

УДК 597.08.591.

АНТРОПОГЕННЫЕ И КЛИМАТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СНИЖЕНИЯ ВОСПРОИЗВОДСТВА ПОПУЛЯЦИЙ БЕЛУГИ *HUSO HUSO*, РУССКОГО ОСЕТРА *ACIPENSER GUELLENSTAEDTII* И СЕВРЮГИ *A. STELLATUS* ВОЛГО-КАСПИЙСКОГО БАССЕЙНА

© 2017 г. Г.И. Рубан, Р.П. Ходоревская*, М.И. Шатуновский

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071

*Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства, Астрахань, 414056

E-mail: georgii-ruban@mail.ru

Поступила в редакцию 12.10.2016 г.

На основании собственных и литературных данных проведен комплексный анализ влияния климатических и антропогенных факторов (многолетних колебаний уровня Каспийского моря, сокращения и внутригодового перераспределения стока реки Волга, сокращения миграционных путей анадромных видов осетровых рыб в результате строительства плотин, загрязнения токсикантами нижнего течения Волги, северной и средней частей Каспийского моря, интенсивного нелегального селективного промысла) на масштабы естественного воспроизводства белуги, русского осетра и севрюги Волго-Каспийского бассейна за последние 60 лет. В отдельные периоды времени выделены ведущие факторы снижения уровня естественного воспроизводства исследованных видов.

Ключевые слова: белуга *Huso huso*, русский осетр *Acipenser gueldenstaedtii*, севрюга *A. stellatus*, естественное воспроизводство, Волго-Каспийский бассейн.

ВВЕДЕНИЕ

Масштабы естественного воспроизводства осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна во второй половине XX и начале XXI вв. варьировали в широких пределах, демонстрируя общую тенденцию к сокращению. Это было связано с многофакторным влиянием климатических (общая водность Волжского бассейна, колебания уровня Каспийского моря и его солености в зависимости от пресного стока) и антропогенных факторов (сокращение пресного стока и отклонение годовой динамики стока Волги от естественной, сокращение площади нерестилищ и миграционных путей вследствие строительства плотин, чрезмерная промысловая нагрузка на популяции, влияние загрязнения воды на процессы гонадо- и гаметогенеза и раннее развитие молоди др.).

Цель настоящей работы — комплексный анализ влияния климатических и

антропогенных факторов на естественное воспроизводство белуги, русского осетра и севрюги — наиболее хозяйственно ценных видов осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе помимо собственных использованы и литературные данные по численности скатывающихся с нерестилищ личинок осетровых в р. Волга, собранные в ходе съемок планктонными сетями в Волге; результаты гистологических исследований нарушений гамето- и гонадогенеза производителей белуги, русского осетра и севрюги, отлавливаемых в Волге для осетровых рыбободных заводов; сведения о численности половозрелых особей белуги, русского осетра и севрюги, полученные в ходе траловых съемок в море, а также данные о количестве

производителей исследуемых видов, заходящих на нерест в Волгу, полученные на экспериментальных неводных тонях КаспНИРХ. Методы определения численности молоди и взрослых особей, а также гистологической обработки гонад исследованных видов осетровых рыб описаны в ряде работ (Акимова и др., 2005; Khodorevskaya et al., 2009; Власенко и др., 2012; Ruban et al., 2015).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Зарегулирование стока Волги плотинами, начавшееся в конце 1930-х гг., сократило естественное воспроизводство осетровых во много раз. После строительства Волгоградской (1958 г.) и Саратовской (1971 г.) плотин естественное размножение анадромных видов осетровых сохранилось лишь в нижнем течении на участке Волги от Волгоградской плотины до дельты реки. Площадь нерестилищ осетровых на этом участке достигает 372,1 га, включая 123,7 га заливаемых в весенний паводок и 248,4 га русловых галечниковых гряд. В результате строительства плотин все нерестилища озимых рас проходных осетровых были утрачены (рис. 1). Нерестилища озимой и яровой рас белуги были утрачены полностью, 80% нерестилищ яровой расы русского осетра и 60% нерестилищ этой расы севрюги также были утрачены (Власенко, 1982).

Строительство Волгоградской плотины, отрезавшей нерестилища озимых рас русского осетра и белуги, которые преобладали по численности, вызвало в 1960–1980 гг. переполнение нерестилищ, сохранившихся ниже нее. В результате плотность отложенной икры на единицу площади нерестилищ чрезмерно увеличилась, существенно повысив ее смертность и сократив эффективность размножения (Власенко, 1979а, б). Для естественного размножения яровых форм новые условия были относительно благоприятны, но интенсивность их изъятия речным промыслом превышала пополнение. В результате запасы и уловы этих рас со временем уменьшались (Khodorevskaya et al., 2009).

После остановки в 1985 г. рыбоподъемника на Волгоградской плотине протяженность миграционного пути производителей русского осетра сократилась почти в пять раз (с 3500 до 750 км), у севрюги — в два–три раза, а у белуги — более чем в восемь раз (рис. 1). До строительства плотин продолжительность покатной миграции молоди белуги и севрюги составляла около 4–7 месяцев, а у русского осетра — до 4 лет. Масса тела мальков белуги при скате в Каспийское море достигала 400–1200, у русского осетра — 200–5000, у севрюги — 100–250 г. (Khodorevskaya et al., 2009).

Каскады плотин коренным образом изменили динамику речного стока в низовьях Волги. Произошло резкое сокращение весеннего паводка и увеличение зимнего паводка по объему воды и продолжительности. Сокращение длительности и высоты весеннего половодья привело к следующим последствиям: 1) к уменьшению нерестовых площадей осетровых, 2) гибели икры и производителей на нерестилищах, 3) совмещению сроков нереста и мест икрометания разных видов рыб, 4) сокращению сроков пребывания молоди на местах откорма, в связи с чем она преждевременно скатывается с нерестилищ. Было показано, что снижение речного стока со 120 до 88 км³ уменьшило количество скатывающихся личинок белуги в 3,5 раза (Власенко и др., 2012).

В результате интенсивных зимних сбросов воды через Волгоградскую плотину нарушаются условия зимовки производителей осетровых в Волге, которые вынуждены затрачивать много энергии на преодоление потока сбрасываемой через плотину воды. Вследствие этого у 30% самок русского осетра и 15% самок белуги наблюдалась резорбция икры. Такие производители весной не могут отнереститься (Алтуфьев и др., 1984).

Нелегальный и неучтенный вылов. Численность осетровых после максимума, достигнутого в конце 1970-х — начале 1980-х гг., снижалась (Khodorevskaya et al., 2009), особенно начиная с 1991 г., и сопровождалась увеличением доли нелегального

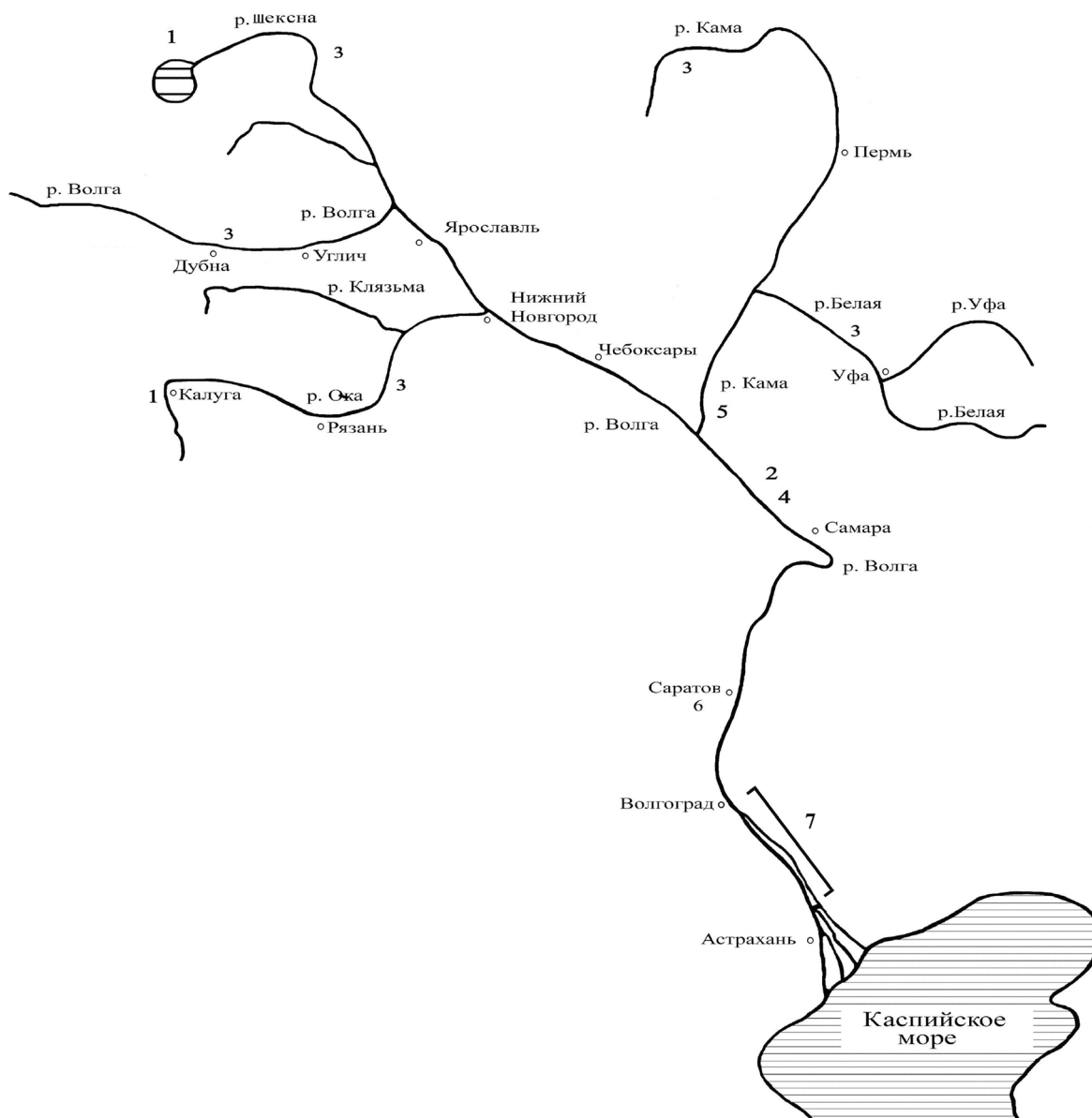


Рис. 1. Верхние границы нерестовых ареалов различных видов и рас осетровых в р. Волга до строительства плотин: 1, 2 — белуга, соответственно озимая и яровая раса; 3, 4 — русский осетр, соответственно озимая и яровая раса; 5, 6 — севрюга, соответственно озимая и яровая раса; 7 — участок реки, где после строительства плотин сохранились нерестилища всех сезонных рас белуги, русского осетра и севрюги.

вылова. Если нелегальный вылов русского осетра в российских водах в 1989–1992 гг. превышал официальный вылов в 1,2 раза, то в 1993–1996 гг. — уже в 3 раза, а в 1998 г. — в 12 раз (Зыкова и др., 2000). В период запрета промысла белуги в 2010 и 2011 гг. нелегальный вылов превышал легальный в 76 и 127 раз соответственно (Ходоревская, Калмыков, 2012). В 1999–2004 гг. общий неле-

гальный вылов белуги, русского осетра и севрюги превышал суммарный легальный вылов в 35 раз (Бобырев и др., 2009) и был близок к максимальным величинам промысловых уловов в 1978–1988 гг. В связи со снижением численности популяции белуги коммерческий промысел этого вида в Волго-Каспийском бассейне был запрещен в 2000 г., а русского осетра и севрюги — в 2005 г.

Загрязнение воды наряду с гидро-строительством является важным фактором антропогенной трансформации экосистемы Волго-Каспийского бассейна. С 1983 по 1998 гг. в волжской воде увеличились средние концентрации тяжелых металлов: меди — в 11,5 раза, цинка — в 9,8 раза, свинца — в 5,6 раза, кадмия — в 4,9 раза; в летние месяцы содержание цинка и меди превышало предельно допустимые концентрации (ПДК) в 3–7 раз (Андреев и др., 1989). В 1990-е гг. в районе нерестилищ осетровых в низовьях Волги содержание железа и меди в воде превышало ПДК в 5–8 раз (Макарова, 2000). В 1999 г. уровень загрязнения воды отдельными металлами несколько снизился. У белуги, русского осетра и севрюги наибольшие уровни кумуляции металлов были отмечены в печени, почках, селезенке. Высокое содержание цинка было обнаружено в туловищной почке (325,54 мг/кг), а наименьшее — в гонадах (48,34 мг/кг) и мышцах (37,55 мг/кг). Максимальное количество меди (66,95 мг/кг сухого вещества) обнаружено в селезенке (Зайцев и др., 2000).

Воды дельты Волги в 1990-е гг. характеризовались как сильно загрязненные (Курочкина и др., 1997). Наибольшее количество нефтепродуктов здесь было зарегистрировано в 1988–1989 гг.; с середины 1990-х гг. их концентрация достигла фоновых значений и не превышала 2–6 ПДК (Хорошко и др., 1997). В 2011 г. воды северной части Каспийского моря характеризовались высокой концентрацией экстрагируемых нефтяных углеводородов, их содержание в донных отложениях в 2012 г. тоже было повышенным (Карыгина, 2013). Наибольшему загрязнению нефтепродуктами подвержена средняя часть Каспийского моря и особенно ее западный район — основное место зимовки и нагула белуги и русского осетра. Здесь превышение ПДК нефтепродуктов составляло в среднем более чем в 7 раз (от 1 до 57) (Рылина и др., 2012; Карыгина, 2013). В этой части моря наблюдалось также высокое содержание железа, аккумулирующегося в жабрах осетровых рыб (Костров, Панарин, 1997).

Вторая половина 1980-х гг. характеризовалась повышенным содержанием хлорорганических пестицидов (ХОП) в организмах осетровых. В море у 66,6% особей концентрация ХОП в гонадах превышала ПДК от 2 до 55 раз. Под плотиной Волгоградской ГЭС концентрация дихлордифенилтрихлорметилметана (ДДТ) в гонадах в 5 раз превышала показатели накопления хлорорганических соединений у рыб в море (Романов, 2000).

У осетровых наиболее чувствительны к воздействию сырой нефти и минеральных удобрений половые клетки и особи ранних стадий развития — эмбрионы и личинки (Миронов, 1973; Крючков, 1989; Джавадова, 1992; Гвозденко и др., 1997а, б; Магеромов, 1997; Черкесова и др., 2002).

Приведенные выше данные о загрязнении Волго-Каспийского бассейна в значительной мере объясняют динамику нарушений гамето- и гонадогенеза у осетровых, мигрирующих на нерест в Волгу и нагуливающих в Каспийском море.

Влияние уровня Каспийского моря и колебаний кормовой базы на условия нагула осетровых. В связи с особенностями геоморфологического строения изменения уровня Каспийского моря остро ощущаются в северной, наиболее важной для нагула этих видов, части моря, так как они сильно влияют на кормовую базу осетровых. Снижение уровня воды приводит к сокращению площади нагула осетровых, зарастанию мелководий жесткой растительностью, повышению солености, изменению состава и биомассы кормовых организмов; повышение уровня воды приводит к обратным процессам. В 1935–2002 гг. донные сообщества северной части Каспийского моря претерпевали значительные качественные и количественные изменения, обусловленные динамикой объема половодья, уровня режима и солености моря. Была обнаружена положительная корреляция между биомассой бентоса (1978–2002 гг.) и величиной весеннего половодья, уровнем моря и соленостью воды (Малиновская, Зинченко, 2010а).

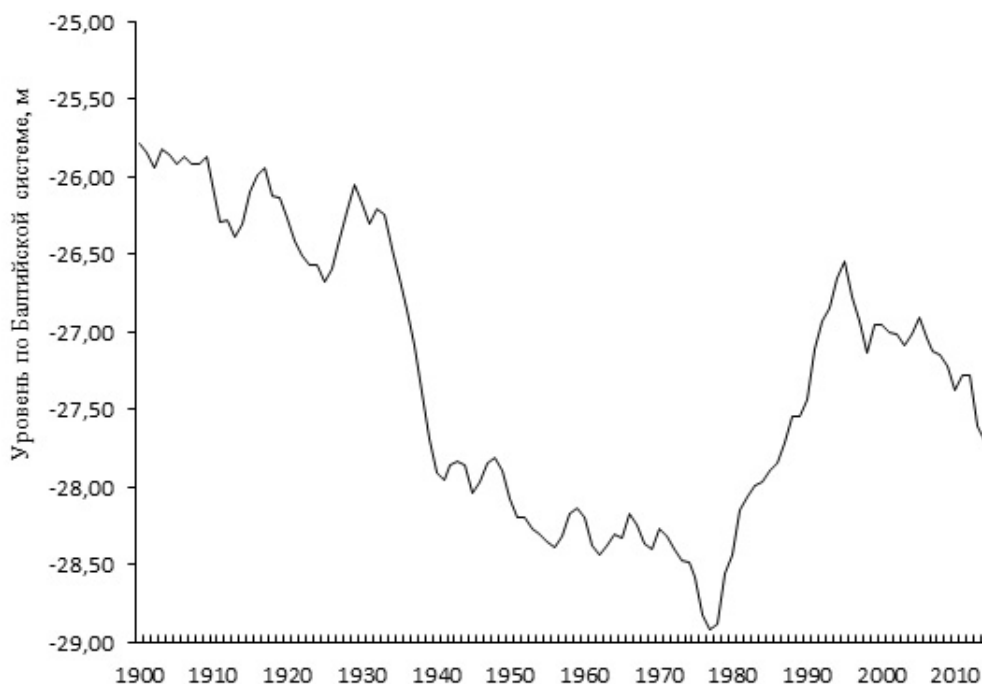


Рис. 2. Колебания уровня Каспийского моря (в среднем $-27,28$ м) в разные годы (Катунин, 2014).

В первые годы после зарегулирования Волги (1957–1962 гг.) наблюдалось снижение уровня Каспийского моря (рис. 2) (Катунин, 1986), широкое расселение в море интродуцированных многощетинковых червей *Hediste diversicolor*, а также двусторчатых моллюсков *Abra ovata* и *Mitilaster lineatus*. Общая биомасса зообентоса возросла в 3 раза ($71,5$ г/м²) по сравнению с 1941–1956 гг. (Малиновская, Зинченко, 2010а). Последующее снижение уровня Каспийского моря в 1963–1977 гг. до минимальной отметки ($-28,9$ м по Балтийской системе, БС) (рис. 2) привело к ухудшению условий обитания рыб в северной части Каспийского моря вследствие зарастания мелководья жесткой и мягкой растительностью, сокращения площадей нагула на 10 тыс. км², повышения минерализации вод (Катунин, 2014). Повышение средней солености вод северного Каспия до 11‰ способствовало развитию видов морского комплекса с преобладанием вселенцев *Abra ovata*, *Cerastodrema lamarcki*, *Mitilaster lineatus*, *Hediste diversicolor*. Биомасса ракообразных, каспийских полихет и личинок хирономид снизилась по сравнению

с 1957–1962 гг. Общая биомасса донных беспозвоночных в 1963–1977 гг. снизилась до $53,4$ г/м² (Малиновская, Зинченко, 2010а). В результате этих изменений к 1978 г. в северной части Каспийского моря резко сократилось количество молоди и половозрелых особей русского осетра, севрюги и белуги вследствие их перераспределения из северных районов моря в его среднюю и южную части (Пироговский, 1981а, б; Каспийское море ..., 1989).

Подъем уровня Каспийского моря, начавшийся в 1978 г., привел к уменьшению средней солености северной части Каспийского моря до $5,25$ ‰ (Панин и др., 2005) и сопровождался большими колебаниями средней биомассы бентоса (от $27,3$ г/м² в 1996 г. до $128,2$ г/м² в 1989 г.) в основном за счет инвазийных видов моллюсков (до 80% биомассы всего бентоса). Средняя биомасса хирономид в северной части Каспийского моря в 1981–1984 гг. возросла до $1,32$ г/м² (Малиновская, Зинченко, 2010а). Биомасса общего бентоса с 1986 по 1990 г. возросла примерно в 3 раза (Смирнова, 2000).

В период снижения уровня моря в 1989–1995 гг. запасы *Hediste diversicolor* в северной части Каспийского моря снизились с 153,5 до 2,6 тыс. т (Малиновская, Зинченко, 2010б). Начиная с 2001 г. в северной части Каспийского моря значительно снизилась численность моллюсков из-за сокращения доли их молоди (Малиновская, 2003). В структуре зоопланктонных сообществ в 2001–2002 гг. численность велигеров моллюсков сократилась более чем в 4,5 раза (Ардабьева и др., 2003) преимущественно вследствие расселения в Каспийском море активно их выедающего гребневника *Mnemiopsis leidyi* (Камакин, Студинкина, 2003). Снижению продуктивности донных сообществ северной части Каспийского моря также способствовало загрязнение вод различными поллютантами (Панин и др., 2005).

Численность и биомасса нерестовых частей популяций осетровых. Биомасса нерестовой части волжской популяции белуги уменьшилась почти в 10 раз (с 2,6 тыс. т в 1961–1965 гг. до 0,28 тыс. т — в 1996–2002 гг.), а численность — с 26 до 2,8 тыс. экз. (табл. 1).

После введения запрета морского промысла в 1962 г. численность и биомасса нерестовой части волжской популяции русского осетра возросли более чем в 3 раза к 1976–1980 гг., а позднее уменьшились (табл. 1). Численность нерестовой части популяции русского осетра с 1976–1980 по 1998–2002 гг. снизилась в 27 раз (табл. 1). Численность нерестовой части популяции севрюги с 1986 по 1997 гг. сократилась в 6,7 раза (табл. 1). Это привело к уменьшению количества производителей, пропускаемых на нерестилища, которые сохранились после зарегулирования стока Волги. Динамика численности пропущенных на нерестилища производителей белуги, русского осетра и севрюги сходна с динамикой численности нерестовых частей их популяций (табл. 2).

Изменение соотношения полов в нерестовой части популяций. Катастрофическое снижение общей численности осетровых и численности нерестовых частей их популяций обусловлено, как было отмечено выше, нелегальным выловом, воздействие которого усугубляется его селективностью. Вследствие этого в нерестовой части попу-

Таблица 1. Динамика биомассы и численности нерестовых частей популяций осетровых в Волге (Khodorevskaya et al., 2009)

Годы	Биомасса, тыс. т			Численность, тыс. экз.		
	Белуга	Русский осетр	Севрюга	Белуга	Русский осетр	Севрюга
1961–1965	2,60	13,2	5,3	26,0	860,3	535,4
1966–1970	2,60	22,2	5,3	26,0	1569,9	538,7
1971–1975	2,00	30,4	4,2	20,7	1983,3	490,0
1976–1980	1,60	45,2	5,1	16,6	2743,0	572,2
1981–1985	1,00	21,4	5,1	14,6	1072,0	626,3
1986–1990	0,80	16,2	5,9	12,7	717,7	683,1
1991–1995	0,50	7,0	2,9	7,0	354,8	289,2
1996–1997	0,20	1,4	1,0	2,0	102,0	132,0
1998–2002	0,28	2,0	1,0	2,8	105,0	130,0

лянии осетровых отмечено прогрессирующее омоложение производителей, приводящее к преобладанию впервые нерестующих особей, что не свойственно этим длинноцикловым видам. Кроме этого доля самок в нерестовой части популяции у белуги снизилась почти в 3 раза: с 46,4 до 16,8% соответственно в 1975–1980 и 2006–2010 гг., у русского осетра – в 5 раз: с 48,6 до 9,2%, у севрюги – в 6 раз: с 47 до 8% (табл. 3).

Плодовитость. Известно, что абсолютная индивидуальная плодовитость рыб положительно коррелирует с возрастом и размером самок. У русского осетра омоложение нерестовой части популяции в 1991–2005 гг. также сопряжено со снижением средней абсолютной индивидуальной плодовитости (табл. 3). Кроме того, как видно на рис. 3, если в 1977–1985 гг. плодовитость одноразмерных самок оставалась практически посто-

Таблица 2. Среднее количество производителей осетровых, пропущенных на нерестилища нижней Волги за год, тыс. экз. (по Khodorevskaya et al., 2009)

Годы	Русский осетр	Севрюга	Белуга
1962–1965	401,0	68,3	н/д
1966–1970	1192,0	133,9	н/д
1971–1975	1444,0	108,7	1,2
1976–1980	2053,0	177,4	2,7
1981–1985	582,0	176,6	2,4
1986–1990	322,0	230,0	2,6
1991–1995	214,2	126,9	2,0
1996–1997	57,4	58,3	0,4
1998–2002	59,0	50,0	0,7

Примечание. Здесь и в табл. 3, 4: н/д – нет данных.

Таблица 3. Средний возраст (T , лет), средняя абсолютная плодовитость (F , тыс. икринок) производителей русского осетра и севрюги, мигрирующих в Волгу, и доля самок среди них (R , %)

Годы	Русский осетр			Севрюга	
	R	T	F	R	T
1986–1990	48,0	20,1	309,44	42,2	13,8
1991–1995	44,4	19,9	341,46	43,6	13,6
1996–2000	24,9	16,2	251,62	18,9	11,4
2001–2005	16,5	15,8	206,8*	18,5	11,5
2006–2010	9,0	14,8	н/д	10,7	10,6
2011–2012	12,3	14,3	н/д	8,9	9,2

Примечание. По: Довгопол, Озерянская, 1994; Журавлева, Иванова, 2010; Журавлева, 2012; Ходоревская, Калмыков, 2012; Сафаралиев, 2012, 2013; Коноплева, Иванова, 2013; *данные за 2001–2004 гг.

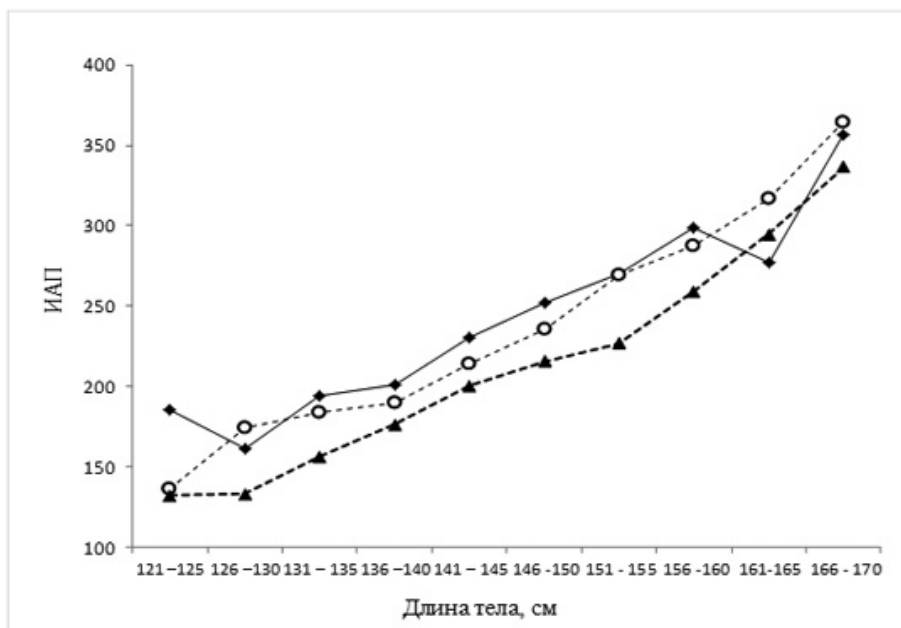


Рис. 3. Средние значения индивидуальной абсолютной плодовитости (ИАП, тыс. икринок) одно-размерных самок русского осетра в: (◆) – 1977, (○) – 1984–1985, (▲) – 1998–2002 гг. (Журавлева, 2012).

Таблица 4. Численность личинок осетровых, скатывающихся с сохранившихся нерестилищ Волги, млн экз. (Khodorevskaya et al., 2009; Власенко и др., 2012)

Годы	Объем весеннего половодья, км ³	Белуга	Русский осетр	Севрюга
1966–1970	110,1	н/д	1815,10	3306,0
1971–1975	90,2	н/д	1459,50	2245,3
1976–1980	90,2	16,20	1382,20	4218,3
1981–1985	96,7	35,83	851,40	2467,6
1986–1990	114,8	16,55	1380,90	2306,8
1991–1995	131,1	18,20	230,80	1734,6
1996–2000	106,3	5,28	156,55	624,5
2001–2005	120,4	7,28	139,95	813,4
2006–2010	96,5	0,31	52,20	184,7

янной, то в 1998–2002 гг. она существенно снизилась. Приведенные выше данные свидетельствуют о быстром снижении потенциала воспроизводства осетровых в связи с уменьшением общей численности заходящих на нерест в Волгу производителей, доли самок в нерестовой части популяции и их средней плодовитости. Так, используя данные табл. 2

и 3, можно подсчитать, что если в период 1991–1995 гг. самками русского осетра могло быть отложено около 32444 млн икринок, то в период 2001–2005 гг. – всего 2013 млн икринок, т.е. почти в 16 раз меньше.

Масштабы естественного воспроизводства рассматриваемых видов осетровых зависят не только от площади доступ-

ных нерестилищ, определяемой объемом весеннего паводка (попуском воды через Волгоградскую плотину), но и от количества производителей. По нашим данным, при достаточно высокой численности производителей до 1990 г. связь количества скатывающихся личинок с объемом весеннего половодья хорошо заметна (табл. 4). Общее снижение численности осетровых, сокращение доли самок в нерестовой части популяции, омоложение производителей, идущих на нерест, — все это начиная с 1991 г. привело к резкому сокращению естественного воспроизводства (Рубан и др., 2015; табл. 4). При этом после 1991 г. связь количества скатывающихся личинок с объемом весеннего половодья практически не прослеживается (табл. 4), что свидетельствует о малой заполняемости оставшихся нерестилищ производителями.

Масштабы естественного воспроизводства осетровых, оцениваемые по количеству скатывающихся личинок с оставшихся нерестилищ, до 1976–1985 гг. оставались на относительно высоком уровне (табл. 4). Это было обусловлено большой долей генераций производителей, появившихся до зарегулирования нижней Волги. Несмотря на запрет промысла белуги с 2000 г., количество ее личинок, скатывающихся с оставшихся нерестилищ, неуклонно снижалось и начиная с 2009 г. скат молодежи белуги с нерестилищ перестали регистрировать, что свидетельствует о фактическом прекращении ее естественного воспроизводства в Волге. Запрет промысла русского осетра и севрюги в 2005 г. не привел к увеличению их естественного воспроизводства на Волге. С 2005 по 2011 гг. количество скатывающихся с нерестилищ личинок осетра и севрюги сократилось в 5 и 11 раз соответственно (Khodorevskaya et al., 2009; Власенко и др., 2012; Рубан и др., 2015). При наблюдающемся темпе снижения уровня естественного воспроизводства русского осетра и севрюги можно ожидать, как и в случае с белугой, полного прекращения их естественного воспроизводства в ближайшие годы.

Качество икры осетровых. Наблюдающееся с 1991 г. снижение абсолютной плодовитости у самок осетровых, мигрирующих для размножения в Волгу, связано не только с указанными выше факторами, но и с нарушениями гонадо- и оогенеза.

Вторая половина 1980-х гг. характеризовалась максимальным разнообразием аномалий гаметогенеза у каспийских осетровых и увеличением частоты их встречаемости у самок. Во время нагула в Каспийском море увеличилась доля интерсексуальных особей (овотестис) у севрюги до 6,6%, у русского осетра — до 2%. У старших возрастных групп осетра отмечалось жировое перерождение гонад, сопровождаемое опухолями (новообразованиями) у 0,8–1,7% особей. У части самок русского осетра (2%) и севрюги (1,5%) в яичниках было обнаружено присутствие очагов поперечно-полосатой мышечной ткани. Отклонения в гаметогенезе периода протоплазматического роста были связаны, прежде всего, с нарушениями структуры ядра (кариопикноз, кариорексис) у 20% особей (10–15% ооцитов) и цитоплазмы (фрагментация) у 10% самок (15% ооцитов). Эти явления необратимые, сопровождающиеся резорбцией ооцитов (Романов, 2000). В эти же годы в море у самок осетровых на III, III–IV стадиях зрелости гонад наблюдались нарушения строения ядра, структуры оболочек, а также наличие уродливых ооцитов; эти нарушения встречались до 2000 г. В 1998 г. у 35% самок русского осетра нарушения оболочек ооцитов затронули 11% яйцеклеток, у 25% самок севрюги — 25% ооцитов. Доля уродливых ооцитов к 2000 г. снизилась до 1–5%. В 1985–1987 гг. доля самок осетра в море с гонадами III, III–IV стадий зрелости с тотальной резорбцией ооцитов увеличилась вдвое: с 0,8 до 1,5% с последующим снижением до 0,5% в 1990–1995 гг. С 1996 г. особи осетра с тотальной резорбцией ооцитов на этих стадиях зрелости в уловах в море не встречались (Романов, Алтуфьев, 1981; Романов и др., 1990; Романов, Шевелева, 1992; Романов, Федорова, 1997; Романов, 2000; Шевелева, Арутюнова, 2000).

В 1997 г. у 72% самок и 43% самцов русского осетра в начале нерестовой миграции в Волгу наблюдались нарушения гаметогенеза, в частности резорбция ооцитов и стерилизация (жировое перерождение) гонад. Полная стерилизация гонад была отмечена у 4% рыб, частичная — у 14% (Саенко, 2000).

По нашим данным (Акимова и др., 2005; Ruban et al., 2015), в 1988–1990 гг. у самок исследуемых видов осетровых, заготавливаемых в низовьях Волги для нужд рыболовных заводов, наблюдали аномалии строения ооцитов, затрагивающие в основном оболочки: у 50–100% яйцеклеток наблюдалось их локальное истончение. В последующий период истончение оболочек прослеживалось лишь в отдельных яйцеклетках, однако частота деформации яйцеклеток и разрывов их оболочек возрастала; стало значительно увеличиваться количество яйцеклеток с полостями, содержащими вещество невыясненной природы, среди желтка вегетативного полюса. Число самок, яйцеклетки которых подвержены этим процессам, также увеличивалось (Акимова и др., 2005; Ruban et al., 2015). Начальные стадии таких нарушений отмечались еще в 1960-е гг. в единичных яйцеклетках осетровых, после 1972 г. эти аномалии были уже более выраженными (Шагаева и др., 1993; Ruban et al., 2015).

С 1995 г. аномалии строения зрелых яйцеклеток волжских осетровых в основном остались теми же, в разные годы изменялась лишь частота встречаемости отдельных нарушений у разных видов осетровых. Наиболее часто встречающимися аномалиями были: 1) деформация яйцеклеток, 2) локальное расслоение и разрушение их оболочек в результате гистологической обработки, 3) неравномерное окрашивание студенистой оболочки, 4) неравномерное окрашивание желточных оболочек, 5) наличие полостей с веществом невыясненной природы среди желтка вегетативного полюса, 6) партеногенетическое развитие яйцеклеток. У одной яйцеклетки, как правило, отмечалось несколько видов аномалий одновременно (Акимова и др., 2005; Ruban et al., 2015). Среди этих

аномалий наибольшее значение имеют нарушения строения оболочек, снижающие их прочность, и партеногенетическое развитие яйцеклеток.

В период с 1994 по 2001 гг. нарушения строения оболочек ооцитов наблюдались у 100% исследованных самок, а среднее количество ооцитов с такими нарушениями варьировало от 27 до 92% (Акимова и др., 2005; Ruban et al., 2015).

Партеногенетическое развитие яйцеклеток было впервые обнаружено нами в 1993 г. у 40% самок севрюги, этому процессу было подвержено в среднем 23% яйцеклеток. С 1994 г. это явление наблюдалось у всех исследуемых видов осетровых. У севрюги в этом году такие яйцеклетки составляли в среднем 9,2–13,0%, у русского осетра — 14–32%. Яйцеклетки белуги в этом году мы не исследовали. В 1995 г. эта аномалия встречалась редко. В 1997 г. доля партеногенетически развивающихся яйцеклеток составляла у севрюги в среднем 25,0%, у русского осетра — 64,6%, у белуги — 50,0%. В период с 1994 по 2001 гг. средняя доля партеногенетически развивающихся яйцеклеток варьировала у севрюги от 0 до 33,3%, у русского осетра — от 0 до 74,4%, у белуги — от 0 до 50,0%, у стерляди — 20,0%. В последние годы отмечено некоторое снижение доли таких яйцеклеток, и эта аномалия наблюдается уже не у всех самок (Акимова и др., 2005; Ruban et al., 2015).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Естественное воспроизводство анадромных видов осетровых (белуги, русского осетра и севрюги) в Волго-Каспийском бассейне на протяжении последних 60 лет снижается под воздействием комплекса природных и антропогенных факторов, значение которых изменялось со временем. Строительство плотин многократно сократило площадь нерестилищ и протяженность миграционных путей производителей. После зарегулирования стока Волги в 1955–1958 гг. масштабы естественного воспроиз-

изводства исследованных видов зависели преимущественно от объема попуска воды в весенне-летний период через Волгоградскую плотину, который определял площадь оставшихся ниже плотины нерестилищ. В 1980-х—1990-х гг. на естественное воспроизводство осетровых значительное влияние оказывало антропогенное загрязнение бассейна, вследствие которого наблюдались массовые патологии развития яичников и яйцеклеток, существенно снижающие плодовитость особей. После 1991 г. объем стока уже не был лимитирующим фактором; количество личинок, скатывающихся с этих нерестилищ, значительно уменьшилось и зависело от количества пропущенных на них производителей. В этот период масштабы естественного воспроизводства осетровых быстро сокращались вследствие уменьшения нерестовых частей популяций исследованных видов и доли самок в них из-за массированного нелегального селективного промысла, а также снижения плодовитости производителей, связанного с уменьшением их размеров, и абсолютной плодовитости у одноразмерных самок. Последнее, вероятно, связано с ухудшением условий нагула осетровых на фоне снижения их кормовой базы в северной части Каспийского моря из-за падения уровня моря и повышения загрязненности вод тяжелыми металлами, хлорорганическими соединениями и нефтью. В настоящее время естественное воспроизводство волжских осетровых находится на катастрофически низком уровне, а естественное размножение белуги практически прекратилось с 2009 г.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акимова Н.В., Шагаева В.Г., Рубан Г.И. и др. Морфологическое исследование зрелых яйцеклеток осетровых из ни-

зовьев Волги // *Вопр. ихтиологии*. 2005. Т. 45. № 5. С. 665—679.

Алтуфьев Ю.В., Дубовская А.В., Шевелева Н.Н. Влияние работы нижеволжского водodelителя на функциональное состояние воспроизводительной системы мигрирующих к местам нереста осетровых // *Осетровое хозяйство водоемов СССР*. Астрахань: Тип. «Волга», 1984. С. 10—12.

Андреев В.В., Крючков В.Н., Григорьев В.А. Накопление тяжелых металлов в водных экосистемах и их влияние на осетровых рыб // *Тез. докл. Всесоюз. совещ. «Осетровое хозяйство водоемов СССР»*. Астрахань: КаспНИИРХ, 1989. С. 6—7.

Ардабьева А.Г., Тарасова Л.И., Малиновская Л.В. Кормовая база Северного Каспия в 2003 г. // *Рыбохозяйственные исследования на Каспии. Результаты НИР за 2003 г.* Астрахань: КаспНИИРХ, 2004. С. 112—123.

Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Криксунов Е.А. и др. Биотическое сообщество Северного Каспия: проблемы управления биологическими ресурсами // *Усп. современ. биологии*. 2009. Т. 129. № 6. С. 589—609.

Власенко А.Д. Влияние водности р. Волги на урожай севрюги // *Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР*. М.: Наука, 1979а. С. 122—130.

Власенко А.Д. Оценка величины пополнения запасов волжского осетра за счет естественного воспроизводства // *Тез. докл. «Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР»*. Астрахань, 1979б. С. 38—40.

Власенко А.Д. Биологические основы воспроизводства осетровых в зарегулированной Волге и Кубани: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 1982. 25 с.

Власенко С.А., Гутенева Г.И., Фомин С.С. Оценка эффективности естественного воспроизводства осетровых на нижней Волге // *Вопр. рыболовства*. 2012. Т. 13. № 4(52). С. 736—753.

Гвозденко С.И., Катаскова С.И., Костелянчик А.Я. и др. Особенности чув-

ствительности эмбрионов и предличинок осетровых рыб к воздействию препарата «Бульдок» // Тез. докл. I конгресса ихтиологов России. М.: ВНИРО, 1997а. С. 271.

Гвозденко С.И., Кесельман М.Л., Зинчук О.А. Устойчивость осетровых рыб на разных стадиях развития к воздействию пестицидов в зависимости от температуры воды // Там же. 1997б. С. 144–145.

Джавадова Л.А. Влияние загрязненности среды на динамику физиологических функций молоди осетровых в различных возрастах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку: Ин-т зоологии Азербайджана, 1992. 19 с.

Довгопол Г.Ф., Озерянская Т.В. О причинах снижения нерестовой части популяции волжской севрюги // Экосистемы морей России в условиях антропогенного пресса. Астрахань: КаспНИРХ, 1994. С. 48–49.

Журавлева О.Л. Закономерности формирования численности и структуры популяции русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt Волго-Каспийского района под воздействием промысла, воспроизводства и условий обитания: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск: Петрозавод. госун-т, 2012. 43 с.

Журавлева О.Л., Иванова Л.А. Современное состояние нерестовой части популяции русского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1883) р. Волги // Вопр. рыболовства. 2010. Т. 11. № 2 (42). С. 251–262.

Зайцев В.Ф., Федорова Н.Н., Крючков В.Н. Накопление тяжелых металлов в осетровых рыбах и их влияние на состояние пищеварительной системы // Тез. докл. Междунар. конф. «Осетровые на рубеже XXI века». Астрахань, 2000. С. 146–147.

Зыкова Г.Ф., Журавлева О.Л., Красиков Е.В. Оценка неучтенного и браконьерского вылова русского осетра в р. Волге и Каспийском море // Там же. 2000. С. 54–56.

Камакин А.М., Студиникина Ю.Б. Распределение вселенца *Mnemiopsis leidyi* в

Каспийском море // Тез. докл. Междунар. конф. «Рыбохозяйственная наука на Каспии: задачи и перспективы». Астрахань, 2003. С. 81–84.

Каспийское море. Ихтиофауна и промысловые ресурсы. М.: Наука, 1989. 289 с.

Карыгина Н.В. Оценка нефтяного загрязнения северо-западной части Каспийского моря с позиций ландшафтно-экологического районирования // Сохранение и восстановление биологических ресурсов Каспийского моря. Баку: Элм, 2013. С. 340–343.

Катунин Д.Н. Северный Каспий. Гидрохимические условия // Каспийское море. Гидрология и гидрохимия. М.: Наука, 1986. С. 128–142.

Катунин Д.Н. Гидроэкологические основы формирования экосистемных процессов в Каспийском море и дельте реки Волги. Астрахань: Тип. «Новая линия», 2014. 478 с.

Коноплева И.В., Иванова Л.А. Современное состояние запасов и структура популяции русского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1883) в Волго-Каспийском районе // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. 2013. № 3. С. 30–37.

Костров Б.П., Панарин А.П. Загрязнение металлами вод и рыбы Среднего Каспия // Тез. докл. I конгресса ихтиологов России. М.: ВНИРО, 1997. С. 430–431.

Крючков В.И. Экспериментальные данные о влиянии нефтяного загрязнения на вегетативные функции осетровых рыб // Экология. 1989. № 1. С. 82–85.

Курочкина Т.Ф., Насибулина Б.М., Ивлиева Л.М. и др. Экологическое состояние Нижней Волги в условиях антропогенного загрязнения // Тез. докл. I конгресса ихтиологов России. М.: ВНИРО, 1997. С. 434.

Магерамов Ч.М. Влияние водорастворимой фракции нефти (ВРФН) на молодь куриного осетра и белуги // Там же. 1997. С. 439.

Макарова Е.Н. Динамика содержания тяжелых металлов в поверхностных во-

- дах на основных нерестилищах осетровых в дельте р. Волги // Тез. докл. Междунар. конф. «Осетровые на рубеже XXI века». Астрахань, 2000. С. 72–73.
- Малиновская Л.В. Многолетняя динамика развития моллюсков Северного Каспия // Тез. докл. Междунар. конф. «Рыбохозяйственная наука на Каспии: задачи и перспективы». Астрахань, 2003. С. 118–121.
- Малиновская Л.В., Зинченко Т.Д. Многолетняя динамика сообществ макрозообентоса Северного Каспия // Изв. СамарНЦ РАН. 2010а. Т. 12. № 1. С. 179–184.
- Малиновская Л.В., Зинченко Т.Д. Многолетняя динамика биомассы вселенцев *Hediste diversicolor* Muller и *Abra ovata* Philippi в Северном Каспии // Рос. журн. биол. инвазий. 2010б. № 4. С. 32–40.
- Миронов О.Т. Нефтяное загрязнение и жизнь моря. Киев: Наук. думка, 1973. 87 с.
- Панин Г.Н., Мамедов Р.М., Митрофанов И.В. Современное состояние Каспийского моря. М.: Наука, 2005. 356 с.
- Пироговский М.И. Влияние уровня моря на динамику численности осетровых в Северном Каспии // Рациональные основы ведения осетрового хозяйства. Волгоград: Волгоград. правда, 1981а. С. 197–198.
- Пироговский М.И. Распределение, структура и состояние запасов каспийских осетровых // Там же. 1981б. С. 193–196.
- Романов А.А., Алтуфьев Ю.В. Экстрарегиональный гистогенез половых клеток осетровых рыб Каспийского моря // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 32. Вып. 5. С. 145–154.
- Романов А.А., Федорова Н.Н. Морфофункциональное состояние половых желез стерляди в природных условиях (р. Волга) // Тез. докл. I конгресса ихтиологов России. М.: ВНИРО, 1997. С. 454–455.
- Романов А.А., Шевелева Н.Н. Нарушения гонадогенеза у каспийских осетровых (*Acipenseridae*) // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 32. Вып. 5. С. 176–180.
- Романов А.А., Шевелева Н.Н., Алтуфьев Ю.В. Нарушение гонадо- и гаме-
- тогенеза осетровых Каспийского моря // Физиолого-биохимический статус волго-каспийских осетровых в норме и при расщеплении мышечной ткани (кумулятивный политокикоз). Рыбинск: ИБВВ АН СССР, 1990. С. 92–100.
- Романов А.Г. Гонадо-гаметогенез каспийских осетровых (морфофункциональные аспекты) // Тез. докл. Междунар. конф. «Осетровые на рубеже XXI века». Астрахань, 2000. С. 185–186.
- Рубан Г.И., Ходоревская Р.П., Кошелев В.Н. О состоянии осетровых в России // Астрахан. вестн. экол. образования. 2015. № 1 (31). С. 42–50.
- Рылина О.Н., Карыгина Н.В., Попова О.В. и др. Оценка современного эколого-токсикологического состояния экосистемы Северного Каспия // Рыбохозяйственные исследования в низовьях реки Волги и Каспийского моря. Астрахань: КаспНИРХ, 2012. С. 144–156.
- Саенко И.И. Анализ состояния воспроизводительной системы русского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt) в начале анадромной миграции // Тез. докл. Междунар. конф. «Осетровые на рубеже XXI века». Астрахань, 2000. С. 191–192.
- Сафаралиев И.А. Современное состояние запасов, распределение и качественная структура себрюги *Acipenser stellatus* каспийской популяции // Вопр. рыболовства. 2012. Т. 13. № 4(52). С. 841–854.
- Сафаралиев И.А. Обоснование оптимальной эксплуатации популяции себрюги (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771) в Волго-Каспийском рыбохозяйственном районе с использованием модели Бивертон–Холта // Вестн. АГТУ. Сер. Рыб. хоз-во. 2013. № 3. С. 67–76.
- Смирнова Л.В. Состояние зообентоса Северного Каспия в конце 80-х годов // Морские гидробиологические исследования. М.: ВНИРО, 2000. С. 103–110.
- Ходоревская Р.П., Калмыков В.А. Современное состояние популяции белуги в Волго-Каспийском рыбохозяйственном бассейне после запрета Российской Федерацией

ее промыслового изъятия // *Вопр. рыболовства*. 2012. Т. 13 № 4(52). С. 887–894.

Хорошко В.И., Попова О.В., Эмирова Р.И. и др. Материалы по эколого-токсикологическому мониторингу дельты Волги // Тез. докл. I конгресса ихтиологов России. М.: ВНИРО, 1997. С. 464.

Черкесова Д.У., Шахназарова А.Б., Исцув А.Р. Влияние нитрита натрия на рост и выживаемость предличинок севрюги *Acipenser stellatus* // *Вопр. ихтиологии*. 2002. Т. 42. № 2. С. 282–284.

Шагаева В.Г., Никольская М.П., Акимова Н.В. и др. Исследование раннего онтогенеза волжских осетровых (Acipenseridae) в связи с антропогенным воздействием // Там же. 1993. Т. 33. № 2. С. 230–240.

Шевелева Н.Н., Арутюнова Н.В. Характеристика состояния половых желез каспийской белуги, используемой для за-

водского воспроизводства // Тез. докл. Междунар. конф. «Осетровые на рубеже XXI века». Астрахань, 2000. С. 205–206.

Detlaff T.A., Ginsburg A.S., Schmalhausen O.I. Sturgeon fishes. Developmental biology and aquaculture. Berlin: Springer-Verlag, 1993. 300 p.

Khodorevskaya R.P., Ruban G.I., Pavlov D.S. Behaviour, migrations, distribution, and stocks of sturgeons in the Volga-Caspian Basin (World Sturgeon Conservation Society). Spec. Publ. № 3. Norderstedt, Germany: Books on Demand GmbH, 2009. 233 p.

Ruban G.I., Akimova N.V., Goriounova V.B. et al. Atlas of abnormalities in gametogenesis and early life stages of sturgeons (World Sturgeon Conservation Society). Spec. Publ. № 7. Norderstedt, Germany: Books on Demand GmbH, 2015. 93 p.

ANTHROPOGENIC AND ENVIRONMENTAL FACTORS OF NATURAL REPRODUCTION DECLINE IN BELUGA *HUSO HUSO*, RUSSIAN STURGEON *ACIPENSER GUELLENSTAEDTII* AND STELLATE STURGEON *A. STELLATUS* AT THE VOLGA-CASPIAN REGION

© 2017 y. G.I. Ruban, R.P. Khodorevskaya*, M.I. Shatunovskii

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071

**Caspian Research Institute of Fisheries, Astrakhan, 414056*

Basing on own and literature data it was analyzed the influence of environment and anthropogenic factors (long-term fluctuations of the Caspian Sea level, decline of water flow of the Volga River as well as decrease of anadromous sturgeon species migration roots resulting dam construction, water pollution at lower reaches of the Volga River as well as at the Caspian Sea, intensive and selective illegal fishing) on scale of natural reproduction in beluga, Russian sturgeon and stellate sturgeon at Volga-Caspian basin during last 60 years. For separate periods of time were found leading factors of natural reproduction decline in species under study.

Keywords: beluga *Huso huso*, Russian sturgeon *Acipenser gueldenstaedtii*, stellate sturgeon *A. stellatus*, natural reproduction, Volga-Caspian basin.