ю., Аббаси К., Ганинежад Д. Изучение улова и размерно-массовой структуры пузанков на иранском побережье Каспийского моря // Тезисы докладов IX Всероссийской конференции по проблемам ры-

Приложение

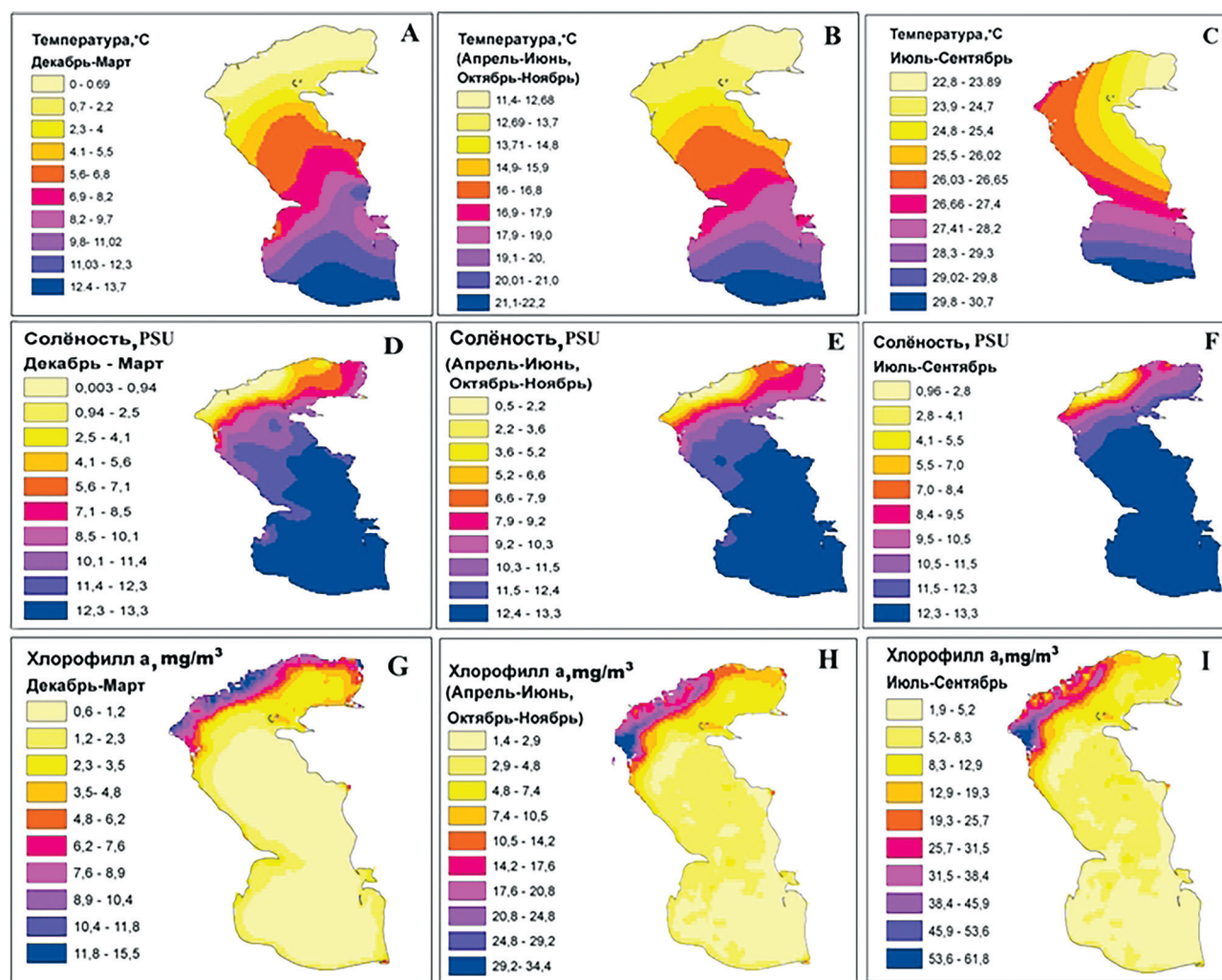


Рис. П1. Карты сезонных изменений ключевых переменных среды в Каспийском море в условиях текущего климата, построенные на основе работы [Matteo et al., 2020].

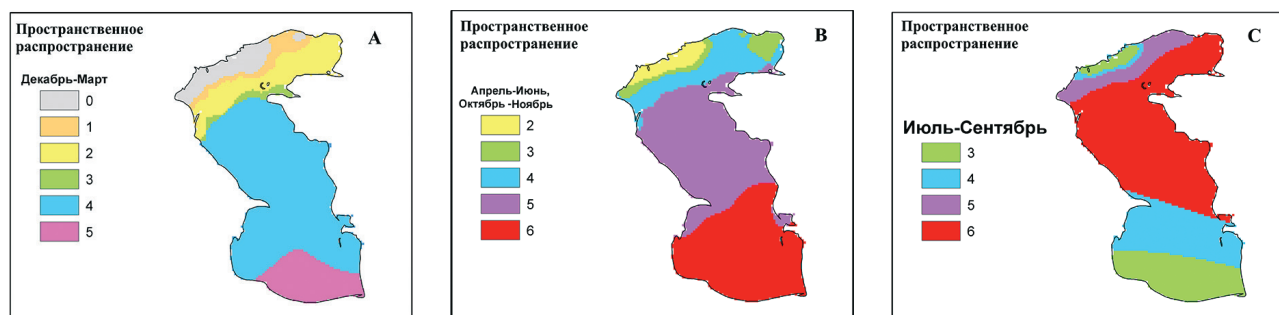


Рис. П2. Карты потенциальных пригодных местообитаний *M. leidyi* в Каспийском море в условиях текущего климата; цифрами обозначены районы: неподходящие для обитания (0, 1, 2, 3); пригодные для выживания (4); размножения (5) и интенсивного размножения (6). Эти карты опубликованы в работе [Петросян и др., 2025].

- бопромыслового прогнозирования, 19–21 октября 2004 г., г. Мурманск. Мурманск: ПИНРО, 2004. 22–23.
- Асейнова А.А. Биологические основы формирования численности обыкновенной кильки в современных условиях Каспия // в сб.: Современное состояние биоресурсов внутренних вод. Мат. докладов I Всероссийской конференции с международным участием: в 2 т. Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН; Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 2011. С. 35–41.
- Барабанов В.В., Белоголова Л.А. История и современное состояние исследований воблы на Каспии // Рыбное хозяйство. 2018. № 2. С. 45–50.
- Барабанов В.В., Власенко С.А., Разинков В.П., Лепилина И.Н., Левашина Н.В., Фомин С.С., Васильченко О.М., Никитин Э.В., Муханова Р.С., Ткач В.Н., Коноплева И.В., Войнова Т.В., Чакалтана-Сепульведа Д.А., Шипулин С.В., Клюкина Е.А., Леонтьев С.Ю. Итоги рыболовства и исследований состояния запасов промысловых видов рыб в Южном рыбохозяйственном районе Волжско-Каспийского рыбохозяйственного бассейна в период 2000–2020 гг. // Труды ВНИРО. 2024. 195 (1). С. 45–60. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2024-195-45-60>
- Бархалов Р.М., Мустафаев А.Р., Шихшабеков М.М. Экологические особенности воспроизводства сазана в Терско-Каспийском рыбохозяйственном подрайоне // Вестник Дагестанского государственного университета. 2014. 6. С. 93–98.
- Власенко А.Д. Влияние водности р. Волги на урожай севрюги // Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоёмах СССР. М.: Наука, 1979а. С. 122–130.
- Власенко А.Д. Оценка величины пополнения запасов волжского осетра за счёт естественного воспроизводства // Осетровое хозяйство в водоёмах СССР. Астрахань: ЦНИОРХ, 1979б. С. 38–40.
- Власенко А.Д., Власенко С.А. Современное состояние и основные проблемы восстановления рыбных ресурсов Волго-Каспийского бассейна // Вопросы рыболовства. 2012. 13. № 4 (52). С. 719–735.
- Воронина Е.А., Рылина О.Н., Карыгина Н.В., Попова Э.С. Экологические и эпизоотические аспекты оценки состояния анчоусовидной кильки (*Clupeonella engrauliformis*) в Каспийском море // Известия Са- марского научного центра Российской академии наук. 2011. 13. 15. С. 1064–1067.
- Елизаренко М.М., Сокольский А.Ф., Абдурахманов Г.М. Биология, экология и трофология обыкновенной кильки *Clupeonella delicatula* Caspia Svetov // Юг России: экология, развитие. 2012. № 1. С. 80–87.
- Иванов В.П. Основные пути сохранения и использования биологических ресурсов Каспийского моря // в кн.: Состояние запасов промысловых объектов на Каспии и их использование. Астрахань: КаспНИРХ, 2001. С. 8–24.
- Иванов В.П., Мажник А.Ю. Рыбное хозяйство Каспийского бассейна. М.: Рыбное хозяйство, 1997. 40 с.
- Инструкции по сбору и первичной обработке материалов водных биоресурсов Каспийского бассейна и среды их обитания / под ред. Г.А. Судакова. Астрахань: КаспНИРХ, 2011. 193 с.
- Камакин А.М., Чиженкова О.А., Зайцев В.Ф. Влияние *Mnemiopsis leidyi* на некоторые трофические звенья Каспийского моря // Юг России: экология, развитие. 2010. 5 (2). С. 67–74. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2010-2-67-74>
- Камакин А.М., Зайцев В.Ф. Закономерности многолетней и межсезонной динамики популяции гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Каспийском море // Юг России: экология, развитие. 2012. № 1. С. 96–103.
- Камакин А.М., Ходоревская Р.П. Влияние популяции вселенца *Mnemiopsis leidyi* А. Agassiz, 1865 на рыбное население Каспийского моря // Биология внутренних вод. 2018. 2. С. 51–56.
- Камакин А.М., Ходоревская Р.П., Парицкий Ю.А. Влияние нового вселенца гребневика *Mnemiopsis leidyi* (А. Agassiz, 1865) на основные звенья экосистемы Каспийского моря // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2018. № 1. С. 35–48.
- Катунин Д.Н., Голубов Б.Н., Кашин Д.В. Импульс гидровулканизма на Дербентской котловине в Среднем Каспии как возможный фактор массовой гибели анчоусовидной и большеглазой кильки весной 2001 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Итоги научно-исследовательских работ за 2001 г. Астрахань: КаспНИРХ, 2001. С. 41–55.
- Коробочкина З.С. Основные этапы развития промысла осетровых в Каспийском бассейне // Труды ВНИРО. Т. 52, Сб. 1, 1964. С. 59–86.

- Лукьяненко В.И. Влияние загрязнения на условия обитания, нагула и воспроизводства волго-каспийских осетровых // Осетровое хозяйство в водоёмах СССР. Астрахань: Волга, 1989. С. 198–202.
- Молодцова А.А., Полянинова А.А. Питание осетра, севрюги и белуги в Каспийском море // Вопросы рыболовства. 2009. Т. 10, № 4 (40). С. 718–740.
- Молодцова А.И., Полянинова А.А. Питание осетровых рыб в Каспийском море в 2005 году // Рыбохозяйственные исследования на Каспии: результаты НИР за 2005 г. Астрахань: КаспНИРХ, 2006. С. 133–140.
- Петросян В.Г., Рубан Г.И., Барабанов В.В., Дергунова Н.Н., Осипов Ф.А. Модели пространственного распространения гребневика *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 в Каспийском море в условиях текущего и будущего климата // Российский журнал биологических инвазий. 2025. Т. 18, № 2. С. 116–135.
- Полянинова А.А., Татаринцева Т.А., Терлецкая О.В., Тиненкова Д.Х., Петренко Е.Л., Кочнева Л.А. Гидробиологическая обстановка в Среднем и Южном Каспии при биологической инвазии водоёма гребневиком *Mnemiopsis leidyi* // Рыбохозяйственные исследования на Каспии: результаты НИР за 2002 г. Астрахань: КаспНИРХ, 2003. С. 121–134.
- Промысловые рыбы России: в 2 т. / под ред. О.Ф. Гриценко, А.Н. Котляра и Б.Н. Котенёва. М.: ВНИРО, 2016. Т. 1. 656 с.
- Разинков В.П., Парицкий Ю.А., А. В. Михайлова А.В., Хурсанов А.С., Грозеску Ю.Н. Состояние запасов, факторы внешней среды и эффективность воспроизводства популяции анчоусовидной кильки (*Clupeonella engrauliformis* Borodin) в современных условиях // Рыбное хозяйство. 2021. № 6. С. 76–79.
- Разинков В.П., Парицкий Ю.А., Грозеску Ю.Н. Биология и современное состояние запасов анчоусовидной кильки (*Clupeonella engrauliformis* Borodin) // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2020. № 2. С. 45–49.
- Рубан Г.И., Ходоревская Р.П., Шатуновский М.И. Антропогенные и климатические факторы снижения воспроизводства популяций белуги *Huso huso*, русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* и севрюги *A. stellatus* Волго-Каспийского бассейна // Вопросы рыболовства. 2017. Т. 18, №1, С. 1–14.
- Рубан Г.И., Ходоревская Р.П., Шатуновский М.И. Динамика популяций белуги, русского осетра и севрюги в условиях запрета их коммерческого лова в Волго-Каспийском бассейне // Вопросы рыболовства. 2015. Т. 16, № 3. С. 269–277.
- Сафаралиев И.А. Современное состояние запасов, распределение и качественная структура севрюги *Acipenser stellatus* каспийской популяции // Вопросы рыболовства. 2012. Т. 13. 4 (52). С. 841–854.
- Сафаралиев И.А., Коноплева И.В., Смирнова Л.В. Летнее распределение русского осетра и севрюги в зависимости от кормовых организмов на пастбищах Каспийского моря // Рыбное хозяйство. 2013. № 5. С. 85–89.
- Сафаралиев И.А., Рубан Г.И., Булгакова Т.И. Каспийская севрюга: распределение, оценка запаса и сценарии восстановления волжской популяции. М.: ВНИРО, 2019. 154 с.
- Седов С.И., Парицкий Ю.А., Колосюк Г.Г. Состояние запасов тюльки в Среднем и Южном Каспии и прогноз их добычи на 2003 г. // в. кн.: Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Итоги научно-исследовательских работ за 2001 г. Астрахань: КаспНИРХ, 2002. С. 336–340.
- Сокольский А.Ф. К вопросу о запрете вылова воблы (*Rutilus rutilus caspicus*) в Волго-Каспийском рыбопромысловом районе // Рыбное хозяйство. 2024. № 5. С. 68–73. <https://doi.org/10.36038/0131-6184-2024-5-68-73>
- Тихонова Э.Ю. Особенности питания русского и персидского осетра в Северном Каспии // Рыбохозяйственные водоёмы России – фундаментальные и прикладные исследования: мат. Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию ГосНИОРХ. СПб.: ГосНИОРХ, 2014. С. 738–743.
- Туменов А.Н., Сариев Б.Т., Бакиев С.С. Анализ нерестовой популяции сазана в нижнем течении реки Урал в границах Западно-Казахстанской области. Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2020. 6. <https://doi.org/10.33920/sel-09-2006-06>
- Устарбекова Д.А. Некоторые особенности биологии анчоусовидной кильки *Clupeonella engrauliformis* (Borodin, 1904) в Каспийском море // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство. 2014. № 4. С. 23–30.
- Ходоревская Р.П., Рубан Г.И., Павлов Д.С. Поведение, миграции, распределение и запасы осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2007. 242 с.
- Ходоревская Р.П. Формирование запасов нерестовых частей популяций осетровых, мигрирующих в р. Волгу // Биологические ресурсы Каспийского моря (тезисы международной конференции). Астрахань, 1992. С. 445–448.
- Шакирова Ф.М. Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1865) в прибрежных водах восточного Каспия (Туркменский сектор) // Российский журнал биологических инвазий 2011. № 4. С.88–97. [Shakirova, F.M. Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1865) in the coastal water of the east Caspian Sea (Turkmen sector). Russian Journal of Biological Invasions. 2012. 3. 58–63. <https://doi.org/10.1134/S2075111712010110>]
- Шорьгин А.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 1952. 267 с.
- Daskalov G.M., Mamedov E.V. Integrated fisheries assessment and possible causes for the collapse of anchovy kila in the Caspian Sea// ICES Journal of Marine Science. 2007. 64. P. 503–511.
- Hoefding W.A Non-Parametric Test of Independence // Annals of Mathematical Statistics. 1948. 19 (4) P. 546–557. <https://doi.org/10.1214/aoms/1177730150>
- Ivanov V.I., Kamakim A.M., Ushivtzev V.B., Shiganova T., Zhukova O., Aladin N., Wilson S.I., Harbison G.R., Dumont H.J. Invasion of Caspian Sea by the comb

- jellyfish *M. leidyi* (Ctenophora) // Biological Invasions. 2000. 2. P. 255–258.
- Matteo L., Thomas W., Niels R. Data S1. Caspian Sea environmental variables: an extension of the Bio-ORACLE ocean data set. Figshare. 2020. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.9980954.v1> (accessed on 9 July 2020).
- Posit team (2023). RStudio: Integrated Development Environment for R. Posit Software, PBC, Boston, MA. <http://www.posit.co/> (accessed on 9 July 2023).
- Roohi A., Kideys, A.E., Sajjadi, A. et al. Changes in biodiversity of phytoplankton, zooplankton, fishes and macrobenthos in the Southern Caspian Sea after the invasion of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* // Biological Invasions. 2010. 12. P. 2343–2361. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9648-4>
- Shiganova T.A., Dumont H., Sokolsky A.F., Kamakin A.M., Tinenkova D., Kurasheva E.K. Population dynamics of *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea, and effects on the Caspian ecosystem // Aquatic Invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean Seas, Nato Science Series: IV: Earth and Environmental Sciences [Eds. by Dumont H.T., Shiganova T.A., Niermann U.]. 2004. P. 71–111.
- Shiganova T.A., Kamakin, A.M., Pautova, L.A., Kazmin, Roohi A, A.S., Dumont, H.J., An impact of non-native species invasions on the Caspian Sea biota (Chapter 2) // Advances in Marine biology. 2023. P. 70–147. <https://doi.org/10.1016/bs.amb.2023b.01.002>
- Zar J.H. *Biostatistical analysis*, 5th Edn., Prentice-Hall/Pearson: Upper Saddle River, N.J., USA. 2010. 944 p.

POPULATION DYNAMICS OF COMMERCIAL FISHES IN THE CASPIAN SEA AFTER THE INTRODUCTION OF THE CTENOPHORE *MNEMIOPSIS LEIDYI* A. AGASSIZ, 1865

© 2025 Ruban G. I.^a, Barabanov V.V.^b, Dergunova N.N.^a, Osipov F.A.^a, Petrosyan V.G.^{a*}

^a A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071, Russia;

^b Volga-Caspian branch of the All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, «VNIRO»
(«CaspNIRKh»), Astrakhan, 414056, Russia
e-mail: *petrosyan@sevin.ru

Based on long-term monitoring data, we analyzed the population dynamics of commercial marine, anadromous, and semi-anadromous fish species in the Caspian Sea after the introduction of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865. It was shown that the negative impact of *M. leidyi* had a particularly strong effect on two endemic species – big-eye (*Clupeonella grimmi*) and anchovy (*C. engrauliformis*) kilkas, due to food competition with the ctenophore in the Middle and Southern Caspian Sea. After the introduction of *M. leidyi* in 1999, the average annual spawning stocks of anchovy kilka decreased by a factor of four, and that of big-eye kilka by a factor of 46. It was found that a significant decrease in the average annual spawning stocks of benthophagous fish (roach and bream) in the period 2000–2010 coincides with a rapid increase in *M. leidyi* abundance in the Caspian Sea. Between 2011 and 2020, the average annual stocks of these species stabilized, showing a slight upward trend. In contrast to zooplanktophagous and benthophagous fish, sturgeons (Russian sturgeon, starred sturgeon, beluga) exhibited a continuous decline in their spawning stocks, primarily due to the deterioration in diet quality, loss of spawning grounds, reduction in natural reproduction, low efficiency of artificial breeding and illegal fishing. The average annual spawning stock between 2000 and 2020 was 2% for beluga, 7% for Russian sturgeon, and 10% for starred sturgeon. Among sturgeon species, only the beluga demonstrated stabilization of spawning stock, albeit at a low level. Monitoring data for 1980–2020 confirmed that, due to the biological characteristics of the common sprat, *M. leidyi* has not had a significant impact on its population: after the introduction of the ctenophore, the annual stock increase was 2.23%, compared to 0.8% before its introduction. The analysis also showed no influence of *M. leidyi* on the dynamics of commercial carp stocks, as the mean annual stock of this species did not differ across the various time periods, including the period of rapid growth in *M. leidyi* abundance in the Caspian Sea.

Keywords: invader, ctenophore, zooplankton, sturgeon, kilka, benthophagous fish, ecosystem.