

Историческая реконструкция формирования ихтиофауны и паразитофауны рыб Каспийского моря и внутренних водоемов Азербайджана

Институт зоологии НАН Азербайджана, г. Баку
e-mail: shaig-ibrahimov@rambler.ru

Аннотация. В Каспийском море отмечено 123, а во внутренних водоемах Азербайджана 112 видов и подвидов рыб, а на этих рыбах соответственно 370 и 354 видов паразитов. Эта фауна рыб и ихтиопаразитов неоднородна по происхождению и относится к нескольким фаунистическим комплексам. Современная фауна Каспийского моря и внутренних водоемов Азербайджана сформировалась в четвертичное время из переднеазиатских, бореальных равнинных, понтокаспийских морских, солонатоводных, бореальных предгорных, средиземноморских, индийских равнинных, а также небольшого числа остатков древних морских форм паразитов и ларвальных гельминтов рыб, занесенных сюда окончательными хозяевами – рыбоядными птицами. В процессе становления Каспийского моря при сильном опреснении воды все морские стеногалинные организмы исчезали, а сохранялись только пресноводные и эвригалинные морские формы, при сильном осолонении пресноводные стеногалинные организмы исчезали в море, но сохранялись в пресноводных притоках. Поэтому современная фауна рыб и ихтиопаразитов Каспия состоит в основном из пресноводных и эвригалинных морских видов. При случайном занесении сюда новых для фауны морских организмов, они при отсутствии значительной конкуренции со стороны немногочисленных морских видов, легко приживаются и достигают большой численности.

Ключевые слова: Каспийское море, водоемы Азербайджана, рыбы, ихтиопаразиты, фаунистические комплексы.

Введение

Каспийское море и внутренние водоемы Азербайджана, все без исключения, относящиеся к каспийскому бассейну, имеют сложную геологическую историю. Скудность сведений по ископаемым останкам рыб и полное отсутствие палеонтологических данных по их паразитам делает чрезвычайно трудным теоретическую реконструкцию процесса формирования ихтиофауны и паразитофауны рыб этих водоемов. Однако при помощи метода современного биогеографического анализа, основанного на характере распределения видов в пределах ареала и особенностях их экологии, используя также данные исторической геологии, можно относительно успешно восстановить основные этапы этого процесса. Результаты такого анализа могут быть использованы как для близко-, так и дальнесрочного прогнозирования.

Материалы и методы

Материалом для настоящей статьи послужили, наряду с анализом многочисленных литературных источников, сборы, проведенные авторами в 1976-2013 годах в открытых районах Северного Каспия – у дельты р. Волги и устья р. Урала, островов Тюленьего, Малого Жемчужного, Кулалы, пос. Баутино; Среднего Каспия – у устьев рек Сулака, Самура и Яламы, городов Хачмаса и Сумгаита, северной части Абшеронского полуострова в западном, мысов Песчаного и Ракушечного, полуострова Челекен в восточном прибрежьях; Южного Каспия – у пос. Гарадаг, городов Ленкорани и Астары, у устьев рек Пирсаатчая, Куры и Ленкоранчая в западном, острова Огурчинского, у портпункта Окарем и пос. Гасан-Кули в восточном прибрежьях; в Девичинском лимане, Малом Гызылагачском заливе, Казахском и Южном Челекенском заливах, в заливе Туркменбаши, во всем азербайджанском прибрежье Каспия. Во внутренних водоемах исследования проводились в реках, озерах и водохранилищах, относящихся к бассейну реки Куры, реках Северо-Восточного Азербайджана и Ленкоранской природной области. С целью идентификации рыб и их паразитов, общепринятыми методами ихтиологии [29] и паразитологии [9] было обследовано более 15,3 тыс. рыб, относящихся к 97 видам и подвидам формам.

Результаты и их обсуждение

По результатам проведенных нами исследований и литературным данным [1, 14, 17, 18, 25 и др.] к настоящему времени в Каспийском море отмечено 123, а во внутренних водоемах Азербайджана 112 видов и подвидов рыб, на этих рыбах обнаружено соответственно 370 и 354 видов паразитов. Как ихтиофауна, так и паразитофауна рыб Каспийского моря и водоемов Азербайджана неоднородны по

своему происхождению и в большинстве своем могут быть отнесены к переднеазиатскому, бореальному равнинному [33], бореальному предгорному, индийскому равнинному, понтокаспийскому морскому, солоноватоводному, средиземноморскому фаунистическим комплексам [17].

Каспийское море имеет сложную геологическую историю, которая описывается в работах ряда авторов [3, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 16, 22, 30 и др.]. Несмотря на расхождения во мнениях по отдельным вопросам, их взгляды на основные этапы развития каспийского бассейна и формирование его фауны в общих чертах совпадают.

В конце мезозойской и начале кайнозойской эр территория юга Евразии была занята океаном Тетис, воды которого покрывали площади, занятые в настоящее время Южной Европой, Украиной (в т.ч. Крымом) и частично Кавказом. Хотя на месте современного Кавказа суша была уже в палеозое, но вплоть до кайнозоя на ней еще не было пресноводных водоемов, поэтому отсутствовали и пресноводные животные. В палеоцене море Тетиса заливало южную часть Европы, в эоцене кавказский остров начал принимать горный рельеф и к концу олигоцена стали оформляться основные черты Кавказа, который все еще оставался островом.

В олигоцене образовалось глубоководное Майкопское море, в котором обитало разнообразное рыбное население, в том числе представители современных семейств сельдевых, морских игл и бычковых. В дальнейшем, в связи с интенсивным процессом орогенеза площадь, занятая морем стала сокращаться. Впервые остатки пресноводных животных обнаруживаются в миоцене. В это время Куринская низменность представляла собой прогиб, занятый морем. В среднем миоцене Кавказский остров постепенно поднимается и присоединившись к Переднеазиатскому массиву, становится полуостровом. В результате этого часть рек Иранского нагорья стала продолжать свое течение через сравнительно низинные части Кавказа. Через верховья рек в кавказские водоемы проникли представители переднеазиатского комплекса. Из рыб сюда относятся представители родов *Varicorhinus* (*Сапоета*), *Barbus* и *Nemachilus*. В конце миоцена море, омывающее Кавказ, начало мелеть и опресняться, кавказская суша расширилась, началось образование равнинных течений рек и их фауны.

Надо полагать, что в это время в пресноводной части каспийского бассейна стала формироваться понтокаспийская пресноводная фауна, в которую из рыб можно отнести шипа, севрюгу, красноперку, жереха, линя, шемаю, переднекавказскую и закавказскую уклейку, быстрянку, густеру, леща, белоглазку, синца, рыбака, чехонь, золотистую и каспийскую щиповку, судака и берша, а из паразитов – ряд видов, специфичных только к понтокаспийским рыбам: красноперке – моногенеи *Dactylogyrus difformoides*, *D. difformis* и *Paradiplozoon pavlovskii*, линю – жгутиконосец *Cryptobia kessleritzi*, моногенеи *Dactylogyrus macracanthus* и *Gyrodactylus tincae*, трематода *Asymphylogora tincae* и нематода *Skrjabillanus tincae*, шемае – моногенеи *Dactylogyrus chalcalburni*, уклейке – моногенеи *Dactylogyrus fraternus*, *D. minor* и *D. parvus*, густере и уклейке – моногенеи *Dactylogyrus propinguus* и *Paradiplozoon sapae*, лещу – моногенеи *Dactylogyrus auriculatus*, *D. falcatus*, *D. wunderi*, *D. zandti* и *Gyrodactylus elegans*, синцу – моногенеи *Dactylogyrus chraniilowi*, чехони – моногенеи *Dactylogyrus simplicimalleata*, судачу – жгутиконосец *Trypanosoma luciopercae*, микроспоридия *Glugea luciopercae* и моногенеи *Ancyrocephalus paradoxus*, бершу – моногенеи *Ancyrocephalus gussevi*, судачу и бершу – жгутиконосец *Trypanosoma luciopercae*. Остальные виды, относящиеся в понтокаспийскую группу, обладают более широкой специфичностью. Это – жгутиконосцы *Cryptobia borelli*, *Costia necatrix*, микроспоридии *Myxidium schulmani*, *Zschokkella sturionis*, *Myxobolus alburni*, *M. alievi*, *M. bliccae*, *M. cycloides*, *M. exiguus*, *M. gigas*, *M. karelicus*, *M. kuleminae*, *M. minutus*, *M. nemachili*, *M. rotundus*, *M. rutili*, *M. saidovi*, *M. sandrae* и *M. schulmani*, инфузории *Apiosoma carpelli*, *A. constrictum*, *A. giganteum*, *Trichodina polycirra* и *T. suleimanovi*, моногенеи *Gyrodactylus cobitis*, *G. vimbi* и *Diplozoon paradoxum*, цестоды *Biacetabulum appendiculatum* и *Triaenophorus meridionalis*, аспидогастрея *Aspidogaster limacoides*, трематоды *Rhipidocotyle kovalae*, *Asymphylogora imitans*, *A. kubanica*, *Allocreadium transversale*, *Nicolla skrjabini* и *Sphaerostomum globioporium*, нематоды *Thominx tuberculata*, *Molnaria intestinalis*, *M. leucisci*, *Agrachanus scardinii*, *Philometra ovata* и *Contraecum bidentatum*, скребни *Leptorhynchides plagicephalus*, *Acanthocephalus anguillae* и *A. lucii*, ракообразные *Lernaea esocina* и *Caligus lacustris*. В эту группу входят также несколько видов паразитов, не встречающихся у хозяев понтокаспийского происхождения, и специфичных только к палеарктическим или амфибореальным рыбам: щуке – жгутиконосец *Cryptobia guyerneyorum*, воле – кокцидия *Eimeria rutili* и микроспоридия *Henneguya chaibulaevi*, *Glugea rhodei* и моногенеи *Gyrodactylus rhodei*, сазану – жгутиконосцы *Cryptobia cyprini* и *S. indistincta*. Возможно, что эти виды когда-то были широко распространены в пределах ареалов своих хозяев, но во время четвертичных похолоданий исчезли в наиболее холодных районах. Однако не исключено, что некоторые из них изначально имели относительно небольшой ареал.

В верхнем миоцене на месте современных южных морей сформировался обособленный от океана Сарматский бассейн. По сведениям В.В. Богачева [7] в нем исчезли многие наиболее типичные океанические формы. Однако здесь обитали игла-рыба, атерина, кефали, а также тюлень, очень близкий к современному каспийскому [6, 19]. По мнению А. Мик [35] в миоцене развился и эндемичный род каспийских миног *Caspiomyzon*, представленный в настоящее время одним проходным видом.

В конце миоцена связь с океаном сильно сократилась и Сарматский бассейн стал опресняться, что привело к быстрому вымиранию большей части его характерной фауны. Затем этот водоем уступил место Меотическому бассейну, отложения которого залегают между сарматом и плиоценом. Вследствие вновь установившейся связи с океаном этот бассейн приобрел ряд типичных океанических форм.

Начиная с верхнего плиоцена в районе расположения современного Каспия происходила последовательная смена нескольких бассейнов, которые отличались друг от друга размерами, наличием или отсутствием связи с океаном или другими морями, степенью минерализации воды. При возникновении нового водоема изменение условий обитания приводило к гибели значительной части старой фауны. Поэтому каждый водоем имел своеобразное животное население, которое включало остатки фауны предшественника, пресноводных или морских пришельцев, а также формы, которые образовались в условиях вновь сформировавшегося бассейна.

Среди паразитов рыб Каспия 4 вида выделяются тем, что они, будучи типично морскими, относительно широко распространены в континентальных морях Европы. Из них моногенеи *Nitschia sturionis*, *Mazocraes alosae* и нематода *Cucullanus sphaerocephalus* обитают только на осетровых и сельдевых, т.е. наиболее древних рыбах этого бассейна, в морской период их жизни, а трематода *Bunocotyle cingulata* имеет значительно более широкий круг хозяев. По-видимому, перечисленные виды уже обитали в самых ранних морях – Сарматском и Меотическом, еще до изоляции Понтокаспия от океана и ее распада на самостоятельные черноморскую и каспийскую части. Таким образом, среди ихтиопаразитов Каспия это – самые древние формы. Учитывая это, мы называем их «древними морскими видами».

В Сарматском и Меотическом морях, вследствие резкой температурной и соленостной вертикальной стратификации, имелась глубинная сероводородная зона, которая была лишена животного населения, в том числе рыб и беспозвоночных, которые являются промежуточными хозяевами ихтиопаразитов. Поэтому при погружении на дно споры паразитических простейших – кокцидий, микроспориций и миксоспориций если и не погибали сразу, но уже не могли инвазировать своих хозяев и завершить свое развитие. Вследствие этого рыбы данных морей должны были бы иметь обедненную фауну паразитических простейших, обладающих спорами. Неудивительно, что среди древних морских ихтиопаразитов, сохранившихся в Каспии, нет представителей этих систематических групп. На обедненность фауны морских миксоспориций южных морей указывала и З.С.Донец [13], которая объясняла это наличием сероводородной зоны в древних морях. Последнее, по-видимому, мешало также широкому распространению гельминтов, связанных в своем развитии с бентическими беспозвоночными и эти моря скорее всего имели обедненную фауну паразитических червей, использующих обитателей дна в качестве промежуточных хозяев и вообще связанных с грунтом.

В неогене в пресноводных водоемах обширной территории Северной Палерактики сформировался самый богатый видами и широко распространенный, наиболее эврибионтный пресноводный фаунистический комплекс – бореальный равнинный. По-видимому, одновременно с ним возникли солоноватоводные формы – колюшки и их паразиты. В это время на юге, в аридных водоемах, продолжалось формирование переднеазиатского комплекса, в который из рыб входят современные виды храмуль, усачей, некоторые гольцы рода *Nemachilus*, в частности *N.angorae*, а из паразитов – специфичные обитатели этих рыб: миксоспориции *Chloromyxum varicorhini*, *Myxobilatus varicorhini*, *Myxosoma branchiale*, *Myxobolus azerbaijanicus*, *M.lobatus*, *M.musajevi*, *M.pfeifferi*, *M.rachmani*, и моногенеи *Dactylogyrus affinis*, *D.araxicus*, *D.capoetai*, *D.gracilis*, *D.jamansajensis*, *D.kulwieci*, *D.lencorani*, *D.linstowi*, *D.malleus*, *D.persis*, *D.pulcher*, *D.varicorhimus*, *Gyrodactylus capoetai*, *G.barbi*, *G.ibragimovi*, *G.markewitschi*, *G.mikailovi*, *Gyrodactylus nemachili*, *Paradiplozoon kurensis* и *P.tadzikistznicum*, трематоды *Acanthosreadium talishensis* и *Allocreadium montanus*, нематоды *Rhaddochona fortunatowi* и *Rh.sulaki*, скребень *Quardigyrus cholodkowskyi*, моллюск *Anadonta cyrea* (ларвальный паразит), пиявка *Limnotrachelobdella turkestanica*, ракообразные *Lamproglena compacta*. Представители этих зоогеографических группировок вместе с видами древнего индийского происхождения, к которым здесь относятся сом и его паразиты (моногенеи *Siluridiscoides magnus*, *S.siluri* и *S.vistulensis*, цестоды *Proteocephalus osculatus* и *Siluritaenia siluri*, трематоды *Orientocreadium siluri*, *Bychowskycreadium bychowskyi* и *B.schiliani*, пиявка *Cystobranchus fasciatus*), обитали в реках и заходили в опресненные участки южных морей.

В нижнем плиоцене в результате отторжения от океана и сильного опреснения Меотического бассейна на его месте сформировалось Понтическое озеро-море, фауна которого резко отличалась от Сарматской и Средиземноморской. Здесь обитали многочисленные, близкие к современным видам и частью современные проходные и пресноводные формы рыб – представители родов *Huso*, *Aciopenser*, *Clupea*, *Clupeonella*, *Rutilus frisii*, *Scardinius*, *Tinca*, *Pelecus*, *Abramis*, *Cobitis*, *Perca*, а также *Silurus glanis* [8]. Несомненно, здесь были и бычковые рыбы.

Когда в обширных опресненных зонах моря появились пресноводные беспозвоночные, которые являются промежуточными хозяевами паразитов рыб, наряду с ихтиопаразитами, имеющими простой жизненный цикл, здесь стали размножаться и пресноводные виды, развивающиеся со сменой хозяев.

Постепенно пресноводные формы стали преобладать в каспийской фауне как по числу видов, так и по количеству особей. Поэтому представители бореального равнинного, индийского равнинного и переднеазиатского фаунистических комплексов сейчас составляют около 60% всех видов ихтиопаразитов, зарегистрированных до настоящего времени в Каспийском море. В это время птицами, пресмыкающимися и млекопитающими в опресненные районы, минуя водоразделы, стали заноситься гельминты, которые используют рыб как промежуточных или резервуарных хозяев, а во взрослой фазе своего развития паразитируют в организме наземных позвоночных. В современное время в Каспии насчитано 48 таких видов.

В Понтическом бассейне из немногочисленных остатков морской фауны и нескольких пресноводных видов сформировался понтокаспийский морской комплекс. В его состав в настоящее время входят 8 видов сельдевых и 32 вида бычковых рыб, кутум, который произошел от типично туводной формы, близкой к современной *Rutilus frisii*, обитающей в настоящее время в пресных водах черноморского бассейна. По мнению Т.С.Пасса [29] в понтическом веке произошла дивергенция судаков на современные пресноводную и морскую формы. Д.А.Козловский [21] считает, что разделение морского судака и пресноводного судака произошло значительно позднее, в одну из орогенических фаз четвертичного времени. В свете паразитологических данных более убедительным выглядит вторая точка зрения, так как отсутствие у морского судака паразитов, специфичных только к нему, косвенно свидетельствует о том, что этот вид возник сравнительно недавно.

Одновременно с понтокаспийской морской ихтиофауной из морских и пресноводных видов сформировалась понтокаспийская морская фауна ихтиопаразитов. К современному периоду от нее сохранилось только 22 вида, из которых 4 – паразиты сельдевых (микроспоридия *Glugea bychowskyi*, микоспоридии *Sphaerospora caspialosae* и *Sph.donecae*, инфузория *Trichodina caspialosae*), 7 – бычковых (жгутиконосцы *Trypanosoma ataevi* и *Pleistophora tuberculata*, микоспоридия *Ceratomyxa caspia*, моногенея *Gyrodactylus proterorhini*, цестода *Proteocephalus gobiorum*, трематода *Monovitella cyclointestina*, нематода *Capillaria gobionina*), 2 – кутума (моногенеи *Dactylogyrus frisii* и *Paradiplozoon chazaricum*), 1 – воблы (*Dactylogyrus turaliensis*), 5 – морские паразиты осетровых, распространенные в южных морях (цестода *Eubothrium acipenserinum* и *Bothrimonus fallax*, трематода *Skrjabillanus semiarmatus*, нематода *Cyclozone acipenserina*, ракообразное *Pseudotracheliastes stellatus*). Остальные 3 вида (нематода *Anisakis schupakovi*, скребень *Corynosoma caspicum* и рыба пиявка *Caspiobdella caspia*) имеют широкий круг хозяев, охватывающий различные семейства рыб, но также распространены только в южных морях.

В среднем плиоцене каспийская часть Понтического озера-моря поднятиями суши была отделена от черноморской части и с этого времени стала изолированным водоемом, лишь временами приобретая кратковременную связь с черноморским бассейном. Кавказ своей северной оконечностью присоединился к Восточно-Европейской материковой платформе и превратился в перешеек между черноморской и каспийской частями бывшего Понтического бассейна.

В эпоху продуктивной толщи произошла сильная регрессия, во время которой северная граница моря отступила до широты Абшеронского полуострова и водоем это стал ограничен только южнокаспийской котловиной. Бассейн продуктивной толщи, не имея связи с океаном и принимая в себя стоки рек, почти полностью опреснился. В результате этого исчезла еще некоторая часть типично морских форм, место которых заняли пресноводные. О возрасте видов рыб, населявших этот водоем можно судить по следам пресноводной ихтиофауны, найденной в плиоценовых отложениях Западной Сибири и обнаруживавших родство с понтокаспийской. В ее составе отмечены, в частности, *Acipenser ruthenus*, *Esox*, *Rutilus rutilus*, *Tinca*, *Carassius*, *Leuciscus*, *Gobio*, *Chondrostoma*, *Alburnus*, *Alburnoides*, *Blicca*, *Abramis*, *Scardinius* и *Acerina* [31, 34].

В водоеме продуктивной толщи существенно упростился обмен пресноводной фауной между северными и южными речными бассейнами. В это время все притоки исчезнувших Северного и Среднего Южного Каспия превратились в притоки Палео-Волги, которая впадала в море несколько юго-западнее местоположения современного Абшерона. По мнению В.П.Батурина [5] при этом дельты Волги и Куры соприкасались. В таких условиях в южные пресноводные водоемы могли проникнуть многие типичные пресноводные бореальные формы рыб и ихтиопаразитов (например, щука, окунь и их паразиты). Облегчилась передача не только пресноводных, но и реофильных видов, таких как микоспоридия *Chloromyxum truttae* и цестода *Eubothrium crassum*, паразитирующие у лососевых, нематода *Rhabdochona denunata* и ракообразное *Lamproglana pulchella*, которые встречаются главным образом у карповых рыб. В свою очередь из южных рек в более северные водоемы проникли реофильные переднеазиатские формы – усачи и их паразиты. Эти виды и в настоящее время обитают в бассейне рек, впадающих в Каспийское море севернее Апшеронского полуострова. Сравнение паразитофауны этих двух групп пресноводных притоков Каспия [26] показало, что в каждой из них имеется примесь фауны рыб и ихтиопаразитов другой. Такое взаимное проникновение фаун было возможно только при наличии пресноводной связи между бассейнами северных и южных рек.

На рубеже среднего и верхнего плиоцена бассейн, находящийся на месте современного Каспия, претерпел сильную трансгрессию. Возник Акчагыльский бассейн, соленость воды которого была

значительной. Здесь появились рыбы, принадлежащие к современному роду сельдей *Alosa*. На севере Кавказского перешейка образовался пролив, снова превративший его в полуостров и возобновивший связь Акчагыла с Черноморским (в то время Куяльницким) бассейном. Следует отметить, что Акчагыльское море не могло получить главную массу наполнявших его морских вод и соответствующую фауну из Куяльницкого моря, который сам был солоноватоводным бассейном понтического типа. Все же некоторые авторы [10, 30, 32] допускают возможность проникновения морской фауны с запада. Существует также точка зрения [4, 22], предполагающая возможность проникновения в этот период в каспийскую котловину вод Персидского залива. По гипотезе «азилей» [2, 3, 12, 15] в остатках Сарматского или Понтического морей, сохранившихся в районе Каспия или близких к нему участках, выжила соответствующая фауна, которая лишь в верхнеплиоценовое время попала в Акчагыльский бассейн и дала начало ее фауне.

Некоторые исследователи [20, 27] считают возможным вселение морской фауны с севера. Это предположение выглядит убедительным в свете гипотезы Г.У.Линдберга [23] о крупных колебаниях уровня Мирового океана. Во время трансгрессии в плиоцене, названной этим автором предпредпоследней, уровень воды в океане понялся на 150-180 м и она стала затоплять каспийскую котловину. При этом, как показал Г.У.Линдберг, рельеф местности допускал поступление океанических вод только с севера.

Было бы чрезвычайно заманчиво на основании анализа ихтиопаразитологических данных отдать предпочтение одному из этих точек зрения и отвергнуть, частично или полностью, другие. К сожалению, даже по имеющимся в нашем распоряжении обширным сведениям о современной паразитофауне рыб Каспийского моря сделать это довольно затруднительно. Среди ихтиопаразитов Каспия не имеется ни одного вида, который бы определенно сформировался в Акчагыльском бассейне. Правда, не исключено, что эндемичные морские нематода *Anisakis schupakovi* и скребень *Corynosoma capsicum*, которые образовались после отделения каспийской части понтокаспия, сформировались именно в этом бассейне. Нет точных сведений и о древних северных, западных или других морских вселенцах того периода. Можно только утверждать, что в реках, впадающих в этот морском водоем, наверняка сохранились олигогалинные и даже типично пресноводные формы, которые при последующем опреснении моря широко распространились в его пределах.

В конце плиоцена размеры Акчагыльского моря сильно сократились и оно уступило свое место Абшеронскому бассейну. Это и следующее за ним Бакинское море по степени солёности воды были близки к современному Каспию. В этих водоемах не могли существовать типично морские и, по-видимому, в большинстве полигалинные акчагыльские формы, по этой причине они не сохранились до настоящего времени. В связи с опреснением, как полагают И.П.Герасимов и К.И.Марков [11], здесь стали появляться иммигранты с запада и Каспий стал заселяться теми развивающимися в Черноморском (в то время Чаудинском) бассейне представителями понтической фауны, которые в период предыдущего осолонения не смогли здесь выжить. Таким образом, замкнутое Абшеронское озеро-море получило свою фауну в основном не из Акчагыльского бассейна, а из пресных вод и Чаудинского моря, по-видимому, по связи через Кума-Маньчскую впадину.

Современная Каспийская фауна окончательно сформировалась в последующих за бакинским морем бассейнах – опресненном Хазарском море, которое не имело связи с древнеэвксинским (черноморским) бассейном, и в слабоосолоненном, с повышенным уровнем Хвалынском бассейне, возобновившем связь с уже Новозэвксинским бассейном. К этому времени относят вторичное проникновение в Каспий иглы-рыбы, атерины и бычка бубыря. На первых двух из этих рыб сюда попали миксоспоридии *Sinuolinea sakinachanumae* и моногенея *Gyrodactylus atherinae*. Одновременно с этим в Черное море, по-видимому, проникли некоторые каспийские формы. В частности, если допустить, что морской судак сформировался как вид в четвертичный период, он мог попасть в черноморский бассейн как раз в это время.

Уже в послеледниковый период из Ледовитоморского бассейна через запрудные озера или захват верховьев Печоры в Каспий вселилась нельма, которая превратилась здесь в проходную белорыбицу. По-видимому, в этот же период сюда проникли и ихтиопаразиты, относящиеся к молодому бореальному предгорному фаунистическому комплексу, который сформировался в четвертичный период. Сейчас он представлен в Каспии видами *Chloromyxum truttae*, *Eubothrium crassum* и *Rhabdochona denudata*, из которых первые два являются паразитами лососевых.

После этого Каспий вступил в современную фазу. Уже в историческое время, в связи с падением уровня этого водоема и отступлением его береговой черты, осушилась часть морской площади. Некоторые заливы отделились от моря и образовали реликтовые озера. На протяжении предыдущего столетия водоемы, расположенные на юго-западе Каспия у ленкоранских берегов претерпели ряд превращений от морского залива до заболоченных озер [1]. Позднее эти озера были осушены человеком. По мнению А.Ф.Ляйстера и Г.Ф.Чурсиной [24] пресноводное озеро Аджакабул, расположенное в восточной части Кура-Араксинской низменности, на расстоянии около 40 км от каспийского побережья, также является реликтовым водоемом, оставшимся при отступлении моря. По данным Т. К. Микаилова [25] в этом водоеме были зарегистрированы только пресноводные виды ихтиопаразитов.

У рыб Каспийского моря и внутренних водоемов Азербайджана отмечено значительное число видов гельминтов, которые достигают половой зрелости в организме наземных позвоночных – черепах, птиц и млекопитающих. В эту группу относятся цестоды *Ligula colymbi*, *L.intestinalis*, *Digramma interrupta*, *Schistocephalus solidus*, *Gryporhynchus pusillus*, *Neogryporhynchus cheilancristrotus* и *Paradilepis scilecina*, трематоды *Diplostomum chromatophorum*, *D.helveticum*, *D.gobiorum*, *D.mergi*, *D.nordmanni*, *D.paraspathaceum*, *D.parviventosus*, *D.pungitii*, *D.rutili*, *D.spathaceum*, *D.volvens*, *Tylodelphys clavata*, *T.podicipina*, *Bolboforus confusus*, *Hysteromorpha triloba*, *Conodiplostomum perlatum*, *Ornitodiplostomum scardinii*, *Posthodiplostomum brevicaudatum*, *P.cuticola*, *Apharhyngostrigea cornu*, *Ichthyocotylurus pileatus*, *I.platycephalus*, *I.variegatus*, *Paracoenogonimus ovatus*, *Clinostomum complanatum*, *Opisthorchis felineus*, *Ascocotyle coleostoma*, *Phagicola longa*, *Pigidiopsis genata*, *Metagonimus yakogowai*, *Cryptocotyle concava* и *Apophallus muehlingi*, и нематод *Eustrongylides excisus*, *Desmidocercella numidica*, *Spiroxis contortus*, *Porrocoecum reticulatum*, *Contraecum microcephalum* и *C.spiculigerum*. Все они используют рыб в качестве вторых промежуточных хозяев. В организме своих окончательных хозяев эти виды легко разносятся по многим водоемам, где имеются условия для их существования, поэтому по характеру распространения они отличаются от рыб и большинства их паразитов. Однако все же при сравнении ареалов этих видов с ареалами других ихтиопаразитов оказывается, что в этом отношении они сравнительно близки к представителям бореального равнинного фаунистического комплекса.

Таким образом, современная фауна рыб и ихтиопаразитов Каспийского моря и внутренних водоемов Азербайджана сформировалась уже в четвертичное время из переднеазиатских, бореальных равнинных, понтокаспийских морских, солоноватоводных, средиземноморских, бореальных предгорных, индийских равнинных рыб, а также небольшого числа остатков древних морских форм паразитов и ларвальных гельминтов рыб, занесенных сюда своими окончательными хозяевами – рыбаками и птицами. В процессе становления Каспийского моря в результате периодической смены солоноводных и пресноводных фаз, как ихтиофауна, так и паразитофауна рыб в этом водоеме неоднократно существенно изменялась. При сильном опреснении этого водоема все типично морские стеногалинные организмы исчезали и сохранялись только пресноводные и эвригалинные морские формы, а при сильном осолонении и появлении пришлых морских форм, пресноводные стеногалинные организмы исчезали в море, но сохранялись в устьях и нижних участках рек. В результате этого современная фауна рыб и ихтиопаразитов Каспийского моря состоит главным образом из пресноводных и эвригалинных морских видов. Это значит, что многие экологические ниши, пригодные для типично морских организмов остаются свободными. Поэтому при случайном занесении в Каспий новых для фауны морских организмов, они в условиях отсутствия значительной конкуренции со стороны уже обитающих здесь немногочисленных морских видов, легко приживаются и достигают большой численности.

Литература

1. Абдурахманов Ю. А. Рыбы пресных вод Азербайджана / Абдурахманов Ю. А. – Баку: Изд. АН Азерб. ССР, 1962, 406 с.
2. Ализаде К. А. Акчагыл Туркестана. Т. 1. / Ализаде К. А. – М.: Гос. науч.-тех. изд. лит. по геол. и охр. недр, 1961, 300 с.
3. Андрусов Н. И. Очерк развития Каспийского моря и его обитателей / Н. И. Андрусов // Изв. Русск. географ. об-ва, 1888, т. 24, вып. II, с. 91-113.
4. Архангельский А. Д. Геологическое строение СССР. Западная часть. Вып. 2 / Архангельский А. Д. – М.-Л.: 2-е Изд. ОНТР, 1935, 427 с.
5. Батулин В. П. Физико-географические условия века продуктивной толщи / В. П. Батулин // Тр. Азерб. нефт. Ин-та, сер. общ. и прикладной геологии, 1931, т. 1, с. 61-90.
6. Богачев В. В. Тюлень в миоцене Каспийского бассейна / В. В. Богачев // Изв. Азгосуниверситета, отд. Естест. возн. И мед., 1927, т. 6, с. 34-38.
7. Богачев В. В. Материалы по изучению третичной ихтиофауны Кавказа / Богачев В. В. // Тр. АЗ.НИИ, 1933, т. 15, 62 с.
8. Богачев В. В. Вопросы зоогеографии Кавказа и его геологическая история / В. В. Богачев // Изв. АЗФАН СССР, 1938, вып. 4-5, с. 29-46.
9. Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению / Быховская-Павловская И. Е. – Л. : Наука, 1985, 122 с.
10. Гатуев С. А. Акчагыльские отложения Черноморского бассейна / С. А. Гатуев // Тр. Геол. ин-та АН СССР, 1932, т. 2, с. 35-45.
11. Герасимов И. П. Четвертичная геология / И. П. Герасимов, К. К. Марков – М. : Учпедгиз, 1939. – 364 с.
12. Губкин И. М. Проблема Акчагыла в свете новых данных / Губкин И. М. – М. : Изд. АН СССР, 1931. – 38 с.
13. Донец З. С. Формирование фауны миксоспорициев южных морей СССР / З. С. Донец // Эволюция и филогения одноклеточных животных. (Тр. ЗИН АН СССР, т. 107). Л. – 1981. – С. 74-79.
14. Животный мир Азербайджана. Т. III. Позвоночные. Баку: Элм, 2000. – 700 с.
15. Жуков М. М. О неполноте геологической летописи в связи с гипотезой «убежищ» (азилей) / М. М. Жуков // Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. геол., 1946, т. 21, вып. 4, с. 65-78.
16. Зенкевич Л. А. Биология морей СССР / Зенкевич Л. А. – М. : Изд. АН СССР, 1963. – 739 с.

17. Ибрагимов Ш. Р. Паразиты и болезни рыб Каспийского моря (эколого-географический анализ, эпизоотологическая и эпидемиологическая оценка) / Ибрагимов Ш. Р. – Баку : Изд-во «Элм», 2011. – 400 с.
18. Казанчеев Е. Н. Рыбы Каспийского моря / Казанчеев Е. Н. – М. : Легкая и пищевая промышленность, 1981, 168 с.
19. Кирпичников В. С. Каспийский тюлень на нижнечетвертичных отложениях Азовского моря / В. С. Кирпичников // Докл. АН СССР. – 1953. – т. 90, вып. 5. – С. 883-886.
20. Ковалевский С. А. Место и значение ачкагыла в стратиграфии четвертичных отложений Русской равнины / С. А. Ковалевский // Бюлл. Москов. общ. испыт. природы, отд. геол., 1951. – Т. 26, вып. 1. – С. 84-94.
21. Козловский Д. А. Значение мутности рек в формировании ихтиофауны и формообразовании у рыб / Д. А. Козловский // Зоол. журн., 1953, т. 32, вып. 6, с. 1052-1063.
22. Колесников В. П. Средний и верхний плиоцен Каспийской области / В. П. // Колесников Стратиграфия СССР. Т. 12. Неоген СССР. М., 1940. – С 407-476.
23. Линдберг Г. У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период / Линдберг Г. У. – Л. : Наука, 1972, 548 с.
24. Ляйстер А. Ф. География Закавказья / А. Ф. Ляйстер, Г. Ф. Чурсина. – Тифлис, 1929. – 121 с.
25. Микаилов Т. К. Паразиты рыб водоемов Азербайджана (систематика, динамика и происхождение) / Микаилов Т. К. – Баку: Элм, 1975, 299 с.
26. Микаилов Т. К. Сравнительный анализ паразитов рыб водоемов Каспийского побережья Азербайджана / Т. К. Микаилов, Ш. Р. Ибрагимов // Мат. Второй Закавказ. конф. по паразитол. 1981. – С. 160-161.
27. Мусатов А. П. История, происхождение фауны, формирование биологической продукции Каспийского моря / А. П. Мусатов // Биологическая продуктивность Каспийского моря, М., 1974, с. 9-22.
28. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб / Правдин И. Ф. – М. : Пищепромиздат, 1966, 376 с.
29. Расс Т. С. Ихтиофауна Каспийского моря и некоторые вопросы ее истории / Т. С. Расс // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. – 1951. – т. VI. – С. 105-116.
30. Хаин В. Е. Геотектоническое развитие Юго-Восточного Кавказа / Хаин В. Е. – Баку, 1950, 224 с.
31. Штылько Б. А. Неогеновая фауна пресноводных рыб Западной Сибири / Б. А. Штылько // Тр. Всесоюз. геол. развед. объедин. НКТП. – вып. 359. – М.-Л.. – 1934. – С. 80-82.
32. Эберзин А. Г. Элементы ачкагыльской фауны в восточном Крыму в западной части Керченского полуострова / А. Г. Эберзин // Изд. АН СССР, сер. 7. – 1931. – вып. 3. – С. 387-392.
33. Яковлев В. Н. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб / В. Н. Яковлев // Вопр. ихтиол.. – 1964. – т. 4, вып. 1(30). – С. 10-22.
34. Яковлев В. Н. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование / В. Н. Яковлев // Вопр. ихтиол. – 1961. – т. 1, вып. 2. – С. 23-36.
35. Meek A. The migration of fish. London / Meek A. – 1916. – 427 p.

Анотація. Ш. Р. Ібрагімов, Е. В. Шакаралієва **Історична реконструкція формування іхтіофауни і паразитофауни риб Каспійського моря і внутрішніх водойм Азербайджану.** У Каспійському морі відзначено 123, а у внутрішніх водоймах Азербайджану 112 видів і підвидів риб, на цих рибах відповідно 370 і 354 видів паразитів. Ця фауна риб і іхтіопаразитів неоднорідна за походженням і віднесені до декількох фауністичних комплексів. Сучасна фауна Каспійського моря і внутрішніх водойм Азербайджану сформувалася в четвертинний час з переднеазиатських, бореальних рівнинних, понтокаспійських морських, солоноватоводних, бореальних передгірних, середземноморських, індійських рівнинних, а також невеликого числа залишків древніх морських форм паразитів і ларвальних гельмінтів риб, занесених сюди остаточними господарями – рибоядних птахами. У процесі становлення Каспійського моря при сильному опрісненні води всі морські стеногалінні організми зникли і збереглися тільки прісноводні і евригалінні морські форми, а при сильному осолоненні прісноводні стеногалінні організми зникли в морі, але збереглися в прісноводних притоках. Тому сучасна фауна риб і іхтіопаразитів Каспію складається в основному з прісноводних і евригалінні морських видів. При випадковому занесенні сюди нових для фауни морських організмів, вони за відсутності значної конкуренції з боку нечисленних морських видів, легко приживаються і досягають великої чисельності.

Ключевые слова: Каспійське море, водойми Азербайджану, риби, іхтіопаразити, фауністичні комплекси.

Abstract. Sh. R. Ibrahimov, E. V. Shakaraliyeva **Historical reconstruction and forming of ichthyofauna and fish parasitofauna of the Caspian sea and inland water bodies of Azerbaijan.** The fauna of fishes of Caspian Sea and Azerbaijan inland water bodies consists of respectively 123 and 112 species and subspecies, 370 and 354 species of parasites are registered on these fishes. This fauna of fish and parasite heterogeneous in origin and is consists of several faunal complexes. Modern fauna of the Caspian Sea and inland waters of Azerbaijan was formed during the Quaternary period from the species of Near Eastern, boreal plain, Ponto-Caspian marine, brackish water, boreal pre-mountain, Mediterranean, Indian plains origin, as well as a small number of remains of ancient marine forms, of larval helminth that of fish that use fish-eating birds as definitive hosts. In the process of formation of the Caspian Sea during the desalination of water all stenohaline marine organisms disappeared and remained only freshwater and euryhaline marine forms, and during the strong salinization all stenohaline freshwater organisms disappeared into the sea, but remained in freshwater tributaries. Therefore, modern fauna of fish and parasites of the Caspian Sea consists mainly of freshwater forms and euryhaline marine species. In case of entering of new for the fauna of marine organisms, they are in the absence of significant competition from the few marine species, easily reach large numbers.

Keywords: Caspian Sea, Azerbaijan water bodies, fish, parasites, faunal complexes

Поступила в редакцію 21.01.2014 г.