

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ

РЫБ И БЕСПОЗВОНОЧНЫХ
КАСПИЙСКОГО МОРЯ

ТОМ 1

РЫБЫ И МОЛЛЮСКИ



УДК [597.2/.5.+594.1](262.81)
ББК 28.691(961)+28.693.32(961)
О62

- О62 **Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря.** Т. 1. Рыбы и моллюски / Богущая Н.Г., Кияшко П.В., Насека А.М., Орлова М.И. — СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. — 543 с., ил., 56 цв. вкл.

Том открывает серию публикаций под общим названием «Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря». В данном томе приведены подробно иллюстрированные определительные таблицы всех родов и видов рыб и морских двусторчатых моллюсков Каспийского моря. Они сопровождаются необходимой информацией по таксономии, морфологии и распространению семейств, родов и видов, а также обзором их промыслового или ресурсного значения и роли в экосистемах. Для понимания специфики каспийской фауны рыб и моллюсков книгу открывают физико-географический обзор Каспийского моря, прежде всего в связи с понижением и повышением уровня, и очерк его геологической истории. Специальное внимание уделено выявлению исторических путей и основных периодов формирования фауны, в том числе, современного периода, во время которого произошло обогащение фауны моря инвазионными видами разных таксономических групп. Приведён словарь терминов, необходимых для понимания терминов из области морфологии, общей зоологии, таксономии и изучения инвазий.

Для зоологов, ихтиологов, малакологов, специалистов в области изучения и сохранения биологического разнообразия, студентов и преподавателей биологических специальностей высших учебных заведений, а также всех, интересующихся биоразнообразием Каспийского моря.

Библиогр. 1235 назв., 223 ил.

Авторы:

Н.Г. Богущая, П.В. Кияшко, А.М. Насека, М.И. Орлова

Редактор серии:

Н.В. Аладин

Рецензенты:

В.Н. Беляева (президент научно-образовательного фонда
«Каспийский плавучий университет», г. Астрахань),

О.А. Дирипаско (зав. отделом водных биоресурсов и экологии
Научно-исследовательского института Азовского моря, г. Бердянск, Украина),

М.В. Набоженко (старший научный сотрудник, Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону)

Работа выполнена и опубликована при поддержке программы Отделения биологических наук РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» и Министерства образования и науки РФ

© Н.Г. Богущая, П.В. Кияшко, А.М. Насека,
М.И. Орлова, 2013

© Зоологический институт РАН, 2013

© Т-во научных изданий КМК, издание, 2013

ISBN 978-5-87317-932-9

Глава 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

Каспийское море в настоящее время не имеет естественной связи с Мировым океаном и, по географическому определению, является самым крупным озером Земного шара (Зонн, 1999). Однако по своему размеру, характеру фауны и гидрометеорологическому режиму оно в значительной степени напоминает настоящий морской водоём, занимая глубокую депрессию земной коры.

Северная часть моря расположена в пределах обширной Прикаспийской низменности, являвшейся в период хвалынских и новокаспийских трансгрессий дном моря; западное побережье примыкает к горам Кавказа, а восточный берег — к пустынным областям Средней Азии. На юге вблизи берега проходят горные хребты Богровдаг и Эльбурс. Природные условия различных районов каспийского побережья неодинаковы, причём вытянутость бассейна по меридиану и наличие, наряду с низменностями, высоких гор в непосредственной близости от моря обуславливают значительные контрасты климата, ландшафта, геологического строения и гидрологического режима (Леонтьев и др., 1977).

Каспийское море вытянуто в меридианальном направлении и пересекает несколько климатических поясов: континентальный — на севере, умеренно тёплый — на западе, субтропический влажный — на юго-западе, пустынный — на востоке. Все это проявляется в сезонных особенностях развития синоптических процессов, погоды, величинах метеорологических элементов. Среднегодовая температура воздуха закономерно возрастает с севера на юг от +8 °С в самой северо-восточной части моря до +17 °С в юго-восточной (Самойленко, Сачков, 1963). Зимой наблюдаются не только сильные ветры, но и довольно низкая температура воздуха; её средние величины в январе–феврале достигают –8–10 °С в северной, +3–5 °С в средней и +8–10 °С (до +12 °С) в южной части моря (Добровольский, Залогин, 1982).

Каспий обрамлён различными геоморфологическими типами берегов, которые хорошо согласуются с рельефом дна моря. Главная характерная особенность рельефа дна моря — обширное мелководье на севере и глубокие, разделённые подводным порогом, впадины в центре и на юге.

В целом, Каспийское море может быть охарактеризовано как глубоководный водоём с сильно развитой шельфовой зоной. Средняя глубина моря, рассчитанная по батиграфической кривой, равна 208 м. Кривая распределения объёма вод по глубине показывает, что около 60% вод находятся в пределах глубинных зон от 100 до 600 м. Глубины до 100 м занимают около 62% всей площади моря, на этих глубинах находится 25,7% от объёма всех вод, причем более 40%

из них располагаются в Северном Каспии (глубины менее 10 м) (Болгов и др., 2007).

По физико-географическим условиям и характеру рельефа дна Каспийское море делится на три части: северную, центральную и южную, называемые обычно Северный, Средний и Южный Каспий соответственно. Северная часть моря целиком расположена на шельфе. По площади водной поверхности (90,1 тыс. км²) и объёму вод она наименьшая и самая мелководная (средняя глубина 4,4 м) часть моря. Подводная морфологическая граница между северной и средней частями выделяется по Мангышлакскому порогу с глубинами в основном 10–15 м, надводная — по условной линии остров Чечень – мыс Тюб-Караган. В Среднем Каспии расположена Дербентская котловина с максимальной глубиной 788–800 м (по разным источникам). Подводный Апшеронский порог отделяет Средний Каспий от Южного. Условной поверхностной границей между средней и южной частями водоёма служит линия остров Жилой – мыс Куули. Рельеф дна и шельфовой зоны Южного Каспия осложнён многочисленными грязевыми вулканами и тектоническими поднятиями. Южный Каспий имеет площадь 148,5 тыс. км² и занимает впадину, относящуюся к области альпийской складчатости со сложным рельефом и наибольшими глубинами (максимальная — 1025 м, средняя — 344 м). Площади водной поверхности этих трёх частей моря занимают, соответственно, 27, 35 и 38% от площади всего Каспия, а объёмы водных масс — 0,6; 34,0 и 65,4% от общего объёма моря (Косарев, Леонтьев, 1969; Николаева, 1971; Касымов, 1987; Терзиев и др., 1996; Болгов и др., 2007).

Каспийское море расположено между 47°07' и 36°33' с. ш. и 45°43' и 54°03' в. д. При уровне моря на 27 м ниже уровня Мирового океана протяжённость моря вдоль меридиана составляла около 1030 км при ширине от 200 до 435 км, площадь — 393 тыс. км², объём вод — 78,6 тыс. км³, площадь водосборного бассейна — 3,5 млн. км² (Панин и др., 2005). В 1929 г. при уровне моря –26 м площадь моря была 420 тыс. км² (Косарев, Леонтьев, 1969), после понижения уровня в начале 1940-х гг. сократилась до 380 тыс. км² и достигала минимума, около 365 тыс. км², в 1976–1978 гг. при уровне –29 м; в 1994 г. уровень поднялся до –27 м, а площадь увеличилась до 390 тыс. км² (Сыдыков и др., 1995; Михайлов и др., 1998).

Физические параметры моря меняются в зависимости от его уровня. Колебания уровня Каспийского моря, как исторические, так и недавние, являются объектом большого количества исследований. Обзоры исторических сведений об изменениях уровня можно найти в ряде публикаций, из которых приводим лишь некоторые (Николаева, 1986; Рычагов, 1993, 1997; Михайлов, Повалишников, 1998; Полонский и др., 1998; Абдурахманов и др., 2002; Болгов и др., 2007). Изменение уровня моря непосредственным образом влияет на характер и распределение биотопов, особенно в зонах малых глубин и в прибрежье, изменяет расположение береговой полосы. Это нужно иметь в виду при рассмотрении исторических аспектов распространения рыб и других животных.

Обзор палеогеографии Каспийского моря в плейстоцене, который начался длительной эпохой низкого стояния моря — тюркянской регрессией (от –50 до –300 м по данным разных авторов) — приведён, в частности, в монографии Рычагова (1997) и в книге Болгова с соавторами (2007). Следы высокого стояния моря ещё Паллас нашёл на небольших холмах, разбросанных по Прикаспийской низменности. Впоследствии на берегах моря, особенно на восточных (Мангышлаке и других), обнаружили три береговые террасы на высоте 26, 16 и 11 м над современным уровнем Каспия. Они относятся к последней стадии Хвалынского моря, то есть к периоду 10–20 тыс. лет назад. С другой стороны, имеются достоверные сведения и о подводных террасах на глубинах 4, 8, 12 и 16–20 м ниже современного уровня. На глубине 16–20 м наблюдается резкий перегиб поперечного профиля подводного склона (затопленная терраса); период такого низкого уровня моря относится к послехвалынского времени. Позднее, в новокаспийское время, начавшееся 3–3,5 тыс. лет назад, уровень Каспийского моря, в общем, постоянно повышался, достигнув максимума в 1805 г.

За историческое время (около 2000 лет) диапазон изменения среднего уровня Каспийского моря составил 7 м: от –32 до –25 м (по Балтийской системе; далее: БС). Минимальный уровень в последние 2000 лет был во время дербентской регрессии (VI–VII века н.э.), когда он снижался до –32 м БС. За время, прошедшее после дербентской регрессии, средний уровень моря изменялся в ещё более узком диапазоне — от –30 до –25 м БС.

С 1805 по 1977 г. уровень моря непрерывно снижался, упав с начала XX века приблизительно на 3,5 м и достигнув –29,01 м. В многолетнем ходе уровня можно выделить несколько периодов: 1900–1929, 1942–1969 гг. — периоды относительно стабильного состояния (или умеренного снижения) уровня, 1930–1941 и 1970–1977 гг. — как периоды резкого снижения, а 1978–1995 г. — как период резкого повышения, когда уровень моря поднялся на 2,3 м, достигнув –26,66 м. Затем уровень медленно снизился до –27,2 м к 2001 г. и снова незначительно повысился, до –27,0 м, к 2005 г. (Полонский и др. 1998; Болгов и др., 2007). Интенсивность как понижения, так и повышения уровня моря достигала в отдельные периоды 25–35 см в год. В период с 2006 по 2010 г. уровень моря понизился на 35 см. Причинами падения уровня моря явились уменьшение водного стока Волги, объём которого, например, в 2010 г. составил 200 км³ (80% от среднего значения за период с 1961 по 2010 г.), а также повышение испаряемости воды в связи с аномально жарким летом. В связи с резким сезонным падением уровня моря, было высказано предположение, что в 2011 г. средний уровень окажется, как минимум на 15–20 см ниже, чем в 2010 г., а также было указано на большую вероятность того, что в 2012 г. уровень продолжит свое снижение (Координационный комитет..., 2010, 2011). Фактически, средний уровень моря в 2011 г. снизился по отношению к 2010 г. на 25 см и составил –27,5 м БС. Предположили, что средний уровень Каспийского моря в 2012 г. снизится по отношению к предыдущему году ещё на 13 см и составит –27,63 м БС. Эта отметка весьма показательна, так

как она на 1 метр ниже высшей отметки, достигнутой уровнем в 1995 г. после продолжавшегося 17 лет периода подъёма уровня моря (Координационный комитет..., 2012а, б).

В нашу задачу не входит рассмотрение причин изменения уровня Каспийского моря. Обзор проблемы можно найти в ряде публикаций (Берг, 1934а; Аполлов, Фёдорова, 1956; Варущенко и др., 1997; Бутаев, 1998; Абдурахманов и др., 2002; Абузяров, Красюк, 2003; Болгов и др., 2007; мн. др.). Мы хотим лишь обратить внимание читателей на существенные изменения конфигурации береговой линии и геоморфологии отдельных участков прибрежной зоны, описанные ниже, в частности, осушение заливов, превращение островов в полуострова и т.п., что важно для понимания типовых местонахождений многих видов, описанных из участков моря в годы его высокого стояния в конце XIX — начале XX века (вкл. фото 1). Например, Балханский залив (внутренний мелководный залив Красноводского залива с глубиной до 2 м) — типовое местонахождение видов *Neogobius melanostomus affinis* (Eichwald, 1831), *Atherina caspia* Eichwald, 1831 и *Syngnathus caspius* Eichwald, 1831 — в середине XX века высох и на картах обозначался как Балханский сор (шор). Но затем в результате начавшейся трансгрессии снова стал обводняться и к 2007 г. некоторые его участки достигли глубины около 1 м; последующее понижение вызвало новое обсыхание залитых зон. Ещё более заметным стало изменение конфигурации моря к северо-востоку от западных склонов плато Устюрт. Существовавшие ещё в 1930-е гг. заливы Мёртвый Култук и его юго-западное продолжение залив Кайдак (вкл. фото 1) обмелели и обсохли при достижении уровня моря отметок ниже $-27-28$ м БС. Исключительное научное значение имеют в связи с этим исследования Каспийской экспедиции Академии наук СССР в 1935 г. в эти заливы, собравшей уникальные, в том числе, ихтиологические данные.

Каспийское море принимает воды 130 рек с водосборной площади, примерно в 10 раз превышающей его собственную (3,5 млн. км²). Речная сеть и, соответственно, поступление стока в море весьма неравномерно распределены по побережью. В северную часть впадают только три реки — Волга, Урал, Терек, но их суммарный годовой сток даёт более 90% общего материкового стока. С запада в море впадают Сулак, Самур, Кура и более мелкие реки, в сумме дающие около 9% стока. На долю рек иранского побережья приходится примерно 1% берегового стока. На восточном побережье сейчас нет ни одного постоянного водотока в море. Хорошо выраженные пространственные различия поступления речных вод в Каспийское море — важная географическая особенность этого водоёма (Добровольский, Залогин, 1982).

Среднегодовые величины температуры воды повышаются, в общем, с севера на юг в среднем на 0,8 °С на каждый градус широты, за исключением летних месяцев, когда у восточных берегов наблюдается её некоторое понижение. Внутригодовое распределение температуры воды в море имеет свои характерные черты, наиболее заметные зимой и летом. Зимой весьма значительны широтные разли-

чия (от 0 °С в январе возле ледовой кромки до 11 °С в центральной южной части моря) температуры воды на поверхности, которые сохраняются до апреля. В мае картина резко меняется в связи с быстрым прогревом как в южной (до 20 °С), так и в северной (до 19 °С) части моря, тогда как центральная часть Среднего Каспия остаётся сравнительно холодной (11 °С). Летом различия сглаживаются (25–26 °С в августе в северной части моря и 27–28 °С в южной), но чётко прослеживается более высокая температура воды в западной половине средней части моря по сравнению с величинами температуры на тех же широтах в восточной части в те же месяцы (20–21 °С против 25 °С). Понижение температуры в сентябре начинается от вод, прилежащих к полуострову Мангышлак. Довольно большой теплозапас вод в центральных районах Среднего и Южного Каспия обуславливает здесь несколько повышенную температуру воды по сравнению с прибрежной зоной. В целом, подобная картина наблюдается и в горизонтах 20 и 50 м, но здесь температуры ниже и не превышают 20 °С и 17 °С, соответственно, даже в августе в самой южной части моря. Среднемесячные температуры воды Каспийского моря на разных горизонтах представлены на сайте Координационного комитета по гидрометеорологии и мониторингу загрязнения Каспийского моря (<http://www.casrcom.com/index.php?razd=atls&ttr=4>, по данным Косарева и Тужилкина, 1995).

Летом на малых (до 10–15 м) глубинах северной части моря наблюдается гомотермия по всей толще вод. В переходной зоне от Северного к Среднему Каспию с глубинами до 20–25 м от горизонта 15 м температура воды резко понижается ко дну (до 17–18 °С). В глубоких Среднем и Южном Каспии летом существует наиболее значительное различие величин температуры между поверхностными (+25 °С) и придонными (+6 °С) водами. На горизонтах около 20–25 м в Среднем и примерно 30–35 м в Южном Каспии температура резко понижается с глубиной, что свидетельствует о формировании и расположении здесь летнего термоклина. Под ним температура довольно плавно убывает с глубиной и её величины на одних и тех же горизонтах становятся почти одинаковыми в разных районах моря. Так, на горизонте 100 м в южной части моря она лишь на 1° выше, чем в средней. С увеличением глубины температура постепенно понижается, на горизонте 700 м близка к 5–6 °С и мало изменяется до дна (Добровольский, Залогин, 1982).

Солёность Каспийского моря в поверхностном слое лежит в диапазоне величин от 0,2–0,3 до 13,0–13,5‰. Средняя солёность в целом характеризуется значениями 12,82–12,86‰. Поле солёности испытывает пространственно-временные изменения, но их степень неодинакова в разных районах моря и от сезона к сезону. Зимой наблюдается некоторое общее увеличение солёности с северо-запада на юго-восток (Байдин, Косарев, 1986). Северная часть моря, как известно, характеризуется исключительно выраженным градиентом солёности от 0 до 3–4‰ в водах, прилежащих дельте Волги, и до 12–12,5‰ на границе со Средним Каспием. Большая часть моря (без северной части) характеризуется гораздо более однородной поверхностной солёностью, 12,5–13,5‰. Поверхностная солёность моря (без

Кара-Богаз-Гола) более 13,0‰ наблюдается в юго-восточной части — районе, наименее подверженном распресняющему влиянию рек. Изогалины по месяцам года на разных горизонтах представлены на сайте Координационного комитета по гидрометеорологии и мониторингу загрязнения Каспийского моря (<http://www.casrcom.com/index.php?razd=atls&ttr=5>). Сравнение карт позволяет отметить хорошо выраженную межсезонную изменчивость солёности в Северном Каспии и её однородность по вертикали в течение всего года в Среднем и Южном Каспии, что, по мнению Добровольского и Залогина (1982), является весьма характерной чертой природы Каспийского моря. В западной части Среднего Каспия солёность увеличивается с глубиной, от 12,0–12,75‰ на поверхности до 12,7–12,8‰ на глубине 50 м. Напротив, в восточной части Южного Каспия на горизонтах 20 и 50 м солёность (12,8–12,9‰ и 12,7–12,9‰ соответственно) в среднем несколько меньше, чем на поверхности (12,75–13,0‰), и почти нигде и ни в какие месяцы года не превосходит 12,9‰ (13,0‰ отмечена только на горизонте 20 м в ноябре в самом юго-восточном участке). Таким образом, по Венецианской системе 1958 г. воды Каспийского моря охватывают спектр от пресных, или лимнических (до 0,5‰), через олигогалинные (0,5–5‰) до мезогалинных (5–18‰), т.е. относятся, в основном, к категории миксогалинных, или солоноватых (0,5–30‰). Мордухай-Болтовской (1960) подразделял солоноватые воды (на примере черноморско-азовского бассейна) несколько иначе: олигогалинные 0,5–3(2)‰, мейомезогалинные 3(2)–8(10)‰, плейомезогалинные 8(10) — около 15‰ и полигалинные 15–30‰.

В контексте биологических процессов, этот спектр охватывает не только собственно пресноводную, олигогалинную и мезогалинную водные массы, но и промежуточные зоны, или барьеры [хорогалиникумы (хорохалиникумы, хореогалиникумы или хореогалинные зоны)] (Хлебович, 1974, 1989): олигогалинный барьер и мезогалинный барьер, которые в Каспийском море относят к водам с солёностью 2–4‰ и 8–10‰, соответственно (Аладин, 1983, 1989; Андреева, Андреев, 2003). Таким образом, северная часть Каспийского моря демонстрирует весь переход от пресных вод к мезогалинным через два солёностных барьера, тогда как средняя и южная части весьма однородны в этом отношении.

Колебания уровня Каспийского моря сильно влияют также и на процессы в устьях рек. Так, в дельте Волги количество выходящих к морю водотоков увеличивается в периоды относительной стабилизации уровня моря и заметно уменьшается в периоды резкого его снижения. В 1930 г. число водотоков на морском крае дельты было около 500, а после падения уровня моря их число сократилось до 230. К 1960 г. число водотоков вновь увеличилось до 800, а к 1980 г. — до 1000 (Полонский и др., 1998). Наиболее важные черты реакции низких отмелей осушенных берегов, в том числе зон дельт Куры, Терека и Сулака на колебания уровня моря — формирование лагунного комплекса, расширение зоны ветровой осушки, её перемещение в сторону суши, а затем разрушение этой зоны при последующем подъёме уровня моря. Для дельт выдвигания при подъёме уровня моря ха-

рактерны затопления низких периферийных частей и волновая абразия ставшего более глубоким берегового склона, формирование кос из материала абразии и барьерно-лагунного комплекса, а также перестройка гидрографической сети (Михайлов, Михайлова, 2010).

Описанию строения (и его изменений) дельт Волги, Урала, Терека, Сулака и Куры, а также менее крупных рек бывшей Российской империи и СССР посвящено большое число работ. Ниже в описании дельт рек каспийского бассейна мы заимствуем данные из некоторых из них (Самойлов, 1952; Байдин и др., 1956; Беляев, 1963; Леонтьев и др., 1977; Коротаев, 1989; Алексеевский и др., 1993; Михайлов, 1997а, б, 1998; Михайлов и др., 2004; Кравцова, Михайлов, 2006; Михайлов, Михайлова, 2010). Карту с отображением динамики береговой линии северо-западного берега моря, включая дельту Волги, приводит Абдурахманов с соавторами (Абдурахманов и др., 2002: рис. 10).

Гидрографическая сеть *дельты Волги* представлена очень сложной системой водотоков и водоёмов. Водотоки дельты (более 800) представлены крупными магистральными и более мелкими рукавами, протоками и ериками, банками (крупными устьевыми водотоками, прорезающими террасу у морского края дельты и сосредотачивающими сток рукавов и проток при выходе на устьевое взморье). В настоящее время основными рукавами — банками дельты в порядке их расположения с запада на восток являются следующие: Бахтемировский или Главный банк, Гандуринский, Кировский, Каралатский, Белинский, Цветковский, Карайский, Фонин, Иголкинский. Нерестовая миграция осетровых и покатная миграция их молоди происходят преимущественно по Главному банку, что связано с его большой глубиной и высоким расходом воды (Ходоревская, 2011).

Для волжской дельты было характерно регулярное заливание водами половодья огромных межрукавных пространств. На устьевом взморье некоторые водотоки дельты продолжают в виде естественных бороздин или искусственно углублённых судоходных или рыбоходных каналов. Исключительно обширное и мелководное устьевое взморье является своеобразной буферной зоной между дельтой и Каспийским морем. В некоторые периоды низкого стояния уровня моря происходит полный гидравлический разрыв дельты и моря (Полонский и др., 1998).

Дельту Волги подразделяют на собственно дельту и западный и восточный районы подступных ильменей. Вершиной современной дельты Волги служит узел отделения левого дельтового рукава Бузана в 50 км выше Астрахани. За морской край дельты принята граница между надводной территорией дельты и устьевым взморьем; длина морского края дельты около 175 км. В состав устьевого взморья Волги входит обширная отмелая область площадью около 10 тыс. км², примыкающая к морскому краю дельты. Протяженность этой зоны до свала глубин отмелой зоны на изогипсе –30 м БС составляет 35–50 км при глубине до 1,5–2,5 м (при уровне моря –27 м БС). Плоский рельеф этой части взморья усложнён многочисленными отмелями и островами, естественными бороздинами и искус-

ственными каналами. К югу от отмелой зоны взморья на расстоянии около 180 км располагается приглубая зона моря (её граница проходит примерно по изогипсе –38 м). Общая площадь всего устьевого взморья около 37,6 тыс. км² (Полонский и др., 1998).

По данным, опубликованным в 1950–60-е гг. (Байдин и др., 1956; Байдин, 1962, 1967), дельта Волги занимала около 49 тыс. км³. Собственно дельта составляла 11 тыс. км², а и устьевое взморье — 38 тыс. км². Восточная зона подступных ильменей в период понижения уровня моря существенно уменьшилась. По данным Рыбака (1973), собственно дельта составляла 8,6 тыс. км², а площадь западных подступных ильменей — 2,4 тыс. км². По сравнению с началом XX века (подробная карта приведена в приложении у Мейснера, 1915), дельта в период понижения уровня моря выдвинулась в море на 25–30 км, но стала уже на 40 км (180 против 220 км). Острова дельты — Тишковские, Белинские и другие — превратились в полуострова. Подводные банки — Чистая, Укатная, Жесткая, Новинская, Джамбайская и многие другие — сделались островами. В настоящее время расстояние между коренными берегами у вершины дельты составляет 15–17 км, а у моря — 200 км (Ходоревская, 2011).

Берега Северного Каспия окаймлены осыхающей отмелью, область глубин менее 2–3 м простирается от уреза воды на расстояние от 10 м до 70 км. На границе со Средним Каспием глубины не превышают 23–25 м. Между дельтой р. Урал и Мангышлакским заливом расположена обширная впадина под названием Уральская бороздина с глубинами 5–8 м. Дно северной части моря слабо наклонено к югу, покрыто песком и ракушечником. Устьевые участки заполнены выносами рек, которые образуют множество отмелей, поэтому рельеф дна Северного Каспия сложный. Отличительной чертой морфологического строения береговой зоны Каспия при наличии большой амплитуды колебания уровня моря является существование реликтовых форм берегов, русел и дельт рек, привязанных к уровням воды в периоды регрессий (Михайлов и др., 1986; Болгов и др., 2007).

Как и другие каспийские дельты, *дельта Урала* изменяла свои размеры в длительный период регрессии моря. Формирование современной дельты началось в XVIII в. Известны карты дельты 1772, 1834, 1862, 1927, 1945 гг., позволяющие отследить её изменения (Самойлов, 1952). Наиболее значительные изменения связаны с понижением уровня моря после 1931 г. В 1977–1995 гг. подъём уровня моря привел к обратному затоплению периферийной части дельты и зарастанию её тростником, который к 1992 г. сформировал вдоль береговой линии пояс шириной 15–30 км. В тыловой части тростникового пояса образовались окна открытой воды — лагуны — шириной 3–5 км. Сухая дельта превратилась в заболоченную. Но после 1992 г., когда подъём уровня превысил 1,7 м, тростниковый пояс начал разрушаться со стороны моря и береговая линия начала смещаться в сторону суши. В 1992–1996 гг. наступление береговой линии достигло 3–5 км. Речные русла, ранее высохшие, наполнились водой. В 1996–2001 гг., когда уровень моря начал постепенно снижаться, тростниковый пояс вновь стал расши-

ряться и распространился в лагуны, превратившиеся в узкие полосы шириной 1–2 км. Обводнённые речные русла вновь стали сухими.

Между Уралом и Эмбой тянется солончак Тентек-сор. Засолённые участки чередуются тут в виде полос, отделённых друг от друга длинными и высокими грядами (или буграми) Бэра (Шлямин, 1954). Река *Эмба* (Жем) начинает делиться на рукава примерно за 20–100 км от моря (в зависимости от уровня последнего), образуя дельту с тремя главнейшими рукавами: Кара-Узьяк, Киян и Кулок. В маловодные годы на месте дельты вне сезона половодья образуется только цепочка озёр-стариц. В XIX веке Эмба нормально впадала в море, что было исследовано ещё Н.А. Северцовым и Н.Я. Данилевским. В одной из первых лоций Каспийского моря (1884) упоминается, что лет 170 назад в устье Эмбы входили большие суда (Соколов, 1952; Шлямин, 1954). В последнее время достигает моря только весной (данные за 1940–1950-е гг.) или только в наиболее полноводные годы, иссякая в приморских сорах.

На юг от Эмбы, по направлению к полуострову Бузачи, в период высокого стояния моря располагались заливы Мёртвый Култук (залив Цесаревича, Комсомолец) и Кайдак (узкий и длинный мелководный залив — продолжение Мёртвого Култука на юго-запад, ограничивавший с востока полуостров Бузачи; его глубина доходила до 4–5 м). Солёность воды в заливах быстро возрастала в восточном и южном направлениях и в южной части залива Кайдак достигла 60‰ — почти в пять раз больше средней солёности открытой части Каспийского моря (но в пять раз меньше солёности Кара-Богаз-гола). В процессе снижения уровня воды в Каспийском море в середине XX века большая часть заливов превратилась в обширные соры (солончаки). Вода полностью ушла из залива Кайдак в 1941 г., площадь Мёртвого Култука уменьшилась с 15 тыс. км² до 500 км², глубина не превышала 1 м. Известное по ихтиологической литературе место — рыболовецкий посёлок Прорва, вблизи которого проходил фарватер для входа в залив Мёртвый Култук — оказался в 40–50 км от берега моря. К 1995 г. уровень моря повысился, Мёртвый Култук несколько увеличился, а сор Кайдак вновь отчасти заполнился водой, но ненадолго, поскольку уровень моря к настоящему времени снова упал на 1 м.

Полуостров Мангышлак, отделённый от полуострова Бузачи Мангышлакским заливом, образован рядом скалистых холмов, формирующих плато, и возвышается над уровнем моря на 150–200 м с отдельными вершинами от 300 до 500 м, но, в целом, восточный берег Среднего Каспия значительно ниже западного, далеко в море выдаются мысы и косы, между которыми располагаются небольшие заливы. Исключение составляет расположенный к югу от залива Александрбай самый большой залив Каспийского моря — Кара-Богаз-Гол, являющийся в настоящее время лагуной с исключительно высокой солёностью.

Восточный берег Южного Каспия низменный, у берега преобладают песчаные пустыни. К югу от Кара-Богаз-Гола расположены два залива — Красноводский (Туркменбаши) и Туркменский, разделённые Челекеном. Мелководный Красноводский залив, ограниченный с севера Красноводским полуостровом, вда-

ётся вглубь суши почти на 50 км. В период высокого стояния моря Челекен был островом (вкл. фото 1) — самым большим на Каспийском море. Он имел форму овала, к которому с юга и севера примыкали длинные песчаные косы, отделявшие два сравнительно глубоких залива: Керг-Яха и Кара-Гель. К югу от Челекена лежит остров Огурчинский, который отделён от Челекена проливом, ширина которого варьирует в зависимости от уровня моря. Сам остров ограничивает с запада Туркменский залив шириной около 40–60 км.

К югу от Туркменского залива, в залив Гасан-Кули (Гасан Голи) впадала река Атрек. В нижнем течении Атрек широко разливался, образуя дельту с множеством протоков и временных озёр (так называемые делилийские, аджиябские и низовые разливы). С конца XIX века вода доходит до Каспийского моря только в половодье и не каждый год, в остальное время разбирается на орошение. В 1970-е гг. для соединения низовий Атрека с морем был прорыт рыбоходный канал, соединявший нерестилища с морем (Савенкова, Асанов, 1988). В 1984, 1986, 1990 и **1991 г.** вода в низовья не поступала вообще и нереста рыбы не было (Аманниязов, Джанмурзаев, 1999).

Длина береговой линии иранского побережья от Гасан-Кули до Астары (реки и одноимённого города) около 620 км. Ширина равнинной части побережья колеблется от 1 км в центре до 50–60 км в районах крупных дельт рек Горган и Сефидруд. Южный берег моря окаймлён высоким горным хребтом Эльбурс (самая высокая точка, гора Демавенд, 5610 м). Местами горы близко подходят к морю, но большей частью находятся на расстоянии 30–50 км от берега.

В юго-восточном углу моря (на мазандеранском участке побережья) располагается узкий залив Горган (Астрабадский), вдающийся в берег на 63 км. Он отделён от моря полуостровом Мианкале (Потёмкинской косой) и островами Ашур-Аде. Уже во время экспедиций конца XIX — начала XX века (до понижения уровня моря в 1931–1977 гг.) он был весьма мелким, частично заросшим, глубиной не более 3 м. Опресняемый рекой Тарасу (Кара-су) и множеством мелких речек, он представлял собой прекрасное место для нереста и нагула многих видов полупроходных рыб. При понижении уровня моря острова Ашур-Аде соединились с полуостровом Мианкале.

Реки Иранского побережья многочисленны, но, как правило, имеют незначительную длину; наиболее крупные из них с востока на запад: Горганруд, Тарасу (Кара-су), Нека Астара, Таджан, Талар, Бабол, Хараз, Ростамруд, Галангруд, Кажур, Хёйруд, Чалус, Чешмекиле, Чалкруд, Сафаруд, Полруд, Шалманруд, Сефидруд, Пасихан, Плангдарре, Шандерман, Шафаруд, Диначал, Навруд, Каргаируд, Лисар, Хавиг, Ламир, Лавандавил, Астара.

На гилианском участке иранского побережья расположена ныне лагуна, ранее залив — Энзелийский (до 1980 г. — Пехлевийский); по полному отделению от моря песчаной косой превратился, фактически, в озеро. Такие озёра-лиманы со стоячей водой, отделённые от моря мелями называют также мургаб, мурд-аби или морд-аб («мертвая вода»). На фарси Энзелийский залив называют Анзали

Мордаб. Он принимает многочисленные речки, текущие с гор; берега залива заболоченные, заросшие растительностью, вода опреснённая, в некоторых участках полностью пресная.

У Ленкорани горы приближаются к берегу на расстояние 8–10 км. Здесь хребет Эльбурс переходит в Талышские горы, отделённые от системы Малого Кавказа прогибом, занятым нижним течением реки Аракс. Ленкоранская, или Талышская, низменность вытянута вдоль берега моря, её ширина от 5 км на юге до 30 км на севере. Прежде на этой низменности у самого моря располагались многочисленные, преимущественно небольшие, пресноводные и солоноватоводные озёра, которые называли «морца», как и в Астраханской области. Бэр, посетивший Ленкорань, рассказывает (Лукина, 1984), как сильный, пенящийся прибой нагромоздил у ленкоранского берега широкий песчаный барьер; вода речек скопилась перед барьером и образовала длинный пресный водоём, имевший только в одном месте сток в море. Самые крупные реки Ленкорани — Астарачай, Ленкоранчай, Виляшчай.

Кызылагачский залив (Кызыл-Агач, залив Кирова) ещё в постплиоцене занимал всю Кура-Араксинскую низменность, а в настоящее время является мелким (до 2,5 м) заливом, ограниченным от моря Куринской косой. Он подразделяется на Малый (на юге, у побережья Ленкорани) и Большой (севернее, у берегов Сальянской степи) Кызылагачские заливы, разделённые полуостровом (ранее островом) Сара. В настоящее время Малый Кызылагачский залив отгорожен от моря дамбой и опреснён, соединяется с Большим Кызылагачским заливом и Каспийским морем системой дамб и каналов.

Современная **дельта реки Куры** в южной части западного побережья Каспия сформировалась в устье реки с большим стоком наносов. Несмотря на уменьшение стока наносов в связи с созданием Мингечаурского водохранилища (в 1953 г.), выдвигание дельты продолжалось, так как падение уровня моря компенсировало сокращение стока наносов. К 1978 г. площадь дельты достигла 189 км², а длина составляла 30 км. В 1978–1995 гг. эволюция дельты определялась подъёмом уровня моря на 2,35 м: большая часть дельтового выступа была затоплена, длина дельты уменьшилась на 10 км. Вдоль прежнего русла сохранились лишь узкие острова (старые прирусловые валы). По сравнению с 1978 г. площадь дельты уменьшилась на 78 км² (41%) и составила 111 км². В 1995–2001 гг. постепенное увеличение уровня моря (к 2001 на 0,54 м) привело к новым изменениям строения дельты. Мелководные участки залитой водой дельты вновь стали зарастать тростником. Площадь дельты выросла на 25 км² и в 2001 г. достигла 136 км². Обширные понижения в пределах дельты были залиты водой, речные воды прорвались через правый берег основного рукава и повернули на юго-запад. Поток воды по бывшему юго-восточному руслу прекратился, и отмершее русло заросло тростником. В море вблизи бывшего устья из материала размыва дельты сформировалась в юго-западном направлении новая коса длиной 3 км (Кравцова, Михайлов, 2006).

По направлению к северу от дельты Куры берег становится более высоким. Группа островов, расположенных к востоку от Апшеронского полуострова (Бакинский архипелаг), есть продолжение полуострова и имеет общее с ним геологическое происхождение и структуру. Северный берег Апшерона принадлежит уже Среднему Каспию. Берега здесь низменны, в море впадает много небольших рек, в частности, так называемые яламинские речки. Самые крупные реки (с юга на север): Сумгайтчай, Гильгильчай, Дивичай (впадающая в Дивичинский лиман, представляющий собой в настоящее время замкнутую лагуну — озеро Агзыбир), Вельвеличай, Кудиялчай, Карачай, Кусарчай.

Река **Самур** впадает в Каспийское море двумя рукавами — Самур и Малый Самур, образуя на последних 20 км обширную дельту. Малый Самур, отделяющийся от главной реки в 22 км от её устья, впадает в море в 5,5 км северо-западнее основного рукава. В Малый Самур слева в 5 км от устья по каналу, прорытому в 1935 г., сбрасываются воды реки Гюльгерычай, впадавшей ранее непосредственно в Каспийское море. В 1956 г. в верхней части дельты был сооружен водораспределительный Самурский гидроузел, вода от которого по Самурско-Дербентскому каналу направляется на север, а по Самур-Апшеронскому каналу — на юг (Болгов и др., 2007). Интенсивная хозяйственная деятельность в бассейне Самура — особенно водозабор на Самурском гидроузле, приводящий к практически полному отсутствию стока в отдельные месяцы в нижнем течении, — привела к деградации режима дельты, где расположен уникальный в экологическом, эстетическом и научном отношении природный комплекс — Самурский лес (Сайпулаев и др., 2005). По данным Зонна (2004), до устья и дельтового леса Самура доходит только 9% стока реки.

В междуречье Самура и Сулака находится много небольших водотоков, впадающих (впадавших) в Каспийское море с формированием дельт: Гюльгерычай, Рубасчай, Дарвагчай, Уллучай, Артузен, Гамри-озень, Манас-озень, Шура-озень. Современная **дельта реки Сулак** начала формироваться 200 лет назад. К 1978 г. здесь существовали вторая причленённая дельта («старая») с Сулакской косой и третья причленённая дельта («новая»). Кардинальные изменения произошли в результате подъёма уровня моря и антропогенного сокращения стока наносов (с 1975 г.). В период резкого подъёма уровня моря была затоплена большая часть «старой» и «новой» дельт. Восточный берег дельты был размыв волнением, береговая линия сместилась на 1 км к западу. Под действием процессов размыва и абразии Сулакская коса стала короче на 4 км и переместилась на 1 км в западном направлении. Площадь «старой» дельты уменьшилась на 21 км². «Новая» дельта была почти полностью размывта. По обеим сторонам от устья сформировались лагуны. Площадь дельты уменьшилась за этот период с 70,6 до 46,4 км² (на 34%). В 1991–1997 гг. темп сокращения площади дельты уменьшился, но размыв восточного края «старой» и «новой» дельт продолжался, Сулакская коса выросла до 12 км и присоединилась к аграханскому берегу (Кравцова, Михайлов, 2006).

Дельта Терека, впадающего в Аграханский залив, имеет длительную и сложную историю развития. После Каргалинского прорыва в 1914 г. старые северные рукава отмерли и речной поток сконцентрировался в главном восточном русле. В 1956 г. на Тереке был создан Каралинский гидроузел для регулирования стока и вододеления между оросительными системами Старой и Новой дельты. Опасность наводнений в 1960-х гг. обусловила строительство искусственного канала через Аграханский полуостров. В 1973 г. вода прорвалась через защитную дамбу и началось формирование небольшой «новой» дельты на открытом побережье Каспия. Но это привело также к высыханию Аграханского залива. Искусственный канал был перекрыт для предотвращения неблагоприятных экологических явлений. В 1977 г. он был вновь открыт и на берегу Аграханского полуострова продолжилось формирование «новой» дельты Терека. В 1978–1991 гг., в период быстрого подъёма уровня моря, дельта существенно изменилась, Аграханский залив, прежде почти сухой и заросший тростником, вновь наполнился водой. Вдоль берегов Аграханского полуострова сформировался барьерно-лагунный комплекс, что представляет типичную реакцию низменных каспийских берегов на подъём уровня моря. На восточном берегу Аграханского полуострова «новая» дельта Терека, выдвинувшаяся к началу трансгрессии на 0,4 км, продолжила свой рост, несмотря на подъём уровня моря. К 1991 г. устье выдвинулось на 1,8 км, к 2002 г. — до 2,3 км (Кравцова, Михайлов, 2006; Болгов и др., 2007).

К северу от устья Терека расположен Кизлярский залив, который вдаётся в материк на 20 км. Залив мелкий, с глубиной до 4 м. В него впадают реки Кума, Прорва, Левый Банок, Таловка. Берег низкий, местами болотистый. Вода в заливе сильно опреснена, солёность составляет 5–7‰.

Далее к северу до дельты Волги прибрежная часть Прикаспийской низменности изобилует ильменями и небольшими мелководными заливами. Берег здесь чрезвычайно отмельный, и поэтому при сгонах и нагонах граница между морем и сушей перемещается в очень больших пределах. При сильных нагонах вода заливают низменные берега на несколько десятков километров в глубь суши. При этом заполняются водой пересохшие ильмени.

Островов на Каспийском море немного, их площадь примерно 2050 км². Большая часть островов расположена в Северном Каспии (площадью более 1,8 тыс. км²). Большинство морских островов Северного Каспия являются аккумулятивными образованиями типа баров, образованных волнами на периферийных участках поднятий или морского дна (Рычагов, 1997). Из них самый крупный — остров Чечень (122 км²), который образовался, как и Пешные острова вблизи устья Урала, за счёт выхода мелководий при понижении уровня моря. В восточной части Северного Каспия расположен архипелаг Тюленьих островов, среди которых выделяются Кулалы (73 км²), Морской (65 км²) и много мелких. Множество островов, находящихся в пределах мелководного устьевоего взморья Волги, со временем сольются с её растущей дельтой за счёт выноса речных наносов (Болгов и др., 2007).

Таким образом, в биотопическом отношении Каспийское море очень разнообразно, что находит своё отражение и в многообразии таксонов и внутривидовых форм населяющих его животных.

Ниже в книге мы рассматриваем границы моря условно в пределах, включающих собственно море, а также дельты рек, лагуны, заливы и отделившиеся лагуны-озёра, подверженные, как мы хотели показать выше, значительным изменениям в связи с гидрологическими изменениями в бассейне в целом.

Глава 2. ВВЕДЕНИЕ В ГЕОЛОГИЧЕСКУЮ ИСТОРИЮ КАСПИЙСКОГО МОРЯ

Аборигенная фауна Каспийского моря необычна своей неоднородностью, как в сравнении с фауной типичных морских и пресноводных водоёмов, так и в сравнении с соседними солоноватоводными Чёрным и Азовским морями (Зенкевич, 1963; Мордухай-Болтовской, 1960; Mordukhai-Boltovskoi, 1979; и мн. др.). Поэтому в первый том Определителя мы сочли уместным включить небольшой экскурс в геологическую историю Каспийского моря и обратить внимание читателя на события, которые, предположительно, и привели к появлению в Каспийском море своеобразной и уникальной фауны рыб и моллюсков. Последняя группа особенно важна, поскольку включает организмы — руководящие формы при проведении палеонтологических, стратиграфических и геологических исследований.

В фауне беспозвоночных выделяют четыре группы, или комплекса, видов различного происхождения. Обращаем внимание, что эти группировки, как они определены ниже, не относятся к рыбам (подробнее см. раздел 4.1), но, в целом, идея сосуществования в современном Каспийском море автохтонной фауны и групп вне-каспийского происхождения, применима для всех групп каспийских животных.

Виды арктического комплекса, который называют также гляциальным или арктическим реликтовым, немногочисленны. Они включают холодноводные виды, населяющие глубоководные участки котловин Среднего и Южного Каспия. Предки видов арктического комплекса, предположительно, проникли в Каспийскую котловину во время максимального (рисского) оледенения (Segerstråle, 1966; Виноградов, 1976) из арктических морей (Романова, 1960б; Виноградов, 1976) или Балтийского моря (Segerstråle, 1966). Виды (или их предковые формы) средиземноморского комплекса предположительно заселили Каспийскую котловину в периоды, когда она соединялась с Черноморской (Эвксинской) котловиной по Кумо-Манычской впадине (Андрусов, 1918; Мордухай-Болтовской, 1960). Во все эпохи существования Каспийского моря, не исключая предположительно гиперсолёный Балаханский водоём, его опреснённые районы заселялись и первично пресноводной фауной (Андрусов, 1888; Старобогатов, 1970). В настоящее время она обычна в Северном Каспии, южных опреснённых лагунах и устьях рек.

Ядро каспийской фауны составляют виды так называемого автохтонного комплекса, который сформировался в ходе уникальной геологической истории гигантских неогеновых замкнутых и полузамкнутых водоёмов восточной части внутреннего бассейна Паратетис. Эта история характеризовалась многократны-

ми сменами гидрологических и гидрохимических условий, в частности, циклическими сменами солёности, прерыванием и восстановлением связей водоёмов, составлявших Паратетис, с морскими бассейнами и друг с другом (табл. 1–3), а также масштабными трансгрессиями и регрессиями вследствие экстраординарных климатических и тектонических событий и эрозионных циклов (Андрусов, 1918; Мордухай-Болтовской, 1960; Невеская, 1971; Dumont, 1998; и мн. др.). Автохтонный комплекс в настоящее время представлен преимущественно солоноватоводными видами и филогенетически весьма неоднороден. Его основу составляют виды немногих семейств недавнего морского происхождения, сохранивших черты, присущие морским организмам. Они относятся к группам мезо- и неолимнических видов по классификации Старобогатова (1970) (см. *Прикнижный словарь*). Кроме того, компонентом автохтонного комплекса являются древние пресноводные виды, вторично вернувшиеся к обитанию в солоноватоводных условиях, например, семейство *Sercoragidae* (*Cladocoera*, Crustacea). Отличительная экологическая черта автохтонной фауны — сравнительная эврибионтность. Другая важная черта — незаполненность ряда экологических лицензий. Большинство аборигенных донных форм — вагильные, относимые скорее к нектону (мизиды) и некто-бентосу (бокоплавы), тогда как обитателей мягких грунтов мало. Эта особенность, в частности, могла быть причиной успеха акклиматизаций кормовых донных беспозвоночных — обитателей мягких грунтов (см. главу 6).

История становления Каспийского моря — важной части современного черноморско-каспийского региона — неразрывно связана с двумя внутренними водоёмами морского типа — Чёрным и Азовским морями и ныне полностью исчезнувшим Паннонским озером. Все вместе эти котловины входили в единый бассейн Паратетис (табл. 1) и имели общую предысторию.

Возникновение водоёмов понто-каспийской области восходит к мезозою (около 200 млн. лет назад), когда океан Тетис соединял прабассейны Атлантического и Тихого океанов в области современной южной Европы и Центральной Азии. В середине третичного периода поднятием альпийской складчатости часть океана Тетис была отделена от остального Мирового океана и расположилась параллельно ему, что и отражено в названии «Паратетис» (Laskarev, 1924). Залив Паратетис тянулся от современного бассейна Роны на западе до Аральского моря на востоке; в него входили Паннонский и Дакийский бассейны, котловины современных Чёрного и Каспийского морей. Залив Паратетис составлял единый водоём вплоть до позднего миоцена (табл. 1). Не исключено, что этот водоём уже тогда был бесприливным, то есть обладал одной из характерных черт Каспийского моря в настоящее время.

В середине миоцена (около 15 млн. лет назад) формирование Альп, Карпатских, Балканских и Кавказских гор разделило залив Паратетис на несколько изолированных бассейнов. Восточный бассейн включал в себя котловины современных Каспийского и Чёрного (Эвксинская котловина) морей. Относительно обособленно развивалась расположенная на западе Паннонская котловина, кото-

рая, тем не менее, важна при рассмотрении формирования каспийского автохтонного комплекса животных.

Сведения о палеонтологии, палеогеологии и палеогидрографии бассейнов залива Паратетис содержатся в большом числе специальных публикаций, из которых укажем лишь некоторые относительно недавние (Benson, 1976; Steiniger et al., 1985; Невеская и др., 1986, 2005; Jones, Simmons, 1996; Rögl, 1998, 1999; Müller et al., 1999; Dercourt et al., 2000; Geary et al., 2001; Vasiliev et al., 2004, 2005; Popov et al., 2004, 2006; Schulz et al., 2005; Harzhauser, Piller, 2007). Более ранние палеогеологические и палеонтологические данные были также широко использованы в публикациях, обсуждавших формирование современного состава и эволюцию фауны Каспийского моря (Мордухай-Болтовской, 1960; Зенкевич, 1963; Старобогатов, 1994; Dumont, 1998, 2000; Аладин, Плотников, 2000; Reid, Orlova, 2002; и др.).

Предполагаемая последовательность ключевых событий приведена в табл. 1–3.

Развитие водоёмов Каспийской и Эвксинской котловин в составе единого бассейна

Солёность единого раннесарматского моря была ниже океанической благодаря пресноводному стоку, однако населено оно было типично морскими организмами и начинавшей формироваться сарматской солоноватоводной фауной. Постепенно западная часть раннесарматского моря отделилась и, утратив после поднятия Карпатской цепи гор около 12 млн. лет назад связь с океаном, превратилась в солоноватоводное Паннонское озеро. Его площадь была максимальной (250 тыс. км²) 9,5 млн. лет назад, и именно здесь — раньше, чем в других бассейнах, — началось формирование солоноватоводной фауны, напоминающей современную понто-каспийскую; возможно, для ряда групп понто-каспийских форм, в частности моллюсков, паннонские формы явились предковыми (Geary et al., 2001).

Вследствие возросшего пресноводного стока средне-, а затем и позднесарматское море, так же как и паннонское, превратились в солоноватоводные озёра, что привело к вымиранию морской фауны. Позднесарматское море, продолжая опресняться, сменилось меотическим, в котором морская фауна была уже полностью замещена солоноватоводной. Однако кратковременное воссоединение в ходе трансгрессии с Мировым океаном привело к повышению солёности и восстановлению фауны морского облика. Таким образом, раннепонтическое озероморе содержало фауну смешанного характера, включая солоноватоводную, развившуюся из иммигрантов Паннонской котловины. Эта солоноватоводная фауна, претерпев расцвет в среднепонтическое время, была столь схожа с современной, что современная автохтонная каспийская фауна иногда рассматривается как реликт понтической (Мордухай-Болтовской, 1960; Grigorovich et al., 2003).

Таблица 1

Геологическая история Эвксинской и Каспийской котловин в составе единого бассейна (по Рейду и Орловой (Reid, Orlova, 2002) с изменениями)

Геологическая эпоха	Название водоёма	Время, млн. лет назад	Солёность, ‰	Основные геологические события	Основные события в развитии фауны
Миоцен (22–5 млн. лет назад)	Каспийская, Эвксинская и Паннонская котловины составляют единый водоём				
	Раннесарматское море	15–12,5	~20		Снижение разнообразия морской фауны, развитие сарматской солоноватоводной фауны.
	Среднесарматское море	12,5–10	17–20	Отделение Паннонского бассейна	Замещение морской фауны эндемичной сарматской солоноватоводной.
	Отделение Паннонского водоёма				
	Позднесарматское море	10–8,3	6–17		Процветание сарматской фауны.
	Меотическое море	8,3–6,5	6–15	Трансгрессия и восстановление связи с Мировым океаном	Продолжающееся замещение морской фауны одновременно с её инвазией через восстановившееся соединение с морем, дальнейшее видообразование и процветание сарматской фауны.
Ранне- и Среднепонтическое море	6,5–5,8	12–15	Тектонический прогиб, трансгрессия и восстановление соединения с Паннонским бассейном	Иммиграция эндемичной паннонской фауны (предшественника современной автохтонной каспийской фауны) в объединённый бассейн и постепенное вытеснение морской и сарматской фаун.	

Раздельное развитие водоёмов в Эвксинской и Каспийской котловинах

С подъёмом Кавказских гор в конце миоцена Понтическое озеро-море подразделилось на Позднепонтическое озеро-море в Эвксинской котловине и Бабаджанское озеро в Каспийской (табл. 2), а связь с Паннонским озером с конца среднего миоцена более не возобновлялась. Распад Понтического бассейна и отделение Эвксина от Каспия связывают также и с Мессинским кризисом — пересыханием Средиземного моря вследствие закрытия проливов, соединявших этот остаток океана Тетис с Атлантическим океаном, и перетекания части вод понтического бассейна через район современных проливов Босфор и Дарданеллы в средиземноморскую котловину около 5,6–5,3 млн. лет назад (Roveri et al., 2008; Krijgsman et al., 2010). Паннонское озеро, просуществовавшее до плиоцена, характеризовалось богатой фауной эндемичных солоноватоводных моллюсков, в особенности семейства *Cardiidae* (Geary et al., 2001), развивавшейся по мере исчезновения