

КАСПИЙСКОЕ МОРЕ

ФАУНА
И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ



• НАУКА •

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ КОМИТЕТ СОВЕТА МИНИСТРОВ СССР
ПО НАУКЕ И ТЕХНИКЕ

НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО КОМПЛЕКСНОМУ ИЗУЧЕНИЮ ПРОБЛЕМ
КАСПИЙСКОГО МОРЯ

ИНСТИТУТ ВОДНЫХ ПРОБЛЕМ

КАСПИЙСКОЕ МОРЕ

ФАУНА И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ

Ответственный редактор
кандидат биологических наук
Е.А. ЯБЛОНСКАЯ

16900799



МОСКВА "НАУКА" 1985

Каспийское море: фауна и биологическая продуктивность. — М.: Наука, 1985.

Даются характеристики современного состояния фауны беспозвоночных и биологической продуктивности Каспийского моря. Приводятся сведения о фитопланктоне, первичной продукции, микрофлоре водной толщи и донных отложений, зоопланктоне и зообентосе различных районов моря, о питании и пищевых отношениях донных и пелагических рыб.

Для гидробиологов, ихтиологов, работников рыбного хозяйства.

Рецензенты:

П.А. Моисеев, З.А. Филатова

Редколлегия:

член-кор. АН СССР *Г.В. Воропаев* — главный редактор
 доктор биол. наук *С.С. Байдин*
 канд. биол. наук *В.Н. Белыева*
 канд. биол. наук *А.Д. Власенко*
 канд. геогр. наук *Б.С. Залогин*
 канд. биол. наук *В.П. Иванов*
 доктор геогр. наук *А.Н. Косарев*
 доктор геол.-мин. наук *Н.А. Крылов*
 канд. биол. наук *Е.А. Яблонская*
Р.В. Николаева — ученый секретарь редколлегии

ВВЕДЕНИЕ

В середине 70-х годов, когда на фоне усиления регулирования весеннего стока рек и нарастания безвозвратного водопотребления наблюдалась повышенная повторяемость маловодных лет (1973, 1975, 1976, 1977 гг.), наступил новый этап в перестройке гидролого-гидрохимического режима Каспийского моря. В связи с уменьшением объема стока р. Волги в период половодья (до 56 км³ в 1975 г. против 144 км³ в 1941–1955 гг. и 110 км³ в 1956–1970 гг.) и углублением западного рукава Волги в целях судоходства усилился перенос непосредственно в Средний Каспий волжской воды, биогенные вещества которой не участвуют в биопродукционных процессах Северного Каспия.

Перенос волжских вод вдоль западного побережья средней части моря усилился из-за прорези в Уч-косе. Возникла более устойчивая вертикальная стратификация вод и глубокая гипоксия. Одновременно шло интенсивное зарастание приморской зоны дельты и авандельты, где в междельтовых пространствах в ночные и утренние часы возникал дефицит кислорода.

Понижение уровня моря к 1977 г. до минимальной отметки –29,0 м привело к осолонению Северного Каспия, в восточной половине которого сформировались районы повышенной солености (более 15‰).

Специалисты прогнозировали дальнейшее понижение уровня Каспийского моря и сокращение объема речного стока (Раткович, 1974). Для компенсации дефицита пресного стока намечаются мероприятия по поддержанию уровня моря (Воропаев, Косарев, 1981).

Учитывая это, важно было получить информацию о современных природно-экологических условиях Каспийского моря. С этой целью по инициативе Научного совета ГКНТ СССР и АН СССР по комплексному изучению проблем Каспийского моря, силами научных учреждений АН СССР, АН Азербайджанской и Казахской ССР, Госкомгидромета СССР, Минрыбхоза СССР в 1976–1977 гг. было проведено пять комплексных океанологических съемок по единой программе. Помимо этого, бассейновые институты Минрыбхоза СССР продолжали ежегодные наблюдения и сбор данных для характеристики состояния гидрологического, гидрохимического и гидробиологического режимов дельты и авандельты Волги, низовьев р. Урал, Каспийского моря в условиях воздействия на экосистемы современного комплекса водохозяйственных мероприятий. В предлагаемом томе рассматриваются гидробиологические материалы, которые проанализированы в сопоставлении с многолетними данными.

Сбор, обработка материалов и подготовка рукописи по биологии Кас-

пийского моря осуществлены сотрудниками Института микробиологии и вирусологии АН Казахской ССР, Института зоологии и сектора микробиологии АН Азербайджанской ССР, Дагестанского филиала АН СССР, институтов Минрыбхоза СССР — ВНИРО, КаспНИРХ, ЦНИОРХ.

Отдельные разделы книги написали следующие авторы. Введение, глава I, заключение — Е.А. Яблонская.

Глава II. Фитопланктон и первичная продукция планктона: В.Д. Левшакова — характеристика видового состава, фитопланктон Северного, Среднего и Южного Каспия, А.Г. Ардабьева, Т.А. Татаринцева — фитопланктон Северного Каспия, А.Н. Климова, Л.В. Санина — фитопланктон Среднего Каспия, Л.Н. Волошко — фитопланктон Южного Каспия, Н.В. Мордасова, А.И. Бондаренко — хлорофилл в воде Среднего и Южного Каспия, М.А. Салманов — первичная продукция планктона. Материалы разных авторов по фитопланктону отдельных частей Каспийского моря объединила и подготовила к печати В.Д. Левшакова.

Глава III. Микрофлора Каспийского моря: М.И. Новожилова, Л.Е. Попова, Ф.С. Березина, С.Г. Велиханов.

Глава IV. Зоопланктон Каспийского моря: В.И. Кузьмичева — характеристика видового состава, зоопланктон Среднего Каспия, Е.К. Курашова — зоопланктон Северного Каспия, Т.А. Кортунова, Д.Х. Тиненкова — зоопланктон Среднего Каспия, Б.М. Эпштейн, Н.М. Абдуллаева — зоопланктон Южного Каспия, Е.В. Владимирская — зоопланктон у южного побережья Каспия, Ф.Г. Бадалов — зоопланктон северо-западной части Южного Каспия, М.М. Мамаев — зоопланктон у дагестанского побережья Каспия, С.Г. Гаджиева — биохимический состав и калорийность планктона. Результаты исследований разных авторов по зоопланктону отдельных частей Каспийского моря объединила и подготовила к печати В.И. Кузьмичева.

Глава V. Донные и придонные беспозвоночные: Н.Н. Романова — характеристика видового состава, бентос Среднего и Южного Каспия, В.Ф. Осадчих — бентос Северного Каспия, Г.М. Филиппов — бентос восточной части Южного Каспия, А.А. Абдулмеджидов — бентос у дагестанского побережья Среднего Каспия, М.В. Бондаренко — мизиды Каспийского моря, В.Ф. Осадчих, Л.В. Сахнова — мизиды Северного Каспия, В.Ф. Осадчих, Л.А. Тоцкая — краб в Северном Каспии, Г.М. Пятакова — карб в Среднем и Южном Каспии.

Данные разных авторов по донной фауне отдельных частей Каспийского моря объединила и подготовила к печати Н.Н. Романова.

Для составления карт распределения донной фауны использованы материалы А.Г. Касымова по бентосу западного района Южного Каспия. За возможность использования этих материалов авторы приносят А.Г. Касымову глубокую благодарность.

Глава VI. Питание рыб: Л.Н. Белова, М.К. Попова — питание воблы и леща, Л.И. Яновская — питание судака, Т.Г. Степанова — питание бычков, Д.Х. Тиненкова, М.М. Почитаева — питание кильки, А.А. Полянинова, Л.Н. Кашенцева, И.А. Масленникова — питание осетровых рыб в Северном Каспии, Т.С. Зарбалиева, Г.М. Филиппов, Е.В. Солдатова — питание осетровых рыб в Среднем и Южном Каспии, А.А. Полянинова, Л.Н. Кашенцева, И.А. Масленникова, Л.Н. Белова, М.К. Попова, В.Ф. Осадчих, Е.А. Яблонская — пищевые отношения рыб в Северном Каспии.

ИСТОРИЯ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ КАСПИЙСКОГО МОРЯ

Каспийское море наряду с Черным, Азовским и Аральским издавна привлекало внимание естествоиспытателей своеобразием фауны, отражающей сложную историю происхождения и эволюции этих водоемов.

Интенсивные фаунистические исследования этих южных морей в XIX в. позволили В.К. Совинскому (1904) к началу XX в. составить общий список фауны Понто-Каспийско-Аральского бассейна и дать ее зоогеографическую оценку. В фауне Каспия В.К. Совинский указал 245 видов и на основании зоогеографического анализа выделил четыре группы видов: автохтонные, средиземноморские, арктические и пресноводные.

Последующие фаунистические исследования (Зенкевич, 1947, 1963; Державин, 1951; Мордухай-Болтовской, 1960, 1978; Атлас беспозвоночных, 1968) дополнили списки видов отдельных систематических групп населения Каспия, не изменив общего представления о разнообразии источников формирования его фауны. Наиболее характерной ее особенностью является преобладание видов автохтонной (реликтовой) солоноватоводной фауны, немногие представители которой сохранились только в опресненных районах Азовского и Черного морей и частично в Аральском море.

По Л.А. Зенкевичу (1963), из 476 свободноживущих представителей каспийской фауны 66% видов принадлежали автохтонному комплексу, 14 видов (3%) — к арктическому комплексу, к средиземноморской фауне относилось 4,4% (21 вид), и 26,6% — пресноводные по генезису виды, которые приспособились к обитанию в солоноватой воде Каспия.

Ф.Д. Мордухай-Болтовской (1960), сопоставляя состав реликтовой (каспийской) фауны Каспия и Понто-Азова, отметил, что, хотя в обоих бассейнах в составе этой фауны преобладают одни и те же систематические группы (главным образом ракообразные и рыбы), число видов автохтонного комплекса в фауне Каспия в 2,3 раза больше, чем в фауне Азово-Черноморского бассейна.

Таким образом, в Каспийском море, благодаря раннему его обособлению от Понто-Азова, сохранились остатки фауны третичных морей сарматского и понтического времени (Зенкевич, 1963).

Особое место в изучении Каспийского моря принадлежит Н.М. Книповичу, который организовал и провел три экспедиции (1904, 1912–1913, 1914–1915 гг.). В результате проведенных работ была выявлена общая картина распределения глубин, течений, температуры, солености, кислорода, сероводорода, а также планктона, бентоса и рыб (Книпович, 1921,

1923). Этими исследованиями была заложена физико-географическая основа для углубленных экологических и промыслово-биологических работ, развитию которых способствовала также организация Астраханской (1904 г.) и Бакинской (1912 г.) научных рыбохозяйственных станций.

Промыслово-биологические исследования особенно активизировались после Великой Октябрьской социалистической революции. Большое значение имела Всекаспийская научная рыбохозяйственная экспедиция 1931–1932 гг., в результате которой впервые были оценены общие сырьевые ресурсы Каспия (Державин, 1932).

Значительно расширились в это время и работы Астраханской ихтиологической лаборатории, с 1929 г. преобразованной в Волго-Каспийскую научную рыбохозяйственную станцию, а позднее (1948 г.) в Каспийский научный институт рыбного хозяйства (КаспНИРХ). Были организованы научные рыбохозяйственные станции в Махачкале, Красноводске и Гурьеве.

Среди работ, выполненных в предреволюционные годы и в первые годы Советской власти, необходимо отметить исследования Н.Л. Чугунова по планктону Северного Каспия (1921), по количественному учету бентоса Северного Каспия (1923) и питанию молоди промысловых рыб (1928), а также работы А.Н. Державина (1915, 1918а, б, 1922) по питанию леща, воблы, сельдей и биологии севрюги.

Качественно новый этап в исследовании Каспийского моря начался в 30-х годах, когда ВНИРО совместно с бассейновыми научными рыбохозяйственными станциями, в контакте с учреждениями Академии наук и университетом были проведены обширные исследования по всем разделам океанологии (гидрология, гидрохимия, планктон, бентос, микрофлора, донные растения, рыбы и млекопитающие).

На Каспий был перенесен разработанный на Баренцевом море метод комплексного изучения функционального единства физико-географической среды и живого населения моря. Основной особенностью исследований было изучение явлений и процессов, протекающих в водоеме, в их динамике (сезонной, годовой, многолетней) с применением количественных методов. Была дана количественная оценка содержания и выноса речными водами в Каспийское море солей, взвешенных и биогенных веществ, составлен общий баланс биогенных элементов, отмечена роль речного стока в формировании гидрохимического режима моря.

В результате детального изучения гидрохимии Каспийского моря была установлена зональность в распределении биогенных веществ, выявлено усиление вертикальной циркуляции и подачи биогенов из зон аккумуляции в зоны потребления в период падения уровня моря. Химическими методами была оценена общая величина первичной продукции моря и сделана первая попытка рассмотреть распределение вещества между отдельными крупными сообществами гидробионтов (Бруевич, 1936, 1937, 1939, 1941а, б, 1949).

В 30-х годах были начаты целенаправленные исследования фитопланктона Каспийского моря и получены первые данные о численности и биомассе входящих в него массовых видов (Киселев, 1938, 1940; Яшнов, 1938, 1939; Усачев, 1947, 1948; Смирнова, 1949).

Впервые проведенное П.И. Усачевым (1948) флористическое районирование Северного Каспия было принято с небольшими изменениями

В.Д. Левшаковой (1963), А.И. Прошкиной-Лавренко и И.В. Макаровой (1968), которые подтвердили отмеченную П.И. Усачевым специфику состава, распределения и количественного развития фитопланктона в различных районах Северного Каспия.

Впервые количественная оценка фитопланктона Среднего Каспия до вселения ризосолении (*Rhizosolenia calcar-avis*) была дана Л.И. Смирновой (1949). Интенсивные исследования фитопланктона в середине 30-х годов были прерваны и возобновились только через 20 лет и проводились регулярно только в северной части моря (Левшакова, 1963, 1967, 1970, 1971; Левшакова, Санина, 1973).

Во время Всекаспийской осетровой съемки 1962–1963 гг. и при проведении гидробиологических съемок Каспия в 1966, 1971, 1974–1976 гг. были собраны пробы фитопланктона в различных частях моря. Эти материалы в большей части впервые анализируются в настоящей монографии.

В 30-е годы начаты количественные микробиологические исследования в основном в Северном Каспии (Буткевич, 1938). Эти исследования в 1951–1953 гг. осуществлены коллективом сотрудников Института микробиологии АН СССР под руководством А.Е. Крисса (1956, 1959) и характеризовались единовременным охватом сеткой станций всей акватории моря и всей толщи воды (от поверхности почти до максимальных глубин). Методом прямого счета бактериальных клеток, измерением их объема и скорости размножения были определены численность, биомасса и продукция бактерий в воде и грунте моря.

В 1974–1976 гг. под руководством М.И. Новожиловой было проведено несколько серий микробиологических работ, в которых, помимо оценки общей численности и биомассы микроорганизмов в воде Каспийского моря, большое внимание уделено качественному составу микрофлоры.

К началу работ ВНИРО на Каспии в 30-х годах зоопланктон Каспийского моря в отношении видового состава, количественной оценки и продуктивности был изучен слабо.

В феврале–марте 1934 г. комплексной Каспийской экспедицией АН СССР были выполнены в Среднем и Южном Каспии шесть разрезов и на 73 станциях собраны пробы фито- и зоопланктона (Бенинг, 1938а).

В августе–сентябре 1934 г. сотрудники ВНИРО на широтных разрезах от мелководий Северного Каспия до самых южных районов собрали более 700 проб, которые обработали количественными методами с определением биомассы главнейших планктеров. В августе–сентябре 1935 г. исследования были продолжены (Яшнов, 1938, 1939). В результате сложилось представление о составе и биомассе зоопланктона, его распределении по акватории и глубинам моря.

По распределению зоопланктона выделены три области – халистатическая, кругового течения и прибрежная, с характерным для каждой из них планктонным сообществом. По вертикальному распределению зоопланктона выделены обитатели поверхностных слоев, формы, равномерно распределенные во всей населенной планктоном толще, и виды, совершающие суточные вертикальные миграции (Бенинг, 1938а). Впервые были намечены основные пищевые связи в пелагиали Каспия. Составленная А.Л. Бенингом (1938б) схема основного пищевого ряда пелагиали Каспийского моря привлекает внимание исследователей и в настоящее время.

В предвоенные и первые послевоенные годы планктонные работы в разных районах Каспийского моря оказывались порой мало сравнимы, не подвергались должному анализу и обобщению.

С середины 50-х годов в связи с существенными флуктуациями численности кильки в исследованиях большее внимание уделяли планктону Среднего и Южного Каспия наряду с регулярными ежегодными и сезонными планктонными работами в северной части моря. Планктонные сборы на стандартных разрезах в Среднем и Южном Каспии были осуществлены в 1959–1960 гг. (Кун, 1965), в 1966, 1971, 1974 и 1976 гг. При сопоставлении материалов этих лет с данными за весь предшествующий период исследований планктона обнаружилось существенные различия в методике, применявшейся разными исследователями. Без ревизии первичных материалов и единообразной их обработки невозможно было проводить сопоставление данных разных лет с целью выявления динамики продуктивности пелагиали Каспийского моря под воздействием происходящих изменений в гидрологии моря.

Такая ревизия была осуществлена группой планктонологов КаспНИРХ, Азербайджанского отделения ЦНИОРХ, ВНИРО. Полученные результаты представлены в главе IV настоящей монографии.

Изучению биологии и продуктивных свойств зоопланктона Каспийского моря уделялось мало внимания. Известна лишь работа Е.Н. Куделиной (1950) о влиянии температуры на размножение, развитие и плодовитость веслоногого рачка каланипеды. Не затронут исследованиями наннопланктон, важность изучения которого подчеркивал В.А. Яшнов еще в 30-х годах (1938).

История изучения, состав и распределение бентоса Каспийского моря подробно рассмотрены Л.А. Зенкевичем (1947, 1963).

Здесь следует напомнить подчеркнутую Л.А. Зенкевичем согласованность в распределении каспийского бентоса по глубинам с выделенными С.В. Бруевичем (1937) вертикальными гидрохимическими зонами. Обилие бентоса на глубине до 25–50 м соответствует богатству планктона и хорошей аэрации в фотосинтетической подзоне. Глубже 50 м биомасса понижается и у нижней границы нитритной подзоны (около 100 м) составляет не более 10% количества бентоса в зонах максимального развития. На глубинах, соответствующих зоне аккумуляции биогенных элементов (глубже 100 м) и особенно восстановительной подзоне (глубже 400 м), из-за недостатка пищи, кислорода и низкой температуры биомасса бентоса ничтожна — доли грамма на 1 м² (Зенкевич, 1963). Закономерность такой вертикальной зональности в распределении биомассы бентоса Среднего Каспия на материалах 1956 и 1962 гг. подтвердили Н.Н. Романова, В.Ф. Осадчих (1965).

Вопросы изменения количества и состава бентоса Каспия привлекали внимание многих исследователей (Бирштейн, 1945; Саенкова, 1951, 1956, 1959; Виноградов, 1959а, б, в; Карпевич, 1952а, б; Осадчих, 1963а, б, 1965; 1968; Романова, 1960; Шорыгин, 1945; Романова и Осадчих, 1965; Яблонская и Осадчих, 1973). Особенно усилился интерес к этим проблемам в связи с наблюдавшимся резким уменьшением биомассы бентоса и изменением состава донных биоценозов в 1935–1940 гг. в период падения уровня Каспия. Я.А. Бирштейн (1945) полагал, что эти изменения вызваны

ухудшением газового режима, а А.А. Шорыгин (1945) и А.Ф. Карпевич (1946, 1952б) считали их результатом осолонения Северного Каспия. Последняя точка зрения была убедительно подтверждена экспериментальным изучением отношения двусторчатых моллюсков и некоторых других донных беспозвоночных к солености среды (Карпевич, 1946, 1947, 1952а; Карпевич, Осадчих, 1952; Романова, 1959). Последующие наблюдения выдвинули соленость в разряд ведущих факторов, влияющих на развитие донных беспозвоночных различных фаунистических комплексов (Карпевич, 1952б; Бирштейн, 1953; Виноградов, 1959в; Яблонская, Осадчих, 1973; Яблонская, Зайцев, 1979).

Изучение питания донных беспозвоночных и распределения пищевого материала для них подчеркнуло важную роль трофического фактора в многолетних изменениях биомассы бентоса в целом и отдельных его экологических групп (Романова, 1963; Яблонская, 1952, 1969, 1971б, 1975, 1976; Биологическая продуктивность. . . , 1974). В этих работах показано, что сложившийся трофический облик донного населения Каспия характеризуется большей устойчивостью по сравнению с изменениями видового состава, поскольку трофическая структура бентоса формируется под воздействием таких относительно мало изменчивых физико-географических факторов, как морфология водоема и динамика вод.

Бентос Среднего и Южного Каспия изучали спорадически, и не всегда эти исследования были увязаны с работами в северной части моря. Только в 1935, 1956, 1962, 1966 и 1971 гг. были проведены исследования одновременно на значительной площади моря. Однако в 1962 г. не была обследована западная половина Южного Каспия и глубины за пределами 200-метровой изобаты, а в 1966 и 1971 гг. бентосные работы не проводили в южной части моря. Закономерности многолетних изменений бентоса Среднего и Южного Каспия выяснены недостаточно. До последнего времени существовало представление об относительной устойчивости распределения, уровня количественного развития и трофической структуры бентоса даже при изменении его видового состава (Кормовая база. . . , 1975; Яблонская, 1976; Jablonskaja, 1979).

Новые материалы по бентосу Среднего и Южного Каспия, представленные в настоящей монографии позволяют с привлечением обширных данных проанализировать закономерности изменений донной фауны этих районов моря.

В начале 30-х годов разрабатывается схема Волжско-Камского каскада электростанций и водохранилищ, сооружение которых могло неблагоприятно отразиться на рыбных богатствах и уникальной реликтовой фауне Каспия (Книпович, 1934).

Разрабатывались также проекты строительства Мингечаурского водохранилища на Куре, зарегулирования и ирригационного использования стока рек Сулак, Терек, Самур, Атрек.

В условиях ожидаемого изменения водного режима Каспийского бассейна возникла необходимость сохранения рыбных запасов и развития новых форм рыбного хозяйства путем широкой мелиорации водоемов и реконструкции промысловой и кормовой фауны.

Для определения направлений сознательного воздействия на кормовую базу рыб необходимо было изучить питание основных рыб, выяснить, ка-

кие составные части кормовой базы интенсивнее всего используются рыбным населением и лимитируют запасы, установить конкурентные и другие пищевые взаимоотношения различных видов и групп рыб. С этой целью в 1934–1937 гг. коллективом сотрудников ВНИРО под руководством А.А. Шорыгина было изучено питание 19 видов рыб с применением количественно-весовой методики. Полученные характеристики общего типа питания разных видов, возрастных, сезонных, локальных, годовых изменений питания обобщены А.А. Шорыгиным (1952).

Были разработаны и впервые применены количественные показатели для оценки пищевых отношений рыб (Шорыгин, 1946, 1948, 1952), степени использования кормовой базы и подчеркнута напряженность в использовании рыбами кормовых ресурсов бентоса Северного Каспия (Шорыгин, 1939, 1952).

Значительное уменьшение количества бентоса в Северном Каспии от 1935 к 1940 г. в период падения уровня моря и обострение пищевой конкуренции между рыбами-бентофагами (Шорыгин, 1948) требовали скорейшего введения в фауну моря новых кормовых объектов, способных выжить и в измененных гидрологических условиях Каспия.

Впервые с предложением об акклиматизации в Каспийском море ценных кормовых организмов выступил Л.А. Зенкевич в 1932 г. Он поставил вопрос о вселении в Каспий относительно эвригалинных кормовых организмов средиземноморского происхождения (Зенкевич, Бирштейн, 1934, 1937).

Широкое распространение и массовость немногих средиземноморских видов в Каспийском море и преобладание этого комплекса видов в сильно опресненном (по сравнению с Черным морем) Азовском море давали основание предполагать, что и многие другие эврибионтные представители средиземноморской фауны смогут найти подходящие условия обитания в Каспии в случае их вселения в этот водоём.

Выбор средиземноморской фауны как источника пополнения видами кормовых ресурсов Каспия диктовался и ожидаемым изменением гидрологического режима Каспия в направлении повышения его солености в связи с намечавшимся гидростроительством на реках бассейна и разбором речных вод на орошение. В то же время исследования бентоса Каспийского моря и питания рыб количественными методами выявили небольшое значение червей, особенно полихет, в донной фауне и пище рыб моря и слабое развитие бентоса на мягких илистых грунтах (Бирштейн, 1945; Зенкевич, 1940, 1952; Шорыгин, 1952). Это давало основание предполагать слабое вовлечение органического вещества донных осадков в формирование полезной биологической продукции моря. Можно было ожидать, что внедрение в фауну моря илоядных донных беспозвоночных пройдет безболезненно для местных форм бентоса и будет способствовать мобилизации неиспользованных ресурсов органического вещества. При выборе кормовых объектов для акклиматизации следовало искать формы, способные создать наилучшие условия для откорма эвригалинных осетровых (Шорыгин, 1952; Зенкевич, 1952).

Выявленные при изучении питания высокая пищевая пластичность и активность осетра, белуги, севрюги, способность обитать в водах широкого диапазона солености, исключительная ценность мяса и икры осетровых —

все это убеждало, что превращение будущего Каспия в море преимущественно осетровое обеспечит полное и рациональное использование кормовой базы моря (Шорыгин, 1952).

Поэтому при поиске видов для акклиматизации выбор пал на излюбленные пищевые объекты осетра и севрюги Азово-Черноморского бассейна — кольчатого многощетинкового червя nereis и двусторчатого моллюска абру, обладающих высоким содержанием основных питательных веществ и большей, чем многие каспийские аборигены, калорийностью.

Последующие исследования подтвердили правильность выбора этих форм, которые отвечали всем необходимым условиям удачной акклиматизации (Зенкевич, 1940, 1952).

Перевозка nereis (61 000 экз.) и абры (1800 экз.) из Азовского в Каспийское море была осуществлена в 1939 г. Главрыбводоом Минрыбхоза СССР при участии научных сотрудников МГУ и ВНИРО — Я.А. Бирштейна, Г.М. Беляева, А.Ф. Карпевич и Е.Н. Боковой. Пересадка абры (синдесмии) была повторена в 1947 и 1948 гг. (Карпевич, Полякова, 1956).

Впервые nereis был обнаружен Н.Н. Спасским (1945) в желудках осетров, выловленных у о-ва Чечень осенью 1944 г., а абра — только в 1955 г. А.К. Саенковой (1956) вблизи о-ва Кулалы. Специальные гидробиологические съемки Северного Каспия в 1948–1949 гг. показали положительный эффект этого мероприятия. Nereis в Северном Каспии заселил южную часть зоны мягких грунтов с соленостью от 4–5‰ и выше, образовал дополнительную кормовую биомассу около 170 тыс. т, прочно вошел в рационы осетра и севрюги как главный пищевой объект, разрядив напряженность пищевой конкуренции между бентосоядными рыбами (Бирштейн, 1952; Бирштейн, Спасский, 1952; Соколова, 1952).

Гидробиологическая съемка Среднего и Южного Каспия летом 1956 г. показала широкое распространение nereis на мягких грунтах прибрежной области этих частей моря (Романова, 1960). Такая же съемка 1962 г. и последующие съемки позволили оконтурить ареал nereis и абры в пределах Каспийского моря и оценить их суммарную биомассу в 1962 г. в размере около 4 млн. т (Романова, Осадчих, 1965; "Кормовая база...", 1975), выяснить, что эти вселенцы в большинстве районов моря составляли около половины рациона осетра и севрюги (Тарвердиева, 1965а, б; Подражанская, 1973; Полянинова, 1979).

Стихийно проникли в Каспий еще 9 видов беспозвоночных (Зенкевич, Зевина, 1969). Однако большинство этих случайных вселенцев (кроме краба и креветки) не используются рыбами и являются формами бесполезными или вредными.

Изучение питания каспийских рыб продолжалось, хотя исследования касались в основном отдельных видов и районов (Бабушкин, 1964; Желтенкова, 1951, 1964, 1967; Пискунов, 1961; Эпштейн, 1964; Цихон-Луканина, 1959; Приходько, Скобелина, 1967). Е.А. Яблонская (1970, 1971), используя материалы по питанию, разделила рыб Каспийского моря по основному типу питания на пять групп и продемонстрировала понижение величины улова при переходе от групп рыб, принадлежащих по типу питания к более низкому трофическому уровню, к рыбам более высокого трофического уровня.

Во время комплексной океанологической съемки 1976 г. был собран материал по питанию большинства массовых видов рыб. Это дало возможность не только охарактеризовать питание рыб в современных экологических условиях Каспийского моря, но и проанализировать их пищевые взаимоотношения.

После Великой Отечественной войны, когда началось практическое осуществление проектов гидротехнической реконструкции рек Каспийского бассейна, возникла необходимость оценки происходящих и возможных изменений биологической продуктивности Каспийского моря под влиянием зарегулирования и уменьшения стока рек. Именно этой целенаправленностью характеризуются работы гидробиологов в 50-е и последующие годы.

Первые исследователи Каспийского моря придавали большое значение в формировании биологической продуктивности этого водоема аллохтонному детриту, т.е. остаткам животных и растений в разной стадии деструкции, которые речными водами выносятся в море с территории водосбора (Бэр, 1961).

Н.Л. Чугунов (1923) полностью присоединился к этому взгляду и писал, что "при наличии грандиозных по площади зарослей в низовьях Волги можно признать первенствующее значение детрита для развития органической жизни в Каспии" (с. 192).

Видимо, под влиянием этих взглядов был специально рассмотрен вопрос о судьбе сноса детрита при возведении плотин на Волге и Дону (Морозов, 1934). Однако Н.М. Книпович (1921) еще при обсуждении результатов гидрологических исследований Каспийского моря 1914–1915 гг. подчеркивал, что растения, населяющие верхние слои водоемов, являются единственным источником образования органических веществ в самом водоеме, а "вместе с тем и единственным источником пищи для всего животного населения, если не считать органических веществ, приносимых с суши" (с. 705). Отмечая большое биологическое значение вертикальной циркуляции вод вообще и сильное развитие процессов вертикального обмена в Каспийском море, Н.М. Книпович считал, что эти особенности гидрологии Каспия в сочетании с привносом реками массы питательных веществ, необходимых для жизни растений, благоприятствуют формированию высокой биологической продуктивности Каспийского моря. Позднее он предсказывал снижение биологической продуктивности Каспия в случае зарегулирования и уменьшения стока Волги (Книпович, 1934).

После изучения химии волжского стока, в том числе стока биогенных веществ и взвеси (Бруевич, Аничкова, 1941), измерения величины первичной продукции каспийского планктона, стало очевидным, что основным продуцентом первичного органического вещества в Каспийском (как и в Азовском) море являются микроскопические водоросли фитопланктона (Бруевич, 1941а; Дацко, 1959). Доля вносимого реками органического вещества в годовом балансе не превышала 3,5% (Дацко, 1959).

Исследователи, изучавшие химическими и биологическими методами качественную структуру и распределение аллохтонного органического вещества, отмечали относительно высокое содержание стойких органических соединений в волжской взвеси (Горшкова, 1951; Пахомова, 1959; Гершанович, Грундульс, 1969; Яблонская, 1969), сравнительно ограничен-

ную область распространения волжского детрита в Северном Каспии (Гершанович, Грундульс, 1969; Кун, 1959; Яблонская, 1969), локальное значение в пищевых цепях трофосистемы Северного Каспия (Виноградов, 1959; Яблонская, 1971а, 1975). Е.А. Яблонская (1969, 1976) предположила, что аллохтонный детрит наряду с остатками морских макрофитов является удобрением и играет определенную запасную и буферную роль.

Возможные изменения в экосистеме Каспия в связи с уменьшением стока в него пресных вод и изменением самого характера этого стока впервые были рассмотрены А.А. Шорьгиным (1952).

Исходя из того, что в формировании первичной продуктивности Северного Каспия наибольшее значение имеет привнос биогенных веществ реками, а в Среднем и Южном Каспии их подъем из зоны аккумуляции, А.А. Шорьгин предполагал, что в течение всего периода падения уровня первичная кормность Среднего и Южного Каспия (из-за усиления вертикального обмена вод) увеличится и это обогащение коснется и Северного Каспия. После стабилизации нового уровня постепенно начнет сказываться уменьшение поступления биогенов со стоком рек. Наиболее сильно обеднение вод биогенными веществами скажется в Северном Каспии, первичная продукция которого должна сильно понизиться. В Среднем и Южном Каспии она уменьшится незначительно в соответствии с небольшой ролью биогенов речного стока в пополнении их запасов в зоне фотосинтеза. Предполагалось, что количество планктона и бентоса (кормовая база рыб) будет изменяться в соответствии с изменением первичной продуктивности и стабилизируется на более низком уровне, чем до его падения и изменения стока.

В середине 50-х годов группой гидробиологов КаспНИРХ под руководством Л.Г. Виноградова (1959б) была сделана попытка обобщить накопленные материалы по зоопланктону и бентосу Каспийского моря с целью составления прогноза изменения продуктивности Каспия под влиянием зарегулирования стока рек.

Л.А. Лесников, Р.П. Матвеева (1959), анализируя материалы по зоопланктону Северного Каспия за 1939–1951 гг., пришли к выводу о существовании обратной связи между величиной стока Волги в половодье и биомассой зоопланктона. Однако они предположили, что биомасса зоопланктона может увеличиваться при сокращении объема речного стока лишь до известного предела, что и подтвердили регулярные наблюдения последующего периода. Судя по результатам этих исследований, при стоке половодья ниже оптимального интенсивность развития зоопланктона в Северном Каспии уменьшается (Курашова, 1975, 1976; Кун, 1965; Биологическая продуктивность..., 1974, 1975).

Довольно разрозненные материалы по зоопланктону Среднего и Южного Каспия были проанализированы Е.Н. Куделиной (1959). Повышение биомассы зоопланктона в 1938–1939 и 1954 гг. Е.Н. Куделина объяснила усилением вертикальной циркуляции и выноса биогенов из более глубоких слоев моря в поверхностные в период резкого падения уровня моря (1938 и 1939 гг.) или в результате сильного охлаждения вод в суровые зимы (1954 г.).

Обширные исследования планктона Каспийского моря провела в 1955–1961 гг. М.С. Кун (1965). Она рассмотрела главным образом распределение

общей биомассы и отдельных видов по акватории моря и годовую изменчивость интенсивности развития зоопланктона. М.С. Кун считала, что по сравнению с началом 50-х годов биомасса зоопланктона в Среднем Каспии возросла к 1959–1960 гг. и связывала это с увеличением выноса биогенных веществ из Северного Каспия и более интенсивной вертикальной циркуляцией в Среднем Каспии.

Л.Г. Виноградов (1959в, 1960) попытался проследить связь количественного развития видов и групп бентоса с изменениями наиболее важных и точно учитываемых элементов гидрологического режима. Удалось выявить, что биомасса организмов солоноватоводного комплекса уменьшается в годы сокращения волжского стока и повышения солености Северного Каспия. Комплекс прибрежных и слабосоленатоводных форм, притягивающий к дельтам рек, сильно страдает от больших паводков вследствие ухудшения газового режима. Биомасса организмов морского комплекса находится в прямой зависимости от солености в восточной половине Северного Каспия и повышается в западной его части при падении уровня моря. Анализ материалов периода зарегулированного стока р. Волги в основном подтвердил правильность выводов Л.Г. Виноградова и показал перспективность изучения динамики фаунистических комплексов и экологических групп бентоса для понимания изменений, происходящих в донной фауне Северного Каспия и кормовой базе рыб-бентофагов (Осадчих, 1968, 1974; Виноградов, Нейман, 1968; Яблонская, Осадчих, 1973; Яблонская, 1975).

А.Ф. Карпевич (1953), проанализировав отношение отдельных видов организмов планктона и бентоса Каспийского моря к солености среды, предполагала, что при падении уровня моря количество планктона и бентоса сократится прежде всего соответственно сокращению площади и объема моря, а осолонение Северного Каспия затронет в основном кормовую базу молоди рыб и воблы. Прогнозировалась также постепенная по мере понижения уровня моря потеря для рыб нагульной площади восточной части Северного Каспия в связи с ее изоляцией. В то же время в условиях обитания и откорма осетровых, сельдей и кефалей в Среднем и Южном Каспии существенного ухудшения не ожидалось.

Я.А. Бирштейн (1953) составил прогноз изменения биологии Каспия при падении уровня моря и зарегулировании стока рек. Он предполагал, что по мере дальнейшего понижения уровня моря будет продолжаться (начавшийся в 1935–1940 гг.) процесс обособления восточной половины Северного Каспия от западной и ее интенсивное осолонение. Начнется расцвет соленолобивой средиземноморской фауны, уменьшится биомасса автохтонных солоноватоводных каспийских моллюсков и ракообразных, резко ухудшатся условия существования карповых рыб. В западной половине Северного Каспия ожидалось сокращение зоны трансформации морских и пресных вод, в которой обильно развивались ценные в кормовом отношении формы (мизиды, кумацеи, корофииды и некоторые другие амфиподы), располагались пастбища молоди воблы и леща. В условиях откорма осетровых существенных изменений не ожидалось.

Предполагалось, что в Среднем и Южном Каспии из-за усиления вертикальной циркуляции вод в период падения уровня моря увеличится количество планктона и улучшатся условия откорма планктоноядных рыб, которые нерестятся в море (килька, пузанок). Я.А. Бирштейн (1953), как и

А.А. Шорыгин (1952), считал, что в результате удачной акклиматизации кормовых организмов для осетровых и широкого развития искусственного разведения этих рыб Каспий можно превратить в преимущественно осетровый водоем вместо возможного стихийного его превращения в бычково-килевое море.

Первые попытки количественно оценить воздействие изменений параметров абиотической среды на уровень биологической продуктивности отдельных видов и сообществ организмов Каспийского моря были сделаны Н.И. Винецкой (1962, 1965, 1966а, б) и Л.Г. Виноградовым (1959а–в, 1960, 1963).

Используя метод парной корреляции, Н.И. Винецкая (1962) исследовала зависимость интенсивности образования органического вещества в различных зонах Северного Каспия от температуры воды, концентрации фосфатов, водного стока Волги в мае-июне. Н.И. Винецкая установила наличие прямой связи с высоким коэффициентом положительной корреляции между выносом Волгой фосфатов в весеннее половодье и величиной первичной продукции западной глубоководной зоны Северного Каспия и вывела уравнение регрессии, позволяющее рассчитывать первичную продукцию в этой зоне моря для заданной или наблюдаемой величины сброса фосфатов (Винецкая, 1961, 1965, 1966а). Позднее наличие этой связи было подтверждено при использовании данных более длинного ряда лет наблюдений (Кормовая база ..., 1975).

Л.Г. Виноградов (1959а,в) получил высокие коэффициенты корреляции между количественным развитием биомассы комплексов северокаспийского бентоса и определяющими это развитие элементами гидрологического режима (годовой ход уровня моря, соленость, сток Волги). Позднее, при использовании наблюдений за более длинный ряд лет подтвердилось существование обратной количественной связи между соленостью Северного Каспия и биомассой солоноватоводных моллюсков и прямой связью для организмов морского комплекса (Яблонская, Осадчих, 1973; Яблонская, 1975; Яблонская, Зайцев, 1979). Графический анализ зависимости многолетней изменчивости биомассы солоноватоводных моллюсков (адакны, монодакны, дрейссены) от двух переменных величин — солености и первичной продукции — позволил выявить оптимальные условия их количественного развития (Яблонская, 1975).

Н.А. Тимофеев (1971, 1972, 1973) также использовал корреляционный и регрессионный анализ для численной оценки тесноты связи различных характеристик среды с величиной первичной продукции, биомассы фито- и зоопланктона, зообентоса.

Наиболее значимыми для ежегодных и многолетних изменений рассмотренных Н.А. Тимофеевым элементов биологического режима Северного Каспия оказались следующие: сток Волги в половодье, продолжительность зимы, соленость и биогенный сток Волги в половодье.

Таким образом, подтвердилось отмеченное многими биологами первоначальное значение величины и режима стока Волги в половодье для формирования биологической продуктивности Северного Каспия.

Материалы регулярных режимных наблюдений в период после зарегулирования стока Волги, которые были рассмотрены и обобщены (Биологическая продуктивность..., 1974, 1975; Яблонская, Зайцев, 1979), проде-

монстрировали достоверность гидробиологических прогнозов изменения биологической продуктивности Каспийского моря в условиях зарегулирования стока рек. Подтвердилось, что биологическая продуктивность Северного Каспия в значительной степени есть функция речного стока, ведущими факторами формирования которой являются солевой и трофический режимы. Их изменения обусловлены объемом и внутригодового распределения водного и биогенного стока Волги. В глубоководном Среднем и Южном Каспии процессы биологического продуцирования непосредственно не связаны с аллохтонным притоком воды и веществ, существенных и закономерных изменений показателей продуктивности в связи с изменением стока рек здесь не было отмечено.

После интенсивного понижения уровня Каспийского моря в мелководный период 1933–1940 гг. почти на 2 м и последующего (1949–1955 гг.) его снижения еще на 0,5 м уровень моря относительно стабилизировался и колебался до середины 70-х годов около отметки – 28,5 м, соответствующей уровню тяготения моря при сложившихся к этому времени объемах безвозвратного изъятия стока рек (Раткович, 1974). В условиях нового гидролого-гидрохимического режима сформировался более низкий, чем в 30-х годах, уровень биологической продуктивности, достаточный, однако, для обеспечения кормовой базой значительных стад ценных проходных и полупроходных рыб Каспийского моря, численность и запасы которых не лимитировали условия нагула в море (Яблонская, Осадчих, 1973; Кормовая база..., 1975).

Представленные в этом томе новые гидробиологические материалы, полученные в результате комплексных океанологических съемок 1976–1977 гг., характеризуют состояние населения и продуктивности Каспийского моря в период понижения его уровня до минимальной за последние 150 лет отметки. Эти материалы в сочетании с имеющимися данными многолетних наблюдений могут быть использованы для дальнейшей разработки и уточнения прогноза изменения биологической продуктивности Каспийского моря в условиях комплексного использования водных ресурсов бассейна.

Сбор гидробиологических материалов проводили в средней и южной части моря на станциях стандартных широтных разрезов, а в северной части — по принятой в КаспНИРХ стандартной сетке станций, равномерно расположенных по акватории моря с различными гидрологическими условиями (рис. 1). Принятая схема станций в значительной степени совпадает со схемой, применявшейся в гидробиологических исследованиях с 30-х годов, что позволяет рассматривать полученные новые материалы в многолетнем аспекте.

Пробы фитопланктона отбирали в Северном Каспии батометром Рутнера, в средней и южной части моря батометрами Нансена и ВМ-48 со стандартных горизонтов 0, 10, 25, 50, 100 и далее через 100 м. Пробы фиксировали раствором 40%-ного формалина. Его обработку проводили по общепринятой методике, осадочным методом (Киселев, 1956; Усачев, 1961). Диатомовые, пиррофитовые и эвгленовые водоросли подсчитывали по клеткам, зеленые и синезеленые — клетками, колониями или трихомами. Биомассу массовых форм (*Rhizosolenia calcar avis*, *Spirogyra* sp. sp., *Diatoma elongatum* и некоторые другие), имеющих варьирующие размеры клеток, определяли в каждом отдельном случае по размерам клеток в пробе. Для

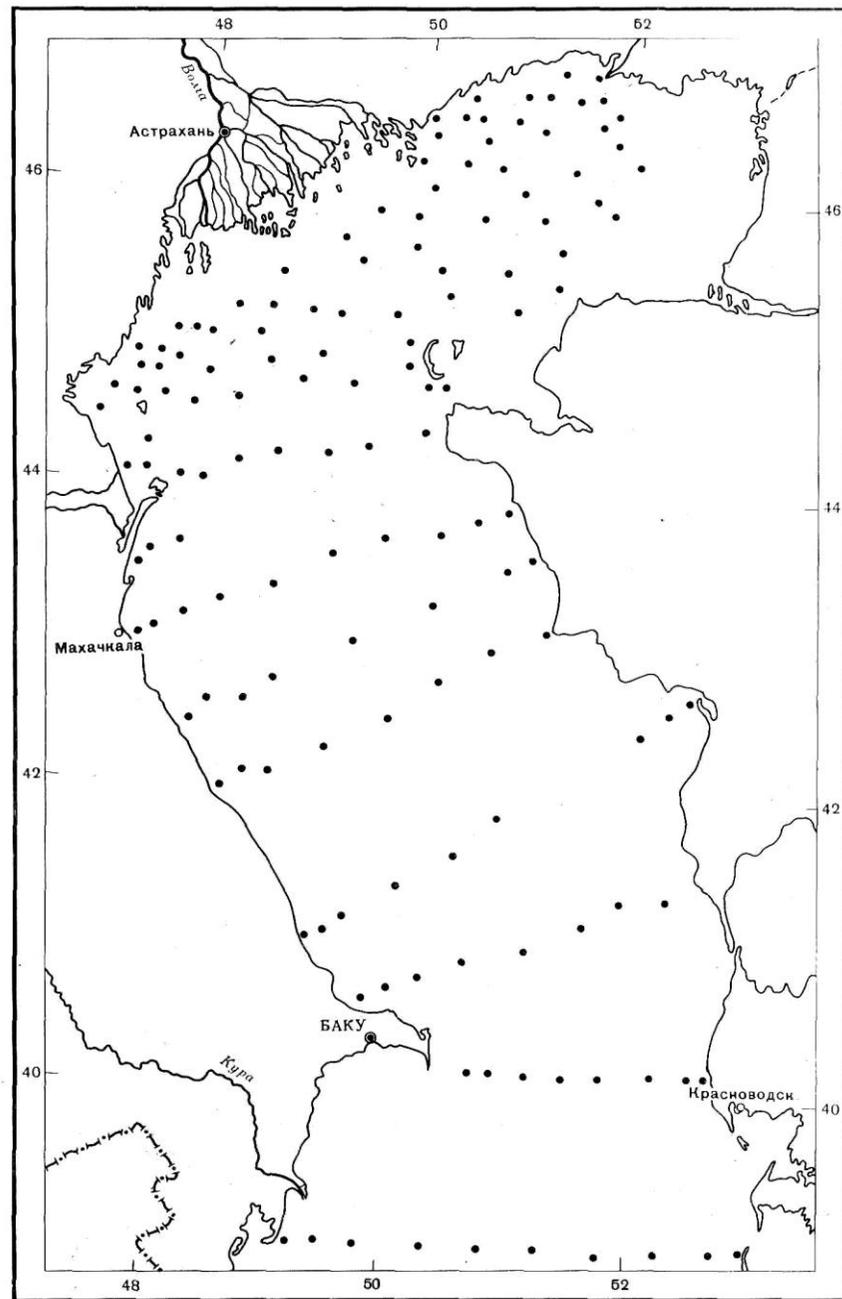


Рис. 1. Схема расположения стандартных разрезов и станций сбора гидробиологических материалов

Таблица 1

Количество станций (1) и проб (2) фитопланктона
в разных частях Каспийского моря

Месяц, год	Северная		Средняя		Южная		Весь Каспий		
	1	2	1	2	1	2	1	2	
Апрель	1962	62	64	62	185	4	11	130	260
	1966	67	67	—	—	—	—	67	67
	1974	82	82	55	55	10	10	147	147
	1976	65	65	39	167	—	—	104	232
Май	1962	67	67	52	149	10	29	129	245
	1974	161	161	—	—	—	—	161	161
Август	1962	67	67	52	147	10	19	129	233
	1966	69	69	65	266	—	—	134	335
Сентябрь	1971	77	77	68	274	—	—	145	351
	1974	88	88	57	252	12	74	157	414
	1975	—	—	49	210	10	48	59	258
	1976	92	92	45	148	—	—	137	240
Октябрь	1962	63	63	55	153	5	15	123	231
	1974	93	93	33	33	10	10	136	136
	1976	54	54	36	36	—	—	90	90
Январь	1963	—	—	55	109	11	25	66	134
Февраль	1975	—	—	54	228	20	108	74	336
	1976	—	—	27	89	—	—	27	89
Всего		1109	1109	804	2501	102	349	2015	3959

других видов использовали вычисленный стандартный вес клетки. Для определения видового состава и количества водорослей фитопланктона использовано около 4000 проб (табл. 1).

Продукцию фитопланктона определяли радиоуглеродным методом, а деструкцию органического вещества в воде — кислородным методом. В 1960—1978 гг. в различных частях моря на стандартных разрезах, полуразрезах, в прибрежной зоне, у островов и в бухтах сделано около 2500 наблюдений и проанализировано более 17 000 проб (Салманов, 1981).

Определения хлорофилла "а", "в" и "с" в воде Каспийского моря выполнены в 1975 и 1976 гг. на 6 стандартных разрезах в Среднем и Южном Каспии со стандартных горизонтов до 200 м (табл. 2). Определение проводили флуоресцентным и спектрофотометрическим методами. В первом случае фильтровали 500 мл морской воды, во втором — 1—2 л и более. Обработку проб проводили по единой методике, рекомендуемой океанографической комиссией ЮНЕСКО (UNESCO, 1966).

Микробиологические исследования на Каспийском море проводили летом 1972—1974 гг. в составе комплексных гидрохимических и гидробиологических экспедиций по всей акватории, а весной, летом и осенью 1976 г. в средней и южной части моря. Отбор проб для микробиологического анализа осуществляли на 123 (1972—1974 гг.) и 60 (1976 г.) стандартных гидробиологических станциях. Всего исследовано 1190 проб воды и 52 пробы

Таблица 2

Количество станций (1) и проб (2) для определения хлорофилла
в воде Каспийского моря

Месяц, год	Средний Каспий		Южный Каспий		Средний и Южный Каспий		
	1	2	1	2	1	2	
Январь-февраль	1976	54	156	—	—	54	156
Апрель	1976	29	130	—	—	29	130
Август	1976	34	144	15	41	49	185
Август-сентябрь	1975	47	201	8	42	55	243
Ноябрь	1976	20	96	—	—	20	96
Всего		184	727	23	83	207	810

Таблица 3

Количество проб зоопланктона
из разных частей Каспийского моря в 1973—1978 гг.

Месяц, год	Северный Каспий	Средний Каспий	Южный Каспий	Весь Каспий	
Апрель	1974	112	204	—	316
	1975	—	—	39	39
	1976	129	129	49	307
	1974	130	—	—	130
Июнь	1974	130	—	—	130
	1975	128	—	—	128
	1976	123	—	—	123
	1977	131	—	—	131
Август	1978	123	—	—	123
	1973	127	100	39	266
	1974	127	218	40	385
	1975	127	141	42	310
Октябрь-ноябрь	1976	134	105	102	341
	1977	—	—	39	39
	1978	—	—	39	39
	1974	130	130	—	260
Февраль	1976	104	92	26	222
	1975	—	250	—	250
1976	—	27	66	93	
Всего		1755	1396	481	3622

грунта. Сделано свыше 6000 посевов из водной толщи и 700 посевов из грунтов. Общее количество микроорганизмов определяли методом прямого счета (Разумов, 1932) в двадцати полях зрения. Всего обработано 468 ультрафильтров, из них по 175 весной и летом и 116 — осенью. В расчетах применяли формулу, рекомендуемую в руководстве В.И. Романенко, С.И. Кузнецова (1974), а биомассу бактерий вычисляли по А.Г. Родиной (1965).

Таблица 4
Количество бентосных станций, выполненных в 1976–1977 гг.

Месяц, год	Северный Каспий	Средний Каспий	Южный Каспий	Весь Каспий
Апрель 1976	126	41	49	216
Июнь 1976	123	—	—	123
Август 1976	134	94	65	293
Октябрь 1976	104	81	88	273
Февраль 1977	—	81	55	136
Всего	487	297	257	1041

Численность гетеротрофных бактерий учитывали методом пластинок на МПА и проращиванием на ультрафильтрах № 2. Учет и выделение дрожжей осуществляли тремя способами: проращиванием мембранных ультрафильтров на сусло-агаре, в жидком сусле и посевом на сусло-агар. Наличие нефтеокисляющих микроорганизмов определяли методом предельных разведений на среде Ворошиловой-Диановой (1952). В качестве источника углерода и энергии добавляли нефть, соляровое, вазелиновое, парафиновое масла и керосин.

Для выделения и дальнейшего изучения микроорганизмов к питательным средам добавляли 1%-ный раствор NaCl.

Видовую идентификацию гетеротрофных и нефтеокисляющих бактерий проводили согласно требованиям определителей Н.А. Красильникова (1949) и Бердже (Bergey's, 1974) и сравнивали с микроорганизмами, ранее описанными А.Е. Криссом (1959, 1964), А.В. Цыбань (1970), О.Г. Ми-

Таблица 5
Количество рыб, использованных для анализа питания, экз.

Год	Северный Каспий								
	Вобла	Лещ	Бычок			Судак	Осетр	Севрюга	Белуга
			Песочник	Кругляк	Цуцик				
1970	879	52	—	—	—	—	—	—	—
1971	1281	294	—	—	—	1331	—	—	—
1972	—	—	—	—	—	2049	106	66	137
1973	1211	212	—	—	—	—	249	319	73
1974	4542	1754	416	135	108	659	354	269	45
1975	—	—	—	—	—	—	47	18	9
1976	1392	444	669	252	886	—	170	94	18
1977	—	—	—	—	—	—	172	126	71
1978	—	—	—	—	—	—	181	155	30
1979	—	—	—	—	—	—	58	45	26
1980	—	—	—	—	—	—	77	73	50
Всего	9305	2756	1085	387	994	4039	1414	1165	459

роновым (1971). Дрожжевые организмы идентифицировали по определителю Лоддер (Lodder, 1970), а также по описаниям М.И. Новожиловой (1955).

Для изучения распространения железо-марганцевых микроорганизмов в грунтах моря использовали пелоскопы Б.В. Перфильева, Д.Р. Габе (1961), которые помещали в пробы донных отложений, добытые в различных районах моря (50 станций). По истечении 2–3 месяцев пелоскопы извлекали из ила и микроскопировали в световом микроскопе марки Karl Zeis Jena с объективом 100, а фотосъемки вели микрофотонасадкой МФН-17 с окуляром 7 на киноплёнку "Микрат". Накопительные культуры железомарганцевых микроорганизмов получали в жидкой среде с уксуснокислым марганцем в концентрации 0,01% и морской солью. Сюда же помещали пелоскопы. Исследованию в электронном микроскопе марки Tesla подвергались осадок темно-коричневого, почти черного цвета. Его наносили на предметные сетки с формваровой пленкой, оттеняли 1%-ной фосфорно-вольфрамовой кислотой.

Для выявления качественного состава микрофлоры илов Каспийского моря была использована методика "теплового прикрепления", предложенная С.Б. Стефановым (1962).

Пробы зоопланктона также отбирали на станциях стандартных разрезов по горизонтам 10–0, 25–10, 50–25, 100–50 и далее через каждые 100 м сетью Джеди из шелкового сита № 38 в Среднем и Южном Каспии. В северной части моря сетью Апштейна из сита № 49 проводили тотальный облов слоя воды от дна до поверхности. Всего за 1973–1978 гг. собрано и обработано более 3500 проб (табл. 3). Пробы обработаны рекомендуемыми методами (Инструкция..., 1971) с определением биомассы планктона по численности организмов разных видов и их стандартному весу (Кузьмичева и др., 1980).

Средний и Южный Каспий						
Осетр русский	Осетр персидский	Севрюга	Шип	Белуга	Килька	Все рыбы
10	175	107	32	62	—	1317
15	58	143	19	120	—	3261
22	238	124	8	81	—	2831
34	116	74	3	71	193	2555
10	55	108	1	19	—	8475
2	136	2	—	202	209	425
261	40	276	11	65	—	4578
233	65	205	5	131	90	1098
284	149	301	5	175	—	1280
—	—	—	—	—	170	299
—	—	—	—	—	—	200
871	1032	1340	84	726	662	26319

Сбор донной фауны с помощью дночерпателя "Океан-50" площадью захвата 0,1 м² проводили в северной части моря от 1,5 м до предельных глубин, в средней и южной части от 10 м до изобаты 200 м. Кроме станций стандартных разрезов, пробы отбирали на соответствующих глубинах полурезрезов от бухты Сулак, пос. Худаты, мыса Ракушечного, устья Кара-Богаз-Гол, северной и южной оконечностей о-ва Огурчинского, от пос. Гасан-Кули.

Всего в феврале–октябре 1976–1977 гг. выполнена 1041 бентосная станция. На каждой станции отбирали, как правило, две пробы (табл. 4).

Около 1000 дночерпательных проб за 1968–1978 гг. использованы для характеристики распределения и колебания численности краба в Северном Каспии. Исследовано содержимое 830 желудков краба, собранных в августе 1976 г.

Сборы мизид в Северном Каспии в 1954–1979 гг. тралом Грезе с кутцом из шелкового сита № 140 в количестве 5027 проб, в Среднем Каспии модифицированной моделью трала Боссани (Bossanyi, 1951) с сетью из капронового сита № 14 в 1973 и 1976 гг. в количестве 87 проб, а также планктонной сетью Джели в количестве 132 проб использованы для характеристики видового состава, распределения численности и биомассы этих нектобентосных организмов.

Для исследования содержимого желудков и кишечника донных и придонных рыб их ловили донным тралом в вегетационный период с апреля по октябрь, а в средней и южной части моря и в феврале (табл. 5). При ловле белуги в восточной части Южного Каспия использовали, помимо трала, крючковую снасть (1970 г.). Для вылова анчоусовидной кильки ночью – конусные сети с электросветом, днем – дрефтерные сети с ячеей 8–10 мм (1973 г.), крилевый пелагический трал (1975 г.), батипелагический трал (1979 г.). Все пробы обработаны количественно-весовым методом в соответствии с инструкциями (Руководство..., 1961; Методическое пособие..., 1974; Фортунатова, 1955).

До настоящего времени слабо изучены такие важные биологические характеристики видовых популяций массовых гидробионтов, как рост, размножение, продукция, пищевые потребности. Они необходимы для определения функциональной роли популяций и сообществ в биотическом балансе экосистем и процессах трансформации веществ и энергии от первичной к конечной продукции в разных условиях окружающей среды.

ФИТОПЛАНКТОН И ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ПЛАНКТОНА

ФИТОПЛАНКТОН

Фитопланктон Каспийского моря стали исследовать только с начала текущего столетия. Полный обзор литературы за 1900–1965 гг. представлен в работе Прошкиной-Лавренко, Макаровой (1968), в которой авторы критически рассмотрели результаты таксономических и гидробиологических исследований, описали систематический состав фитопланктона и дали его экологическую характеристику.

В 30-е годы в исследованиях фитопланктона Каспийского моря стали применять количественные методы (Усачев, 1948; Смирнова, 1949). Было отмечено характерное для северной части моря массовое развитие ("цветение") синезеленых водорослей, представлены сезонная и годовая динамика состава и биомассы фитопланктона и схемы ее распределения в разные сезоны, проведено районирование Северного Каспия по фитопланктону (Усачев, 1948). Впервые было показано, что наиболее обильно планктонные водоросли развиваются в придельтовом и юго-западном районах Северного Каспия, находящихся под непосредственным влиянием волжского стока. С удалением на восток количество фитопланктона уменьшается. Колебания средней величины биомассы фитопланктона по годам П.И. Усачев связывал с объемом стока Волги и объяснял уменьшение количества фитопланктона в маловодные 1938–1940 годы сокращением притока фосфатов.

Первые количественные данные о фитопланктоне Среднего Каспия представила Л.И. Смирнова (1949), показавшая, что летом 1934 г. наиболее богаты фитопланктоном были прибрежные и пограничные с Северным Каспием районы. Осенью 1934 г. в планктоне южной части Каспия впервые обнаружен средиземноморский вселенец *Rhizosolenia calcar-avis*. Отмечалось быстрое распространение ризосолении по всему Каспийскому морю, превращение вселенца в доминанта каспийского фитопланктона (Яшнов, 1938, 1939; Смирнова, 1949; Усачев, 1948; Левшакова, 1972а, б; Левшакова, Санина, 1973).

Прерванные в 1941 г. регулярные наблюдения за фитопланктоном Северного Каспия были возобновлены в 1956 г. (Левшакова, 1963, 1965; 1967, 1968а, б, 1970, 1971, 1972а, б). Главное внимание в этих работах уделялось влиянию зарегулирования стока Волги на состав и количественное развитие фитопланктона. Отмечалось, что начиная с 1959 г. наблюдалось понижение биомассы, продолжающееся и в последующие годы, особенно заметным оно стало с 1963 г. В годы с повышенным волжским стоком биомасса фитопланктона в более глубоководных районах Северного Каспия увеличивается, в маловодные — она значительно лишь в мелководных районах, так как биогенные элементы не проникают далеко в открытую часть моря, а потребляются главным образом на месте. Была также изучена зависимость развития доминирующих видов от солености и температуры среды обитания, исследованы особенности распространения массовых видов, их влияние на уровень биологической продуктивности.

Таблица 6

Число видов в различных отделах водорослей и экологических группах фитопланктона Каспийского моря (1962–1963, 1966, 1971, 1974)

Отдел	Морские	Солоноватоводные	Солоноватоводно-пресноводные	Пресноводные	Прочие	Всего
<i>Суапорфита</i>						
Северный Каспий	2	10	23	31	24	90
Средний Каспий	1	11	19	16	13	60
Южный Каспий	—	1	2	3	4	10
Весь Каспий	2	13	27	34	26	102
<i>Слизеифита</i>						
Северный Каспий	—	—	—	1	—	1
<i>Василариифита</i>						
Северный Каспий	26	36	34	32	21	149
Средний Каспий	25	20	14	16	15	90
Южный Каспий	13	3	4	7	5	32
Весь Каспий	30	39	37	34	23	163
<i>Ругофита</i>						
Северный Каспий	11	12	3	4	2	32
Средний Каспий	14	11	2	4	3	34
Южный Каспий	9	7	—	2	2	20
Весь Каспий	15	13	4	4	3	39
<i>Еугленифита</i>						
Северный Каспий	—	—	—	4	—	4
Средний Каспий	—	—	—	4	—	4
Южный Каспий	—	—	—	1	—	1
Весь Каспий	—	—	—	5	—	5
<i>Хлорофита</i>						
Северный Каспий	—	1	6	131	—	138
Средний Каспий	—	1	5	31	—	37
Южный Каспий	—	—	3	5	—	8
Весь Каспий	—	1	6	132	—	139
Все отделы						
Северный Каспий	39	59	66	203	47	414
Средний Каспий	40	43	40	71	31	225
Южный Каспий	22	11	9	18	11	71
Весь Каспий	47	66	74	210	52	449

По фитопланктону Среднего и Южного Каспия, главным образом западных районов, опубликовано несколько работ Г.Б. Бабаева (1967, 1968а, б, 1970), пополнивших сведения о видовом и количественном составе фитопланктона, его сезонных изменениях и распределении доминирующих видов. Он отметил, что с севера на юг, до Апшеронского полуострова, наблюдалось последовательное уменьшение биомассы фитопланктона, а от Бакинской бухты к югу, до г. Астары, шло незначительное ее нарастание. В июле 1962 г. специалистами Института гидробиологии АН

УССР был собран фитопланктон по всему Каспийскому морю на ограниченном числе станций. В результате обработки этих материалов выделены характерные комплексы, сообщаются данные о численности отдельных видов и биомассе фитопланктона в разных частях моря (Иванов, 1968).

Синхронные, сезонные сборы фитопланктона по всей акватории моря были проведены впервые в 1962–1963 гг., результаты количественной обработки этих проб, как и материалов 1966, 1971, 1974–1976 гг., до настоящего времени не было опубликованы и представляются в этой главе впервые.

Видовой состав фитопланктона и его экологические особенности к настоящему времени довольно хорошо изучены. Фитопланктон Северного Каспия квалифицируется как типично эстуарный, а в фитопланктоне Среднего и Южного Каспия подчеркивается господство эвригалинных морских неретических и солоноватоводных видов (Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968). Из 449 видов, разновидностей и форм, встречающихся при исследовании фитопланктона Каспийского моря в 1962–1976 гг., в Северном Каспии обнаружено 414 видов, в Среднем — 225, а в Южном — 71, т.е. видовое разнообразие фитопланктона уменьшается с севера на юг за счет выпадения пресноводных форм. При этом доля морских видов увеличивается от 9 в северной до 18 в средней и 31% в южной части моря (табл. 6).

Ведущее место по числу видов (163) в море занимали диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*), которые только в Северном Каспии летом в некоторые годы уступали зеленым водорослям. Диатомовые водоросли распространяются по всей акватории моря, их видовой состав не только наиболее разнообразен, но и наиболее устойчив на протяжении всего вегетационного периода. Среди диатомовых обнаруживается самое большое число родов, представленных многими видами. Такими являются роды *Nitzschia* (17), *Navicula* (17), *Chaetoceros* (13), *Coscinodiscus* (11), *Thalassiosira* (10), *Melosira* (9), *Campylodiscus* (7), *Amphora* (6), *Suriella* (6), *Gyrosigma* (6), *Stephanodiscus* (5), *Cymbella* (5), *Cymatopleura* (5), *Fragillaria* (4), *Pleurosigma* (4). Массовые или доминирующие виды приведены в табл. 7.

На втором месте по качественному разнообразию (139 видов) были зеленые водоросли (*Chlorophyta*), встречающиеся преимущественно в северной части моря (см. табл. 6). Для этого отдела водорослей характерна большая изменчивость видового состава, что связано с выносом большинства пресноводных видов из рек, особенно из Волги и ее многочисленных рукавов. Большинство видов зеленых водорослей встречается при солености воды до 3‰. Самое широкое распространение по всему морю имеет солоноватоводно-пресноводный вид из улотриковых — *Binuclearia lauterbornii*, однако максимальное количество его клеток было обнаружено только в Северном Каспии при солености 1–3‰ (Левшакова, 1967, 1971).

Наиболее обычны и разнообразны в фитопланктоне Северного Каспия протококковые. Наиболее богаты видами из протококковых роды *Scenedesmus* (12 видов), *Pediastrum* (12), *Oocystis* (11), *Ankistrodesmus* (10), *Kirchneriella* (8), *Crucigenia* (6), *Tetraedron* (4), из десмидиевых — *Cosmarium* (16) и *Staurastrum* (7). Создавая определенное видовое разнообразие, большинство из них встречается спорадически, единичными экземплярами. Постоянны в планктоне моря, более широко распространяются и разви-

Таблица 7

Встречаемость характерных и доминирующих видов
в летнем фитопланктоне Каспийского моря, %

Вид	Экология	1962 г.	
		Северный Каспий	Средний и Южный Каспий
1	2	3	4
Синезеленые			
<i>Microcystis aeruginosa</i>	Пресноводные	40	—
<i>M. pulverea</i> f. <i>pulverea</i>	"	—	—
<i>M. pulverea</i> f. <i>delicatissima</i>	"	—	—
<i>Gloeocapsa limnetica</i>	"	—	—
<i>Merismopedia punctata</i>	"	76	4
<i>Gomphosphaeria lacustris</i>	"	43	2
<i>Anabaena flos-aquae</i>	"	16	13
<i>A. subcylindrica</i>	"	22	1
<i>Aphanizomenon issatschenkoii</i>	"	—	—
<i>Oscillatoria</i> sp.	"	—	7
<i>Spirulina laxissima</i>	"	—	1
<i>Aphanothece clathrata</i>	"	22	—
<i>Microcystis grevillei</i>	Солоновато-водно-пресноводные	25	—
<i>Gloeocapsa minor</i>	"	—	—
<i>Merismopedia tenuissima</i>	"	18	—
<i>Anabaena aphanizomenoides</i>	"	—	1
<i>Aphanizomenon flos aquae</i>	"	36	—
<i>Aphanizomenon ovalisporum</i>	"	—	—
<i>Anabaenopsis raciborskii</i>	"	—	—
<i>Pseudoholopedia convoluta</i>	"	10	—
<i>Anabaena bergii</i>	Солоновато-водные	—	—
<i>Nodularia harveyana</i>	"	—	5
<i>Gloeocapsa turgida</i>	Убиквиасты	28	2
<i>Gomphosphaeria aponina</i>	"	18	5
<i>Anabaena spirooides</i>	"	33	1
<i>Tolypothrix distorta</i>	"	—	—
Диатомовые			
<i>Melosira granulata</i>	Пресноводные	9	29
<i>M. italica</i>	"	—	13
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	Солоновато-водно-пресноводные	—	—
<i>Coscinodiscus lacustris</i>	"	1	—
<i>Nitzschia acicularis</i>	"	—	—
<i>Hyalodiscus sphaerophorus</i>	Солоновато-водные	13	—
<i>Thalassiosira variabilis</i>	"	3	—
<i>Th. caspica</i>	"	7	21
<i>Podosira parvula</i>	"	1	—
<i>Skeletonema costatum</i>	Морские	19	—
<i>Coscinodiscus jonesianus</i>	"	—	15
<i>C. perforatus</i>	"	6	19
<i>Actinocyclus ehrenbergii</i>	"	28	20
<i>Rhizosolenia calcar avis</i>	"	46	100

1966 г.		1971 г.		1976 г.	
Северный Каспий	Средний и Южный Каспий	Северный Каспий	Средний и Южный Каспий	Северный Каспий	Средний и Южный Каспий
5	6	7	8	9	10
9	—	18	0	2	—
36	1	42	2	13	9
32	—	3	—	—	—
3	0	45	—	2	—
38	—	48	2	41	6
17	—	36	0	10	3
22	—	9	—	—	—
36	—	3	—	4	—
—	—	4	1	4	—
43	12	36	22	1	11
61	2	55	3	16	—
15	—	34	—	9	—
28	—	35	1	4	—
39	—	7	—	2	—
54	—	68	—	11	—
22	0	3	3	5	—
—	0	—	—	15	6
—	0	—	—	—	—
38	3	38	—	—	—
29	0	3	—	—	—
16	—	38	—	—	—
33	0	25	1	10	3
—	12	—	38	1	—
17	—	8	—	8	—
15	—	53	1	19	—
16	2	22	0	5	—
—	0	1	0	11	—
16	2	9	7	14	3
—	9	17	56	—	—
12	2	56	—	2	—
27	1	26	—	—	—
16	7	36	0	4	6
33	—	42	—	—	—
22	—	4	—	—	—
19	3	46	11	49	3
6	—	30	—	1	—
30	3	29	3	10	14
4	—	1	—	—	—
9	91	17	89	3	63
6	19	42	37	4	40
28	20	62	91	67	92
46	100	67	92	34	89

Таблица 7 (окончание)

1	2	3	4
<i>Pleurosigma elongatum</i>	"	9	5
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	"	—	1
Перидиниевые			
<i>Peridinium orbiculare</i>	Солоновато-водно-пресноводные	18	11
<i>P. latum</i> v. <i>halophila</i>	"	—	3
<i>P. latum</i> v. <i>latum</i>	"	—	1
<i>Glenodinium lenticula</i>	Солоновато-водные	9	21
<i>Glenodinium behningii</i>	"	1	7
<i>Exuviaella cordata</i>	"	57	100
<i>Exuviaella marina</i>	Морские	7	9
<i>Peridinium trochoideum</i>	"	9	38
<i>Goniaulax polyedra</i>	"	16	76
<i>Goniaulax spinifera</i>	"	—	19
<i>Goniaulax digitale</i>	"	—	2
<i>Gymnodinium variabile</i>	"	—	11
<i>Prorocentrum variabile</i>	"	—	31
<i>P. scutellum</i>	"	—	25
Эвгленовые			
<i>Euglena viridis</i>	Пресноводные	3	—
Зеленые			
<i>Pediastrum boryanum</i>	Пресноводные	24	1
<i>Pediastrum duplex</i>	"	30	—
<i>Dictyosphaerium ehrenbergianum</i>	"	37	1
<i>D. pulchellum</i>	"	3	5
<i>Oocystis lacustris</i>	"	—	—
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	"	61	5
<i>Spirogyra</i> sp.sp.	"	6	—
<i>Zygnema</i> sp.	"	12	—
<i>Mougeotia</i> sp.	"	—	—
<i>Oocystis submarina</i>	Солоновато-водно-пресноводные	—	8
<i>O. crassa</i>	"	1	—
<i>Binuclearia lauterbornii</i>	"	—	13

5	6	7	8	9	10
49	8	40	1	—	—
—	8	3	37	1	71
23	0	1	—	—	—
10	8	58	7	5	—
3	—	16	9	10	6
16	7	4	51	14	80
—	23	12	10	—	—
48	88	64	99	57	100
—	3	25	48	10	—
36	26	73	40	10	63
6	32	16	35	3	23
9	29	29	4	—	69
6	24	17	18	2	34
—	0	6	34	16	46
1	5	—	1	—	—
—	48	3	74	3	71
27	—	3	1	13	—
19	0	35	0	—	—
22	0	30	0	4	—
39	—	38	1	—	—
—	1	39	1	12	—
9	—	44	—	—	—
52	—	39	0	26	3
22	—	12	1	5	—
12	—	10	—	6	—
25	—	26	1	31	—
25	—	34	—	—	—
17	—	1	—	—	—
58	15	75	60	52	46

ваются в заметном количестве всего несколько видов (табл. 7). В отдельные сезоны на мелководьях Северного Каспия образуют высокую биомассу нитчатые зеленые — *Zygnema* sp. и особенно *Spirogyra* sp.sp., которая в отдельные годы весной составляет значительную часть биомассы фитопланктона Северного Каспия (Левшакова, 1967, 1968а, б, 1970, 1971).

Встречаемость нитчаток спирогиры и зигнемы, а тем более их интенсивное развитие, хотя и на мелководьях, но в очень динамичной северокаспийской воде, явление необычное, так как эти виды, как правило, широко распространены в стоячих и медленно текущих водах.

Синезеленые водоросли (Cyanophyta) распространены по всей акватории Каспийского моря, но наибольшее число видов обитает в Северном Каспии. Наиболее разнообразен их состав в летне-осенний период. Основ-

ная часть синезеленых представлена пресноводными и солоноватоводно-пресноводными видами. Имеются также морские и солоноватоводные представители, но их роль незначительна. Наиболее богаты видами роды *Anabaena* (17), *Oscillatoria* (14), *Gloeocapsa* (12), *Microcystis* (11), *Anabaenopsis* (10), *Aphanizomenon* (6), *Aphanothece* (5), *Gomphosphaeria* (4) и *Merismopedia* (4). Доминирующие виды по количественному развитию и встречаемости отмечены в табл. 7. Пирофитовые водоросли (Pyrrophyta) представлены всего 39 видами, главным образом морскими и солоноватоводными формами. Хотя видовой состав пирофитовых в Каспийском море не очень разнообразен, значение этой группы водорослей велико. Особенно большая роль в трофике водоема принадлежит *Exuviaella cordata* Ostf. Этот вид наиболее широко распространен по акватории моря и вегетирует

в массе в Среднем и Южном Каспии круглогодично, а в Северном Каспии — в период наибольшего прогрева вод, летом и ранней осенью. В отдельных районах Среднего и Южного Каспия этот вид составляет 90–96% от общей численности клеток фитопланктона, а его биомасса иногда превосходит биомассу такой крупной диатомовой водоросли, как ризосоления. К этому же роду принадлежит еще один вид — *E. magna* но его роль в фитопланктоне моря весьма скромна, так как встречается он спорадически, единичными клетками. Другие роды пиропитовых водорослей представлены разнообразнее (*Peridinium* — 10, *Glenodinium* — 9, *Goniaulax* — 7 и *Prorocentrum* — 5), однако только некоторые их виды получили широкое распространение по морю и развиваются в заметном количестве. Все представители перидиней, обитающие в Каспийском море, принадлежат в основном к довольно широко распространенным солонатоводным и морским, очень эвригалинным перитическим видам умеренной зоны северного полушария. Все они являются ахтохтонными планктонными организмами, кроме *Peridinium inconspicuum*, который попадает в Каспий с речными водами.

Видовой состав эвгленовых (*Euglenophyta*) и золотистых водорослей (*Chrysophyta*) в фитопланктоне Каспийского моря беден. Эвгленовые представлены одним родом и 5 видами, встречающимися исключительно единичными экземплярами, хотя и по всему морю, в местах подтока речных вод. Из отдела золотистых водорослей обнаружен всего один вид — *Dinobryon sertularia* Ehr., который встречается редко в мелководной зоне Северного Каспия и в весьма незначительном количестве. Из 274 видов, зарегистрированных в разные сезоны 1962–1963 гг., общими для всего Каспийского моря и постоянно встречающимися по всей акватории были всего 6: из диатомовых это *Rhizosolenia calcar-avis* и *Actinocyclus ehrenbergii*; из пиропитовых — *Exuviaella cordata*, *Peridinium trochoideum*, *Goniaulax polyedra*; из зеленых — *Binuclearia lauterbornii*.

Сезонная смена видового состава хорошо выражена в Северном Каспии, где из 194 видов, обнаруженных с апреля по октябрь 1962 г., общих оказалось только 17 (9%).

Из всего многообразия видов водорослей в фитопланктоне Каспийского моря выделяются широко распространенные виды, образующие высокую численность и биомассу. К этой группе относятся, например, *Rhizosolenia calcar-avis* и *Actinocyclus ehrenbergii* из диатомовых, *Exuviaella cordata* из пиропитовых. Некоторые из широко распространенных и имеющих высокую численность видов из-за малых размеров не образуют большой биомассы (например, *Scenedesmus quadricauda*, *Binuclearia lauterbornii*, *Merismopedia punctata*, *M. tenuissima*). Многие пресноводные зеленые, синезеленые и диатомовые распространяются локально, но в местах обитания развиваются обильно, создавая высокую биомассу или численность. Типичными представителями этой группы являются нитчатые зеленые (*Spirogyra*, *Zygnema*, *Mougeotia*), виды рода *Melosira* и *Diatoma elongatum*, в массе развивающиеся в придельтовом районе Северного Каспия.

Некоторые водоросли, имея широкий ареал, встречаются в фитопланктоне постоянно, но в небольшом количестве. И наконец, большую группу образуют виды относительно редкие, встречающиеся спорадически, не

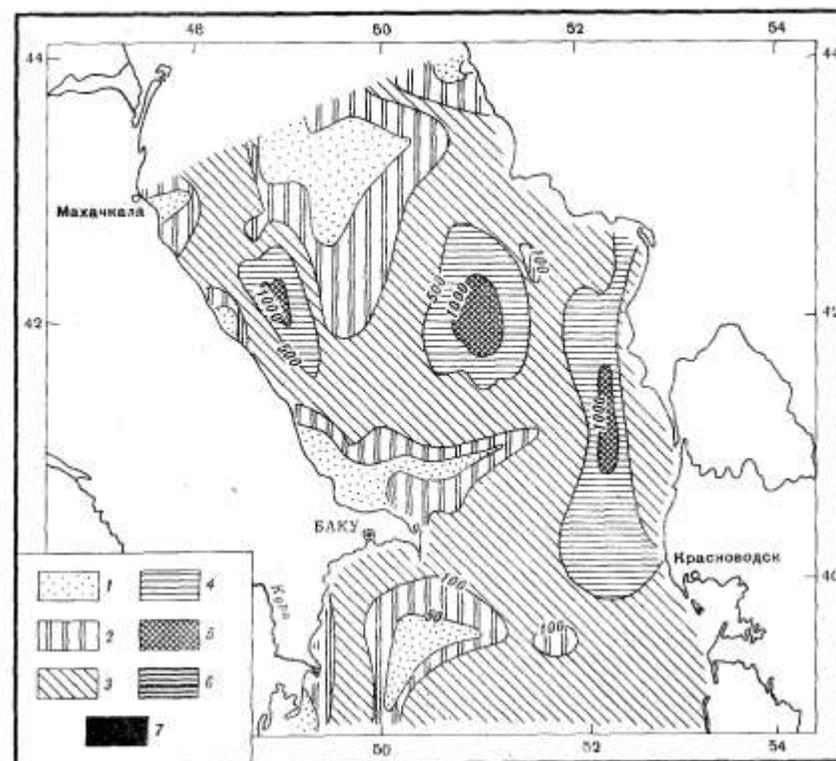


Рис. 2. Распределение биомассы фитопланктона (мг/м^3) в поверхностном слое в феврале 1975 г.

1 — менее 50; 2 — 50–100; 3 — 100–500; 4 — 500–1000; 5 — 1000–5000; 6 — 5000–10000; 7 — более 10000

имеющие заметной численности или биомассы. Большинство видов, зарегистрированных в летнем фитопланктоне Каспийского моря в августе 1962, 1966, 1971 и 1976 гг., должны быть отнесены к этой, последней, группе и только около 70 видов могут считаться обычными или массовыми (табл. 7).

Встречаемость этих видов в разные годы не была постоянной. В Северном Каспии к 1976 г. стали реже встречаться или совсем не встречены многие пресноводные и пресноводно-солонатоводные виды из сине-зеленых и зеленых водорослей, что обусловлено сокращением их ареала в условиях пониженного стока Волги и осолонения Северного Каспия в 1975–1976 гг.

В то же время некоторые морские виды из диатомовых и пиропитовых водорослей расширили ареал и чаще стали встречаться в планктоне Каспийского моря.

Распределение фитопланктона в Каспийском море неравномерно во времени и пространстве, а также в различных слоях воды.

Зимой (в феврале) море в северной части замерзает и там, вероятно,

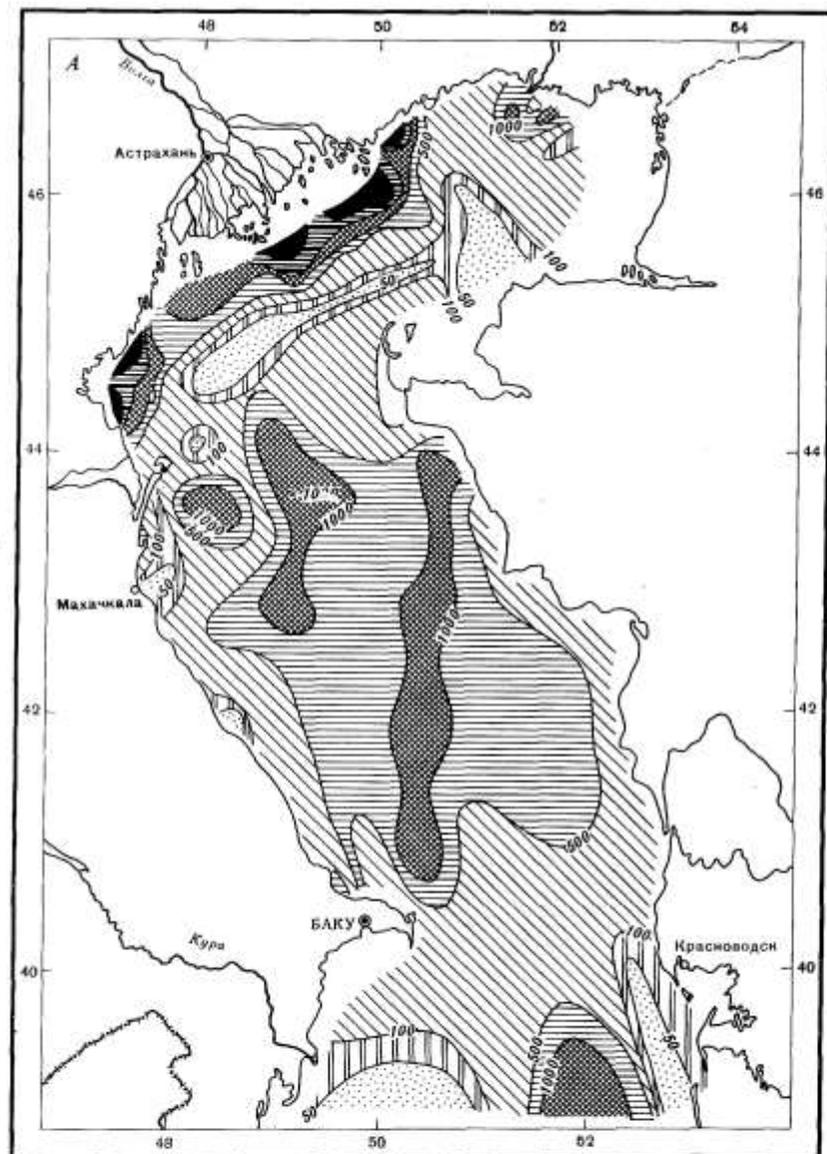


Рис. 3. Распределение биомассы фитопланктона в поверхностном слое в апреле
А – 1974 г., Б – 1976 г. Условные обозначения те же, что и на рис. 2.

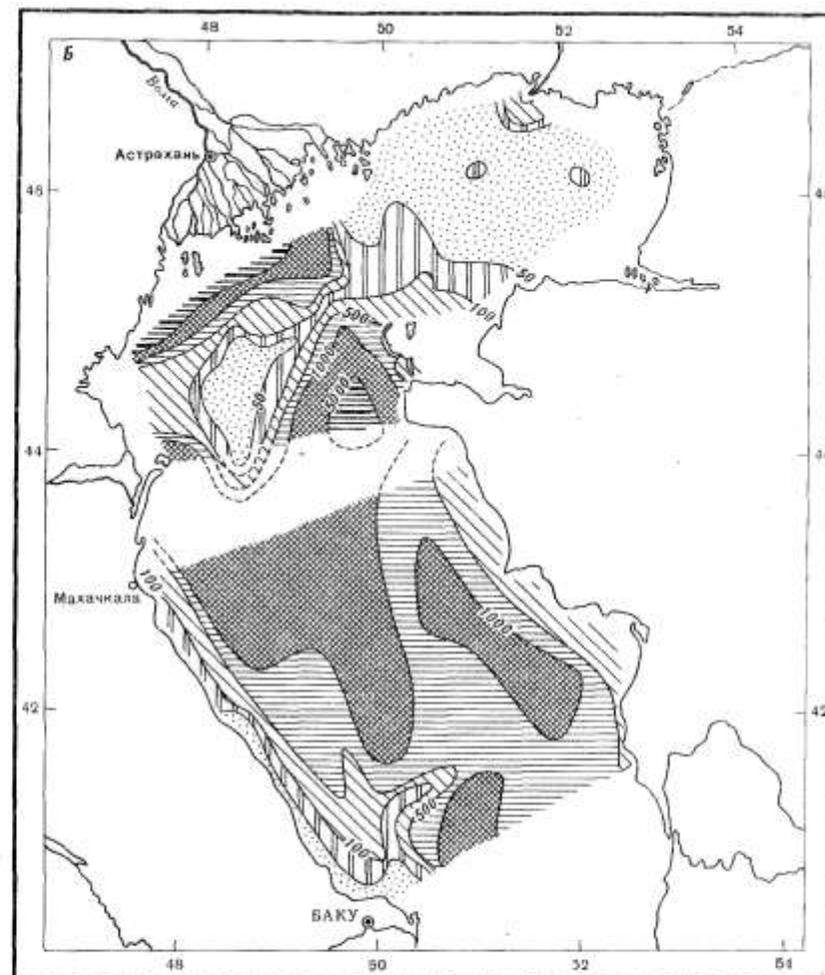


Рис. 3. (окончание)

вегетация водорослей прекращается. В Среднем и Южном Каспии она продолжается, но с разной интенсивностью в западном и восточном районах (рис. 2). На востоке развитие водорослей идет интенсивнее, чем на западе, в связи с более высокой температурой воды в восточной части моря. Биомасса фитопланктона в феврале 1976 г. на западе Среднего Каспия была не выше 50 мг/м^3 , а на востоке – превышала 100 мг/м^3 , достигая 1635 мг/м^3 .

В настоящее время материалов по Южному Каспию мало, чтобы судить о каких-либо закономерностях в распределении зимнего фитопланктона. Судя по данным 1975 г., фитопланктон западной части Южного Каспия зимой небогат. Основную часть акватории занимали сообщества фито-

планктона с очень низкой биомассой — от 6 до 40 мг/м³. И только между островами Камни Игнатия и Куринский Камень биомасса была более высокой — от 150 до 330 мг/м³. В восточной части Южного Каспия фитопланктон распределяется равномерно.

Весной (в апреле) в распределении водорослей по акватории моря наблюдается довольно пестрая картина (рис. 3).

Повышенная биомасса фитопланктона отмечена в Северном Каспии на мелководьях, в районах, близких к дельтам рек Волги и Урала, а также на границе между северной и средней частями моря (рис. 4). При этом в многоводном 1974 г. область повышенной биомассы была значительно шире, чем в маловодном 1976 г. В образовании пятен повышенной биомассы фитопланктона в Северном Каспии немаловажную роль играет нитчатая зеленая водоросль спиросгира. Районы интенсивного развития этой водоросли как в 1974, так и в 1976 г. совпадали с зоной распресненных вод и были ограничены изогалиной 4‰.

Фитопланктон всей восточной половины, кроме приустьевых районов р. Урал, отличался крайней бедностью. Зона свала глубин также оказалась очень обедненной фитопланктоном (1–40 мг/м³). Южнее этой зоны биомасса фитопланктона постепенно увеличивалась за счет среднекаспийских видов, прежде всего ризосолении. Область распространения ризосолении зависит от проникновения среднекаспийских вод и ограничивалась как в 1974 г., так и в 1976 г. изогалинами 10–12‰ (см. рис. 4).

Прибрежные зоны западной половины Среднего Каспия в апреле по-прежнему бедны фитопланктоном, уменьшается по сравнению с зимой его биомасса и в водах восточного побережья. Наиболее высокие биомассы в апреле 1974 и 1976 гг. отмечались в открытом море, за пределами изобат 50 и 100 м (см. рис. 3, А, Б). Основную массу здесь составляла ризосоления.

Бурное развитие фитопланктона в Каспийском море отмечается в летнее время (в августе), особенно в северной части моря. Область развития фитопланктона с биомассой от 1 до 5 г/м³ занимала в августе 1962 г. преобладающую часть акватории Северного Каспия, распространяясь по дагестанскому побережью южнее г. Махачкала (рис. 5, А). Пятна более высоких концентраций фитопланктона с биомассой до 10 г/м³ и выше были приурочены к мелководной зоне западного побережья и всего предустьевое пространство Волги, вплоть до северо-восточных мелководий Северного Каспия. Области повышенной биомассы в Северном Каспии летом 1976 г. были менее обширные, но как и в 1962 г., отмечались в юго-западном его районе (рис. 5, В).

В Среднем Каспии летом 1962, 1975 и 1976 гг. наиболее высокими биомассами фитопланктона характеризовался северо-западный район, примыкающий к юго-западной части Северного Каспия, тогда как воды восточного побережья и район склона у г. Дербента отличались крайней бедностью, биомасса здесь не превышала 100 мг/м³ (см. рис. 5). В центральной части моря в августе 1975 и 1976 гг. биомасса фитопланктона была невысокой (порядка 100–200 мг/м³).

В Южном Каспии на разрезе Куринский Камень — о-в Огурчинский повышенные величины биомассы фитопланктона в августе 1975 г. отмечены только в районе устья Куры (см. рис. 5, Б).

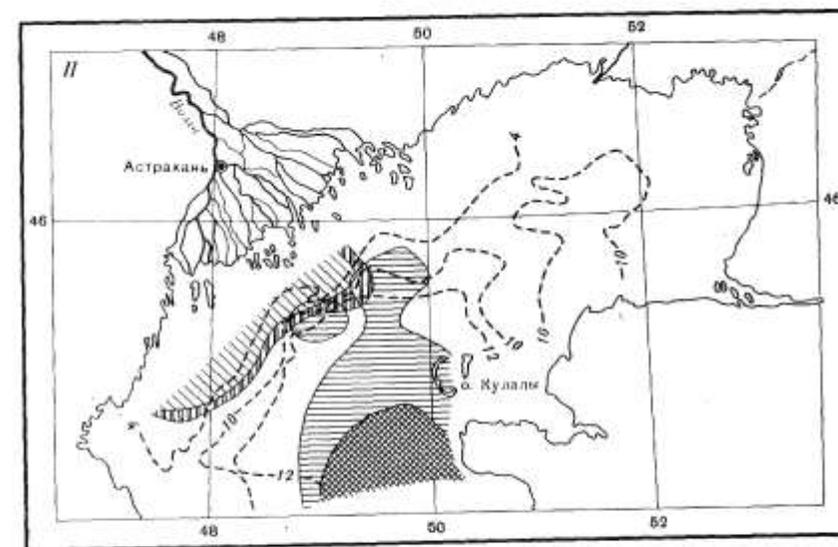
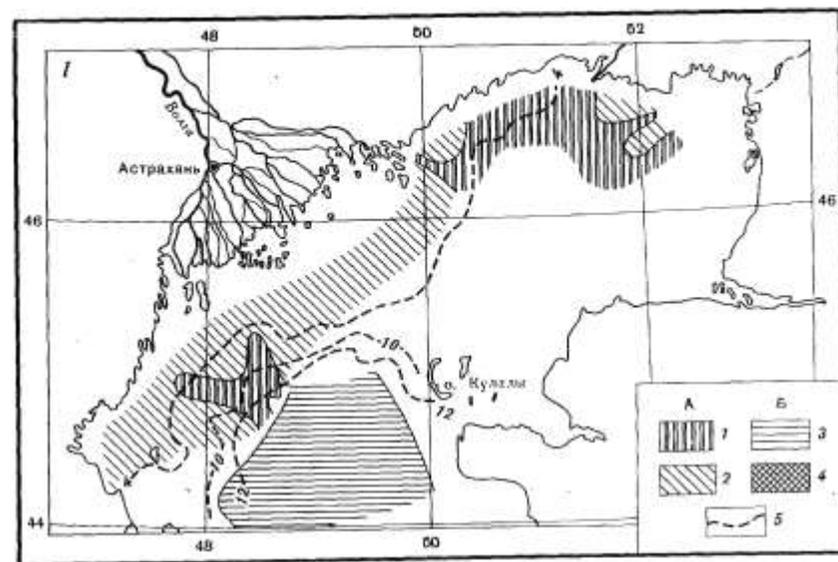


Рис. 4. Распределение повышенных концентраций (более 100 мг/м³) спиросгиры, ризосолении и солёности в апреле
I — 1974 г.; II — 1976 г.; А — спиросгира; Б — ризосоления; 1 и 3 — 100–1000; 2 и 4 — более 1000; 5 — солёность, ‰

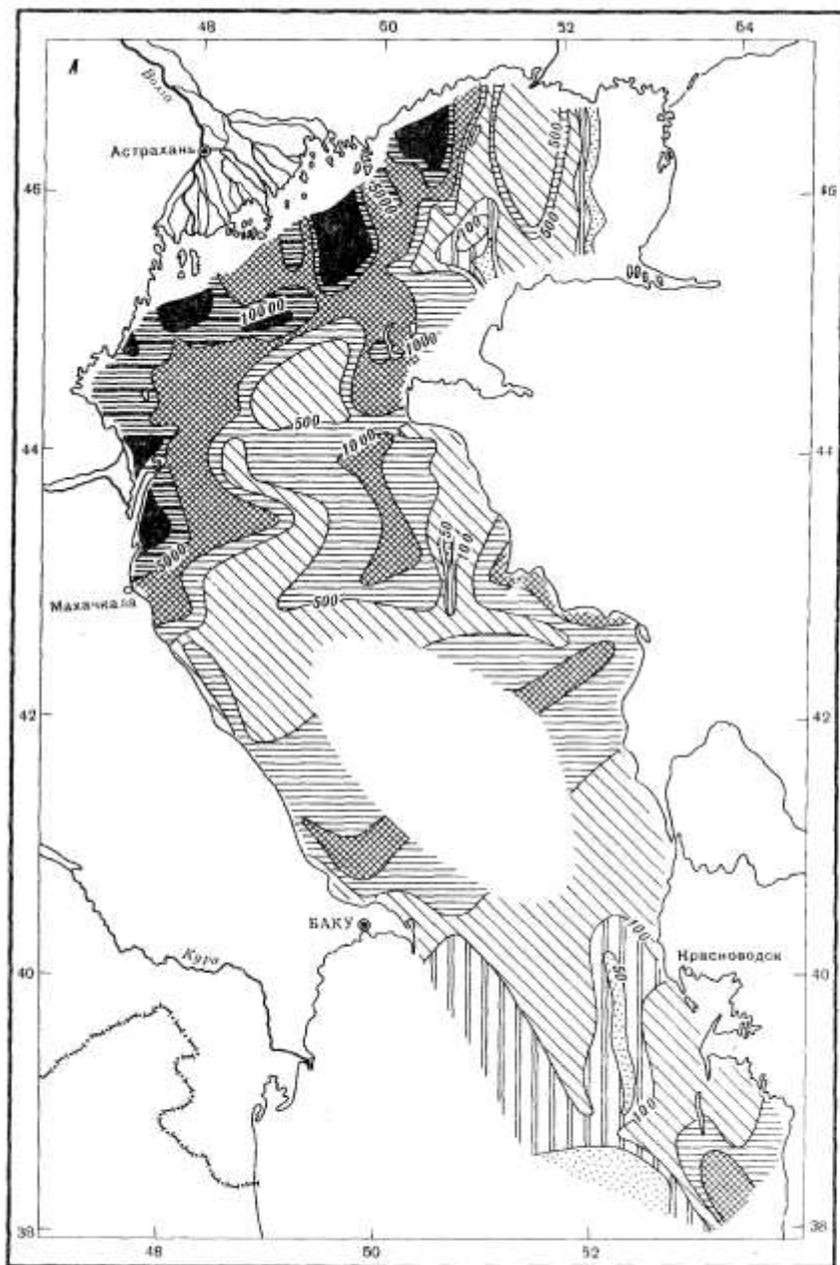


Рис. 5. Распределение биомассы фитопланктона в поверхностном слое в августе
 А – 1962 г., Б – 1975 г., В – 1976 г. Условные обозначения те же, что и на рис. 2

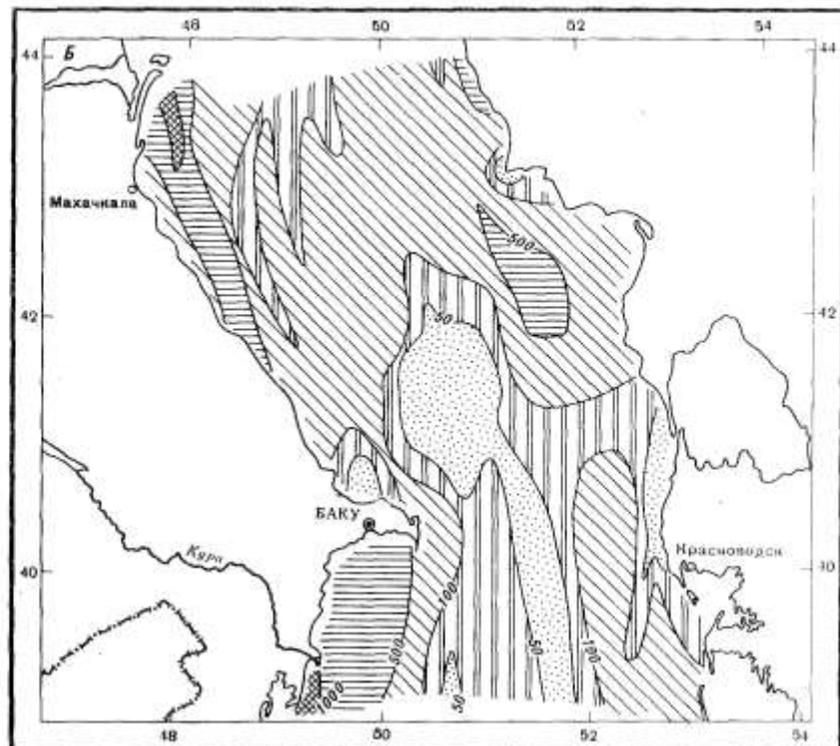


Рис. 5. (продолжение)

Таким образом, в распределении биомассы летнего фитопланктона наблюдается ее значительное уменьшение с запада на восток и с севера на юг (табл. 8).

Осенью (октябрь–ноябрь) море еще довольно богато фитопланктоном. Концентрации водорослей около 1000 мг/м^3 отмечаются по всей акватории Среднего Каспия (рис. 6). Вместе с тем в Северном Каспии из-за резкого понижения температуры (например, в октябре 1976 г. до 8°C и ниже) вегетация водорослей может сильно угнетаться. Заметные концентрации фитопланктона сохраняются только в районах влияния теплых вод Волги и Среднего Каспия.

Районы массового развития руководящих видов фитопланктона Среднего Каспия разобщены. Ризосоления в наибольшем количестве развивается в открытом море над глубинами более 100 м. Наибольшие скопления, как правило, наблюдаются в слое термоклина и над ним (рис. 7).

Экзувиелла в массе развивается в теплых и богатых питательными веществами прибрежных водах (рис. 8). На станциях западного побережья ее количество оценивалось сотнями и десятками миллионов клеток в 1 м^3 , в открытом море – понижалось до сотен тысяч, а в водах восточного побережья вновь увеличивалось до нескольких миллионов экземпляров в 1 м^3 .

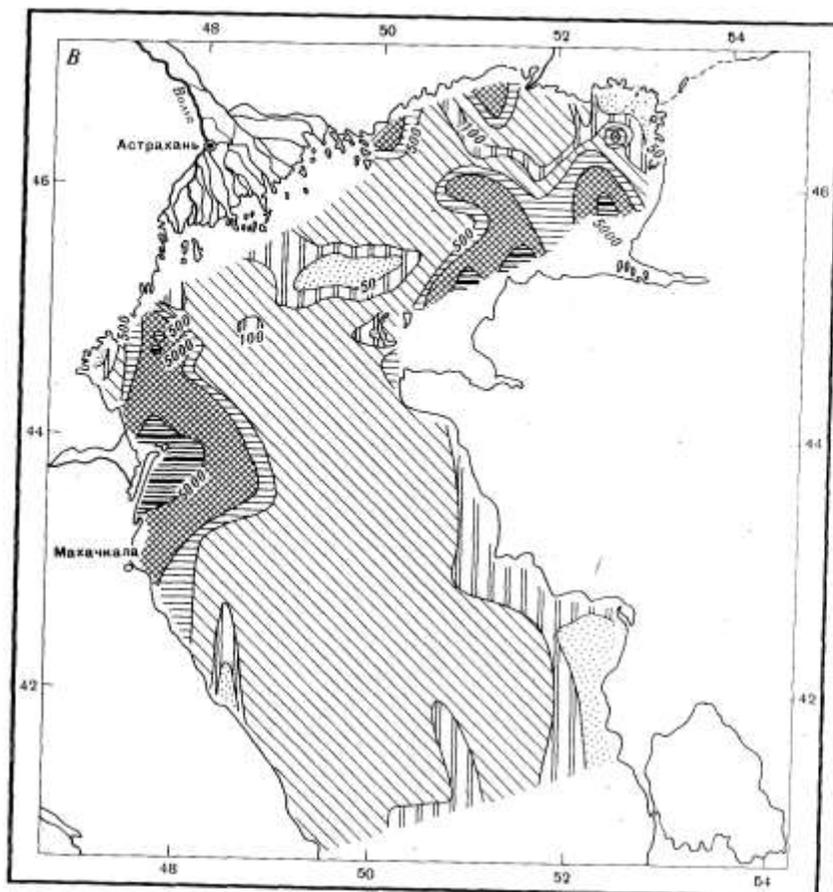


Рис. 5. (окончание)

В прибрежных водах на глубине 10, 20 и 50 м эксувиелла распределялась в толще воды относительно равномерно. В зависимости от локальных условий ее скопления наблюдались то у дна, то в поверхностных горизонтах. В открытом море более высокие концентрации клеток эксувиеллы всегда были на горизонтах выше слоя термоклина.

Закономерный характер образования повышенных концентраций фитопланктона в поверхностных и прибрежных водах подтверждают определения хлорофилла "а" на тех же разрезах летом 1975 и 1976 гг. (см. рис. 9).

Численность и биомасса фитопланктона Северного Каспия характеризуется наиболее высокими показателями и значительными сезонными и годовыми колебаниями. Биомасса фитопланктона Северного Каспия, как правило, определяется вегетацией отдельных видов водорослей, имеющих крупные клетки или образующих нити и цепочки. Это главным обра-

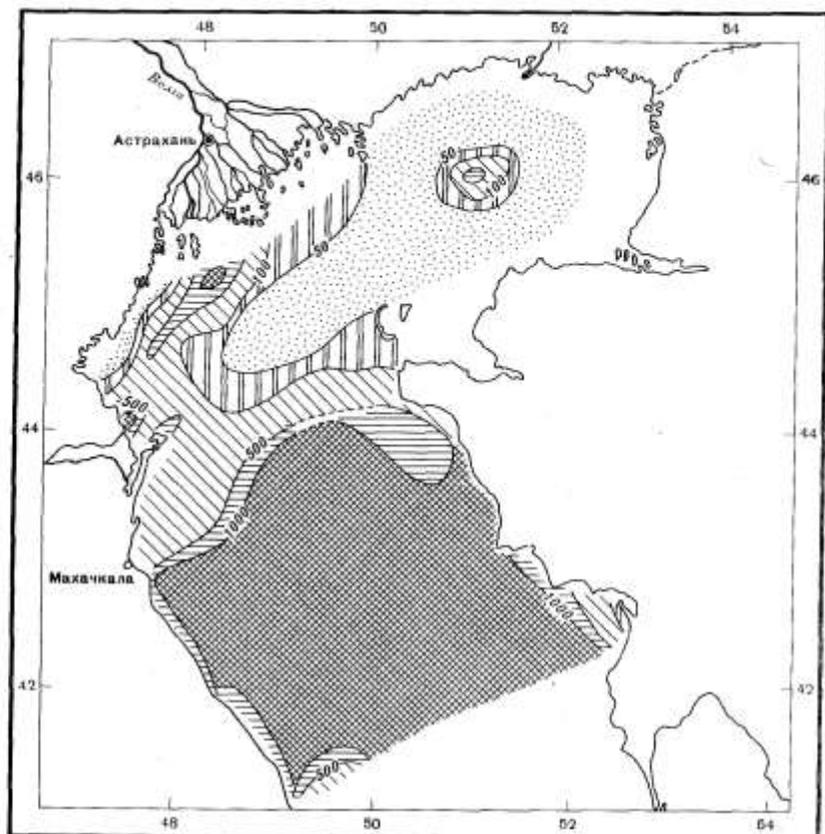


Рис. 6. Распределение биомассы фитопланктона в поверхностном слое в октябре-ноябре 1976 г.

Условные обозначения те же, что и на рис. 2.

зом ризосоления из диатомовых, зеленые нитчатые водоросли (спирогира, зигнема), а в прошлом — также и афанизоменон из синезеленых. На величине общей численности фитопланктона сказывается интенсивное развитие, особенно в теплое время года, *Exuviaella cordata* из пиропитовых и нескольких видов синезеленых водорослей из родов *Merismopedia*, *Pseudoholopedia*, *Microcystis*, *Gloecapsa*, *Anabaena*, *Anabaenopsis* и других. Весной в фитопланктоне Северного Каспия преобладают (по численности) диатомовые водоросли (табл. 9). Для юго-западного района и приустьевое пространства Волги характерно массовое развитие галофильного вида *Diatoma elongatum* var. *elongatum*, вызывающего местами "цветение" воды. В годы повышенной солености вспышку дает эвритермный вид *Skeletonema costatum*, вместе с которым вегетируют характерные для весеннего комплекса планктона *Chaetoceros wighamii*, *Ch. paulseni*, *Ch. rigidus*. Весной 1976 г. среди диатомовых господствовали, кроме ризосоления, *Skeletonema costatum*, *Stephanodiscus astraea*, обильное

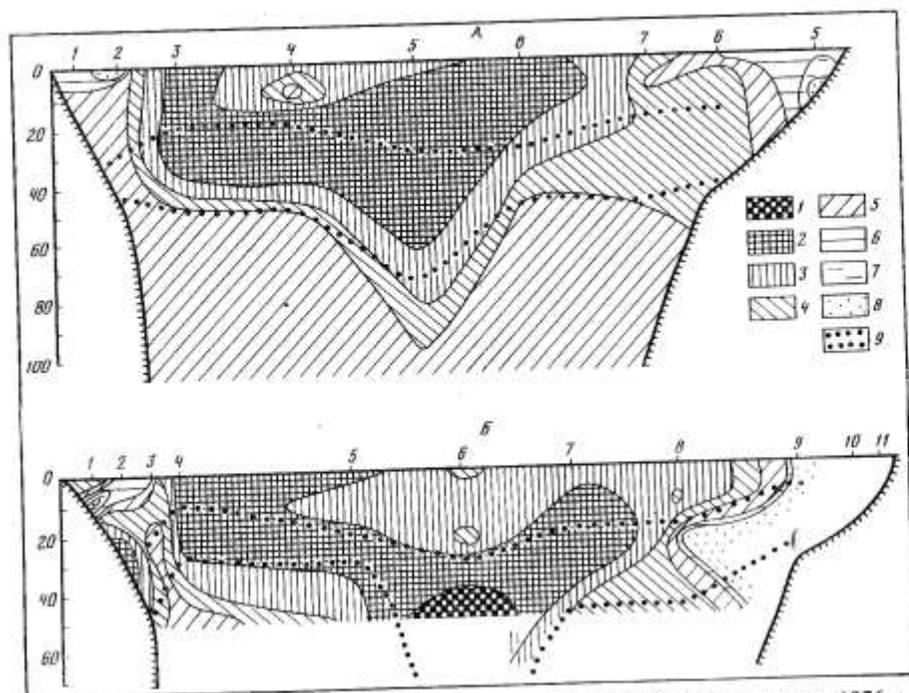


Рис. 7. Вертикальное распределение биомассы ризосолени (мг/м³) в августе 1976 г. на разрезах

А — Дербент—мыс Песчаный, Б — Дивичи—Кендерли. 1 — более 500; 2 — 500—200; 3 — 200—100; 4 — 100—50; 5 — 50—20; 6 — 20—10; 7 — 10—5; 8 — менее 5; 9 — ориентировочные границы термоклина. Цифры по горизонтали — порядковые номера станций, по вертикали — глубины, м

Таблица 8

Средняя биомасса фитопланктона в западной и восточной частях Среднего Каспия в августе 1976 г. (в области глубин до 200 м), мг/м³

Разрез	Западная часть			Восточная часть		
	эксуйвелла	ризосолени	весь фитопланктон	эксуйвелла	ризосолени	весь фитопланктон
Чечень—Мангышлак	388	1749	2692	32	300	358
Дербент—Песчаный	60	21	93	10	49	140
Дивичи—Кендерли	365	70	490	5	34	84
Кудязи—Бекдаш	281	56	387	8	17	72

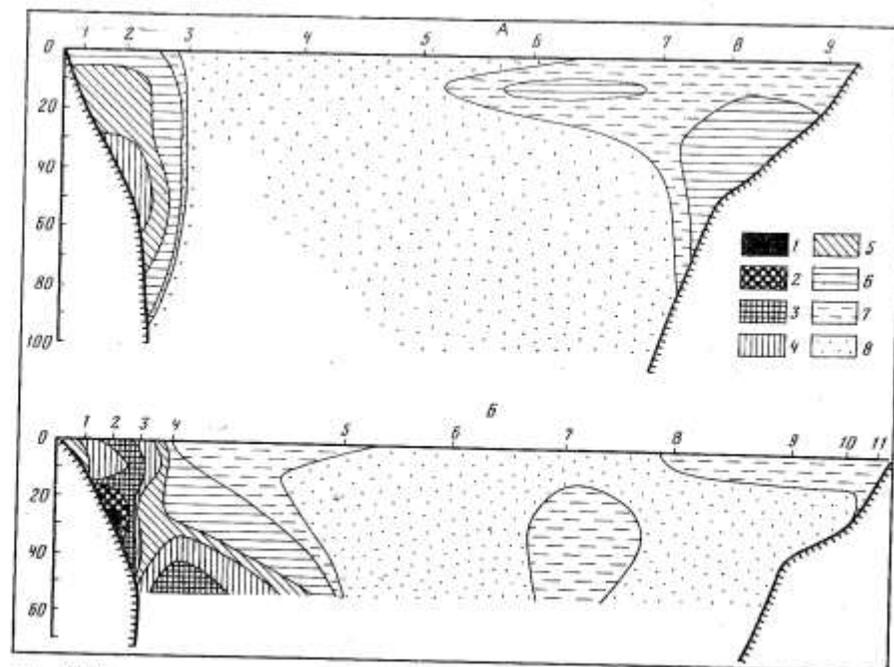


Рис. 8. Вертикальное распределение биомассы эксуйвеллы (мг/м³) в августе 1976 г. на разрезах

А — Дербент—мыс Песчаный, Б — Дивичи—Кендерли. 1 — более 1000; 2 — 1000—500; 3 — 500—200; 4 — 200—100; 5 — 100—50; 6 — 50—10; 7 — 10—5; 8 — менее 5. Цифры по горизонтали — порядковые номера станций, по вертикали — глубина, м

развитие которых связано с постоянно сохраняющейся высокой соленостью в районах их обитания.

В годы естественного режима диатомовые водоросли доминировали весной и по биомассе, однако в условиях зарегулированного стока господствующее положение заняли зеленые нитчатые, составляющие около 90% биомассы всех водорослей (табл. 9).

Если в 1936—1940 и 1956—1958 гг. весенний фитопланктон Северного Каспия характеризовался как диатомовый, то в 1974—1976 гг. — как смешанный, состоящий из зеленых и диатомовых с преобладанием по массе спиригиры. Увеличение ее биомассы объясняется опреснением предустоевого взморья из-за повышенного зимнего стока Волги и обогащения его растворенными органическими веществами (Барсукова, 1965, 1971).

К августу весенние формы диатомовых замещаются летними (*Chaetoceros seiracanthus*, *Ch. simplex*, *Ch. subtilis*, *Coscinodiscus jonesianus*, *Actinocyclus ehrenbergii*), усиливается вегетация пиропитовых, среди которых преобладает *Exuviaella cordata*, а также некоторых зеленых (*Botryococcus braunii*, *Binuclearia lauterbornii*). Но особенно характерным для летнего фитопланктона Северного Каспия было массовое развитие синезеленых водорослей, вызывающих "цветение" воды.

Среди них преобладал *Aphanizomenon flos-aquae*, в большом количестве развивались также *Microcystis grevillei*, *M. aeruginosa*, *Gomphospheria lacustris*, *Nodularia spumigena*, *Anabaenopsis tanganyikae*, *A. cunningtonii* и др. (Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968).

Как и в прошлом, в 1974 и 1976 гг. от весны к лету увеличивалось общее количество водорослей и численно преобладали синезеленые (табл. 9).

Однако общая биомасса синезеленых в 70-е годы резко уменьшилась в связи с выпадением таких массовых в прошлом форм, как *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* и других пресноводных видов, образующих пучки нитей и крупные колонии. Наибольшую биомассу из синезеленых в маловодном 1976 г. имели *Aphanizomenon gracile* и *Tolypothrix distorta*. В 1974 и 1976 гг. не отмечено характерного для всех предыдущих лет увеличения биомассы фитопланктона от весны к лету (см. табл. 9). В многоводном 1974 г. по массе в летнем фитопланктоне преобладали диатомовые и зеленые, особенно *Spirogyra*, *Zygnema*, *Mougeotia*. В маловодном 1976 г. массовым видом была *Rizosolenia calcar-avis*, которая достигала наибольшего развития летом в восточном районе Северного Каспия в связи с сильным осолонением этого участка моря.

Смещение максимума развития этого весеннего доминанта на летнее время связано с сезонной динамикой солености воды в Северном Каспии. Весной отмечалось ее понижение, а в летнее время (от июня к августу) повышение (Катунин, 1965, 1967; Катунин, Косарев, 1981).

Таблица 9

Сезонные и годовые изменения численности и биомассы фитопланктона Северного Каспия

Год	Общая, млн. экз./м ³	Численность							
		Группы и виды, %							
		Диатомовые		Пирофитовые		Зеленые		Синезеленые	
		все	ризосоления	все	экссувиелла	все	спирогира	все	
Апрель									
И 1956	327	90	15	0	0	5	2	5	
И 1958	107	94	15	0	0	5	4	1	
М 1962	65	65	4	0	-	28	26	7	
И 1974	186	62	0	0	0	35	21	3	
М 1976	69	58	3	+	0	40	27	2	
Август									
И 1956	573	3	2	14	14	1	0	82	
И 1958	642	10	0	10	10	1	0	78	
М 1962	870	24	1	8	8	20	1	48	
И 1974	248	4	1	2	2	6	0	88	
М 1976	198	10	2	8	7	10	0	72	
Октябрь									
И 1956	402	5	2	27	27	15	2	53	
И 1958	1901	1	0	9	9	1	0	89	
М 1962	333	6	1	54	54	5	1	35	
И 1974	100	6	0	13	13	52	1	29	
М 1976	44	18	1	38	33	24	-	20	

Таблица 9 (окончание)

Год	Общая, г/м ³	Биомасса							
		Группы и виды, %							
		Диатомовые		Пирофитовые		Зеленые		Синезеленые	
		все	ризосоления	все	экссувиелла	Все	спирогира		
Апрель-май									
1936	0,8	90	20	2	-	4	-	4	
1938	0,3	59	4	4	-	26	-	11	
1940	2,1	81	4	1	-	16	-	2	
1956	2,5	59	51	+	+	39	22	1	
1958	1,3	59	54	+	-	38	34	3	
1962	0,7	42	-31	1	-	56	51	1	
1974	3,3	7	1	+	+	93	89	0	
1976	3,2	13	9	+	+	87	86	0	
Август									
1936	6,1	75	45	4	-	6	+	15	
1938	3,7	67	15	6	-	9	+	18	
1940	2,5	52	27	6	-	14	+	28	
1956	3,2	55	42	5	5	2	+	37	
1958	4,2	51	5	4	3	5	1	40	
1962	6,9	20	14	2	2	52	1	25	
1974	0,5	50	41	4	2	34	27	12	
1976	0,9	80	61	4	3	8	1	8	
Октябрь									
1936	5,8	55	20	3	-	15	-	27	
1938	2,1	90	75	3	-	5	-	2	
1940	2,2	90	5	2	-	5	-	3	
1956	1,9	26	15	12	12	19	6	43	
1958	9,7	5	1	4	4	+	+	90	
1962	1,7	50	23	22	22	14	6	13	
1974	0,6	12	+	5	4	75	17	8	
1976	0,1	54	13	23	23	6	-	16	

Осенью затухает вегетация большинства господствующих летом видов, как правило, уменьшается общая численность и биомасса фитопланктона (табл. 9). Для маловодных лет (1976, 1962) характерно численное преобладание пирофитовых, в частности экссувиеллы, для лет с более низкой соленостью Северного Каспия (1956, 1958, 1974) — зеленых и синезеленых. По биомассе же в маловодные годы (1936, 1938, 1940, 1962, 1976) преобладали диатомовые, среди которых обычны *Rhizosolenia calcar-avis*, *Coscinodiscus jonesianus*, *Thalassiosira variabilis*, *Th. caspica*. Осенью многоводного 1974 г., как и весной, основную массу фитопланктона составляли зеленые нитчатые, особенно спирогира, а в 1956 и 1958 гг. в период заполнения Куйбышевского водохранилища, когда в р. Волге наблюдалось массовое развитие ("цветение") *Microcystis aeruginosa*

Таблица 10
Сезонные изменения численности и биомассы фитопланктона
в западной и восточной частях Северного Каспия (1976 г.)

Фитопланктон	Апрель		Август		Октябрь	
	Западная часть	Восточная часть	Западная часть	Восточная часть	Западная часть	Восточная часть
Численность, млн. экз./м ³	107,5	12,7	334,2	20,5	66,1	4,8
в том числе, %						
синезеленые	2	2	74	24	21	2
диатомовые	55	89	8	47	17	33
пирофитовые	1	1	6	27	38	25
зеленые	42	8	11	2	23	40
звгленовые	+	-	+	+	+	+
Биомасса, г/м ³	5,34	0,07	0,85	0,92	0,20	0,05
в том числе, %						
синезеленые	+	1	15	+	18	1
диатомовые	12	97	64	98	49	93
пирофитовые	+	+	6	2	26	5
зеленые	88	1	15	+	7	1
звгленовые	+	+	+	+	+	+

Примечание. (+) - менее 1%.

(Кун, 1960), в Северном Каспии не только по численности, но и по биомассе господствовали синезеленые. Осенью 1976 г. из диатомовых, кроме ризосоления, значительную массу создавали *Stephanodiscus astraea*, *Thalassiosira caspica* из синезеленых *Tolypothrix distorta*, *Microcystis marginata*, которые в основном вегетировали в западном районе Северного Каспия.

С понижением уровня моря усиливается изоляция восточной половины Северного Каспия и богатые биогенными веществами волжские воды поступают преимущественно в западную половину. Это обуславливает значительно более слабое развитие фитопланктона в восточной части Северного Каспия по сравнению с западной (табл. 10).

Таким образом, в 70-е годы весной в фитопланктоне Северного Каспия господствовали пресноводные зеленые (спирогира).

Летом (в августе) фитопланктон становится разнообразнее не только по видовому составу, но и по набору экологических групп. Наряду с увеличением биомассы морских эвригаллиных диатомовых (ризосоления) увеличиваются численность и биомасса солоноватоводных пирофитовых (*Euxuviaella cordata*), пресноводных и солоноватоводных диатомовых (*Melosira granulata*, *Stephanodiscus astraea*, *Thalassiosira caspica*) и синезеленых (виды родов *Microcystis*, *Merismopedia*, *Gloecapsa*, *Gomphospharia lacustris*, *Anabaena bergi*, *Aphanizomenon issatschenkoii*, *Tolypothrix distorta*, *Lyngbia limnetica*). Синезеленые в опресненных районах замещают зеленых, однако уступают им по биомассе, так как представлены многочисленными, но мелкими формами.

К октябрю при общем затухании вегетации планктона основную его массу образуют водоросли солоноватоводного и пресноводного комплексов из пирофитовых (*Euxuviaella cordata*) и диатомовых (*Stephanodiscus astraea*, *Thalassiosira caspica* и др.).

В экстремально маловодном 1976 г. отсутствовал типичный для Северного Каспия летний пик развития фитопланктона: биомасса водорослей неуклонно уменьшалась от весны к осени (табл. 9). Многие из отмеченных особенностей развития фитопланктона в 70-е годы прослеживаются также при рассмотрении многолетнего ряда наблюдений и сравнении данных для периодов естественного и зарегулированного стока р. Волги (табл. 11).

С начала 60-х годов отмечаются уменьшение биомассы диатомовых водорослей и преобладание зеленых (спирогиры) в весеннем фитопланктоне Северного Каспия. Примерно с этого же периода наблюдается уменьшение биомассы диатомовых, пирофитовых, синезеленых и общей биомассы фитопланктона в летне-осенний период. Для периода зарегулированного стока Волги характерно слабое развитие пресноводно-солоноватоводных видов диатомовых, пирофитовых, синезеленых, свойственных фитопланктону собственно Северного Каспия. Основная биомасса фитопланктона формируется за счет выноса зеленых нитчатых водорослей из опресненного мелководья и ризосоления солеными водами из Среднего Каспия. Эти особенности рассмотрены в работе Биологическая продуктивность... (1974) и объясняются внутрigoдовым перераспределением волжского стока за счет сокращения объема половодья, уменьшением концентрации и выноса растворенных минеральных биогенных веществ.

В Среднем Каспии как по численности, так и по биомассе преобладают диатомовые и пирофитовые водоросли, роль зеленых, синезеленых, звгленовых и золотистых незначительна. При этом в сезонном аспекте происходит закономерная смена диатомового планктона, типичного для зимы и весны, на пирофитовый летом и осенью (табл. 12), хотя крупные диатомовые (ризосоления, косцинодискусы), как правило, преобладают по биомассе круглый год над многочисленными мелкими перидиниями (эксувиелла и др.).

В ходе сезонной динамики фитопланктона отдельных районов средней части моря наблюдаются некоторые отличия (табл. 12). В прибрежной области западного района моря на глубинах менее 50 м фитопланктон достигает максимального развития летом — в период наибольшего прогрева вод и обогащения их биогенами за счет поступления из Северного Каспия, с водами Волги и Терека. Зимой и весной здесь господствуют диатомовые, летом и осенью — пирофитовые, среди которых основную массу составляет *Euxuviaella cordata*. Только теплой зимой 1975 г. экскувиелла в массе развивалась в этом районе. В прибрежной области восточного района Среднего Каспия, напротив, наиболее интенсивно развивается фитопланктон зимой под влиянием теплого течения из Южного Каспия. Интенсивность вегетации фитопланктона затухает здесь постепенно к августу—сентябрю, когда устанавливается наибольшая вертикальная стратификация вод. Новая вспышка в развитии фитопланктона наблюдается в восточном прибрежье Среднего Каспия в октябре—ноябре (табл. 12). Помимо ризосоления, осенью здесь в заметном количестве

Таблица 11

Многолетние изменения биомассы фитопланктона Северного Каспия, г/м³

Год	Группы и виды водорослей							
	Весь фитопланктон	Синезеленые	Диатомовые		Пирофитовые		Зеленые	
			Все	Ризосоления	Все	Эксувиелла	Все	Спирогира
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Весна (апрель)								
1936	0,80	0,03	0,72	0,16	0,02	Нет	0,03	Нет
1938	0,30	0,03	0,18	0,01	0,01	данных	0,08	данных
1940	2,10	0,04	1,70	0,08	0,02	То же	0,34	То же
1941	2,10	0,13	1,72	0,38	+	"	0,25	"
Среднее	1,33	0,06	1,08	0,16	0,01	"	0,18	"
1956	2,46	0,03	1,46	1,25	+	+	0,96	0,55
1957	0,92	0,02	0,69	0,26	+	+	0,21	0,19
1958	1,32	0,04	0,78	0,72	+	+	0,50	0,46
1959	2,89	0,01	0,19	0,03	+	+	2,68	2,55
1960	5,11	0,12	3,49	3,31	+	+	1,49	1,41
1961	1,39	0,01	0,19	0,11	+	+	1,19	1,16
1962	0,66	0,01	0,28	0,21	0,01	+	0,37	0,34
Среднее	2,11	0,03	1,01	0,84	+	+	1,06	0,95
1963	2,13	0,05	0,29	0,20	+	+	1,79	1,43
1964	0,36	0,01	0,09	+	+	+	0,26	0,22
1965	1,25	0,04	0,59	0,09	+	+	0,62	0,49
1966	0,62	0,06	0,33	0,12	+	+	0,22	0,16
1967	0,57	0,01	0,31	0,06	0,02	+	0,23	0,09
1968	0,81	0,05	0,22	+	0,01	+	0,53	0,44
1969	0,24	0,02	0,15	0,03	0,01	+	0,06	0,03
Среднее	0,85	0,03	0,28	0,07	0,01	+	0,53	0,41
1974	3,33	0,01	0,23	0,02	+	-	3,09	2,98
1975	0,34	0,02	0,17	0,02	+	+	0,15	0,09
1976	3,21	+	0,42	+	+	+	2,78	2,76
1977	0,36	+	0,11	0,03	+	+	0,25	0,24
1978	1,22	0,01	0,16	0,08	+	+	1,04	1,01
Среднее	1,69	0,01	0,22	0,03	+	+	1,46	1,42
Лето (август)								
1936	6,10	0,91	4,57	2,74	0,24	Нет	0,38	Нет
1938	3,70	0,67	2,48	0,56	0,22	данных	0,33	данных
1940	2,50	0,70	1,30	0,67	0,15	То же	0,35	То же
1941	5,90	0,77	4,13	1,59	0,29	"	0,71	"
Среднее	4,55	0,76	3,12	1,39	0,22	"	0,44	"
1956	3,19	1,18	1,77	1,35	0,17	0,16	0,07	+
1958	4,25	1,71	2,15	0,21	0,18	0,12	0,20	0,04
1962	6,90	1,75	1,37	0,99	0,16	0,14	3,61	0,07
Среднее	4,78	1,55	1,76	0,85	0,17	0,14	1,30	0,04
1964	3,38	1,67	1,31	0,80	0,03	0,01	0,37	0,09
1966	3,43	1,24	1,73	1,13	0,09	0,04	0,36	+
1967	1,42	0,74	0,45	0,30	0,03	0,01	0,21	+

Таблица 11 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
1968	1,66	0,72	0,69	0,46	0,04	0,02	0,20	+
1969	1,82	0,59	0,79	0,49	0,04	0,01	0,40	+
1971	2,99	0,62	1,72	1,21	0,06	0,03	0,58	+
1972	2,06	0,56	1,18	0,42	0,04	0,02	0,22	+
1973	3,66	1,66	1,70	1,49	0,12	0,06	0,17	+
Среднее	2,55	0,98	1,20	0,79	0,06	0,02	0,31	+
1974	0,53	0,07	0,26	0,22	0,02	0,01	0,18	+
1976	0,89	0,07	0,70	0,54	0,03	0,03	0,07	0,14
Осень (октябрь)								
1936	5,80	1,57	3,19	1,16	0,17	Нет	0,87	Нет
1938	2,10	0,04	1,90	1,58	0,06	данных	0,10	Нет
1940	2,20	0,07	1,98	0,11	0,04	То же	0,11	данных
Среднее	3,37	0,56	2,36	0,95	0,09	"	0,36	То же
1956	1,89	0,82	0,49	0,27	0,22	0,22	0,36	0,12
1958	9,70	8,77	0,53	0,09	0,36	0,35	0,04	+
1962	1,67	0,22	0,84	0,39	0,36	0,36	0,24	0,11
Среднее	4,42	3,27	0,62	0,25	0,31	0,31	0,21	0,08
1963	0,99	0,19	0,64	0,19	0,10	0,08	0,06	+
1974	0,58	0,04	0,07	+	0,03	0,02	0,44	0,10
1976	0,14	0,02	0,08	0,02	0,03	0,03	0,01	-

развиваются и другие виды диатомовых: *Rhizosolenia fragilissima*, *Coscinodiscus perforatus*, *C. radiatus*, *Chaetoceros wighamii*, некоторые виды рода *Thalassiosira* и *Thalassionema nitzschoides*. Однако последний вид встречен только в районе Кианлы, на границе между Средним и Южным Каспием.

В открытом море, в области глубин более 50 м зимой 1976 г., весной 1962, 1974, 1976 гг. интенсивно развивалась ризосоления, образуя высокую биомассу. Только теплой зимой 1963 и 1975 гг. в массе развивалась не ризосоления, а эксувиелла, а весной 1976 г. также *Glenodinium lenticula*. От весны к лету, по мере смены диатомового планктона на пирофитовый, уменьшалась общая биомасса фитопланктона. При этом в 1975 и 1976 гг. численность водорослей была летом ниже, чем в зимне-весенний период, тогда как в 1962 и 1974 гг. по сравнению с весной она несколько повысилась. В октябре-ноябре 1962 и 1976 гг. наблюдался пик численности фитопланктона за счет продолжающейся вегетации эксувиеллы, тогда как в ноябре 1974 г. интенсивность развития планктонных водорослей сильно понизилась, что объясняется более суровыми температурными условиями осенью этого года.

Таким образом, судя по имеющимся данным, в центральной части моря фитопланктон интенсивнее развивается в периоды усиления вертикальной циркуляции — весной и осенью и его развитие несколько ослабевает летом, когда вертикальный обмен вод из-за резкой температурной стратификации затруднен.

Таблица 12

Сезонные изменения численности и биомассы фитопланктона, отдельных групп и видов водорослей в Среднем Каспии (поверхностный слой)

Область глубин, м	Сезон	Год	Численность							Зеленые	Синезеленые
			Общая, млн. экз./м ³	Группы и виды, %				Зеленые	Синезеленые		
				Диатомовые		Пирофитовые					
				все	Ризосоления	Все	Эксувиелла				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
Западное прибрежье до 50 м	Зима	1963	2,2	69	44	24	22	5	2		
		1975	10,1	37	9	63	63				
		1976	7,9	28	4	1	1	71			
	Весна	1962	22,4	98	33	2	1				
		1974	52,9	73	6	6	+	21			
		1976	114,8	96	3	2	1	1	1		
	Лето	1962	289,4	4	3	95	94	+	1		
		1974	121,0	4	1	96	95	+	+		
		1975	111,6	36	1	63	62	1	+		
		1976	284,7	11	1	68	65	4	17		
	Осень	1962	236,1	4	1	88	88	3	5		
		1974	2,6	35	19	65	65				
1976		51,9	33	20	66	65	1	+			
Центральная часть моря с глубинами более 50 м	Зима	1963	5,1	25	12	71	69	4			
		1975	58,4	7	1	90	90	3			
		1976	24,4	97	22	2	2	1			
	Весна	1962	29,7	53	51	47	46				
		1974	36,0	47	21	2	+	41	9		
		1976	74,4	69	16	29	25	1	+		
	Лето	1962	36,0	14	10	77	75	2	7		
		1974	43,7	8	6	80	79	7	5		
		1975	11,1	13	13	86	76		1		
		1976	6,0	48	45	47	32	3	2		
	Осень	1962	104,5	5	4	86	85	4	5		
		1974	2,3	48	26	52	52				
1976		112,7	47	32	51	50	2				
Восточное прибрежье до 50 м	Зима	1963	6,6	51	29	47	45	2			
		1975	67,1	54	3	46	45				
		1976	105,6	84	13	16	16				
	Весна	1962	10,5	59	59	41	38				
		1974	8,0	91	75	6	2	3			
		1976	20,4	39	24	58	39	3	+		
	Лето	1962	29,4	17	12	82	80	1	+		
		1974	9,3	28	26	72	48		7		
		1975	14,6	23	10	70	52				
		1976	16,3	34	15	64	47	1	1		

Область глубин, м	Биомасса						
	Общая, мг/м ³	Группы и виды, %				Зеленые	Синезеленые
		Диатомовые		Пирофитовые			
		Все	Ризосоления	Все	Эксувиелла		
11	12	13	14	15	16	17	
Западное прибрежье до 50 м	76	96	83	3	1	+	1
	220	94	54	6	6		
	13	100	77	+	+	+	+
	994	98	96	2	1		
	446	70	57	9	+	21	
	281	94	77	5	1	+	1
	1767	66	65	31	31	2	1
	511	54	52	45	45	+	+
	422	65	31	34	33	+	+
	1276	67	52	32	29	+	1
	741	39	28	57	56	2	2
	28	89	86	11	11		
741	90	88	10	9			
Центральная часть моря с глубинами более 50 м	66	88	53	12	11		
	173	38	25	61	61	1	
	443	99	99	1	+		
	1370	98	98	2	2		
	997	95	66	+	+	2	3
	944	89	83	10	4		1
	495	86	84	12	11	1	1
	353	78	77	21	19		1
	149	81	81	17	11		1
	174	91	88	8	2		1
	772	74	72	24	23	1	1
	60	97	92	3	3		
2431	95	94	5	5			
Восточное прибрежье до 50 м	192	96	87	4	3		
	304	80	63	20	20		
	1110	96	94	4	3		
	637	98	98	2	1		
	546	99	80	1	+		
	522	79	76	21	3	+	+
	469	86	85	11	9	3	
	258	90	90	10	4		
	237	88	76	12	6		
	174	80	78	19	9		1

Таблица 12 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Весь Средний Каспий	Осень	1962	61,4	10	8	87	86	2	1
		1974	1,8	72	39	28	28	-	-
		1976	80,7	31	9	69	68	-	-
	Зима	1963	4,8	35	19	60	58	4	+
		1975	50,8	19	2	79	68	2	-
		1976	35,1	87	17	9	9	3	-
	Весна	1962	25,0	61	48	39	38	-	-
		1974	34,4	57	19	3	+	33	7
		1976	72,6	76	13	22	18	1	1
	Лето	1962	82,6	8	6	89	88	1	2
		1974	52,4	7	5	86	85	4	3
		1975	30,7	30	5	69	64	+	1
1976		60,0	14	5	66	63	4	16	
Осень	1962	121,9	5	3	87	86	3	5	
	1974	2,3	48	26	52	52	-	-	
	1976	95,7	43	27	55	54	2	-	

Примечание. Зима — январь—февраль (1975), февраль (1963, 1976); весна: апрель (1962, 1976), апрель—май (1974, 1975); лето: август (1962, 1976), август—сентябрь (1974, 1975); осень: октябрь (1962), ноябрь (1974, 1976). Во всех табли-

Фитопланктон Южного Каспия характеризуется постоянным численным преобладанием пиропитовых (эксувиелла), а в некоторые годы (1975 г.) синезеленых (*Oscillatoria* sp.) над диатомовыми (табл. 13). Помимо указанных доминирующих видов в июне, августе и октябре 1962 и 1974 гг. были обнаружены в заметном количестве и другие виды диатомовых и пиропитовых водорослей. К ним относятся такие виды диатомовых, как *Melosira granulata* var. *granulata*, *Actinocyclus ehrenbergii*, виды рода *Coscinodiscus*, особенно *C. perforatus*, виды рода *Thalassiosira*, *Thalassionemanitzschoides*, из пиропитовых *Goniaulax polyedra*, виды родов *Glenodinium* и *Prorocentrum*, *Peridinium trochoideum*.

Весной 1974 г. в западном побережье Южного Каспия обнаружено большое количество видов фитопланктона, свойственных опресненным водам. Из диатомовых это были пресноводные виды *Melosira islandica* subsp. *helvetica* и *Asterionella formosa*, из зеленых — также пресноводный вид *Dictyosphaerium ehrenbergianum*, из пиропитовых — солоноватоводный вид *Glenodinium lenticula* f. *lenticula*. В западном побережье Южного Каспия, как и в средней части моря, наиболее интенсивное развитие фитопланктона отмечалось в 1974 и 1975 гг. летом в результате благоприятного сочетания повышенной температуры и материкового стока. В прибрежной области восточного района Южного Каспия наибольшее количество фитопланктона отмечено весной 1974 и осенью 1962 гг. Наиболее высокая численность отмечена в октябре 1962 г. также и для центральной глубоководной части Южного Каспия, тогда как в 1974 г. пик в развитии фи-

11	12	13	14	15	16	17
742	84	53	15	11	1	+
40	97	95	3	3	-	-
977	88	87	12	11	+	+
89	92	70	8	6	+	+
204	60	41	40	39	-	-
475	98	95	2	1	+	-
1174	98	97	2	2	-	-
816	93	67	1	+	4	2
747	89	82	11	4	+	+
730	77	75	21	20	1	1
366	73	72	26	24	+	1
216	77	62	23	18	+	+
382	75	65	24	20	+	1
760	69	61	29	27	1	1
50	95	92	5	5	-	-
1864	94	93	6	6	+	+

цах: знак (-) — организм отсутствует, (+) — организм присутствует в количестве менее 1%.

топланктона приходился на август—сентябрь, а в 1975 г. — на январь—февраль. Сравнительно ограниченные материалы по фитопланктону Южного Каспия пока не позволяют создать убедительную картину сезонных изменений интенсивности развития фитопланктона. Возможно, сезонность в южной части моря выражена менее четко, чем в более северных районах.

В 1934 г. значение диатомовых и пиропитовых водорослей в фитопланктоне Среднего Каспия было примерно равным. Доминирующей по биомассе (более 40%) в то время была *Exuviaella cordata*. Однако уже осенью этого года, в октябре, широко распространилась в Южном Каспии и продвинулась на юго-восток Среднего Каспия *Rhizosolenia calcar-avis* (Усачев, 1948).

Ее появление, бурная вспышка в развитии и необычайно быстрое распространение по акватории Каспийского моря привели, вероятно, к конкурентным отношениям с другими представителями фитопланктона. Наиболее четко это проявилось на экологически близком виде — *Rhizosolenia fragilissima*, который до появления вселенца относился к доминирующим, а в настоящее время встречается в небольшом количестве (Левшакова, 1972б). К 1962 г. количество эксувиеллы также уменьшилось вдвое против 1934 г., затем еще более резко снизилось к 1966 г. и держалось на низком уровне. Только в 1976 г. биомасса и численность эксувиеллы снова поднялась почти до показателей 1962 г. Остальные виды пиропитовых за это время развивались примерно одинаково. По

Таблица 13
Сезонные изменения численности и биомассы фитопланктона, отдельных групп и видов водорослей в Южном Каспии (поверхностный слой)

Область глубин, м	Сезон	Год	Численность							
			Группы и виды, %						Зеленые	Синезеленые
			Общая, млн. экз./м ³	Диатомовые		Пирофитовые		Зеленые		
	Все	Ризосоления	Все	Эксувиелла						
Западное побережье до 50 м	Зима	1975	44,1	25	1	70	70	-	4	
		1974	19,6	49	5	15	10	36	-	
	Лето	1974	30,9	14	3	86	79	-	-	
		1975	262,8	2	2	8	8	+	90	
		1974	0,2	50	50	50	50	-	-	
Центральная часть моря с глубинами более 50 м	Зима	1963	3,8	16	16	84	84	-	-	
		1975	65,4	6	1	94	93	-	-	
	Весна	1962	11,0	2	2	89	89	-	9	
		1974	17,8	13	10	71	66	16	-	
		1962	13,0	77	61	23	19	-	-	
	Лето	1974	61,4	9	7	91	88	-	-	
		1975	5,5	27	22	55	49	-	18	
		1962	43,8	6	6	94	92	-	-	
	Осень	1974	1,4	57	50	43	43	-	-	
		Зима	1963	13,0	10	5	90	86	-	-
1975	36,7		15	7	85	85	-	-		
Восточное побережье до 50 м	Весна	1962	10,9	2	2	98	98	-	-	
		1974	149,4	4	1	96	96	-	-	
	Лето	1962	24,1	17	16	81	76	1	1	
		1974	23,7	14	6	82	72	3	1	
		1975	53,8	7	+	18	17	1	74	
	Осень	1962	92,7	3	3	96	94	-	1	
		1974	1,5	100	53	+	-	-	-	

Примечание. зима: январь-февраль (1975), февраль (1963); весна: апрель (1962), апрель-май (1974); лето: август (1962), август-сентябрь (1974, 1975); осень: октябрь (1962), ноябрь (1974).

сравнению с 1934 г. резко уменьшилась биомасса прочих видов диатомовых, кроме ризосоления, колебание количества которой определяло биомассу всего отдела (табл. 14).

Сравнительно высокая биомасса и численность фитопланктона в 1962 г. по сравнению с последующим периодом, видимо, обусловлены влиянием вод Северного Каспия, где в период заполнения и формирования режима Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ отмечалась повышенная биологическая продуктивность.

Общая, мг/м ³	Биомасса					
	Группы и виды, %					
	Диатомовые		Пирофитовые		Зеленые	Синезеленые
Все	Ризосоления	Все	Эксувиелла			
155	56	47	40	40	-	4
114	77	39	16	4	7	-
145	52	50	48	34	-	-
929	48	48	5	4	+	41
14	100	100	-	-	-	-
78	92	92	8	8	-	-
207	38	36	62	59	-	-
379	46	46	54	54	-	-
237	85	70	14	10	+	+
59	85	66	15	8	-	-
458	71	71	29	25	+	+
82	85	85	2	6	+	2
450	81	79	19	18	-	-
20	95	50	5	5	-	-
126	78	75	22	17	-	-
338	81	78	19	18	-	-
30	30	30	70	70	-	-
483	40	32	60	59	-	+
606	91	77	9	6	+	-
200	73	68	27	17	+	+
133	35	30	17	13	+	48
665	72	72	28	26	-	+
47	100	98	+	+	-	-

Новое повышение интенсивности развития фитопланктона в Среднем Каспии отмечено в 1976 г., когда быстро понижался уровень моря.

Количество фитопланктона в водах Южного Каспия изменялось в рассматриваемые годы незначительно. Однако и здесь прослеживается уменьшение численности и биомассы водорослей от 1962 к 1975 г. (табл. 15). Так как эта тенденция прослеживается во всех районах Каспийского моря, можно полагать, что она отражает общее ухудшение условий вегетации планктонных водорослей в Каспийском море к 70-м годам.

Таблица 14

Многолетние изменения численности и биомассы
летнего фитопланктона Среднего Каспия (слой 0–25 м)

Год	Диатомовые			Пиропитовые			Зеле- ные	Сине- зеленые	Весь фи- топлан- ктон
	Все	Ризо- соле- ния	Про- чие виды	Все	Эксу- виел- ла	Про- чие виды			
Численность, млн. экз./м ³									
1962	5,3	4,2	1,1	71,6	71,0	0,6	0,9	1,9	79,8
1966	8,4	7,4	1,0	22,7	21,2	1,5	+	0,8	32,0
1971	4,5	2,1	2,4	30,4	28,9	1,5	5,7	4,8	45,4
1974	2,1	1,4	0,7	13,6	13,4	0,2	0,3	0,5	16,5
1975	7,8	2,4	5,4	11,8	10,4	1,4	+	0,2	19,8
1976	11,7	3,4	8,3	64,1	61,7	2,4	1,9	5,9	83,6
Биомасса, мг/м ³									
1934	391	—	391	353	338	15	25	2	771
1962	475	458	17	153	144	9	18	6	652
1966	779	762	17	62	42	20	—	8	849
1971	304	259	45	73	55	18	1	7	385
1974	134	128	6	29	27	2	+	1	164
1975	173	152	21	29	21	8	+	+	202
1976	284	257	27	146	132	14	+	15	445

Примечание. В табл. 14 и 15 знак + — встречаемость в количестве менее 0,1 млн. кл./м³ и менее 1 мг/м³.

Таблица 15

Годовые изменения количества фитопланктона в Южном Каспии
(слой 0–25 м)

Группы и виды	Численность, млн. экз./м ³			Биомасса, мг/м ³		
	1962 г.	1974 г.	1975 г.	1962 г.	1974 г.	1975 г.
Диатомовые	5,1	2,4	1,9	132	112	118
ризосоления	1,1	1,4	1,7	117	103	117
Пиропитовые	8,9	14,4	2,1	25	31	7
эксвиелла	8,0	13,8	1,9	16	28	4
Зеленые	+	0,3	+	+	+	+
Синезеленые	0,9	0,1	4,8	+	+	7
Эвгленовые	+	—	—	+	—	1
Всего	14,9	17,2	8,8	157	143	133

ХЛОРОФИЛЛ

В зимний период содержание хлорофилла "а" в Среднем Каспии невелико. В январе 1976 г. на отдельных участках Среднего Каспия его концентрация на поверхности в среднем составляла 1,4 мкг/л, максимальные величины — более 2 мкг/л — отмечались у восточного берега. В феврале этого же года во время более полного обследования Среднего Каспия количество хлорофилла в морской воде изменялось в широких пределах, повышаясь на востоке в местах прохождения более теплых вод из Южного Каспия (табл. 16).

Вследствие интенсивного перемешивания водных масс (Каспийское море, 1969) и отсутствия слоя скачка плотности распределение хлорофилла по вертикали зимой, как правило, однородное (рис. 9). Фитопланктон в это время представлен диатомовыми.

Таблица 16

Содержание хлорофилла "а" в Среднем и Южном Каспии
в разные сезоны 1976 г., мкг/л

Разрезы	Западное прибре- жье	Центральная часть			Восточное прибре- жье
	0–50 м	0–50 м	50–100 м	100–200 м	0–50 м
Февраль					
Дивичи–Кендерли	0,62	0,92	0,72	0,37	2,31
с. Киязи–Бекташ	1,12	0,71	0,56	—	2,40
Жилой–Куули	1,01	1,77	1,03	0,77	2,17
Среднее	0,92	1,13	0,77	0,57	2,29
Апрель					
Дербент–Песчаный	1,37	2,89	1,92	0,74	0,99
Дивичи–Кендерли	1,42	1,82	1,20	0,75	0,48
Киязи–Бекташ	0,77	2,51	2,03	1,89	1,10
Среднее	1,19	2,41	1,72	1,13	0,87
Август					
Дербент–Песчаный	0,88	0,90	0,22	0,10	1,15
Дивичи–Кендерли	1,31	0,80	0,30	0,22	1,26
Киязи–Бекташ	3,08	0,94	0,35	0,23	0,89
Жилой–Куули	2,75	0,45	0,14	—	0,93
Среднее	2,00	0,77	0,25	0,14	1,08
Куриный Камень – о-в Огуречинский	2,27	0,88	0,26	0,08	0,80
Ноябрь					
Дербент–Песчаный	6,71	3,40	2,85	1,04	2,96
Дивичи–Кендерли	1,76	3,07	1,58	0,31	3,38
Среднее	4,14	3,24	2,22	0,68	3,17

Примечание. На глубинах менее 50 м дано средневзвешенное содержание хлорофилла "а" для всей водной толщи.

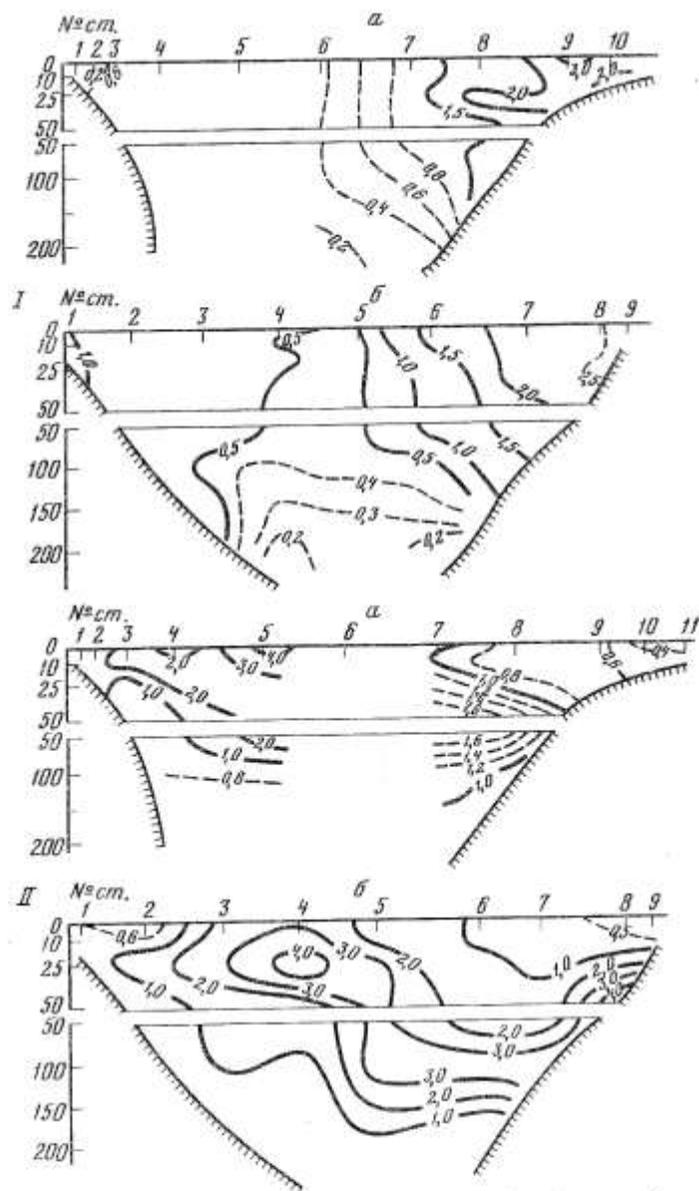


Рис. 9. Вертикальное распределение хлорофилла "а" (мг/л) в феврале (I), апреле (II), августе (III) и ноябре (IV) 1976 г. на разрезах Дивичи-Кендерли (а) и Кялязи-Бекташ (б)

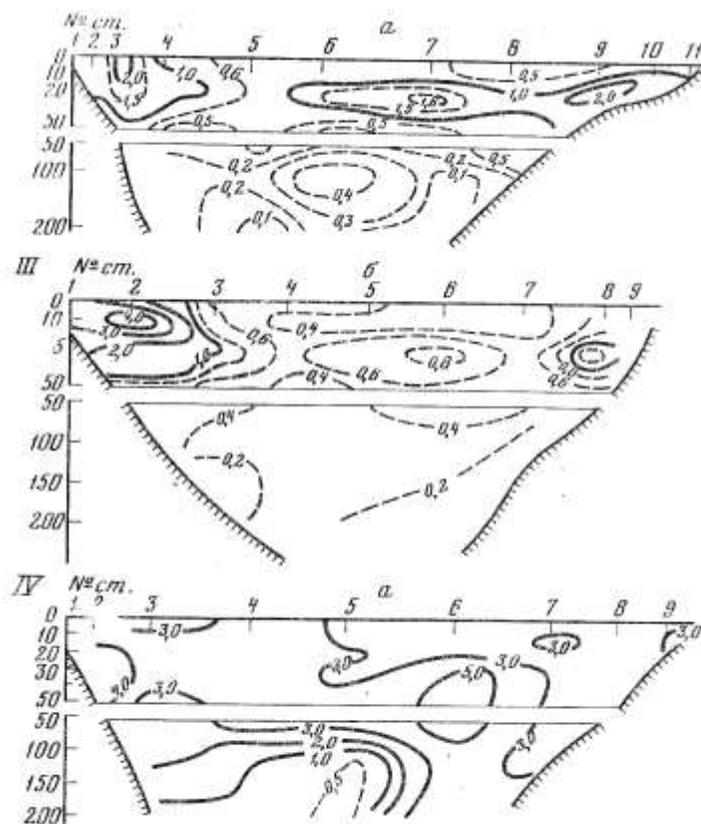


Рис. 9. (окончание)

В апреле содержание хлорофилла по всей обследованной акватории увеличивается. Максимальные величины наблюдались в поверхностных водах центральной части моря — 4–5 мкг/л и более. Здесь развивалась в массе ризоселения, для которой характерно "цветение" весной и осенью при температуре около 14°C. Высокие концентрации хлорофилла "а" до 3,0 мкг/л и более отмечены в северо-западной части района и вдоль западного побережья, где сказывается влияние вод Северного Каспия, освободившихся ото льдов.

У восточного побережья отмечаются минимальные концентрации хлорофилла в данный период — менее 1 мкг/л.

В апреле слой скачка плотности еще не сформировался и в распределении хлорофилла по вертикали четко выраженного максимума не наблюдается. Однако его количество в слое 0–10 м, как правило, было меньше, чем в лежащих ниже слоях, что, вероятно, связано с воздействием интенсивной солнечной радиации на фитопланктон (рис. 9, II). В целом для апреля характерно высокое содержание хлорофилла во всем слое — 0–200 м, даже на глубине 200 м его концентрация составляла 0,4–0,8 мкг/л (см. табл. 16).

Интенсивность фотосинтеза фитопланктона в этот период резко возрас-

Таблица 17
Содержание хлорофилла "а", "в" и "с"
в Среднем Каспии летом и осенью 1976 г. в слое 0–50, мкг/л

Разрез	Западное побережье до 50 м			Центральная часть с глубинами более 50 м			Восточное побережье до 50 м		
	"а"	"в"	"с"	"а"	"в"	"с"	"а"	"в"	"с"
	Август								
Киязи – Бекташ	–	–	–	–	–	–	0,92	0,48	1,40
Дивичи – Кендерли	1,45	0,31	1,59	–	–	–	1,91	0,61	1,87
	Ноябрь								
Дивичи – Кендерли	–	–	–	2,83	1,48	5,03	–	–	–
Дербент – Песчаный	5,12	0,85	3,77	2,98	1,01	3,26	2,45	1,05	2,61

тает и насыщенность вод кислородом по всей акватории в среднем 108% с максимумом 115–117% в центральной части моря.

Летом интенсивно развиваются мелкие пиропитовые и синезеленые водоросли, замещающие диатомовые и биомасса фитопланктона резко падает. Одновременно уменьшается содержание хлорофилла, особенно в центральной глубоководной части моря. Максимальные его концентрации отмечены в поверхностных слоях на западе у Киязинской косы – до 3,0 мкг/л и более, на остальной акватории было, как правило, около 1,0 мкг/л (см. табл. 16). В августе 1975 г. повышение концентрации хлорофилла отмечено также в Прикуринском районе и у мыса Песчаного на востоке.

В августе отмечается четко выраженный подповерхностный максимум содержания хлорофилла на глубине 10–25 м, где его количество в 2–5 раз выше, чем на поверхности (рис. 9, III). Это результат скопления фитопланктона над слоем скачка плотности, который в это время достигает максимального развития.

Хотя количество хлорофилла в августе значительно ниже, чем в апреле, интенсивность фотосинтеза фитопланктона высокая: насыщенность вод кислородом в среднем около 112%, максимально до 130%.

В ноябре, т. е. осенью, наблюдается новая вспышка развития *Rhizosolenia calcar-avis*, *Skeletonema costatum*, *Cyclotella caspia*, *Rhizosolenia fragilissima*.

Концентрации хлорофилла превосходят все другие сезоны (в среднем по акватории на поверхности около 3,30 мкг/л). Только на двух станциях разреза Дивичи–Кендерли у западного побережья его содержание было меньше 1,0 мкг/л. Максимальные величины в центральной части разреза, в мелководном заливе Кендерли доходят до 6,80 мкг/л, а на мелководной станции у Дербента – более 9,0 мкг/л.

К концу ноября происходит полное уничтожение слоя скачка плотности и распределение хлорофилла по вертикали становится равномерным. Несмотря на высокое содержание хлорофилла, интенсивность фотосинтеза фитопланктона в этот период падает и насыщенность вод кислородом в среднем около 104%.

На отдельных станциях, где концентрация хлорофилла была достаточно высокой и ацетоновые экстракты были окрашены в зеленый цвет, определялись отдельно хлорофилл "а", "в" и "с" спектрофотометрическим методом. Наибольшее количество данных приходится на ноябрь, когда отмечались самые высокие концентрации хлорофилла (табл. 17).

Как правило, наряду с хлорофиллом "а" в пробах присутствует довольно значительное количество хлорофилла "в" и "с". В ноябре концентрации хлорофилла "с", особенно на глубоководных станциях, превышали содержание хлорофилла "а". В августе хлорофилла "с" было, как правило, меньше, чем хлорофилла "а" (или незначительно больше). Соотношение хлорофиллов "а" и "с" менялось с глубиной.

Таким образом, в центральных районах Среднего Каспия максимальное количество хлорофилла "а" наблюдалось весной (в апреле) и осенью (в ноябре) в период массового "цветения" ризосолении, однако максимальная интенсивность фотосинтеза была в августе при массовом развитии пиропитовых водорослей.

У западного берега содержание хлорофилла остается достаточно высоким почти весь год за исключением зимнего периода, когда Северный Каспий покрыт льдом, что хорошо согласуется с данными М.А. Салманова (1968) по первичной продукции. У восточного берега наибольшие величины по хлорофиллу отмечались в ноябре, однако здесь довольно интенсивный фотосинтез идет в феврале, насыщенность вод кислородом более 100% во всем слое от поверхности до дна.

В зависимости от сезона изменяется вертикальное распределение хлорофилла. Зимой и осенью в период интенсивного перемешивания вод хлорофилл распределяется в водной толще, как правило, равномерно; летом максимальные концентрации отмечены в слое скачка плотности или над ним.

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ПЛАНКТОНА

Впервые величина первичной продукции планктона для всего Каспийского моря была оценена по суточным колебаниям кислорода в море в размере 100 млн. т сухого вещества (Бруевич, 1936, 1937). Позднее, по более полным данным о биомассе фитопланктона, величина годовой продукции была уточнена В.Г. Дацко (1959) и оценена в 200 млн. т сухого вещества. В северной части моря ежегодные определения первичной продукции тем же методом проводились с 1935 г. (Винецкая, 1957, 1962, 1965, 1966б, 1968). Проанализировав многолетние данные, относящиеся к периоду до и после зарегулирования стока Волги, Н.И. Винецкая пришла к выводу, что продукция фитопланктона мелководных районов Северного Каспия, куда поступают богатые фосфатами волжские воды, не зависит от величины стока фосфатов и угнетается в годы больших половодий. В более глубоких открытых частях Северного Каспия первичная продукция

Таблица 18

Сезонные изменения суточной первичной продукции планктона в Северной Каспии, г С/м²

Районы	Зима	Весна	Лето	Осень	Среднее, год
Западная часть Северного Каспия					
Волго-Каспийский канал	—	0,31–1,63	2,50–4,73	3,0–3,60	2,63
		0,97	3,61	3,30	
Юго-Западный	0,06–0,40	0,43–3,00	1,40–6,60	0,75–2,40	1,33
	0,15	1,48	2,89	0,79	
Центральный					
	0,008–0,20	0,24–1,14	0,33–3,02	0,13–2,07	0,57
	0,10	0,56	0,99	0,63	
У восточных рукавов дельты	0,08	—	2,20	2,13	1,47
Восточная часть Северного Каспия					
Севернее о-ва Кулалы	0,03–0,09	0,06–0,11	0,36–0,96	0,09–0,10	0,21
	0,06	0,08	0,60	0,10	
Центральный	0,0–0,10	0,03–0,63	0,15–0,91	0,16–0,80	0,31
	0,40	0,20	0,48	0,52	
Приуральский	—	1,00	1,80	2,00	1,60
Северный Каспий					
г С/м ² за сезон	6,3	53,3	138,0	81,0	278,6
млн.т С за сезон	0,11	4,43	11,45	6,72	22,71

Примечание. Числитель — колебания величин продуктивности; знаменатель — среднее значение.

находится в прямой зависимости от привноса фосфатов в половодье с водами Волги и понижается в маловодные периоды.

В Среднем Каспии в августе 1971 г. были проведены исследования радиоуглеродным методом (Кузьмичева, Бондаренко, 1975). В работах М.А. Салманова (1968, 1972, 1981) рассматриваются материалы определений первичной продукции радиоуглеродным методом в прибрежной зоне Среднего и Южного Каспия с 1960 по 1978 г. и в Северном Каспии в 1971 г.

Зимой первичная продукция планктона в Северном Каспии не превышает 0,11 г С/м² и только в пограничных со Средним Каспием районах ее величины повышаются до 0,3–0,5 г С/м².

Весной во второй декаде апреля при температуре воды 3–9°С величина

Таблица 19

Сезонные изменения суточной первичной продукции планктона в Среднем и Южном Каспии в 60-е годы, С_{орг} г/м²

Сезон	Западное побережье, до 100 м	Центральная часть, более 100 м	Восточное побережье, до 100 м
Средний Каспий			
Зима	0,32	0,18	0,11
Весна	2,40	1,00	0,18
Лето	3,00	1,70	0,36
Осень	2,10	1,30	0,80
Год	716	377	132
Южный Каспий			
Зима	0,73	0,58	0,62
Весна	1,37	0,77	0,47
Лето	1,66	0,63	0,30
Осень	2,39	0,75	0,74
Год	561	249	194

продукции планктона колеблется по районам от 0,03 до 3,00 г С/м² (табл. 18). Увеличение продукции отмечается с востока на запад.

Летом суточная продукция изменяется от 0,15 до 6,6 г С/м². Ее распределение тесно связано с речным стоком. Максимальная величина отмечается в юго-западной части Северного Каспия и у Волго-Каспийского канала. Минимальные величины отмечены восточнее Уральской бороздины.

На лето приходится более 50, осень — около 30, а на весну — лишь 19% от общей годовой продукции.

В западной половине Северного Каспия за год образуется 17 370 тыс. т продукции в углероде, или 76,5% всей продукции исследуемого района (22 700). Таким образом, западная половина Северного Каспия более чем в три раза продуктивнее восточной.

Первичная продукция планктона в Среднем и Южном Каспии выражается близкими величинами в расчете на 1 м² (369 и 271 С_{орг} г соответственно) и соизмерима с продукцией Северного Каспия (279 г С/м² · год). Но продуцируется органическое вещество в трофогенном слое разной толщины: в Северном Каспии — 5, Среднем — 45, в Южном — 50 м. При отсутствии термоклина живые водоросли распределяются в глубоководных районах моря до 300 м с максимумом численности в эвфотической зоне. При наличии температурного скачка всегда наблюдается скопление водорослей в зоне термоклина.

Для фотосинтеза характерен подповерхностный максимум на глубине 4–8 м. Слабый фотосинтез отмечается до глубины 57–70 м. В прибрежной области западной половины Среднего Каспия зимой первичная продукция колеблется в пределах 0,17–0,55 г С/м². Весной, летом и осенью ее величины возрастают почти на порядок (табл. 19). В течение всего года на северном участке (Махачкала–Самур) продукция была в 3 раза больше, чем в южном (Сумгаит–Артем), несмотря на более низкую температуру воды.

Область высокой продуктивности занимает большую площадь и уменьшается к югу на широте г. Дербента, что свидетельствует о благоприятном влиянии на планктон богатых биогенными элементами вод Северного Каспия.

Зона влияния стока р. Самур не так велика и ограничивается изобатой 25 м. В районе Сумгаит–Артем очаговая вспышка планктона отмечается в более глубоководной зоне, причем она весьма неустойчива и занимает узкую полоску акватории.

Прибрежная область западной половины Южного Каспия до устья р. Куры отличается как и Сумгаит–Артемские участки Среднего Каспия низкой продукцией планктона. Ее увеличение происходит в прибрежной области южнее Куринской косы. В отличие от данных по Среднему Каспию максимальная продукция здесь отмечается в южной части района во все сезоны года. Максимум продукции приходится на осень, когда среднесуточные величины достигают $2,39 \text{ г С/м}^2$. Сумма продукции за год у западного побережья составляет 561 г С/м^2 , т. е. значительно меньше, чем в Среднем Каспии (см. табл. 19). Восточная часть Среднего Каспия отличается низкой продукцией. Средняя ее величина зимой не превышает $0,11 \text{ г С/м}^2 \cdot \text{сут}^{-1}$. Весной заметное повышение отмечается в зоне, соседствующей с Северным Каспием – $0,36 \text{ г С/м}^2 \cdot \text{сут}^{-1}$. Летом продукция планктона также невелика – не более $0,36 \text{ г С/м}^2$ в сутки, но в районе мыса Урдюк достигает 1,3 г. Максимальные величины наблюдаются осенью (см. табл. 19).

Восточное побережье Южного Каспия характеризуется осенне-зимним максимумом продукции фитопланктона. Южная половина этого региона отличается высокой продукцией планктона в течение всего года вследствие влияния речных вод иранского побережья и сравнительно теплых климатических условий.

Центральная часть Среднего и Южного Каспия по интенсивности продуцирования органического вещества занимает промежуточное положение. Отмечается уменьшение продукции планктона с запада на восток (см. табл. 19).

Межгодовые изменения первичной продукции планктона прослеживаются на летних материалах в западном побережье Южного Каспия и в районе островов Бакинского архипелага, где проводятся регулярные наблюдения с 1960 г. (табл. 20, 21). В прибрежной зоне в районе мыса Шихова, пос. Аляты, мыса Бяндован на станциях глубиной до 25 м первичная продукция уменьшилась в несколько раз, но в то же время увеличилась в области глубин 50 и 100 м. В приустьевом районе р. Куры продукция планктона на глубине 25 м возросла за последнее 10-летие в 2 раза, а на 50–100 м – почти в 3 раза.

Прозрачность воды уменьшилась здесь в среднем на 1,5 м, а число бактерий сапрофитов увеличилось в 4 раза. Ситуация столь быстрого эвтрофирования вблизи глубоководной впадины Каспийского моря может привести к образованию сероводорода. В 70-е годы у островов Бакинского архипелага также произошло уменьшение продукции планктона главным образом из-за загрязнения воды (табл. 21). В среднем за период исследования продукция снизилась от 1,3 до $0,33 \text{ г С/м}^2 \cdot \text{сут}$.

Соотношение первичной продукции и деструкции планктона меняется по районам и на протяжении года (табл. 22). Зимой деструкция превос-

Таблица 20
Годовые изменения суточной первичной продукции планктона в западном побережье Южного Каспия, в июне, $\text{С}_{\text{орг}} \text{ г/м}^2$

Район	Глубина, м	1960	1961	1962	1964	Средняя	1968	1969	1978	Средняя	
мыс. Шихова	10	0,04	0,06	0,09	0,05	0,06	0,10	0,06	0,05	0,07	
	25	1,80	1,71	1,60	1,40	1,60	0,60	0,35	0,20	0,38	
	50	1,10	1,36	1,70	1,90	1,52	2,40	2,10	3,10	2,53	
коса	100	0,90	1,35	2,00	2,10	1,59	3,40	2,36	2,36	2,70	
	пос. Аляты	10	0,18	0,16	0,50	0,30	0,28	0,45	0,13	0,10	0,23
		25	1,69	4,20	1,30	1,30	2,12	0,60	0,30	0,30	0,40
50		0,71	0,62	1,60	1,30	1,06	1,60	1,90	2,60	2,03	
100	2,20	0,27	1,80	2,40	1,67	2,70	3,10	2,90	2,90		
	мыс. Бяндован	10	0,80	0,70	0,40	0,60	0,62	0,20	0,23	0,20	0,21
		25	1,40	1,23	1,30	1,90	1,45	1,00	0,90	0,30	0,73
50		2,20	1,42	1,60	1,80	1,76	1,35	1,80	1,36	1,50	
100	1,20	1,45	1,40	0,96	1,25	0,97	0,90	1,40	1,09		
	устье Куры	10	0,10	0,09	0,10	0,10	0,10	0,06	0,05	0,03	0,05
		25	1,23	1,30	1,80	2,30	1,66	2,60	2,90	4,00	3,17
50		1,50	1,75	2,00	3,10	2,09	3,90	5,10	8,90	5,97	
100	1,30	1,40	2,30	2,40	1,85	3,70	4,90	6,30	4,97		
	г. Ленкорань	10	1,20	1,32	1,16	1,30	1,24	1,40	1,50	1,30	1,40
		25	1,70	1,54	1,86	2,60	1,92	3,60	3,60	2,90	3,37
50		2,00	1,44	1,74	1,90	1,77	3,10	2,40	3,10	2,87	
100	1,70	1,68	2,10	2,40	1,97	2,10	1,90	2,10	2,03		
	пос. Астара	10	1,10	1,18	0,90	0,75	0,98	0,90	0,86	1,10	0,95
		25	1,30	1,38	1,40	1,90	1,50	1,40	1,20	1,30	1,30
50		1,30	1,49	1,86	2,80	1,86	2,20	2,10	2,30	2,20	
100	2,10	2,22	2,10	3,30	2,43	3,10	2,90	2,60	2,87		

Таблица 21
Годовые изменения суточной первичной продукции планктона в районе островов Бакинского архипелага летом, г С/м^2

Остров	1960 г.	1962 г.	1964 г.	1966 г.	1968 г.	1970 г.	1972 г.	1974 г.	1976 г.	1978 г.
Була	1,3	1,2	2,1	1,9	1,2	0,9	0,7	0,6	0,6	0,4
Лось	1,4	1,2	1,0	1,3	1,3	0,9	0,7	0,7	0,5	0,3
Глиняная	1,7	1,7	2,1	1,0	1,0	0,9	1,1	1,3	0,9	0,6
Свиной	1,4	1,7	1,5	1,1	0,9	0,6	0,7	0,4	0,4	0,3
Луванья	0,7	0,6	0,7	1,0	0,6	0,3	0,3	0,4	0,2	0,2
Обливая	1,3	1,4	1,1	0,9	1,0	0,4	0,3	0,2	0,3	0,2
Средняя	1,3	1,3	1,4	1,2	1,0	0,7	0,6	0,6	0,5	0,3

ходит продукцию во всех районах, кроме центральных глубоководных областей и западного побережья Южного Каспия. Весной почти во всех участках наблюдается положительный баланс продукционно-деструкционных процессов, который сохраняется летом только в западной части Среднего Каспия и в северной части моря. Осенью почти во всех районах деструкция превосходит продукцию. В среднем за год положительный баланс

Таблица 22

Соотношение продукции (П) и деструкции (Д) органического вещества в пелагиали Каспийского моря, $C_{орг}$ млн.т

Сезон	Показатель	Северный Каспий	Средний Каспий	Южный Каспий	Весь Каспий
Зима	Продукция	0,1	2,3	8,3	10,7
	Деструкция	0,4	2,8	7,1	10,3
	П/Д	0,25	0,82	1,17	1,04
Весна	Продукция	4,4	13,0	10,4	27,8
	Деструкция	3,0	9,6	10,9	23,5
	П/Д	1,47	1,35	0,95	1,18
Лето	Продукция	11,5	19,3	9,1	39,9
	Деструкция	10,7	17,7	12,9	41,3
	П/Д	1,07	1,09	0,70	0,97
Осень	Продукция	6,7	16,3	13,2	36,2
	Деструкция	9,4	16,4	14,9	40,7
	П/Д	0,71	0,99	0,90	0,89
Год	Продукция	22,7	50,9	41,0	114,6
	Деструкция	23,5	46,5	45,8	115,8
	П/Д	0,97	1,08	0,89	0,99
	Площадь, тыс.км ²	83	138	150	371

Таблица 23

Баланс органического вещества в Каспийском море

Показатель	Приход		Показатель	Расход	
	млн.т/год	%		млн.т/год	%
Аллохтонное органическое вещество	6,7	4,4	Деструкция в воде	115,8	88,6
Первичная продукция	114,6	93,5	Деструкция в илах	9,9	7,5
Поступление с дождем, ветром и т.п.	0,5	0,3	Захоронение в иловых отложениях	5,1	3,9
Бактериальная ассимиляция	2,4	1,8			
CO ₂					
Сумма	124,2	100	Сумма	130,8	100
Неувязка баланса	6,6				

наблюдается в Среднем Каспии, а отрицательный – в Южном Каспии. В остальных районах и в целом для всего моря соотношение П/Д было близко к 1.

Ориентировочный баланс органического вещества для современных экологических условий оценивается величинами, приведенными в табл. 23.

Как и в период естественного режима моря, роль аллохтонного органического вещества в балансе невелика, и основным источником органического вещества в Каспийском море является фитопланктон. При содержании углерода в органическом веществе, равном 50%, величина первичной продукции для современных условий составит около 230 млн.т органического вещества, что довольно близко к оценке продукции планктона Каспия, полученной В.Г. Дацко (1959) для 30-х годов.

Количество органического вещества, подвергающегося минерализации, оценивается для современных условий 232 млн.т против 199 млн.т, рассчитанных В.Г. Дацко по разности между суммарным приходом и расходом на изъятие с вылавливаемой рыбой и отложением в грунт.

Принимая во внимание разные методы определения продукции планктона в 30-х и 1960–1978 гг., названные выше величины следует признать близкими. Для оценки годовых и многолетних колебаний величин первичной продукции необходимы регулярные стационарные наблюдения в различных по условиям среды локальных участках моря.

Глава III

МИКРОФЛОРА

Микробиологические исследования, проведенные на Каспийском море в 30-х годах, касались главным образом микрофлоры илов (Малиянец, 1933; Буткевич, 1938).

В 50-х годах были получены первые сведения о численности и биомассе микроорганизмов в воде и грунте различных частей Каспийского моря (Крисс, 1956, 1959; Крисс и др., 1954; Осницкая, 1956, Осницкая, Ламбина, 1959; Жукова, 1955).

Судя по проведенным исследованиям, наибольшим развитием бактериальной флоры в воде и грунте характеризуются районы стька речных и морских вод в Северном Каспии, где численность бактерий достигала 1–2 млн. клеток в 1 мл. воды (Буткевич, 1939; Жукова, 1955; Осницкая, 1956).

По мере удаления от дельты Волги содержание микроорганизмов уменьшалось и за пределами приволжского района и побережья плотность микробного населения в Северном Каспии колебалась в пределах 100–400 тыс. клеток в 1 мл, приближаясь к величинам, характерным для Среднего и Южного Каспия (Крисс, 1959). В этих частях моря летом 1952 г. концентрация микроорганизмов в воде закономерно повышалась по мере продвижения с севера на юг и уменьшалась с увеличением глубины.

В прибрежной части моря, в отдельных заливах и бухтах в 60-е годы были выполнены микробиологические работы (Салманов, 1963, 1968; Сулейманов, 1967; Тимук, 1974; Эфендиева, 1979).

Данные о видовом составе микрофлоры открытой части моря, а также о микроорганизмах круговорота железа и марганца до настоящего времени отсутствовали.

В изменившихся экологических условиях Каспийского моря было

необходимо получить новые данные о сезонном распределении, общей численности и биомассе микроорганизмов в водной толще моря, о количестве и видовом составе микроорганизмов различных физиологических групп и их значении в водоеме.

В связи с возрастающим загрязнением самоочищение морских вод приобретает особую актуальность. Значительную роль в этом процессе играют микроорганизмы, которые являются утилизаторами различного рода органических, в том числе и нефтяных веществ. Значение микроорганизмов не исчерпывается только их утилизирующей способностью. В настоящее время накоплена значительная литература по использованию микроорганизмов, особенно дрожжей, в питании различных беспозвоночных (Родина, 1949, 1954; Монаков, Сорокин, 1971; Яблонская, 1952; Жукова, 1954; Новожилова, 1958; Якобашвили, 1966; Тютенькова, 1971).

Численность бактерий в водоеме определяется наличием доступного органического вещества, источником которого является фитопланктон, а также его поступлением с речным стоком.

Повышенные концентрации бактериопланктона весной, летом и осенью характерны для прибрежных вод Среднего и Южного Каспия и поверхностных горизонтов центральной области. С увеличением глубины и, следовательно, по мере уменьшения количества легкоусвояемого органического вещества планктона и продуктов его жизнедеятельности и распада, численность бактерий, как правило, уменьшается (табл. 24).

В зоне активного фотосинтеза (до 50 м) открытой (удаленной от берегов) области моря, как правило, концентрация бактериопланктона несколько ниже, чем в прибрежных водах.

Весной наиболее высокая численность бактерий отмечена в восточной части Среднего Каспия вблизи порта Бекташ и у о-ва Жилого на западе. Повышенной концентрацией микроорганизмов характеризовались воды Южного Каспия в районе устья р. Куры и у г. Ленкорани, а на востоке у о-ва Огурчинского. Эти районы либо подвержены влиянию промышленных и бытовых стоков, либо расположены вблизи устья рек.

Летом численность бактериопланктона повсеместно увеличивалась по сравнению с весной в несколько раз. Повышенные концентрации отмечены у г. Дербента, о-ва Жилого и в прибрежных водах Южного Каспия (в пределах Куули-маяк-Белый Бугор) (рис. 10).

Осенью общая картина распределения микробного населения близка к распределению численности микроорганизмов летом, хотя среднее количество бактерий в поверхностных пробах воды осенью в 2 раза больше, чем весной, но меньше, чем летом. Несмотря на понижение температуры воды и воздуха, в Южном Каспии сохраняются высокие показатели общей численности микроорганизмов. Здесь общее количество микроорганизмов вдвое выше, чем в Среднем Каспии, что совпадает с результатами, полученными А.Е. Криссом (1959). Общая численность микроорганизмов значительно выше в местах прибрежий, где имеются бытовые или промышленные стоки.

Биомасса. Средняя величина биомассы микроорганизмов весной 1976 г. была близка к данным, полученным летом 1954 г. (Крисс, 1959), тогда как летом 1976 г. она превышала таковую для 1954 г. в 3,2 раза.

Наибольшая биомасса микроорганизмов в Среднем и Южном Каспии

Таблица 24

Численность бактериопланктона в водной толще Среднего и Южного Каспия в 1976 г., тыс./мл

Разрез	Западное побережье до 50 м	Центральная часть моря с глубинами более 50 м					Восточное побережье до 50 м
	Горизонт, м						
	0-50	0-50	50-100	100-200	>200	0-50	
Весна							
Дербент-Песчаный	75,2	58,1	40,4	37,5	40,7	63,8	
Дивочи-Кендери	67,0	63,3	67,5	63,3	55,3	59,7	
Кияли	-	96,8	62,0	64,0	50,3	287,5	
Бекташ	-	-	-	-	-	-	
Жилой-Куули	168,2	88,8	59,3	43,7	-	35,7	
Куринский-Огурчинский	-	124,5	81,3	53,2	35,8	99,2	
Ленкорань-В. Бугор	-	92,4	81,3	55,9	44,8	78,0	
Лето							
Дербент-Песчаный	576,7	330,2	238,8	176,3	195,5	304,5	
Дивочи	405,9	315,6	205,8	139,8	163,5	258,9	
Кендери	-	-	-	-	-	-	
Кияли	-	178,5	177,1	179,8	-	247,7	
Бекташ	-	-	-	-	-	-	
Жилой-Куули	770,4	541,8	595,8	-	-	671,4	
К. Ипатая-Челекен	367,8	320,3	219,5	85,0	-	386,7	
Куринский-Огурчинский	-	303,1	204,4	360,0	-	415,6	
Ленкорань-В. Бугор	-	352,7	219,7	100,8	65,7	396,3	
Осень							
Дербент-Песчаный	166,4	112,2	143,0	82,0	79,5	125,1	
Дивочи	214,5	130,5	145,0	117,5	87,2	134,0	
Кендери	-	-	-	-	-	-	
Кияли-Бекташ	-	794,4	1165,3	-	-	240,0	
К. Ипатая-Челекен	411,5	262,4	226,0	215,2	187,6	236,5	
Ленкорань-В. Бугор	-	266,8	245,0	226,2	201,2	298,5	

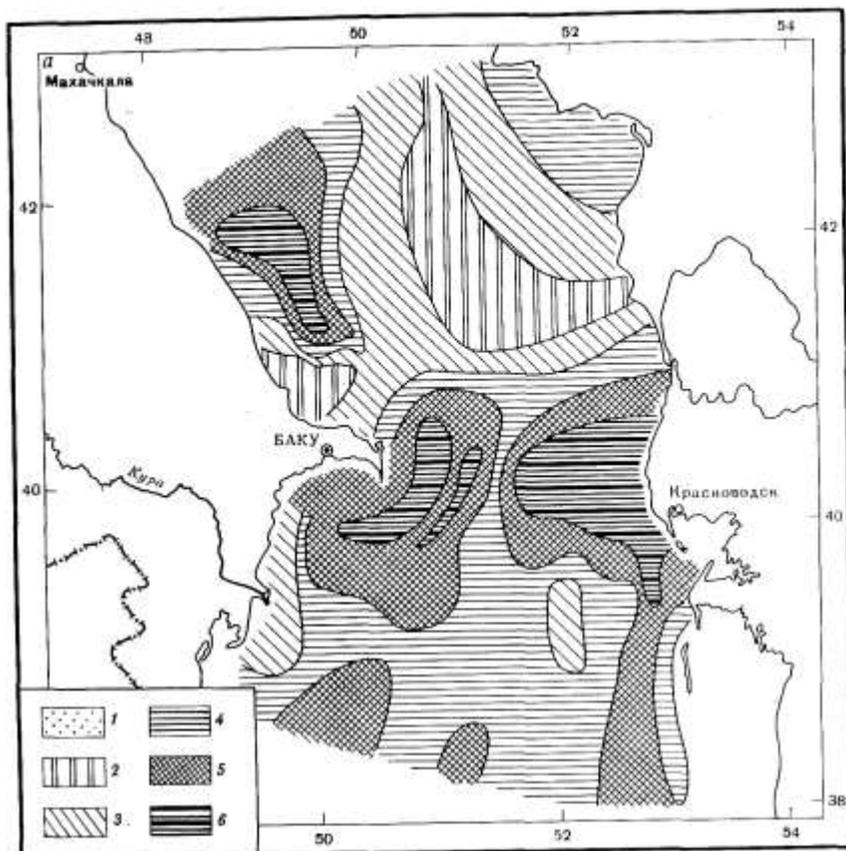


Рис. 10. Распределение общей численности микроорганизмов тыс. кл./мл) в поверхностном слое воды Среднего и Южного Каспия в 1976 г.
 а — лето, б — осень; 1 — менее 100; 2 — 100–200; 3 — 200–300; 4 — 300–400; 5 — 400–500; 6 — более 500

характерна для летнего сезона, весной она снизилась почти в три раза, а осенью — в 1,2 раза (табл. 25).

Средняя плотность и биомасса микроорганизмов на различных глубинах неодинакова (табл. 26). Наибольшая концентрация микробной биомассы наблюдается в Южном Каспии в слое активного фотосинтеза (0–50 м), в Среднем Каспии она несколько меньше. В лежащих ниже слоях воды (50–100, 100–200 м и т.д.) концентрация микробных клеток уменьшается, и в придонных слоях воды общая численность и биомасса микроорганизмов меньше, чем на поверхности в Среднем Каспии в 2 раза, а в Южном — в 1,5. Такое вертикальное распределение численности и биомассы микроорганизмов в Каспийском море определяется наличием органического вещества, доступного для микроорганизмов. Общая биомасса микроорганизмов летом 1976 г. составила 3,89 млн.т (в том числе 1,04 млн.т в Среднем Каспии и 2,85 — в Южном). По сравнению с данными, полученными более 30–40 лет назад (Буткевич, 1938;

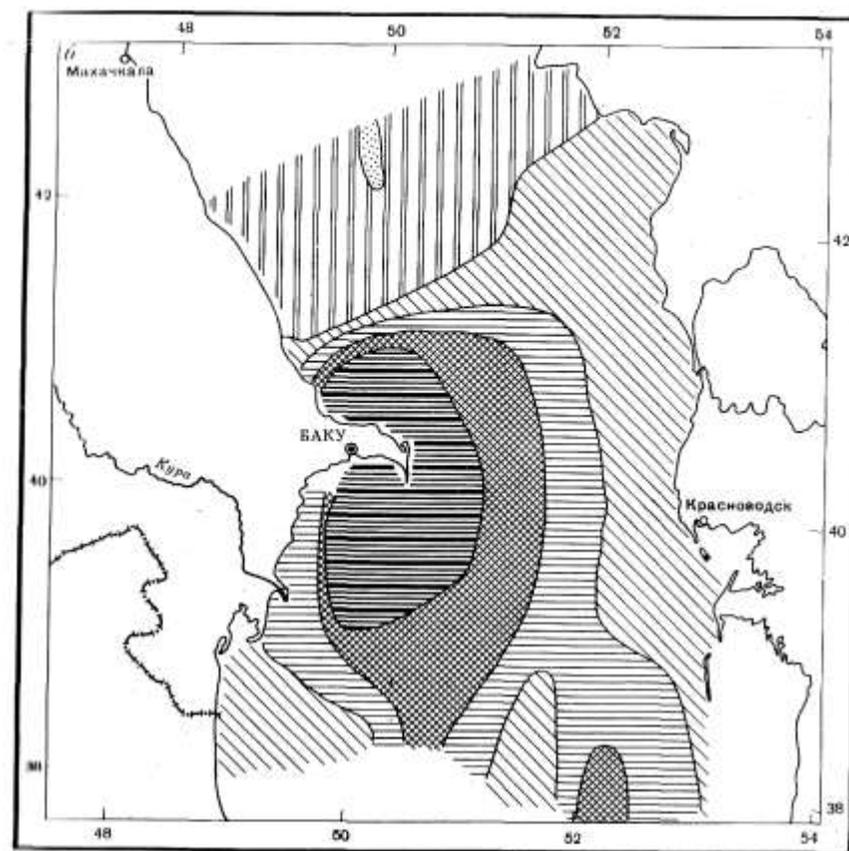


Рис. 10. (окончание)

Ворошилова, Дианова, 1938; Крисс и др., 1954), летом 1976 г. отмечалось увеличение как общей численности, так и биомассы микроорганизмов в Среднем и Южном Каспии, причем на юге эти величины удвоились, что связано с усилением хозяйственной деятельности человека на побережье и акватории моря.

Гетеротрофные бактерии наиболее широко распространены в морях и их деятельность определяет скорость разложения органических веществ, обуславливая этим регенерацию биогенных элементов в водоеме. На распространение гетеротрофных бактерий в водоеме влияют развитие фитопланктона, зоопланктона, наличие и состав органического вещества, характер речного и берегового стоков, глубина, течения, pH и температура.

Северная часть Каспийского моря характеризуется неустойчивыми течениями и сильным развитием сгонно-нагонных явлений. Циркуляция воды здесь происходит до дна, наблюдаются слабое изменение температуры по вертикали и низкая прозрачность. Вследствие этого гетеротрофные бактерии распределены в водной толще этой части моря почти равномерно, хотя в отдельных случаях отмечается их повышенная плот-

Таблица 25
Сезонные изменения средней величины биомассы микроорганизмов в поверхностном слое воды Среднего и Южного Каспия, мг/м³

Разрез	Весна	Лето	Осень
Дербент-мыс. Песчаный	14,4	70,8	28,0
Дивичи-Кендерли	12,1	58,4	31,5
Кияли-Бекташ	26,6	35,7	73,4
о-в Жилой-мыс Куули	18,3	116,4	-
Бяндован-Челекен	-	64,6	77,9
Куринский Камень-о-в Огурчинский	27,2	50,2	-
Ленкорань-Белый Бугор	19,4	80,0	65,8
Средний и Южный Каспий	19,6	68,0	55,3

Таблица 26
Средняя численность (тыс./мл) и биомасса (мг/м³) микроорганизмов в Каспийском море на различных глубинах летом 1976 г.

Горизонт, м	Средний Каспий			Южный Каспий		
	Число станций	Численность	Биомасса	Число станций	Численность	Биомасса
0-50	17	288	57,6	35	321	64,2
50-100	12	206	41,2	15	265	53,1
100-200	6	167	33,4	13	224	44,9
200-400	8	183	36,6	2	276	55,2
400-600	2	172	34,4	2	424	84,8
600-800	2	131	26,3	3	203	40,6

ность в придонных слоях воды, например, в западной части на глубинах около 5 м в 1,5 раза больше, чем на поверхности. Такое явление наблюдалось в юго-западной части Северного Каспия, где отмечались богатство и видовое разнообразие фитопланктона (Левшакова, 1972а), а также более высокие концентрации биогенных элементов и высшей водной растительности, приносимых Волгой и течениями и захороненными в донных отложениях этой части моря (Яблонская, 1969).

Как и во многих морских водоемах, на распределение гетеротрофной микрофлоры в Каспии заметное влияние оказывает речной сток. Так, например, в предустьевых пространствах Волги, Урала, Терека количество гетеротрофных бактерий достигало максимальных величин – сотен клеток в 1 мл или вдвое выше по сравнению с центральной частью Северного Каспия. Для этих районов моря, а также для станций, находящихся близ островов Малая Жемчужная, Тюленьего и у п-ова Мангышлак, характерны и наибольшие показатели биомассы фитопланктона и зоопланктона (Левшакова, 1972а,б; Курашова, 1971).

В Среднем Каспии в отличие от Северного Каспия повышается соленость, увеличиваются глубины, наблюдается разность в температуре вод поверх-

Таблица 27
Количество гетеротрофных бактерий в воде Среднего и Южного Каспия в 1976 г. (клеток в 1 мл)

Разрез	Западное прибрежье до 50 м		Центральная часть моря с глубинами более 50 м				Восточное прибрежье до 50 м	
	Горизонт, м							
	0-50	0-50	50-100	100-200	200-400	>400	0-50	
Весна								
Дербент-Песчаный	10	355	0	0	0	-	110	
Дивичи-Кендерли	6	15	22	0	0	0	45	
Кияли-Бекташ	-	1138	1262	5000	4577	-	90	
Жилой-Куули	20	67	35	40	-	-	281	
Куринский-Огурчинский	-	20	12	242	357	77	55	
Ленкорань-Б. Бугор	-	6510	1380	457	570	623	16058	
Лето								
Дербент-Песчаный	460	857	337	227	92	90	112	
Дивичи-Кендерли	-	-	-	-	-	-	85	
Кияли-Бекташ	-	2443	4759	10620	-	-	333	
Жилой-Куули	1062	135	1938	-	-	-	3991	
К. Ипнатия-Челекен	51	1490	580	0	0	130	97	
Куринский-Огурчинский	-	98	168	112	2	10	107	
Ленкорань-Б. Бугор	-	235	513	20	15	0	78	
Осень								
Дербент-Песчаный	237	527	280	670	842	45	400	
Дивичи-Кендерли	375	2575	2555	255	1450	25	999	
Кияли-Бекташ	-	159	70	-	-	-	58	
К. Ипнатия-Челекен	2298	1896	1797	2540	1705	1720	1097	
Ленкорань-Б. Бугор	-	515	228	813	463	1290	197	

ностных и придонных слоев, меняется кислородный режим. Для средней и южной частей Каспия, где привнос биогенных веществ с водами рек составляет лишь доли процентов от содержания их в море, большое значение имеет внутренний баланс биогенных элементов, их трансформация и зона аккумуляции в зоны потребления (Яблонская, 1969).

Трофический и солевой режим этих частей моря более устойчив. Весной в северной половине Среднего Каспия численность гетеротрофных бактерий невысокая и понижается с глубиной (табл. 27). С продвижением на юг увеличивается количество гетеротрофных бактерий до тысяч и десятков тысяч клеток в 1 мл. Высокой концентрацией гетеротрофных бактерий

характеризовались прибрежные и поверхностные воды на юге Южного Каспия. Летом по сравнению с весенним периодом происходит увеличение численности гетеротрофных бактерий почти во всем районе Среднего Каспия от поверхности до глубины 200 м и особенно у мыса Куули на восточном побережье вследствие сильно выраженного апвеллинга вод. Воды Южного Каспия характеризовались относительно невысокой концентрацией гетеротрофных бактерий.

На юге средней части моря в слое термоклина на глубине 20–30 м содержание гетеротрофных бактерий составляло сотни, тысячи и десятки тысяч клеток в 1 мл воды.

Осенью отмечено самое высокое содержание гетеротрофных бактерий в северной части Среднего Каспия, что связано с отмиранием планктона и усилением вертикальной циркуляции вод.

В водах Южного Каспия осенью, как и весной отмечалось повышенное количество гетеротрофных бактерий. При этом для осени характерны их высокие концентрации не только в поверхностных, но и в глубинных слоях. В море в этот период развивается конвективное перемешивание, обеспечивающее выравнивание температуры во всем слое, охваченном конвекцией. Поэтому и распределение гетеротрофных бактерий становится более равномерным от поверхностных до глубинных горизонтов.

Из воды Каспийского моря весной, летом и осенью 1976 г. выделено более двухсот культур гетеротрофных бактерий. Из числа культур, доведенных до видов, кокковые формы составляли 96, неспороносные палочки — 69, спороносные палочки — 67 штаммов.

Исследованные культуры отнесены к 60 видам и 22 разновидностям родов *Bacterium*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Micrococcus*, *Sarcina*, *Chromobacterium*. Среди них 25 видов 7 разновидностей кокковых форм, 21 вид 4 разновидности спороносных палочек, 14 видов 13 разновидностей неспоровых форм. Хотя споровые палочки представлены меньшим количеством штаммов по сравнению с кокками и неспоровыми палочками, их видовое разнообразие значительно выше.

Среди кокков наиболее распространенными являются *Micrococcus cinnabareus*, *M. aurantiacus*, *M. radiatus*, причем в летний период они преобладали лишь в северной части моря, а весной и осенью встречались в Среднем и Южном Каспии от поверхности до глубины 400 м. Весной кокки доминировали в Среднем Каспии лишь в водной толще от Килязи до Бекташа и были представлены 4 видами: *Micrococcus cinnabareus*, *M. aurantiacus*, *M. oligonitrophilus*, *M. chlorinus*. В Южном Каспии обнаружено три вида кокков, но их нахождение не было ограничено станциями одного разреза.

Летом в Северном Каспии выявлено 13 видов и 3 разновидности кокковых форм, причем *Micrococcus radiatus*, *M. lutens*, *M. citreus* имеют значительный ареал, а частота встречаемости отдельных видов возросла в три раза по сравнению с весной. В средней части моря летом выделен лишь один вид — *Micrococcus viticulosus*. Семь видов кокков было выделено летом в Южном Каспии.

Осенью частота встречаемости отдельных видов кокков выше, чем весной, и меньше, чем летом. Преобладают *Micrococcus cinnabareus*, *M. aquatilis*, *M. candidus*, *Sarcina flava*. В средней части моря в этот период видовое

разнообразие значительно выше, чем в Южном Каспии. Во все сезоны года чаще других встречались *Micrococcus cinnabareus*, *M. aurantiacus*.

Самым распространенным и массовым из неспороносных палочек является *Bacterium agile*, который встречался во все сезоны года по всему морю от поверхности до 150 м и в одном случае найден на глубине 800 м. Следует отметить, что в Каспийском море *Bacterium agile* чаще обнаружен в прибрежных районах моря, где имеются стоки, несущие с собой много органических веществ и поэтому данный вид может являться индикатором на наличие нестойких форм органического вещества в море.

Весной было обнаружено 6 видов и 4 разновидности неспоровых бактерий, большая часть видов выделена из открытой части Южного Каспия.

Летом количество видов возросло до 10 и самыми распространенными оказались *Bacterium agile*, *B. aliphaticum*, *B. nitrificans*, *Pseudomonas radiobacter*, встречавшиеся в водной толще до 100 м. Реже встречаются такие виды, как *Bacterium album*, *B. galophilum*, *B. proteus*, *Chromobacterium flavum*, *Chr. chlorinum*. В северной части Каспийского моря летом выделено больше видов, чем в южной и средней его частях. Вероятно, это обусловлено значительным поступлением биогенных элементов с волжскими водами, приносимом достаточного количества легко доступного органического вещества.

Осенью представители рода *Bacterium* были найдены на трех станциях в средней и на семи станциях южной части Каспийского моря.

Наибольшее видовое разнообразие и максимальная встречаемость спороносных палочек характерны для летнего сезона. Так, *Bacillus oligonitrophilus* выявлен в водной толще Среднего и Южного Каспия от поверхности до глубины 800 м. Присутствие этого вида у о-ва Нефтяные камни свидетельствует о поступлении в этот район труднорастворимого органического вещества. В Северном Каспии широко представлены такие виды, как *Bacillus virgatus*, *B. quercifolius*. Характерно, что эти виды распространены в основном в местах влияния рек Волги и Урала.

Bacillus idosus также довольно часто встречается, но в отличие от предыдущих этот вид был обнаружен на 5 станциях Южного, на 3 — Среднего и на 1 станции Северного Каспия. *Bacillus vitreus*, *B. mesentericus*, *B. mucilaginosus* встречались преимущественно в Южном Каспии.

Таким образом, наибольшее видовое разнообразие для групп гетеротрофных бактерий отмечено летом — 37, осенью — 18 и весной — 8 видов. Преобладающей группой в море являются кокковые формы микроорганизмов.

Большинство видов, выделенных из Каспийского моря, сходно с черноморскими и аральскими, реже — с видами Азовского, Средиземного и Красного морей (Крисс и др., 1954; Лебедева, Маркианович, 1972; Новожилова, 1973; Цыбань, 1970; Цыбань, Домчинская, 1974).

Изучение способности гетеротрофных бактерий окислять нефть и ее производные показало, что из 145 штаммов гетеротрофных бактерий, выделенных в 1976 г., бакинскую нефть окисляли 59 штаммов или 40,6%, причем весной в средней части моря способностью утилизировать нефть обладал 21,4% штаммов, на юге — 50%.

Летом в Среднем Каспии способность к утилизации нефти у гетеротрофных бактерий снизилась до 16,6%, а в южной его части — до 39,0%. Осенью

Таблица 28

Встречаемость дрожжей в воде Каспийского моря летом 1972–1974 гг.

Район	% от числа станций в районе	Число станций	Район	% от числа станций в районе	Число станций
Северный Каспий			Средний Каспий	61,9	42
западная часть	45,2	42	Южный Каспий	66,6	15
восточная часть	12,5	24			

в Среднем Каспии происходит заметное увеличение (62,5%) числа культур, способных окислять нефть. Из 28 видов, окисляющих нефть, 11 видов микрококков, 10 неспоровых, 4 спорозоносных палочек и 3 вида сарцин.

Широкий ареал в море имеют *Pseudomonas desmolyticum*, *Bacillus oligonitrophilus*, *Micrococcus cinnabareus*, *Sarcina flava*, окисляющие сырую бакинскую нефть.

Среди обширной группы водной микрофлоры существенное место занимают дрожжевые грибки (табл. 28), принимающие активное участие в круговороте углерода и являющиеся благодаря своим крупным размерам и способности синтезировать витамины, прекрасной пищей для водных животных (Родина, 1949, 1954; Новожилова, 1958; Якобашвили, 1966; Тюнькова, 1971).

В Южном Каспии дрожжи встречаются чаще, чем в других районах моря, вероятно, в связи с тем что эта часть моря наиболее загрязнена нефтепродуктами, а дрожжи, как известно, используют эти вещества в качестве энергетического материала.

В 1976 г. дрожжи в водной толще встречались значительно чаще, чем в 1972–1974 гг., особенно в Южном Каспии. Встречаемость дрожжей в Среднем Каспии варьировала от 30 до 90% и в Южном — от 50 до 100% в зависимости от места отбора проб и сезона наблюдений. Например, в Среднем Каспии реже всего дрожжи встречались в весенних пробах, тогда как летом и осенью частота встречаемости дрожжей увеличивалась в 2 раза. В Южном Каспии не наблюдалось большой разницы в частоте встречаемости дрожжей по сезонам (табл. 29).

В Северном Каспии дрожжевые организмы были обнаружены на 22 станциях из 66 и их численность доходила до 45 000 кл./л воды.

Дрожжи, подобно другим организмам, распределены в море неравномерно, микроразнообразно. Так, в Северном Каспии количество дрожжей неодинаково на различных глубинах по вертикали и на одном и том же горизонте на различных станциях. Особенно часто встречаются дрожжи в западной части Северного Каспия, в районах впадения рек Волги, Терека, Урала с повышенным содержанием биогенов и фитопланктона, но их количество не превышает 320 кл./л воды. Юго-Восточная часть Северного Каспия характеризуется увеличением числа дрожжевых клеток с глубиной, и в придонном горизонте у о-ва Кулалы, был отмечен максимум дрожжей (45 тыс. клеток в 1 л). Замечено, что в Северном Каспии на глубине 5 и 10 м дрожжевые организмы встречаются наиболее часто, что связано с концентрацией здесь водорослей, содержащих достаточное количество углеводов.

Таблица 29

Частота встречаемости дрожжей в разные сезоны 1976 г., %

Сезон	Средний Каспий		Южный Каспий	
	%	Число проб	%	Число проб
Весна	37,6	85	55,7	70
Лето	74,5	94	65,6	64
Осень	75,0	52	64,0	50

В Среднем Каспии в 1976 г. количество дрожжей варьировало от 0 до 2880 кл./л воды. В прибрежных районах Среднего Каспия дрожжи встречались чаще и больше, чем в открытом море. На станциях восточного побережья Среднего Каспия дрожжи были найдены на всех горизонтах, от поверхности до глубины 75 м. Часты находки дрожжей и в пробах с больших глубин открытого моря. Так, дрожжи были отмечены на разрезе Дербент–Песчаный в пробах с глубин 200, 400 м, Дивичи–Кендерли с глубин 200, 400, 800 м, Килязи–Бекташ с глубин 200, 300 м.

В летних и осенних пробах дрожжи встречались чаще и в большем количестве, чем в весенних пробах (табл. 30).

На многих станциях дрожжи были найдены на всех глубинах. В некоторых случаях их количество увеличивалось с возрастанием глубины, что связано с наличием достаточного количества легко доступного органического вещества в водной толще Среднего и Южного Каспия.

Значительное количество дрожжевых организмов обнаружено в поверхностных водах на станциях, расположенных вдоль западного берега Среднего Каспия, куда поступает органическое вещество, привносимое течением из западной части Северного Каспия (Жосарев, 1975).

В Южном Каспии повышенным содержанием дрожжей отличались прибрежные и поверхностные (до глубины 100 м) слои воды в районе о-ва Жидого, г. Красноводска и Красноводской бухты, предустьевой области Куры.

В грунтах Каспийского моря дрожжи встречались редко и были обнаружены в 8 пробах из 55. Их количество колебалось от 100 до 1000 клеток в 1 г сырого ила, что согласуется с данными М.И. Новожиловой (1955, 1973), М.И. Новожиловой, Л.Е. Поповой (1973). В северо-восточной части Северного Каспия, где небольшие глубины, низкая прозрачность и грунт представлен ракушечником с песком, количество дрожжей составило 600 клеток в 1 г ила. Большинство находок дрожжей относится к северо-западной части Северного Каспия, где грунт представлен белым ракушечником с песком, ракушечником с илом и лишь в двух случаях дрожжи были найдены в пробе черного ила.

В разные годы из водной толщи иловых отложений Каспийского моря было выделено 313 штаммов дрожжей, представленных аспорогенными формами.

В Каспийском море разнообразие видов дрожжей невелико. Они представлены в основном цветными формами, составляющими две трети общего числа видов.

Таблица 30

Количество клеток дрожжей в воде Среднего и Южного Каспия в 1976 г. в 1 л

Разрез	Западное побережье			Центральная часть		
	Горизонт, м					
	0	10	40	0	10	50
Весна						
Дербент-Песчаный	88	0	118	205	-	0
Дивичи-Кендерли	1235	15	15	-	-	0
Жилой-Куули	0	0	0	20	0	265
Куринский-Огурчинский	-	-	-	22	4412	37
Ленкорань-Белый Бугор	-	-	-	212	-	777
Лето						
Дербент-Песчаный	241	117	-	319	57	57
Дивичи-Кендерли	-	-	-	-	-	-
Киязи-Бекташ	-	-	-	308	169	183
Жилой-Куули	1323	1823	1764	446	-	1470
Бендован-Челекен	323	-	-	129	-	-
Куринский-Огурчинский	-	-	-	377	-	735
Ленкорань-Белый Бугор	-	-	-	147	-	0
Осень						
Дербент-Песчаный	647	2560	176	1794	1411	98
Дивичи-Кендерли	586	-	0	0	-	88
Киязи-Бекташ	-	-	-	598	254	147
Бендован-Челекен	45	44	-	221	60	-
Ленкорань-Белый Бугор	-	-	-	277	0	187

В общей сложности выделено и описано 13 видов аспорогенных дрожжей, среди которых 6 отнесены к роду *Cryptococcus*, 4 – *Rhodotorula*, 2 – *Torulopsis* и 1 – к роду *Metschnikowia*. Распространение различных видов дрожжей по районам моря, глубинам и сезонам крайне неравномерно. Так, *Rhodotorula rubra* является самым многочисленным и распространенным в Каспийском море, особенно в районах, находящихся под влиянием рек Волги и Терека, вблизи островов Чечень, Жемчужный, Нефтяные Камни, в восточном побережье (Бекташ и Красноводск) и в открытом море.

Rhodotorula rubra преобладал в пробах 1972 и 1974 гг., встречался на разных глубинах и был обнаружен на 12 станциях в поверхностных и придонных пробах воды Северного Каспия, до глубины 500 м в Среднем и до 117 м в Южном Каспии. Несколько штаммов *Rh. rubra* найдено в пробах грунта в Северном Каспии.

На втором месте по распространенности стоят представители *Rhodotorula glutinis*. Распространение этого вида в 1972, 1974 гг. на большей части станций Среднего и Южного Каспия ограничено глубинами 400, 500, 560 м. Он встречен также на двух станциях северо-западной части Северного Каспия.

Различные штаммы *Rhodotorula aurantiaca* были обнаружены в воде до

Центральная часть			Восточное побережье			
Горизонт, м						
100	200	400	> 400	0	10	50
Весна						
0	0	15	912	30	30	-
220	0	0	0	-	0	-
0	0	-	-	69	69	411
7	0	88	69	0	0	147
77	301	49	19	0	0	0
Лето						
0	73	190	88	117	411	1441
-	-	-	-	249	264	-
0	147	-	-	675	795	234
2265	-	-	-	602	485	500
-	-	-	-	490	-	-
66	880	0	0	284	-	676
15	30	-	-	1117	-	0
Осень						
1012	323	0	117	881	588	500
206	88	735	279	735	567	-
15	-	-	-	-	-	-
176	30	294	15	30	-	0
22	10	0	24	176	0	558

глубины 10 м на трех станциях Северного Каспия на одной прибрежной станции Среднего Каспия на той же глубине и на 10 станциях в южной части Каспийского моря. На глубоководной станции разреза от Ленкорани они были найдены на 5 горизонтах от поверхности до 600 м. *Rhodotorula rubra* был найден в 1976 г. только в Среднем Каспии.

Бесцветные формы дрожжей в Каспийском море были представлены меньшим количеством штаммов, однако их видовое разнообразие выше, чем у цветных. Наибольшая частота встречаемости среди бесцветных дрожжей отмечена для *Torulopsis candida*, обнаруженного преимущественно на станциях Среднего, Южного и на одной станции Северного Каспия. *Torulopsis candida* был распространен на различных горизонтах от поверхностных слоев до глубины 500 м. Он был обнаружен в воде района Нефтяных Камней, в Среднем и Южном Каспии, у г. Красноводска и широко распространен в других морских водоемах (Новожилова, 1955, 1973).

Следующим по частоте встречаемости среди бесцветных дрожжей является *Cryptococcus laurentii* var. *flavescens*, встречающийся в основном в водной толще Северного и Среднего Каспия. Отдельные штаммы довольно широко были представлены в воде и грунте Северного Каспия, в побережье (район Бекташа) Среднего Каспия и в открытом море в Южном Каспии.

Metschnikowia pulcherrima был найден в водной толще и грунте Северного Каспия, до глубины 500 м в Среднем Каспии и на одной станции Южного Каспия. Ряд штаммов этого вида отмечен на юге Северного Каспия в районе о-ва Кулалы, где богато представлена высшая водная растительность.

Штаммы *Cryptococcus albus* var. *aegius* найдены в западном побережье Среднего и Южного Каспия (г. Дивичи, о-в Жилой). Следует отметить, что находки этого вида в море довольно редки. Так, в Черном море он найден на одной станции (Новожилова, 1955), в воде Норвежского моря и в Индийском океане выделен с глубины 1500 м (Крисс и др., 1964). В районе порта Бекташ и в воде Северного Каспия был обнаружен *Cryptococcus infirmo-minutus*.

Основная часть дрожжевых организмов приурочена к прибрежным мелководьям Каспийского моря. Однако довольно часто встречаются дрожжи и в открытом море на глубинах 75, 100, 200, 500 м. Отдельные виды (*Rhodotorula rubra*, *Rh. glutinis*) встречались с одинаковой частотой как в прибрежных районах, так и в открытом море.

По разнообразию видов и разновидностей дрожжей Каспийское море в значительной степени отличается от мелководного Аральского и близко к открытому океану. Частая повторяемость находок аспорогенных дрожжей в разных частях и на разных глубинах Каспийского моря, ограниченность видового разнообразия, а также способность размножаться в морской воде позволяет отнести их к истинным обитателям морской среды. Максимальное количество дрожжей наблюдалось в прибрежье близ Махачкалы, Дербента, Баку, Бекташа, Красноводска, Шевченко. В результате лабораторных опытов установлено, что дрожжи активно растут на нефти и нефтепродуктах. Так, на сырой прорвинской нефти выросло 20,8% культур, на парафиновом масле — 18,4, керосине — 17,6%, а на соляровом и вазелиновом масле — соответственно 15,2 и 13,6% культур.

Большинство обнаруженных видов, выделенных из воды поверхностных горизонтов, а также с небольших глубин, хорошо ассимилировали нефть и нефтепродукты. Кроме того, отдельные виды дрожжей, найденные на больших глубинах, также обладали этим свойством. Например, *Rhodotorula rubra*, *T. candida*, *M. pulcherrima*, выделенные из воды западного побережья Среднего Каспия с глубины 500 м, активно росли на минеральной среде со всеми предложенными углеводородами (табл. 31).

У *Torulopsis candida*, выделенного из водной толщи Среднего Каспия с глубины 500 м, в лабораторных опытах скорость окисления сырой эмбинской нефти составила на четвертые сутки инкубации 179, 32 мг, или 84,1%. Дрожжи, окисляющие нефть, были обнаружены также и в открытом море, куда, вероятно, нефтяное загрязнение попадает вместе с течениями.

В отличие от описанных дрожжей *Cryptococcus laurentii* var. *flavescens* активно окислял только сырую нефть и керосин. *Rh. aurantiaca* давал рост на среде с парафиновым маслом, не окисляя все другие углеводороды.

Следует подчеркнуть, что бесцветные формы дрожжей (*Cryptococcus laurentii*, *Metschnikowia pulcherrima*, *Torulopsis candida*, *T. pinus*) активнее участвовали в утилизации нефти.

Таким образом нефть и нефтепродукты активно утилизируются морскими дрожжами, в связи с чем эта группа организмов играет важную роль в самоочищении вод Каспийского моря.

Таблица 31
Дрожжевые организмы Каспийского моря,
активно окисляющие нефть и нефтепродукты (1972–1974 гг.)

Нефтепродукты	<i>Rhodotorula rubra</i>	<i>Rhodotorula aurantiaca</i>	<i>Torulopsis candida</i>	<i>Cryptococcus laurentii</i> var. <i>flavescens</i>	<i>Metschnikowia pulcherrima</i>
Нефть	+	—	+	+	+
Керосин	+	—	+	—	+
Соляровое масло	+	+	+	—	+
Парафиновое масло	+	+	+	—	+
Вазелиновое масло	+	—	+	—	+

Таблица 32
Встречаемость микроорганизмов, окисляющих нефть и ее производные
в Каспийском море в 1972–1974 гг., % от числа станций в районе

Район	Нефть	Соляровое масло	Парафиновое масло	Вазелиновое масло	Керосин
Северный Каспий	13,6	21,2	13,6	7,6	21,2
Средний Каспий	73,6	71,0	50,0	84,2	76,3
Южный Каспий	46,6	86,6	46,6	86,6	86,6

Вопрос о самоочищении каспийских вод от нефтяного загрязнения изучен недостаточно, почти нет сведений о распространении в Каспийском море бактерий, способных использовать нефть и углеводороды нефти в качестве источника углерода и энергии, о видовом их составе.

Исследования показали, что в Каспийском море эта группа микроорганизмов широко распространена в водоеме (табл. 32). В западной части Северного Каспия, где развито интенсивное судоходство, микроорганизмы, окисляющие сырую бакинскую нефть, керосин, парафин, вазелин и соляр обнаружены на 7 станциях из 17. Реже встречаются микроорганизмы, использующие одну нефть, однако соляровое масло и керосин, входящие в состав горючего для морского транспорта, утилизируются соответствующими микроорганизмами на большей акватории. В Среднем Каспии углеводородокисляющие бактерии были обнаружены на 33 станциях из 38, причем в пробах с 19 станций они росли на всех испытанных углеводородах, особенно в северо-западной и центральной частях моря. В северо-восточном районе и на юге Среднего Каспия наблюдался рост на всех углеводородах, кроме парафинового масла. У мыса Песчаного на востоке, у пос. Килязи на западе и на северо-востоке Среднего Каспия отмечен рост углеводородокисляющих бактерий на двух или одном нефтепродуктах (табл. 32).

Достаточно полно углеводородокисляющие бактерии представлены в водной толще Южного Каспия в местах нефтедобычи.

Численность бактерий, окисляющих нефть и нефтепродукты, весной неодинакова по акватории моря (табл. 33).

Численность этой группы бактерий в Южном Каспии на 1–2 порядка

окисляющих микроорганизмов, которые отнесены к 64 видам родов *Pseudobacterium*, *Pseudomonas*, *Bacterium*, *Bacillus*, *Micrococcus*, *Sarcina*.

Около 47% составляли неспорообразующие палочки, 45,3% — кокковые формы и 7,8% приходилось на споровые палочки. Такое соотношение бактериальных форм в Каспийском море указывает на преобладание в водной толще легкоусвояемого органического вещества, на которое реагируют беспоровые палочки и кокки. В Северном Каспии нефтеокисляющая микрофлора была представлена 15 видами. Преобладали *Pseudomonas radiobacter*, *Ps. desmolyticum*, *Ps. calcis*, *Ps. fluorescens*, *Bacterium aliphaticum*, *B. album*, *Chromobacterium naphthalani*, *Micrococcus aurantiacus*. Видовой состав нефтеокисляющих бактерий в Среднем Каспии значительно богаче и разнообразнее, чем в Северном и Южном. Он насчитывает 47 видов, тогда как в южной части моря — 40 видов.

Весной кокковые формы оказались доминирующими, самыми распространенными и массовыми были *Micrococcus aurantiacus*, *M. cinnabareus*, *M. flavus*. Неспорообразующие палочки были представлены видами *Pseudomonas desmolyticus*, *Ps. liquida*, *Bacterium aliphaticum*, *Bact. album*, *Bact. agile*. Споровые формы встречались гораздо реже. Летом количество видов неспорообразующих бактерий и кокков увеличилось, тогда как споровых форм снизилось и было ниже, чем весной. Более распространенными видами в августе были *Pseudomonas radiobacter*, *Ps. desmolyticum*, *Ps. liquefaciens*, *Bacterium aliphaticum*, *B. album*, *B. agile*, *B. cycloclastes*, *Chromobacterium naphthalani*, *Chromobacterium rubidum*, *Micrococcus aurantiacus*. Осенью представители рода *Bacterium* были мало распространены по акватории моря. Это были в основном те же виды, что и выделенные летом. Кокковые формы были более распространенными в это время года, а споровые формы не были выявлены. Таким образом, наибольшее видовое разнообразие углеводородокисляющей микрофлоры обнаружено в летнее время.

В илах Каспийского моря выделены Fe—Mn-окисляющие микроорганизмы. Наибольшая встречаемость железо-марганцевых микроорганизмов отмечена в Каспийском море в ракушечнике с песком и илом, характерном для донных отложений Северного Каспия, а также в темно-сером иле, встречающемся на большинстве станций средней и южной части моря (табл. 34).

Микроорганизмы, образующие железо-марганцевые микроконкреции, обнаружены в грунтах на различных глубинах от 4 до 700 м. Они наиболее часто встречались в грунтах Северного Каспия, в западной и центральной глубоководных частях Среднего Каспия, а также в районе Нефтяных Камней, на банках, в бухтах о-ва Жилого и Краснодарской.

В пелоскопических кашиллярах эти микроорганизмы образовывали образования в виде микрозон охристого и темно-коричневого цвета, обусловленного отложениями окислов железа и марганца, и отличались морфологическим разнообразием колоний, представляющих собой микроконкреции.

Принимая во внимание морфологию клеток и пользуясь ключом для определения родов железобактерий, а также рисунками, предлагаемыми Г.А. Дубининой (Горленко и др., 1977), были определены некоторые роды железобактерий, наблюдаемые нами в пелоскопах.

Таблица 34

Частота встречаемости микроорганизмов, окисляющих Fe—Mn в различных грунтах Каспийского моря

Грунт	%	Грунт	%
Ракушечник с песком	24,5	Ил черный	8,0
Ракушечник с илом	22,5	Ил темно-серый	26,6
Песок илстый с ракушечником	2,0	Ил серый	16,3

Микрозоны формировались из характерных колоний *Metallogenium* (рис. 11), составленных отдельными ценобиями в трихосферической стадии или округлобугристых микроколоний, распознать в которых живой организм очень трудно. Часто *Metallogenium* образовывал в пелоскопе сплошные оруденевшие заросли, представленные одной широкой (до 1 см) микрозоной. Во многих пробах грунта Северного, Среднего и Южного Каспия этот организм, концентрирующий в основном марганец, был преобладающим компонентом железо-марганцевой микрофлоры, нашедшей отражение в пелоскопе.

Микроколонии из мелких кокковидных клеток, покрытые окислами марганца, напоминали *Caulococcus manganifer*, который описан Б.В. Перфильевым, Д.Р. Габе (1961) как обитатель пресных вод. В Каспийском море этот организм встречался исключительно в северной части на нескольких станциях, расположенных близко к устьевым участкам рек.

В Северном Каспии обогащение марганцем наблюдается в приустьевых участках рек, т.е. подчеркивается вынос марганца речными стоками (Пахомова, 1948). Однако, если учесть многоводность рек Волги и Урала, небольшие глубины (4—10 м), течения и хорошую перемешиваемость водной толщи, то можно предположить, что соединения марганца распределяются по всему Северному Каспию, о чем свидетельствует частая встречаемость микроорганизмов группы *Metallogenium*.

Наибольшее обогащение марганцем наблюдается в средней и южной частях моря, вблизи Кавказского побережья и в глубоководных впадинах. Максимальное содержание этого элемента обнаружено в средней его части и равно 0,726%; придонная вода на разрезах Дивичи—Кендерли, Киязинская коса—Бекташ содержала 0,17—0,42 мг Fe/л.

По предположению А.С. Пахомовой (1948), марганец в Каспийском море имеет коллоидно-химическую природу, поэтому он приурочен к грунтам мелкой фракции и его количество возрастает с глубиной от песка к глинистому илу. По данным М.В. Кленовой и др. (1962), в песках среднее содержание полутвердых окислов (Fe_2O_3) равно 1,54%, а в районе Самуро-Дивичинского побережья, где присутствует темно-серый ил, — 4,86%. В тонких же грунтах содержание Fe_2O_3 колеблется от 4,91 до 5,54%.

Высокое содержание железа и марганца в осадках западной части Каспийского моря объясняется влиянием выносов кавказских рек, в водах которых отмечено значительное количество этих элементов.

В восточной части Южного Каспия наблюдалось увеличение Fe_2O_3 от

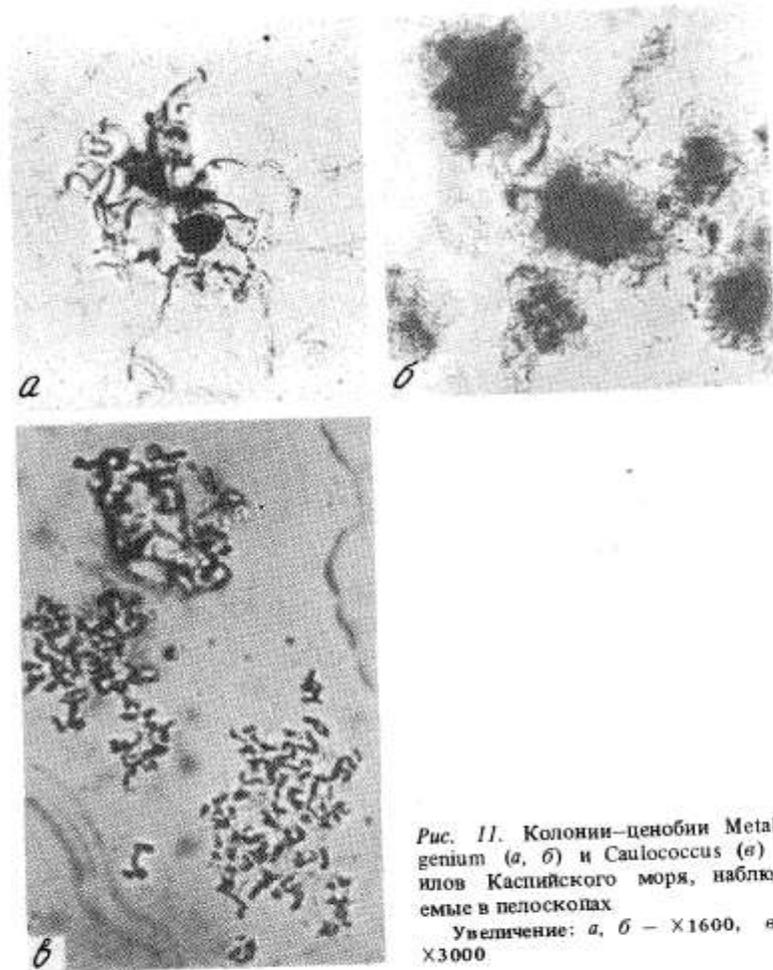


Рис. 11. Колонии-ценобии *Metallogenium* (а, б) и *Caulococcus* (в) из илов Каспийского моря, наблюдаемые в петоскопах.
Увеличение: а, б — $\times 1600$, в — $\times 3000$.

1,77% в прибрежной части до 2,48% на глубине 70 м, а соединения марганца до 0,342% сосредоточивались в мягких грунтах глубоководной части котловины. Здесь же придонная вода содержала 7,1 мг Fe/л.

В связи с этим можно заметить, что в районах моря, где отмечена повышенная концентрация железа и марганца, петоскопические микропейзажи отражают наибольшую насыщенность железо-марганцевой микрофлорой. Наряду с *Metallogenium* распространен микроорганизм, образующий колонии — микроконкреции в виде круглых "бляшек", размер которых варьировал от нескольких до десятка микрон. Мелкие кокковидные клетки, окруженные отложениями окислов марганца, в культуре на жидкой среде с уксуснокислым марганцем обнаруживали сходство с *Siderocapsa* соотпата. В то же время формирование крупных "бляшек" могло происходить за счет множества мелких структур, собирающихся в виде кольца, а потом заполняющих и его середину. Затем наступало оруденение. Иногда вокруг

кольца, не успевшего покрыться окислами, образовывались округло-бугристые микроколонии, также состоящие из мелких кокковидных тел, где и происходило отложение окислов.

Известный полиморфизм *Metallogenium* — наличие округлых тел, способных к делению и почкованию и сопоставимых лишь с элементарными телами микоплазм (Дубинина, 1978), позволил предположить, что формирование подобных колоний есть одна из форм существования этого организма в условиях морских водоемов, в частности Каспийского моря (рис. 11). Частота встречаемости его очень высока: из 50 проб, где отмечено наличие микрофлоры, окисляющей железо и марганец, он встречался в 40, отобранных в разных частях моря: в р. Волге (у пос. Оля), в Северном Каспии, западной и центральной частях Среднего Каспия, где микрофлора представлена особенно разнообразно и отложения окислов Fe и Mn были более значительными, а также на банках и глубоководных станциях Южного Каспия и бухтах о-ва Жилого, Нефтяных Камней и Красноводской.

По исследованиям М.В. Кленовой и др. (1962), в пробах ракуши и песка в районе Нефтяных Камней присутствовали железистые конкреции, а на глубине 178 и 198 м в поверхностном слое найдены железо-марганцевые конкреции в виде корочек. Находки таких рудных образований в грунтах этих акваторий и микробиологические наблюдения свидетельствуют о непосредственном участии микроорганизмов в формировании конкреций.

Многие пробы ила на поверхности жидкой фазы имели сплошную пленку с металлическим блеском, которая состояла из палочковидных микроорганизмов, окруженных отложениями. Это могли быть морфологические типы клеток одного и того же организма, а именно *Arthrobacter siderocapsulatus* (Дубинина, 1978). Представителям этого рода свойствен переход палочковидных клеток в кокковидные и способность окислять восстановленные соединения Fe и Mn.

Выделенный из ила Каспийского моря на среде с уксуснокислым марганцем микроорганизм представлял собой палочку, которая могла распадаться на мелкие округлые тела, образовывать цепочки и микроколонии, на месте которых возникали конкреции. Иногда от конкреций отходили цепочки, состоящие из кокков, которые затем отделялись и служили началом новой микроконкреции.

Концентрацию окислов осуществлял почкующийся микроорганизм типа *Pedomicrobium*, морфология клеток и цикл развития которого были такими же, как и у микроорганизма, встречающегося в почвах Сахалина (Тен Хак Муи, 1968).

Электронная микроскопия конкреций показала, что клетки, покрывавшиеся окислами, выбрасывали тонкий тяж с почкой. Формированию конкреции способствовали эти тела, собираясь в кольцо, которое впоследствии превращалось в микроконкрецию округлой формы.

Таким образом, в Каспийском море методом капиллярной микроскопии впервые выделены микроорганизмы, окисляющие Fe и Mn, играющие роль активного агента в самоочищении водоема и непосредственно участвующие в концентрации железа и марганца в виде микроконкреций.

Первые исследования зоопланктона были проведены в северной мелководной части моря в 1913–1914 гг. Н.Л. Чугуновым (1921), который описал состав зоопланктона и дал экологическую характеристику отдельных видов. Особое внимание автор уделит их отношению к солености, существенные изменения которой в этом районе определяют распределение организмов.

Первые данные о вертикальном и горизонтальном распределении отдельных представителей планктона в глубоководной части моря находим в работе Н.М. Книповича (1921).

Начиная с первых этапов и до настоящего времени изучение зоопланктона Каспия было направлено на решение рыбохозяйственных задач. В 1934–1935 гг. впервые проводятся количественные исследования зоопланктона Северного Каспия в разные сезоны (Кусморская, 1964) и глубоководной части моря летом (Яшнов, 1939). Для расчета биомассы впервые были получены веса каспийских планктонных организмов. Анализ материалов показал закономерное уменьшение биомассы зоопланктона от Северного Каспия к Южному и от поверхностных слоев к глубинным. Повышенная концентрация зоопланктона была отмечена в зоне смещения пресных и соленых вод в Северном Каспии, Прикуринском районе и Красноводском заливе.

Материалы по зимнему зоопланктону Среднего и Южного Каспия, полученные в феврале 1934 г., изложены в работе А.Л. Бенинга (1938а), в которой приводится подробное описание встреченных видов, дается оценка их численности, общей биомассы планктона, измеренной с помощью волюмометра Усачева. По горизонтальному распределению зоопланктона выделены три области с характерным для каждой из них планктонным сообществом; намечены границы распространения групп организмов по вертикали, выделены виды, совершающие суточные миграции. По составу пищи планктонных организмов и рыб-планктофагов предложена схема основного пищевого ряда пелагиали Каспийского моря: микроводоросли – копепода и мизиды – килька и пузанок – тюлень и сельдь (Бенинг, 1938б).

С 1938 г. начинаются постоянные наблюдения за состоянием планктона, более подробные, ежегодные в северной части моря и менее регулярные в средней и южной частях. Первые результаты по сезонному изменению зоопланктона на четырех стандартных разрезах в глубоководной части моря в 1937–1939 гг. приведены в работе М.С. Идельсона, которая была опубликована только в 1980 г.

В 40-е годы планктонные работы в разных районах Каспийского моря проводились нерегулярно. Только в середине 50-х годов была сделана попытка обобщить накопленные материалы. В работах по зоопланктону Северного Каспия (Лесников, Матвеева, 1959) и глубоководной части моря (Куделина, 1959) анализируются сезонные и многолетние изменения, дается характеристика экологических комплексов. Последствия зарегулирования стока р. Волги рассматривает М.С. Кун (1965).

В последующие годы публикуются материалы регулярных наблюдений по зимнему зоопланктону Северного Каспия за 1962–1975 гг. (Курашова, 1971, 1973, 1975, 1976; Осадчих и др., 1978), а также летних съемок по стандартным разрезам в Среднем Каспии в 1965, 1966, 1971 гг. (Шатарова, 1969; Курашова, Ермаков, 1980) и в северной половине Южного Каспия в 1966, 1969, 1978, 1980 гг. (Эштейн, 1972; Абдуллаева, 1981).

Начиная с 1959 г., помимо стандартных съемок, лабораториями гидробиологии и ихтиологии Института зоологии АН Азербайджанской ССР проводятся комплексные исследования в прибрежных районах Среднего и Южного Каспия. Данные по сезонным изменениям биомассы зоопланктона вдоль западного берега до 100-метровой изобаты были получены в 1961–1964 гг. (Касымов, 1966; Бадалов, 1968), а по восточному берегу в 1965, 1973–1974 гг. (Бадалов, 1971, 1978). Были проведены также специальные работы в экспедициях МГУ в районе апвеллинга у восточного берега Среднего Каспия (Липкер, 1972а).

В настоящей главе рассматриваются неопубликованные материалы 70-х годов, около 3,5 тыс. проб зоопланктона, включая исследования по комплексной программе 1976 г. Методика сбора материала и его обработки была стандартной, но некоторые положения различались у разных авторов, что затрудняло сопоставление многолетнего ряда. После критического анализа отдельных методических вопросов (Кузьмичева и др., 1980; Кузьмичева, 1982) была принята единая схема, по которой были пересчитаны все данные по зоопланктону Среднего и Южного Каспия.

Видовой состав зоопланктона Каспия небогат. В Атласе беспозвоночных Каспийского моря (1968) описано 18 видов веслоногих, 24 ветвистых, 32 коловраток и 5 инфузорий, всего 79 морских и солоноватоводных видов, а с учетом пресноводных форм, обитающих в придельтовых районах, количество видов веслоногих возрастает до 50, ветвистых – до 43 (Зенкевич, 1963) и коловраток – примерно до 300 (Кутикова, 1968). Общее количество видов планктеров, обитающих в Каспийском море, пока трудно назвать, так как многие его группы еще недостаточно изучены, например простейшие и придонные веслоногие рачки. При обработке материалов регулярных наблюдений идентифицируются примерно 120 видов зоопланктеров, не считая временных форм – личинок бентосных организмов. Из этого количества можно выделить 3–4 десятка видов, представители которых достаточно регулярно встречаются в планктонных пробах (табл. 35).

Происхождение каспийского зоопланктона, как и всей каспийской фауны, разнородно. Основную часть составляют автохтонные виды, т.е. виды каспийского происхождения. Среди них имеется большое количество каспийских эндемиков. Это своеобразная группа из 16 видов полифемид, а также 7 видов копепод и 2 вида коловраток. Из широко распространенных видов эндемиками являются *E. minor*, *P. echiurus*, все виды родов *Aragis* и *Cercopagis*, кроме *C. pengoi*, который обитает, помимо Каспия, также в Азовском и Аральском морях. Автохтонные каспийские виды наиболее полно представлены при нормальной или близкой к нормальной солености этого моря (12–13‰). В опресненных и осолоненных районах большинство этих форм не встречается. Основной район их

Таблица 35

Частота встречаемости основных организмов зоопланктона Каспийского моря
за 1974-1976 гг.

Организм	Происхождение	Северный Каспий			
		IV	VI	VIII	X
Copepoda					
<i>Eurytemora minor</i> , <i>E. grimmi</i>	ав	46	21	14	6
<i>Limnocalanus grimaldii</i>	ар	13	2	1	0
<i>Halicyclops sarsi</i>	ав	86	76	84	96
<i>Calanipeda aquae-dulcis</i>	сп	56	86	91	100
<i>Heteroscope caspia</i>	ав	2	36	44	19
Cladocera					
<i>Podon polyphemoides</i>	сп	4	26	24	42
<i>Polyphemus exiguus</i>	ав	0	11	31	12
<i>Evadne anonyx</i>	ав	1	24	21	14
<i>Podonevadne trigona</i>	ав	4	38	65	38
<i>P. camptonyx</i>	ав	0	6	9	2
<i>P. angusta</i>	ав	1	30	42	11
<i>Cercopagis socialis</i>	ав	0	0	1	0
<i>C. robusta</i>	ав	0	1	4	0
<i>C. micronyx</i>	ав	0	1	4	0
<i>C. pengoi</i>	ав	0	18	19	2
<i>C. prolongata</i>	ав	0	0	0	0
<i>C. spinicaudata</i>	ав	0	2	0	0
<i>Apagis cylindrata</i>	ав	0	0	1	0
<i>A. beklemischevi</i>	ав	0	0	0	0
<i>Cornigerius maeoticus hircus</i>	ав	1	26	24	4
<i>Bosmina longirostris</i>	П	1	25	27	18
<i>Moina rectirostris</i>	П	0	4	19	11
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	П	0	2	12	1
<i>Chydorus sphaericus</i>	П	12	11	16	12
<i>Alona rectangula</i>	П	1	8	10	2
Rotatoria					
<i>Synchaeta cecilia</i>	сп	15	28	30	52
<i>S. stylata</i> , <i>S. vorax</i>	сп	20	73	85	60
<i>Asplanchna priodonta</i>	П	11	30	42	23
<i>Brachionus diversicornis</i>	П	1	13	36	2
<i>B. quadridentatus quadridentatus</i>	П	2	27	20	8
<i>Keratella tropica</i>	П	5	26	48	21
<i>Filinia limnetica</i>	П	2	20	20	8
<i>Polyarthra vulgaris</i>	П	1	12	24	2
<i>Ploesoma truncatum</i>	П	1	12	18	3
Прочие					
<i>Zoothamnium pelagicum</i>	ав	2	10	10	9
<i>Tintinnopsis karajacensis</i>	ав	9	5	4	18
<i>Balanus improvisus</i> , <i>B. eburneus</i> (nauplii)	сп	4	57	58	60
<i>Bivalvia</i> (larva)	-	64	86	91	36
Число станций	-	237	246	261	234

Примечание. ав - автохтонные виды, ар - арктические, сп - средиземноморские, П - пресноводные.

Средний (1) и Южный (2) Каспий											
февраль						август					
< 50 м		50-200 м		> 200 м		< 50 м		50-200 м		> 200 м	
1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
100	100	100	100	100	100	90	56	100	100	100	100
73	42	100	72	100	100	6	6	94	57	100	100
100	75	100	72	100	54	98	69	89	86	64	69
100	100	100	100	100	100	96	94	83	86	36	81
5	0	0	0	0	0	19	0	17	14	0	0
54	67	46	57	19	54	92	75	78	86	50	75
0	50	8	72	0	36	96	19	94	57	86	69
54	50	54	72	0	36	92	38	83	57	50	44
64	50	46	57	17	0	79	31	78	43	43	38
23	25	23	29	8	0	88	56	89	57	86	69
0	0	8	0	8	0	82	56	89	86	57	63
0	17	0	0	0	9	17	6	44	57	36	50
0	0	0	0	0	0	2	6	6	14	0	38
0	8	0	29	0	36	29	13	39	28	14	19
5	0	0	0	0	0	2	13	6	14	14	6
0	0	0	0	0	0	0	6	6	14	0	19
0	0	0	0	0	0	0	0	6	14	7	12
0	0	0	0	0	9	17	0	17	14	7	0
0	0	0	0	0	0	2	0	0	14	0	12
0	0	0	0	0	0	19	0	6	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	18	23	0	0	0	32	44	26	86	0	38
23	33	23	14	8	9	77	78	86	43	0	0
0	0	0	0	0	0	8	0	6	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	10	0	13	0	0	0
0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	4	0	33	0	7	6
0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	0	0
68	76	77	72	19	54	100	63	72	57	50	50
14	58	69	57	17	45	58	44	57	72	45	19
22	12	13	7	12	11	48	16	18	7	14	16

обитания — глубоководная часть моря, где соленость воды наиболее стабильна. Наряду с автохтонными видами имеются две группы вселенцев: арктические и средиземноморские. Представители арктической фауны копепода лимнокалянус и четыре вида планктонных мизид обитают в глубоководном районе. Летом они избегают высокой температуры и не поднимаются выше термоклина. Для средиземноморских видов характерна эвригалинность. Они обитают во всех районах Каспия, но значительные концентрации создают преимущественно в прибрежной области. Типичные представители этой группы *S. aquae-dulcis* и переселившийся в конце 50-х годов через Волго-Донской канал *P. polyphemoides*. Четвертая группа — пресноводные виды — представлена главным образом ветвистоусыми рачками и коловратками. Они обитают в мелководных опресненных районах, хотя многие из них переносят повышение солености до 6–8‰. Основной район их обитания — Северный Каспий. Таким образом, группы зоопланктона, выделенные по происхождению, различаются и по экологии.

Экологические комплексы зоопланктона были отмечены уже в первых исследованиях в Северном Каспии, где изменение солености определяет распределение организмов и их видовой состав. Были выделены комплексы пресноводных, солоноватоводных, морских и безразличных к величине солености организмов и определены пределы солености для отдельных видов (Чугунов, 1921; Лесников, Матвеева, 1959). В Среднем и Южном Каспии, где соленость достаточно стабильна, распределение организмов определяют другие факторы. А.Л. Бенинг (1938а) по зимним наблюдениям выделяет три большие области с характерными планктонными сообществами: 1) халистатическая, с глубинами более 200–300 м, 2) прибрежная — глубина менее 50 м, 3) зона кругового течения, которая занимает промежуточное положение. Структура кругового течения Каспия изменяется по сезонам и годам (Косарев, 1975), вследствие чего граница зон непостоянна. Е.Н. Куделина (1959) в основном по летним наблюдениям приходит к выводу, что зону кругового течения нельзя выделить как самостоятельную, так как здесь встречаются формы зоопланктона, свойственные двум смежным зонам.

В центральных халистатических областях Среднего и Южного Каспия, характеризующихся наиболее стабильным режимом солености, во все сезоны доминируют стеногалинные морские организмы — копеподы (2 вида эвритеморы, лимнокалянус) и мизиды. Оба вида эвритеморы полициклически и размножаются круглый год. Более теплолюбивая *E. minor* в Южном Каспии преобладает во все сезоны, а в Среднем — только летом. Холодолюбивая *E. grimmi* в массе развивается в Среднем Каспии зимой и практически не встречается в Южном. Представитель арктической фауны *L. grimaldii* моноциклически. Размножение его происходит зимой и развитие протекает на протяжении года. Летом у взрослых особей образуется жировая капля и наступает диапауза. По составу пищи А.Л. Бенинг (1938а, б) относит все три вида к фитофагам. По более поздним исследованиям в кишечниках эвритеморы зафиксированы водоросли в диапазоне 5–30 мкм, а у более крупного лимнокалянуса — до 60 мкм. Однако в том и другом случае преобладает *Euxyiaella cordata* (17–18 мкм), которая обычно доминирует в фитопланктоне. При недостатке основного корма лимнокалянус может потреблять и мелких копепод (Бондаренко, 1974).

Для обитателей халистатической зоны характерны суточные вертикальные миграции. Для эвритеморы они хорошо изучены в летне-осеннее время (Богоров, 1939; Куделина, 1952, 1958; Бадалов, 1965, 1966, 1967а, б; Линкер, 1972б). Ночью она концентрируется в слое над термоклином (25–0 м), а днем опускается в нижние слои. Летом граница ее распределения проходит на глубине около 200 м. Ниже количество эвритеморы резко сокращается, и у подавляющего числа особей наблюдаются следы разложения. По всей видимости, сюда попадают только мертвые рачки. В условиях интенсивной зимней вертикальной циркуляции вод суточные миграции эвритеморы продолжают, но нижняя граница ее обитания в дневное время в некоторых случаях опускается до 300 м. Суточные вертикальные миграции лимнокалянуса сходны с миграциями эвритеморы во все сезоны, кроме летнего (Бенинг, 1938а; Куделина, 1959). Е.Н. Куделина отмечает, что летом лимнокалянус встречается в более глубоких слоях, чем эвритемора. Днем взрослые особи концентрируются в слое 200–300 м, а разреженно встречаются до 600 м. Ночью в верхние слои мигрирует только часть самок и самцов. Копеподиты лимнокалянуса совершают правильные суточные миграции, но не поднимаются выше термоклина.

Характерными представителями мелководной области, где соленость и температура изменяются в широких пределах, являются калянипеда и гетерокопа. Калянипеда наиболее эвригалинная форма из всех каспийских рачкообразных. Она встречается, как в совершенно пресноводных предустьевых районах, так и в наиболее осолоненных заливах, где самок с яйцами находили при солености до 30‰, а молодь даже до 41‰ (Бенинг, 1937; Кузморская, 1940). Она размножается круглый год за исключением ледового периода в Северном Каспии. Кишечник калянипеды обычно заполнен коричневой массой с вкраплением створок эксувиеллы и ризосоления. В лабораторных условиях самки калянипеды из Азовского моря давали потомство при кормлении детритом, который они собирали со дна сосудов (Гуныко, Алдакимова, 1963). В то же время в опытах Е.Н. Куделиной (1950) калянипеда хорошо размножалась при кормлении водорослями или бактериями. Все это характеризует ее как эврифага с преобладанием в пище детрита.

Гетерокопа развивается в более узком диапазоне солености, чем калянипеда. В Азовском море максимальная ее биомасса получена при солености 2–3‰ (Яблонская, 1955). В Каспии эта придонная форма обитает главным образом в опресненных районах и в небольшом количестве в Среднем и Южном Каспии. Размножается гетерокопа в теплое время года. В Северном Каспии она не встречается в планктоне с ноября по апрель. В связи с этим А.П. Кузморская (1964) предположила, что гетерокопа может образовывать покоящиеся яйца подобно некоторым другим видам этого рода. В Среднем Каспии в феврале 1975 и 1976 гг. на разрезе Жилой—Куули были найдены в пробах единичные экземпляры гетерокопы, в том числе и младшие копеподиты. Возможно, в южных районах она подобно калянипеды может размножаться круглый год. Питание *Heterocope caspia* пока не изучено. Пресноводные представители этого рода (*H. appendiculata* и *H. kaliens*) способны отфильтровывать взвешенные частички, но преобладает у них активный захват подвижных объектов (Монаков, 1968; Монаков, Сорокин, 1971). На основании этого и учитывая придонный образ жизни

гетерокопы, ее можно отнести к эврифагам с преобладанием животной пищи.

Представители своеобразной группы каспийских полифемид обитают в основном в мелководных районах, хотя некоторые виды в массовом количестве встречаются в зоне кругового течения (*Podonevadne samptonux*, *P. angusta*), а церкопагисы и апагисы обитают только в халистатической зоне. Развитие их происходит в летний период. Зимой яйценосные самки встречаются только в самых южных районах моря (Бенинг, 1938а). Наиболее полно полифемиды представлены при солености 12–13‰, как и другие группы автохтонной каспийской фауны. В то же время имеются исключения. Наиболее эвригалинными среди каспийских полифемид являются *Podonevadne samptonux*. Форма *P. c. typica* встречается не только в море, но и в опресненных районах с соленостью 1,8–2,8‰ (Чугунов, 1921), а *P. c. kajdakensis* давала максимальную биомассу при солености 32,5‰ в заливах Комсомолец и Кайдак (Бенинг, 1937, 1940). В то же время три вида полифемид (*C. pengoi*, *P. trigona typica*, *C. maeoticus hircus*) являются обычными для Северного Каспия. Более того, массовое их развитие отмечено в Каховском водохранилище (Цеев, 1962; Мордухай-Болтовской, 1964). Таким образом, основная масса полифемид является морскими стеногалинными формами, среди которых имеются отдельные эвригалинные виды.

Мелкие полифемиды обитают в верхнем 5-метровом слое. Крупные формы в тихую погоду совершают суточные вертикальные миграции до глубины 50 м. При волнении в 3–4 балла рачки не поднимаются ночью в поверхностный слой (Ривьер, Мордухай-Болтовской, 1966; Ривьер, 1968). Питание каспийских полифемид изучено слабо. По строению конечностей они не способны к фильтрации и должны быть хватателями, преимущественно хищниками. Особенно четко это выражено у церкопагисов и апагисов с их мощными хватательными конечностями и огромным глазом. Поскольку полифемиды высасывают содержимое своих жертв, то их кишечники обычно заполнены аморфной массой разной окраски, по виду которой трудно установить состав пищи. При быстрой фиксации материала И.К. Ривьер (1968) удалось учесть жертвы, схваченные *E. apouux*. Среди них оказались копепоиды эвритеморы (50%), полифемиды (28%), науплиусы копепод (22%). Молодь эвадны захватывала коловраток, инфузорий и науплиусов. Пища мелких видов состояла из коловраток, зеленых водорослей и инфузорий. По всей видимости, всех каспийских полифемид можно отнести к хищникам, хотя для некоторых может быть характерно смешанное питание.

Большую группу обитателей мелководий образуют пресноводные по происхождению ветвистоусые и коловратки. Массовое их развитие наблюдается летом в распресненных водах Северного Каспия. Ветвистоусые обычно не выходят за пределы изогалины 5–6‰. Коловратки могут выдерживать соленость до 9–13‰ и встречаются вплоть до границы со Средним Каспием, но значительных концентраций здесь не создают. Всех коловраток по аналогии с видами, обитающими в пресноводных водоемах, можно отнести к фитофагам, за исключением хищной аспланхны. Ветвистоусые мойна, босмина, диафанозома и дафния по строению фильтрационного аппарата являются тонкими фильтраторами и питаются

фитопланктоном. Алона, обитатель дна, потребляет, по всей видимости, детрит. Хидорус распространен в основном в зарослях макрофитов, он способен фильтровать и захватывать частицы с поверхности растений.

Для летнего планктона мелководий характерно также присутствие временных планктеров — личинок бентосных организмов. Массовыми формами являются личинки моллюсков и баянусов.

Область кругового течения по составу населения является переходной от мелководий к халистазе. По биомассе здесь доминирует эвритемора. Однако можно выделить ряд форм, которые создают в этой области наиболее высокие по сравнению с другими районами концентрации. Это обитающие в поверхностных слоях коловратки рода *Synchaeta* (*S. stylata*, *S. vorax*, *S. cecilia*) и копепода *Halicyclops sarsi*. Два первых вида سخت трудно различать в фиксированных формалином пробах. При просмотре живого материала непосредственно в море было установлено, что *S. stylata* лучше переносит опреснение и доминирует летом в Северном Каспии. *S. vorax* распространена здесь круглый год, но летом оттесняется пресными водами в его южные районы (Лесников, Матвеев, 1959). В Среднем и Южном Каспии, вероятно, распространены оба вида. Более мелкая *S. cecilia* в большом количестве встречалась в осолоненных заливах, где максимальная ее биомасса была при солености 36‰ (Бенинг, 1937, 1940). Эвритопный и эвригалинный галициклопс в значительном количестве встречается во всех районах моря круглый год с максимумом в осеннее время. Судя по ограниченным материалам, в Северном Каспии зимой он представлен только взрослыми формами и, вероятно, не размножается (Кусморская, 1964), южнее самки с яйцами и младшие копепоиды встречаются круглый год. По аналогии с другими видами циклопов (Монаков, 1976), можно отнести галициклопса к хищникам. В силу своего маленького размера (0,34–0,37 мм) он потребляет, вероятно, простейших и коловраток.

Разумируя изложенное, отметим основные различия экологических комплексов зоопланктона. В халистатической области обитают морские виды автохтонного и арктического происхождения, совершающие вертикальные миграции до глубины 200–400 м. Для области кругового течения характерны поверхностные виды, мигрирующие в пределах 50 м. Здесь также доминируют автохтонные, стеногалинные виды, но есть и эвригалинные, которые широко распространяются и в другие зоны. В разных районах мелководной прибрежной области доминируют, как эвригалинные представители средиземноморской и пресноводной фауны, так и автохтонные формы.

Трофическая структура каспийского планктона еще плохо изучена и требует дальнейшего уточнения. По предварительным данным, в мелководных районах преобладают фитофаги, в зоне кругового течения увеличивается роль хищников, а на мелководьях наряду с фитофагами и хищниками появляются также детритофаги. Интересно отметить, что среди планктеров пока не обнаружены потребители диатомовой водоросли ривсоления, которая развивается в Каспии с 1935 г. в массовом количестве. Она утилизируется только в виде детрита.

Многолетние изменения состава зоопланктона Каспия за период его исследования можно выявить по имеющимся спискам организмов

Таблица 36
Количество видов зоопланктона в разные периоды исследования
Каспийского моря

Группа организмов	Средний и Южный Каспий		Северный Каспий									
	1939–1954* гг.	1973–1976 гг.	1913–1914** гг.				все-го	1974–1978 гг.				
			все-го	в том числе				в том числе	П	М	Эв	?
				П	М	Эв						
Protozoa	3	8	20	17	3	—	10	7	1	—	2	
Rotatoria	4	21	43	33	5	5	40	33	2	—	5	
Cladocera	16	24	25	13	8	4	31	16	14	—	1	
Copepoda	6	10	20	11	3	6	14	5	3	5	1	
Всего	29	63	108	74	19	15	95	61	20	5	9	

* по: Куделина, 1959; ** по: Чугунов, 1921.

Примечание. П – пресноводные; М – морские; Эв – эвригалинные; ? – экология неясна

(табл. 36). В средней и южной частях моря видовой состав и количество видов не претерпели существенных изменений. Средиземноморский комплекс организмов пополнился двумя видами, обычными для планктона Азовского моря – это *Podon polyphemoides*, который отмечается в планктоне Каспия с 50-х годов, и *Acartia clausi*, обнаруженная в последние годы. В остальных случаях количество видов увеличилось за счет пресноводных форм, встреченных на границе с Северным Каспием, и отдельных редких видов. В Северном Каспии, несмотря на существенное увеличение солености, также не обнаружено заметных изменений видового состава планктона. Наблюдается только некоторое увеличение количества видов морских ветвистоусых. Уменьшение количества видов протейских в современных условиях связано с изменением методики их определения. Кроме того, в настоящее время не определяются виды *Cyclopoidea* и *Haracticoida*, что отразилось на уменьшении видов пресноводных *Copepoda*. В остальных случаях расхождение в количестве видов в разные периоды было только за счет редких форм.

В Северном Каспии в гораздо большей степени прослеживаются изменения широты распространения отдельных видов, показателем которых может служить частота встречаемости на стандартных станциях. Сравнение проводили для августа 1951 и 1976 гг. по станциям глубиной до 5 м (табл. 37), так как расположение более глубоководных станций не совпадало для рассматриваемых лет.

Среди копепоид значительно уменьшилась частота встречаемости гетерокопы в результате почти полного ее исчезновения из восточных районов. В то же время более эвригалинные калинипеда и галициклоп распростра-

Таблица 37
Изменение частоты встречаемости зоопланктона
в мелководных районах Северного Каспия, %

Вид	1951 г.	1976 г.	Вид	1951 г.	1976 г.
Copepoda			Rotatoria		
<i>Halicyclops sarsi</i>	84	80	<i>Synchaeta cecilia</i>	0	31
<i>Calanipeda aquae-dulcis</i>	78	89	<i>S. stylata, S. vorax</i>	66	82
<i>Heterocope caspia</i>	48	32	<i>Aplanchna priodonta</i>	49	36
Cladocera			<i>Brachionus diversicornis</i>	49	55
<i>Polyphemus exiguus</i>	0	11	<i>B. quadridentatus quadridentatus</i>	21	17
<i>Podonevadne trigona</i>	55	56	<i>Keratella tropica</i>	87	62
<i>P. camptonyx</i>	21	38	<i>Filinia limnetica</i>	42	25
<i>Cornigerius maeoticus</i>	13	12	<i>Polyarthra vulgaris</i>	45	20
<i>hircus</i>			Число станций	67	93
<i>Bosmina longirostris</i>	15	41			
<i>Moina rectirostris</i>	22	30			
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	24	17			
<i>Chydorus sphaericus</i>	12	20			
<i>Alona rectangularis</i>	22	24			

нены так же широко, как и раньше. Перестали встречаться на востоке также коловратки *Keratella*, *Filinia* и *Polyarthra*, что, по-видимому, связано с ухудшением там трофических условий. Существенно увеличилась частота встречаемости в восточных районах морских эвригалинных коловраток, характерно появление солелюбивой *S. cecilia*, которая раньше практически сюда не проникала. Среди ветвистоусых также увеличилась частота встречаемости морских форм. Хотя распространение эвригалинной *P. trigona* практически не изменилось, но в большей степени стали проникать в Северный Каспий некоторые формы *P. camptonyx*. Особенно показательно появление типичного морского вида *P. exiguus*. В то же время мало изменились ареалы видов, массовое развитие которых всегда приурочено к зоне смешения морских и пресных вод (*Brachionus*, *Moina*, *Diaphanosoma*). Исключением является *Bosmina*, частота встречаемости которой в современных условиях увеличилась.

Сезонные изменения планктона Северного Каспия определяются двумя основными факторами – температурой и соленостью, которые в этой мелководной части моря подвержены наибольшим изменениям на протяжении вегетационного периода и в годы разной водности (табл. 38).

Весной после расплытия льда и до начала поступления в море паводковых вод в планктоне доминируют эвригалинные и морские копепоиды. Эвригалинные калинипеда и галициклоп, определяющие биомассу этой группы, зимуют подо льдом и начинают размножаться в апреле. После завершения первого цикла размножения их биомасса уменьшается, что наблюдалось в восточных районах в 1976 г.

Морские организмы глубоко проникают в Северный Каспий до начала паводка с водами из Среднего Каспия. Среди них доминирует эвритемора,

Таблица 38
Сезонные изменения биомассы организмов зоопланктона различных экологических комплексов в Северном Каспии, мг/м³

Показатель	Апрель		Июнь		Август		Октябрь	
	1974 г.	1976 г.						
Западная половина								
Комплекс пресноводный	35,8	18,0	136,4	132,5	149,3	430,4	35,5	14,4
морской	34,3	18,3	38,5	35,5	67,9	59,4	26,5	14,7
эвригалинный	58,3	46,0	54,3	110,3	30,9	73,2	241,0	308,2
Прочие*	36,0	183,3	24,3	66,5	36,4	52,9	12,4	5,5
Всего	164,4	265,6	253,5	344,8	284,5	615,9	315,4	342,8
Соленость, ‰	10,4	11,0	8,4	10,0	9,7	10,0	9,7	11,5
Восточная половина								
Комплекс пресноводный	10,6	1,3	4,3	3,6	73,7	18,6	24,1	1,6
морской	1,4	0,9	4,2	10,5	25,2	22,8	8,3	3,0
эвригалинный	148,9	21,7	5,3	7,7	51,9	75,1	215,1	230,7
Прочие*	130,6	38,8	2,8	9,0	13,8	56,9	1,1	0,7
Всего	291,5	62,7	16,6	30,8	164,6	173,4	248,6	236,0
Соленость, ‰	5,7	9,0	3,8	9,4	5,4	9,2	6,2	10,4
Сток р. Волги, км ³	19,3	10,9	49,0	20,8	15,5	13,0	12,1	15,4

* Более 90% группы "прочие" составляют личинки моллюсков, которые при обработке проб не разделяются по видам и относятся к пресноводным и морским формам.

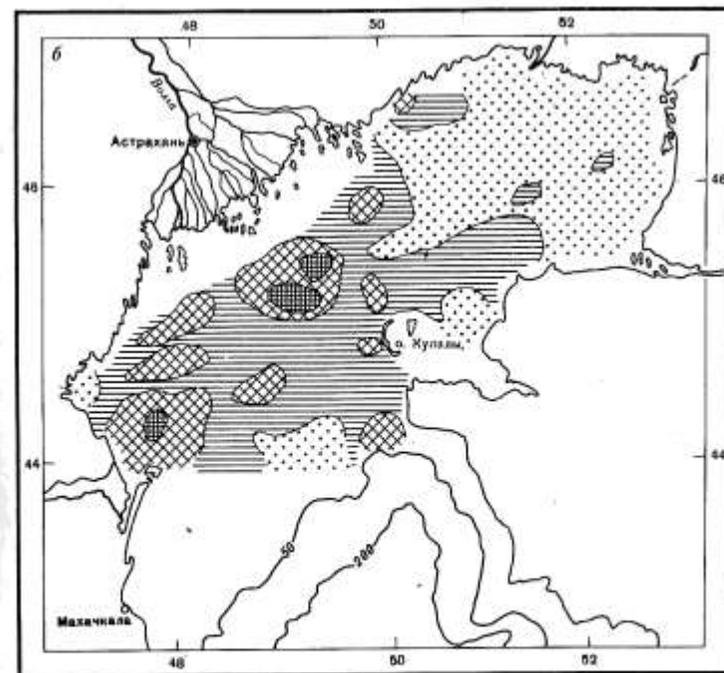
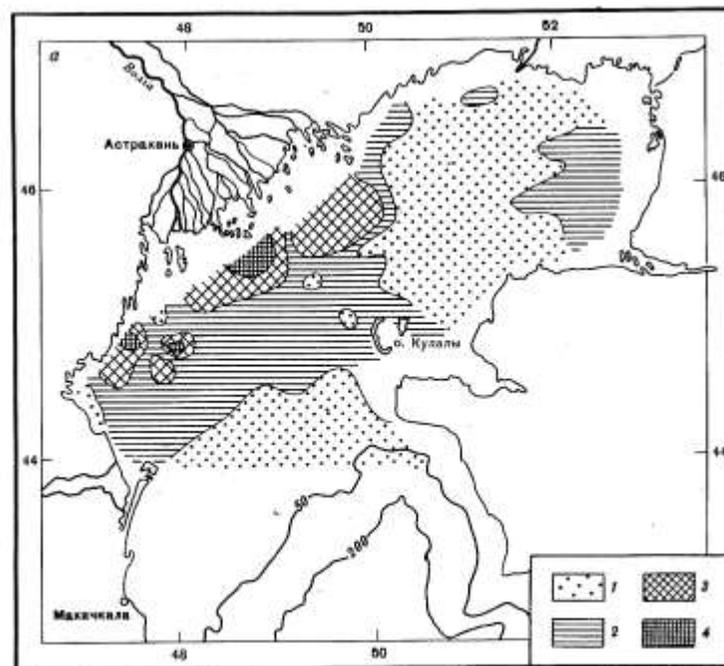
которая, однако, не создает значительной биомассы. В опресненных районах в апреле размножается моллюск *Nuravis vitrea* (Гальперина, 1976). Нерест его происходит в сжатые сроки, и поэтому одновременно наблюдается большое количество личинок. Концентрация личинок моллюсков может существенно изменяться в зависимости от характера весны и сроков весенней сьемки и определяет биомассу группы "прочие".

В мае с повышением температуры воды в Северном Каспии начинают развиваться пресноводные ветвистоусые и коловратки, достигающие максимальной биомассы в августе. Наряду с мелкими фитофагами развивается крупная хищная аспланхна. Эти группы определяют существенные различия биомассы планктона за рассматриваемые годы. Если в августе 1974 г. средняя биомасса организмов пресноводного комплекса для западной части Северного Каспия составила 149 мг/м³, то в 1976 г. их биомасса значительно превосходила эти значения (430 мг/м³).

В октябре доминирующее положение в планктоне опять занимают эвригалинные колепеды — калянипеда и галициклоис, у которых в это время преобладают взрослые формы.

Распределение биомассы планктона в Северном Каспии также претерпевает сезонные изменения (рис. 12). В апреле на фоне довольно равномерного

Рис. 12. Распределение биомассы зоопланктона (мг/м³) Северного Каспия
а — апрель 1976 г., б — июнь 1976 г., в — август 1976 г., г — октябрь 1976 г., 1 — меньше 50; 2 — 50—250; 3 — 250—1000; 4 — более 1000



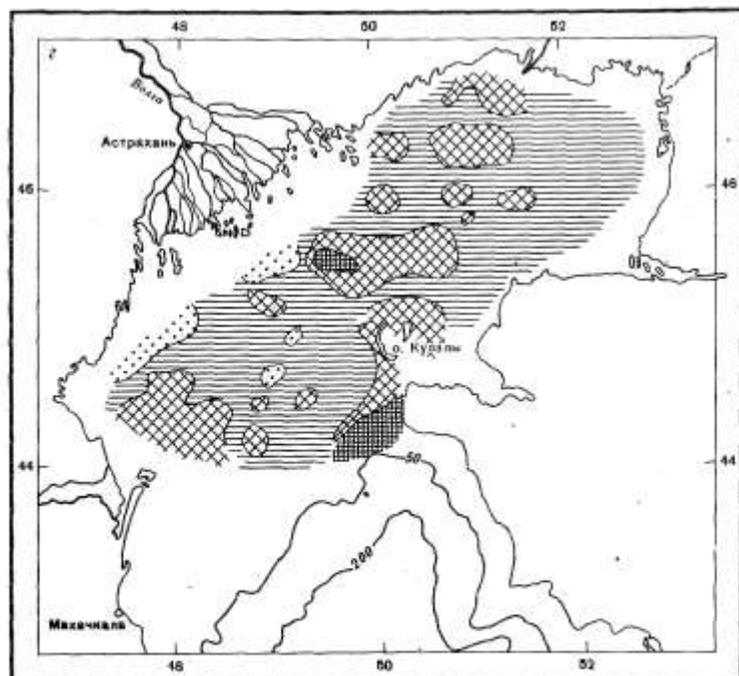
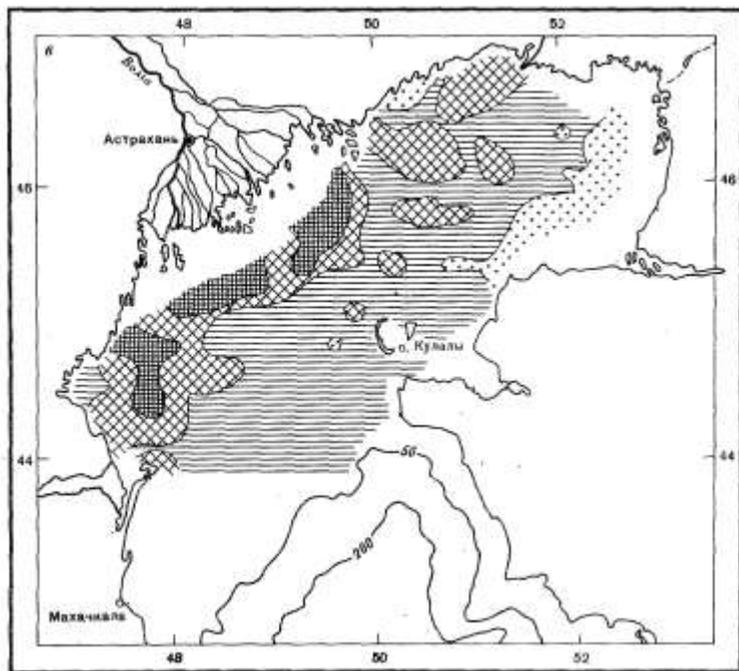


Рис. 12. (окончание)

го распределения эвригалинных копепод значительные концентрации в предустьевых районах Волги и Урала создают личинки моллюсков. В июне в западной половине Северного Каспия появляются пятна повышенной концентрации пресноводных ветвистоусых и коловраток, развитие которых в восточных районах запаздывает. В августе распределение пресноводных организмов определяется характером паводка. В маловодном 1976 г. область их повышенной биомассы простирается сплошной полосой вдоль волжского предустьевого взморья. В восточные районы волжские воды в этом году практически не попадали, и пресноводные организмы развивались только около устья Урала. В 1974 г., когда объем половодья был в два раза больше, пятна повышенной концентрации этих организмов сдвинуты на восток. Плотные скопления эвригалинных копепод летом наблюдаются на границе со Средним Каспием в юго-западном и юго-восточном районах. В октябре эти пятна сохраняются, хотя основная масса калянипеды и галициклопса распространены по всей акватории Северного Каспия. Таким образом, в западной части Северного Каспия максимальная биомасса наблюдается летом при доминировании организмов пресноводного комплекса. На востоке в маловодных условиях эта группа развивается слабо, и максимальная биомасса в этом районе отмечается осенью за счет эвригалинных копепод.

Сезонные изменения биомассы планктона в Среднем и Южном Каспии определяются метеорологическими условиями зимы. В феврале 1976 г. были получены очень низкие значения биомассы (табл. 39). В центре обследованной части Среднего Каспия и в восточной Южного она не превышает 5 г/м^2 . Более высокие значения ($5-10 \text{ г/м}^2$) располагаются узкой полосой вдоль западного берега средней части моря и занимают центральную и западную области Южного Каспия (рис. 13). Такие низкие значения не характерны для Среднего Каспия и связаны с особенностями зимы 1976 г., когда при декабрьском переохлаждении поверхностных вод был нарушен ход размножения лимнокалянуса и эвритеморы. В мягкую зиму 1975 г. биомасса планктона в Среднем Каспии была примерно на порядок выше, чем в 1976 г. Вся центральную часть моря занимали значения более 25 г/м^2 , с максимумом 79 г/м^2 . По направлению на юг биомасса снижается и разница между рассматриваемыми годами нивелируется на разрезе Куринский—Огурчинский (рис. 13, б, см. табл. 39). Для зимы характерно распространение эвритеморы во всех областях и доминирование лимнокалянуса в центральной области.

В апреле 1976 г. количество планктона резко увеличивается. Наиболее высокие концентрации ($25-50 \text{ г/м}^2$) отмечены в центральном районе Среднего Каспия, особенно в его северной и восточной частях (рис. 13, в). В юго-западной половине преобладает биомасса $10-25 \text{ г/м}^2$, распространяющаяся и на центральную часть Южного Каспия. В средней части моря наиболее бедные восточные мелководья, в южной части — западные, около о-ва Куринский Камень. Основную биомассу так же, как и зимой, дают эвритемора и лимнокалянус, которые более широко распространены по акватории Среднего Каспия и сосредоточены в глубоководной зоне Южного (см. табл. 39). В прибрежье южной части моря весной начинают развиваться полифемиды.

В августе наблюдается снижение биомассы зоопланктона в северной

Таблица 39
Сезонные изменения биомассы зоопланктона в Каспийском море, г/м³

Группы зоопланктона	Западная часть		Центральная часть	Восточная часть	
	Область глубин, м				
	до 50	50-200	более 200	200-50	до 50
1	2	3	4	5	6
Средний Каспий					
Зима (февраль) 1975 г.					
Eurytemora	4,95	14,23	9,84	11,32	2,63
Limnocalanus	0,19	1,79	26,41	2,61	0,29
Calanipeda	0,32	0,31	0,18	0,71	0,52
Halicyclops	0,11	0,23	0,10	0,46	0,29
Cladocera	0,03	0,02	0,02	0,09	0,07
Varia	0,02	0,03	0,00	0,04	0,04
Всего	5,62	16,61	36,55	15,23	3,84
Зима (февраль) 1976 г.					
Eurytemora	3,08	1,74	1,48	1,28	1,70
Limnocalanus	0,01	0,04	1,85	0,04	0,01
Calanipeda	2,29	0,39	0,03	0,14	0,51
Halicyclops	0,03	0,14	0,26	0,16	0,16
Cladocera	0,00	0,05	0,00	0,06	0,09
Varia	0,05	0,02	0,01	0,08	0,00
Всего	5,46	2,38	3,63	1,76	2,47
Весна (апрель) 1976 г.					
Eurytemora	7,55	9,37	8,98	5,75	0,70
Limnocalanus	1,01	12,17	9,84	9,23	0,19
Calanipeda	0,74	0,10	0,05	0,12	0,03
Halicyclops	0,18	0,16	0,06	0,28	0,07
Cladocera	0,00	0,01	0,01	0,01	0,02
Varia	0,00	0,16	0,00	0,10	0,18
Всего	9,48	21,97	18,94	15,49	1,19
Лето (август) 1976 г.					
Eurytemora	1,37	7,59	11,88	6,47	0,54
Limnocalanus	0,01	1,10	9,21	1,22	0,01
Calanipeda	0,28	0,05	0,03	0,02	0,38
Halicyclops	0,04	0,01	0,00	0,01	0,02
Cladocera	0,94	0,31	0,22	1,27	1,06
Varia	0,61	0,18	0,04	0,22	0,11
Всего	3,25	9,24	21,38	9,21	2,12
Осень (ноябрь) 1976 г.					
Eurytemora	1,25	2,47	3,42	9,40	1,23
Limnocalanus	0,00	0,02	7,44	0,00	0,00
Calanipeda	0,65	2,27	0,29	0,54	1,36
Halicyclops	0,26	0,56	0,08	0,54	0,54
Cladocera	0,04	0,03	0,01	0,03	0,11

Таблица 39 (окончание)

1	2	3	4	5	6
Осень (ноябрь) 1976 г.					
Varia	0,21	0,16	0,05	0,07	0,20
Всего	2,41	5,51	11,29	10,58	3,44
Южный Каспий					
Зима (февраль) 1975 г.					
Eurytemora	1,25	7,16	16,49	2,37	0,30
Limnocalanus	0,09	0,17	1,11	0,26	0,00
Calanipeda	0,34	0,24	0,36	0,26	0,32
Halicyclops	0,16	0,37	0,43	0,55	0,47
Cladocera	0,14	0,01	0,01	0,08	0,23
Varia	0,03	0,01	0,01	0,03	0,19
Всего	2,01	7,96	18,41	3,55	1,51
Зима (февраль) 1976 г.					
Eurytemora	4,20	-	7,98	4,32	1,21
Limnocalanus	0,00	-	0,52	0,00	0,00
Calanipeda	5,75	-	0,67	0,60	3,51
Halicyclops	0,09	-	0,02	0,21	0,06
Cladocera	0,04	-	0,04	0,06	0,04
Varia	0,12	-	0,03	0,05	0,09
Всего	10,20	-	9,26	5,24	4,91
Весна (апрель) 1976 г.					
Eurytemora	0,06	0,48	15,49	2,90	0,28
Limnocalanus	0,00	0,00	6,84	0,00	0,00
Calanipeda	0,01	0,01	0,09	0,84	1,33
Halicyclops	0,04	0,06	0,05	0,61	0,32
Cladocera	0,08	0,05	0,02	0,05	0,01
Varia	0,37	0,31	0,23	1,80	0,68
Всего	0,56	0,91	22,72	6,20	2,62
Лето (август) 1976 г.					
Eurytemora	0,00	0,90	3,26	2,02	0,00
Limnocalanus	0,00	0,01	1,23	0,04	0,00
Calanipeda	0,08	0,76	0,08	0,01	0,08
Halicyclops	0,01	0,01	0,01	0,00	0,00
Cladocera	0,29	0,58	0,20	0,28	0,23
Varia	0,10	0,14	0,00	0,00	0,06
Всего	0,48	2,40	4,78	2,35	0,37

Примечание. В группу Varia входят главным образом личинки донных беспозвоночных, а в Южном Каспии также науплиусы *Sorerosa*.

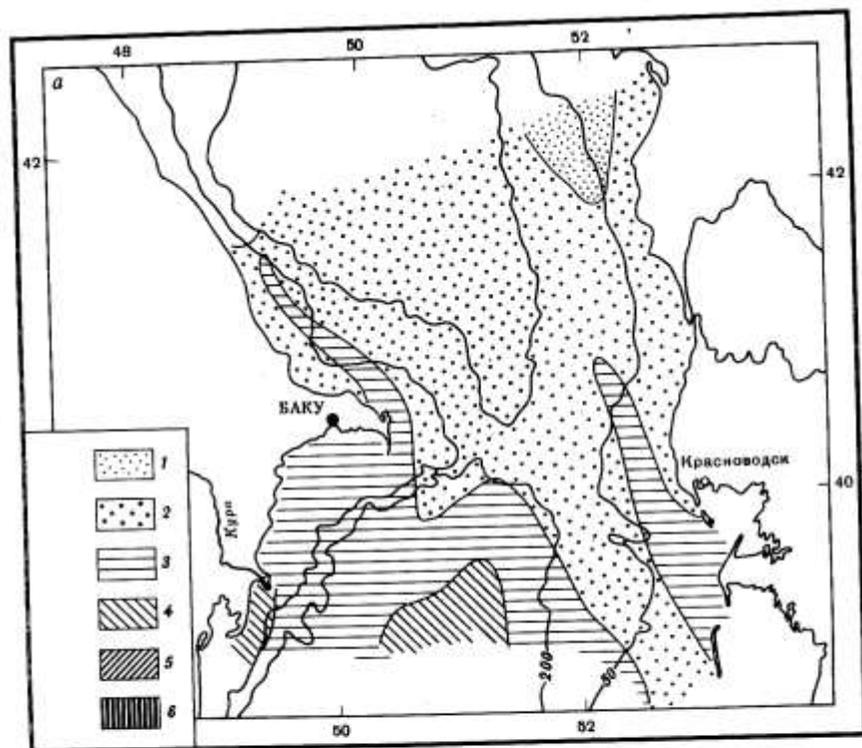


Рис. 13. Распределение биомассы зоопланктона ($\text{г}/\text{м}^2$) Среднего и Южного Каспия
 а — февраль 1976 г., б — февраль 1975 г.; в — апрель 1976 г., г — август 1976 г.,
 д — ноябрь 1976 г. 1 — менее 1; 2 — 1–5; 3 — 5–10; 4 — 10–25; 5 — 25–50; 6 —
 более 50

половине средней части моря и в Южном Каспии (рис. 13, г). В Среднем Каспии на фоне большого центрального пятна с концентрацией $10\text{--}25 \text{ г}/\text{м}^2$ наблюдаются отдельные пятна более низкой и более высокой биомассы, положение которых совпадает с вихревыми потоками разных направлений, выявленными гидрологами по материалам этой съемки. В прибрежных районах максимального развития достигают полифемиды и личинки донных животных, составляющие здесь около половины всей биомассы.

Осенью количество зоопланктона снижается по всему морю (рис. 13, д). Особенно резко уменьшается биомасса эвритеморы в халистатической области и полифемид в прибрежных районах. Исключение составляет лишь восточное мелководье где возрастает биомасса калянипеда (см. табл. 39).

Картина распределения зоопланктона и величины биомассы весной, летом и осенью 1976 г. согласуется с данными 1974–1975 гг. и типична для данного периода. При нормальном развитии зоопланктона зимой не наблюдается резких сезонных изменений его биомассы. В глубоководной части Среднего Каспия отмечаются два ее максимума: в апреле за счет лимнокалянуса и в августе за счет эвритеморы. В мелководных районах максимум развития ветвистоусых рачков и временных планктонов наблюдается летом, а калянипеда — осенью. В Южном Каспии развитие всех организмов происходит в более ранние сроки.

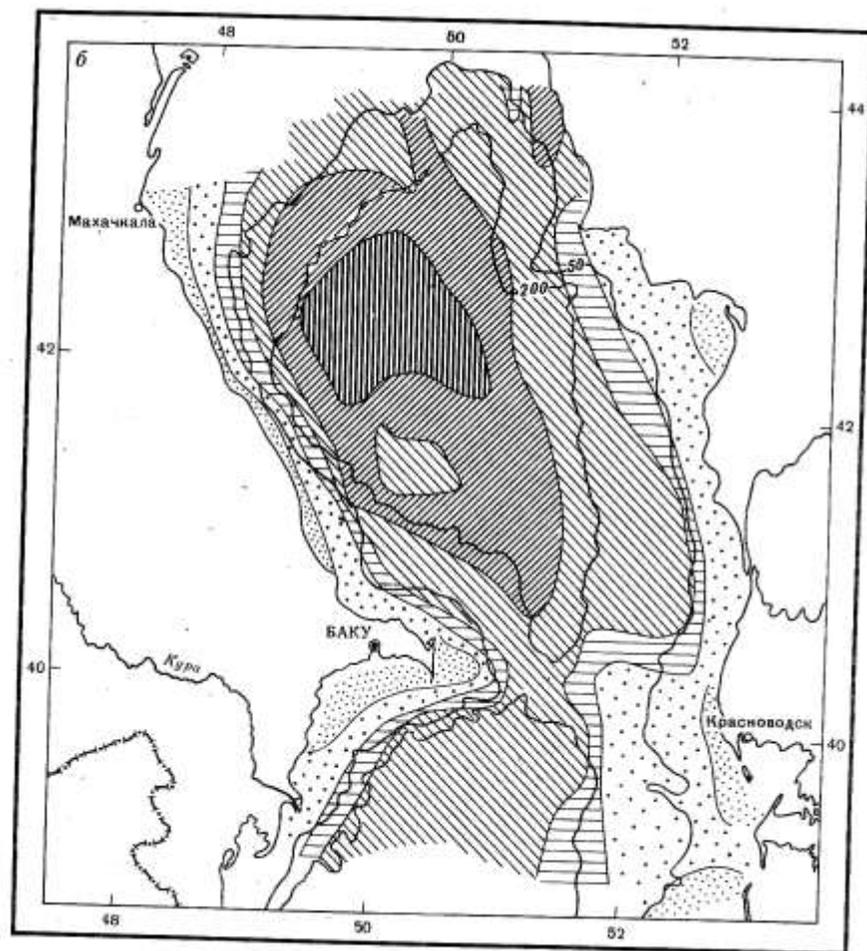


Рис. 13. (продолжение)

Зоопланктон у южного побережья Каспия впервые был исследован летом 1978 г. Материал собирали в дневное время тотальными ловами сети Джеди до глубины 100 м. При этом на глубоководных станциях в пробы попадала лишь небольшая часть зоопланктона, так как основная его масса находилась в это время ниже облавливаемого слоя. Состав зоопланктона не отличался от северной части Южного Каспия. На мелководных станциях преобладали калянипеда, личинки моллюсков и ветвистоусые рачки, среди которых доминировал *Podon polyphemoides*. На глубоководных станциях основную биомассу создавала эвритемора. Лимнокалянус встречался в пробах единично. Биомасса зоопланктона на мелководных станциях района от разреза Куринской–Огурчинский до южного побережья обнаруживает тенденцию снижения с севера на юг от $2,6 \text{ г}/\text{м}^2$ (1,2–4,1) до $1,5 \text{ г}/\text{м}^2$ (0,5–2,7). На глубоководных станциях биомасса эвритеморы днем в слое 100–0 м изменялась на разрезе Куринский–Огурчинский в

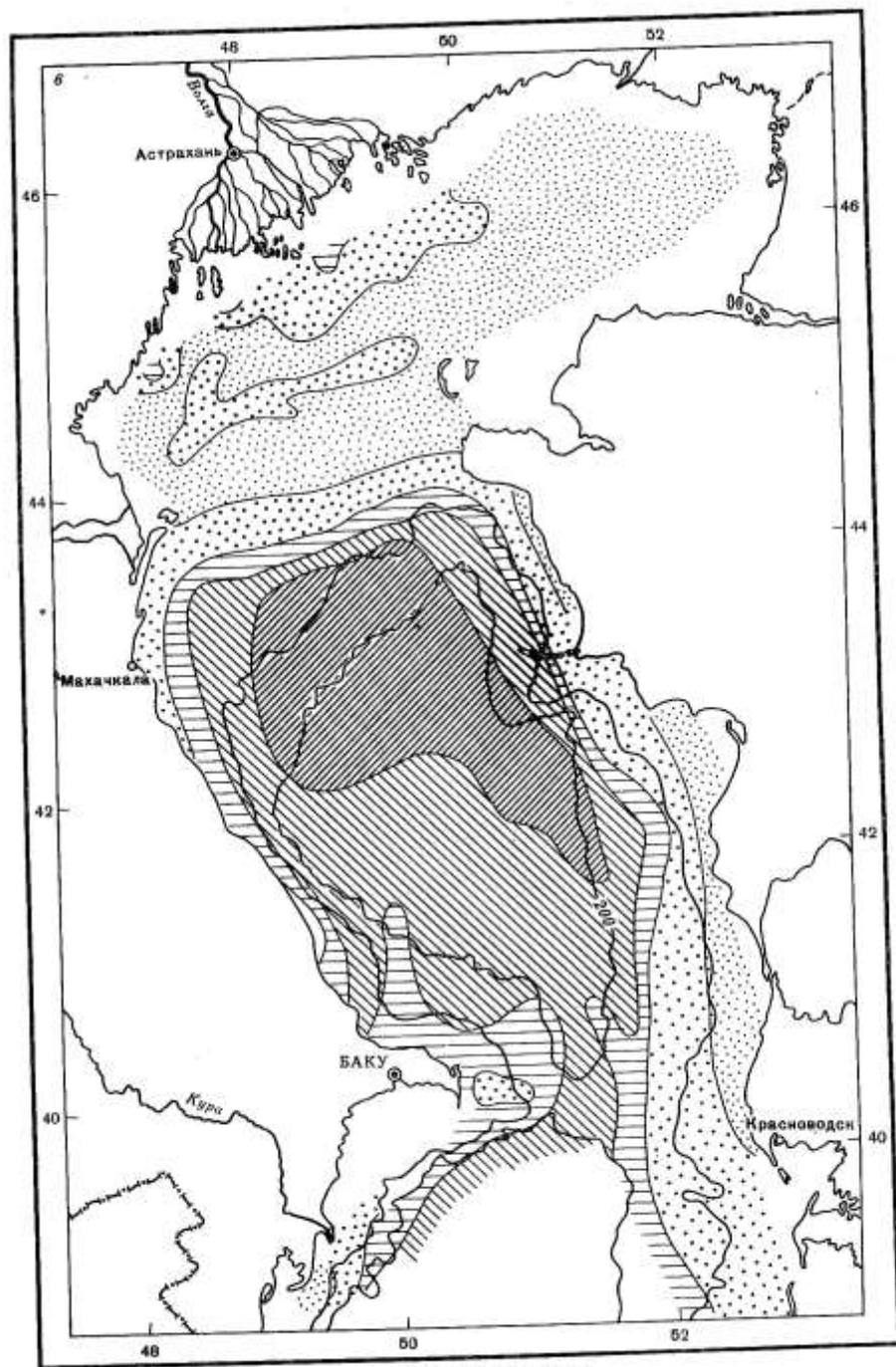


Рис. 13. (продолжение)

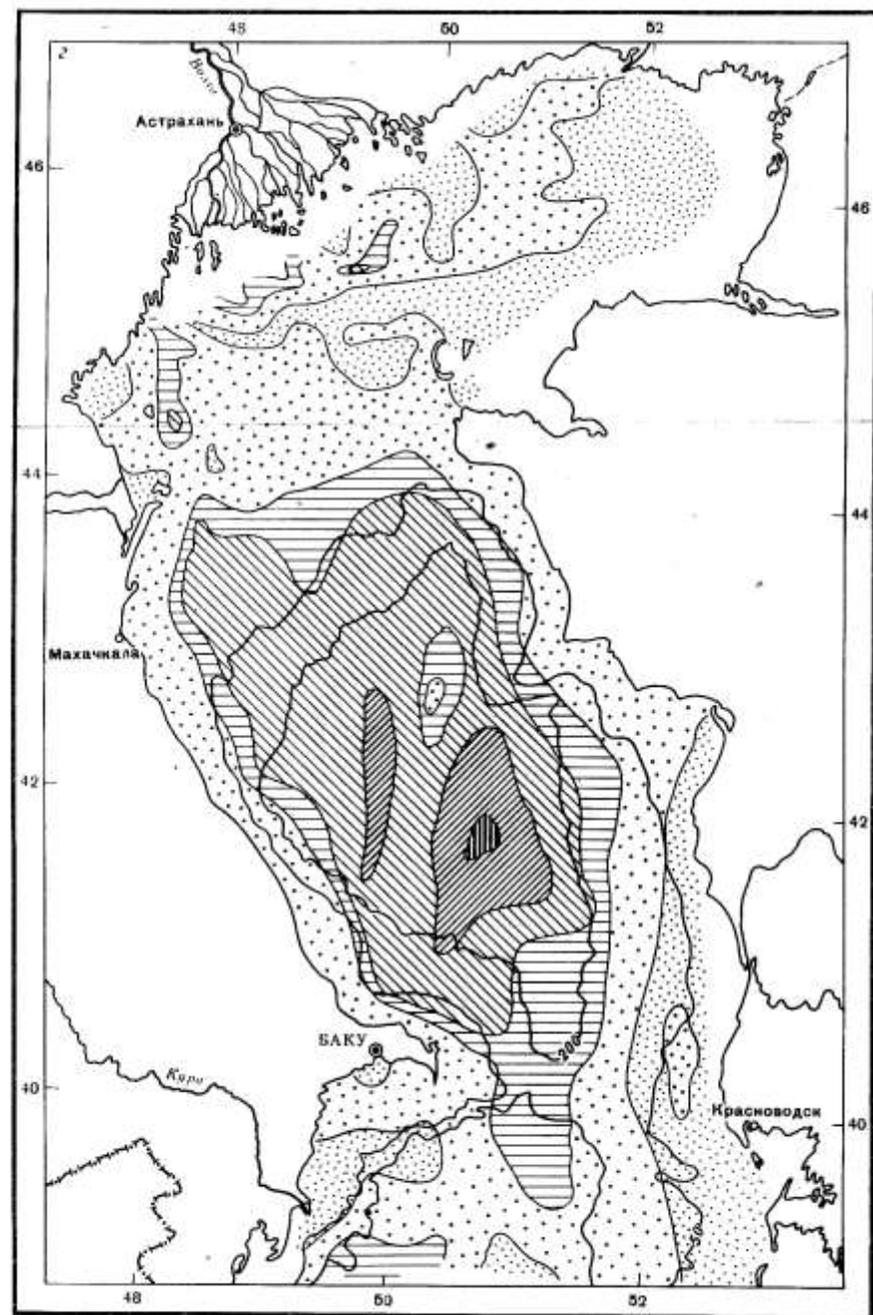


Рис. 13. (продолжение)

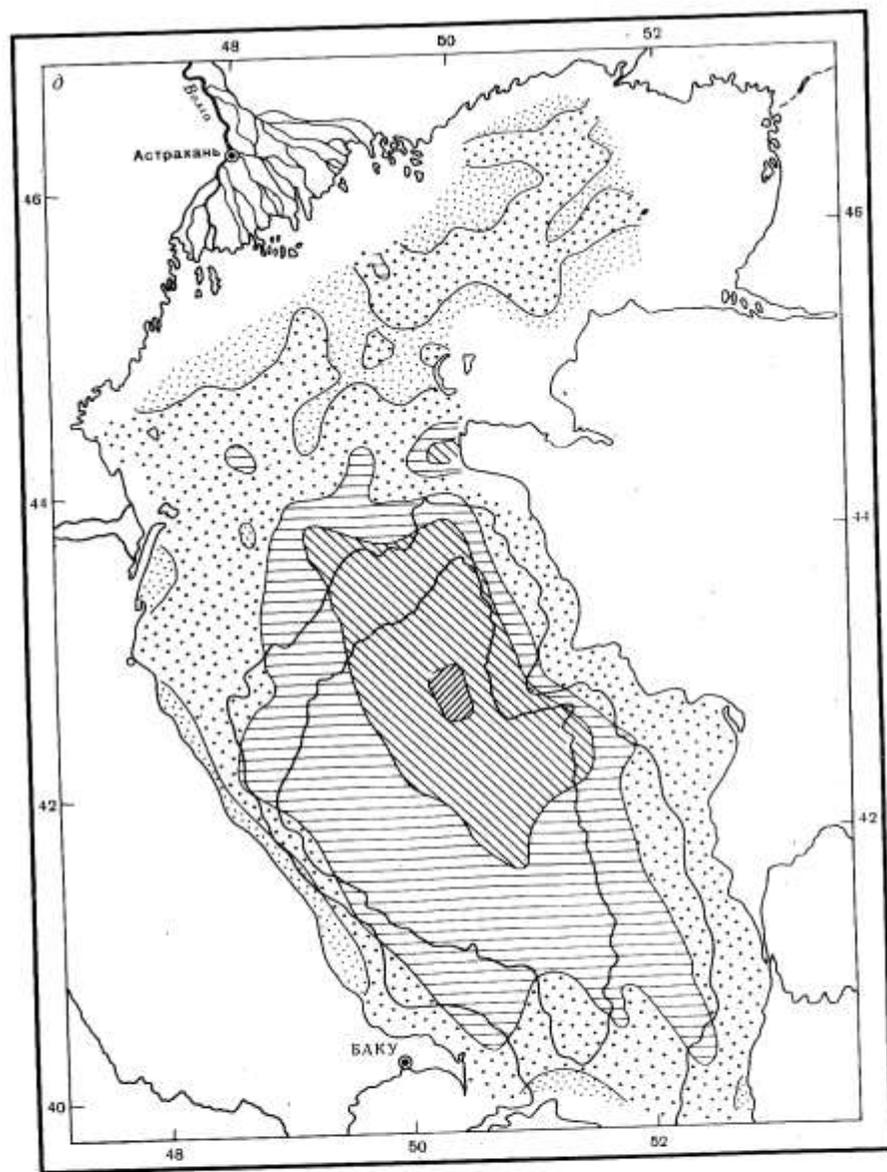


Рис. 13. (окончание)

пределах 0,3–1,2 г/м², а у южного побережья Каспия от 0,2 до 2,4 г/м². Таким образом, порядок величин биомассы эвритеморы в глубоководной зоне центрального и южного района Южного Каспия совпадает.

В северо-западной части Южного Каспия проведены подробные сезонные наблюдения в 1976 и 1977 гг. (174 пробы). Данные этих лет объединены, поскольку в современных условиях межгодовые колебания биомассы в южной части моря незначительны. Относительно мелководный Апшерон-

Таблица 40
Сезонные изменения биомассы зоопланктона
в северо-западном районе Южного Каспия, г/м²

Разрезы от пунктов	Год, месяц	10 м	25 м	50 м	100 м
пос. Шихово	III 1977	0,4	1,2	11,3	7,8
	VII 1977	0,6	5,8	4,8	9,1
	VIII 1976	1,0	7,0	1,6	0,7
пос. Алят	III 1977	0,5	3,1	4,9	10,1
	VII 1977	1,0	3,4	2,9	5,2
	VIII 1976	6,9	1,2	—	0,4
пос. Бяндован	III 1977	2,3	0,1	5,2	17,9
	VII 1977	0,9	2,6	1,0	1,6
	VIII 1976	0,7	0,1	0,3	2,4
пос. Усть-Кура	III 1977	0,5	0,8	0,7	—
	VII 1977	0,9	2,3	2,6	5,6
	VIII 1976	0,6	0,9	0,3	—

ско-Куринский район характеризуется наличием локальных круговоротов, которые обуславливают его высокую продуктивность. Во все сезоны здесь преобладает эвритемора. Летом на мелководье развиваются ветвистые рачки, среди которых в последнее время доминирует средиземноморский вселенец *P. polyphemoides*. Калянипеда, галициклопс, личинки баянуса и моллюсков не играют существенной роли в этом районе. Общая биомасса зоопланктона от марта к августу возрастает на мелководных станциях главным образом за счет ветвистых, а на глубине 50 и 100 м снижается за счет уменьшения количества эвритеморы (табл. 40). Тенденция увеличения биомассы на мелководных станциях от весны к лету (апрель–август) и одновременное ее снижение на глубине 50 и 100 м прослеживается также для западного побережья Среднего Каспия (Бадалов, 1968).

В северо-западном районе Южного Каспия было проведено также исследование биохимического состава планктона (табл. 41). Методика проведения анализов и расчета калорийности приводится в работе Гаджиевой (1978). Средняя по станциям калорийность сухого вещества планктона изменялась в пределах 3,96–6,00 ккал/г, что соответствует 5,77–6,61 ккал/г беззольного вещества. Величина калорийности определяется, главным образом, относительным содержанием золы и жира. Специальные исследования показали, что наиболее высокое содержание жира получено в пробах взрослой эвритеморы (21,6–27,1%) и ветвистых (17,0–20,5%), минимальное – в пробах ризосоления (2,7%). Содержание золы в сухом веществе наиболее высокое было в пробах ризосоления (69,0%), личинок баянуса, краба и моллюсков (42,2, 31,1 и 29,1% соответственно). Минимальная зольность получена в пробах, где преобладали ветвистые (12,5%) и эвритемора (8,3%). Таким образом, содержание жира и золы у отдельных видов планктона различались примерно на порядок, а калорийность их

Таблица 41
Сезонные изменения биохимического состава и калорийности планктона западной части Южного Каспия

Глубина, м	Влага, %	Состав сухого вещества, %			
		Протеины	Жиры	Углеводы	Зола
Март 1977 г.					
10	10,2	59,0	17,8	15,0	8,2
25	11,6	56,4	11,3	15,7	16,5
50	10,5	57,9	10,0	17,8	14,2
100	13,5	56,0	11,6	19,1	13,3
200	9,9	59,0	16,3	9,0	15,7
300	11,0	55,8	23,0	9,2	12,0
400	9,6	49,2	25,8	12,1	12,9
Апрель—май 1976 г.					
5	16,4	42,8	25,5	13,6	18,1
10	17,7	52,7	22,3	7,1	18,0
25	26,7	38,3	11,6	17,2	32,9
50	17,1	47,2	10,9	17,6	24,3
Июль 1977 г.					
10	16,1	54,5	11,6	20,9	13,1
25	5,9	51,7	10,0	16,5	21,8
50	13,1	59,6	12,6	15,1	12,8
100	12,2	53,1	25,7	13,8	7,4
Август 1977 г.					
5	13,2	53,5	23,4	10,9	12,1
10	15,1	57,6	22,4	3,2	16,8
25	17,1	50,8	19,2	7,1	23,0
50	13,7	55,9	21,0	10,5	12,6
100	11,3	62,5	23,5	5,7	8,3

сухого вещества варьировала от 1,66 (ризосоления) до 6,00 ккал/г (эвритемора). Биохимический состав и калорийность планктона в целом определялись соотношением входящих в него организмов. Минимальные значения калорийности сухого вещества получены весной в период размножения донных беспозвоночных, максимальные — летом на станциях, где доминировала эвритемора.

У дагестанского побережья Среднего Каспия на участке от Аграханской косы до г. Махачкала были проведены наблюдения (227 проб) в самой мелководной части моря от уреза воды до глубины 10 м, которая обычно не обследуется при съемках. Здесь планктон представлен морскими и эвригалинными формами, обычными для прибрежных районов Среднего Каспия. Пресноводные виды были малочисленны и встречались только около устья р. Сулак. Во все сезоны здесь доминировала калянипеда. Весной наряду с ней было много гарпактицид и наушиев копепода. Количество

Калорийность, ккал/г сухого вещества	Состав биомассы, %			Личинки донных беспозвоночных	Число проб
	Ризосоления	Веслоногие	Ветвистоусые		
Март 1977 г.					
5,63	1,7	75,4	21,4	1,5	6
4,90	17,4	64,2	10,9	7,2	6
4,95	16,9	62,1	14,1	6,9	6
5,04	15,1	83,4	0,4	1,1	6
5,24	10,2	87,0	0,2	2,6	6
5,71	22,3	77,6	—	0,1	4
5,71	23,6	75,1	—	1,2	2
Апрель—май 1976 г.					
5,38	5,3	49,5	38,1	7,1	4
5,25	16,0	50,2	26,8	7,0	3
3,96	12,1	39,2	10,5	38,3	4
4,41	18,3	54,9	2,2	24,4	4
Июль 1977 г.					
5,03	3,5	56,2	38,5	1,6	4
4,54	10,0	26,3	48,0	15,6	4
5,17	4,8	56,5	31,0	7,7	4
6,00	1,9	97,1	0,1	0,9	3
Август 1977 г.					
5,69	1,2	69,8	26,3	1,4	2
5,50	8,9	71,8	16,2	3,1	4
4,87	12,7	52,2	5,0	30,1	4
5,58	9,5	86,5	2,1	1,7	4
5,99	6,1	90,5	2,2	1,1	2

ветвистоусых, как обычно, возрастало от июня к августу и снижалось в сентябре—октябре. Среди них доминировали *P. trigona* и *P. polyphemoides*. Осенью основную массу планктона составляли калянипеда и гарпактициды, которые были представлены только взрослыми особями. Средняя концентрация зоопланктона по району дает два максимума — в мае и августе (табл. 42).

В пределах этой прибрежной акватории организмы распределены относительно равномерно. Исключение составляет лишь очень небольшой район около устья р. Сулак, где наблюдаются максимальные для всего района величины биомассы до 300 мг/м³ и в одном случае 500 мг/м³. Максимальные величины биомассы соизмеримы с концентрациями зоопланктона в Северном Каспии, но средние значительно ниже.

Многолетние изменения зоопланктона Северного Каспия обычно оцениваются по летним данным (июнь—август), когда его биомасса достигает

Таблица 42

Средняя концентрация зоопланктона на мелководье у побережья Дагестана в 1976 г., мг/м³

Месяц	Глубина, м					Средняя
	0,1	1	2	5	10	
Май	56	100	101	57	50	73
Июнь	31	65	16	24	15	30
Июль	39	60	71	42	57	54
Август	19	28	198	137	74	91
Сентябрь	15	23	181	104	38	72
Октябрь	24	43	83	79	60	58

максимальных значений. По материалам 1939–1951 гг. Л.А. Лесниковым, Р.П. Матвеевой (1959) прослежена обратная связь между величиной стока Волги в половодье и биомассой зоопланктона в эти месяцы. Авторы объясняют это нарушением условий формирования высокопродуктивной приволжской зоны, которая пресноводным потоком отодвигается на большие глубины и разрывается на отдельные пятна. В последующих исследованиях отмечается нарушение обратной связи летней биомассы зоопланктона со стоком (Кун, 1965; Кормовая база..., 1975; Осадчих и др., 1978). Были сделаны попытки дать количественные оценки связи многолетних изменений биомассы зоопланктона с некоторыми элементами стока Волги. Получена положительная корреляция со стоком минерального растворенного фосфора (в логарифмической форме $r = 0,71$) и азота ($r = 0,67$), со стоком органического фосфора взвешенных веществ (в июне $r = 0,72$, в августе $r = 0,44$) (Курашова, 1971; Биологическая продуктивность..., 1974).

Н.А. Тимофеев (1972, 1976) для выявления ежегодных изменений и многолетних тенденций преобразовал исходные данные в форме отношений данного года к предыдущему и в интегрально-разностной форме и в таком виде подверг их статистической обработке. Было выяснено, что многолетние изменения биомассы зоопланктона определяются обеспеченностью кормом, продолжительностью зимы и сроками начала весны. Связь ее со стоком в половодье для ежегодных изменений отрицательная, а для многолетних — положительная.

За период исследования (1939–1980 гг.) в среднем биомасса зоопланктона в западной части была выше, чем в восточной в 2–3 раза (табл. 43). Основную биомассу (85–90%) составляют группы веслоногих, ветвистоусых и коловраток. На западе эти группы представлены примерно в равных количествах, а на востоке больше половины биомассы составляют веслоногие рачки. За рассматриваемый период наблюдались существенные колебания общей биомассы. В августе крайние ее значения различались в 7 раз, в июне — в 14 раз на западе и в 31 раз на востоке. На фоне межгодовых колебаний прослеживается основная тенденция многолетних изменений.

Наиболее продуктивным был период 1948–1958 гг., когда сток Волги в половодье был высоким (в среднем 136 км³), соленость была ниже 8‰, а среднее значение первичной продукции в открытом море было

сравнительно высоким и составляло 0,58 мл O₂/л · сут. Биомасса зоопланктона в эти годы также достигала максимальных величин и была равна в среднем для лета на западе 600 мг/м³, а на востоке 230 мг/м³. В период после зарегулирования стока Волги (1960–1969 гг.) средний объем волжского половодья уменьшился до 101 км³. Это привело к снижению в два раза величины первичной продукции и биомассы зоопланктона до 240 мг/м³ на западе и 110 мг/м³ на востоке. В 70-х годах водность рек еще более уменьшилась и объем волжского половодья достиг в 1975–1977 гг. экстремально низких значений (57–71 км³). В эти же годы отмечен самый низкий уровень моря (–29 м) и максимальные значения солености Северного Каспия. В этих, казалось бы, неблагоприятных условиях, биомасса зоопланктона по сравнению с предшествующим периодом повысилась и даже достигла уровня 50-х годов. Правда, это повышение коснулось только западной части моря, а на востоке величины биомассы оставались попрежнему низкими. Такой эффект объясняется в первую очередь затруднением водообмена между западной и восточной частями Северного Каспия при низком уровне моря вследствие обмеления мелководья между островами Джамбай и Морской. Воды Волги попадали в этом случае практически только в западную часть, стимулируя развитие как фитопланктона, так и зоопланктона (табл. 43, рис. 14).

На изменение условий наиболее четко реагируют ветвистоусые и коловратки. Морские представители этих групп обычно не создают больших концентраций, и их средняя биомасса определяется величиной площади, занятой среднекаспийскими водами. Развитие пресноводных форм приурочено обычно к зоне смешения морских и пресных вод и определяется в основном трофическими и температурными условиями и подвержено значительным колебаниям. Максимальные их концентрации наблюдались в многоводный период 50-х годов. Среди ветвистоусых в это время доминировали два вида — диафанозома и мойна, которые отмечались как массовые и раньше (Чугунов, 1921). После зарегулирования стока количество пресноводных ветвистоусых резко уменьшилось и большинство видов встречалось в течение первых десяти лет единично. Исключение составлял лишь многоводный 1966 г., когда при экстремально высокой температуре воды в августе на западе наблюдалась вспышка развития мойны (91 мг/м³). С 1969 г. в планктоне в массе начала развиваться босмина, которая ранее встречалась единично. В условиях снижения первичной продукции Северного Каспия она получила преимущества по сравнению с мойной и диафанозомой в силу своей способности развиваться в более широком диапазоне температуры, что давало ей возможность утилизировать весенний фитопланктон.

В 70-е годы наблюдалось постепенное возрождение мойны и диафанозомы, биомасса которых в августе 1977 г. в среднем достигала 132 и 216 мг/м³ соответственно для западной части моря, что указывает на улучшение их трофических условий.

Пресноводные коловратки также четко реагируют на ухудшение трофических условий, но картина изменения их биомассы сложнее. Это объясняется тем, что наряду с растительными коловратками, среди которых доминируют несколько видов брахионусов, развивается также в больших количествах крупная хищная аспланхна. Биомасса фитофагов опре-

Таблица 43

Многолетние изменения биомассы зоопланктона Северного Каспия, мг/м³

Год	Западная часть				Восточная часть			
	Общая биомасса	Cope-poda	Clado-cera	Rota-toria	Общая биомас-са	Cope-poda	Clado-cera	Rota-toria
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Июнь								
1939	132	88	13	22	145	108	7	16
1940	302	183	19	95	276	244	8	17
1941	168	120	6	25	114	91	8	6
1942	84	32	19	26	103	67	5	22
1943	266	195	18	47	495	408	2	62
1947	72	25	14	24	68	27	8	19
1948	89	37	17	30	74	37	2	32
1949	365	147	39	102	208	95	24	69
1951	228	54	32	104	110	66	17	11
1953	1044	344	434	159	—	—	—	—
1954	594	24	164	141	321	246	21	17
1955	605	148	92	330	176	112	24	16
1956	423	152	167	65	326	244	27	48
1957	647	173	74	377	416	297	15	98
1959	337	57	12	135	268	142	28	52
1960	371	60	48	175	141	63	16	14
1961	142	35	28	46	49	18	9	8
1962	99	37	28	19	157	85	18	28
1963	175	48	41	55	153	115	5	24
1964	174	52	23	76	138	114	14	6
1965	380	131	89	142	184	81	48	35
1966	127	47	41	26	81	68	2	3
1967	165	58	21	79	162	138	8	13
1968	197	56	46	63	116	54	12	16
1969	304	68	161	54	95	58	23	8
1970	155	46	45	40	54	25	8	11
1971	298	64	46	180	79	54	5	9
1972	381	88	180	93	78	46	10	19
1973	200	55	43	95	33	20	7	3
1974	253	63	118	45	16	7	4	3
1975	386	66	125	97	83	38	5	8
1976	345	124	115	33	31	8	8	6
1977	344	126	61	84	111	47	20	6
1978	243	130	30	62	100	60	2	6
1979	413	83	60	145	168	60	6	31
1980	576	65	261	193	52	20	12	6
Сред-нее	308	91	76	97	148	96	13	21
Август								
1939	834	265	311	252	—	—	—	—
1940	395	83	105	184	148	117	5	14

Таблица 43 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
1941	206	34	13	137	—	—	—	—
1943	236	49	30	149	—	—	—	—
1946	386	131	148	76	66	43	16	4
1947	136	40	11	46	128	84	10	22
1949	806	247	228	230	307	254	11	33
1951	983	187	482	259	279	185	32	38
1953	460	205	120	95	260	156	21	21
1955	1036	238	461	318	312	220	63	27
1956	701	284	122	269	191	102	25	46
1957	467	128	122	191	146	72	27	42
1958	419	162	59	177	96	59	9	17
1959	380	89	76	134	289	142	39	83
1960	348	113	57	105	103	32	14	39
1961	147	66	29	21	154	83	32	25
1962	446	196	109	98	87	45	13	21
1963	303	77	69	115	122	63	34	14
1964	219	88	34	57	93	34	28	24
1965	168	32	56	73	100	33	43	15
1966	434	98	230	84	72	25	13	6
1967	280	68	84	106	84	46	23	10
1968	150	57	53	24	78	45	15	7
1969	170	70	40	41	28	13	2	3
1971	198	53	52	83	69	17	34	5
1972	292	56	102	100	59	24	16	4
1973	260	86	70	64	103	46	16	27
1974	284	39	100	109	165	53	24	73
1975	506	99	77	237	46	21	1	4
1976	616	111	275	176	174	76	27	18
1977	872	158	548	126	158	102	17	2
Сред-нее	424	116	138	133	140	78	22	23

деляется степенью развития фитопланктона и закономерно снижается после зарегулирования стока Волги. Количество аспланкты подвержено значительным межгодовым колебаниям, но средняя для отдельных периодов биомасса различается мало. Наибольшие ее концентрации отмечаются обычно на следующий год после большого половодья.

Многолетние изменения биомассы зоопланктона Среднего и Южного Каспия в предшествующих исследованиях анализировали по разнокачественным материалам (Куделина, 1959; Кун, 1965), что снижает ценность сделанных выводов. Для проведения более строгого анализа все данные были пересчитаны по первичным материалам с применением единой схемы и единых весов организмов (Кузьмичева и др., 1980). Наиболее полные данные имеются для августа по четырем разрезам: 1) Махачкала—Сагындык, 2) Дивичи—Кендерли, 3) Жилой—Куули и 4) Куринский—Огурчинский. Разрез Жилой—Куули со сложным гидрологическим режимом мало

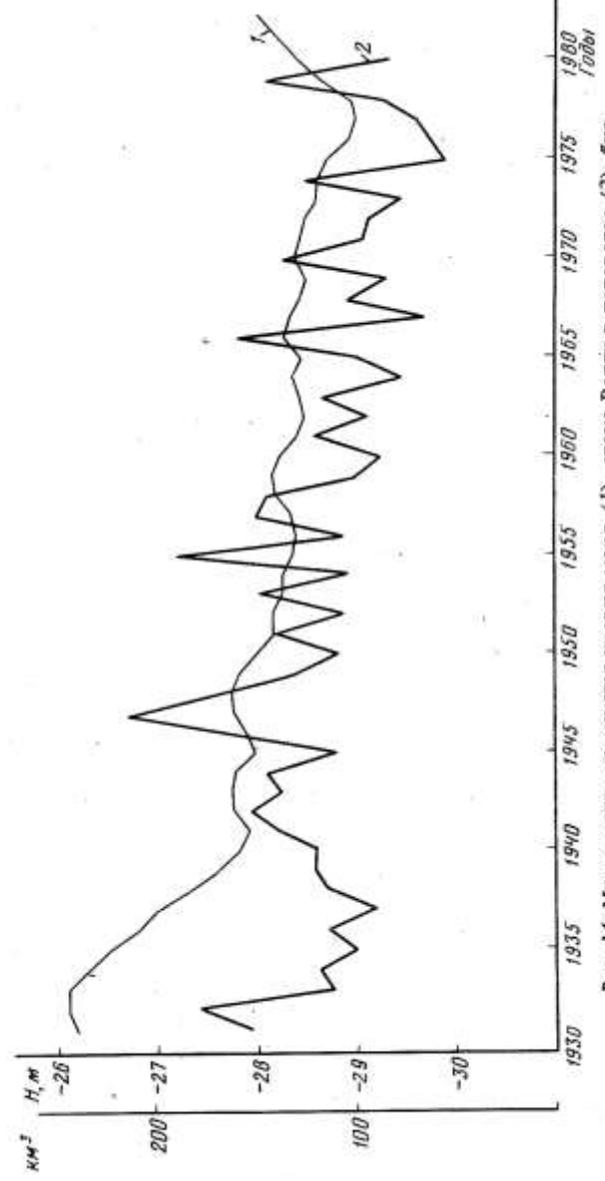
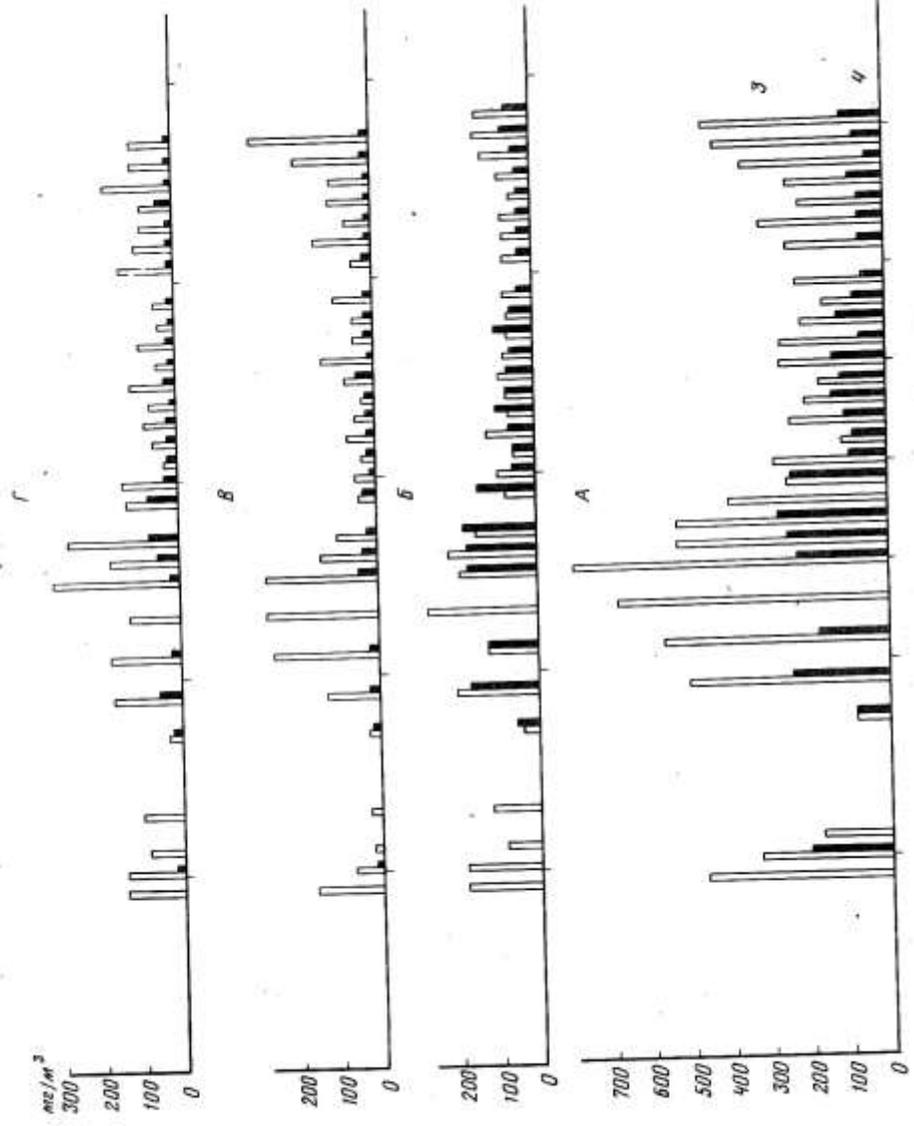


Рис. 14. Многолетние изменения уровня моря (1), стока Волги в половодье (2), биомассы всего зоопланктона (А), копепода (Б), кладоцера (В), коловраток (Г) в западной (3) и восточной (4) частях Северного Каспия

пригоден для многолетних сравнений зоопланктона. Поэтому анализ был проведен по трем разрезам, характеризующим северную и среднюю части Среднего Каспия и северную половину – Южного.

Многолетние данные по биомассе зоопланктона на этих разрезах, приведенные в табл. 44, требуют некоторых комментариев. Во-первых, сбор материала в разные периоды проводился разными орудиями лова, сначала сетью Нансена, а с 1959 г. – сетью Джеди. Анализ первичных материалов, собранных М.С. Кун в 1959 г. при одновременной работе сетей Нансена и Джеди, показал достоверные различия уловов этих сетей только для эвритеморы (Кузьмичева, 1982). Поэтому биомассу эвритеморы, полученную сетью Нансена, увеличивали в 2 раза. Для остальных видов различия были недостоверны и поправку не вводили. Во-вторых, в некоторые годы материал собирали только до глубины 200 м, а не до дна. В этом случае облавливаются полностью все организмы, кроме лимнокалянуса. На основании данных по его вертикальному распределению в летний период, когда примерно половина взрослых особей лимнокалянуса находится круглосуточно в слое 200–400 м, биомассу лимнокалянуса удваивали.

В центральной части разреза Махачкала–Сагындык, где доминирует эвритемора (75–94%), наблюдается четкое увеличение биомассы начиная с 50-х годов.

В 70-х годах увеличивалось количество стеногалинного лимнокалянуса. Продвижение его на север согласуется с увеличением на этом разрезе солености воды, вследствие снижения опресняющего влияния вод Северного Каспия. В мелководных областях этого разреза не выявляется закономерных многолетних изменений количества зоопланктона. Можно было ожидать в западном районе изменения биомассы в зависимости от величины пресноводного стока, что наблюдается на границе с Северным Каспием. В районе Махачкалы в многоводные годы (1943, 1966, 1974) не было обнаружено достоверного повышения биомассы зоопланктона по сравнению с другими годами как по средним данным, так и по отдельным станциям. Отчасти это связано со значительной вариабельностью величин биомассы в мелководных районах, в связи с неоднородностью условий обитания. Для выявления здесь закономерных изменений требуется больший объем материала. Это относится также и к двум другим разрезам, на которых закономерные многолетние изменения прослеживаются только для центральных областей, где условия и состав планктона более однородны.

В глубоководных областях разрезов Дивичи–Кендерли и Куринский–Огурчинский наблюдалось значительное повышение биомассы в 50-е годы. В Среднем Каспии ее значения сохранились в дальнейшем на относительно высоком уровне, а в Южном ее величина снижалась. Эти изменения биомассы зоопланктона увязываются с представлениями о возрастании продуктивности Каспия в связи с усилением вертикальной циркуляции вод. Это можно проследить на примере эвритеморы, для развития которой трофический фактор является определяющим.

Изменение биомассы эвритеморы во времени наиболее четко прослеживается для лет с умеренными зимами. После суровых зим ее летняя биомасса возрастает примерно в 1,5 раза, что связано с увеличением глубины зимнего конвективного перемешивания и вовлечением в продукционные процессы большого количества биогенных веществ. В годы после

Таблица 44 Многолетние изменения летней биомассы зоопланктона Среднего и Южного Каспия, г/м²

Год	Западный	Центральный	Восточный		
	Глубина, м				
	до 50	более 50		до 50	
Махачкала–Сагындык					
1935	2,1 (3)	3,7 (3)	0,1 (1)		
1943	4,4 (3)	2,0 (3)	2,6 (1)		
1954	3,4 (3)	5,7 (3)	10,0 (1)		
1956	2,4 (4)	4,7 (4)	6,9 (1)		
1959	4,9 (3)	8,9 (4)	0,8 (1)		
1966	1,7 (5)	4,7 (2)	2,4 (3)		
1971	1,0 (5)	7,9 (3)	3,4 (3)		
1973	1,3 (4)	6,4 (3)	0,3 (1)		
1974	3,5 (4)	12,6 (4)	1,8 (1)		
1975	4,4 (3)	6,5 (4)	0,8 (1)		
1976	5,1 (5)	13,6 (2)	3,2 (3)		
Дивичи–Кендерли					
1935	2,9 (1)	–	6,5 (3)	1,3 (1)	2,2 (1)
1938	9,0 (1)	–	10,2 (4)	3,2 (1)	2,8 (1)
1943	4,7 (1)	–	4,8 (3)	–	2,7 (1)
1954	3,4 (1)	–	22,3 (4)	6,1 (1)	4,2 (2)
1956	2,4 (2)	8,0 (1)	16,7 (4)	4,2 (1)	1,3 (3)
1957	0,7 (2)	5,2 (1)	15,9 (4)	4,8 (1)	2,8 (3)
1959	–	–	26,2 (4)	5,3 (1)	1,8 (2)
1966	3,9 (3)	12,0 (2)	17,6 (3)	2,9 (2)	1,4 (3)
1971	4,3 (2)	13,6 (2)	20,2 (3)	6,0 (2)	1,9 (3)
1973	1,0 (3)	12,9 (1)	20,2 (3)	7,9 (1)	6,8 (3)
1974	1,8 (3)	3,9 (1)	14,5 (3)	6,5 (2)	2,0 (2)
1975	1,9 (3)	4,7 (1)	29,5 (3)	12,3 (1)	2,1 (3)
1976	2,9 (3)	–	20,3 (4)	7,2 (1)	2,3 (3)
Куринский–Огурчинский					
1935*	–	–	5,1 (2)	–	–
1954	–	4,6 (1)	23,3 (3)	7,8 (1)	2,7 (4)
1957	1,9 (2)	8,3 (1)	14,9 (5)	5,2 (1)	2,7 (1)
1959	5,1 (2)	9,5 (1)	12,1 (4)	2,2 (1)	0,9 (1)
1966	2,7 (1)	2,8 (2)	12,8 (3)	2,7 (2)	2,9 (2)
1969	2,3 (1)	2,1 (1)	15,7 (4)	5,4 (1)	2,4 (2)
1973*	3,4 (2)	3,0 (1)	5,7 (5)	2,8 (1)	3,5 (1)
1974*	1,4 (1)	0,6 (1)	6,7 (5)	1,3 (1)	1,7 (2)
1975	6,5 (1)	2,4 (2)	10,9 (2)	3,1 (2)	2,6 (2)
1976	0,5 (1)	2,4 (1)	7,4 (5)	–	0,7 (3)
1977*	0,8 (1)	1,8 (1)	9,1 (4)	4,6 (2)	1,5 (2)
1978*	4,1 (1)	8,2 (1)	5,2 (4)	3,0 (2)	1,6 (2)

*Пробы отбирали до 200 м.

Примечание. В скобках – число станций.

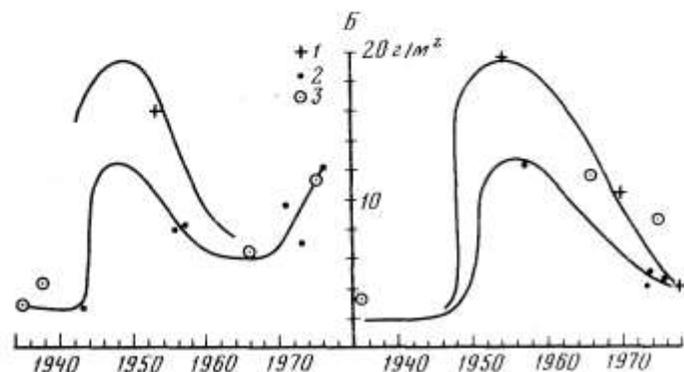
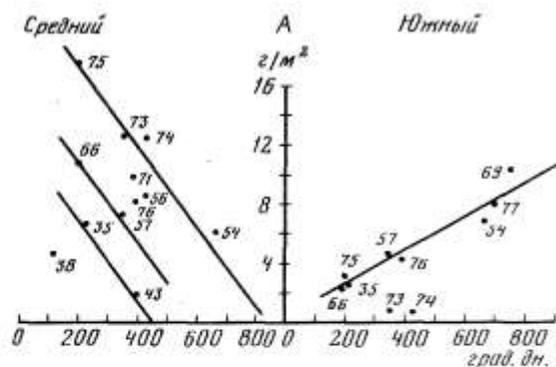


Рис. 15. Зависимость летней биомассы лимнокалянуса от суровости зим в Среднем и Южном Каспии (А) и многолетние изменения биомассы эвритеморы (Б)
Зима: 1 — мягкая, 2 — умеренная, 3 — суровая.

мягких зим количество эвритеморы в Среднем Каспии примерно такое же, как после умеренных зим (рис. 15). Биомасса эвритеморы после мягких зим в южной части моря повышается, что связано не с увеличением биогенов, а с усилением развития зимнего фитопланктона при повышении температуры. В экстремально теплой 1938 г. этот же эффект проявился и в Среднем Каспии. Динамика изменения биомассы эвритеморы согласуется с гидрохимическими данными. Впервые усиление вертикальной циркуляции было отмечено в Среднем Каспии при сравнении данных 1934 и 1937 гг., т.е. в момент резкого снижения уровня и осолонения северной части моря. В 1943 г. уже наблюдалось повышенное насыщение кислородом придонных слоев (Абрамов, 1959). Но увеличения биомассы эвритеморы в этом году не отмечено. Вероятно, реакция второго трофического звена на поступление биогенов несколько запаздывала и начала проявляться в ближайшие годы. Максимальная биомасса вероятней всего была во второй половине 40-х годов. Условно положение максимальной биомассы на рисунке мы обозначили на уровне величин 1954 г. для Южного Каспия, полагая, что в Среднем Каспии биомасса не могла быть меньше, а скорее была больше.

В Южном Каспии обогащение глубинных вод кислородом началось позже

Таблица 45
Валовая биомасса планктона Каспийского моря, тыс. т

Месяц, год	Северный Каспий	Средний Каспий*		Южный Каспий*		Весь Каспий	
		Весь планктон	В том числе мизиды	Весь планктон	В том числе мизиды	Весь планктон	В том числе мизиды
Февраль 1975	—	2980	403	1981	675	4961	1078
Февраль 1976	—	1059	601	1577	415	2636	1016
Апрель 1976	75	2733	756	2245	386	5053	1142
Август 1975	132	2570	656	2493	1432	5195	2088
Август 1976	178	2362	860	899	357	3439	1217
Август—сентябрь 1974***	95	1601	392	1384	722	3080	1114
Ноябрь 1976	120	1749	731**	1238**	386**	2987	1117

* Южный Каспий по данным для разреза Куринский—Огурчинский.

** Из-за отсутствия данных приняты средние величины для февраля—августа 1976 г.

*** Северный и Южный Каспий — август, Средний — сентябрь.

и было выражено слабее. Резкие изменения были обнаружены лишь в 1954 г., но поскольку данные за 1942—1953 гг. отсутствуют, возможно этот процесс начался ранее, так как в 1954 г. уже была получена повышенная биомасса эвритеморы. В дальнейшем происходило выравнивание концентраций кислорода и биогенных элементов по вертикали (Пахомова, Затучная, 1966; Косарев, 1975). В 60-х годах при стабилизации уровня моря наблюдается относительная устойчивость насыщения кислорода в Среднем и Южном Каспии. Начиная с 1972 г. в Среднем Каспии, по данным КаспНИРХ, прослеживается начало новой волны усиления азрации глубинных слоев. Величины биомассы эвритеморы также возрастают. В Южном Каспии в это время продолжалось падение биомассы. Интересно, что даже после суровой зимы 1977 г. повышения биомассы эвритеморы не произошло, вероятно, вследствие обеднения вод, подстилающих фотический слой.

Летняя биомасса лимнокалянуса в Южном Каспии полностью определяется характером предшествующей зимы и достигает максимальных значений после экстремально суровых зим (см. рис. 15, а). В Среднем Каспии проявляется обратная зависимость, но выражена она менее четко. Наряду с зимней температурой его развитие здесь лимитирует также трофический фактор. Поэтому зависимость его летней биомассы от суровости зим может быть выражена серией прямых, каждая из которых характеризует определенный уровень трофических условий. Наиболее высокая биомасса была в 50-х и 70-х годах, а минимальная — в начальный период исследований, в 30-е годы. Особняком в этой серии данных стоит 1938 г., зима которого была экстремально мягкой и зимняя температура превышала оптимальную для развития лимнокалянуса.

Валовая биомасса планктона Каспийского моря в разные месяцы 1974—1976 гг. колебалась в пределах от 1 до 3 млн. т в Среднем Каспии, от 0,9

до 2,5 млн. т в Южном (табл. 45). Величины летней (август–сентябрь) биомассы планктона для всего Каспийского моря в эти годы изменялись в пределах от 3,1 до 5,2 млн. т. Валовая биомасса летнего планктона по материалам 30-х годов была оценена в 5 млн. т, в том числе 2,6 млн. т – Средний Каспий и 2,1 млн. т – Южный (Бруевич, 1939, 1941).

Таблица 46

Число видов свободноживущих донных беспозвоночных Каспийского моря

Классы, подклассы и отряды	Общее число видов	В том числе по фаунистическим комплексам			
		автохтонный	средиземноморский	арктический	пресноводный
Под/кл. фораминиферы	13	13	—	—	—
Класс обыкновенные губки	1	1	—	—	—
Класс гидрзоа	5	3	2	—	—
Класс турбеллярии	25	18	—	—	7
Класс немертины	1	1	—	—	—
Класс колокольчиковые	1	—	1	—	—
Класс нематоды	52	35	11	—	6
Класс полихеты	7	4	3	—	—
Класс олигохеты	8	—	—	—	8
Класс пиявки	3	3	—	—	—
Отряд усонogie	2	—	2	—	—
Отряд ракушковые	23	23	—	—	—
Отряд мизиды	20	16	—	4	—
Отряд кумовые	18	18	—	—	—
Отряд бокоплавы	73	68	1	4	—
Отряд равноogie	2	1	—	1	—
Отряд десятиogie	5	2	3	—	—
Семейство хирономиды	8	—	—	—	8
Класс двустворчатые моллюски	25	22	3	—	—
Класс брюхоogie моллюски	81	81	—	—	—
Класс мшанки	6	1	3	—	2
Всего	379	310	29	9	31
В том числе, %	100	81,3	8,1	2,5	8,1

Blackfordia virginica, полихетой — *Mercierella enigmatica*, кампизоа — *Varentsia benedeni*, крабом — *Rhithropanopeus harrisi*, моллюском — *Huianis colorata*) (Зевина, 1959; Небольсина, 1959; Саенкова, 1960; Косова, 1963).

Для фауны Каспийского моря в целом и для донной фауны в частности характерен высокий процент эндемичных видов и родов (41%), в основном среди ракообразных и моллюсков, что свидетельствует о древности фауны этого водоема.

В фауне Каспийского моря среди донных беспозвоночных встречаются представители четырех фаунистических комплексов (Зенкевич, 1963) (табл. 46).

1. Автохтонный каспийский комплекс — остатки морской третичной фауны, претерпевшей многократные изменения гидрологического режима водоема.

Глава V

ДОННЫЕ И ПРИДОННЫЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ

ЗООБЕНТОС

Накопленный до 60-х годов материал о бентосе Каспийского моря обобщен Л.А. Зенкевичем (1963). Изучение бентоса в северной части моря проводили с 1935 г. ежегодно (Осадчих, 1980), исследования в глубоководной части Каспийского моря после работ середины 30-х годов возобновились лишь в 1956 г. (Романова, 1960); при бентосной съемке в 1962–1963 гг. впервые были проведены сезонные (апрель, июнь, август, октябрь и февраль) сборы донной фауны всего Каспийского моря (Романова, Осадчих, 1965).

В 60-х годах изучалась донная фауна прибрежных зон Среднего и Южного Каспия: в Дагестанских водах (Алигаджиев, 1965, 1975), у западного побережья Среднего и Южного Каспия (Эпштейн, 1964; Алиев, Пятакова, 1968; Ткачев, 1972; Романова, 1977).

В 1965–1972 гг. проведены исследования, результаты которых отражены в сборнике "Биологическая продуктивность..." (1975), в работах А.Г. Касымова, Р.М. Багирова (1977, 1983). В программу комплексных биологических съемок 1976–1977 гг. входил сбор донной фауны в апреле, августе, октябре и феврале с целью проследить изменения, которые произошли за последние годы в составе и биомассе бентоса Каспийского моря.

Качественный состав зообентоса. Описания новых видов моллюсков (Атлас..., 1968), ракообразных (Мордухай-Болтовской, Романова, 1973) и червей (Дыганова, 1976; Чесунов, 1976, 1978) позволили уточнить приведенный Л.А. Зенкевичем (1963) список свободноживущих донных беспозвоночных Каспийского моря.

За 1935–1976 гг. список видов обитающих в Каспийском море донных животных увеличился на 115 видов. Распределение донных животных Каспийского моря по группам представлено в табл. 46. Увеличение списка видов автохтонных беспозвоночных объясняется повышенным научным интересом к малоизученным группам и более совершенной методикой систематической обработки бентосного материала. Кроме того, в Каспийском море появились новые виды, вселение которых было или случайным (митилистер и два вида креветок) или в результате сознательной интродукции (абра, нерейс) (Бирштейн, Спасский, 1952; Каревич, Полякова, 1956).

После открытия Волго-Донского канала каспийская фауна пополнилась еще рядом беспозвоночных (двумя видами баянусов — *Balanus improvisus*, *B. eburneus*, гидрзоа — *Moerisia maotica*, медузой —

2. Средиземноморско-атлантический комплекс — виды, попавшие в Каспийское море в разное время.

3. Арктический комплекс — виды, проникшие в Каспийское море в конце ледникового периода из северных морей.

4. Пресноводный комплекс — виды, сравнительно недавно проникшие в Каспийское море из рек этого бассейна.

По собственным и литературным данным (Мордухай-Болтовской, 1960; Державин, 1951; Романова, 1958, 1973, 1975; Атлас..., 1968; Дыганова, 1976; Чесунов, 1976, 1978) в географическом распространении донной фауны в пределах Каспийского моря выделяются четыре группы, различающиеся особенностями распространения.

1. Виды, ограниченные в своем распространении пресными водами (устья рек и опресненные участки моря) (8 видов).

2. Виды, встречающиеся как в реках Каспийского бассейна, так и по всему Каспийскому морю (103 вида).

3. Виды, не встречающиеся в пресных водах, но широко распространенные по всему Каспийскому морю (128 видов).

4. Виды, характерные только для Среднего и Южного Каспия (140 видов).

Среди автохтонной фауны, к которой принадлежит большинство обитающих в Каспии донных животных, имеются представители всех четырех упомянутых выше групп, но преобладают виды третьей и четвертой групп, широко распространенные по морю и обитающие только в Среднем и Южном Каспии.

Число видов первой группы среди представителей автохтонной каспийской фауны невелико, с достоверностью 8 видов: 1 вид фораминифер (*Miliammina fusca*)¹, 1 вид гидрзоа — *Moerisia maetotica*, 2 вида мизид (*Katamysis warchowskyi* и *Limnomysis benedeni*), 1 вид бокоплавов (*Corophium curvispinum*) и три вида моллюсков (*Dreissena polymorpha andrusovi*, *Hypanis vitrea glabra*, *Hypanis colorata*). Это обитатели мелководий, распространение которых ограничено солоноватоводными областями моря с соленостью до 2–6‰.

К второй группе относятся 59 видов — 1 вид гидрзоа (*Moerisia pallasii*), 1 — немертины, 9 — нематод, 2 — полихет, 1 — пиявок, 8 — кумовых, 32 — бокоплавов (30 — гаммарид и 2 — корофиид), 1 — речного рака. В эту группу, вероятно, следует отнести и эндемичный подвид *Jaera sarsi caspica*, хотя его появление в Каспии не совсем ясно.

Все виды второй группы эвритермны и эвригалинны и выдерживают колебания солености от пресной воды до 13‰. Особенно высокая степень эвригалинности свойственна некоторым ракообразным (*Niphargoides (Stenogammarus) compressus*, *N. (St.) macrurus*, *N. (Pontogammarus) abbreviatus*, *Dikerogammarus caspius*, *Gmelina pusilla*, *Gm. costata*, *Corophium nobile*, *Pterocuma pectinata*, *Schizorhynchus bilamellatus* и др.) (Романова, 1959). Подавляющее большинство входящих в эту группу

¹Здесь и далее мы приводим латинские названия в основном тех беспозвоночных, частота встречаемости которых в Каспийском море не менее 30%. Остальные видовые названия можно найти в соответствующем разделе "Атласа беспозвоночных Каспийского моря" (1968).

видов встречается от минимальных глубин до 100 м. Лишь 10 видов гаммарид (*Gammarus (Chaetogammarus) warchowskyi*, *Gm. pusilla*, *N. (P.) sarsi*, *N. (P.) obesus*, *N. (P.) weidmanni*, *N. carausi*, *N. motasi*, *N. spinicaudatus*, *Pandorites platycheir*), 2 вида кумовых (*Pterocuma pectinata*, *Schizorhynchus knipowitchi*) предпочитают глубины до 15 м.

Третья группа еще более богата видами (116 видов). К ней относятся 12 — фораминифер, 18 — турбеллярий, 23 — остракод, 10 — нематод, гидронтный полип (*Cordylophora caspia*), мшанка (*Victorella pavidia*), полихета (*Manayunkia caspica*), 2 — пиявок, 5 — мизид, 6 — кумовых, 12 — гаммарид, 4 — корофиид, 1 вид речного рака, моллюсков — 8 двусторчатых и 12 видов брюхоногих.

Виды этой группы также можно считать эвригалинными, хотя диапазон солености, при которой они обитают, несколько уже (от 2 до 13‰). Среди беспозвоночных этой группы только 2 вида ракообразных (*Niphargoides (Pontogammarus) maeticus*, *Dikerogammarus aralensis*) характерны для прибойно-заплесковой зоны и глубин менее 10 м. Речной рак и мшанка, хотя и не встречаются в заплесковой зоне, но предпочитают глубины около 10 м. Десять видов гаммарид, все мизиды и корофииды, 4 вида кумовых населяют более глубоководные участки моря и распространены в основном до глубины 50 м. Лишь один вид кумовых (*Stenocuma gracilis*) был встречен глубже, вплоть до глубины 500 м (Романова, 1973, 1975). Наибольшая эврибионтность свойственна фораминиферам, нематодам и пиявкам, которые обитают на глубине не только в несколько десятков, но и сотен метров.

Четвертая группа наиболее богата видами автохтонного фаунистического комплекса. К этой группе мы отнесли 127 видов, в основном моллюски (11 видов двусторчатых — *Hypanis caspia filatovae*, *H. c. knipowitchi*, *H. albida*, *H. semipellucida*, *Didacna profundicola*, *D. longipes*, *D. baeri*, *D. protracta submedia* и др., 69 брюхоногих), ракообразные (5 видов мизид, 18 видов гаммарид, 1 вид корофиид — *C. spinulosum*, 4 вида кумовых) и нематоды (16 видов), а также губка (1 вид), мшанка (*Victorella pavidia*), полихета *Parhypania brevispinis*.

Все виды этой группы обитают при солености не ниже 10‰ и температуре не выше 15°C. Их можно считать стеногалинными и стенотермными с признаками холодолюбивости. 63 вида этой группы встречаются до глубины 100 м, 55 — до 200 м (около 50 видов гастропод, из ракообразных — мизиды *Paramysis (Metamysis) grimmeri*, *P. (M.) loxolepis*, гаммариды *Gammarus (Chaetogammarus) placidus*, *Amathillina pusilla*, *A. maximowitschi*). Только 7 видов встречаются глубже 200 м (2 вида нематод, несколько видов ракообразных (*G. (Ch.) pauxillus*, *Niphargoides grimmeri*, *Pterocuma grandis*, *Stenocuma diastylodes* и моллюски *D. profundicola*) и лишь один вид кумовых (*Schizorhynchus scabriusculus*) был встречен на глубине 740 м. В тех случаях, когда некоторые из этих видов (*G. (Ch.) pauxillus*, *Amathillina affinis*) встречаются на мелководье, летняя температура в местах их обитания не превышает 15° (выход глубинных вод у восточного побережья Среднего Каспия).

Таким образом, больше половины автохтонных видов (второй и третьей групп) эврибионтные, приспособились к жизни в Каспийском море при различных условиях солености и температуры.

Несколько меньшую долю составляют виды четвертой группы, обитающие только в средней и южной частях моря с более постоянными солеными и температурными условиями. И только около 2% автохтонных видов ограничены в своем распространении пресными и опресненными водами Северного Каспия и западного побережья Среднего и Южного Каспия.

Средиземноморские вселенцы, попавшие в Каспийское море в разное время и разными путями (Мордухай-Болтовской, 1960; Зенкевич, 1963), по сравнению с автохтонными беспозвоночными составляют незначительную часть от общего числа видов донных беспозвоночных моря — 29 видов (см. табл. 46).

Среди этого комплекса донных беспозвоночных отсутствуют виды первой группы, распространение которых приурочено только к опресненным районам моря.

К второй группе относятся беспозвоночные с широким ареалом распространения (опресненные районы и весь Каспий), насчитывающие небольшое число видов (13). В основном это нематоды (11 видов), один вид гидрзоа (*Bougainvillia megas*) и один вид колокольчиковых (*Varentsia benedeni*).

Достоверные сведения о времени появления нематод этой группы в Каспии и об их вертикальном распределении, к сожалению, отсутствуют. Есть указания, что большинство видов эврибатны и эвригалинны (Чесунов, 1978).

Bougainvillia megas и *Varentsia benedeni* были обнаружены в Каспийском море в 1962 г. (Зевина, 1968).

В условиях Каспийского моря эти виды являются характерными компонентами обрастаний подводных частей судов, буев, портовых сооружений.

В третью группу объединены средиземноморские по происхождению виды, широко распространенные в Каспийском море, но не встречающиеся в опресненных районах. Эта группа разнообразна в систематическом отношении, включает около половины (12) средиземноморских видов: 1 — гидрзоа (*Blackfordia virginica*), 3 — мшанок (*Bowerbankia imbricata*, *B. gracilis* и *Conopeum seurati*), 1 — усонорого рачка (*Balanus improvisus*), 2 — полихет (*Fabricia sabella caspica*, *Nereis diversicolor*), 1 — из бокоплавов (*Corophium volutator*), 1 — десятиногого рачка (*Rhithroporeus harrisii*) и 3 — моллюсков (*Mytilaster lineatus*, *Cerastoderma lamarcki*, *Abra ovata*). Многие из них — недавние вселенцы Азово-Черноморского бассейна. Первые пять перечисленных видов — обитатели мелководий и, за исключением *Blackfordia virginica*, обычны в обрастаниях (плавающих и донных предметов). Это наиболее эврибионтные из этой группы беспозвоночные, способные переносить большие колебания солености и температуры. Остальные семь видов — обитатели дна. Многие из них довольно эврибионтны и встречаются как на малых глубинах (до 10 м), так и глубже (до 25–30 м), образуя заметные скопления. Пожалуй, только митиластер и краб больше тяготеют к небольшим (до 20 м) глубинам.

Четыре вида четвертой группы средиземноморского комплекса — усоногий рачок *Balanus eburneus*, креветки *Palaemon elegans* и *P. adspersus* и полихета *Mercierella enigmatica* — практически никогда не были встречены в северной части моря. Редкие находки отмечены лишь у восточного побережья, на границе Северного и Среднего Каспия. Они встречаются

на малых глубинах (не глубже 20 м), при солености не ниже 10‰, в отношении же температурных условий более терпимы и выдерживают ее колебания от 5 до 30°C и более (например, в Краснодарском заливе).

Таким образом, значительная часть беспозвоночных средиземноморского комплекса второй и третьей групп широко распространены по Каспийскому морю в пределах 50-метровой изобаты. В основном это истинные обитатели дна (инфауна и эпифауна) и лишь 7 видов (балауны, мшанки) — представители своеобразной фауны обрастаний (Зевина, Кузнецова, 1965; Зенкевич, Зевина, 1968).

Арктический комплекс включает всего 9 видов донных животных, попавших в Каспийское море в ледниковое время. Он представлен ракообразными: мизидами (4 вида), гаммаридами (4 вида) и равноногими (1 вид).

Виды этого комплекса по характеру распространения в Каспийском море относятся к четвертой группе и населяют открытые районы Среднего и Южного Каспия на глубинах от 40 до 300–600 и даже 900 м (*Mysis micropthalma*) с постоянной низкой придонной температурой (4–5°C) и высокой соленостью (12–13‰).

Температура 10°C определяет верхнюю границу распространения арктического комплекса в Каспийском море. Наибольшая stenothermность свойственна *Gammaracanthus loricatus caspius* (5–8°C), далее следуют два вида *Pseudalibrotus* (5–10°C) и, наконец, для самых массовых видов *Pontoporeia affinis micropthalma* и *Mesidothea entomon* характерен наиболее широкий температурный диапазон (5–11°C) (Романова, 1970). Аналогичные температурные пределы свойственны и мизидам этой группы. Stenothermность особенно выражена у *Mysis macrolepis* и *M. caspia* (5–8°C) (Державин, 1951).

Таким образом, в арктическом комплексе отсутствуют широко распространенные в Каспийском море виды второй и третьей групп, а также виды, обитающие в опресненных районах. Консервативная холодолюбивость арктических видов не позволяет им расселиться в мелководных, хорошо прогреваемых районах моря.

Пресноводный комплекс небогат видами. С достоверностью к нему можно отнести 31 вид (8,1%), из которых 8 — олигохеты, 7 — гурбеллярии, 6 — нематоды, 2 — мшанки, а также несколько (8) видов сем. Chironomidae. Роль большинства этих видов в общей численности и биомассе бентоса незначительна, хотя они встречаются не только в опресненных эстуарных районах, но и в открытом Каспии на больших глубинах (из олигохет *Psammoreutes deserticola*, из хирономид *Clunio marinus*).

Виды пресноводного комплекса по особенностям распространения в Каспийском море можно отнести ко второй группе. Они эвригалинны, расселены по всей акватории моря и обитают как в мелководьях, так и на глубине до 300 м.

Таким образом, хотя многие каспийские донные животные и избегают пресную воду (третья и четвертая группы, 268 видов, или 70,5% от общего числа видов) (табл. 47), отношение к солености видов этих групп весьма различно.

Виды третьей группы (128 видов) можно считать эвригалинными. Диапазон солености, при которой они обитают в Каспийском море, довольно ши-

Таблица 47

Число видов донных животных разных экологических групп в фаунистических комплексах Каспийского моря

Район моря	Автохтонный				Средиземноморский			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV
Северный Каспий	8	59	111	—	—	13	12	—
Средний Каспий	8	59	116	104	—	13	12	4
Южный Каспий	8	59	116	127	—	13	12	4
Все море	8	59	116	127	—	13	12	4

рок (от 2 до 13‰), между тем как виды четвертой группы (140 видов) стеногалинны, они не встречаются при солености ниже 8‰. У некоторых видов явно выражена стенотермность (например, все арктические виды, из автохтонных ракообразных — *Amathillina spinosa*, *Gammarus (Chaetogammarus) pauxillus*, *Corophium spinulosum*, из моллюсков — *Didacna profundicola*, *Dreissena rostriformis*).

С юга на север с уменьшением солености уменьшается и число видов (табл. 47), постепенно исчезают некоторые автохтонные двустворчатые и брюхоногие моллюски, нематоды, турбеллярии, глубоководные амфиподы, изоподы и кумовые, характерные для южных районов моря.

Фауна Северного Каспия по сравнению со Средним и Южным в видовом отношении беднее. В основном это виды второй и третьей групп, в которых в видовом отношении преобладают автохтонные ракообразные (остракоды 23 вида, амфиподы 47 видов, кумовые 14 видов и мизиды 9 видов, всего 93 вида).

Значение отдельных видов донной фауны в формировании общей продуктивности дна Каспийского моря далеко неравноценно. Обычно ее величину определяют немногие, наиболее массовые виды макробентоса (размером более 3 мм). Частота встречаемости этих видов не менее 30%. Для разных районов Каспийского моря набор массовых видов неодинаков, особенно это различие выражено у ракообразных (табл. 48).

Из 379 видов бентосных животных только 30 видов имеют высокую частоту встречаемости. При этом наиболее высокая встречаемость (более 50%) для всех районов моря характерна для видов средиземноморского комплекса (*Abra ovata* и *Nereis diversicolor*) и видов пресноводного комплекса (группа олигохет). Из автохтонных видов частой встречаемостью характеризуются моллюски *Didacna trigonoides* и *Hypanis angusticostata* и ракообразные — *N. (St.) similis*, *Pt. pectinata* и *St. gracilis*.

Распределение биомассы бентоса. Наиболее продуктивным районом Северного Каспия в августе 1976 г. оказалась глубинная зона на границе со Средним Каспием (биомасса 30–500 г/м²) (рис. 16). Высокие величины биомассы в юго-западной части этого района определялись средиземноморскими моллюсками *Abra ovata* и *Cerastoderma lamarcki*, а в юго-восточном — *Mytilaster lineatus* и автохтонным *Hypanis angusticostata*.

Не менее богаты донными животными продуктивные зоны у западного

2 - 2^v - (3%)
3 -
4 - ракообразн

Арктический				Пресноводный				Всего видов
I	II	III	IV	I	II	III	IV	
—	—	—	—	—	31	—	—	234
—	—	—	9	—	31	—	—	356
—	—	—	9	—	31	—	—	379
—	—	—	9	—	31	—	—	379

и восточного побережий Среднего Каспия, которые являются как бы продолжением продуктивной зоны Северного Каспия.

На большей части дна западного побережья Среднего Каспия на глубине до 50 м величина биомассы от 30 до 100 г/м² и от 100 до 500 г/м², за счет *Nereis diversicolor* и *Abra ovata*. Продуктивные пятна с биомассой от 500 до 1000 г/м² расположены только у Худата и Киялизи на глубине от 40 до 50 м и определяются в первом случае развитием соленолобивоного автохтонного моллюска *Didacna trigonoides*, нерейса и арктических гаммарид, во втором — моллюска *Dreissena rostriformis*.

У восточного побережья Среднего Каспия на глубине до 50 м биомасса бентоса больше, чем на западе — от 100 до 500 г/м², особенно в северной части района до мыса Меловой, где на глубине около 45 м биомасса *Dr. rostriformis* и ракообразных (гаммарид и корофинд) была больше 1 кг/м².

Большая часть обследованной акватории западного побережья Южного Каспия отличается высокой биомассой бентоса (100–500 г/м²) с некоторым увеличением к югу от мыса Бендован благодаря высокой биомассе *Abra ovata* и *Nereis diversicolor*. На юго-востоке Южного Каспия биомасса около 100 г/м² всегда была обусловлена развитием *Abra ovata*, *Nereis diversicolor* и *Rhithropanopeus harrisi*¹⁾. Для значительной части акватории Северного Каспия характерна более низкая биомасса бентоса. На большей части предустьевое пространство Волги и северо-восточного побережья биомасса бентоса была от 1 до 30 г/м². Особенно значительные площади с биомассой немногим более 1 г/м² против восточных рукавов дельты Волги.

С увеличением глубины биомасса донных животных в Северном Каспии возрастает и максимума (до 100 г/м²) достигает в глубоководном районе на глубине свыше 6 м.

Низка биомасса бентоса (не более 10 г/м², а в основном 0,5 г/м²) в северной части восточного побережья Южного Каспия.

В Среднем и Южном Каспии донное население сосредоточено до глубины 50 м (свыше 2000 г/м²), при этом самой малопродуктивной зоной оказы-

¹⁾ Для составления карт по юго-востоку Южного Каспия использован материал за август 1978 г.

Таблица 48
Частота встречаемости видов,
составляющих основу биомассы бентоса Каспийского моря в 1976 г.,
% от общего числа станций

Вид	Северный Каспий		Средний Каспий		Южный Каспий	
	запад- ная часть	восточ- ная часть	запад- ная часть	восточ- ная часть	запад- ная часть	восточ- ная часть
Mollusca						
<i>Mytilaster lineatus</i>	42,6	—	22,2	47,0	20,0	23,1
<i>Dreissena rostriformis</i>	—	—	20,0	51,0	10,0	30,0
<i>Didacna trigonoides</i>	—	54,5	17,8	32,6	—	—
<i>Hypanis angusticostata</i>	43,6	54,9	26,6	8,2	—	—
<i>Cerastoderma lamarcki</i>	23,1	4,2	40,0	10,2	23,3	21,5
<i>Abra ovata</i>	52,8	84,0	69,0	6,0	66,0	58,5
Polychaeta						
<i>Nereis diversicolor</i>	62,8	92,8	75,0	43,0	66,0	69,2
<i>Hypania kowalewskyi</i>	50,0	46,2	12,5	9,0	—	36,9
<i>Manayunkia caspica</i>	—	60,5	—	2,5	—	—
Oligochaeta	96,7	99,5	72,0	31,0	36,6	18,5
Gammaridae						
<i>Niphargoides (Stenogamma- rus) macrurus</i>	42,0	19,2	9,0	—	—	—
<i>N. (St.) compressus</i>	46,6	18,1	6,6	—	3,0	3,2
<i>N. (St.) similis</i>	52,7	44,3	2,2	—	—	—
<i>Dikerogammarus haemoba- phes</i>	—	—	22,2	40,8	—	—
<i>Amathillina cristata</i>	—	—	15,5	65,0	15,5	9,4
<i>Gammarus (Chaetogamma- rus) pauxillus</i>	—	—	22,2	71,4	—	12,9
<i>Pontoporeia affinis micro- phthalma</i>	—	—	62,0	40,8	—	—
Corophiidae						
<i>Corophium nobile</i>	28,4	73,6	—	—	—	—
<i>C. curvispinum</i>	27,3	25,5	—	—	—	—
<i>C. mucronatum</i>	14,7	42,9	8,8	4,1	—	—
<i>C. spinulosum</i>	—	—	31,0	79,6	12,2	32,1
Isopoda						
<i>Mesidothea entomon</i>	—	—	64,0	24,5	10,0	3,0
Cumacea						
<i>Pterocuma pectinata</i>	56,4	18,4	15,5	—	—	—
<i>Pt. rostrata</i>	—	—	11,6	25,0	21,1	29,3
<i>Stenocuma gracilis</i>	63,7	90,6	13,0	—	—	—
<i>St. diastylodes</i>	—	—	18,0	13,3	48,0	45,4
<i>Schizorhynchus bilamellatus</i>	42,3	27,4	—	—	—	—
<i>Schiz. scabriusculus</i>	19,4	50,1	12,0	9,0	10,2	3,5
Decapoda						
<i>Rhithropanopeus harrisi</i>	22,7	56,0	15,5	—	30,0	49,2
Cirripedia						
<i>Balanus improvisus</i>	39,4	33,3	62,2	48,9	40,0	41,5

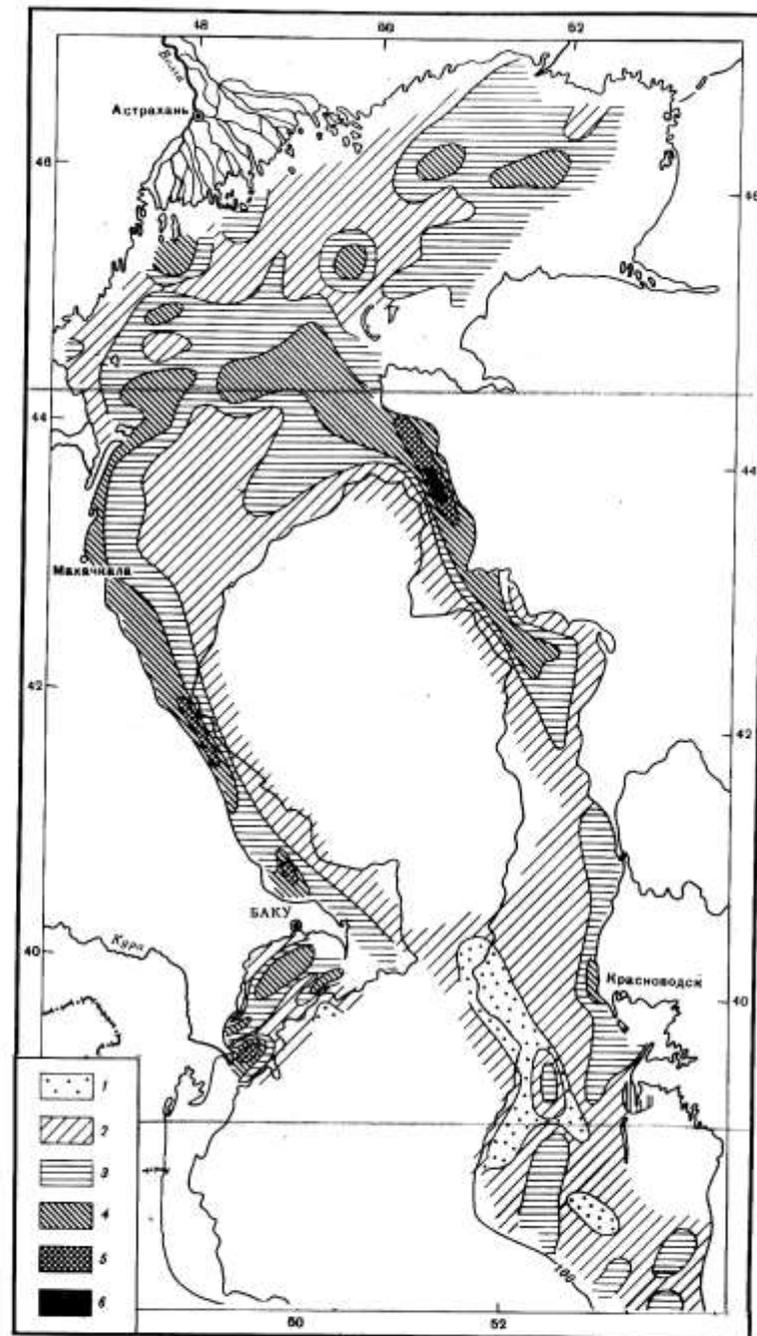


Рис. 16. Распределение общей биомассы бентоса (г/м²) в Каспийском море летом 1976 г.

1 — менее 1; 2 — 1–30; 3 — 30–100; 4 — 100–500; 5 — 500–1000; 6 — более 1000

вается зона до 10 м. Резкое снижение биомассы бентоса происходит к глубине 100 м ($500-200 \text{ г/м}^2$), а свыше 100 м доходит до 40 г/м^2 .

Распределение биомассы так называемых "кормовых" донных животных, которыми питаются рыбы, в основном повторяет схему распределения суммарной биомассы бентоса. Наибольшее совпадение прослеживается у западного побережья Среднего и Южного Каспия, за исключением районов Килязи и Худата, где сосредоточены не кормовые беспозвоночные (*Didascia*, *Dreissena*). Вообще западное побережье Среднего и Южного Каспия отличается обилием "кормовых" животных. Восточное побережье Среднего Каспия и особенно Южного по биомассе кормового бентоса значительно уступает западному, биомасса у восточного побережья Среднего Каспия не превышает 100 г/м^2 , а Южного — 30 г/м^2 .

Распределение по дну моря общей и кормовой биомассы бентоса обусловливается закономерностями распределения массовых видов и групп донных животных. В этом отношении из "кормовых" беспозвоночных заслуживает внимания *Abra ovata*, *Cerastoderma lamarcki*, *Nereis diversicolor*, группы *Gammaridae* и *Corophiidae*; из "некормовых" — *Dreissena rostriformis distincta* и *Mytilaster lineatus*.

Abra ovata Phillippi к 1962 г. широко распространилась по Каспийскому морю и заняла все доступные грунты и глубины до 50 м, образовав биоценоз у Дагестанского побережья (Алигаджиев, 1965), у западного и восточного побережья Южного Каспия с биомассой абры больше 500 г/м^2 и плотности более 2500 экз/м^2 (рис. 17а).

Поселения абры с плотностью 26–29 тыс. экз./ м^2 обнаружены в Среднем Каспии на мелководных станциях (глубина 10 и 7 м) у г. Махачкала в районе устья Сулака, а в Южном — также на мелководной станции (10 м) у о-ва Камень Игнатия.

У восточного побережья Среднего Каспия абра встречается значительно реже, в основном в двух районах — на мелководьях Казахского залива и у входа в залив Кара-Богаз-Гол. В последнем районе ее биомасса зачастую достигает 50 г/м^2 .

В Северной части Каспийского моря абра заселяет участки дна на глубине от 3 до 30 м, преимущественно в западной половине моря и в районе Гурьевской бороздины. Наибольшие концентрации моллюска наблюдаются на глубине от 6 до 12 м (22 г/м^2). Абра образует скопления на мелководьях (до 20 м) и на юго-востоке Южного Каспия.

У западного побережья Среднего Каспия большие скопления абры встречаются и глубже 20 м, однако высокая биомасса наблюдается на глубине менее 10 м, глубже 50 м абра исчезает.

У западного побережья Южного Каспия абра встречается еще глубже, чем в Среднем, и, хотя основные ее поселения приурочены к глубине от 10 до 20 м (биомасса $307,1 \text{ г/м}^2$ при плотности $27\,080 \text{ экз./м}^2$), на глубине от 50 до 100 м биомасса ее достаточно высока — 24 г/м^2 при плотности 480 экз./м^2 .

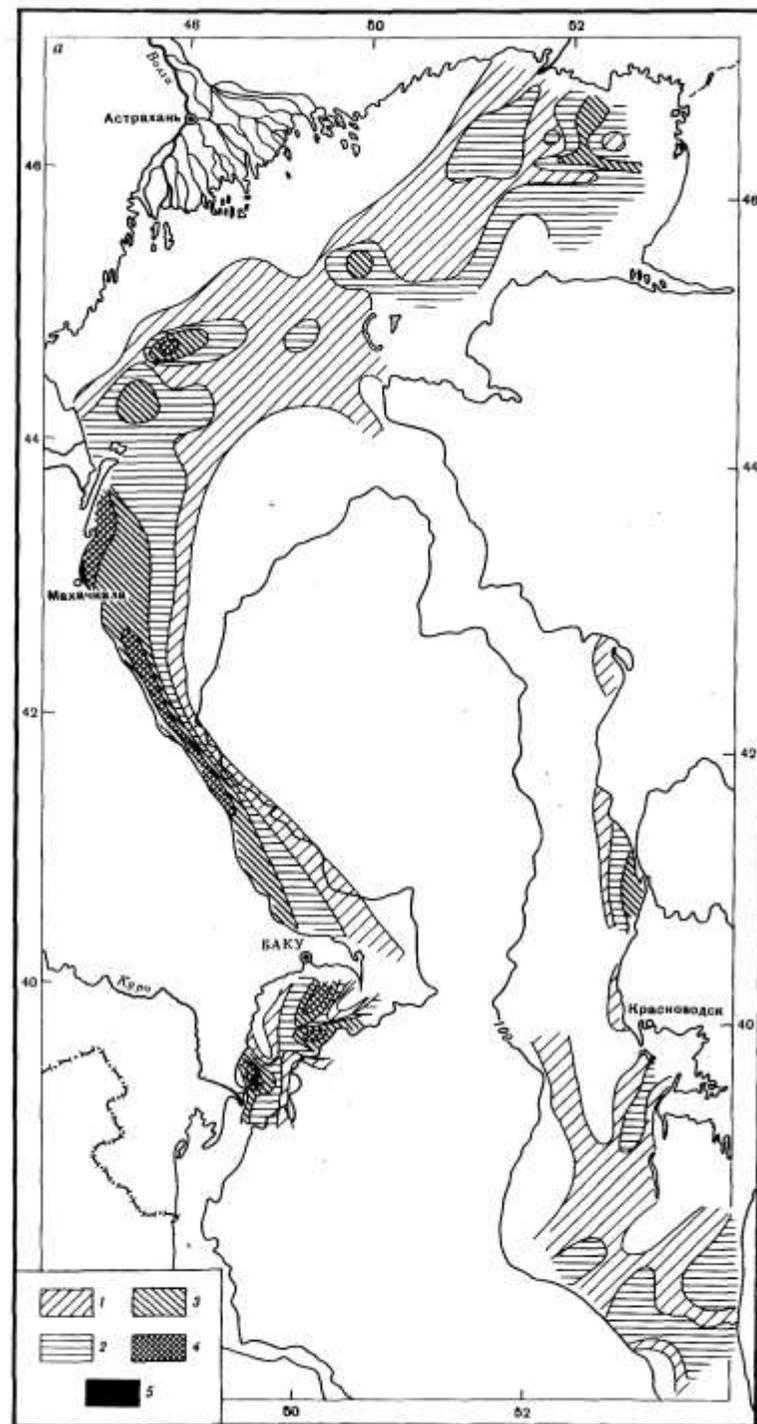


Рис. 17. Распределение биомассы *Abra ovata* (а) и *Nereis diversicolor* (б) в Каспийском море летом 1976 г. (г/м^2)

а: 1 — менее 10; 2 — 10–50; 3 — 50–100; 4 — 100–500; 5 — более 500; б: 1 — менее 1; 2 — 1–5; 3 — 5–10; 4 — 10–20; 5 — более 20

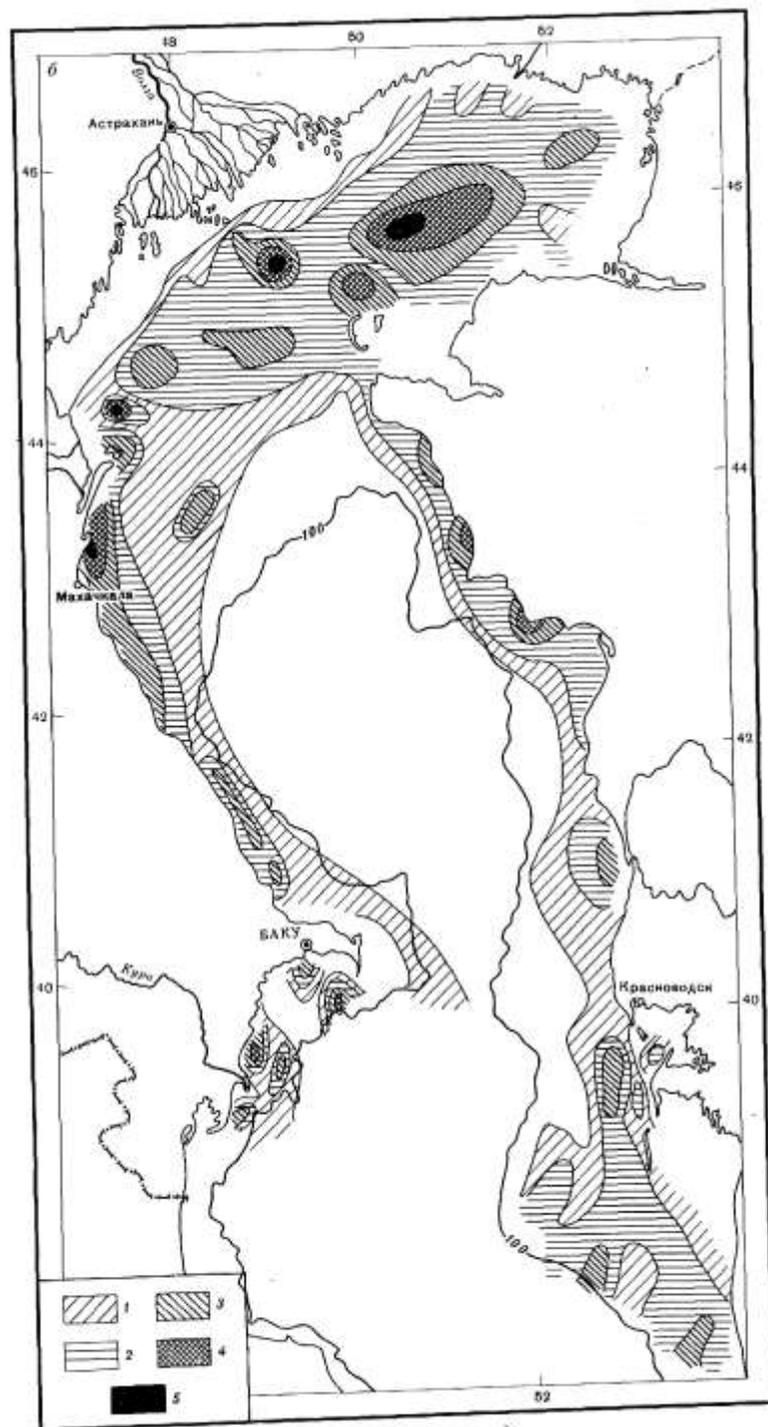


Рис. 17. (окончание)

В Каспийском море абра встречается при колебаниях солености от 3 до 13‰ , но в наибольших количествах она встречается при солености не ниже 9‰ .

Высокая терпимость абры к дефициту кислорода у дна позволяет ей заселять участки с неустойчивым кислородным режимом (например, районы Аграханской косы и Прикуринского пространства). Во всех частях своего ареала абра предпочитает песчаные и песчано-илистые грунты, в которых фракция $0,01\text{ мм}$ составляет не менее 60%.

Cerastoderma lamarcki (Reeve) — один из широко распространенных в Каспийском море моллюсков. Ареал церастодермы занимает глубоководную часть Северного Каспия, сплошной полосой простирается вдоль западного побережья Среднего Каспия, западного и восточного побережий Южного Каспия; у восточного побережья Среднего Каспия этот моллюск встречается спорадически. Наиболее плотные поселения церастодермы обнаружены у западного побережья Южного Каспия (свыше 200 г/м^2 при численности около 800 экз./м^2). Отдельные пятна с биомассой около 100 г/м^2 встречены на мелководье (до 10 м) у Махачкалы, Изберга, Худата и Килизи, а также на юго-востоке Каспия.

Границы ареала церастодермы совпадают с границами распространения абры, хотя наблюдается несовпадение пятен наибольшей биомассы. Например, пятна высокой биомассы церастодермы у западного побережья Южного Каспия расположены несколько севернее пятна абры, ближе к берегу.

В наибольшем количестве церастодерма встречается до 20 м на илистых грунтах, с увеличением глубины ее биомасса снижается и глубже 50 м церастодерма исчезает. Вместе с тем церастодерма менее эвриоксибионтна, чем абра, и ухудшение кислородного режима у дна, появление сероводорода в осадках приводит к быстрой гибели церастодермы. Это дает возможность абре захватывать участки дна с илистыми грунтами и в некоторой степени вытеснять церастодерму.

Nereis diversicolor Müller — расселение нереиса, также как и абры, шло довольно быстро (Бирштейн, Спасский, 1952). К 60-м годам в Средней и Южной частях Каспийского моря биомасса нереиса у западного побережья нередко достигала 20 г/м^2 , ареал занимал все побережье до глубины 100 м и разнообразные грунты. В это время в юго-западной части Северного Каспия, а главным образом к северу от Махачкалы, на Аграханском мелководье, у западного и восточного побережий Южного Каспия образовался биоценоз *Nereis diversicolor* (Ткачев, 1972; Алигаджиев, 1965) с биомассой нереиса около 30 г/м^2 при плотности около 800 экз./м^2 . Такое распределение нереиса в Каспийском море сохранилось и в 1976 г. (см. рис. 17, б).

Ареал нереиса совпадает с ареалом абры и церастодермы с той лишь разницей, что нереис более широко распространен у восточного побережья Среднего Каспия.

В Северном Каспии скопления нереиса наблюдаются в районе о-ва Тюленьего до выхода Главного канала, а также в районах о-ва Кулалы, Ракушечной, Кулалинской и Жемчужной банок. Довольно высокая биомасса (около 30 г/м^2) наблюдалась и в Гурьевской бороздине.

В Среднем Каспии в наибольшем количестве ($7\text{--}8\text{ г/м}^2$) нереис был встречен на северо-западе, в районе Аграханской косы и устья р. Сулак.

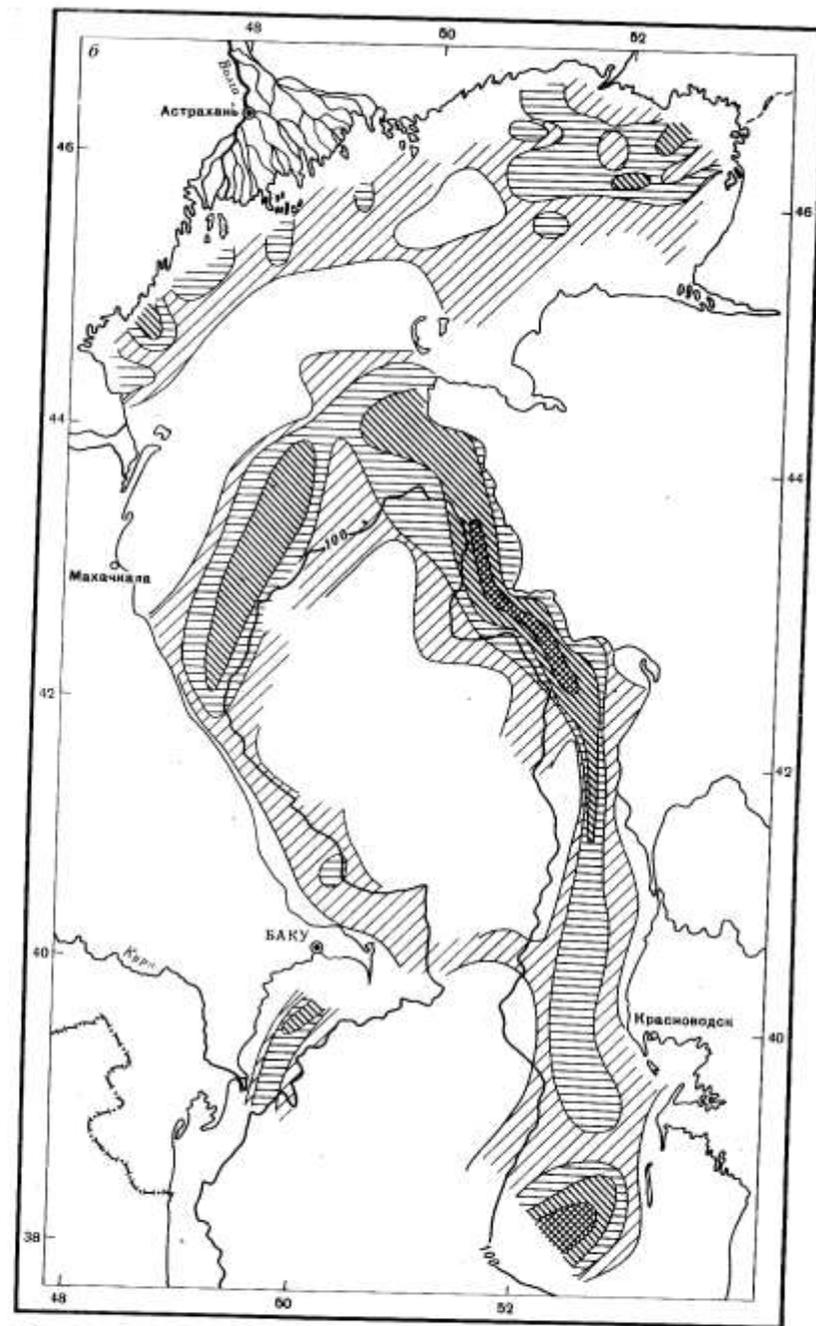
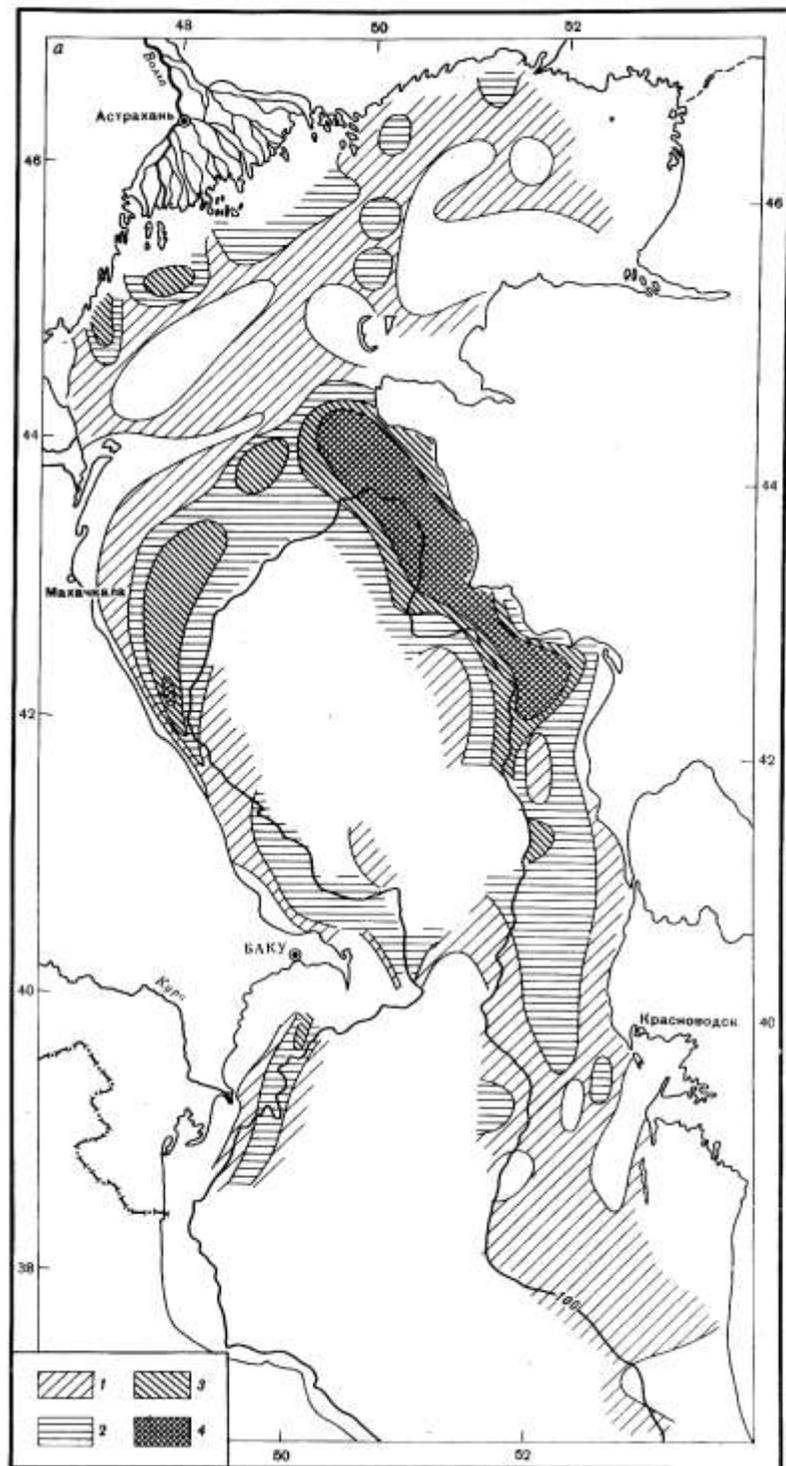


Рис. 18. Распределение биомассы Gammaridae (а) и Corophiidae (б) в Каспийском море летом 1976 г. ($г/м^2$)
 1 – менее 1; 2 – 1–5; 3 – 5–10; 4 – более 10

У восточного побережья в отличие от абры нерейс нередко образует большие скопления в районе мысов Песчаный и Ракушечный.

Скопления нерейса совпадают с пятнами высокой биомассы абры и церастодермы и в Южном Каспии в районе о-ва Камень Игнатия и южнее 38° с.ш.

В Каспийском море нерейс встречается от уреза воды до 85 м, однако обилия нерейса, так же как и абры, достигает 20-метровой изобаты. Наибольшая биомасса и численность нерейса в Среднем Каспии наблюдаются на глубине до 10 м на илистых и илисто-песчаных грунтах, не избегает он и грунтов с достаточной примесью ракушки. Поселения нерейса в Южном Каспии распространяются и на глубине от 50 до 100 м, у западного побережья биомасса достигает 9 г/м².

В отношении солености нерейс более эвригалинен, чем другие средиземноморские животные, и зачастую взрослые черви встречаются в заметном количестве при солености около 10‰, хотя в этой воде нерейс не размножается. Более длительное время, чем другие донные животные, нерейс может находиться при неблагоприятном кислородном режиме у дна (Беляев, 1952; Каревич, Осадчих, 1952).

Обилием Gammaridae отличается средняя часть Каспийского моря (рис. 18, а). У восточного побережья в районе мысов Урдюк и Мелового биомасса доходила до 30 г/м², при численности более 15 000 экз./м². Повышение биомассы (до 15 г/м²) наблюдалось в районах мысов Песчаный и Ракушечный. Пятно с высокой биомассой гаммарид было отмечено в глубоководной части западного побережья вблизи г. Дербента. У западного побережья Среднего Каспия гаммарид заметно меньше, а в некоторых прибрежных районах (район Аграханского мелководья, Килази) ракообразные отсутствовали. Биомасса гаммарид в Среднем Каспии возрастает с глубиной и достигает максимума на глубине от 25 до 70 м.

В северной и южной частях Каспийского моря биомасса гаммарид низка. В Северном Каспии гаммариды наиболее обильны в предустьевом пространстве, где встречаются пятна с биомассой до 10 г/м². Для большей части дна характерна биомасса менее 1 г/м². В центральной части западного района и на Гурьевской бороздине гаммариды отсутствовали. В Северном Каспии наибольшее количество гаммарид было сосредоточено на глубине до 3 м.

В Южном Каспии количество гаммарид у западного побережья несколько выше, чем у восточного, но на глубине до 20 м у обоих побережий гаммариды в легкое время не были обнаружены.

Обычно наибольшие скопления гаммарид обусловлены развитием лишь нескольких видов (Романова, 1970, 1973; Осадчих, 1978). В Северном Каспии пятна с высокой биомассой гаммарид в придельтовом пространстве образованы двумя видами — *Niphargoides (Stenogammarus) similis* — с максимальной биомассой до 0,3 г/м² и *N. (St.) macrurus* с биомассой до 0,2 г/м². Для Среднего и Южного Каспия к четырем массовым видам гаммарид, указанным в табл. 48, добавляются еще три, которые редки, но образуют локальные скопления с высокой биомассой.

Так, высокая биомасса гаммарид у восточного побережья на глубине от 25 до 50 м всегда обуславливается скоплениями шести видов: *Amathillina spinosa* — со средней биомассой 1,8 г/м², *A. cristata* — 1,2 г/м², *Pseudalibrotus platyceras* — 1,2 г/м², *Gammaracanthus loricatus caspius* —

Таблица 49
Общая биомасса бентоса, массовых видов и групп
в Северном Каспии по глубинным зонам в августе 1976 г., г/м²

Вид	Область глубин, м			
	менее 3	3,1–6	6,1–10	более 10
Дрейссена	2,0/1,0	0,0/0,9	–	1,5/–
Адакна	8,2/0,3	1,8/0,8	–/5,6	–
Монодакна	2,6/3,4	4,2/6,0	0,2/–	10,0/–
Лидакна	0,0/14,2	0,7/19,8	12,3/–	29,9/–
Церастодерма	–/0,4	6,4/0,8	3,5/0,0	4,8/–
Абра	0,0/23,0	8,3/20,2	21,9/15,1	3,8/–
Митилястер	–/–	0,4/0,0	65,5/–	54,1/–
Нерейс	0,4/2,3	2,3/2,5	2,6/14,0	–/1,9
Амфаретиды	1,8/0,1	1,1/0,2	0,0/–	0,0/–
Олигохеты	3,7/1,2	3,1/0,9	0,3/0,3	0,2/–
Гаммариды	2,6/0,5	0,6/0,3	0,0/–	0,6/–
Корофииды	0,7/1,4	0,2/2,8	0,0/0,4	0,8/–
Кумовые	0,2/0,2	0,3/0,2	0,0/0,0	0,1/–
Декаподы	0,1/1,1	2,5/1,2	1,1/2,7	0,3/–
Хирономиды	0,3/0,0	0,1/0,0	–/–	–
Весь бентос	26,1/49,7	33,0/60,7	110,2/53,7	115,2/–
"Кормовой" бентос	19,0/33,7	27,8/35,9	29,3/37,8	23,8/–

Примечание. Числитель — западная часть, знаменатель — восточная часть.

1,2 г/м², *Dikerogammarus haemobaphes* — 1,1 г/м² и *Gammarus (Chaetogammarus) pauxillus* — 0,8 г/м². Пятно у г. Дербента на глубине 50–80 м образует арктический вид *Pontoporeia affinis microphthalma*.

У западного побережья Южного Каспия высокая биомасса гаммарид обусловлена в основном развитием только одного вида — *Amathillina cristata* со средней биомассой 1,6 г/м².

Распределение биомассы Corophiidae сходно с распределением гаммарид. Несколько отличается распределение корофиид в северной части моря (см. рис. 18, б, табл. 49).

В восточной части Северного Каспия скопления корофиид занимают более обширные площади в районах, прилегающих к р. Урал и Уральской бороздине. На глубине менее 6 м их биомасса повышается до 5 г/м². Напротив, в западной половине корофииды менее обильны, они отсутствуют в центральной части этого района, и только в придельтовом пространстве на мелководьях встречаются пятна с биомассой около 5 г/м².

Основные скопления корофиид, так же как и гаммарид, сосредоточены в средней части моря у восточного побережья и на северном склоне. Полоса с биомассой корофиид более 10 г/м² тянется на глубине от 20 до 30 м от мыса Мелового до Казахского залива. У западного побережья корофиид значительно меньше, а в районе от Изберга и до о-ва Чечень, ограниченном с моря изобатой около 40 м, корофииды отсутствовали.

Мало корофиид и в южной части Каспийского моря. Летом 1976 г.

Таблица 50

Общая биомасса бентоса, массовых видов и групп по глубинным зонам в Среднем и Южном Каспии в августе 1976 г., г/м²

Вид	Средний Каспий							Южный Каспий	
	Область глубин, м								
	менее 10	10-20	21-25	26-50	51- 100	101- 200	менее 20	21-50	51- 100
Абра	168,1 11,2	52,8	66,1	0,1	-	-	102,1 13,9	27,9 2,7	24,4 0,0
Церастодерма	46,2 0,7	44,4 0,1	26,1 0,0	0,3	-	-	54,4 5,3	3,9 0,1	- 0,0
Митилястер	31,8 2,5	1,4 27,8	2,4 10,8	-	-	-	3,0 0,7	9,7 4,0	-
Дрейссена	- 0,4	- 17,5	0,3 40,7	111,7 124,6	11,2 28,8	-	-	1,7 0,3	3,5 -
Нереис	10,2 4,8	6,6 5,3	3,1 4,7	1,6	0,0 0,0	-	5,3 2,3	2,2 1,4	9,2 -
Гаммариды	0,0 3,7	0,0 7,6	0,8 17,5	4,0 10,2	2,6 5,8	2,0 1,5	0,0 0,0	0,2 0,4	1,1 0,4
Корофииды	0,0 0,7	0,0 3,2	1,1 17,5	0,9 5,3	1,5 2,8	0,4 0,1	-	1,5 2,5	0,2 0,7
Весь бентос	282,9 52,1	112,9 132,9	123,4 140,5	243,8 259,5	27,4 46,1	7,7 3,1	175,7 24,3	64,7 23,0	50,2 5,3
"Кормовой" бентос	228,9 21,2	107,5 46,6	105,4 44,4	16,8 17,2	11,9 11,8	6,9 2,5	167,4 22,6	41,1 7,8	36,9 2,0

Примечание. Числитель — западная часть, знаменатель — восточная часть.

в Прикуринском пространстве и в районе о-ва Огурчинского до изобаты 20 м корофииды не были обнаружены.

В Северном Каспии скопления корофиид с повышенной биомассой были расположены на мелководьях, до глубины 3 м, и в глубоководных областях, на границе со Средним Каспием, на глубине более 10 м.

В Среднем и Южном Каспии средняя биомасса корофиид в прибрежье низкая, начинает повышаться с глубиной около 20 м и достигает максимальной средней на глубине 35-50 м, за пределами 50 м изобаты количество корофиид резко снижается (табл. 50).

Наибольшие скопления корофиид в Каспийском море обусловлены развитием четырех видов. В Северном Каспии пятна повышенной биомассы в придельтовом пространстве Волги определяются развитием *C. curvispinum*, а в восточном районе — *C. nobile*, *C. mucronatum* (максимальная биомасса до 3 г/м²). В Среднем Каспии наибольшее значение по биомассе имеют *C. chelicorne* и *C. spinulosum*, в Южном — *C. chelicorne* (Романова, 1975; Осадчих, 1978).

Dreissena rostriformis distincta (Andr.) — автохтонный моллюск, образующий довольно значительные скопления у восточного побережья Среднего Каспия. У западного побережья количество дрейссены меньше, но и здесь встречаются отдельные пятна с повышенной биомассой (районы у Дербента и Кизлязи) (рис. 19, а). Дрейссена начинает встречаться с глубины 20 м, и в зоне от 25 до 50 м у восточного побережья средние ее плотности и биомасса особенно высокие (124,6 г/м², 1940 экз./м²), Необычным обилием дрейссены отличается район мыса Мелового, где на глубине около 48 м биомасса достигала 891,4 г/м² при численности 14 320 экз./м². Глубже 100 м этот вид исчезает и замещается *D.r. grimmi*, *D.r. distincta* — стеногалинный и стенотермный вид, северная граница его распространения ограничена изогалиной 11‰ и летней изотермой 10°. Пятна повышенной плотности и биомассы совпадают с районами подъема глубинных вод — мы Меловой, Дербент, Кизлязи и интенсивной их циркуляцией (Косарев, 1975).

Mytilaster lineatus (Gmel.) — средиземноморский вселенец был завезен из Черного моря в Каспийское во время гражданской войны при переброске катеров в Баку. С начала 30-х годов митилястер заселил все побережье Среднего и Южного Каспия до глубины 80 м. После 1938 г. продолжалось еще более широкое его распространение в Северном Каспии (Броцкая, Неценевич, 1941).

Материал 70-х годов показывает, что ареал митилястера по-прежнему охватывает прибрежные области западного и восточного побережья Среднего и Южного Каспия, а также глубоководную южную часть Северного Каспия (рис. 19, б). Наибольшая численность митилястер обнаружена на границе Северного и Среднего Каспия, однако его биомасса невелика и едва достигает 200 г/м².

Поселения митилястера у западного побережья Среднего Каспия в основном мелководные, и в наибольшем количестве моллюск встречается до глубины 10 м. В южных районах моря наиболее обильные поселения отмечены на глубине от 20 до 35 м. Митилястер обитает на грунтах разного типа (чистой ракуше или с примесью песка и ила), однако явное предпочтение отдает каменистым грунтам и плитняку.

К этому следует добавить, что, хотя границы распространения митилястера в Каспийском море сохраняются вот уже 50 лет (Романова, 1960; Романова, Осадчих, 1965), количество его по сравнению с 1962 г. значительно уменьшилось. Уменьшение произошло повсеместно, особенно заметно оно в районе Изберга и у восточного побережья от мыса Урдюк до залива Кара-Богаз-Гол, где исчезли пятна с биомассой 1 кг/м².

Таким образом, особенности пространственного распределения биомассы "кормовой" и бентоса в целом зависят в основном от особенностей количественного распределения упомянутых выше донных животных. Это нетрудно заметить при сопоставлении соответствующих карт (см. рис. 16-19). Так, например, пятна высокой биомассы в Северном Каспии и у западного побережья Среднего и Южного Каспия определяются массовым развитием абры, церастодермы и нерейса, а у восточного — гаммарид и корофиид. Благодаря обилию *D. r. distincta* у мыса Мелового на востоке Среднего Каспия биомасса бентоса повышается до 1 кг/м².

¶ Состав, биомасса и численность зообентоса в различных районах моря.

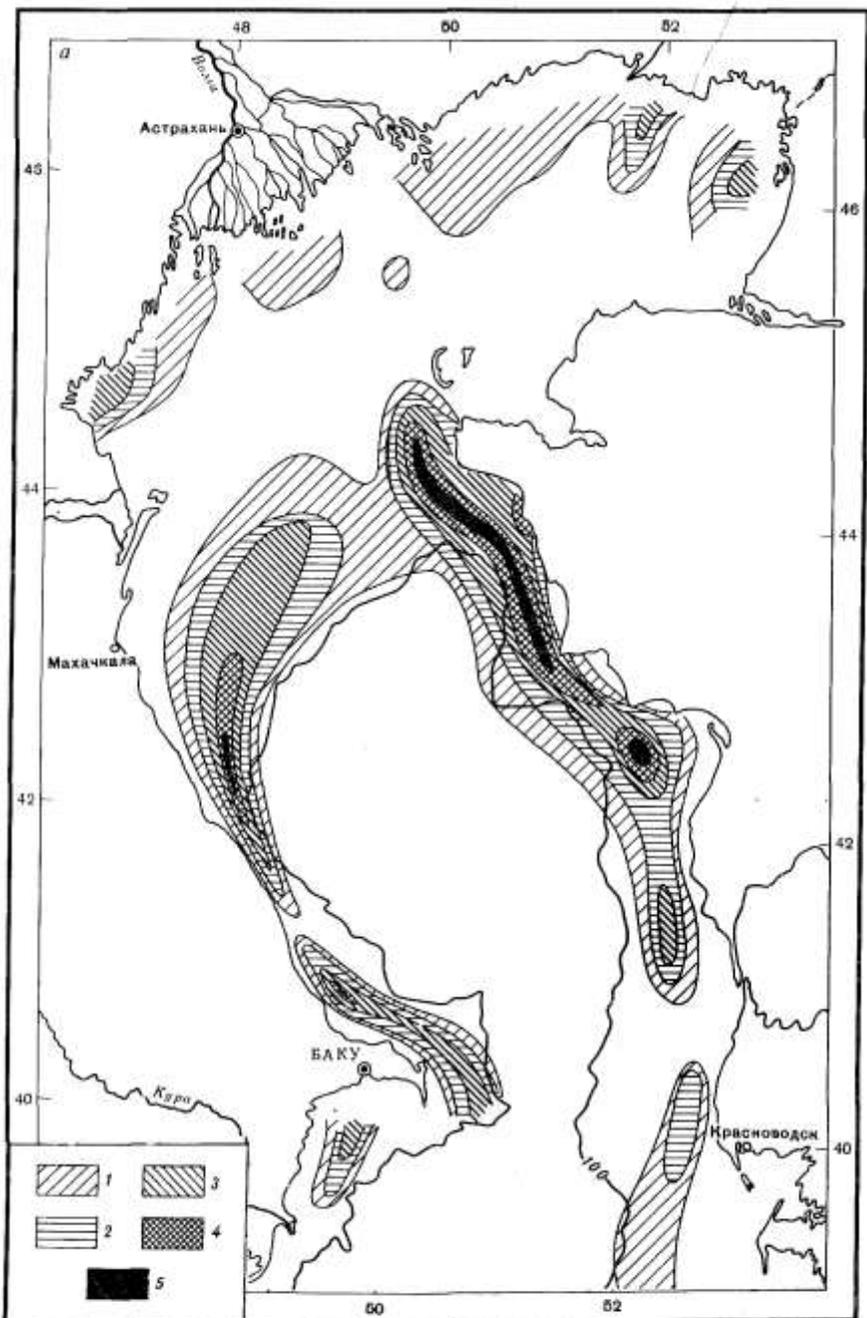


Рис. 19. Распределение биомассы *Dreissena polymorpha* (Северный Каспий) *Dreissena rostriformis* (а) и *Mutilus lineatus* (б) в Каспийском море летом 1976 г. (г/м²);
 а: 1 – менее 5; 2 – 5–10; 3 – 10–50; 4 – 50–100; 5 – более 100; б: 1 – менее 10; 2 – 10–50; 3 – 50–100; 4 – 100–200

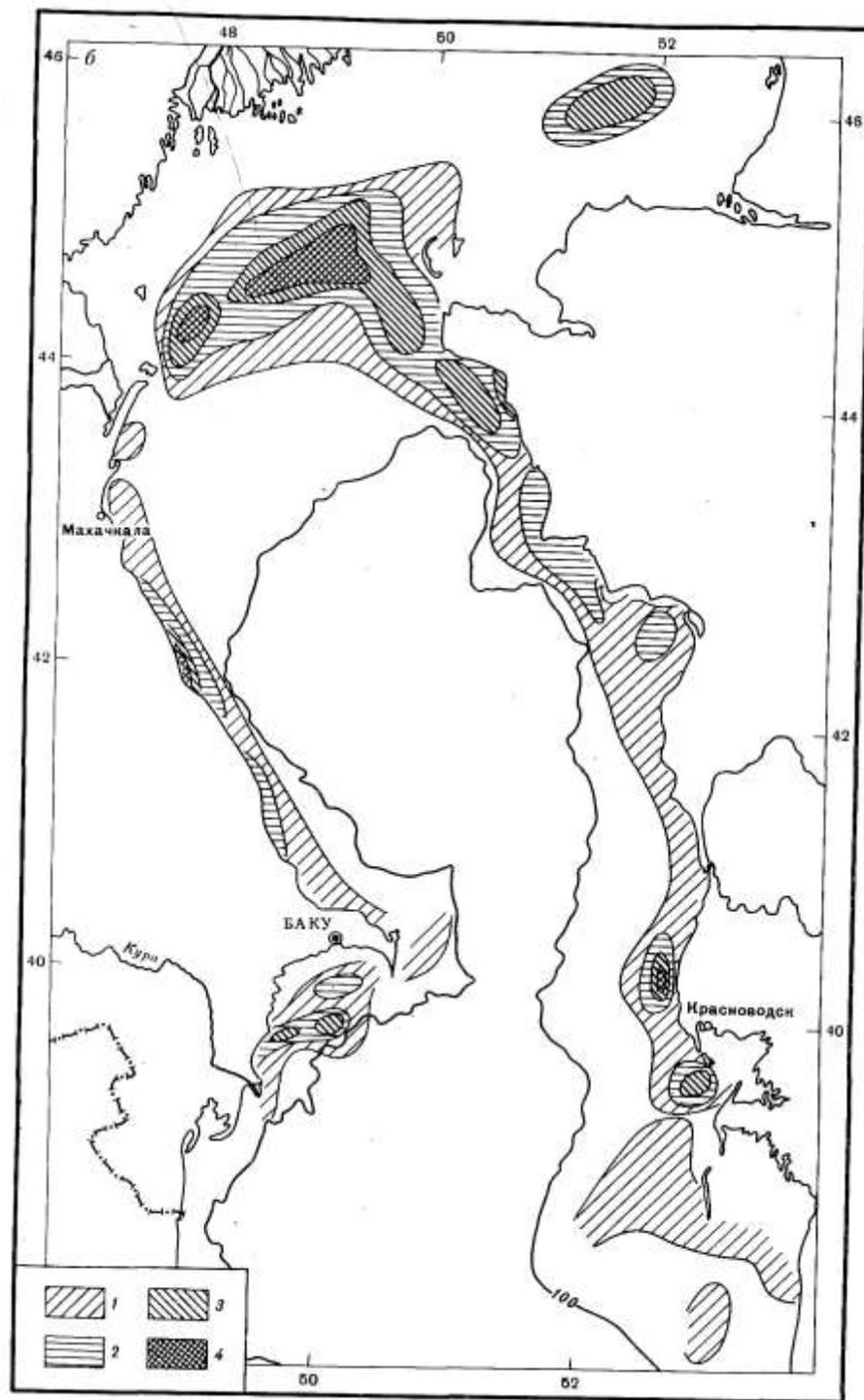


Таблица 51
Состав и биомасса бентоса Каспийского моря (до изобаты 100 м)
в августе 1976 г.

Организм	г/м ²			Северный Каспий
	Северный Каспий	Средний Каспий	Южный Каспий	
Митилястер	11,0	6,2	2,8	19,0
Дрейссена	0,8	56,6	0,3	1,4
Дидакна	11,3	28,1	2,4	19,5
Монодакна	4,1	2,9	0,1	7,1
Адакна	2,2	0,5	—	3,7
Церастодерма	2,2	5,6	13,1	3,7
Абра	13,8	11,1	34,8	23,7
Прочие	0,8	0,0	0,0	1,3
Моллюски всего	46,2	111,0	53,5	79,4
Нереис	3,2	1,7	2,8	5,4
Олигохеты	1,6	1,4	0,0	2,7
Амфаретиды	0,5	0,3	0,1	0,9
Прочие черви	0,0	0,1	0,0	0,0
Черви	5,3	3,5	2,9	9,0
Гаммариды	0,7	5,6	0,3	1,2
Корофинды	1,1	3,0	1,0	1,9
Кумацей	0,2	0,2	0,2	0,3
Изоподы	—	2,3	0,3	—
Декаподы	1,3	0,4	1,9	2,2
Прочие	0,0	0,0	0,0	0,0
Высшие ракообразные	3,3	11,5	3,7	5,6
Баянус	3,4	20,8	4,8	5,8
Хирономиды	0,1	0,1	0,0	0,1
Губки	—	0,0	—	—
Всего	58,0	146,9	65,0	100,0
Кормовой бентос	28,7	33,8	54,5	49,4
В том числе акклиматизанты	18,3	13,2	39,5	31,5

В средней части Каспийского моря (табл. 51) биомасса бентоса как на единицу площади, так и валовая значительно превышает биомассу бентоса в северной и южной частях моря.

Во всех районах Каспийского моря доминируют моллюски, в Среднем Каспии автохтонные моллюски (дрейссена, монодакна, дидакна), в Северном и Южном — средиземноморские (митилястер, церастодерма, абра). Особенно велико значение средиземноморских моллюсков в Южном Каспии (до 77%), среди которых преобладает абра.

Из группы червей везде преобладает *Nereis diversicolor*, биомасса его и степень значения в донной фауне наиболее высоки в Северном и Южном Каспии, в Среднем они значительно ниже.

Ракообразные имеют большее значение в Среднем Каспии, где их биомасса более чем в три раза выше, чем в Южном и Северном Каспии.

В Среднем Каспии особенного обилия достигают гаммариды, корофи-

%		тыс.г			
Средний Каспий	Южный Каспий	Северный Каспий	Средний Каспий	Южный Каспий	Весь Каспий
4,2	4,4	854,9	451,3	133,3	1439,5
38,5	0,5	64,9	4130,6	14,4	4209,9
19,1	3,7	876,0	2047,8	112,9	3036,7
2,0	0,2	319,4	212,0	5,1	536,5
0,3	—	168,3	35,9	—	204,2
3,8	20,2	167,3	411,3	614,7	1193,3
7,5	53,6	1068,1	806,9	1629,8	3504,8
0,0	0,1	60,4	2,5	1,7	64,6
75,4	82,7	3579,3	8098,3	2511,9	14189,5
1,2	4,3	244,9	127,0	130,4	502,3
0,9	0,0	120,1	100,8	1,5	222,4
0,2	0,1	38,6	24,1	2,2	64,9
0,1	0,0	2,5	10,1	0,7	13,3
2,4	4,4	406,1	262,0	134,8	802,9
3,8	0,4	53,8	411,7	11,6	477,1
2,0	1,5	85,1	216,3	46,8	348,2
0,1	0,3	13,5	11,5	7,7	32,7
1,6	0,4	—	170,0	13,7	183,7
0,3	2,9	99,9	27,0	88,9	215,8
0,0	0,0	1,1	0,9	0,7	2,7
7,8	5,5	253,4	837,4	169,4	1260,2
14,4	7,4	261,3	1515,8	225,3	2002,4
0,0	0,0	4,7	4,8	1,2	10,7
0,0	—	—	2,2	—	2,2
100,0	100,0	4504,8	10720,5	3042,6	18267,9
23,0	83,8	2226,1	2435,4	2550,6	7212,1
9,0	60,8	1412,9	960,9	1849,1	4222,9

иды, морской таракан и баянус. Биомасса десятиногих ракообразных (в основном краба) наиболее высока в Северном и Южном Каспии.

Удельная биомасса (г/м²) донных животных западных районов моря увеличивается с севера на юг¹ (табл. 52).

Нельзя не отметить заметного увеличения значения биомассы средиземноморских вселенцев в общей биомассе бентоса у западного побережья Южного Каспия по сравнению с соответствующими районами Северного и Среднего Каспия. Средняя биомасса, например, абры в Южном Каспии более чем в 20 раз превышает ее биомассу в Северном и в 7 раз — в Среднем Каспии. Обилие бентоса у западного побережья Южного Каспия создает

¹ Граница западного и восточного районов Северного Каспия проходит по линии о-в Кулалы — Трехбратинская Коса, Северного и Среднего — о-в Чечень — п-ов Мангитлак, Среднего и Южного — о-в Жилой — мыс Куули.

Таблица 52

Состав, биомасса и численность бентоса в разных частях Каспийского моря в августе 1976 г. (до изобаты 100 м)

Организм	Биомасса, г/м ²					
	Западная часть			Восточная часть		
	1	2	3	1	2	3
Митилястер	22,2	2,0	8,8	0,0	9,9	1,3
Дрейссена	0,9	48,8	1,1	0,8	63,6	0,0
Дидакна	8,9	23,3	0,2	13,7	32,3	3,0
Монодакна	4,5	2,4	0,5	3,8	3,4	—
Адакна	2,9	1,0	—	1,5	—	—
Церастодерма	3,9	11,9	54,9	0,5	0,1	2,3
Абра	7,0	23,1	143,3	20,5	0,1	6,9
Прочие	1,4	0,0	0,2	0,2	0,1	—
Моллюски	51,7	112,5	209,0	41,0	109,5	13,5
Нереис	1,7	2,5	8,1	4,6	1,1	1,4
Олигохеты	2,2	1,7	0,1	0,9	1,1	0,0
Амфаретиды	0,9	0,3	0,0	0,1	0,4	0,1
Прочие	0,0	0,0	—	0,0	0,2	0,0
Черви	4,8	4,5	8,2	5,6	2,8	1,5
Гаммариды	1,1	2,5	0,3	0,3	8,5	0,2
Корофииды	0,4	0,9	0,7	1,7	4,8	1,1
Кумацеи	0,2	0,0	0,2	0,2	0,3	0,1
Изоподы	—	3,3	1,4	—	1,4	0,0
Декаподы	1,1	1,6	6,9	1,4	0,0	0,6
Прочие	0,0	—	—	0,0	0,0	0,0
Высшие ракообразные	2,8	8,3	9,5	3,6	15,0	2,0
Баланус	2,0	26,4	15,5	4,7	15,8	2,0
Хирономиды	0,1	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0
Губки	—	—	—	—	0,6	—
Всего	61,4	151,7	242,2	54,9	143,8	19,0
Кормовой бентос	23,0	49,3	216,3	34,5	19,9	12,7
Кормовой бентос, %	37,4	32,5	89,3	62,8	13,8	66,0

Примечание: 1 — Северный Каспий, 2 — Средний Каспий, 3 — Южный Каспий август 1978 г.

ся развитием пяти средиземноморских видов — абры, церастодер нереиса, краба и балануса, которые преобладают в этом районе над всеми прочими организмами и по плотности населения, и по биомассе.

Валовая биомасса бентоса западных районов Каспийского моря довольно велика и в зависимости от площади района изменяется от Северном до 6,2 в Среднем и 2,3 млн.г в Южном Каспии. Биомасса "кормового" бентоса наиболее высока у западного побережья Южного Каспия, где она составляет 89% от общей биомассы бентоса, в то время как Северном и Среднем Каспии ее значение немногим более 30%.

В западных районах Каспийского моря биомасса бентоса повышается от Северного Каспия к Южному, а в восточных — от Северного к Среднему

	Численность, экз./м ²					
	Западная часть			Восточная часть		
	1	2	3	1	2	3
2	4954	43	35	1	561	51
7	163	201	48	61	850	1
8	11	23	3	54	28	6
9	42	26	3	45	6	—
5	152	2	—	51	—	—
6	60	471	155	39	2	10
7	667	3896	4715	1179	14	196
8	559	8	60	167	22	—
9	6608	4670	5019	1597	1483	264
10	216	260	279	455	42	143
11	3828	697	118	1870	508	26
12	2361	198	74	853	317	76
13	75	2	1	17	68	6
14	6480	1157	472	3195	935	251
15	1046	797	181	486	3957	88
16	206	371	228	973	2064	208
17	331	82	219	703	83	220
18	—	11	9	—	202	0
19	9	12	119	1	4	18
20	26	—	—	—	2	0
21	1618	1273	756	2164	6312	534
22	45	992	232	4	445	99
23	96	1	14	6	27	3
24	—	—	—	—	3	—
25	14847	8093	6493	6966	9205	1151
26	3014	5929	5922	4000	5403	886
27	—	—	—	—	—	—

Каспию и резко уменьшается у восточного побережья Южного Каспия. Кормового-восточного побережья Каспия биомасса бентоса наименьшая (87 г/м²) и составляет 32,5% от биомассы Северного Каспия (289 г/м²) и всего 12,4% от биомассы бентоса у восточного побережья Среднего Каспия (143,76 г/м²).

Около 70% биомассы бентоса у восточных побережий Каспия составляют моллюски. Она наиболее высока у восточного побережья Среднего Каспия, где доминируют только автохтонные виды родов *Hydris*, *Didacna*, *Dreissena*. Из средиземноморских моллюсков только митилястер образует поселения на каменистых грунтах мелководий. Абра встречается крайне редко.

На востоке Северного и Южного Каспия при более низкой биомассе моллюсков в целом, напротив, руководящая роль принадлежит средиземноморской абре, а также автохтонным видам рода *Didacna* (*D. trigonoides*, *D. protracta*).

Помимо обилия моллюсков, восточное побережье Среднего Каспия отличается повышенной биомассой ракообразных — гаммарид и корофид, валовая биомасса которых составляла около 500 тыс. т, в то время как в других районах она не превышала 80 тыс. т.

Биомасса червей (средняя и валовая), в частности нерейса, максимальная в восточном районе Северного Каспия.

Таким образом, приведенные данные показывают, насколько велико различие в продуктивности и соотношении отдельных видов и групп в общей биомассе бентоса отдельных районов Каспийского моря.)

Общие запасы донных животных в Каспийском море составляют 18 млн.т с небольшим, при этом запас кормового бентоса для всего моря оценивается в 7,6 млн.т. Это количество неравномерно распределяется по отдельным районам моря и зонам глубин (табл. 51–53).

Наибольшие запасы кормовых организмов имеются на западном шельфе Среднего и Южного Каспия и в Северном Каспии. В Северном Каспии биомасса "кормовых" животных на западе оказывается наиболее высокой в зоне глубин 3–6 м, на востоке, помимо этой зоны, их много и в прибрежных мелководьях, до глубины 3 м. Такое распределение обусловлено скоплениями ракообразных, абы, церастодермы, хипаниса и нерейса.

В Среднем Каспии у западного побережья кормового бентоса много на глубине до 50 м, но при этом наибольшие его количества наблюдаются в зоне глубин до 20 м, благодаря более мощному развитию в этой зоне абы, церастодермы и нерейса.

Запасы "кормовых" ракообразных в этом районе, ничтожные на глубине до 20 м, глубже этой изобаты резко возрастают и остаются достаточно высокими в зоне глубин от 50 до 100 м.

У восточного побережья этой части моря наибольшее количество кормовых животных сосредоточено также до изобаты 50 м, хотя их биомасса в отличие от западного побережья в зоне глубин от 20 до 50 м несколько выше благодаря более высокой в этой зоне биомассе гаммарид и корофид.

В Южном Каспии основные скопления кормового бентоса расположены в прибрежном мелководье, до глубины 20 м, где запасы кормового бентоса у западного побережья превышают запасы в более глубоководной зоне более чем в 10 раз. Запасы кормового бентоса в Северном Каспии и прибрежных водах западного побережья Южного Каспия оказались самыми высокими (более 2 млн.т). На 55–70% они состоят из акклиматизантов — нерейса, абы и краба. Акклиматизанты, стихийно проникшие в Каспийское море и почти не используемые рыбами (бальянус, митилястер), образуют биомассу более 3 млн.т или составляют 18,5% общей биомассы каспийского бентоса (табл. 53). В некоторых районах моря их количество значительно превосходит полезную биомассу акклиматизантов, натурализовавшихся в Каспийском море в результате сознательной их интродукции.

Сезонные изменения численности и биомассы донных животных. В Каспийском море, несмотря на сезонные изменения биомассы и численности

Таблица 53

Общая биомасса бентоса и ее распределение по районам и глубинам Каспийского моря в августе 1976 г.

Часть моря	Район	Области глубин, м	Биомасса, млн.т				
			Общая	"Кормовая"	Акклиматизанты		
					всего	кормовые*	прочие**
Северный Каспий	Западная часть	<6	0,72	0,53	0,20	0,18	0,02
		>6	1,64	0,36	1,11	0,20	0,91
	Восточная часть	<6	1,75	1,41	0,87	0,80	0,07
		>6	0,39	0,28	0,35	0,23	0,12
	Всего	—	4,50	2,58	2,53	1,41	1,12
Средний Каспий	Западная часть	<20	1,10	0,98	0,73	0,65	0,08
		21–50	3,82	0,58	1,13	0,26	0,87
		51–100	0,27	0,11	0,02	0,00	0,02
	101–200	0,04	0,04	—	—	—	
	—	5,24	1,71	1,88	0,91	0,97	
	Восточная часть	<20	0,64	0,22	0,17	0,04	0,13
		21–50	4,16	0,36	0,80	0,01	0,79
		51–100	0,74	0,18	0,06	—	0,06
		101–200	0,04	0,03	—	—	—
	—	5,58	0,79	1,03	0,05	0,98	
Всего	—	10,82	2,50	2,91	0,96	1,95	
Южный Каспий	Западная часть	<20	2,06	1,90	1,53	1,38	0,15
		21–50	0,19	0,12	0,15	0,09	0,06
		51–100	0,08	0,06	0,06	0,05	0,01
	101–200	0,01	0,00	—	—	—	
	—	2,34	2,08	1,74	1,52	0,22	
	Восточная часть	<20	0,39	0,36	0,29	0,27	0,02
		21–50	0,28	0,10	0,13	0,06	0,07
		51–100	0,05	0,01	0,02	0,00	0,02
		101–200	—	—	—	—	—
	—	0,72	0,47	0,44	0,33	0,11	
Всего	—	3,06	2,55	2,18	1,85	0,33	
Весь Каспий	Западная часть	<20	5,52	3,77	3,57	2,41	1,16
		21–50	4,01	0,70	1,28	0,35	0,93
		51–100	0,35	0,17	0,08	0,05	0,03
	101–200	0,05	0,04	—	—	—	
	—	9,93	4,68	4,93	2,81	2,12	
	Восточная часть	<20	3,17	2,26	1,68	1,34	0,34
		21–50	4,44	0,46	0,93	0,07	0,86
		51–100	0,79	0,20	0,08	0,00	0,08
		101–200	0,04	0,03	—	—	—
	—	8,44	2,95	2,69	1,41	1,28	
Все море	—	18,37	7,63	7,62	4,22	3,40	

* Абра, нерейс, краб, креветки; ** Митилястер, бальянус.

Таблица 54

Сезонные изменения биомассы и численности бентоса в Северном Каспии в 1976 г.

Организмы	Биомасса, г/м ²		
	апрель	июнь	август
Главные кормовые организмы			
рыб			
Дрейссена	1,2	1,5	0,8
Адакна	0,7	0,8	2,2
Монодакна	1,6	5,7	4,1
Абра	3,5	21,1	13,8
Нерис	2,0	4,3	3,2
Амфареитиды	0,6	0,5	0,5
Гаммариды	0,8	0,9	0,7
Корофииды	1,8	1,0	1,1
Кумовые	0,6	0,7	0,2
Декаподы	0,9	0,6	1,3
Ракообразные прочие	0,0	0,0	0,0
Хирономиды	0,2	0,5	0,1
Всего	13,9	37,6	28,0
Второстепенные кормовые организмы рыб			
организмы рыб			
Дидакна	9,3	9,7	11,3
Церастодерма	1,8	4,7	2,2
Митилястр	0,8	6,3	11,0
Моллюски прочие	0,8	0,5	0,8
Олигохеты	3,2	1,8	1,6
Черви прочие	0,0	0,0	0,8
Бальянус	0,7	1,9	3,4
Всего	16,6	24,9	31,1
Весь бентос	30,5	62,5	59,1

бентоса, заметно постоянство в расположении скоплений донных животных: в глубинной зоне западного района Северного Каспия на границе со Средним; в Среднем — западное и восточное побережье; в Южном — юго-восточное побережье.

Для Северного Каспия в целом характерно повышение биомассы и численности большинства беспозвоночных от апреля к июню, благодаря появлению нового поколения бентосных организмов (Беляев, 1952; Осадчих, 1967, 1973; Гальперина, 1972, 1979) (табл. 54). Между июнем и августом снижается биомасса и численность беспозвоночных, наиболее интенсивно потребляемых рыбами (нерис, гаммариды, корофииды, кумовые, хирономиды, дрейссена, церастодерма, абра), но продолжается повышение биомассы слабо используемых организмов (митилястр, дидакна, бальянус, олигохеты). К осени наблюдается рост биомассы при неизменной или уменьшающейся численности многих кормовых организмов и увеличение биомассы и численности слабо потребляемых бентосных живот-

Биомасса, г/м ²	Численность, экз./м ²				
	октябрь	апрель	июнь	август	октябрь
3,5	30	143	159	277	
1,9	11	376	116	33	
3,8	51	91	43	61	
18,7	235	1 764	843	1 236	
3,4	117	669	300	290	
0,5	1 922	1 199	1 828	1 694	
0,8	373	335	848	606	
1,1	879	1 176	477	375	
0,2	344	1 561	462	333	
1,4	3	38	16	9	
0,0	8	33	16	58	
0,1	32	143	64	20	
35,4	4005	7 528	5 172	4 992	
10,4	43	35	26	94	
6,3	12	293	52	354	
14,7	141	2 676	3 204	3 150	
10,3	2	367	5	222	
9,1	2 885	2 823	3 136	4 716	
0,1	6	42	55	29	
2,8	18	87	71	111	
53,1	3107	6 323	6 549	8 676	
88,5	7112	13 851	11 721	13 668	

ных. Осенние биомасса и численность большинства донных беспозвоночных (кормовых и некормовых) в Северном Каспии в 1976 г. почти вдвое превосходили весенние показатели и лишь у амфареитид, ракообразных (корофиид, кумовых) и хирономид эти величины были заметно ниже апрельских.

Сезонные изменения бентоса в разных районах Северного Каспия неодинаковы (табл. 55). Различия в основном касаются бентоса прибрежного мелководья с глубинами менее 3 м и группы донных организмов, относительно слабо потребляемых рыбами (группа II, см. табл. 55).

Динамика численности донных беспозвоночных, как интенсивно, так и слабо потребляемых рыбами, на глубине от 3 до 10 м была сходной и характеризовалась повсеместным увеличением численности от апреля к июню, уменьшением ее к августу и увеличением к октябрю, но менее значительным, чем в июне. Увеличение численности донных беспозвоночных, являющихся главной пищей рыб (группа I), от августа к октябрю было

Таблица 55

Сезонные изменения численности (а) и биомассы (б) донных беспозвоночных на разных глубинах в Северном Каспии (экз./м², г/м²)

Группа бентоса	Месяц	Область глубин, м							
		< 3		3,1-6		6,1-10		> 10	
		а	б	а	б	а	б	а	б
Западная часть									
I	Апрель	6498	20,7	1109	7,2	808	9,8	916	11,1
	Июнь	5808	28,7	11 972	37,3	5 555	43,7	14 014	56,4
	Август	8117	19,0	5 766	21,4	2 053	25,8	2 487	19,0
	Октябрь	2687	10,8	5 307	38,6	2 926	60,1	7 968	77,1
II	Апрель	5346	12,7	1 591	11,3	2 365	28,8	915	36,2
	Июнь	2416	3,7	10 236	15,2	6 398	35,5	12 955	94,7
	Август	6744	7,1	5 452	11,6	3 928	84,4	18 053	96,2
	Октябрь	4216	5,1	9 697	13,0	10 405	52,1	22 139	188,6
Восточная часть									
I	Апрель	8856	19,5	3 124	14,6	2 095	9,2	-	-
	Июнь	5786	18,3	4 979	38,2	3 994	37,5	-	-
	Август	6101	33,3	4 529	35,1	2 833	37,8	-	-
	Октябрь	3108	14,9	5 406	34,8	4 788	21,5	-	-
II	Апрель	4076	18,3	2 743	8,7	3 853	3,1	-	-
	Июнь	1584	8,3	2 673	10,9	4 266	3,1	-	-
	Август	3201	16,4	1 957	25,6	1 233	15,9	-	-
	Октябрь	1451	12,8	2 694	16,4	5 263	3,1	-	-

Примечание. I — главные кормовые организмы рыб, II — второстепенные и слабо используемые кормовые организмы рыб.

меньшим, чем в группе второстепенных объектов питания рыб (группа II). Картина динамики биомассы более пестрая из-за различий видового состава населения разных районов, неодинаковых размеров отдельных видов, различий в скорости роста.

Как в западной, так и в восточной частях прибрежного мелководья численность донных беспозвоночных групп I и II от апреля к июню снижалась, увеличиваясь в августе и вновь уменьшалась к октябрю, т.е. численность изменялась в противоположном направлении по сравнению с районами глубин 3–10 м.

Отмеченные особенности сезонной динамики бентоса в Северном Каспии обусловлены в основном распределением донных рыб на пастбищах, сезонными перемещениями их по акватории Северного Каспия, а также интенсивностью питания тем или иным объектом в разные сезоны (Шорыгин, 1952; Казанчев, 1963).

Так, снижение биомассы и плотности населения от апреля к июню в зоне глубин до 3 м западного и восточного районов Северного Каспия, несомненно, является следствием выедания их во время весенних преднерестовых скоплений воблы, леща, других донных рыб. Влияние выедания рыбами на динамику численности и биомассы донных беспозвоночных наглядно проявляется в западной половине Северного Каспия на глубине более 10 м (табл. 55), где откармливаются главным образом осетровые. Здесь от апреля к июню увеличиваются численность и биомасса беспозвоночных I и

II группы в результате интенсивного размножения большинства видов. К августу численность и биомасса главных пищевых объектов осетра и севрюги (нересис, абра, высшие ракообразные), составляющих I группу, уменьшаются в 3–5 раз и несколько восстанавливаются в октябре после ухода осетровых из Северного Каспия в Средний. Количество донных беспозвоночных II группы (мшечки, дидакна, олигохеты и др.) непрерывно увеличивается от апреля к октябрю (табл. 55).

В западных районах Среднего и Южного Каспия от августа к октябрю существенно уменьшается численность абры, нересиса, высших ракообразных, а численность второстепенных кормовых организмов почти не меняется (табл. 56).

К февралю численность всех донных беспозвоночных в западных районах увеличивается в несколько раз в результате интенсивного размножения. Такое же увеличение численности большинства донных беспозвоночных к февралю имело место в восточном районе Южного Каспия при незначительном уменьшении ее от августа к октябрю (табл. 57).

В восточном районе Среднего Каспия резких изменений численности не происходит, она постепенно уменьшается от августа к февралю (табл. 56).

Отмеченное падение численности и биомассы кормовых беспозвоночных совпадает с образованием в прибрежной области Среднего и Южного Каспия осенне-зимних скоплений осетровых. Большая часть стада осетра при этом обитает на участках моря с глубинами от 2 до 25 м, севрюги — 26–100 м (Пироговский, 1981).

Время уменьшения биомассы кормового бентоса в отдельных районах моря находится в соответствии с распределением донных рыб на нагульных пастбищах. Пятна с заметным понижением биомассы кормовых организмов (особенно ракообразных), возникающие в Северном Каспии в период между апрелем и июнем, совпадают с путями миграций рыб из рек в море после нереста, с нагульными их скоплениями в предустьевых пространствах (Казанчев, 1963). Интенсивное питание осетровых (Тарвердиева, 1965, 1982), мигрирующих в этот период из южных районов моря, а также других бентосоядных рыб (например, бычков) приводит к уменьшению количества ракообразных, абры и нересиса в западном районе Северного Каспия и на участках между дельтами Волги и Урала.

С конца июля количество донных рыб в Северном Каспии становится еще больше, помимо отнерестовавших взрослых рыб, в море к этому периоду скатывается молодь. Осетровые (взрослые и молодь) рассредоточены в это время по всей площади Северного Каспия, однако большая их часть к августу концентрируется в центральной и западной частях моря (Лебеза, 1973; Пироговский, 1981). Основной нагул взрослого осетра в это время проходит на абре и нересисе, молоди осетра и севрюги, а также взрослой севрюги — на ракообразных и нересисе (Тарвердиева, 1982). И хотя в этот период происходит размножение и интенсивный рост молоди большинства видов донной фауны (Брискина, 1950; Осадчих, Иблонская, 1968; Гальперина, 1972, 1979), выедание бентоса рыбами столь значительно, что к августу по всей акватории Северного Каспия образуются обширные поля малой биомассы кормового бентоса (рис. 20).

Причиной резкого снижения биомассы кормового бентоса летом яв-

Таблица 56
Сезонные изменения численности донных беспозвоночных
в Среднем Каспии в 1976–1977 гг., экз./м²

Кормовые организмы рыб	Западная часть			Восточная часть		
	август	октябрь	февраль	август	октябрь	февраль
Главные						
Адакна	2	—	1	—	—	1
Монодакна	27	9	36	7	34	15
Абра	4309	1352	2 831	17	4	38
Переис	288	78	351	49	62	35
Амфаретиды	206	187	2 107	369	221	395
Гаммариды	811	461	772	4 661	3815	2371
Корофииды	400	105	507	2 467	1732	2598
Кумовые	141	73	217	82	86	68
Декаподы (краб)	16	11	16	4	—	—
Изоподы (морской таракан)	5	4	5	3	3	1
Ракообразные прочие	—	—	1	234	197	170
Хиროномиды	1	—	21	31	63	42
Всего	6206	2280	6 865	7 924	6217	5734
Второстепенные						
Дрейссена	223	84	118	992	698	427
Дидакна	22	20	41	32	24	96
Церастодерма	525	227	86	3	54	60
Митилястер	47	59	119	654	99	407
Моллюски прочие	9	38	129	40	1	65
Олигохеты	750	1702	5 935	582	924	312
Черви прочие	—	3	61	73	—	18
Бальянус	1103	521	627	519	490	484
Всего	2679	2654	7 116	2 895	2290	1869
Весь бентос	8885	4934	13 981	10 823	8507	7603

ляется не только выедание. В августе 1976 г. наблюдалась летняя гипоксия, которая зачастую приводит к полному исчезновению бентоса в районах о. Тюленьего, банок Средняя Жемчужная и Ракушечная, а также у западного побережья Среднего Каспия на глубине 20–25 м от Аграханской косы до Худата (Катунин, Хрипунов, 1976). Следствием этого явилось образование устойчивого пятна, где ракообразные отсутствовали вплоть до октября (рис. 21).

Уменьшение биомассы кормового бентоса в октябре в мелководной зоне Северного Каспия можно связать с движением на малые глубины придонных скоплений полупроходных рыб и частично осетровых. Образование аналогичных областей в восточном районе Северного и Среднего Каспия (рис. 21, а) связано с перемещением осетровых из Северного Каспия в Средний и интенсивным их питанием у побережий этих частей моря (Легеца, 1973; Тарвердиева, 1982).

Таблица 57
Сезонные изменения численности донных беспозвоночных
в Южном Каспии в 1976–1977 гг., экз./м²

Кормовые организмы рыб	Западная часть			Восточная часть		
	август	октябрь	февраль	август	октябрь	февраль*
Главные						
Монодакна	2	3	4	—	—	—
Абра	2229	1047	1 434	178	254	249
Переис	363	159	254	164	361	489
Амфаретиды	92	69	6 437	68	101	39
Гаммариды	141	147	69	125	23	117
Корофииды	254	60	581	212	11	146
Кумовые	210	18	707	191	39	408
Декаподы (краб)	155	90	79	20	12	10
Изоподы (морской таракан)	8	1	—	1	1	1
Ракообразные (прочие)	—	—	—	—	—	40
Хиროномиды	12	—	7	3	6	121
Всего	3466	1594	9 572	962	808	1620
Второстепенные						
Дрейссена	62	211	—	1	—	1
Дидакна	2	—	1	6	—	7
Церастодерма	202	31	20	13	45	99
Митилястер	10	2	18	35	18	31
Моллюски прочие	18	—	116	—	—	15
Олигохеты	106	152	1 522	34	52	212
Черви прочие	—	14	2	16	—	1
Бальянус	301	381	549	97	83	131
Всего	701	791	2 228	202	198	497
Весь бентос	4167	2385	11 800	1164	1006	2117

* Данные за 1978 г.

Возникновение в ряде районов Северного Каспия в период между августом и октябрём зон с увеличением биомассы кормового бентоса показывает, насколько быстро после ухода рыбы происходит восстановление бентоса за счет роста и размножения донных животных (рис. 21, а).

Образование к октябрю полей выедания кормового бентоса в западном и восточном побережье Южного Каспия также обусловлено увеличением количества осетровых в этой части моря осенью (Легеца, 1973; Пироговский, 1981).

Зимовка осетровых на шельфе Среднего и Южного Каспия приводит к дальнейшему по сравнению с осенью снижению биомассы кормового бентоса в южных районах моря. Выедание переиса в прибрежье от устья Сулака до пос. Дивичи настолько велико, что в ряде случаев его биомасса

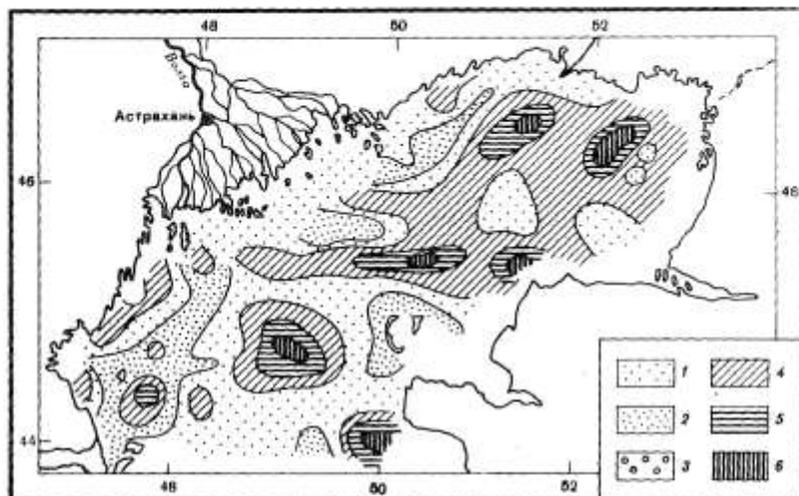


Рис. 20. Изменение биомассы кормового бентоса в Северном Каспии от июня к августу

Уменьшение: 1 — на 0–50%; 2 — на 50–90%; 3 — более чем на 90%; увеличение: 4 — на 100–200%; 5 — на 200–500%; 6 — более чем на 500%

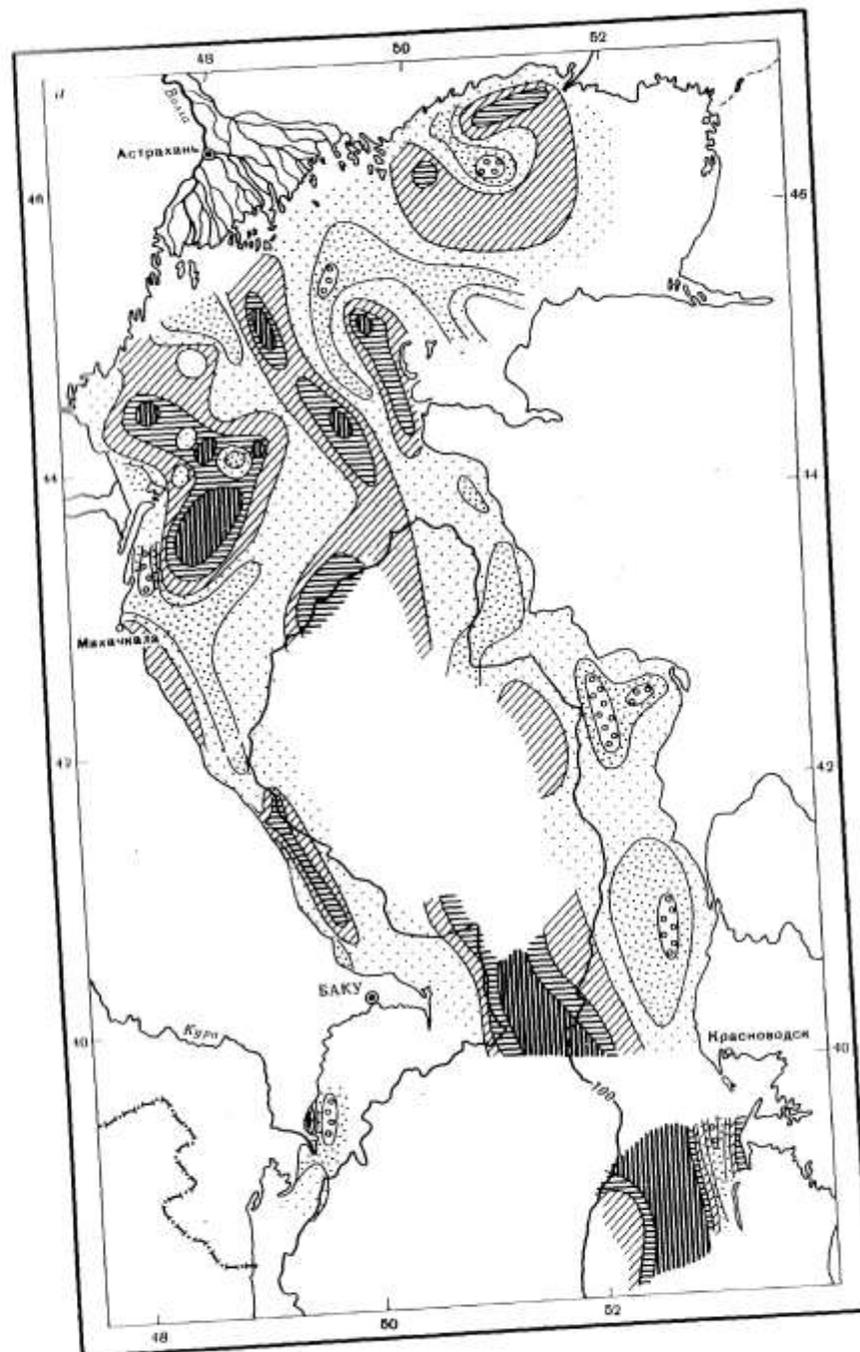
в феврале составляет около 5–10% от осенней биомассы (от 3,46 до 0,33 г/м²; 7,68–0,42 г/м²; 3,32–0,22 г/м²). К зиме наблюдается заметное уменьшение биомассы абры на ограниченных площадях на севере западного побережья Среднего Каспия, в районе Худата и на западном шельфе Южного Каспия (рис. 21, б).

Таким образом, на большей площади дна Северного Каспия в период между июнем и августом происходит значительное уменьшение биомассы кормового бентоса. Особенно это выражено в западном районе, где к августу в результате выедания и кислородной депрессии возникают поля резкого сокращения количества тех беспозвоночных, которые являются основной пищей рыб бентофагов (абры, нериса, ракообразных). В Среднем и Южном Каспии аналогичное явление отмечено в осенний и зимний периоды.

Многолетние изменения зообентоса. При сравнении распределения бентоса в Каспийском море за ряд лет (Романова, Осадчих, 1965) можно отметить, что к 1976 г. произошли заметные изменения в обилии донных животных в отдельных районах моря. По-прежнему в Северном Каспии в прилегающих к дельте Волги районах в 1976 г. отсутствовала продуктивная область, которая была развита в 1935 г. и сократилась к 1956 г. В период между 1962 и 1976 гг. исчезло пятно с высокой биомассой бентоса на границе между Северным и Средним Каспием из-за уменьшения количества абры и митилястера.

Рис. 21. Изменение биомассы кормового бентоса в Каспийском море от августа к октябрю (а) и от октября к февралю (б)

Условные обозначения те же, что и на рис. 20



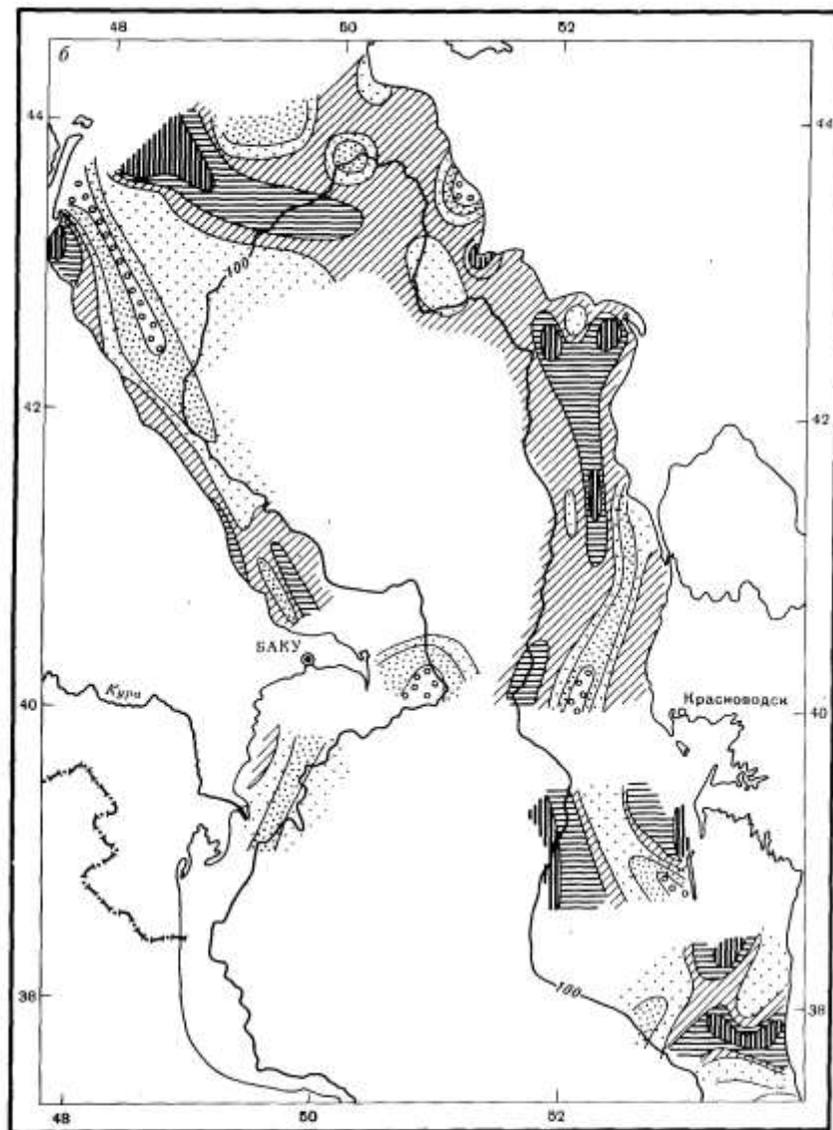


Рис. 21 (окончание)

Одновременно к 1976 г. уменьшилась по площади-появившаяся к 1962 г. у Дагестанского побережья высокопродуктивная зона с биомассой бентоса $500-1000 \text{ г/м}^2$. От нее остались только небольшие пятна в районе Худата и Килязи. Это было обусловлено уменьшением количества некоторых средиземноморских вселенцев – митилястера, абры и нерейса. Сокращение площади зоны с биомассой от 500 до 1000 г/м^2 к 1976 г. наблюдалось

и у восточного побережья Среднего Каспия, которая сохранялась с 1935 вплоть до 1962 г. Такие изменения были связаны с уменьшением к 1976 г. по сравнению с 1962 г. биомассы митилястера и ракообразных на глубине до 50 м. Уменьшение площади продуктивных зон от 1962 к 1976 г. произошло и у восточного побережья Южного Каспия, где зона с биомассой $500-1000 \text{ г/м}^2$ вовсе исчезла и на ее месте образовались пятна со значительно меньшей биомассой – $30-100 \text{ г/м}^2$. Такое изменение биомассы бентоса было обусловлено уменьшением в этих районах количества абры.

У западного побережья Южного Каспия в период между 1962 и 1976 г., напротив, произошло расширение площади зоны с биомассой от 100 до 500 г/м^2 . В районе Сальянского рейда при этом появилось пятно с биомассой до 1000 г/м^2 , образованное аброй и нерейсом.

Таким образом, к 1976 г. в прибрежных (до изобаты 100 м) районах в Каспийском море повсеместно, за исключением западного побережья Южного Каспия, наблюдалось сокращение площади продуктивных зон с биомассой от 100 до 500 г/м^2 и выше. На большей части дна моря в этот период преобладала биомасса бентоса в пределах $30-100 \text{ г/м}^2$.

Закономерности многолетней (1935–1975 гг.) динамики количества бентоса в Северном Каспии рассмотрены в работах (Биологическая продуктивность... 1974, 1975; Осадчих, 1978).

В отличие от северной части моря бентос Среднего и Южного Каспия с этой точки зрения изучен слабо. Сопоставимых данных для этих частей моря очень мало.

В Северном Каспии (табл. 58) в период между 1956 и 1962 гг., когда началось зарегулирование стока Волги, но еще была относительно высокая водность этой реки, происходил интенсивный рост биомассы не только митилястера, церастодермы, абры и нерейса, но и каспийских аборигенов (моллюсков, ракообразных и червей).

В последующий период 1963–1969 гг., когда преобладали маловодные годы и происходило постепенное осолонение Северного Каспия (Катунии, Хрипунов, 1976), в этой части моря наблюдалось снижение биомассы моллюсков солоноватоводного комплекса – дрейссены, монодакны, адакны, некоторых ракообразных, червей и хирономид. Понижение солености в 1970–1974 гг. повлекло за собой повышение биомассы солоноватоводных видов.

Установленная в период естественного режима моря обратная связь между количественным развитием этого комплекса и соленостью воды в Северном Каспии (Виноградов, 1959а) была подтверждена и для лет зарегулированного стока (Яблонская, Зайцев, 1979).

Уменьшение стока Волги после 1974 г. и в связи с этим резкое осолонение вод Северного Каспия, особенно его восточной половины, привело к тому, что биомасса морского комплекса бентоса к 1976 г. увеличилась на 33% по сравнению с 1975 г. и составляла 72,2% всего бентоса. Организмы солоноватоводного комплекса количественно уменьшились.

Повышение стока р. Волги после 1976 г. вызвало рост биомассы солоноватоводных организмов. Многоводный 1979 г. (сток Волги – 319 км^3) отличался от предшествующих маловодных лет расширением площади обитания организмов этого комплекса и интенсивным их развитием.

Таким образом, осолонение вод Северного Каспия приводит к умень-

Таблица 58

Годовые изменения биомассы донных беспозвоночных
в Северном Каспии в июне, г/м²

Организм	1935 г.	1938— 1940 гг.	1947— 1956 гг.	1957— 1962 гг.	1963— 1969 гг.	1970 г.	1971 г.										
								1972 г.	1973 г.	1974 г.	1975 г.	1976 г.	1977 г.	1978 г.	1979 г.	1980 г.	
Митилястер	0,3	0,1	1,9	22,1	12,7	1,9	2,7	0,7	2,1	1,7	11,4	6,3	11,5	21,1	19,5	7,7	Митилястер
Дрейссена многоформенная	10,3	0,7	4,5	7,7	1,4	2,8	2,2	1,5	1,5	1,4	0,6	0,6	2,8	1,3	3,1	6,3	Кр. Митилястер
Прочие дрейссены								0,2	-	-	0,1	0,9	1,5	0,1	0,4	0,0	Прочие
Дидакна трехгранная	12,9	2,0	3,5	3,0	6,9	10,7	4,4	5,8	4,0	7,4	5,1	3,7	6,6	8,7	8,0	4,5	Кр. Дидакна
Прочие дидакны					1,9	9,0	1,3										Прочие
Монодакна северокаспийская*	6,7	0,8	4,1	6,5	4,2	5,3	4,1	1,5	3,9	9,5	4,3	6,0	11,9	1,8	2,7	1,1	Прочие
Прочие монодакны								2,6	4,1	9,0	7,3	5,7	8,0	3,6	6,9	2,9	Монодакна
Адакна	4,5	0,6	1,4	1,4	1,1	4,3	0,9		0,4	0,1	-	-	1,2	0,6	-	-	Прочие
Церастодерма	1,0	2,8	1,5	2,3	1,7	2,2	1,3	2,5	1,9	2,9	1,1	0,8	3,6	3,6	2,3	0,9	Церастодерма
Абра	-	-	0,0	13,3	8,7	17,4	13,7	0,6	1,0	1,5	5,3	4,7	3,9	2,1	1,3	1,1	Абра
Прочие моллюски	0,2	-	0,7	2,4	0,9	0,9	1,6	9,7	9,4	11,6	6,4	21,1	23,9	20,2	12,5	10,0	Прочие
Моллюски	35,9	7,0	17,6	58,7	39,5	54,5	32,2	0,4	0,0	0,0	0,2	0,4	0,2	1,1	2,6	3,2	Моллюски
Нереис	-	-	1,6	2,4	2,3	4,8	1,9	25,5	28,3	45,1	41,8	50,2	75,1	64,2	59,3	37,7	Нереис
Олигохеты	0,3	1,1	1,4	4,2	3,0	3,1	2,5	2,5	2,5	2,7	4,0	4,3	3,0	3,5	3,0	2,6	Олигохеты
Амфаретиды	0,1	0,6	0,3	0,5	0,4	0,4	0,6	4,4	3,3	4,3	2,6	1,8	3,3	2,0	3,2	4,7	Амфаретиды
Прочие черви	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	1,0	0,5	0,2	0,5	0,6	0,4	0,4	0,8	Прочие
Черви	0,8	1,7	3,3	7,1	5,7	8,3	5,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	Черви
Гаммариды	1,2	0,5	0,9	2,1	1,6	3,2	1,8	7,9	6,8	7,5	6,8	6,6	6,9	5,9	6,6	8,1	Гаммариды
Корофииды	0,9	0,1	0,8	2,4	1,7	4,4	2,9	2,1	2,5	2,4	1,6	0,9	2,3	2,4	4,8	2,9	Корофииды
Кумовые	0,5	0,3	0,7	1,1	0,8	1,5	0,9	2,3	1,6	1,8	1,3	1,0	1,8	1,6	2,6	6,0	Кумовые
Декаподы	-	-	-	-	0,3	0,2	0,6	0,8	1,3	1,3	0,9	0,7	1,4	1,4	1,3	1,0	Декаподы
Прочие ракообразные	-	-	0,1	0,1	0,1	0,1	0,0	0,1	0,4	0,6	0,8	0,6	0,5	1,9	1,3	1,5	Прочие
Высшие ракообразные	2,6	0,9	2,5	5,7	4,5	9,4	6,2	0,0	0,0	0,0	-	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	Высшие
Баланус	-	-	-	0,0	0,6	0,5	1,9	5,3	5,8	6,1	4,6	3,2	6,0	7,3	10,0	11,4	Баланус
Хирономиды	1,0	0,3	0,2	0,4	0,2	0,1	0,4	0,0	0,2	0,7	0,6	2,3	2,3	1,6	1,1	1,2	Хирономиды
Всего	40,3	9,9	23,6	71,9	50,5	72,8	45,7	0,5	0,1	0,2	0,0	0,5	0,2	0,2	0,1	0,8	Всего
Кормовой бентос	26,9	7,5	17,5	44,4	27,5	49,8	33,8	39,2	41,2	59,6	53,8	62,8	90,5	79,2	77,1	59,2	Кормовой бентос
								30,6	30,6	40,2	32,1	43,2	55,3	42,8	42,8	41,5	Кормовой бентос

*Имеется в виду *Nuранis angusticostata polymorpha*. Все другие виды этой секции объединены в группу "прочие Монодакны".

шению численности донных организмов солонатоводного комплекса, составляющих главную пищу полупроходных и молоди всех рыб.

Годовые изменения средней биомассы донных животных и соотношения отдельных видов беспозвоночных наблюдаются и в бентосе южных районов Каспийского моря (табл. 59).

К 1956 г. у западного побережья Среднего Каспия вследствие значительного снижения в бентосе биомассы автохтонных моллюсков кардинид

и клювовидной дрейссены биомасса донных животных по сравнению с 1934 г. уменьшилась в 2,5 раза.

К августу 1962 г. благодаря расселению абры и нереиса, а также повышению биомассы митилястера, незначительному увеличению биомассы других моллюсков, средняя биомасса бентоса повысилась до 316 г/м², и кормовой бентос составлял почти половину этой величины. 1962 г. — год наибольшего развития вселенцев — абры и митилястера.

Таблица 59
 Годовые изменения биомассы донных беспозвоночных (г/м²)
 в Среднем Каспии*

Организм	Западная часть				
	1933–1934 гг.	1956 г.	1962 г.	1971 г.	1976 г.
Митилястер	—	41,4	124,7	2,8	2,3
Дрейссена	109,3	19,4	22,7	4,0	48,8
Дидакна	5,0	6,1	8,7	5,5	23,3
Монодакна (хипанис)	37,0	3,8	4,7	3,7	2,4
Адакна (хипанис)	16,0	1,6	—	0,0	1,0
Церастодерма	1,2	13,0	5,6	2,1	14,9
Абра	—	—	124,2	14,0	23,9
Моллюски прочие	0,2	0,0	0,4	0,0	0,0
Моллюски всего	168,7	85,3	291,0	32,1	116,6
Нереис	—	4,3	4,2	4,2	2,5
Олигохеты	0,6	1,3	2,7	2,9	1,7
Амфаретиды	0,3	0,1	0,3	0,2	0,3
Черви прочие	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0
Черви всего	1,7	5,7	7,2	7,3	4,5
Гаммариды	—	2,6	2,4	2,5	2,5
Корофииды	—	5,3	1,4	1,8	0,9
Кумовые	0,7	0,3	0,6	0,3	0,0
Изоподы (морской таракан)	—	1,6	3,5	2,4	3,3
Декаподы (краб)	—	2,7	—	0,5	1,6
Ракообразные (прочие)	—	0,0	0,1	0,0	—
Высшие ракообразные всего	2,7	12,5	8,0	7,5	8,3
Баланус	—	1,1	10,5	3,5	26,4
Хирономиды	0,9	0,1	0,0	0,3	0,0
Губки	0,3	—	—	—	—
Всего	174,3	104,7	316,7	50,7	155,8
Кормовой бентос	58,1	35,4	147,0	32,0	53,3

В 1971 г. у западного побережья Среднего Каспия наряду с резким падением биомассы кормовых моллюсков — абры и автохтонных кардиид — произошло снижение биомассы также митилястера и дрейссены. И хотя в этот период биомасса червей, в частности нереиса, повысилась вдвое, общая биомасса бентоса в 1971 г. составляла только 16% ее величины в 1962 г. У восточного побережья подобных изменений в этот период не происходило, и этот район Среднего Каспия выделялся по обилию донных животных, особенно митилястера и ракообразных (табл. 59).

Средняя биомасса всего бентоса у западного побережья в 1976 г. приближается к значению 1934 г. (соответственно 156 и 174 г/м²). По сравнению с 1971 г. биомасса донных животных повысилась благодаря увеличению биомассы и численности кормовых моллюсков: абры с 14 до

Таблица 59 (окончание)

Организм	Восточная часть				
	1935 г.	1956 г.	1962 г.	1971 г.	1976 г.
Митилястер	96,7	72,0	124,5	147,9	9,9
Дрейссена	171,0	47,9	58,1	31,5	63,6
Дидакна	33,7	9,5	14,9	19,0	32,3
Монодакна (хипанис)	0,8	1,8	0,2	1,2	3,4
Адакна (хипанис)	0,7	0,1	0,7	0,7	—
Церастодерма	—	0,3	0,0	0,6	0,0
Абра	—	—	0,0	0,7	0,3
Моллюски прочие	0,7	—	2,1	1,2	0,1
Моллюски всего	303,6	131,6	200,5	202,8	109,6
Нереис	—	1,4	0,9	1,8	1,1
Олигохеты	0,1	0,8	2,0	1,4	1,1
Амфаретиды	0,1	0,0	0,2	0,3	0,4
Черви прочие	0,3	0,0	0,1	0,1	0,3
Черви всего	0,5	2,2	3,2	3,6	2,9
Гаммариды	—	7,0	8,6	12,9	8,5
Корофииды	—	6,4	8,7	12,9	4,8
Кумовые	0,0	0,1	0,1	0,1	0,3
Изоподы (морской таракан)	0,8	1,0	1,1	1,1	1,5
Декаподы (краб)	—	—	0,0	—	0,0
Ракообразные прочие	—	0,1	0,1	0,5	0,0
Высшие ракообразные всего	7,0	14,6	18,6	27,5	15,1
Баланус	—	0,0	7,1	15,1	15,8
Хирономиды	0,1	0,2	0,5	0,1	0,1
Губки	0,7	0,3	0,8	—	0,6
Всего	311,9	148,9	230,7	249,0	144,1
Кормовой бентос	8,7	18,4	21,1	32,9	20,4

* Данные за июль–август до изобаты 100 м.

24 г/м² и кардиума с 2 до 15 г/м². Но при этом по сравнению с 1962 г. и несколько раз снизилась биомасса и численность гаммарид и корофиид в прибрежной области (до глубин 20 м).

У восточного побережья Среднего Каспия в 1976 г. общая биомасса бентоса по сравнению с предыдущими годами оказалась самой низкой. Это произошло вследствие того, что от 1971 к 1976 г. в прибрежной части моря наблюдалось резкое снижение биомассы митилястера. Одновременно почти вдвое уменьшилось количество ракообразных, гаммарид с 10 до 7,5 г/м², корофиид с 11 до 4 г/м². И хотя в этот период биомасса дрейссены и кардиид повысилась, общая биомасса бентоса в 1976 г. составляла в этом районе всего 55% от биомассы 1971 г. (табл. 60).

Наиболее выражены годовые изменения биомассы бентоса в Среднем

Таблица 60
 Годовые изменения биомассы бентоса (г/м²)
 на разных глубинах Среднего Каспия в августе

Организмы	Западная часть							
	< 20 м		21-50 м		51-100 м		101-200 м	
	1962 г.	1976 г.	1962 г.	1976 г.	1962 г.	1976 г.	1962 г.	1976 г.
Моллюски всего	326,7	195,6	387,4	144,9	42,0	11,5	0,0	0,2
Митилястер	214,3	19,1	139,4	1,0	0,0	-	-	-
Дрейссена	-	-	19,9	64,8	42,0	11,2	0,0	-
Дидакна	11,6	9,0	11,4	33,8	-	0,3	0,0	0,2
Монодакна	0,5	1,9	9,0	4,7	-	-	-	-
Адакна	-	0,0	-	1,5	0,0	-	-	-
Церастодерма	4,5	45,5	8,9	11,2	0,0	-	-	-
Абра	94,2	120,1	198,8	27,9	-	-	0,0	-
Прочие	1,5	0,0	-	0,0	-	-	-	-
Черви всего	6,5	9,5	9,3	4,0	2,9	2,1	1,5	0,7
Нереис	5,2	8,7	5,8	2,2	-	0,0	-	-
Олигохеты	1,3	0,8	3,0	1,6	2,7	1,4	1,2	0,6
Амфаретиды	0,0	0,0	0,5	0,2	0,2	0,7	0,3	0,1
Прочие	0,0	-	-	-	0,0	0,0	0,0	-
Ракообразные всего	1,8	2,1	8,9	6,4	9,8	11,2	8,5	6,8
Гаммариды	0,6	0,0	2,1	2,7	4,1	2,6	2,9	2,0
Корофииды	0,7	0,0	1,0	1,0	2,4	1,5	2,2	0,4
Кумовые	0,0	0,0	0,2	0,0	0,2	0,1	0,1	0,1
Изоподы	0,0	-	5,6	1,8	3,1	7,0	3,3	4,3
Декаподы	-	2,1	-	0,9	-	-	-	-
Прочие	0,5	-	-	-	0,0	-	0,0	-
Баланиус	9,3	4,8	15,7	37,8	0,4	2,6	-	-
Хирономиды	-	-	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0
Губки	-	-	-	-	2,7	-	-	-
Всего	344,2	212,0	421,0	193,1	57,9	27,4	10,0	7,7

Таблица 61
 Годовые изменения биомассы бентоса (г/м²)
 у Дагестанского побережья Среднего Каспия (август)

Организм	1934 г.	1956 г.	1960 г.	1962 г.	1963 г.	1964 г.
Митилястер	-	1,2	57,7	188,6	36,1	29,0
Дрейссена	109,3	13,5	16,7	10,8	0,1	3,0
Дидакна	5,0	4,9	10,2	10,3	0,3	1,0
Монодакна	37,0	3,5	14,4	3,6	2,1	0,5
Адакна	16,0	0,5	0,1	-	-	-
Церастодерма	1,2	5,7	12,8	5,3	0,3	4,3
Абра	-	-	57,3	119,0	59,2	66,5
Моллюски всего	168,5	29,3	169,2	337,6	98,1	104,3
Нереис	-	2,1	14,9	4,7	8,5	0,7
Олигохеты	0,6	1,8	1,4	2,7	1,9	0,1
Амфаретиды	0,3	0,1	1,9	0,0	0,0	0,0

	Восточная часть							
	< 20 м		21-50 м		51-100 м		101-200 м	
	1962 г.	1976 г.	1962 г.	1976 г.	1962 г.	1976 г.	1962 г.	1976 г.
	335,9	93,7	294,2	177,8	27,9	29,7	0,0	0,2
	270,4	19,1	174,2	14,1	-	0,2	-	-
	6,2	13,5	106,0	110,1	23,8	28,8	-	-
	52,7	43,6	10,1	53,0	1,9	0,7	0,0	0,2
	1,3	11,4	-	0,0	-	-	-	-
	0,5	-	1,4	-	-	-	-	-
	0,0	0,3	-	-	-	-	-	-
	-	0,1	0,0	-	0,1	-	-	-
	4,8	0,7	2,5	0,6	2,1	0,0	-	-
	3,7	6,5	2,0	2,7	2,3	1,4	1,6	0,4
	2,3	5,2	0,2	0,7	0,0	0,0	-	-
	1,2	0,6	1,5	1,4	1,9	1,0	1,6	-
	0,1	0,2	0,2	0,4	0,3	0,4	-	0,4
	0,1	0,5	0,1	0,2	0,1	0,0	-	0,0
	23,5	17,4	20,0	16,2	12,0	11,0	1,3	2,4
	14,5	10,4	8,1	9,7	5,2	5,8	1,1	1,5
	8,7	5,7	9,7	5,4	6,2	2,8	0,0	0,0
	0,1	0,3	0,0	0,1	0,1	0,3	0,1	0,1
	0,1	1,0	1,9	0,9	0,5	2,1	-	0,8
	-	-	0,1	0,0	-	-	-	-
	0,1	-	0,2	0,1	0,0	0,0	0,1	-
	4,4	2,8	14,6	30,4	-	3,6	0,0	-
	0,0	0,0	0,7	0,1	0,4	0,2	0,0	-
	0,3	-	1,5	0,7	0,2	0,6	-	-
	367,8	120,4	333,0	227,9	42,8	46,5	2,9	3,0

Таблица 61 (окончание)

	1934 г.	1956 г.	1960 г.	1962 г.	1963 г.	1964 г.	1965 г.	1966 г.	1971 г.	1973 г.	1974 г.	1976 г.
Черви всего	0,9	4,0	18,2	7,4	10,4	0,8	2,2	4,8	8,8	1,2	1,2	2,3
Гаммариды	2,0	1,7	2,4	2,1	1,1	0,8	3,3	3,5	2,8	1,0	0,9	0,6
Корофииды		1,2	2,1	0,9	1,7	0,9	1,6	1,3	1,3	0,7	0,9	0,3
Кумовые	0,7	0,0	1,2	0,0	0,1	0,1	0,1	0,2	0,4	0,8	0,2	0,1
Высшие ракообразные всего	2,7	2,9	5,7	3,0	2,9	1,8	5,0	5,0	4,5	2,5	2,0	1,0
Баланиус	-	2,0	13,2	11,9	10,0	0,7	7,0	8,3	3,9	2,8	0,2	8,0
Всего	172,1	38,2	206,3	359,9	121,4	107,6	66,0	71,4	47,0	69,1	33,0	89,1
Кормовой бентос	56,9	14,8	105,2	135,6	73,0	73,8	10,8	28,3	30,2	36,3	11,9	64,5

Таблица 62
Годовые изменения биомассы донных животных
в Южном Каспии*, г/м² (август)

Организм	Западная часть				Восточная часть					
	1956 г.	1962 г.	1966 г.	1976 г.	1955 г.	1956 г.	1962 г.	1966 г.	1978 г.	1979 г.
Митилястер	720,8	268,5	134,0	8,8	46,0	4,7	16,1	51,8	1,3	0,1
Дрейссена	-	-	0,2	1,1	0,1	-	-	-	0,0	1,5
Дидакна	-	-	-	0,2	-	-	0,0	-	3,0	0,3
Монодакна	-	-	-	0,5	-	-	-	-	-	-
Адакна	-	-	-	-	-	-	0,0	-	-	-
Церастодерма	6,1	7,4	14,1	54,9	3,5	31,7	0,0	10,4	2,3	3,6
Абра	-	13,2	12,0	143,3	-	-	16,3	14,1	6,9	6,1
Моллюски прочие	-	0,1	-	0,2	0,9	-	0,0	-	-	0,1
Моллюски всего	726,9	289,2	160,3	209,0	50,5	36,4	32,4	76,3	13,5	11,7
Нерис	7,9	0,5	2,0	8,1	-	1,2	0,4	2,7	1,4	3,9
Олигохеты	0,2	0,1	0,2	0,1	0,1	0,6	0,1	0,3	0,0	0,1
Амфаретиды	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,1	0,1
Черви прочие	-	-	-	-	0,0	-	-	0,0	0,0	0,0
Черви всего	8,1	0,6	2,5	8,2	0,1	1,8	0,5	3,1	1,5	4,1
Гаммариды	0,3	0,0	0,2	0,3	0,2	0,5	0,0	0,3	0,2	0,3
Корофииды	0,6	0,0	0,2	0,7	-	1,5	0,0	0,7	1,1	0,5
Кумовые	0,8	-	0,4	0,2	0,0	0,2	0,1	0,2	0,1	0,1
Изоподы (морской таракан)	-	-	0,2	1,4	-	-	1,7	0,6	0,0	-
Декаподы (краб)	-	0,3	2,3	6,9	-	-	-	1,5	0,6	3,0
Ракообразные прочие	-	-	-	-	-	-	-	-	0,0	0,0
Высшие ракообразные	1,7	0,3	3,3	9,5	0,2	2,2	1,8	3,3	2,0	3,9
Баланиус	0,7	-	21,2	15,5	-	-	1,3	13,1	2,0	2,1
Хирономиды	-	0,0	0,0	0,0	-	0,0	-	-	0,0	0,0
Всего	737,4	290,1	187,3	242,2	50,8	40,4	36,0	95,8	19,0	21,8
Кормовой бентос	15,7	21,4	31,4	216,3	3,7	35,1	18,5	30,5	12,7	17,5

* Данные до изобаты 100 м.

Таблица 63

Многолетние изменения биомассы бентоса в августе на глубине до 100 м, т/км²

Биомасса	1935* г.	1956 г.	1962 г.	1971 г.	1976 г.
Весь бентос	62,4	78,1	99,8	61,8	60,0
Вселенцы	14,2	55,8	78,7	43,2	27,6
Вселенцы стихийные	14,2	53,3	53,5	34,0	9,4
Акклиматизанты	0	2,5	25,2	9,2	18,2
"Кормовой бентос"	14,6	15,7	33,6	19,7	30,3

*Без западной половины Южного Каспия.

Каспия у Дагестанского побережья (табл. 61). Между 1934 и 1962 гг. наряду с заметным увеличением роли азово-черноморских вселенцев снижалось значение автохтонных моллюсков. После 1962 г. биомасса всех донных животных, и автохтонных и средиземноморских, была подвержена большим колебаниям. Биомасса кормовых животных к 1976 г. оказалась на более низком уровне, чем в 1962 г., хотя с 1974 г. наметилась тенденция ее повышения.

У западного побережья Южного Каспия вследствие доминирования в бентосе митилистера самая высокая общая биомасса бентоса наблюдалась в 1956 г., в то время как на востоке – в 1935 г. (табл. 62).

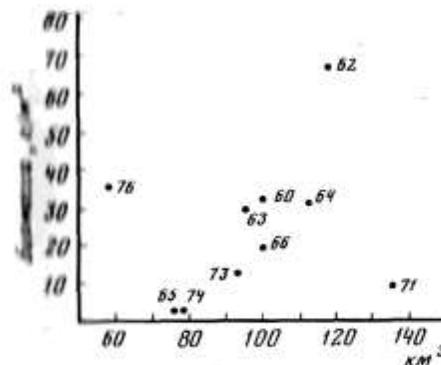
У западного побережья от 1962 к 1976 г. биомасса абы значительно возрастает, у восточного – снижается. По сравнению с 1962 г. в 1979 г. плотность ее уменьшилась почти в 2,5 раза. Не совсем ясны причины, вызывающие отмеченные изменения. Можно, однако, сказать, что северная часть западного района Среднего Каспия находится под непосредственным влиянием волжского стока. Прослеживается зависимость между годовы-

Таблица 64

Изменение фаунистической и трофической структуры биомассы бентоса

Показатель	Северный Каспий				
	1935 г.	1956 г.	1962 г.	1966 г.	1976 г.
Биомасса, г/м ²	40	28	72	52	63
Фаунистические комплексы, %					
Средиземноморский	3	11	70	46	62
в том числе вселенцы	–	9	69	43	55
Автохтонный	92	71	23	46	34
Пресноводный	5	18	7	8	4
Арктический	–	–	–	–	–
Трофические группы, %					
Фильтраторы	91	64	69	53	49
Собиратели	7	19	24	39	45
в том числе вселенцы	–	7	21	32	40
Прочие	2	17	7	8	6

*Только восточная часть моря.

Рис. 22. Зависимость биомассы абы (г/м²) от стока р. Волги за апрель–май предшествующего года (км³)
Цифры у точек – годы

ми изменениями биомассы абы и высотой паводка Волги в предыдущий год (рис. 22).

В целом для 70-х годов характерно уменьшение количества бентоса, главным образом непотребляемых рыбами организмов, увеличение доли средиземноморских видов и собирателей детрита (табл. 63, 64).

КРАБЫ

Краб – *Rhithropanopeus harrisi* (Gould), относящийся к семейству Xanthidae, – из исходного ареала у атлантического побережья Америки постепенно распространился на акватории Европы и Азии. Направление расселения и некоторые биологические и экологические особенности краба детально рассмотрены О.Г. Резниченко (1967).

В водоемах СССР первоначально краб был зарегистрирован в 1936 г. в водах Черного моря (Макарова, 1939), позднее – в Азовском бассейне

Показатель	Средний Каспий					Южный Каспий				
	1935 г.	1956 г.	1962 г.	1966 г.	1976 г.	1935 г.*	1956 г.	1962 г.	1966 г.	1976 г.
Биомасса, г/м ²	243	80	207	137	147	51	240	108	122	65
Фаунистические комплексы, %										
Средиземноморский	20	66	72	70	31	97	99	99	98	93
в том числе вселенцы	20	64	71	69	27	90	88	97	89	73
Автохтонный	78	31	25	28	66	1	1	0	1	6
Пресноводный	1	1	2	1	1	2	0	0	1	1
Арктический	–	1	1	1	2	0	0	1	1	1
Трофические группы, %										
Фильтраторы	98	92	73	84	84	98	98	84	84	38
Собиратели	1	5	25	14	13	0	2	15	14	59
в том числе вселенцы	–	1	22	10	9	–	1	15	13	58
Прочие	1	3	2	2	3	2	0	1	2	3

(Мордухай-Болтовской, 1952), а в 1958 г. — в северной части Каспийского моря (Небольсина, 1959). Почти одновременно отмечен был и на севере — в Вислинском заливе Балтийского моря (Мурина, Резниченко, 1960) и в самом Балтийском море (Бирштейн, 1952а).

В Каспий краб попал с обрастаниями судов по Волго-Донскому каналу, открывшемуся в 1954 г. и соединившему Каспийский бассейн с Черным и Азовским морями (Зевина, 1959; Зевина, Старостин, 1961; Зевина, Кузнецова, 1965; Зенкевич, Зевина, 1968).

Судя по траловым уловам, краб, обнаруженный впервые в 1958 г. в районе о-ва Кудалы, довольно быстро распространился по всей акватории Северного Каспия. К 1964–1965 гг. в этой части моря его ареал стабилизировался. Одновременно с проникновением на новые участки росли его концентрации на уже заселенных площадях.

В 1960 г. краб заселял довольно обширные площади западного района и продвигался на восток Северного Каспия. Но площадь, занятая им в восточном районе, была еще невелика, и концентрации не превышали 10 экз. на траление (Осадчих, 1973).

В 1962 г. в местах поселений краба образовались большие скопления. Особенно много его было в районе к востоку от банки Средняя Жемчужная (более 500 экз. на траление). Общая площадь поселений краба составила в 1962 г. 24 тыс. км².

В 1963 г. продолжалось расселение краба в северном и восточном направлениях, площадь его ареала увеличилась до 35,3 тыс. км², возросли и концентрации. В Гурьевской бороздине появилось пятно численностью до 100 экз. на траление. В западной части моря образовывались огромные по площади скопления. Так, в районе о-ва Чечень численность краба достигала 200 экз. на траление, а к востоку от банки Ракушечной > 200.

В обрастаниях на буях в Северном Каспии, по данным Г.Б. Зевиной (1965), в 1962–1963 гг. биомасса краба достигала соответственно 33 и 44 г/м². С 1964 г. северная и восточная границы распространения краба стабилизировались. В 1974 г. массовые концентрации краба (свыше 1000 экз. на траление) наблюдались между банками Малой Жемчужной и Кулалинской. Общая площадь, занятая крабом, достигала 43,3 тыс. км².

В 1978 г. выявились значительные концентрации краба в западном районе моря. Его численность на участке между банками Средней Жемчужной и Кулалинской достигала свыше 700 экз. на траление. В восточном районе моря концентрации краба тоже были высокие (свыше 600 экз. на траление), но площадь наиболее плотных поселений была меньше, чем в западном районе.

За пределами Северного Каспия большие концентрации краба отмечены в южной части моря в районе Ленкорани, где численность составила 240 экз./м². Максимальная биомасса отмечена у Куринской косы — 81 г/м² (Эпштейн, 1971). Большими концентрациями краба характеризуются районы Кизлязинской косы, о-ва Жилой, банки Ульского, Краснодарский залив и южное побережье Апшерона.

В донных биоценозах у западного побережья Южного Каспия средняя биомасса краба колебалась в широких пределах — от 0,7 г/м² летом 1976 г. до 6,9 г/м² весной 1977 г., составляя до 70% общей биомассы донных ракообразных. В Каспийском море краб за сравнительно короткое время занял

Таблица 65
Годовые изменения биомассы и численности краба в Северном Каспии (по дночерпательным сборам)

Год	Биомасса, г/м ²			Численность, экз./м ²		
	западная часть	восточная часть	Северный Каспий	западная часть	восточная часть	Северный Каспий
1968	0,25	0,37	0,30	1	13	5
1969	0,23	0,52	0,34	1	1	1
1970	0,22	0,21	0,21	0,8	2	1
1971	0,53	0,93	0,60	1	7	3
1972	0,0	0,21	0,08	0,0	61	24
1973	0,35	0,39	0,36	6	59	25
Средняя	0,26	0,44	0,32	2	24	10
1974	0,96	0,43	0,61	16	17	10
1975	0,89	0,73	0,84	9	61	27
1976	0,54	0,60	0,56	14	84	38
1977	0,49	0,46	0,48	11	214	84
1978	1,91	1,84	1,88	9	355	130
Средняя	0,96	0,81	0,87	12	146	58

все участки, подходящие по экологическим условиям, и прочно вошел в рацион многих рыб и других обитателей вод Каспия.

В пище рыб краб был найден вскоре после обнаружения его в бентосе, а именно в 1961 г. (Осадчих, 1963а, б). Количественная оценка значения его в пище осетровых была получена впервые в 1962 г. (Тарвердиева, 1965а, б).

В последующие годы отмечается все возрастающая роль краба в пище белуги (Полянинова, 1979), севрюги (Кашенцева, 1979а, в), воibly (Хизроева, 1973). Краб обнаружен также в пище бычковых и тюленя.

По данным А.М. Махмудова (1966), краб является калорийной белковой пищей с содержанием сырого протеина 32,8, жира — 7,6 и минеральных веществ — 54,2%. Калорийность краба составляет 0,84 ккал/г сырого вещества, или 2,26 ккал/г сухого.

Несмотря на высокую пищевую ценность краба и на возросшее значение в питании рыб и тюленя, надежный количественный учет его из-за отсутствия специального орудия лова до настоящего времени почти не налажен. Однако довольно частое попадание краба в дночерпатель, особенно в последние годы, дает нам возможность составить некоторое представление о динамике его количества.

Средние значения биомассы и численности краба в Северном Каспии за период 1968–1978 гг. претерпевают довольно значительные колебания по годам. Максимальные величины биомассы и численности превышали минимальные почти в 9 раз. Особенно увеличилось количество краба в период 1974–1978 гг., когда биомасса его по Северному Каспию выросла по сравнению с 1968–1973 гг. в 2 раза, численность — почти в 6 раз (табл. 65).

Особенно высокая численность краба наблюдается в восточном районе

Таблица 66
Сезонные изменения встречаемости, среднего веса и численности краба в западном и восточном районах Северного Каспия

Месяц	Численность, экз./м ²	Биомасса, г/м ²	Средний вес 1 экз., г	Встречаемость, %
Апрель	3	0,5	0,17	14,6
	4	1,2	0,30	29,2
Июнь	14	0,5	0,04	23,7
	84	0,6	0,01	78,0
Август	9	3,2	0,35	29,0
	16	1,3	0,04	70,0
Октябрь	9	2,0	0,22	23,7
	9	1,0	0,11	46,7

Приложение. Числитель – западный район, знаменатель – восточный район.

Таблица 67
Сезонные изменения общей биомассы краба в Северном Каспии, тыс. т

Месяц	Западная часть	Восточная часть	Северный Каспий
Апрель	19,9	25,3	45,2
Июнь	19,9	12,7	32,6
Август	127,2	27,4	154,6
Октябрь	79,5	21,1	100,6
Апрель–октябрь	61,6	21,6	83,2

моря при близких величинах биомассы на западе и востоке Северного Каспия, что указывает на преобладание в восточном районе в популяции краба молоди, а следовательно, на усиленный процесс размножения при более устойчивом солевом режиме вследствие слабого влияния стока Волги. Значительное увеличение численности краба в маловодные 1975–1978 гг. связано с повышением солености вод Северного Каспия до 10–11‰ в 1977 г. вместо 7–8‰ в 1959–1975 гг.

Повсеместно в 1976 г. максимальная численность краба наблюдалась в июне, что указывает на массовое размножение краба весной. От июня к августу численность краба резко снизилась, а биомасса достигла максимальных значений, что, очевидно, связано с высоким темпом его роста. К осени по всему Северному Каспию произошло уменьшение численности, биомассы и встречаемости краба (табл. 66).

В среднем за сезон валовая биомасса по данным дночерпательных сборов составила 84 тыс. т. Наибольшая величина ее как в восточном, так и в западном районах приходится на август (табл. 67). Характер пространственного распределения краба также существенно изменялся по сезонам года (рис. 23). В апреле поселения его были представлены отдельными пятнами разной величины. Концентрации краба на большей площади этих пятен были невелики. Наиболее высокая численность краба зарегистрирова-

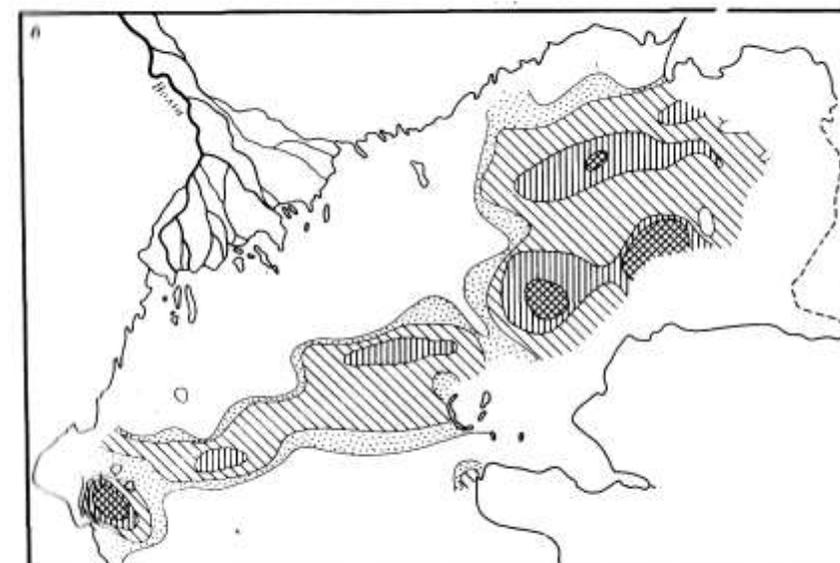
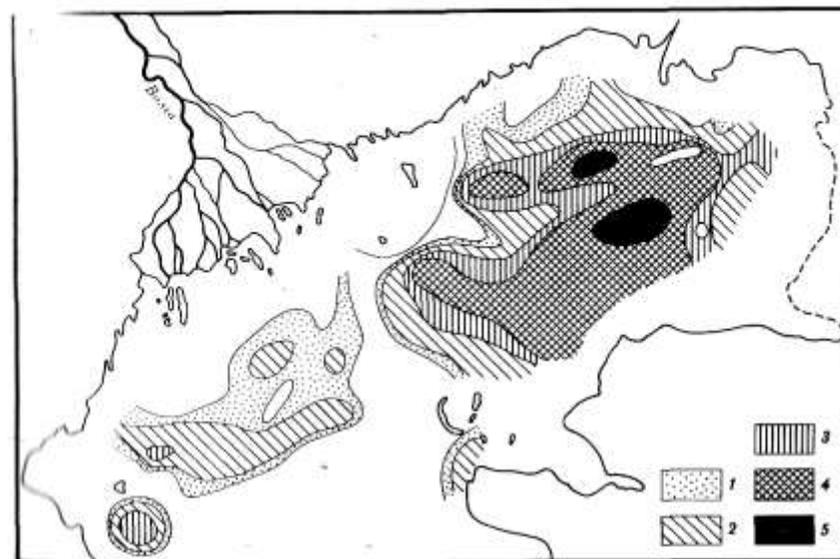


Рис. 23. Распределение краба в Северном Каспии в июне (а), августе (б), октябре (в)
1 – менее 10; 2 – 10–50; 3 – 50–100; 4 – 100–500; 5 – больше 500 (экз. на 10 мин. траления мальковым тралом)

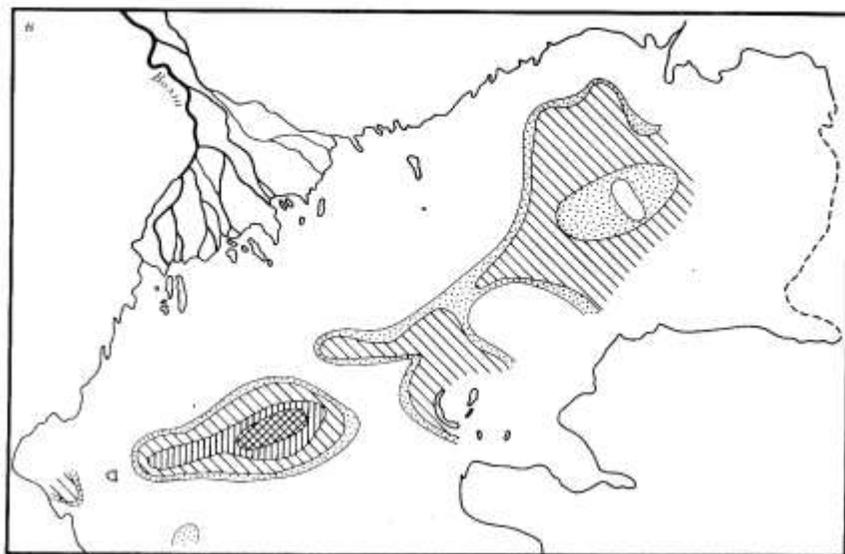


Рис. 23. (окончание)

на в районе к востоку от о-ва Нордовый (100 экз./м²) и у западной оконечности Кулалинской банки (75 экз./м²). В этих же местах наблюдалась и довольно высокая биомасса краба.

В июне разрозненные пятна слились в единый ареал, который оказался разделенным по линии от Хохлатского осередка до о-ва Кулалы на западную и восточную половины. Поселения краба в восточной части моря оказались более обширными, чем в западной. В этом районе он встречался практически повсеместно, за исключением некоторых участков мелководья. Концентрации краба в восточном районе были значительно выше, чем в западном. На отдельных станциях, расположенных в Уральской бороздине, численность его составляла более 400 экз./м².

В августе в западном районе заметно расширились границы поселений краба. Он образовал большие скопления в районе Востового осередка (190 экз./м²) и на юге Уральской бороздины (130–240 экз./м²).

В октябре ареал краба снова сократился и начал распадаться на отдельные пятна. Уменьшение ареала происходило за счет перемещения краба в более глубокие области моря. Такой характер распределения его в разные сезоны года, очевидно, связан с температурным режимом. Осенью, когда воды прибрежных районов охлаждаются, краб уходит в более глубокие области, где температура воды выше, там он и зимует. Весной, с прогревом воды краб выходит на мелководье.

Как и в других водоемах, в Северном Каспии краб питается довольно разнообразной пищей. В ее составе обнаружено более 20 компонентов животного и растительного происхождения. Из животных организмов наиболее часто встречались донные беспозвоночные, в частности – нереис, моллюски (*Dreissena*, *A. ovata*, *Mytilaster*, *C. lamarcki*, *D. trigonoides*), *Ostra-*

cola, *Polychaeta*, *Oligochaeta*, *Nematodes*, *Balanus*, реже – *Corophiidae*, *Caprellidae*, *Cumacea*, *Mysidae*.

Питается краб также организмами перифитона – мшанками, гидроидами и моллюсками, которые сдирает с субстрата клешнями; не пренебрегает трупами, особями собственного вида, ослабевшими животными.

Потреблялись крабом и зоопланктонные организмы, такие, как *Brachionus angularis*, *Synchaeta*, *Harpacticidae*, личинки *Cirripedia*, *Bosmina longirostris*.

Преобладающее значение по массе имели растительная пища и молодь моллюсков. В пище крабов размером 5–7 мм первое место по массе занимают растения, затем молодь моллюсков (дрейссена), кладоцера. Как редкие компоненты встречаются фрагменты: кумацей, корофид, мизид, олигохет, моллюсков (дрейссена, абра), остракод, гарпактицид, личинок усонюгих.

Следует отметить, что у крупных моллюсков крабы выедают только тело, раскрывая клешнями раковину, которую затем отбрасывают. Поэтому часто приходится видеть в желудке краба гомогенную массу, трудно поддающуюся определению. Если бы удавалось эту часть пищи "расшифровать", то, возможно, доля растений в пище краба была бы меньше, хотя остается несомненным тот факт, что их поедается крабом много.

По данным Б.М. Эпштейн (1971), в состав пищи крабов Среднего Каспия входили: нереис, моллюски (митилястер и кардииды), гидроиды, бокоплавы, кумацей, копеподы, рыба (молодь), растительные волокна и грунт. Наиболее часто встречались нереис и митилястер.

В спектре питания краба из Азовского моря отмечены не менее 19 кормовых организмов, с преобладанием митилястера, идотеи, а у молоди – корофид (Резниченко, 1958).

Таким образом, как и в других водоемах, краб в Каспии – полифаг, но спектру питания близок к таким рыбам-бентофагам, как лещ и вобла.

МИЗИДЫ

Впервые в фауне Каспийского моря мизиды отмечены Бэрром в 1868 г. Позднее А.Н. Державин (1939) обобщил данные исследований видового состава мизид Каспийского моря и описал некоторые черты их биологии. В 50–70-х годах исследования мизид сосредоточились в северной части моря, где проводился количественный учет и изучалось распределение мизид по акватории Северного Каспия (Осадчих, 1962а, б, 1966; Бондаренко, 1978).

В Каспийском море обитает 20 видов мизид, из которых 13 – каспийские эндемики, а 7 встречаются в Азово-Черноморском бассейне. По своему происхождению большинство видов относятся к понто-каспийской солоноватоводной фауне, частично сохранившей связи с океанической (Бирштейн, 1968). Роды *Hemimysis*, *Schistomysis* и *Paramysis* включают виды, обитающие в бореальных водах у берегов Европы и в Средиземном море. Род *Diamysis* представлен в солоноватоводной фауне Южной Америки, Индии и у побережья Мадагаскара. Роды *Limnomysis* и *Katamysis* – эндемики Понто-Каспия, а род *Caspiomysis* обитает только в Каспийском море. Виды рода *Mysis* арктического происхождения. Из 8 видов этого

Таблица 68
Географическое распространение мизид Каспийского моря

Вид	Реки и опресненные зоны	Северный Каспий	Средний Каспий	Южный Каспий	Другие бассейны
I группа					
<i>Paramysis ullskyi</i>	+	+	+	+	+
<i>Paramysis baeri</i>	+	+	+	+	+
<i>Paramysis intermedia</i>	+	+	+	+	+
<i>Paramysis lacustris</i>	+	+	+	+	+
<i>Limnomysis benedeni</i>	+	+	+	+	+
<i>Katamysis warpachowskyi</i>	+	+	+	+	+
II группа					
<i>Paramysis incerta</i>	-	+	+	+	-
<i>Paramysis inflata</i>	-	-	+	+	-
<i>Paramysis kessleri</i>	-	+	+	+	+
III группа					
<i>Hemimysis anomala</i>	-	-	+	+	+
<i>Diamysis pusilla</i>	-	-	+	+	-
<i>Schistomysis elegans</i>	-	-	+	+	-
<i>Paramysis eurylepis</i>	-	-	+	+	-
<i>Caspiomysis knipowitschi</i>	-	-	+	+	-
<i>Paramysis grimmi</i>	-	-	+	+	-
<i>Paramysis loxolepis</i>	-	-	+	+	-
<i>Mysis caspia</i>	-	-	+	+	-
<i>Mysis microphthalma</i>	-	-	+	+	-
<i>Mysis macrolepis</i>	-	-	+	+	-
<i>Mysis amblyops</i>	-	-	+	+	-

рода 4 — эндемики Каспия, остальные 4 обитают в Арктике и в бореальных водах у берегов Европы и Северной Америки.

Большинство каспийских мизид ведет придонный образ жизни, однако в ночное время некоторые из них могут всплывать в толщу воды. Несколько видов (*Mysis microphthalma*, *M. amblyops*, *P. loxolepis* и отчасти *M. caspia*) постоянно встречаются в толще воды и могут считаться планктонными (Бирштейн, 1968; Мордухай-Болтовской, 1960; Tattersall & Tattersall, 1951).

По географическому распространению мизид Каспийского моря можно разделить на три группы (табл. 68):

I. Виды, распространенные по всему Каспийскому морю и заходящие в пресные воды.

II. Виды, преимущественно распространенные в Среднем Каспии, но заходящие в южную часть Северного и северную часть Южного Каспия.

III. Виды, обитающие только в Среднем и Южном Каспии.

К I группе относятся виды, широко распространенные в Каспийском море и Азово-Черноморском бассейне до глубины 50 м, но чаще до 10 м (рис. 24). Район, где преобладают виды I группы, включает Северный Каспий и западную часть Среднего и Южного Каспия.

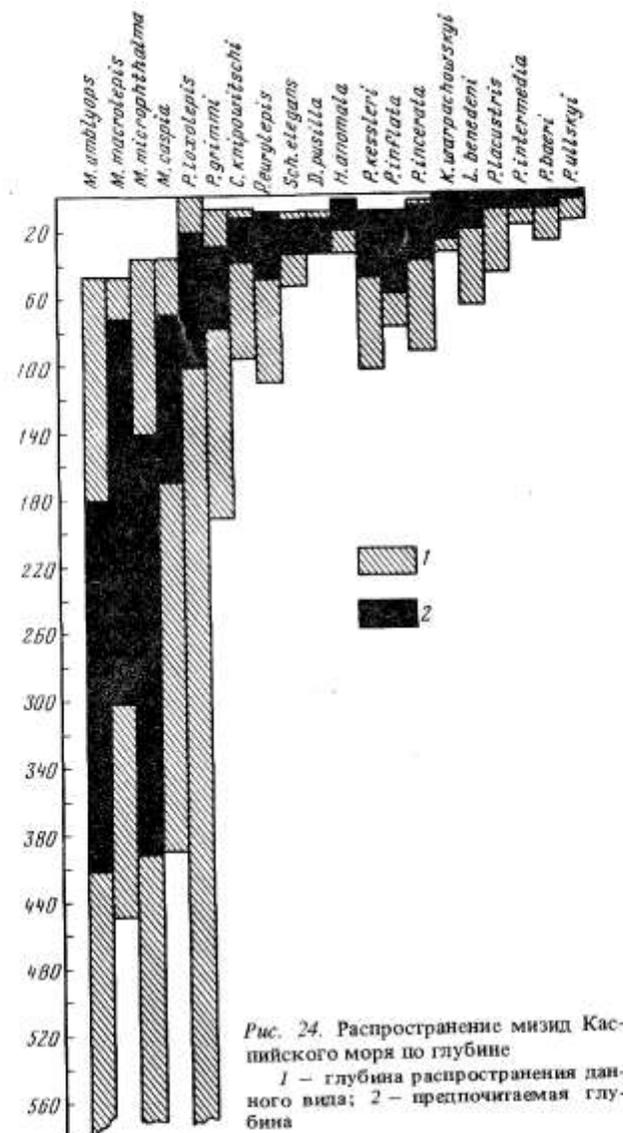


Рис. 24. Распространение мизид Каспийского моря по глубине
1 — глубина распространения данного вида; 2 — предпочитаемая глубина

Соленость здесь колеблется от 0,4‰ в авандельте Волги до 12‰ и более в Среднем и Южном Каспии, а сезонные колебания температуры составляют от 0°C зимой до 25–28°C летом. Среднее содержание кислорода обычно равно 5,5–7,1 мл/л на поверхности и 4,0–5,0 мл/л у дна, но довольно часто содержание кислорода у дна и на поверхности бывает практически одинаковым (Каспийское море, 1969; Косарев, 1975). Мизиды, относящиеся к I группе, эвригалинны, эвритермны и стенооксигенны. Из них только *L. benedeni* выдерживает достаточно низкие концентрации

кислорода в воде, так как встречается в заболоченных водоемах с неустойчивым кислородным режимом (Державин, 1939).

Мизиды, входящие во II группу, — каспийские эндемики, за исключением *P. kessleri*, обитающей, кроме Каспия, в низовьях Днестра и Дуная и представленной там подвидом *P. kessleri sarsi* Derj (Bačescu, 1955). Виды, входящие в эту группу, обитают на глубине от 10 до 80–230 м, но наиболее обычны от 10 до 60 м (рис. 24). Гидрохимические показатели в этой зоне менее изменчивы. Соленость колеблется от 11,0 до 13,4‰, температура воды изменяется от 1–2°C на севере до 10–11°C в южной части моря зимой и 23–26°C летом. Содержание кислорода в среднем составляет 4,8–6,2 мл/л (Каспийское море, 1969; Косарев, 1975). Мизиды, обитающие в этом районе, представлены стеногалинными, эвритермными и стенооксигенными видами.

Виды, относящиеся к III группе, почти исключительно каспийские эндемики. Из этой группы только *H. anomala* встречается в Черном море у побережья Румынии (Bačescu, 1955). Виды этой группы обитают в достаточно большом диапазоне глубин. Преимущественно среднекаспийские *H. anomala*, *D. pusilla*, *Sch. elegans* встречаются от 10 до 50 м, предпочитая глубину 10–40 м (см. рис. 24). *P. grimmi*, *P. eurylepis*, *C. knipowitschi* живут на глубине от 10 до 180 м, но чаще на глубине от 10 до 50 м. Виды рода *Mysis* занимают зону глубин от 40 до 400 м и глубже. Причем преимущественно нектобентические формы *M. caspia* и *M. macrolepis* предпочитают глубины от 40 до 150 м и от 250 до 300 м соответственно. Планктонные виды *M. microphthalma* и *M. amblyops* обитают до максимальных глубин, предпочитая, однако, — *M. microphthalma* — 140–390 м, *M. amblyops* — 170–410 м. Несколько особняком стоит *P. loxolepis*, встречающаяся от 5 до 900 м, предпочитая глубину от 30 до 100 м (Державин, 1939).

Гидрологические условия в этой зоне отличаются стабильностью. Соленость колеблется от 12,6 до 12,9–13,0‰. Температура изменяется незначительно. Так, на глубине 50 м годовая разность температур составляет 5–8°C, на глубине 100 м — 1–2°C и лишь в некоторых районах возрастает до 3°C, на горизонте 200 м годовая разность не превышает 1°C (Каспийское море, 1969). Количество растворенного кислорода, наоборот, достаточно изменчиво и уменьшается с глубиной. В среднем содержание растворенного в воде кислорода изменяется от 6,9 до 1,7 мл/л. Мизиды III группы представлены стеногалинными, стенотермными и эвриоксигенными видами.

Группировки мизид, приведенные в табл. 68, выделены по данным А.Н. Державина (1939) и характеризуют годы с естественным режимом моря. О произошедших к настоящему времени изменениях некоторое представление дает сопоставление частоты встречаемости мизид Каспийского моря в 20–30-е (Державин, 1939) и 70-е годы (табл. 69). Так, можно отметить уменьшение частоты встречаемости *P. intermedia*, *L. benedeni*, *K. warpachowskyi*. Эти виды обитают в наиболее опресненных районах Северного Каспия.

В связи с осолонением Северного Каспия сюда стали проникать сололюбивые средне- и южнокаспийские виды — *P. grimmi* и *P. loxolepis*, *P. kessleri* и *P. inflata*, чем и объясняется некоторое увеличение частоты их встречаемости. Та же причина вызвала, вероятно, и увеличение частоты встре-

Таблица 69

Частота встречаемости мизид Каспийского моря в 20–30-е (I) и 70-е (II) годы

Вид	Частота встречаемости, %		Вид	Частота встречаемости, %	
	I*	II		I	II
<i>Paramysis baeri</i>	37,9	37,0	<i>Schistomysis elegans</i>	1,7	0,4
<i>Paramysis ullskyi</i>	29,1	38,0	<i>Paramysis eurylepis</i>	1,9	1,1
<i>Paramysis intermedia</i>	18,9	12,7	<i>Caspiomysis knipowitschi</i>	8,7	7,4
<i>Paramysis lacustris</i>	22,0	37,3	<i>Paramysis grimmi</i>	3,9	9,9
<i>Linnomysis benedeni</i>	10,8	6,7	<i>Paramysis loxolepis</i>	13,3	13,7
<i>Katamysis warpachowskyi</i>	3,4	0,4	<i>Mysis caspia</i>	5,6	8,8
<i>Paramysis incerta</i>	15,0	6,3	<i>Mysis microphthalma</i>	3,4	1,4
<i>Paramysis inflata</i>	3,1	4,9	<i>Mysis macrolepis</i>	0,9	4,6
<i>Paramysis kessleri</i>	17,5	19,4	<i>Mysis amblyops</i>	1,4	0,7
<i>Hemimysis anomala</i>	1,7	—	Всего станций	646	284
<i>Limnysis pusilla</i>	1,7	—			

*Поданным А.Н. Державина (1939).

чаемости *P. ullskyi* и *P. lacustris* — северокаспийских видов, приуроченных к районам с большей соленостью. В Северном, Среднем и Южном Каспии в 1970 г. отмечено 17 видов мизид. В видовом отношении наиболее богата западная часть Среднего Каспия — 16 видов. Вдоль восточного побережья Среднего Каспия обитает 12 видов, в Северном Каспии отмечено 11, в Южном — 7 и в планктоне — 8 видов.

Для нектобентоса Северного Каспия наиболее обычными являются *P. baeri*, *P. ullskyi* и *P. lacustris*, для Среднего Каспия — *P. kessleri* и в меньшей степени — *P. grimmi* и *P. loxolepis*, для Южного Каспия наиболее распространенными видами были *P. kessleri* и *P. loxolepis*, к этой группе можно отнести и *C. knipowitschi* и *M. caspia*. В планктоне Каспийского моря из мизид наиболее часто встречаются *P. loxolepis*, *M. caspia*, *M. microphthalma*, *M. amblyops* (табл. 70).

О количестве мизид в Северном Каспии судят по ежегодным июньским сборам. В 1976 г. основная масса мизид концентрировалась в западной части Северного Каспия, где обитало, с учетом площади зон, 80,5% численности и 93,4% биомассы мизид. Максимальная численность мизид здесь составляла 15–16 экз./м², тогда как в восточной части не более 2–3 экз./м². Мизиды в основном концентрируются в придельтовом районе Волги, а также на мелководьях вдоль западного побережья Северного Каспия. В отдельных районах Северного Каспия, как правило, на глубине более 5–6 м в июне 1976 г. мизиды полностью отсутствовали (рис. 25). Более 88% биомассы давали *P. ullskyi* и *P. baeri*, а по численности преобладали (более 90%) *P. ullskyi*, *P. baeri* и *P. lacustris* (табл. 71).

Изменения распределения мизид по акватории Северного Каспия в разные месяцы года связаны с динамикой речного стока и соленостью вод Северного Каспия. Северокаспийские мизиды обитают в зоне с соленостью до 10‰ (рис. 25). В апреле 1976 г. средняя соленость Северного Каспия составляла 11‰. Мизиды были распространены в западной части моря,

Таблица 70
Частота встречаемости (в %) мизид Каспийского моря
в планктоне и нектобентосе в 70-е годы

Вид	Нектобентос				Планктон
	Северный Каспий	Средний Каспий			
		западная часть	восточная часть	все море	
<i>P. ullskyi</i>	49,7	6,8	17,1	12,7	—
<i>P. baeri</i>	50,8	6,8	5,7	6,3	—
<i>P. intermedia</i>	16,8	6,8	—	3,8	—
<i>P. lacustris</i>	48,7	9,1	17,1	12,7	0,8
<i>L. benedeni</i>	8,6	4,6	—	2,5	—
<i>K. warpachowskyi</i>	0,5	—	—	—	—
<i>P. incerta</i>	4,1	11,4	11,4	11,4	12,5
<i>P. inflata</i>	—	6,8	31,4	17,7	—
<i>P. kessleri</i>	3,1	70,4	34,3	54,4	75,0
<i>H. anomala</i>	—	—	—	—	—
<i>D. pusilla</i>	—	—	—	—	—
<i>Sch. elegans</i>	—	—	2,9	1,3	—
<i>P. eurylepis</i>	—	4,6	2,9	3,8	—
<i>C. knipowitschi</i>	0,5	13,6	31,4	21,5	37,5
<i>P. grimmi</i>	0,5	40,9	22,9	32,5	12,5
<i>P. loxolepis</i>	0,5	43,2	42,9	43,0	50,0
<i>M. caspia</i>	—	22,7	34,3	27,8	37,5
<i>M. microphthalma</i>	—	6,8	2,9	5,1	—
<i>M. macrolepis</i>	—	9,1	22,9	15,2	12,5
<i>M. amblyops</i>	—	4,5	—	2,5	—
Всего станций	197	44	35	79	8

Таблица 71
Биомасса и численность мизид Северного Каспия в июне 1976 г. по районам

Вид	Западная часть		Восточная часть		Весь Северный Каспий	
	I	II	I	II	I	II
	<i>P. baeri</i>	19,0	0,3	0,4	0,01	14,0
<i>P. ullskyi</i>	27,0	1,6	2,0	0,01	20,0	1,1
<i>P. lacustris</i>	5,0	0,8	2,0	0,9	4,0	0,8
<i>P. intermedia</i>	0,3	0,3	—	—	0,2	0,2
<i>L. benedeni</i>	0,1	0,1	0,01	0,01	0,1	0,1
<i>K. warpachowskyi</i>	0,03	0,02	—	—	0,02	0,02
Всего	51,43	3,12	4,41	0,93	38,32	2,42

Примечание. I — биомасса, мг/м²; II — численность, экз./м².

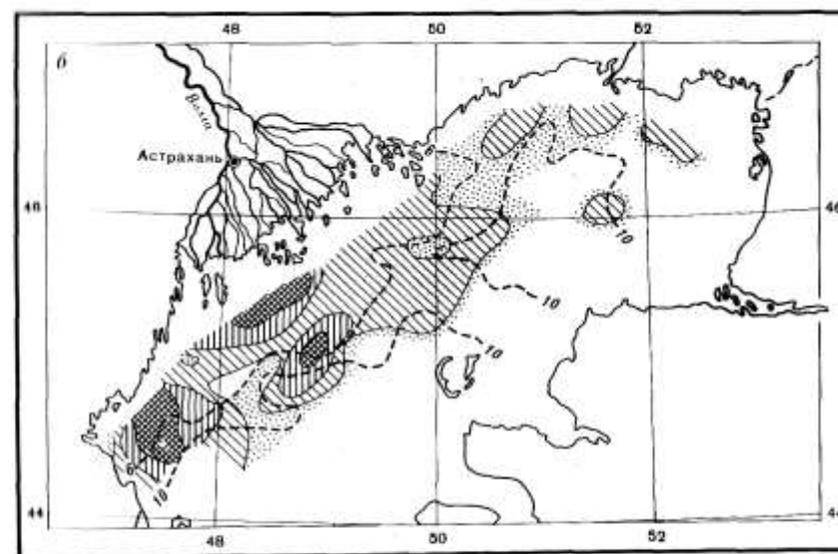
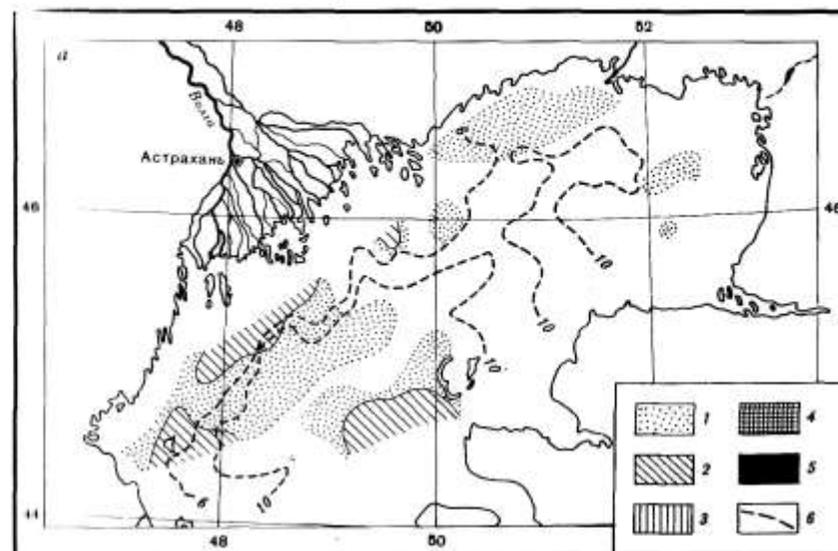


Рис. 25. Распространение мизид (экз./м²) по акватории Северного Каспия в 1976 г.
а — апрель; б — июнь; в — август; 1 — < 1; 2 — 1–5; 3 — 5–10; 4 — 10–50; 5 — > 50; 6 — изогалины

и особенно в придельтовом районе р. Волги (рис. 25а). В июне средняя соленость Северного Каспия понизилась до 10‰, значительно увеличилась зона пониженной солености (< 6‰), что вызвало существенное расширение района обитания мизид (рис. 25б). В августе средняя соленость была 10,1‰, и характер распределения мизид был сходен с июньским.

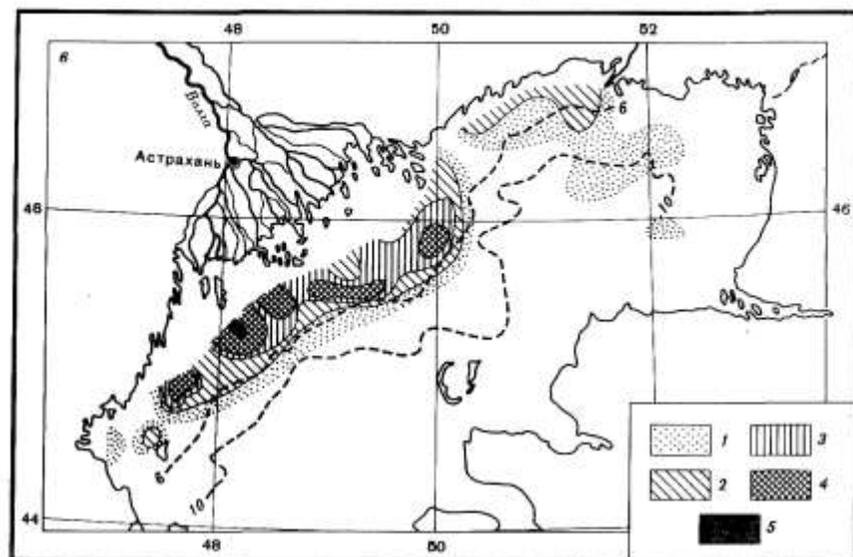


Рис. 25 (окончание)

В октябре соленость моря увеличилась, и ее среднее значение повысилось до $11,5\text{‰}$, что вызвало сокращение зоны пониженной солености и соответственно зоны обитания мизид.

В нектобентосе Среднего и Южного Каспия наиболее массовыми видами были: *P. kessleri*, *M. macrolepis* и *M. caspia*. Они составляли более 74% численности и 78% биомассы мизид в Среднем и Южном Каспии. На востоке Среднего Каспия до 59% по численности давали два вида. — *M. caspia*, *M. macrolepis*, несколько меньшую роль играли *C. knipowitschi*, *P. loxolepis* и *P. kessleri*. Основу биомассы мизид в этом районе моря составляли три вида — *P. kessleri*, *P. inflata*, *M. macrolepis*. В западной части Среднего Каспия более 80% как по биомассе, так и по численности давали *P. kessleri*, *P. grimmii*, *M. caspia* и *M. macrolepis*. В Южном Каспии ведущей формой являлась *P. kessleri* (табл. 72). Средний улов мизид за 5 мин. траления для Среднего и Южного Каспия составлял 191 экз. Максимальные уловы наблюдались в Южном Каспии (табл. 72).

По преобладанию отдельных видов мизид в определенном диапазоне глубин можно выделить три зоны, различающиеся по видовому составу. Это зоны с глубинами до 20 м, от 20 до 50 м и глубже 50 м.

В прибрежной зоне, на глубине до 20 м, условия обитания мизид достаточно схожи с северокаспийскими (насыщенность воды кислородом, сильное летнее прогревание, достаточная освещенность). И хотя в этой зоне от 43 до 59% по численности составляет *P. kessleri*, велика здесь доля и северокаспийских мизид — *L. benedeni*, *P. ullskyi*, *P. baeri*. Особенно это относится к прибрежной зоне западной части Среднего Каспия, где северокаспийские виды составляют более 45% численности мизид (табл. 73).

В Среднем и Южном Каспии на глубине от 20 до 50 м фауна мизид в

Таблица 72
Биомасса (I) и численность (II) мизид Среднего и Южного Каспия
в ноябре 1976 г. (в зоне глубин от 7 до 107 м), %

Вид	Средний Каспий				Южный Каспий		Средний и Южный Каспий	
	западная часть		восточная часть		I	II	I	II
	I	II	I	II				
<i>P. ullskyi</i>	< 0,1	0,2	< 0,1	< 0,1	—	—	< 0,1	0,2
<i>P. baeri</i>	< 0,1	0,2	1,7	0,5	—	—	< 0,1	0,1
<i>P. intermedia</i>	0,3	1,0	—	—	—	—	0,1	0,6
<i>P. lacustris</i>	< 0,1	0,8	—	—	—	—	< 0,1	0,4
<i>L. benedeni</i>	< 0,1	0,6	—	—	—	—	< 0,1	0,4
<i>K. warpachowskyi</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. incerta</i>	0,5	2,0	2,5	2,6	0,3	1,1	0,7	2,0
<i>P. inflata</i>	15,0	3,9	20,0	2,6	—	—	11,0	2,0
<i>P. kessleri</i>	41,2	21,7	29,2	10,5	83,1	61,1	53,1	27,3
<i>H. anomala</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>D. pusilla</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sch. elegans</i>	—	—	< 0,1	< 0,1	—	—	< 0,1	< 0,1
<i>P. eurylepis</i>	0,5	< 0,1	1,2	0,3	—	—	0,5	0,1
<i>C. knipowitschi</i>	< 0,1	0,2	4,6	13,2	0,1	2,2	0,1	3,9
<i>P. grimmii</i>	12,0	19,4	0,4	2,6	2,1	1,1	7,1	11,8
<i>P. loxolepis</i>	0,5	3,9	7,1	10,5	0,1	1,1	1,5	3,9
<i>M. caspia</i>	13,9	19,6	13,7	21,1	5,9	14,0	11,3	19,6
<i>M. microphthalma</i>	0,3	0,8	—	—	—	—	0,1	0,4
<i>M. macrolepis</i>	15,8	25,5	19,6	36,1	8,4	19,4	14,5	27,3
<i>M. amblyops</i>	< 0,1	< 0,1	—	—	—	—	< 0,1	< 0,1
Всего станций	33	—	23	—	8	—	64	—
Средний улов за 5 мин. траления (экз.)	170	—	144	—	410	—	191	—

Примечание. Данные I и II — в зоне глубин от 7 до 107 м.

основном представлена *P. kessleri* в Среднем и *C. knipowitschi*, *P. loxolepis* в Южном Каспии. Однако в сумме по Среднему и Южному Каспию более массовой формой является *P. kessleri*, которая дает около 60% численности мизид (табл. 73). Из видов менее распространенных можно выделить *P. grimmii* — вид в значительной степени приуроченный к западной части Среднего Каспия, а также *P. inflata*, *P. loxolepis* и *P. incerta*, в основном обитающих вдоль восточного побережья Среднего и в Южном Каспии (табл. 73). Доля северокаспийских видов в общей численности мизид в диапазоне глубин от 20 до 50 м невелика, причем эти виды занимают верхнюю часть зоны и не опускаются ниже 28–30 м.

На глубине более 50 м в Среднем и Южном Каспии по численности преобладают три вида мизид — *M. macrolepis*, *M. caspia*, *P. kessleri*. Доля других видов мизид на этой глубине незначительна, и только в восточной части Среднего Каспия несколько выделяется *C. knipowitschi* и *P. loxolepis* (табл. 73).

Необходимо отметить общее увеличение количества мизид с глубиной.

Таблица 73

Численность мизид в Среднем и Южном Каспии по зонам глубин в ноябре 1976 г., %

Вид	Глубина, м								
	< 20			20-50			> 50		
	I	III		I	II	III	I	II	III
<i>P. ullskyi</i>	5,7	-	-	0,3	-	-	-	-	-
<i>P. baeri</i>	13,6	-	-	2,7	-	-	-	-	-
<i>P. intermedia</i>	2,3	-	3,7	-	-	-	-	-	-
<i>P. lacustris</i>	2,3	-	0,3	-	-	-	-	-	-
<i>L. benedeni</i>	24,1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. incerta</i>	1,1	-	7,7	13,4	-	0,3	-	0,9	-
<i>P. inflata</i>	-	-	5,8	12,2	-	4,1	2,2	-	-
<i>P. kessleri</i>	43,0	59,2	67,0	48,7	9,6	15,1	1,9	63,0	-
<i>Sch. elegans</i>	-	-	-	0,3	-	-	-	-	-
<i>P. eurylepis</i>	-	-	-	-	-	0,1	0,2	-	-
<i>C. knipowitschi</i>	-	-	0,7	7,9	51,8	0,0	13,8	1,2	-
<i>P. grimmi</i>	1,1	-	10,2	-	-	3,6	0,9	0,9	-
<i>P. loxolepis</i>	6,8	-	4,5	12,5	38,6	4,3	8,8	0,3	-
<i>M. caspia</i>	-	40,8	0,1	-	-	32,8	25,2	13,9	-
<i>M. microphthalma</i>	-	-	-	-	-	1,2	-	-	-
<i>M. macrolepis</i>	-	-	-	2,0	-	38,4	47,0	19,8	-
<i>M. amblyops</i>	-	-	-	-	-	0,1	-	-	-
Всего станций	10	2	13	12	3	10	11	3	-
Средний улов за 5 мин. траления	16	17	103	56	12	437	276	1069	-

Примечание. I — западная часть, II — восточная часть Среднего Каспия, III — Южный Каспий.

Таблица 74

Биомасса мизид и зоопланктона в 1976 г., г/м³

	Глубина, м					
	< 300			> 300		
	февраль	апрель	август	февраль	апрель	август
Мизиды	5,95	4,17	1,94	12,68	20,69	27,18
Зоопланктон	4,80	20,60	13,45	3,20	16,30	29,10

Если принять за 100% общую численность мизид на глубине от 7 до 107 м, то с учетом площади зон получаем, что на глубине до 20 м обитает 0,9% мизид, от 20 до 50 м — 23,7, а глубже 50 м — 75,4%.

Мизиды составляют существенную часть планктона Каспийского моря. Биомасса их в отдельные месяцы года, особенно на глубоководных станциях почти полностью определяет биомассу планктона (табл. 74). В 1976 г. в пробах планктона, собранных в Среднем Каспии на глубине от 10 до 500-600 м, отмечено 6 видов мизид, причем максимальное их количество

Таблица 75

Значение отдельных видов в биомассе (I) и численности (II) мизид в планктоне Среднего Каспия в 1976 г., %

Вид	Февраль		Апрель		Август		Среднее	
	I	II	I	II	I	II	I	II
<i>M. caspia</i>	28,6	13,1	13,0	5,3	4,1	0,4	15,2	6,3
<i>M. macrolepis</i>	-	-	0,3	0,1	1,7	0,1	0,2	0,1
<i>M. microphthalma</i>	20,4	4,1	32,3	15,1	38,0	18,9	30,3	12,7
<i>M. amblyops</i>	30,6	60,3	43,2	65,5	31,1	29,5	35,0	51,8
<i>P. loxolepis</i>	20,4	22,5	11,2	14,0	24,7	50,9	18,8	29,1
<i>P. incerta</i>	-	-	-	-	0,4	0,2	0,2	0,1
Количество станций	20		29		29		78	

приурочено к станциям в открытом море с глубиной 200-300 м. В пробах планктона постоянно присутствовали четыре вида мизид — *M. amblyops*, *P. loxolepis*, *M. microphthalma*, *M. caspia* (табл. 75). Два вида — *M. macrolepis* и *P. incerta* — встречены менее чем на 1% станций. В феврале и апреле в планктоне доминировали *M. amblyops*, *P. loxolepis* и *M. caspia* с преобладанием *M. amblyops*, причем *M. amblyops* и *M. caspia* были представлены в основном неполовозрелыми особями. В августе преобладали *P. loxolepis*, *M. amblyops* и *M. microphthalma* (табл. 75). Эти виды были представлены в планктоне молодью старших возрастных групп и половозрелыми особями. Для *P. loxolepis* и *M. microphthalma* в августе отмечено большое количество яйценосных самок и неполовозрелых особей.

Рассматривая значение отдельных видов мизид в планктоне, можно выделить преимущественно планктонные формы — *M. amblyops* и *M. microphthalma*, роль этих видов в нектобентосе невелика. *M. macrolepis* и *P. incerta* преимущественно нектобентические формы и почти не встречаются в планктоне. *P. loxolepis* и *M. caspia* занимают промежуточное положение. Эти виды примерно в одинаковом количестве встречаются как в планктоне, так и в нектобентосе.

Биомасса и численность мизид от года к году претерпевают значительные изменения, особенно эти изменения заметны в Северном Каспии, что связано с величиной речного стока в период половодья, опреснением моря и поступлением взвешенного вещества и биогенных элементов в море. Известно, что вынос биогенных элементов в море в период половодья составлял до 55%, а взвешенного вещества — до 90% годового объема (Барсукова, 1965, 1971). Поступление на мелководье Северного Каспия биогенных веществ стимулирует массовое развитие зоо- и фитопланктона (Биологическая продуктивность..., 1974), которые впоследствии утилизируются организмами бентоса и нектобентоса (Осадчих, 1966).

Вследствие зарегулирования стока р. Волги снизилось поступление взвешенного вещества и биогенных элементов в море, уменьшился и вынос мизид из дельты, что в значительной степени повлияло на распределение, биомассу и численность мизид.

В 1958 г. сток р. Волги в половодье составил 145 км³, а поступление

Таблица 76

Средняя биомасса и численность мизид Северного Каспия

Вид	1954–1959 гг.		1960–1969 гг.		1970–1978 гг.	
	I	II	I	II	I	II
<i>P. baeri</i>	216,0	4,7	101,0	2,7	117,5	1,9
<i>P. ullskyi</i>	64,2	2,7	64,8	2,4	49,3	2,3
<i>P. lacustris</i>	4,0	0,9	14,2	1,3	10,1	1,5
<i>P. intermedia</i>	121,5	55,5	12,8	3,8	7,8	2,3
<i>L. benedeni</i>	3,8	2,3	0,5	0,2	0,5	0,3
<i>K. warpachowskyi</i>	0,8	0,3	0,01	0,01	< 0,01	< 0,01
<i>C. knipowitschi</i>	–	–	0,12	0,01	0,04	< 0,01
<i>P. loxolepis</i>	–	–	< 0,01	< 0,01	0,01	< 0,01
<i>P. incerta</i>	–	–	–	–	0,02	< 0,01
<i>P. grimmi</i>	–	–	–	–	0,01	< 0,01
<i>P. kessleri</i>	–	–	–	–	0,9	0,04
<i>H. anomala</i>	–	–	< 0,01	< 0,01	–	–
Всего мизид	410,3	66,4	193,44	10,43	186,19	8,39
Средний сток р. Волги в период половодья, км ³	147,2		101,4		95,3	
Поступление взвешенного вещества за период половодья, млн. т	13,4		6,2		5,5	

Примечание. I – биомасса, мг/м², II – численность, экз./м².

взвешенного вещества 11,1 млн. т, что несколько ниже средней за 1954–1959 гг. (табл. 76).

Распределение мизид по акватории Северного Каспия характеризовалось наличием обширной зоны повышенной численности (более 50 экз./м²) как на западе в придельтовом районе Волги и вдоль западного побережья, так и на востоке – в придельтовом районе Урала (рис. 26). На отдельных станциях численность мизид исчислялась десятками тысяч экземпляров на 1 м² (максимальная численность 33 858 экз./м²). Средняя численность мизид в западной части Северного Каспия составляла 124 экз./м², а биомасса – 398 мг/м². Для всего Северного Каспия средние значения численности и биомассы составляли 79 экз./м² и 331 мг/м².

Характер распределения мизид в настоящее время можно проследить на примере маловодного 1976 г. и многоводного 1979 г. Сток в половодье в 1976 г. составил 69,3 км³, а поступление взвешенного вещества – 1 млн. т. Основная масса мизид концентрировалась в западной части моря, однако максимальная численность мизид здесь не превышала 16 экз./м², значительно упала численность мизид в восточной части моря (см. рис. 25, б). В 1979 г. сток в половодье был равен 145,0 км³, а поступление взвешенного вещества – 18 млн. т, что намного превышает средние значения за 1970–1979 гг. и близко к величинам 1954–1959 гг. Однако, несмотря на это, в 1979 г. основная масса мизид концентрировалась в придельтовом районе р. Волги, причем численность их была намного меньше, чем

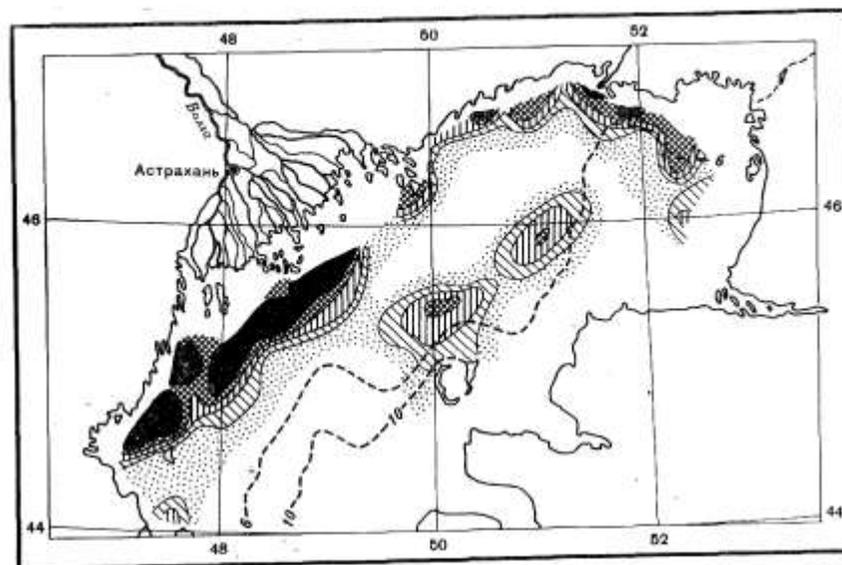


Рис. 26. Распределение мизид (экз./м²) по акватории Северного Каспия в июне 1958 г. Условные обозначения те же, что и на рис. 25

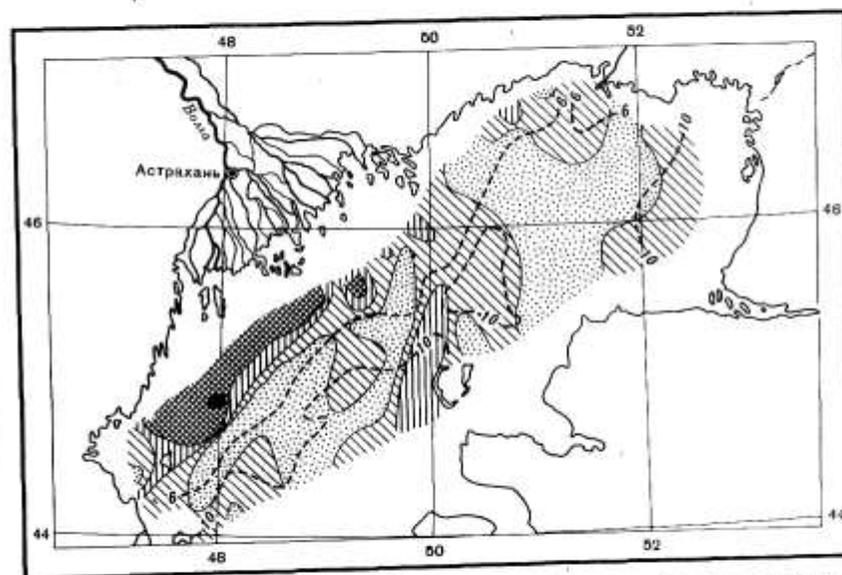


Рис. 27. Распределение мизид (экз./м²) по акватории Северного Каспия в июне 1979 г. Условные обозначения те же, что и на рис. 25

в 50-е годы и не превышала 56 экз./м². Единично мизиды достаточно широко встречались по всей акватории Северного Каспия (рис. 27). Средняя численность и биомасса мизид в западной части Северного Каспия составляла 7 экз./м² и 150 мг/м². Для всего Северного Каспия в 1979 г. эти величины были равны 4 экз./м² и 102 мг/м², что несколько выше, чем в 1976 г., однако намного меньше, чем в 1954—1959 гг. Продолжительный маловодный период с 1975 по 1978 г. в значительной степени повлиял на количество мизид в Северном Каспии, и поэтому, несмотря на то что в 1979 г. сток Волги был высоким, биомасса и численность мизид возросли незначительно.

За весь период наблюдений с 1954 по 1979 г. наибольшая биомасса мизид в Северном Каспии была отмечена в 1955 г. — 531 мг/м² за счет *P. baeri*. Максимальная численность зафиксирована в 1958 г. — 79 экз./м², благодаря большому количеству *P. intermedia*. Минимальная биомасса и численность мизид была в 1976 г. — 38 мг/м² и 2 экз./м².

В 60-е годы по сравнению с 1954—1959 гг. численность мизид уменьшилась более чем в 6 раз, а биомасса вдвое. В 70-е годы происходило дальнейшее снижение численности мизид Северного Каспия, и по сравнению с 50-ми годами она сократилась более чем в 7 раз. Биомасса осталась примерно на уровне 60-х годов. Снижение биомассы и численности мизид в Северном Каспии произошло в основном за счет двух видов — *P. intermedia*, *P. baeri*, приуроченных к наиболее опресненным районам моря (табл. 76).

Изменения, произошедшие в распределении, биомассе и численности мизид Среднего и Южного Каспия, оценить сложно из-за отсутствия регулярных наблюдений. Однако, несмотря на небольшое количество данных, можно отметить увеличение ареалов *P. grimmi*, *P. loxolepis*, *M. macrolepis* за счет проникновения их в отдельные районы Северного Каспия или за счет расширения зоны обитания в восточной части Среднего Каспия.

О роли мизид в планктоне Каспийского моря в 30-е годы можно судить по работе А.Л. Бенинга (1938а), в которой характеризуется зимний планктон моря. Сравнивая данные 70-х годов с материалами А.Л. Бенинга для 30-х годов, можно отметить, что состав и численность мизид в зимнем планктоне остались примерно на уровне 30-х годов и последняя составляет 1—3 экз./м³. В настоящее время, как и в 30-е годы мизиды распространены в центральной части моря; наиболее часто встречаемые виды в зимнем планктоне — *M. amblyops* и *P. loxolepis*. Несколько возросла по сравнению с 30-ми годами численность *M. amblyops*, которая достигала 66 экз./м³ против 30 экз./м³ по данным А.Л. Бенинга. Следует отметить, что в 30-е годы этот вид отмечен в основном в Южном Каспии, тогда как в 70-е годы он достаточно широко встречался как в Южном, так и в Среднем Каспии. Несколько уменьшилась в настоящее время численность *P. loxolepis* — до 28 экз./м³ в 70-е годы против 52 экз./м³ в 30-е годы, хотя ареал этого вида в настоящее время расширился за счет Среднего и отчасти Северного Каспия.

ПИТАНИЕ РЫБ

ВОБЛА

Результаты проведенных в 30-х годах исследований питания основных видов рыб Каспия обобщены в монографии А.А. Шорыгина (1952), в которой вобла характеризуется как моллюскоед, питающийся моллюсками реликтового комплекса (дрейссена, монодакна). В дальнейшем исследование питания воблы носило спорадический характер (Бириштейн, 1952; Небольсина, 1953; Краснова, 1952, 1968; Желтенкова, 1938, 1939, 1951а, б, 1967; Хизроева, 1973; Саенкова, 1964). В 1956 г. в составе пищи воблы А.К. Саенковой (1964) впервые отмечена *Abra ovata*, а в 1962 г. О.И. Хизроева обнаружила *Rhithropanopeus harrisi* К.В. Краснова, сопоставляя размерный состав моллюсков в пище воблы и бентосе, выявила, что вобла избирает мелких моллюсков (длиной до 10 мм).

В 1970–1976 гг. исследовано питание наиболее многочисленной северокаспийской формы воблы, идущей на нерест в Волгу и в меньшем количестве в Урал и Терек.

Ареал воблы в море определяется ее отношением к условиям внешней среды. Важное значение для этой пресноводной по происхождению рыбы имеет соленость воды, изогалины 9–11‰ обычно ограничивают зону распределения воблы. Вследствие снижения уровня моря и осолонения вод Северного Каспия, акватория, используемая воблой для нагула, сократилась с 96 тыс. км² в 1935 г. до 73 тыс. км² в 1962 г., в 1967 г. она составила около 45 тыс. км², а в маловодном 1976 г. — всего лишь 24 тыс. км².

Из-за обсыхания прибрежного мелководья северная граница ареала воблы сместилась, приблизившись к южной границе, и зона распространения воблы в последние годы лишь узкой полосой простирается между мелководным морским краем дельты и осолоненной частью Северного Каспия с глубинами более 6 м. В восточной части моря эта зона значительно шире, чем на западе.

Основные скопления воблы в период нагула приурочены к западному и предустьевому районам Северного Каспия, в восточной части вобла держится разреженно. Кормовая база воблы Северного Каспия (бентос доступный по распределению и размерам) разнообразна. В ее состав входят моллюски, черви, ракообразные и личинки хирономид. По массе преобладают моллюски, по численности они значительно уступают червям и ракообразным (табл. 77).

Среди моллюсков встречаются представители солоноватоводного (*Hypanis vitrea*, *Didacna trigonoides*, *Dreissena polymorpha*, *Hypanis angusticostata*) и морского комплексов (*Abra ovata*, *Cerastoderma lamarcki*, *Mytilaster lineatus*).

Наиболее плотные поселения в ареале воблы образуют моллюски солоноватоводного комплекса. Среди них массовым является адакна *Hypanis vitrea*, особенно в годы высокой водности (1970, 1974). В маловодные годы (1971, 1976) адакна по-прежнему остается массовым видом, но численность ее уменьшается (см. табл. 77).

Таблица 77

Численность и биомасса донных беспозвоночных в ареале воблы в Северном Каспии (июнь)

Организм	Численность, экз./м ²				
	1970 г.	1971 г.	1973 г.	1974 г.	1976 г.
Моллюски	1 322	614	832	2 306	1 067
Дрейссена	22	61	128	71	197
Адакна	842	254	549	1 748	185
Монодакна	13	83	35	141	25
Дидакна	7	5	10	23	14
Абра	434	186	103	311	437
Церастодерма	2	2	+	2	31
Митилистер	1	11	-	-	136
Прочие	1	12	7	10	42
Ракообразные	5 308	5 192	5 346	5 467	2 235
Гаммариды	1 728	1 779	2 140	1 862	1 159
Корофииды	1 928	2 245	1 279	1 416	627
Кумацеи	1 651	1 165	1 924	2 188	447
Мизиды	1	3	3	1	2
Черви	3 310	3 736	5 885	6 871	7 912
Амфаретиды	616	1 482	2 686	3 036	2 837
Нереис	284	132	148	94	211
Олигохеты	2 402	2 113	3 035	3 731	4 776
Пиявки	-	-	-	4	5
Прочие	8	9	16	6	83
Хирономиды	64	231	74	132	108
Всего	10 004	9 773	12 137	14 776	11 322

Таблица 77 (окончание)

Организм	Биомасса, г/м ²				
	1970 г.	1971 г.	1973 г.	1974 г.	1976 г.
Моллюски	31,0	12,9	12,0	16,2	22,0
Дрейссена	0,8	1,3	1,5	2,0	0,7
Адакна	4,9	0,9	2,4	3,8	3,8
Монодакна	1,2	1,1	1,8	3,0	2,7
Дидакна	0,6	0,3	0,6	1,7	1,6
Абра	23,3	8,6	5,2	5,6	10,7
Церастодерма	0,2	0,3	0,5	0,1	2,3
Митилистер	0,0	0,2	-	-	0,1
Прочие	0,0	0,2	0,0	-	0,1
Ракообразные	9,3	6,8	6,6	5,6	2,5
Гаммариды	2,8	2,1	2,9	2,2	1,2
Корофииды	4,9	3,4	2,1	1,9	1,1
Кумацеи	1,6	1,3	1,6	1,5	0,2
Мизиды	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Черви	7,6	5,4	7,3	8,3	5,9
Амфаретиды	0,3	0,9	1,2	0,7	1,0
Нереис	4,1	1,5	2,3	2,3	2,0
Олигохеты	3,2	3,0	3,8	5,3	2,8
Пиявки	-	-	0,0	0,0	0,1
Прочие	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Хирономиды	0,1	0,5	0,1	0,3	0,2
Всего	48,0	25,6	26,0	30,4	30,6

Примечание. В последующих таблицах (-) - организм отсутствует, (+) - присутствует в количестве < 1.

В 70-е годы численность и биомасса излюбленного кормового объекта воблы - дрейссены (*Dreissena polymorpha andrusovi*) невелика, тогда как в период естественного режима, особенно до снижения уровня Каспия, дрейссена была одним из наиболее массовых видов. Другой обычный объект питания воблы - *Nuранis angusticostata* (монодакна) заселяет почти весь ареал воблы. В маловодные годы в ареале воблы отмечается массовое развитие морских моллюсков *A. ovata*, *S. lamarski*. Наибольшая плотность *A. ovata* приурочена к восточному и глубоководному районам Северного Каспия.

Численность ракообразных в ареале воблы относительно стабильна. Только в экстремально маловодном 1976 г. она сократилась более чем в 2 раза. Это уменьшение было повсеместным и характерно для всех групп ракообразных.

Плотность населения червей в период 1970-1976 гг. возросла за счет увеличения численности *Oligochaeta* и *Ampharetidae*, что характерно для западного и центрального районов Северного Каспия. Морской вид *Nereis diversicolor* в ареале воблы больших скоплений не образует.

В 1935 г. М.В. Желтенкова по характеру питания воблы выделила в Северном Каспии 4 района: западный, центральный, восточный (подразделявшийся на северо-западную и восточную части) и глубоководный (рис. 28).

Западный район находится под влиянием стока волжских вод, которые поступают по наиболее глубокому Главному банку, обогащают местные воды питательными веществами и сильно опресняют их. Соленость здесь варьирует от 0,12 до 7,0‰, уловы воблы - высокие: от 8,8 до 17,1 кг на 1 траление. Для донной фауны района характерно преобладание моллюсков слабосоленоватоводного и соленоватоводного реликтового комплекса - дрейссены, адакны, монодакны. В маловодные годы (1971, 1976) при повышении солености воды отмечается увеличение численности средиземноморских видов (абра, митилистер). В западном районе в большом количестве развиваются высшие ракообразные, особенности гаммариды и кумацеи. В период резкого сокращения волжского стока (1976 г.) даже в этом районе Северного Каспия количество всех ракообразных сильно уменьшается (табл. 78). Количество червей, особенно олигохет и амфаретид, напротив, в такие годы увеличивается, что, видимо, обусловлено уменьшением проточности и усиленным заилением грунтов.

Центральный район охватывает наиболее опресненную, богатую биогенными элементами часть Северного Каспия, примыкающую к дельте Волги. Для этого района характерно сильное зарастание высшей подводной растительностью. В составе донной фауны встречаются пресноводные, слабосоленоватоводные, соленоватоводные животные (табл. 78). Морские формы встречаются единично. В маловодные годы наблюдается про-

Таблица 78

Численность донных беспозвоночных в районах обитания воibly в Северном Каспии, июнь

Район Северного Каспия	Год	Донные организмы, экз./м ²							
		Дрейссена	Адакна	Монодакна	Дидакна	Абра	Церастодерма	Митиластер	Всего моллюски
Западный	1970	21	2 970	7	—	9	—	8	3 015
	1971	55	201	14	—	269	8	7	554
	1973	80	894	53	—	18	+	—	1 045
	1974	14	6 772	108	—	37	+	—	6 931
	1976	613	254	53	—	553	3	581	2 057
	Среднее	157	2 218	47	—	177	2	119	2 720
Центральный	1970	1	510	3	—	12	2	—	528
	1971	25	268	7	1	51	1	25	378
	1973	221	743	25	1	—	—	—	990
	1974	110	494	22	7	—	—	—	633
	1976	90	256	5	6	17	4	1	379
	Среднее	89	452	12	3	16	1	5	582
Восточный (северо-западная часть)	1970	33	348	16	23	105	—	—	525
	1971	146	191	414	18	363	—	—	1 132
	1973	69	413	41	27	118	1	—	669
	1974	196	34	492	79	779	2	—	1 582
	1976	110	102	44	53	241	3	—	553
	Среднее	111	218	201	40	321	1	—	892
Восточный (восточная часть)	1970	69	372	39	14	260	1	—	755
	1971	79	421	21	5	189	—	—	715
	1973	104	10	47	37	94	—	—	292
	1974	19	27	41	20	108	—	—	215
	1976	—	—	22	26	1 843	132	—	2 023
	Среднее	54	166	34	20	499	26	—	800
Глубинный	1970	—	12	2	8	1 788	8	—	1 818
	1971	—	2	33	10	145	—	—	190
	1973	—	37	14	—	604	2	—	657
	1974	8	286	224	42	1 458	14	—	2 032
	1976	—	54	9	70	818	138	1	1 090
	Среднее	2	78	56	26	963	32	+	1 157

никновение *Mytilaster lineatus*, *Cerastoderma lamarcki*, увеличивается количество *Abra ovata*. Из слабосоленоватоводного комплекса моллюсков преобладали *Dreissena polymorpha andrusovi* и *Hydris vitrea*. Плотность населения ракообразных как и в западном районе высокая, однако в маловодном 1976 г. она значительно уменьшилась. Численность червей за период 1970–1976 гг. увеличивалась, и наиболее высокой была в маловодном 1976 г. Численность же моллюсков в маловодные годы (1971, 1976) резко уменьшилась.

От Забурунья начинается восточный район, включающий предустье р. Урал, все восточное побережье и северную часть Уральской бороздины. Малый сток Урала обуславливает повышенную соленость вод этого района. Северо-западная часть восточного района (от Забурунья до устья р. Урал,

Донные организмы, экз./м ²										
Гаммариды	Корофиды	Кумаци	Мизиды	Всего ракообразные	Амфартиды	Нереис	Олигохеты	Прочие	Всего черви	Хиროномиды
1 863	2 092	1 669	5	5 629	1 100	175	4 338	17	5 630	273
2 470	2 172	1 704	5	6 351	2 430	130	3 082	6	5 648	709
2 911	593	2 320	2	5 826	2 302	100	2 736	4	5 142	189
3 270	841	3 932	2	8 045	1 149	136	5 067	17	6 369	433
1 836	390	164	4	2 394	3 398	43	5 304	325	9 070	210
2 470	1 218	1 958	4	5 650	2 076	117	4 105	74	6 372	363
4 320	520	2 041	3	6 884	738	32	2 743	8	3 521	39
2 407	2 083	912	5	5 407	1 617	99	2 360	14	4 090	154
3 402	2 291	1 771	3	7 467	3 502	71	3 286	19	6 878	102
2 524	1 409	1 336	2	5 271	5 155	11	3 761	13	8 940	102
1 689	777	586	1	3 053	4 490	46	7 203	170	11 909	146
2 868	1 416	1 329	3	5 616	3 100	52	3 871	45	7 068	109
1 468	2 799	2 116	—	6 383	557	126	2 120	9	2 812	8
926	2 855	1 453	2	5 236	611	226	1 732	8	2 577	6
708	1 287	2 392	4	4 391	2 878	124	3 756	11	6 769	2
409	1 168	1 738	—	3 315	2 848	101	3 861	6	6 816	6
230	1 192	704	+	2 126	386	297	2 669	16	3 368	3
748	1 860	1 681	1	4 290	1 456	175	2 828	10	4 469	5
963	3 378	1 299	—	5 640	395	198	2 229	10	2 832	1
710	2 471	650	1	3 832	663	76	352	6	1 097	—
814	535	131	1	1 481	132	221	2 743	10	3 106	—
345	1 176	1 071	—	2 592	2 666	80	2 324	1	5 071	1
97	363	462	—	922	—	507	1 624	—	2 131	—
586	1 585	723	+	2 894	771	216	1 855	5	2 847	+
26	852	1 130	—	2 008	294	892	582	—	1 768	—
150	705	1 170	—	2 025	1 767	277	665	—	2 709	—
251	92	1 549	6	1 898	2 100	460	1 752	—	4 312	—
2 062	3 444	3 575	—	9 081	2 245	241	3 331	6	5 823	1
36	34	170	—	240	1	772	618	—	1 391	—
505	1 025	1 519	1	3 050	1 281	528	1 390	1	3 200	+

включая северную часть Уральской бороздины) подвержена большему воздействию уральских вод, соленость колеблется от 2 до 10‰, глубины изменяются от 1,6 до 7,2 м, а поступление биогенных веществ меньше, чем в районах влияния р. Волги. Для донной фауны этого района характерны моллюски *Didacna trigonoides* D.p. *andrusovi* наряду с *H. angusticostata* и *H. vitrea*. В большом количестве всегда присутствует *A. ovata*. Численность червей и ракообразных в северо-западной части ниже, чем в западном и центральном районах.

Плотность ракообразных, среди которых для восточного района наиболее характерен *Corophium nobile*, неуклонно уменьшалась от 1970 г. к 1976 г. из-за слабого развития *Gammaridae*, *Cumacea*, *Corophiidae*. Плотность червей и хируномид также ниже, чем в других районах, в маловод-

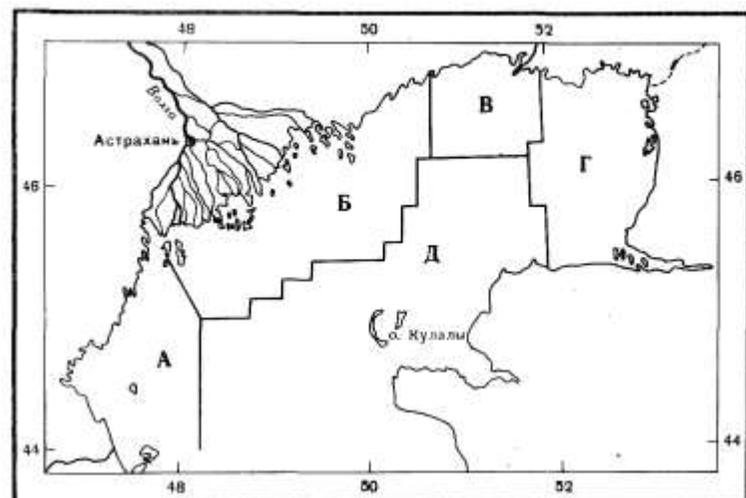


Рис. 28. Районирование Северного Каспия

Районы: А – западный; Б – центральный; В – северо-западная часть восточного района; Г – восточная часть восточного района; Д – глубинный

ном 1976 г. количество амфаретид и олигохет по сравнению с предыдущими годами заметно уменьшилось (табл. 78).

Крайняя восточная часть восточного района удалена от устьев рек и меньше всего подвержена влиянию материкового стока, соленость колеблется от 4 до 10‰ и более. Донная фауна качественно мало отличается от северо-западной части. Однако количественно солонатоводные моллюски, высшие ракообразные, пресноводные и солонатоводные черви (олигохеты, амфаретиды) и хирономиды развиваются здесь менее интенсивно, чем в районах влияния стока рек Волги и Урала. Особенно небольшим количеством особей эти группы были представлены в маловодный 1976 г. Только средиземноморские виды – вселенцы нерис из червей и абра из моллюсков – создавали в маловодном 1976 г. высокую биомассу (табл. 78).

Глубинный район обширен: он включает большую часть Уральской бороздины и граничит с центральным и западным районами. На глубинный район в его западной части приходится край ареала воблы. Продвижению воблы в южном направлении в этой части моря препятствуют соленые воды, поступающие из Среднего Каспия.

Донная фауна этого района характеризуется количественным преобладанием средиземноморских моллюсков (абра, церастодерма) сравнительно слабым развитием, особенно в маловодном 1976 г., высших ракообразных и червей, преобладанием среди червей нериса. В многоводном 1974 г. интенсивно развивались олигохеты, амфаретиды, гаммариды, корофииды и кумацы.

У сеголетков воблы, скатившихся на морские пастбища, почти полностью завершается переход от питания планктонными организмами к потреблению донных ракообразных, червей, мелких моллюсков. По ме-

Таблица 79
Состав пищи сеголетков воблы в различных районах Северного Каспия летом 1974 г., % по массе

Компонент пищи	Северный Каспий, район				
	западный	центральный	восточный		глубинный
			северо-западная часть	восточная часть	
Моллюски	28,3	15,1	20,2	38,0	5,1
Дрейссена	24,0	12,5	12,3	11,8	0,6
Адакья	0,9	0,3	0,5	0,6	2,4
Монодакна	2,8	1,7	2,3	9,7	0,9
Дидакна	—	0,1	0,6	10,9	1,0
Абра	0,1	0,2	0,5	5,0	0,2
Прочие	0,5	0,3	4,0	0,0	—
Ракообразные	36,5	51,2	46,4	36,7	51,0
Гаммариды	16,1	19,1	6,7	2,1	3,4
Корофииды	6,3	19,1	7,1	11,1	13,1
Кумацы	6,7	8,0	5,6	4,9	3,2
Мизиды	1,2	1,0	0,8	0,8	1,2
Краб	0,2	0,2	11,7	17,5	15,0
Валянус	1,1	0,0	2,7	0,2	4,6
Остракоды	3,7	3,0	10,2	0,1	1,5
Копеподы	1,2	0,7	0,6	0,0	9,0
Кладопера	0,0	0,1	—	—	0,0
Черви	10,2	8,1	11,2	19,5	31,7
Амфаретиды	0,5	2,1	1,1	0,6	0,5
Нерисы	6,0	1,1	7,4	3,9	28,6
Олигохеты	3,7	4,9	2,7	15,0	2,6
Хирономиды	3,0	6,2	1,1	0,6	0,0
Рыба	—	—	0,2	—	0,3
Растения	19,6	14,9	13,7	1,7	2,6
Грунт	1,7	4,2	6,6	3,3	9,0
Прочие	0,7	0,3	1,6	0,2	0,3
Индекс наполнения, ‰	98,9	113,6	126,7	145,7	123,5
Количество рыб, экз.	243	485	282	148	287

Примечание. В этой и последующих таблицах (—) – компонент отсутствует, 0,0 – присутствует в количестве менее 0,1%.

ре роста молоди в ее рационе уменьшается доля высших ракообразных и червей, увеличивается потребление моллюсков, особенно дрейссены. С июля по сентябрь 1974 г. количество ракообразных уменьшилось с 63 до 25%, червей – с 16 до 9, а моллюсков увеличилось с 3,6 до 46,7%.

В значительном количестве потребляются также донные водоросли, представленные массой спирогиры (*Spirogyra* sp.).

Общий тип питания с преобладанием высших ракообразных сохраняется у сеголетков воблы во всех районах Северного Каспия (табл. 79).

Таблица 80

Состав пищи годовиков воблы в разных районах Северного Каспия, % по массе

Компонент пищи	Западный		Центральный		Западный		Центральный	
	1974 г.	1976 г.	1974 г.	1976 г.	1974 г.	1976 г.	1974 г.	1976 г.
Моллюски	12,5	29,3	8,7	34,3	8,0	3,6	41,5	29,3
Дрейссена	5,1	2,2	2,5	1,7	3,3	—	9,2	4,2
Адакна	0,8	0,1	0,1	0,3	1,1	—	1,4	21,5
Монодакна	6,6	15,7	6,1	9,0	3,6	—	29,1	3,5
Дидакна	—	0,6	0,0	2,0	—	—	1,8	0,1
Абра	—	10,7	0,0	21,3	—	3,6	—	—
Прочие	—	—	—	—	—	—	—	—
Ракообразные	73,5	17,3	81,4	17,1	49,2	61,2	22,4	36,5
Гаммариды	9,0	1,7	17,7	4,4	11,7	3,9	16,9	11,8
Корофиниды	4,0	6,4	61,4	2,3	5,4	—	1,5	0,7
Кумачи	60,4	5,0	2,3	7,8	0,8	6,0	3,0	6,1
Мизиды	—	0,6	0,0	0,8	1,9	0,4	0,9	1,7
Краб	—	—	—	—	29,4	2,1	—	2,3
Баланус	—	—	—	1,1	—	0,6	0,0	0,0
Остракоды	0,0	0,0	0,0	0,6	0,0	41,1	0,1	13,6
Прочие	0,1	3,6	—	0,1	0,0	7,1	0,0	0,3
Черви	8,4	39,7	4,7	40,2	0,4	32,8	2,8	17,4
Амфаретиды	4,9	14,1	3,3	5,9	0,4	6,8	1,4	3,2
Нереиды	3,3	7,9	1,3	29,4	—	26,0	0,2	12,6
Олигохеты	0,2	17,7	0,1	4,9	—	—	1,2	1,6
Прочие	—	—	—	—	—	—	—	—
Хирономиды	2,9	8,5	3,3	6,1	2,4	2,0	1,1	1,0
Растения	1,0	2,2	0,4	1,5	39,7	—	31,6	14,7
Грунт	0,3	3,0	1,5	0,8	0,2	—	0,6	1,1
Прочие	1,4	—	—	—	0,1	0,4	—	—
Индекс наполнения, ‰	142,7	135,0	110,5	144,7	120,8	48,1	132,0	137,0
Количество рыб, экз.	103	83	255	174	31	50	89	88

В восточном и глубинном районах уменьшается потребление водорослей и хирономид, в соответствии с уменьшением их в бентосе. Характерно также потребление личинок краба, балануса и планктонных ракообразных, отмеченных в глубинном районе в сентябре 1974 г.

Годовики воблы питались весной и летом многоводного 1974 г. также главным образом высшими ракообразными. К осени во всех районах увеличилось потребление моллюсков и нереис, а в глубинном районе около 1/3 массы пищи составляли планктонные веслоногие ракообразные (табл. 80).

Весенне-летний период 1976 г. как и в 1975 г., характеризовался крайне низкой водностью рек Волги и Урала. Вследствие этого годовики воблы откармливались при пониженной плотности высших ракообразных

Восточный		Глубинный	Западный	Центральный	Восточный		Глубинный			
северо-западная часть	восточная часть				северо-западная часть	восточная часть				
1975 г.	1976 г.	1971 г.	1971 г.	1974 г.	1976 г.	1974 г.	1974 г.	1974 г.		
Лето (июль-август)				Осень (октябрь)						
21,8	—	78,2	0,9	16,6	9,4	12,0	—	4,6	31,5	56,2
0,5	—	34,7	—	3,8	9,4	4,0	—	1,5	—	16,2
0,6	—	0,3	—	3,7	—	—	—	—	—	1,0
5,0	—	—	—	3,8	—	3,6	—	3,1	—	17,3
7,0	—	3,0	—	5,3	—	4,4	—	—	31,5	21,7
4,7	—	40,2	0,9	—	—	—	—	—	—	—
4,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
69,6	84,3	17,1	33,2	38,3	41,8	44,6	70,6	20,0	51,8	36,1
0,6	10,3	6,3	—	2,7	17,7	28,9	23,3	—	—	—
6,6	8,2	0,3	1,1	3,8	5,9	4,0	—	16,9	51,8	2,9
1,0	6,7	10,5	26,0	22,6	14,8	—	24,2	—	—	1,3
—	—	—	5,6	—	1,2	—	8,6	—	—	—
61,4	49,5	—	—	2,6	1,7	11,7	14,5	3,1	—	—
0,0	—	—	—	1,8	—	—	—	—	—	0,7
0,0	—	—	—	4,5	0,5	—	—	—	—	0,4
—	9,6	—	0,5	0,3	—	—	—	—	—	30,8
1,0	15,7	—	60,1	36,2	41,5	16,2	26,6	27,0	—	6,5
—	—	—	—	—	3,9	0,8	—	—	—	3,5
0,4	15,7	—	—	36,2	23,5	15,4	26,6	23,9	—	3,0
0,6	—	—	60,1	—	14,1	—	—	3,1	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2,6	—	—	—	—	2,3	18,6	—	—	—	—
3,7	—	—	—	7,2	2,1	6,6	2,8	46,9	16,7	—
1,2	—	—	—	1,7	2,8	0,5	—	1,5	—	1,0
0,1	—	4,7	5,8	—	—	1,5	—	—	—	1,2
133,9	61,8	159,5	124,3	54,2	60,3	45,1	19,7	32,9	29,9	78,4
79	10	36	15	80	73	37	67	16	7	39

на пастбищах разных районов Северного Каспия (см. табл. 78). В связи с этим весной 1976 г. в западном и центральном районах годовики воблы перешли на усиленное потребление червей (особенно олигохет и нереиса), а летом — остракод (табл. 80). Летом 1976 г. в западном и восточном районах, а осенью в центральном районе накормленность годовиков воблы была ниже (индексы наполнения вдвое меньше), чем в это же время многоводного 1974 г.

Взрослая вобла в период весенне-летнего нагула питается главным образом моллюсками, доля амфипод, кумовых и червей, составляющих основу пищи молоди, в рационе взрослой воблы невелика (табл. 81).

В западном и центральном районах вобла в основном питается моллюсками солоноватоводного комплекса (дрейссена, адакна, монодакна).

Таблица 81

Состав пищи взрослой воблы в различных районах Северного Каспия, % по массе

Компонент пищи	Западный		Центральный		Восточный			
					северо-западная часть		восточная часть	
	1974 г.	1976 г.	1974 г.	1976 г.	1974 г.	1976 г.	1974 г.	1976 г.
	Весна (апрель)							
Моллюски	44,8	70,4	46,4	70,9	60,5	7,6	—	33,3
Дрейссена	1,4	18,2	9,6	19,7	26,9	—	—	4,6
Адакна	24,3	4,1	24,6	18,9	—	—	—	—
Монодакна	16,5	14,6	1,1	21,2	—	—	—	—
Дидакна	0,4	3,6	10,4	10,6	33,6	7,6	—	24,1
Абра	1,3	26,9	0,3	0,1	—	—	—	4,6
Церастодерма	0,9	3,0	0,4	0,4	—	—	—	—
Прочие	—	—	—	—	—	—	—	—
Ракообразные	40,2	13,5	31,8	15,4	32,8	92,4	—	64,4
Гаммариды	4,2	4,1	12,9	6,8	—	—	—	—
Корофииды	2,0	3,9	14,5	0,0	—	—	—	—
Кумацие	23,8	3,7	2,6	6,4	—	—	—	—
Мизиды	—	0,8	—	0,2	—	—	—	—
Краб	10,2	0,2	1,8	1,4	32,8	92,4	—	64,4
Баланус	0,0	0,8	—	0,6	—	—	—	—
Остракоды	—	—	—	—	—	—	—	—
Черви	0,2	2,4	1,7	4,0	—	—	—	—
Амфаретиды	0,1	0,0	1,5	1,5	—	—	—	—
Нереис	0,1	2,4	0,2	1,7	—	—	—	—
Олигохеты	—	—	—	0,8	—	—	—	—
Хируромиды	0,1	0,0	0,4	—	—	—	—	—
Рыба	0,1	—	—	0,0	—	—	—	—
Растения	4,0	11,7	3,0	3,7	—	—	—	1,0
Грунт	10,6	2,0	16,5	6,0	6,7	—	—	1,3
Прочие	—	—	0,2	—	—	—	—	—
Индекс наполнения, ‰	60,9	80,6	54,9	82,6	125,1	63,4	—	185,6
Количество рыб, экз.	89	92	52	112	2	8	—	4

С уменьшением численности этих видов в восточном и глубинном районах главную роль в питании воблы начинает играть дидакна, увеличивается также потребление абры, количество которой в этих районах больше, чем в районах, подверженных опресняющему влиянию речного стока. Существенную долю рациона взрослой воблы летом повсеместно, а весной главным образом в восточном и глубинном районах составляет краб, что согласуется с образованием плотных скоплений краба в холодное время года на больших глубинах и в восточной части Северного Каспия.

Летом маловодного 1976 г. в составе пищи воблы отмечается уменьшение доли предпочитаемого корма (дрейссены, монодакны) по сравнению с этим же периодом 1974 г., что согласуется с уменьшением численности этих моллюсков от 1974 к 1976 г. в большинстве рассмотренных районов (табл. 78). Одновременно прослеживается переход на потребление абры, которая обычно довольно глубоко зарывается в грунт, и для воблы, рыбы с полулунным ритмом, потребителя организмов донной эпифауны и перифи-

	Глубинный		Западный		Центральный		Восточный				Глубинный	
							северо-западная часть		восточная часть			
	1974 г.	1976 г.	1974 г.	1976 г.	1974 г.	1976 г.	1974 г.	1976 г.	1974 г.	1976 г.	1974 г.	1976 г.
	Лето (июль-август)											
	63,3	16,1	71,7	54,6	83,2	38,2	82,6	70,2	65,4	78,2	83,3	50,8
	—	0,5	18,5	2,4	37,3	6,6	7,2	2,1	4,0	0,9	0,3	1,0
	—	—	3,1	1,5	13,4	0,9	13,8	—	—	—	—	0,0
	—	1,0	42,8	35,3	26,2	17,2	10,3	42,1	19,6	39,8	45,4	2,5
	36,5	0,1	7,1	0,9	6,1	1,4	47,7	11,9	28,0	15,3	24,0	5,9
	26,8	10,6	0,0	13,3	—	11,1	3,1	14,0	12,9	20,5	3,5	38,2
	—	3,9	0,1	1,1	0,2	0,1	—	0,1	0,7	1,6	10,1	3,2
	—	—	0,1	0,1	—	0,9	0,5	0,0	0,2	0,1	—	0,0
	19,1	69,8	15,2	27,4	8,0	19,9	14,6	28,9	15,8	20,1	15,5	46,1
	—	—	2,2	1,8	4,4	4,3	0,6	—	0,1	0,4	0,0	—
	1,4	—	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,5	—	0,0
	—	0,4	0,4	2,1	0,3	1,0	0,1	—	0,0	0,0	0,0	—
	—	—	0,1	0,0	—	—	0,0	—	—	—	—	—
	17,7	62,3	12,4	23,0	3,3	14,5	13,9	28,3	15,6	19,2	15,5	36,2
	—	7,1	—	0,5	—	0,1	—	0,6	0,0	0,0	—	—
	—	—	—	0,0	0,0	—	—	—	—	—	0,0	9,9
	0,7	11,4	3,4	2,7	0,0	1,2	0,0	0,1	—	0,9	0,0	1,1
	—	—	0,6	0,7	0,0	0,9	—	0,1	—	0,0	—	0,0
	0,7	11,4	2,8	2,0	0,0	0,1	—	0,0	—	0,9	0,0	1,1
	—	—	—	—	—	0,2	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	0,2	—	1,0	—	—	—	—	—	—
	—	—	0,1	0,5	0,1	0,9	0,2	—	0,1	0,2	—	0,6
	—	—	4,2	8,9	3,1	33,8	0,1	0,0	17,0	0,2	0,0	0,1
	—	1,1	4,7	2,8	5,6	4,9	2,5	0,6	1,6	0,4	1,1	1,3
	16,9	1,6	0,7	2,9	—	0,1	—	0,2	0,1	—	0,1	0,0
	104,7	52,5	63,5	58,1	86,2	68,2	101,3	141,4	82,3	109,7	84,7	78,9
	2	4	140	168	153	179	102	30	118	56	116	194

тона (Желтенкова, 1949, 19516), не может считаться легко доступной и типичной пищей.

Преобладание высших ракообразных в пище годовиков воблы прослеживается как в годы естественного режима Северного Каспия (1949), так и в рассматриваемые 70-е годы (табл. 82). Однако в 70-е годы годовики воблы освоили новые пищевые объекты из группы организмов — вселенцев: это краб из ракообразных и абра из моллюсков. Летом маловодных 1973 и 1976 гг. в пище годовиков воблы значительно возростала доля полихеты нереис, увеличилось потребление такого относительно малоценного корма, как остракоды, при одновременном снижении в рационе годовиков воблы доли высших ракообразных, т.е. калорийной пищи (табл. 82). Взрослая вобла также включила в свой рацион вселенцев — краба, абру, нереис. Значение краба в пище взрослой воблы увеличилось в период установившегося режима зарегулированного стока (1970–1976 гг.), особенно в маловодном 1976 г., когда другие высшие рако-

Таблица 82
Годовые изменения состава пищи сеголетков и годовиков воблы летом в Северном Каспии, % по массе

Компонент пищи	Сеголетки			Годовики			
	1949 г.	1973 г.	1974 г.	1949 г.	1973 г.	1974 г.	1976 г.
Моллюски	11	3	4	45	31	24	27
Дрейссена	10	1	2	34	3	4	4
Адакна	-	+	1	-	8	2	20
Монодакна	1	1	1	8	14	9	3
Дидакна	-	-	-	-	-	5	+
Абра	-	1	-	-	5	3	+
Прочие	-	-	-	3	1	1	-
Ракообразные	40	63	63	44	54	57	40
Гаммариды	11	16	19	12	16	6	11
Корофииды	1	29	15	5	2	5	1
Кумацен	6	13	15	21	15	1	6
Мизиды	4	3	1	3	3	+	2
Краб	-	1	9	-	15	45	4
Баланус	-	+	1	-	-	+	+
Остракоды	16	1	3	3	3	+	15
Копеподы	2	+	+	-	-	+	-
Кладощеры	+	-	+	-	-	-	1
Черви	7	22	16	6	13	4	18
Амфаретиды	1	3	2	3	1	2	3
Нереис	6	7	10	2	9	1	14
Олигохеты	+	12	4	1	3	1	1
Хирономиды	15	5	3	1	+	1	1
Рыба	-	-	+	+	+	-	-
Растения	25	6	11	3	1	14	13
Грунт	2	1	2	1	1	+	1
Индекс наполнения, ‰	84	42	88	76	48	131	121

Примечание. Здесь и в последующих таблицах (-) — компонент отсутствует, (+) — присутствует в количестве менее 1%.

образные (амфиподы, кумацен и мизиды) составляли менее 3,5% веса пищи (табл. 83). В этот период в рационе взрослой воблы заметно уменьшилось количество излюбленной и главной пищи — солоноватоводных моллюсков, особенно дрейссены (табл. 83). Вобла перешла на потребление заменяющей и второстепенной пищи и стала интенсивно использовать дидакну, абру, краба. Одновременно произошло уменьшение индекса накормленности (‰).

Периодам с высокой биомассой излюбленных пищевых организмов воблы — моллюсков дрейссены и монодакны — соответствуют периоды повышенных уловов воблы и индексов наполнения кишечника.

В годы высоких уловов воблы биомасса ее излюбленных пищевых объектов (дрейссена, монодакна) составляла около 2 млн.т (например, в 1935 г. — 1,8 млн.т). В связи с резким падением уровня Каспия и осолонением его северной части биомасса этих организмов уменьшилась

Таблица 83
Многолетние изменения состава пищи взрослой воблы в Северном Каспии, % по массе

Компонент пищи	1935 г.	1937 г.	1948 г.	1954 г.	1955 г.	1956 г.	1957 г.	1962 г.	1970 г.	1971 г.	1973 г.	1974 г.	1976 г.
	Моллюски	80	49	73	59	76	73	74	68	78	63	63	77
Дрейссена	44	2	52	28	33	25	23	40	28	15	15	14	3
Адакна	3	11	3	2	6	8	6	+	13	6	3	6	+
Монодакна	27	34	14	24	34	37	39	23	14	8	23	28	21
Дидакна	3	+	3	5	2	-	+	-	21	32	19	23	5
Абра	-	2	1	+	-	1	4	+	1	1	1	4	22
Прочие	3	2	1	+	1	2	2	5	1	1	2	2	2
Ракообразные	4	25	13	17	12	7	12	6	13	17	10	14	28
Гаммариды	1	2	8	+	3	2	3	3	3	3	2	2	2
Корофииды	2	+	1	5	3	2	3	+	+	+	+	+	+
Кумацен	+	18	+	3	2	1	2	2	1	3	1	+	1
Мизиды	1	+	4	1	1	2	3	+	+	1	+	+	+
Краб	-	-	-	-	-	-	-	1	9	10	6	12	25
Остракоды	+	5	+	8	3	+	1	-	-	-	1	-	+
Черви	+	4	3	4	3	2	1	2	+	3	2	1	1
Олигохеты	+	-	+	1	2	1	+	2	+	3	2	+	+
Амфаретиды	-	-	3	3	1	1	1	+	-	-	+	1	1
Нереис	+	4	1	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Прочие	6	4	1	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Хирономиды	3	1	-	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+
Рыба	7	4	1	1	1	1	+	3	-	-	-	+	1
Гидроиды	2	-	5	11	6	9	9	13	6	3	11	5	10
Растения	4	11	+	6	2	6	3	8	1	13	11	3	2
Грунт	-	+	4	1	-	-	+	+	-	1	2	+	4
Прочие	110	100	79	97	111	139	147	125	78	91	57	83	76
Индекс наполнения, ‰													

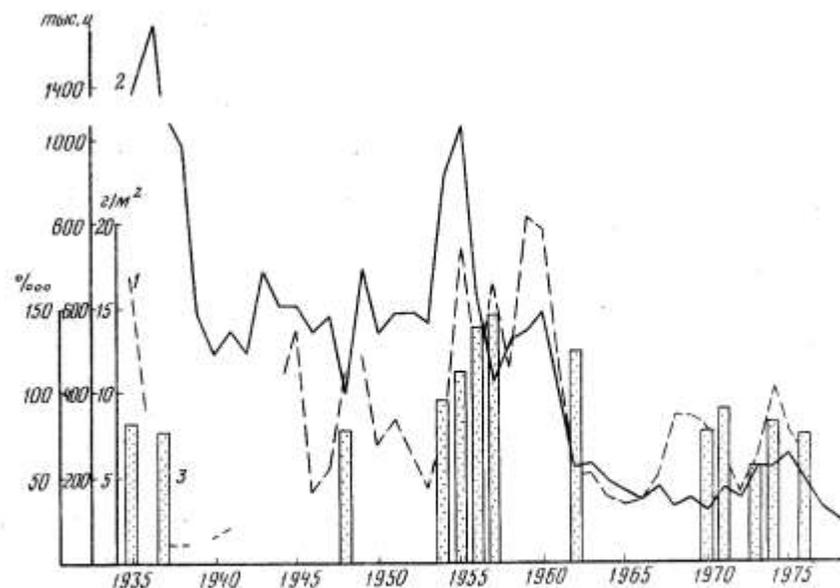


Рис. 29. Многолетние изменения уловов воблы, накормленности и биомассы главных объектов питания

1 — биомасса дрейссены и монодакны ($г/м^2$); 2 — уловы воблы (тыс. ц); 3 — индекс наполнения кишечника воблы (‰)

Таблица 84
Состав пищи леща в Северном Каспии, % по массе

Компонент пищи	Сеголетки			Годовики	
	1974 г.			1971 г.	1974 г.
	VII	VIII	IX	VIII	VIII
1	2	3	4	5	6
Моллюски	—	2,3	2,7	9,6	17,9
Дрейссена	—	1,9	2,3	0,8	2,4
Адакна	—	0,1	0,0	8,8	8,4
Монодакна	—	0,3	0,2	—	7,1
Лидакна	—	—	—	—	—
Церастодерма	—	0,0	0,2	—	—
Абра	—	—	—	—	—
Прочие	—	—	—	—	—
Ракообразные	60,3	62,3	60,4	54,7	52,6
Гаммариды	11,7	14,8	13,9	30,4	15,6
Корофииды	12,1	8,1	1,9	6,0	11,4
Кумацен	23,5	5,9	2,9	10,5	17,5
Мизиды	0,6	0,3	0,1	1,2	5,8
Краб	1,2	0,5	—	—	—
Остракоды	1,6	3,5	7,3	0,1	0,2

более чем в 10 раз, что и было одной из главных причин сокращения запасов и уловов воблы (Карлевич, 1952б; Шорыгин, 1945). В это время вобла перешла на потребление второстепенной пищи — ракообразных (табл. 83).

В период относительной стабилизации уровня Каспия и сравнительно небольшого внутригодового регулирования стока Волги (1955–1961 гг.) наметилась тенденция к увеличению биомассы дрейссены и монодакны, возрастанию их доли в пищевом рационе воблы, роста величины вылова. Последующие зарегулирование и увеличение безвозвратного изъятия стока Волги, обусловившие сокращение объема и продолжительности весеннего половодья, осолонение Северного Каспия, имели следствием новое понижение величины биомассы излюбленных пищевых организмов воблы в Северном Каспии, уменьшение их доли в ее рационе, переход воблы на второстепенную и заменяющую пищу. Современные условия откорма воблы в Северном Каспии существенно отличаются от условий в период процветания этого вида и в целом характеризуются как менее благоприятные (рис. 29).

ЛЕЩ

Ареал леща в Северном Каспии занимает наиболее опресненную часть ареала воблы. Площадь ареала также подвержена изменениям и в 1976 г. составляла 5,3 тыс.км², что в 5 раз меньше, чем в 1971 г. (27,4 тыс.км²).

Основу пищи леща в начале морского периода его жизни составляли ракообразные и хирономиды (табл. 84). Из ракообразных более интенсивно потребляются Cumacea, Corophiidae, Gammaridae, значение кото-

	Взрослые							
	1976 г.		1970 г.	1971 г.	1973 г.	1974 г.	1976 г.	
	VIII	VI	VI	VII	VII	V	VIII	
	7	8	9	10	11	12	13	
	1,2	39,7	11,5	60,5	73,2	41,3	22,5	
	0,6	9,4	0,5	8,6	1,6	0,9	5,3	
	—	28,8	11,0	3,6	25,5	8,9	1,5	
	—	1,5	—	32,6	39,0	18,0	6,7	
	—	—	—	9,3	—	0,4	0,2	
	—	—	—	—	7,1	5,0	0,0	
	0,6	—	—	6,4	—	8,1	8,8	
	—	—	—	—	—	—	—	
	78,8	41,1	19,3	18,0	6,5	13,2	21,3	
	15,7	9,9	3,8	2,9	2,2	1,5	5,7	
	0,1	6,9	3,6	3,4	1,2	2,9	1,2	
	32,3	24,3	11,5	9,9	1,3	7,2	8,0	
	2,2	—	—	—	—	1,4	—	
	—	—	—	0,9	1,3	—	5,9	
	3,4	—	—	0,9	—	0,0	0,5	

Таблица 84 (окончание)

1	2	3	4	5	6
Баланус	0,0	0,1	0,4	—	—
Копеподы	2,4	15,0	24,5	—	0,6
Кладоцера	7,2	14,1	10,4	0,3	1,5
Прочие	—	—	—	—	—
Черви	8,2	30,4	28,1	34,5	14,6
Олигохеты	0,5	3,9	5,4	13,5	3,0
Амфаретиды	7,0	25,9	22,7	21,0	11,6
Нереиды	0,7	0,6	—	0,0	—
Пиявки	—	—	—	—	—
Хирономиды	28,0	2,5	5,3	0,2	10,0
Растения	2,1	0,7	2,6	0,0	4,2
Рыба	—	—	—	0,5	0,2
Гидроиды	—	—	—	—	—
Грунт	1,2	1,6	0,8	0,2	0,5
Прочие	0,2	0,2	0,1	0,3	—
Индекс наполнения, %/оос	86,7	112,1	73,4	112,1	83,2
Количество рыб, экз.	218	418	283	180	84

рых в августе и сентябре уменьшается и лещ переходит на заменяющую планктонную пищу (Copepoda, Cladocera). Наряду с ракообразными сеголетки леща интенсивно потребляют червей (Ampharetidae). Моллюски в минимальных количествах содержатся в пище молоди.

Годовики, так же как и сеголетки, активно потребляют ракообразных (Gammaridae, Corophiidae, Cumacea). Уменьшение потребления Corophiidae в августе 1976 г. восполнялось интенсивным использованием несвойственной для годовиков пищи — планктонных рачков (Cladocera). Второстепенными пищевыми организмами были Ampharetidae, Chironomidae и моллюски.

В рационе взрослого леща возрастает количество моллюсков (*Nuранis vitrea*, *Nuранis angusticostata*) и уменьшается доля ракообразных, которые, как и черви (*Oligochaeta*, *Ampharetidae*), были второстепенной пищей.

Для маловодных 1973 и 1976 гг. характерно присутствие в пище леща морских видов моллюсков (*Abra ovata*) и ракообразных (*R. harrisii*).

Во всех районах сеголетки леща в начале морского периода жизни (июль) питаются типичной пищей — донными ракообразными (гаммариды, корофииды, кумовые). В последующие месяцы наблюдается переход на потребление планктонных веслоногих и ракушковых рачков — пищи вынужденной, в связи с уменьшением количества донных ракообразных под воздействием интенсивного выедания их всеми бентофагами.

В восточном и глубинном районах при уменьшении количества донных ракообразных значительную долю рациона сеголетков леща составляли амфаретиды и хирономиды — пища также высококалорийная. Недостаток ее, например, в глубинном районе в сентябре 1974 г. восполнялся переходом на вынужденное питание планктоном (табл. 85). Переход на

7	8	9	10	11	12	13
0,0	—	—	—	—	0,0	—
2,7	—	—	—	—	0,2	—
22,4	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	0,5	—	—
14,1	4,3	60,6	10,9	18,8	39,3	38,0
1,5	—	33,0	—	—	—	10,2
12,1	—	25,4	10,8	18,3	30,9	27,7
0,5	1,0	—	0,1	—	0,8	0,0
—	3,3	2,2	0,0	0,5	7,6	0,1
4,9	—	6,9	0,1	—	—	4,4
1,0	1,0	0,0	0,1	—	0,4	2,0
—	0,0	—	—	—	—	0,0
—	—	—	—	—	—	0,0
0,0	13,9	1,7	10,4	1,5	5,7	11,8
—	—	—	—	—	0,1	—
62,1	26,4	36,1	42,6	46,3	37,8	33,8
200	52	38	140	33	68	98

вынужденное питание мелкими ветвистоусыми и ракушковыми рачками в маловодном 1976 г., когда численность донных амфипод и кумовых была минимальной, отмечен в западном и центральном районах у годовиков леща (табл. 86). Во всех районах годовики питались молодью моллюсков рода *Nuранis*, хирономидами, амфаретидами и олигохетами. Доля моллюсков в пище взрослого леща по сравнению со спектром питания молоди увеличивается во всех районах (табл. 87). Особенно значительно потребление моллюсков атакны и монодакны в западном районе и северо-западной части восточного района в 1970, 1973 и 1974 гг., когда численность этих видов в бентосе была высокой. При низкой численности атакны и монодакны в маловодном 1976 г. взрослый лещ перешел на потребление абры в западном и центральном районах, а в 1973 г. — дидакны в восточном районе, т.е. моллюсков, которые ранее в его пище не отмечены.

Годовики и взрослый лещ нагуливались на одних и тех же видах ракообразных весьма многочисленных в бентосе. Однако из высших ракообразных молодь активно потребляет *Gammaridae* и *Cumacea*, а взрослый лещ отдает предпочтение *Cumacea*, на что указывали также И.В. Комарова (1951а,б), А.А. Шорыгин (1952).

В маловодные 1973 и 1976 гг. потребление изблюбленных пищевых организмов (*Cumacea*) по сравнению с многоводным 1970 г. в западном и центральном районах невелико и взрослые рыбы перешли на использование краба *R. harrisii* и червей *Ampharetidae*, *Oligochaeta*.

И.В. Комарова, исследуя в 1935 г. питание леща, нагуливающегося в Северном Каспии, отнесла его к ракоодам. На избираемость ракообразных

Таблица 85
Состав пищи сеголетков леща в разных районах Северного Каспия
в 1974 г., % по массе

Компонент пищи	Северный Каспий, район						
	западный			центральный			восточный с.-з. часть
	VII	VIII	IX	VII	VIII	IX	
							VII
Моллюски	—	2,6	3,5	—	4,3	2,8	—
Дрейссена	—	—	3,3	—	3,9	2,4	—
Адакна	—	1,2	—	—	0,1	0,1	—
Монодакна	—	1,4	0,2	—	0,3	0,3	—
Прочие	—	—	—	—	—	—	—
Ракообразные	97,9	87,2	64,0	80,4	72,6	68,1	28,7
Гаммариды	46,9	22,1	9,9	16,9	25,3	28,9	6,5
Корофииды	—	0,4	3,3	22,8	15,9	1,9	2,2
Кумацен	36,7	1,8	3,8	19,5	8,2	2,2	10,5
Мизиды	—	—	—	1,1	0,7	—	—
Краб	—	—	—	—	—	—	5,0
Баланус	—	—	1,0	—	—	—	0,3
Остракоды	1,0	4,4	16,5	2,2	3,6	1,8	1,9
Копеподы	9,2	57,9	4,5	3,7	2,6	31,9	1,1
Кладоцера	4,1	0,6	25,0	14,2	16,3	1,4	1,2
Черви	2,0	2,0	31,4	13,5	15,8	11,9	—
Амфаретиды	—	—	22,0	12,9	11,0	11,5	—
Нереиды	2,0	—	—	0,3	—	—	—
Олигохеты	—	2,0	9,4	0,3	4,8	0,4	—
Хиროномиды	—	5,2	0,7	0,9	4,5	8,7	67,5
Растения	—	1,0	0,1	3,9	1,4	7,5	1,0
Грунт	0,1	2,0	0,3	1,1	1,4	1,0	2,8
Прочие	—	—	—	0,2	—	—	—
Индекс наполнения, ‰	53,3	73,9	91,2	78,9	100,3	70,0	114,4
Количество рыб, экз.	18	38	95	122	213	92	33

Таблица 85 (продолжение)

Компонент пищи	Северный Каспий, район						
	восточный				глубинный		
	северо-западная часть		восточная часть				
	VIII	IX	VIII	IX	VII	VIII	IX
Моллюски	0,3	3,4	—	—	—	0,8	—
Дрейссена	0,1	2,1	—	—	—	0,6	—
Адакна	—	—	—	—	—	—	—
Монодакна	0,2	—	—	—	—	0,1	—
Прочие	—	1,3	—	—	—	0,1	—
Ракообразные	65,9	56,1	63,0	14,6	40,8	35,6	99,6

Таблица 85 (продолжение)

Компонент пищи	Северный Каспий, район						
	восточный				глубинный		
	северо-западная часть		восточная часть				
	VIII	IX	VIII	IX	VII	VIII	IX
Гаммариды	9,6	0,1	2,0	—	0,7	1,4	—
Корофииды	2,1	—	—	—	2,4	3,0	—
Кумацен	6,4	4,8	12,6	0,4	36,3	1,6	—
Мизиды	—	0,8	—	—	0,2	—	—
Краб	1,6	—	—	—	1,0	0,4	—
Баланус	0,1	—	—	—	—	—	—
Остракоды	6,7	1,3	0,4	0,9	—	0,5	0,5
Копеподы	18,2	48,0	48,0	13,1	0,2	20,3	99,1
Кладоцера	21,2	1,1	—	0,2	—	8,4	—
Черви	30,0	31,7	37,0	69,6	5,8	61,1	—
Амфаретиды	23,0	23,8	37,0	65,0	2,9	58,1	—
Нереиды	—	—	—	—	1,6	2,4	—
Олигохеты	7,0	7,9	—	4,6	1,3	0,6	—
Хиროномиды	0,8	7,4	—	11,5	52,5	0,2	—
Растения	0,1	0,7	—	1,3	—	0,7	—
Грунт	2,2	0,7	—	2,6	0,2	1,6	—
Прочие	0,7	—	—	0,4	0,7	—	0,4
Индекс наполнения, ‰	147,1	61,7	148,2	58,2	97,5	120,5	66,1
Количество рыб, экз.	65	57	5	26	45	97	13

Таблица 86

Состав пищи годовиков леща в разных районах Северного Каспия
летом (август), % по массе

Компонент пищи	Северный Каспий, район							
	западный			центральный			восточный	
	северо-западная часть		восточная часть	северо-западная часть		восточная часть		
	1971 г.	1974 г.		1971 г.	1974 г.			
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Моллюски	—	47,8	4,8	15,0	2,8	0,8	4,0	69,2
Дрейссена	—	3,1	—	2,0	2,5	0,8	—	—
Адакна	—	24,5	—	13,0	—	—	4,0	69,2
Монодакна	—	20,2	—	—	0,3	—	—	—
Абра	—	—	4,8	—	—	—	—	—
Ракообразные	58,4	34,8	60,4	34,9	63,2	81,4	96,0	30,3
Гаммариды	21,4	14,4	8,6	25,1	14,6	16,7	63,3	22,2
Корофииды	7,5	4,2	—	4,9	16,3	0,1	7,0	—
Кумацен	28,6	0,7	8,2	2,0	30,2	35,9	25,7	8,1
Мизиды	0,9	14,9	—	2,0	1,3	2,6	—	—

Таблица 86 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Баланус	-	-	-	-	-	0,1	-	-
Остракоды	-	0,2	16,3	0,2	0,1	1,2	-	-
Копеподы	-	0,4	0,7	-	0,7	3,0	-	-
Кладоцера	-	-	26,6	0,7	-	21,8	-	-
Черви	41,0	6,4	11,8	47,1	12,6	14,6	-	-
Амфаретиды	15,0	2,5	10,1	38,1	9,4	12,4	-	-
Нериды	-	-	1,7	0,1	-	0,4	-	-
Олигохеты	26,0	3,9	-	8,9	3,2	1,8	-	-
Хирономиды	0,6	6,4	19,2	1,4	14,9	2,6	-	-
Рыба	-	-	-	1,3	0,6	-	-	-
Растения	-	4,0	3,8	0,1	5,4	0,5	-	0,4
Грунт	-	0,6	-	-	0,5	0,1	-	0,1
Прочее	-	-	-	0,2	-	-	-	-
Индекс наполнения, ‰	117,1	64,8	57,8	105,7	86,8	62,9	128,7	80,8
Количество рыб, экз.	105	31	45	59	49	155	10	6

Таблица 87

Состав пищи взрослого леща в разных районах Северного Каспия летом (июнь-август), % по массе

Компонент пищи	Северный Каспий, район				
	западный				
	1970 г.	1971 г.	1973 г.	1974 г.	1976 г.
1	2	3	4	5	6
Моллюски	42,7	-	63,0	65,8	12,5
Дрейссена	15,6	-	6,8	1,6	0,8
Адакна	24,8	-	12,5	25,3	0,3
Монодакна	2,3	-	23,7	38,9	3,0
Дидакна	-	-	-	-	0,0
Абра	-	-	20,0	-	8,4
Церастодерма	-	-	-	-	-
Прочие	-	-	-	-	-
Ракообразные	37,4	23,0	11,9	6,0	33,7
Гаммариды	4,9	0,1	1,8	2,2	1,0
Корофиниды	7,1	8,7	0,2	1,2	0,6
Кумацеи	25,4	14,2	6,5	1,3	11,4
Мизиды	-	-	-	-	-
Краб	-	-	-	1,3	19,2
Баланус	-	-	-	-	-
Остракоды	-	-	3,4	-	1,5
Прочие	-	-	-	-	-
Черви	7,4	77,0	16,3	18,8	49,8
Амфаретиды	-	6,0	13,8	18,3	47,5
Нерсис	1,8	-	-	-	0,1

Cumacea и Corophiidae лещем Северного Каспия указывает М.М. Брискина (1951), З.А. Требенюк (1973). Отмечается также, что лещ, рыба мало-пластичная, но высокоактивная, т.е. она в любых случаях питается присущей ей пищей.

Но в многоводном 1948 г. ввиду слабого развития ракообразных и высокой плотности рыб в море, лещ перешел на потребление моллюсков, составляющих излюбленную пищу воibly, а также на усиленное потребление червей и рыбной пищи.

В начале периода зарегулирования стока р. Волги (1956-1962 гг.) потребление лещем моллюсков минимально и главной его пищей оставались ракообразные (Gammaridae и Cumacea), дополняли их черви (Ampharetidae).

Для периода установившегося режима зарегулирования стока Волги в 70-е годы характерно увеличение в рационе леща доли моллюсков (адакны и монодакны) и червей (олигохет и амфаретид) при уменьшении потребления ракообразных (табл.88).

В целом же основные компоненты в питании леща - солоноватоводные моллюски (адакна и монодакна), каспийские ракообразные (амфиоды, кумацеи), каспийские и пресноводные черви (амфаретиды, олигохеты) - устойчиво сохраняются в рационе леща в течение всего рассматриваемого периода (1935-1976 гг.), меняется только соотношение этих групп орга-

Северный Каспий, район									
центральный				восточный					
				с.-з. часть		восточная часть			
1970 г.	1971 г.	1973 г.	1976 г.	1970	1971 г.	1970 г.	1971 г.	1973 г.	
7	8	9	10	11	12	13	14	15	
1,7	18,5	24,0	26,9	82,8	50,0	25,9	33,4	62,4	
-	0,3	2,8	7,3	1,3	25,2	-	-	9,7	
1,2	18,2	-	1,9	80,3	24,8	25,9	33,4	-	
0,5	-	16,7	8,4	1,2	-	-	-	38,0	
-	-	-	0,3	-	-	-	-	14,3	
-	-	4,5	9,0	-	-	-	-	0,4	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	-	-	-	-	-	0,0	
95,9	15,8	7,2	15,6	8,6	46,0	20,4	13,3	21,0	
34,4	5,7	5,4	1,7	8,6	40,0	2,5	-	3,1	
4,4	-	0,6	1,5	-	-	15,4	-	4,5	
56,9	10,1	1,2	6,4	-	6,0	2,5	13,3	12,0	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	5,9	-	-	-	-	1,4	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	0,1	-	-	-	-	-	
0,2	-	-	-	-	-	-	-	-	
0,4	50,6	42,9	33,1	-	-	-	40,0	6,6	
-	41,3	37,0	19,2	-	-	-	-	6,4	
-	-	-	-	-	-	-	-	0,2	

Таблица 87 (окончание)

1	2	3	4	5	6
Олигохеты	—	66,9	2,4	—	1,8
Прочие	5,6	4,1	0,1	0,5	0,4
Хирономиды	—	—	0,3	7,9	0,2
Рыба	0,9	—	—	—	0,1
Растения	—	—	—	—	0,8
Грунт	11,6	—	8,5	1,5	2,9
Прочие	—	—	—	—	—
Индекс наполнения, ‰	50,6	37,8	26,0	46,3	25,9
Количество рыб, экз.	24	14	82	33	39

Таблица 88

Многолетние изменения состава пищи леща летом (VI—VIII)
в Северном Каспии, % по массе

Компонент пищи	1935 г.	1948 г.	1954 г.	1955 г.	1956 г.
Моллюски	14	57	23	15	11
Адакна	9	1	13	8	4
Монодакна	1	45	7	5	4
Абра	—	—	—	—	—
Прочие	4	11	3	2	3
Ракообразные	55	24	52	44	47
Амфиподы	20	7	16	18	20
Кумовые	30	15	19	17	23
Краб	—	—	—	—	—
Прочие	5	2	17	9	4
Черви	5	12	22	32	38
Олигохеты	1	5	6	11	18
Амфареитиды	3	1	7	17	15
Хирономиды	4	6	2	4	2
Прочие	22	1	1	5	2

Примечание. 1935 — по: И.В. Комарова (1951), 1948 — по: Я.А. Биштейн (1952), 1954—1957 — по: А.К. Саенкова (1964), 1962 г. — по: З.А. Требенюк (1973).

низмов. Лещ в значительно меньшей степени, чем вобля, использует вселенцев средиземноморского комплекса — nereis, абру, краба, сравнительно недавно внедрившихся в донную фауну Северного Каспия. Это объясняется общим сокращением ареала леща и ограничением его наиболее опресненными прибрежными районами Северного Каспия вблизи дельты Волги, где донные биоценозы формируются из представителей каспийского и пресноводного комплексов организмов.

7	8	9	10	11	12	13	14	15
0,2	8,4	5,8	13,9	—	—	—	40,0	—
0,2	0,9	0,1	—	—	—	—	—	0,0
—	12,3	—	6,2	—	—	—	—	—
—	0,1	2,9	2,4	6,7	—	—	—	—
2,0	2,5	23,0	15,7	1,9	4,0	53,7	13,3	10,0
—	0,2	—	0,1	—	—	—	—	—
18,0	36,8	21,1	39,0	19,4	25,0	23,0	15,0	42,6
19	20	30	59	4	2	5	2	—

1957 г.	1962 г.	1970 г.	1971 г.	1973 г.	1974 г.	1976 г.
12	4	40	12	60	73	23
7	1	29	11	4	26	2
2	2	2	—	32	39	7
—	1	—	—	6	—	9
3	—	9	1	18	8	5
47	51	41	13	18	7	21
16	33	17	7	6	3	7
27	15	24	12	10	1	8
—	—	—	—	1	1	6
4	3	—	—	1	2	—
34	28	4	61	11	19	38
16	—	—	33	11	18	10
15	27	—	25	—	—	28
3	6	—	7	+	—	4
4	11	15	1	11	1	14

СУДАК

Характеристика питания судака в Северном Каспии наиболее полно представлена в монографии А.А. Шорыгина (1952), а в дельте Волги — в работах К.Р. Фортунатовой (1939, 1955, 1964), К.Р. Фортунатовой, О.А. Поповой (1973).

В начале жизни в море пища молоди судака почти целиком состояла из мизид (93%). По мере роста судака, значение ракообразных в его рационе уменьшалось и к концу первого года судак становился хищником, который питался мелкими бычками и молодью воблы. В среднем возрасте судак питался преимущественно бычками, пуголовками, сельдями и киль-

Таблица 89
Состав пищи взрослого судака в Северном Каспии
(среднее за апрель-сентябрь 1972 и 1974 гг.)

Компонент пищи	Западная часть		Восточная часть		Все море	
	а	б	а	б	а	б
Ракообразные	—	0,9	—	2,0	—	1,5
Мизиды	14,6	0,8	11,2	1,9	12,9	1,4
Прочие	0,7	0,1	1,1	0,1	0,9	0,1
Рыба	—	99,1	—	98,0	—	98,5
Бычки	24,0	6,7	26,3	5,2	25,1	5,9
Пугловки	0,9	0,1	6,8	1,7	3,8	0,9
Кильки	17,7	5,8	14,6	5,2	16,1	5,5
Сельди	5,3	3,0	1,5	0,5	3,4	1,7
Вобла	47,1	70,5	42,0	74,7	44,5	72,6
Лещ	6,8	7,2	1,7	0,8	4,2	4,0
Сазан	0,1	0,0	0,1	0,1	0,1	0,0
Белоглазка	—	—	1,2	0,2	0,6	0,1
Чехонь	1,2	0,2	1,1	0,5	1,2	0,4
Судак	1,1	2,1	2,1	1,5	1,5	1,8
Атерина	11,4	3,5	14,9	7,4	13,1	5,4
Щиповка	0,8	0,0	0,9	0,1	0,8	0,1
Уклея	0,1	0,0	—	—	0,0	0,0
Игла-рыба	0,2	0,0	2,5	0,1	1,3	0,1
Количество рыб, экз.	1613		863		2476	
Из них с пищей, %	38,3		43,6		40,1	

Примечание. а — частота встречаемости, %; б — % по массе.

Таблица 90
Сезонные и годовые изменения состава пищи судака
в Северном Каспии, % по массе

Компонент пищи	Апрель		Май		Июль	
	1974 г.	1974 г.	1974 г.	1974 г.	1972 г.	1974 г.
Ракообразные	0,2	2,6	—	0,3	—	6,6
Мизиды	1,2	2,6	—	0,3	—	6,2
Прочие	—	—	—	—	—	0,4
Рыба	99,8	97,4	99,7	99,7	99,7	93,4
Бычки	5,3	3,3	—	2,5	—	19,8
Пугловки	0,7	4,5	—	1,0	—	1,5
Килька	7,8	30,2	—	0,5	—	7,5
Сельди	1,7	1,0	—	1,5	—	1,6
Вобла	67,8	34,9	—	91,7	—	50,3
Прочие карповые	—	9,6	—	0,9	—	10,1
Судак	—	—	—	0,2	—	—
Атерина	16,0	13,9	—	1,4	—	2,6
Прочие	0,5	—	—	—	—	0,3
Количество рыб, экз.	30	80	—	511	—	220
Из них с пищей, %	76,7	53,8	—	31,3	—	39,5

кой, а в старшем возрасте переходил на питание карповыми, главным образом воблой (Шорыгин, 1952).

Полупроходной судак нагуливается в зоне распределения основных промысловых рыб Северного Каспия (вобла, лещ) и является, пожалуй, единственным хищником, который постоянно обитает здесь. В связи с этим он достаточно обеспечен пищей. Кроме промысловых рыб, в состав пищи судака входят и непромысловые виды, многочисленные в Северном Каспии. Обычной (часто встречающейся) пищей судака в западной части Северного Каспия являются вобла, бычки, килька, мизиды, атерина, лещ, а в восточной части — вобла, бычки, килька, атерина, мизиды. Полупроходные карповые встречаются реже, чем на западе, но чаще поедаются пугловки.

Основное значение в удовлетворении пищевых потребностей имеет вобла (3/4 всей массы пищи), второстепенное — бычки, килька, атерина и лещ (табл. 89).

В настоящее время особенностью питания судака в море является преобладание в его пище воблы в течение всего нагульного периода, однако соотношение компонентов в питании несколько изменяется по сезонам. Весной ассортимент пищи у судака небольшой, так в апреле 1974 г. волжский судак питался в основном воблой, бычками, атериной и килькой. В мае этого же года в Северном Каспии в питании судака заметно возрастает роль кильки, а воблы понижается, что связано с нерестовыми миграциями кильки, в результате которых она оказывается в зоне откорма судака. В летний период пищевой спектр судака расширяется и заметно повышается роль воблы. В июне начинается скат отнерестившейся воблы из дельт Волги и Урала, а неполовозрелая часть стада воблы в связи с распреснением Северного Каспия после весеннего половодья осваивает более широкую акваторию моря. К июлю все стадо воблы широко распределяется

	Июль		Август		Сентябрь	
	1972 г.	1974 г.	1972 г.	1974 г.	1972 г.	1974 г.
	1,6	1,0	0,3	0,9	0,2	0,6
	1,6	1,0	0,1	0,5	0,1	0,6
	0,0	—	0,2	0,4	0,1	0,0
	98,4	99,0	99,7	99,1	99,8	99,4
	6,6	4,9	3,8	4,9	4,3	4,6
	0,8	—	0,1	0,2	0,0	0,0
	0,2	5,1	1,7	0,1	1,6	0,0
	5,2	—	0,9	—	5,0	0,4
	81,4	76,3	92,3	69,9	81,4	80,7
	1,6	—	0,5	10,7	3,5	8,6
	2,2	2,0	—	6,3	2,9	4,2
	0,0	10,7	0,4	7,0	0,8	0,9
	0,4	—	0,0	0,0	0,3	0,0
	153	85	544	185	609	59
	58,8	44,7	31,3	57,8	46,6	67,8

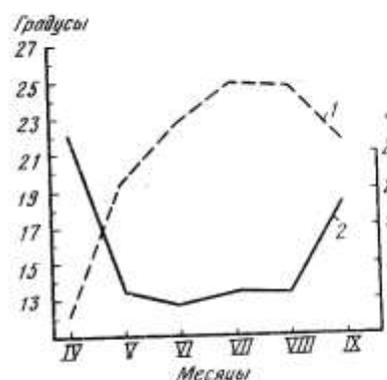


Рис. 30. Изменение индекса наполнения желудка волжского судака и температура воды в Северном Каспии
1 — температура, $^{\circ}\text{C}$; 2 — индексы наполнения, %

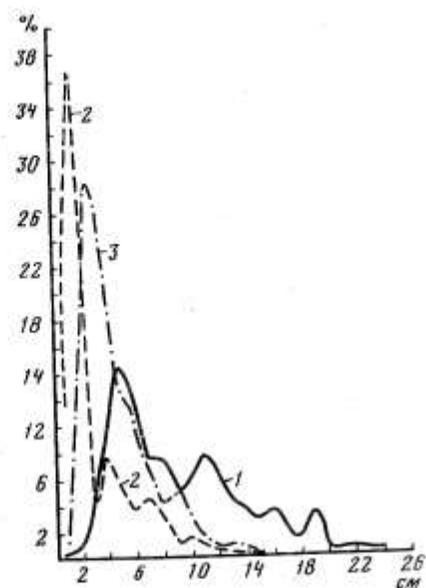


Рис. 31. Размерный состав рыб-жертв в пище судака (%)
1 — вобля; 2 — бычки; 3 — килька

по всему Северному Каспию. В связи с этим в течение всего нагульного периода, вплоть до октября, вобля является основным компонентом в питании судака (табл. 90).

Интенсивность питания судака зависит в основном от температурных условий. Для него характерны два периода интенсивного питания — весенний и осенний, при температуре воды $8-20^{\circ}\text{C}$ (Фортунова, 1939). При температуре воды около 25°C и выше интенсивность питания судака понижается.

Весной, в апреле после зимнего голодания, судак питается интенсивнее и накормленность его выше, чем в сентябре. В мае индекс наполнения желудка падает. Летом накормленность судака относительно стабильна и низка. Осенью, начиная со второй половины августа, активность питания повышается (рис. 30).

Судак питается в основном мелкими рыбами, которые, по-видимому, являются наиболее доступными в добывании и заглатывании. Средний размер воблы в желудках судака не превышал 10, кильки 6,8, бычков 3,3 см (рис. 31). Существенных возрастных различий в питании судака в 70-е годы не обнаружено.

В желудках молоди судака наибольшим количеством экземпляров представлены бычки, вобля, мизиды и килька, а взрослых особей — вобля и бычки (табл. 91). В удовлетворении пищевых потребностей как молоди

Таблица 91
Возрастные изменения состава пищи судака в Северном Каспии в 1971 г., %

Компонент пищи	Молодь		Взрослые	
	по массе	по количеству	по массе	по количеству
Мизиды	0,2	24,4	0,0	4,3
Рыба	99,8	75,6	100,0	95,7
Бычки	4,3	30,9	1,0	15,0
Пуголовки	0,4	1,6	1,0	2,8
Килька	2,8	11,7	0,4	6,5
Сельди	1,5	0,4	2,2	1,9
Вобля	83,6	26,6	84,6	59,9
Лещ	2,8	0,3	7,4	3,5
Чехонь	1,3	0,3	1,3	1,1
Судак	2,1	0,3	1,7	1,0
Атерина	0,9	3,0	0,3	3,3
Игла-рыба	0,1	0,5	0,1	0,7

(двухлеток), так и взрослого судака главную роль играла вобля, на долю которой приходилось 84–85% всей массы потребленной пищи.

В период естественного режима (1935 г.) возрастные различия в питании судака проявлялись более отчетливо: рацион молоди в основном состоял из бычков (46%), кильки (23%) и мизид (15%), а взрослые особи питались воблей (31%), другими карповыми (10%) и бычками (33%).

Если даже принять во внимание, что состав пищи судака в 1935 г. определялся по весу остатков пищевых организмов в процентах от общей массы фрагментов в желудках рыб, а в 1971 г. — по их восстановленному весу и сравнить материалы 1935 г. не с долей пищевых организмов по весу в 1971 г., а с данными о количестве (в %) отдельных видов организмов в желудках молоди и взрослых рыб (табл. 91), то очевидным остается возрастание роли воблы в питании молоди судака в современных условиях.

Эти различия обусловлены глубокими изменениями в экосистеме Северного Каспия: совмещением ареалов судака и карповых в результате осолонения моря, уменьшением запасов сельдей, обыкновенной кильки и бычков.

Количество пищи, потребляемое судаком в Северном Каспии определили по методике, предложенной К.Р. Фортуновой, О.А. Поповой (1973). Судак трех лет (самая многочисленная в промысловом стаде возрастная группа) весом около 900 г съедает за год 6,1 кг корма. Всего при численности промыслового запаса судака в размере около 7,35 млн.шт. общее потребление пищи составляет 45 тыс. т в год, в том числе: воблы — 30,0 тыс.т, бычки — 3,2 тыс.т, атерина — 3,8 тыс.т, кильки — 3,8 тыс.т, прочие рыбы — 4,2 тыс.т.

Имеющиеся в Северном Каспии запасы воблы и бычков значительно выше этих величин и, следовательно, судак как хищник достаточно обеспечен пищей.

БЫЧКИ

Семейство бычковых рыб (Gobiidae) является одним из самых многочисленных в Каспийском море. До настоящего времени промыслового значения бычки не имеют, но тем не менее они играют большую роль в продуктивности Каспийского моря. Ими питаются ценные промысловые рыбы, такие, как осетровые, судак и др.

Бычки встречаются и в пище сома (Орлова, 1976), каспийского тюленя (Состояние запасов..., 1975), составляя до 40% веса его пищи. Одновременно бычки потребляют огромное количество беспозвоночных, служащих пищей промысловым рыбам.

По материалам, относящимся к периоду естественного режима Каспийского моря, А.А. Шорыгин (1952) представил общую характеристику питания бычков и пуголовки за летние сезоны 1935 и 1941 гг. В этот период в пище бычка-кругляка преобладали церастодерма и дрейссена из моллюсков и гаммариды из ракообразных; преимущественно моллюсками солоноватоводного комплекса (адакна, монодакна, дидакна) питались каспийская и звездчатая пуголовки, тогда как бычок-горлап питался главным образом церастодермой, а также гаммаридами и рыбой. Остальные бычки (бычок-песочник, гирканогобиус, каспийский, долгохвостый) питались в основном высшими ракообразными (гаммариды, корофины, кумацей, мизиды) и хириномидами (бычок-бубыр, долгохвостый бычок).

После акклиматизации нереса в Каспийском море нагрузка на ракообразных и моллюсков со стороны бычков значительно снизилась, как это показали исследования 1948–1950 гг. (Цихон-Луканина, 1959). В 1974 г. удалось изучить питание наиболее многочисленных бычков Северного Каспия — бычка-песочника, бычка-кругляка и цуцика.

По акватории Северного Каспия наиболее широко расселяется самый многочисленный вид — бычок-песочник. В восточной части Северного Каспия он встречался повсеместно, в западной — в мелководной зоне до глубины 6 м, повышенные скопления отмечены в предустьевом пространстве Волги и Урала. Бычок-кругляк распределялся пятнисто, пятна повышенной концентрации отмечались севернее о-ва Кулалы, у о-ва Чистая банка. Ареал цуцика ограничивался мелководным предустьевым пространством Волги и Урала, за пределами изобаты 3 м цуцик не встречался.

Общий спектр питания исследованных трех видов бычков в августе многоводного 1974 г. и маловодного 1976 г. был сходным и характеризовался преобладанием в пище ракообразных (табл. 92).

Бычок-песочник интенсивнее других потреблял гаммарид и краба, бычок-кругляк — краба, цуцик — гаммарид. В 1976 г. цуцик много потреблял кумацей и мизид. У остальных видов эти группы ракообразных большого значения не имели. Из кумацей цуцик выедал *Pterocuma pectinata*, из мизид — *Paramysis baeri*. Из довольно разнообразного видового состава гаммарид всеми бычками выбирался *Pandorites platycheir*, а из корофиин — *Corophium nobile*. Корофины охотно поедались бычком-песочником в 1974 и 1976 гг., а кругляком в 1976 г.

Второе место занимали моллюски, наиболее интенсивно потреблялись: песочником — абра, кругляком — дрейссена (1974 г.) и абра (1976 г.), цуциком — дрейссена.

Таблица 92

Состав пищи бычков в Северном Каспии в августе, % по массе

Компонент пищи	Песочник		Кругляк		Цуцик	
	1974 г.	1976 г.	1974 г.	1976 г.	1974 г.	1976 г.
Моллюски	17,8	22,3	17,9	25,7	8,7	2,5
Дрейссена	1,7	0,9	8,4	4,3	4,7	2,5
Адакна	1,5	0,3	0,4	0,1	—	—
Монодакна	2,0	3,5	3,2	1,1	—	—
Дидакна	4,6	2,1	1,5	1,6	3,5	—
Абра	7,9	12,8	3,4	16,5	—	—
Церастодерма	0,1	1,8	0,0	0,4	—	—
Мизиды	0,0	0,1	0,7	0,1	—	—
Прочие	—	0,8	0,3	1,6	0,5	—
Ракообразные	63,1	66,2	74,4	67,5	87,9	95,4
Гаммариды	19,9	22,9	12,4	8,0	44,6	38,1
Корофины	15,8	18,4	19,5	7,1	5,9	2,8
Кумацей	2,9	3,5	1,3	10,4	5,7	27,1
Мизиды	5,1	0,4	—	0,4	18,7	24,8
Краб	19,3	20,5	38,9	40,4	12,9	1,6
Балдыус	—	—	1,8	—	—	—
Прочие	0,1	0,5	0,5	1,2	0,1	1,0
Черви	10,3	4,8	2,9	3,2	0,3	0,1
Амфаретиды	0,4	0,4	0,1	0,1	0,2	0,1
Нереиды	9,3	3,4	2,5	2,9	—	—
Олигохеты	0,6	0,8	0,3	0,1	0,1	—
Прочие	—	0,2	—	0,1	—	—
Хириномиды	0,4	0,3	0,8	0,4	—	1,5
Рыба	7,4	5,0	2,6	0,8	1,5	—
Летрит	—	0,8	—	0,9	—	—
Грунт	0,9	0,3	1,0	1,5	0,9	0,1
Прочее	0,1	0,3	0,4	—	0,7	0,4
Индекс наполнения, ‰	61,1	71,4	88,8	87,0	71,4	59,3
Количество рыб, экз.	416	583	135	223	108	64

Черви большого значения в питании бычков не имели, но из рассматриваемых видов чаще других их использовал песочник. Песочник и кругляк поедали в основном нереса, цуцик — амфаретид.

Наиболее широкий спектр питания отмечался у бычка-песочника — 40 компонентов, наименьший — у цуцика — 24–26 компонентов.

Характер питания бычка-песочника довольно заметно различался по районам Северного Каспия (табл. 93). У бычков, нагуливающихся в западной части Северного Каспия, состав пищи значительно разнообразнее, чем у особей, откармливаемых в восточной части. Основу питания бычков в западной части составляли гаммариды с преобладанием весной 1974 г. — *Niphargoides similis*, летом 1974 г. *P. platycheir* и *N. similis* в 1976 г. Кроме гаммарид в весенний период песочник много потреблял кумовых, особенно *P. pectinata*. Корофины имели второстепенное значение и среди них весной 1976 г. и летом 1974 г. *C. nobile*, а летом 1976 г. — *Corophium cur-*

Таблица 93

Состав пищи бычков в Северном Каспии, % по массе

Компонент пищи	Бычок-песочник					
	Западная часть			Восточная часть		
	Апрель		Август	Апрель		Август
	1976 г.	1974 г.	1976 г.	1976 г.	1974 г.	1976 г.
Моллюски	14,7	14,5	16,2	36,1	22,1	31,8
Дрейссена	0,5	3,1	3,2	—	—	0,2
Адакна	0,5	2,9	1,0	—	—	—
Монодакна	0,6	2,4	3,4	—	1,7	3,5
Дидакна	0,9	1,1	0,4	8,4	8,8	2,8
Абра	11,8	4,8	5,5	18,9	11,6	22,7
Церастодерма	0,2	0,1	1,6	7,8	—	1,9
Митилястер	0,2	0,1	0,1	—	—	—
Брюхоногие	—	—	0,1	—	—	—
Прочие	—	—	0,9	—	—	0,7
Ракообразные	62,1	65,4	53,0	45,6	59,8	62,2
Гаммариды	24,4	31,8	30,6	5,1	6,2	1,8
Корофииды	10,2	16,8	6,4	37,0	14,3	26,8
Кумацеи	21,0	4,2	5,3	3,5	1,1	3,5
Мизиды	6,3	8,9	1,0	—	0,5	—
Краб	—	3,4	7,4	—	37,7	29,9
Баланус	—	0,2	—	—	—	—
Прочие	0,2	0,1	2,3	—	0,0	0,2
Черви	17,4	12,3	13,2	9,1	8,4	2,1
Амфаретицы	1,0	0,8	2,4	0,4	—	0,1
Нереиды	9,4	10,4	8,1	7,9	8,4	1,9
Олигохеты	4,8	1,0	2,5	0,8	0,0	0,1
Прочие	2,2	0,1	0,2	—	—	—
Хиროномиды	0,4	0,7	1,3	—	0,0	0,1
Растения	0,2	0,7	—	—	0,4	0,1
Рыба	—	6,0	13,9	—	8,9	1,6
Детрит	5,2	—	0,9	9,2	—	2,1
Грунт	—	0,4	1,8	—	0,4	—
Индекс наполнения, ‰	95,6	58,0	57,5	101,9	65,2	78,9
Количество рыб, экз.	62	264	300	24	152	283

vispinum. В восточной части Северного Каспия основу рациона бычка-песочника составляли корофииды, главным образом *S.nobile*, а также моллюски, из которых в наибольшем количестве потреблялась *Abra ovata*. Весной в западном районе кругляк питался в основном моллюсками — *A.ovata*, *M.lineatus*, *Gastropoda*, около 1/3 пищи приходилось на гаммарид, из них преобладали *Gmelina costata*, *Dikerogammarus haemobaphes*, *N.similis*, *D.caspius*. Основу питания бычка-кругляка в летний период повсеместно составляли высшие ракообразные — краб, корофииды, гаммариды и кумацеи, особенно *S.nobile*, *N.similis*, *N.robustoides*, *Pandorites platycheir*, *Schizorhynchus bilamellatus* и *Stenocuma graciloides*.

Бычок-кругляк					Бычок-цуцик				
Западная часть			Восточная часть		Западная часть			Восточная часть	
Апрель	Август		Август		Апрель	Август		Август	
1976 г.	1974 г.	1976 г.	1974 г.	1976 г.	1976 г.	1974 г.	1976 г.	1974 г.	1976 г.
55,1	22,9	21,6	7,2	29,7	—	10,9	2,5	—	—
1,6	10,1	3,7	4,1	4,7	—	6,2	2,4	—	—
—	0,6	0,1	—	—	—	—	—	—	—
1,1	4,7	2,6	0,6	—	—	—	—	—	—
—	2,2	3,6	—	—	—	—	—	—	—
24,1	4,0	7,8	2,0	24,2	—	4,7	—	—	—
—	0,0	0,6	—	0,2	—	—	—	—	—
16,9	1,0	0,1	—	—	—	—	—	—	—
11,4	—	0,0	—	—	—	—	—	—	—
—	0,3	3,1	0,5	0,6	—	—	0,1	—	—
35,8	67,4	70,0	85,2	65,4	88,4	85,4	94,9	97,0	100,0
29,5	14,6	16,2	3,6	0,9	63,0	36,4	37,2	67,9	20,3
2,1	23,3	12,5	10,0	2,6	7,8	7,8	2,8	2,0	—
2,8	1,8	23,4	0,4	0,6	4,5	5,2	28,5	7,3	12,7
—	0,1	—	—	0,5	12,1	20,4	23,8	14,3	—
—	25,8	15,9	71,1	59,6	—	15,4	1,6	5,5	67,0
—	1,8	—	—	—	—	—	—	—	—
1,4	0,0	2,0	0,1	1,2	1,0	0,2	1,0	—	—
3,4	2,8	3,2	4,0	3,4	1,3	0,4	0,1	—	—
1,7	0,1	0,3	—	—	—	—	0,1	—	—
0,3	1,9	2,4	4,0	3,4	—	0,3	—	—	—
1,4	0,8	0,3	—	—	1,3	0,1	—	—	—
—	—	0,2	—	0,0	—	—	—	—	—
—	1,2	0,4	—	—	—	—	1,5	—	—
0,2	0,3	0,2	—	—	10,3	—	0,4	13,0	—
—	2,8	—	3,4	1,2	—	2,0	—	—	—
4,0	0,8	1,2	—	0,3	—	—	—	—	—
1,5	1,8	3,4	0,2	—	—	1,3	0,6	—	—
89,7	93,3	82,1	79,3	91,3	188,5	73,0	59,0	66,2	215,0
27	96	110	39	113	16	90	57	18	7

В восточной части Северного Каспия видовой состав организмов в пище бычка-кругляка был беднее. Из ракообразных преимущественное значение имел краб, второе место занимали корофииды — *S.nobile*, на третьем стояли моллюски, из которых наиболее охотно потреблялись абра и дрейссена.

Бычок-цуцик встречался весной лишь в западной части Северного Каспия, где питался гаммаридами с преобладанием *D.caspius*, *Gmelina costata*, *Gammarus wargachowskyi* (см. табл. 93). Летом наряду с гаммаридами (*G.costata*, *P.platycheir*) в значительном количестве потреблялись мизиды (особенно *P.baeri*) и кумацеи, из которых в массе поедалась *Pterocuma*

Таблица 94

Возрастные изменения состава пищи бычка-песочника (август), % по массе

Компонент пищи	Возраст						
	сеголетки		двухлетки		трехлетки		четырёхлетки
	1974 г.	1976 г.	1974 г.	1976 г.	1974 г.	1976 г.	
Моллюски	19,4	—	12,5	21,7	21,5	26,9	36,5
Дрейссена	3,4	—	0,6	0,5	—	1,4	—
Адакна	3,6	—	—	—	—	0,4	0,1
Монодакна	2,4	—	—	2,5	—	4,1	2,1
Лидакна	1,5	—	5,3	1,7	11,1	2,6	—
Абра	8,5	—	6,2	14,3	10,4	15,2	34,2
Церастодерма	—	—	0,2	1,7	—	2,2	—
Митиллястер	—	—	0,2	0,1	—	0,1	—
Брюхоногие	—	—	—	—	—	0,1	—
Прочие	—	—	—	0,9	—	0,8	0,1
Ракообразные	60,9	16,3	63,0	62,1	72,4	61,9	48,2
Гаммариды	22,2	4,8	20,2	11,4	13,2	9,5	9,3
Корофииды	18,4	—	16,9	28,0	11,5	21,7	8,9
Кумацы	2,8	4,0	3,9	7,5	0,1	2,5	5,8
Мизиды	3,7	—	5,6	0,5	7,0	0,4	0,1
Краб	13,6	—	16,4	13,8	40,5	27,6	19,7
Баянус	—	—	—	—	0,1	—	—
Прочие	0,2	7,5	0,0	0,9	—	0,2	4,4
Черви	12,2	54,3	10,3	8,4	5,9	5,0	1,8
Амфаретиды	0,3	28,2	0,7	1,2	—	0,7	—
Нереиды	10,7	24,7	9,3	5,9	5,9	3,4	1,7
Олигохеты	1,2	0,9	0,2	1,0	0,0	0,8	0,1
Прочие	—	0,5	0,1	0,3	—	0,1	—
Хирономиды	0,8	26,4	0,2	0,8	—	0,4	0,1
Растения	0,9	—	1,2	—	0,2	—	—
Рыбы	5,2	—	12,4	0,8	—	4,6	11,5
Детрит	0,1	0,2	—	4,8	—	0,9	1,3
Грунт	0,5	2,8	0,4	1,4	—	0,3	0,6
Индекс наполнения, ‰	56,0	61,0	61,0	64,0	78,3	72,1	93,0
Количество рыб, экз.	68	20	277	260	50	277	26

pectinata. В восточной части Северного Каспия в августе 1974 г. пища цуцка также состояла из гаммарид (с преобладанием *Pandorites platycheir*), мизид (особенно *P.ullskyi*), а летом 1976 г. цуцка питался главным образом крабами.

При общем сходстве состава пищи бычка-песочника в многоводном 1974 г. и маловодном 1976 г., в западной части Северного Каспия в 1976 г. уменьшилось потребление мизид и корофиид, но возросло потребление рыбной пищи и краба, а в восточной части увеличилось потребление моллюсков (особенно абры).

Спектр питания бычка-кругляка и цуцка в 1974 и 1976 гг. существенно

Таблица 95

Многолетние изменения состава пищи бычков в Северном Каспии, % по массе

Компонент пищи	Бычок-песочник				Бычок-кругляк			
	1934—1935 гг.	1950 г.	1974 г.	1976 г.	1934—1935 гг.	1950 г.	1974 г.	1976 г.
	Моллюски	15	39	18	22	54	37	18
Дрейссена	9	1	2	1	14	—	8	4
Адакна	1	26	1	—	—	—	+	+
Монодакна	1	—	2	3	3	—	3	1
Лидакна	1	—	5	2	4	—	2	2
Абра	—	—	8	13	—	—	3	17
Церастодерма	2	12	+	2	20	23	+	+
Митиллястер	—	—	+	+	5	14	+	+
Прочие	1	—	—	1	8	—	2	2
Ракообразные	70	34	63	66	34	10	73	67
Мизиды	6	7	5	+	2	7	—	+
Кумацы	19	6	3	4	6	—	1	11
Гаммариды	25	11	20	23	19	1	12	8
Корофииды	19	10	16	18	5	2	20	7
Крабы	—	—	19	21	—	—	39	40
Прочие	1	—	—	—	2	—	1	1
Черви	2	6	10	5	—	27	3	3
Нереис	—	4	9	3	—	27	2	3
Прочие	2	2	1	2	—	—	1	+
Хирономиды	3	—	+	+	8	—	1	+
Растения	+	—	+	+	3	—	+	—
Рыбы	8	14	7	5	+	14	3	1
Детрит	—	—	—	1	+	—	—	1
Грунт	2	—	1	+	+	—	1	2
Прочее	—	7	1	+	1	12	1	—

Примечание. 1934—1935 гг. по: А.А. Шорыгин (1952); 1950 г. по: Е.А. Цихон-Лукина (1959).

не различался, в восточной части Северного Каспия в пище бычка-кругляка в маловодном 1976 г. увеличилось потребление абры и уменьшилась роль более калорийной пищи — ракообразных, бычок цуцка также в 1976 г. питался менее калорийной пищей (крабом) при одновременном уменьшении в его рационе количества гаммарид и мизид. С возрастом расширяется спектр питания бычка-песочника, увеличивается в его рационе доля грубых, крупных объектов — крабов, моллюсков, тогда как молодь (сеголетки) питаются преимущественно мелкими червями и ракообразными (табл. 94).

Не отмечено существенных различий в общем характере питания самцов и самок бычка-песочника. Однако в пище самцов отмечается относительно более высокое потребление краба, тогда как у самок преобладали корофииды и гаммариды. Бычок-песочник в 30-х годах был охарактеризован А.А. Шорыгиным (1952) как ракоед. Однако в 70-е годы в его рационе значительную долю > 35% составляли организмы-акклиматизанты: нерейс, краб, абра (табл. 95).

Отмечены существенные изменения в составе пищи бычка-кругляка. Так, в первые годы после акклиматизации *Nereis* (в 1950 г.) бычок-кругляк перешел с потребления моллюсков и ракообразных на питание полихетами и моллюсками, а в 70-е годы стал, как и песочник, потребителем высших ракообразных. Увеличение доли ракообразных в рационе кругляка шло главным образом за счет потребления нового вселенца — краба, который вместе с нерейсом и аброй составлял ~ 50% веса всей пищи бычка. В целом питание бычков в современных условиях характеризуется потреблением наиболее калорийных пищевых объектов и слабым использованием крупных моллюсков с грубой раковиной, таких, как церастодерма, дидакна.

КИЛЬКИ

В настоящее время в Каспийском море обитают три вида этих рыб: анчоусовидная (*Clupeonella engrauliformis* (Borodin)), большеглазая (*Cl. grimmii* (Kessler)) и обыкновенная (*Cl. delicatula caspia* Svetovidov). Ведущее положение занимает самая многочисленная анчоусовидная килька.

В силу своей многочисленности эта килька играет большую роль в жизни Каспийского моря; она является главным потребителем зоопланктона. Имеющиеся в опубликованных работах сведения о питании кильки немногочисленны и основаны главным образом на ночных уловах.

Главную роль в рационе кильки играют веслоногие рачки, особенно *Eurytemora grimmii* (Бенинг, 1938; Приходько, Скобелина, 1967). В пище анчоусовидной кильки из Большого Кызылагачского залива отмечены пелагические личинки баянуса, которые ранее в пище кильки не встречались (Бадалов, 1972). Б.И. Приходько и Р.С. Скобелина (1967) отмечают, что анчоусовидная килька питается круглый год, но интенсивный откорм происходит в преднерестовый период (с апреля по июль), а также во время нереста (летом и осенью).

Несмотря на разные сроки и районы наблюдений в 70-е годы, в характере питания анчоусовидной кильки имеется много общих черт. В подавляющем большинстве районов основу питания ее составляли веслоногие рачки, среди которых наиболее интенсивно использовался рачек *Eurytemora* sp., что вполне согласуется с имеющимися в литературе данными. В некоторых прибрежных районах в августе 1973 г. (в Казахском заливе, в районе Нефтяных Камней, о-ва Курицкий Камень) ведущее положение занимали личинки баянуса. Из группы веслоногих рачков в некоторых районах, помимо эвритеморы, довольно существенную роль в питании кильки играли *Limnocalanus grimaldii*, *Halicyclops* sp., *Calanipeda aquae-dulcis*. Первый из них в довольно заметном количестве использовался килькой

Таблица 96

Состав пищи анчоусовидной кильки в Среднем и Южном Каспии, % по массе

Компонент пищи	Средний Каспий	Южный Каспий			
	Август 1973 г.	Август 1973 г.	Сентябрь 1975 г.	Июль 1977 г.	Январь 1979 г.
<i>Copepoda</i>	80,2	57,0	92,8	98,3	96,5
<i>Eurytemora</i> sp.	69,6	49,1	52,9	81,6	74,4
<i>Calanipeda aquae-dulcis</i>	—	—	4,9	9,5	6,4
<i>Limnocalanus grimaldii</i>	5,0	0,2	19,2	0,2	8,9
<i>Halicyclops</i> sp.	2,4	6,0	11,7	3,7	0,5
<i>Heterocope caspia</i>	0,2	—	0,0	—	—
<i>Copepoda ova, nauplii</i>	3,0	1,7	4,1	3,3	6,3
<i>Cladocera</i>	0,9	5,3	3,7	—	2,6
<i>Podon polyphemoides</i>	—	—	0,7	—	0,3
<i>Podonevadne trigona</i>	0,2	5,3	0,7	—	0,1
<i>P. camptonyx</i>	—	—	2,0	—	—
<i>P. angusta</i> , <i>P.</i> прочие	0,2	—	0,1	—	—
<i>Polyphemus exiguus</i>	0,0	—	0,1	—	0,0
<i>Evadne anonyx</i>	0,0	—	0,1	—	1,3
<i>Cercopagis</i> sp.	—	—	0,0	—	0,9
<i>Cornigerius maeoticus</i>	0,4	—	—	—	—
<i>Rotatoria</i>	0,0	—	0,2	—	—
<i>Cirripedia</i>	18,9	36,2	1,9	1,7	0,9
<i>Nauplii</i>	0,4	0,1	0,0	—	0,7
<i>Cypris</i>	18,5	36,1	1,9	1,7	0,2
Прочее	—	1,5	1,4	0,0	—
Количество рыб, экз.	123	70	209	90	170
Индекс наполнения, ‰	32,7	13,6	18,1	29,4	2,0

в сентябре 1975 г. в районе банки Андреева, а в августе 1973 г. в районе северо-восточнее мыса Дивичи. *Halicyclops* sp. наиболее интенсивно использовался в августе 1973 г. в районе банки Андреева и в сентябре 1975 г. — в районе банки Корнилова-Павлова, *Cl. aquae-dulcis* в июле 1977 г. — в районе банки Андреева. Остальные компоненты пищи, составляя часто десятки и даже сотни доли процента, большого значения не имели. Из ветвистоусых рачков в районе банки Андреева (август 1973 г.) лишь *Podonevadne trigona* поедалась в большом количестве.

В целом состав пищи кильки был весьма разнообразен: встречены ветвистоусые и веслоногие рачки, коловратки, личинки баянуса и моллюсков, высшие ракообразные. Наибольшим разнообразием отличалась пища килек, нагуливающих в районе банки Андреева в сентябре 1975 г. (20 компонентов). Минимальное число видов было встречено в пище килек, откармливаемых в августе 1973 г. в районе Нефтяных Камней и в северной части Среднего Каспия (5 компонентов). В районе Нефтяных Камней был обнаружен наибольший процент рыб с пустыми желудками.

Накормленность кильки в разных районах Среднего Каспия варьирует

Таблица 97

Состав пищи анчоусовидной кильки разных размеров в Среднем и Южном Каспии, % по массе

Компонент пищи	Размер, мм						
	50-70		71-90		91-110		110
	лето	лето	зима	лето	зима	лето	зима
Веслоногие	54,6	72,3	94,0	87,2	97,0	99,5	98,9
Эвритемора	10,6	45,1	59,7	67,9	78,0	60,4	75,9
Каланипеда	0,8	4,0	5,7	3,7	6,7	2,6	6,2
Лимнокаланус	-	3,0	22,1	10,4	5,5	30,5	8,0
Галициклопс	41,4	16,5	0,7	1,8	0,5	0,7	0,3
Веслоногие прочие	1,8	3,6	5,8	3,4	6,3	5,3	8,5
Ветвистоусые	16,7	6,7	4,5	0,3	2,3	-	0,2
Мизиды	-	2,2	-	-	-	-	-
Личинки баянуса	25,8	18,4	1,5	12,0	0,7	0,5	0,9
Личинки моллюсков	0,6	0,2	-	0,5	-	-	-
Каловратки	2,3	0,2	-	-	-	-	-
Индекс наполнения, ‰	19,5	19,2	4,9	23,8	2,0	29,3	0,6
Количество рыб, экз.	84	135	23	251	134	16	13
из них с пустыми желудками, %	13,1	11,2	60,9	5,6	72,4	-	76,9

от 5,3 до 62,3‰; в Южном Каспии она была несколько ниже (табл. 96). Зимой накормленность килек понизилась до 2,0‰. Однако наличие пищи в желудках у небольшого количества особей подтверждает выводы Б.И. Приходько и Р.С. Скобелиной (1967) о том, что килька и зимой питается, но менее интенсивно, чем летом и осенью.

Килька почти всех размеров во все годы и сезоны исследований в наибольшем количестве потребляла веслоногих рачков (табл. 97). В августе 1974 г. в содержимом желудков было обнаружено большое количество личинок баянуса, причем у мелких особей (50-70 мм) этот вид корма оказался в это время преобладающим. Питание мелких особей осуществляется за счет форм прибрежного и поверхностного планктона - циклопов, ветвистоусых, личинок баянусов. Из ветвистоусых в наибольшем количестве в пище килек были представлены *Podonevadne trigona* и *P.camptopus*, которые обычны в прибрежных и поверхностных водах. Потреблялись и циклопы (*Halicyclops* sp.), но в последние годы их количество в пище килек уменьшилось. Особенно большое значение в пище всех каспийских килек имеют веслоногие ракообразные и среди них эвритемора (табл. 98), которая в массе развивается весной и летом в планктоне Среднего и Южного Каспия. Как отметили Б.И. Приходько и Р.С. Скобелина (1967), наименьшим разнообразием характеризуется спектр питания большеглазой кильки, которая обитает вдали от берегов и в относительно глубоких слоях воды. В летне-осенний период 1950-1954 гг. в составе ее пищи преобладали эвритемора и мизиды, а формы прибрежного или поверхностного планктона, личинки донных животных, ветвистоусые - почти

Таблица 98

Состав пищи разных видов кильки в Среднем Каспии в летне-осенний период, % по массе

Компонент пищи	Килька			
	анчоусовидная		большеглазая	обыкновенная
	1950-1954* гг.	1973 г.	1950-1954* гг.	1950-1954* гг.
Copepoda	94,7	77,0	53,0	70,9
<i>Limnocalanus grimaldii</i>	0,7	1,8	0,8	0,6
<i>Calanipeda aquae-dulcis</i>	+	-	-	+
<i>Eurytemora</i> sp.	81,8	67,7	44,9	60,8
<i>Heterocope caspia</i>	-	0,1	-	-
<i>Halicyclops</i> sp.	12,2	4,2	7,3	9,5
<i>Copepoda ova, nauplii</i>	-	3,2	-	-
Cladocera	3,6	0,9	0,8	4,2
<i>Polyphemus exiguus</i>	-	+	-	-
<i>Cercopagis</i> sp.	0,2	-	0,8	-
<i>Evadne anonyx</i>	-	+	-	+
<i>Podonevadne trigona</i>	0,6	0,3	-	0,6
<i>Podonevadne camptonyx</i>	2,7	-	-	3,6
<i>Podonevadne angusta</i>	-	0,2	-	-
<i>Cornigerius maoticus</i>	0,1	0,4	-	0,0
Cirripedia	-	22,1	-	-
<i>Cirripedia nauplii</i>	-	0,4	-	-
<i>Cirripedia cypris</i>	-	21,7	-	-
Malacostraca	0,7	-	46,2	21,0
Mysidae	0,7	-	46,2	17,8
Прочие	-	-	-	3,2
Lamellibranchiata larvae	1,0	+	-	3,9
Индекс наполнения, ‰	43,2	32,9	84,0	82,0

*По данным Б.И. Приходько, Р.С. Скобелиной (1967).

Примечание. (-) - организм отсутствует, (+) - организм присутствует в количестве менее 0,1%.

не встречались (табл. 98). Позднее было отмечено (Приходько, 1974), что обычным объектом питания большеглазой кильки является также арктический рачек лимнокаланус, который населяет те же наиболее глубокие области моря, что и большеглазая килька.

Анчоусовидная килька имеет самый широкий ареал по сравнению с двумя другими видами и наибольшие концентрации образует в области кругового течения, меньшие - в глубинной области и самые низкие - в прибрежной. В летне-осенний период она держится преимущественно в верхних слоях воды над температурным скачком, где питается разнообразным по составу зоопланктоном (Приходько, Скобелина, 1967). Основную часть рациона анчоусовидной кильки в 50-е годы составляла эвритемора, использовались также обитатели поверхностных вод - циклопы и ветвисто-

усые. В 70-е годы анчоусовидная килька освоила новые объекты питания — циприсовидных личинок и науплиусов баянуса, которые в августе 1973 г. составили более 1/5 массы ее пищи.

В пище обыкновенной кильки — обитателя прибрежной области с глубинами менее 50–100 м наряду с планктонными веслоногими и ветвистыми ракообразными значительна роль организмов нектобентоса (мизиды, кумацей, корофииды, гаммариды) и личинок моллюсков.

В мелководном районе Северного Каспия в 1935–1939 гг. пища обыкновенной кильки почти на 50% состояла из корофиид, гаммарид, мизид, в более глубоких частях моря она питалась планктонными ракообразными с преобладанием *Calanipeda aquae-dulcis*, *Heterocope caspia*, *Halicyclops*, а также некоторых *Cladocera* (Чаянова, 1951).

Из сравнения данных 50 и 70 гг. о составе пищи анчоусовидной кильки следует, что спектр ее питания не изменился. Главной пищей по-прежнему являются веслоногие ракообразные, в частности эвритемора. Обыкновенная килька питается формами поверхностного и прибрежного планктона и нектобентоса, а большеглазая килька, по-видимому, в основном использует планктонных мигрантов (взрослые стадии эвритеморы, лимнокалануса, мизиды) глубинных областей моря.

ОСЕТРОВЫЕ

Белуга, осетр и севрюга кормятся в Северном Каспии главным образом в теплое время года, с апреля по октябрь. По мере охлаждения вод Северного Каспия осетровые откочевывают на юг в более теплые воды Каспийского моря (Пискунов, 1965; Легеца, 1973; Пироговский, 1981).

Осетр. Наибольшее количество как молоди осетра, так и взрослых рыб отмечается в Северном Каспии в летний период. По мере увеличения возраста (размера) осетр переходит от потребления высших ракообразных на питание моллюсками (табл. 99). Молодь длиной до 40 см (т.е. сеголетки, годовики, двухгодовики) в западной половине Северного Каспия питалась в период 1974–1980 гг. преимущественно амфиподами, кумацеями и мизидами, тогда как в восточных районах в рационе этой молоди около 1/3 массы ракообразных составлял краб (табл. 99). В целом же доля вселенцев (краба и нерейс) в пище молоди колебалась от 24% (на западе) до 43% (на востоке). В пище подросшей молоди осетра (длиной 41–80 см) уменьшается количество мелких ракообразных (гаммарид, корофиид, мизид, кумацей) и нерейс при одновременном увеличении доли краба и мелких рыб (бычки, обыкновенная килька, молодь рыб). В небольшом количестве эта молодь начинает потреблять моллюсков, в основном акклиматизанта абру. Взрослый осетр (длиной более 80 см) почти перестает питаться мелкими ракообразными; уменьшается в его рационе доля крабов, основную массу пищи составляют моллюски. Среди моллюсков преобладает представитель средиземноморской фауны — вселенец *Abra ovata*. В рационе взрослого осетра небольшую долю составляли каспийские солоноватоводные виды — *Hypanis (Monodacna) angusticostata*, *H. (Adacna) vitrea*. Организмы, акклиматизировавшиеся в Каспийском море, в результате плановой интродукции (нерейс, абра) или стихийного проникновения (краб) составляли по массе в рационе крупного осетра почти 70% (табл. 99).

Таблица 99
Состав пищи осетра разного размера в Северном Каспии в 1974–1980 гг., % по массе

Компонент пищи	Западная часть				Восточная часть			
	Размер рыбы, см							
	до 40	41–80	81–120	> 120	до 40	41–80	81–120	> 120
Моллюски	—	6,5	48,3	78,9	—	8,2	57,0	74,5
Монодакна	—	—	6,5	7,0	—	—	3,1	6,2
Адакна	—	—	6,3	6,0	—	—	4,8	—
Абра	—	6,3	31,2	57,2	—	8,2	39,2	50,7
Прочие	—	0,2	4,3	8,7	—	—	9,9	17,6
Ракообразные	77,9	51,8	17,3	1,1	73,7	59,8	25,5	16,1
Гаммариды	34,4	24,7	3,9	0,2	20,7	11,5	3,1	—
Корофииды	11,8	1,2	0,3	0,1	9,7	4,1	1,3	0,2
Кумацей	15,9	2,9	0,8	0,1	19,3	0,1	0,3	—
Мизиды	12,4	0,1	0,1	0,2	—	0,2	0,1	—
Краб	3,4	22,9	12,2	0,5	24,0	43,9	20,7	15,9
Черви	20,3	11,9	12,8	12,2	19,0	8,4	6,3	1,1
Нерейс	20,3	11,8	12,0	12,2	19,0	8,4	6,2	1,1
Амфаретиды	—	0,1	0,8	—	—	—	0,1	—
Хиროномиды	0,1	0,2	3,5	0,1	—	0,4	1,9	—
Рыба	1,3	21,1	9,0	0,8	7,3	23,1	4,8	0,4
Бычки	0,3	5,4	5,6	—	3,5	13,1	2,8	0,4
Кильки	—	1,3	0,4	—	3,8	3,6	0,1	—
Прочие	1,0	14,4	3,0	0,8	—	6,4	1,9	—
Грунт	—	7,6	7,0	6,1	—	—	4,2	7,9
Прочие	0,4	0,9	2,1	0,8	—	0,1	0,3	—
Акклиматизанты	23,7	41,0	55,4	69,9	43,0	52,3	66,1	67,7
Индекс наполнения, %	81,5	36,8	30,3	24,9	83,9	39,2	29,4	23,2
Количество рыб, экз.	38	110	391	143	8	42	169	31

Основной спектр питания молоди и взрослого осетра устойчиво сохраняется в течение всего периода откорма в Северном Каспии. От весны к осени в пище молоди осетра увеличивается доля нерейс от 9 до 24%, краба от 9–12 до 40–45, рыбы от 2–4 до 25% и уменьшается значение высших ракообразных (гаммариды, корофииды, мизиды, кумацей) от 60 до 20%. В результате, видимо, выедания этих излюбленных кормовых организмов многих бентофагов, к осени в пище подрастающей молоди осетра преобладают организмы-акклиматизанты (нерейс, краб). К осени в питании взрослого осетра возрастает значение краба, абры и бычков, тогда как потребление высших ракообразных и нерейс от весны к осени уменьшается.

В маловодные годы в пище молоди осетра увеличивалась доля нерейс и уменьшалась — высших ракообразных, что соответствует аналогичным изменениям биомассы этих организмов в бентосе Северного Каспия. Накормленность молоди, особенно младших возрастных групп (размером до 40 см), в многоводные годы была вдвое выше (табл. 100).

Таблица 100
Состав пищи осетра разного размера (см) в Северном Каспии
в маловодные и многоводные годы, % по массе

Компонент пищи	Западная часть					
	Маловодные				Многоводные	
	Размер рыб, см					
	до 40	41-80	81-120	> 120	до 40	41-80
Моллюски	-	9,7	48,9	73,1	-	7,5
Абра	-	9,1	41,4	65,2	-	7,5
Монодакна	-	-	1,8	2,0	-	-
Адакна	-	-	3,6	1,9	-	-
Прочие	-	0,6	2,1	4,0	-	-
Ракообразные	74,0	32,7	10,6	1,0	77,4	63,2
Гаммариды	27,5	22,0	1,8	-	35,4	28,1
Корофииды	25,4	-	0,3	0,2	-	1,5
Кумацеи	7,1	0,3	0,1	-	21,4	5,2
Мизиды	9,9	0,1	0,2	0,2	15,6	0,0
Краб	4,1	10,3	8,2	0,6	5,0	28,4
Черви	25,6	16,2	16,4	17,4	17,5	7,5
Нереис	25,6	15,9	14,6	17,4	17,5	7,5
Амфаретиды	-	0,3	1,8	-	-	-
Хирономиды	0,1	-	4,7	-	0,1	-
Рыба	0,3	35,1	7,3	-	5,0	9,5
Бычки	0,3	7,3	4,2	-	1,0	3,2
Кильки	-	0,3	0,3	-	-	2,9
Прочие	-	27,5	2,8	-	4,0	3,4
Грунт	-	5,4	9,2	7,8	-	12,3
Прочее	-	0,9	2,9	0,7	-	-
Акклиматизанты	29,9	35,3	64,2	83,2	22,5	43,4
Индекс наполнения, ‰	85,1	32,8	28,8	28,8	157,0	44,7
Количество рыб, экз.	38	60	164	45	9	26

Примечание. В 1974-1980 гг. к маловодным годам отнесены 1975-1977 гг., к многоводным - 1974 и 1979 гг.

Более интенсивное потребление организмов-акклиматизантов (нереис, абра) в маловодные годы отмечается и в питании взрослого осетра. У наиболее крупной размерной группы осетра (более 120 см) отмечается, особенно в восточной части Северного Каспия, понижение индекса накормленности в многоводные годы. Это, вероятно, обусловлено понижением биомассы излюбленного объекта питания - моллюсков абры в такие годы при невысокой, по сравнению с западной половиной моря, биомассе реликтовых моллюсков монодакны и адакны, доля которых в пище взрослого осетра в многоводные годы увеличивается.

По схеме А.А.Шорыгина (1952), составленной по материалам 1934-1935 гг., молодой осетр был ракоедом, в среднем возрасте он питался смешанной пищей с большим потреблением рыбы (бычки, килька), а в стар-

Компонент пищи	Западная часть			Восточная часть				
	Многоводные		Маловодные	Маловодные			Многоводные	
	Размер рыб, см							
	81-120	> 120	41-80	81-120	> 120	41-80	81-120	> 120
Моллюски	59,8	77,6	32,3	53,2	94,8	-	58,9	46,5
Абра	36,5	59,5	32,3	36,7	44,5	-	34,3	23,8
Монодакна	8,8	8,2	-	6,1	1,5	-	2,9	16,1
Адакна	8,5	5,9	-	0,7	-	-	8,8	-
Прочие	6,0	4,0	-	9,7	48,8	-	12,9	6,6
Ракообразные	12,2	0,8	54,4	23,0	1,2	67,0	26,5	38,2
Гаммариды	1,4	0,2	10,6	0,7	-	16,7	5,6	-
Корофииды	0,4	-	-	0,6	0,6	9,7	2,1	0,1
Кумацеи	1,6	-	0,4	1,1	-	-	-	-
Мизиды	0,1	0,1	0,7	-	-	-	0,2	-
Краб	8,7	0,5	42,7	20,6	0,6	40,6	18,6	38,1
Черви	9,5	12,5	5,1	15,2	2,3	15,3	3,8	1,2
Нереис	9,3	12,5	5,1	14,8	2,3	15,3	3,8	1,2
Амфаретиды	0,2	-	-	0,4	-	-	-	-
Хирономиды	4,3	-	1,1	0,5	-	0,3	3,8	-
Рыба	7,7	1,9	7,0	3,8	1,4	17,3	3,6	-
Бычки	5,5	-	5,1	2,4	1,4	10,1	2,8	-
Кильки	0,1	-	-	-	-	4,8	-	-
Прочие	2,1	1,9	1,9	1,4	-	2,4	0,8	-
Грунт	5,8	6,6	-	3,9	0,2	-	3,3	14,1
Прочее	0,7	0,6	0,1	0,4	0,1	0,1	0,1	-
Акклиматизанты	54,5	72,5	80,1	72,1	47,4	55,9	56,4	63,1
Индекс наполнения, ‰	35,0	22,6	16,1	30,0	37,1	35,9	27,2	6,0
Количество рыб, экз.	189	54	10	47	9	15	87	8

шем - становился моллюскоедом. В Северном Каспии у осетров длиной 50-80 см рыба составляла около 2/3 пищи с преобладанием бычков. Моллюски (монодакна и адакна) в Северном Каспии в пище крупного осетра имели меньшее значение, чем в других частях моря.

Эта схема возрастных изменений питания осетров сохранилась до настоящего времени, хотя и произошли изменения в видовом составе и соотношении отдельных групп пищевых организмов (табл. 101). В пище молоди осетра появился новый пищевой объект - нереис, расширение ареала и наращивание биомассы которого отмечалось в 1948 и 1949 гг. (Бирштейн, Спасский, 1952). Именно в это время, когда биотические отношения вселенца нереис с коренными обитателями Северного Каспия еще не вполне сформировались, отмечалось наибольшее отклонение состава рациона

Таблица 101

Многолетние изменения состава пищи осетра в Северном Каспии, % по массе

Компоненты пищи	Размер рыбы, см					
	менее 40					
	западная часть			восточная часть		
	1935 г.	1949 г.	1974—1980 гг.	1935 г.	1949 г.	1974—1980 гг.
Моллюски	0	—	—	—	—	—
Абра	—	—	—	—	—	—
Ракообразные	89	19	78	91	61	74
Амфилоды	86	16	46	88	54	30
Краб, раки	—	—	3	—	—	24
Черви	—	80	20	—	—	19
Нереис	—	80	20	—	—	19
Хирономиды	8	—	0	6	—	—
Рыба	1	0	1	3	27	7
Бычки	0	—	0	0	—	3
Грунт	—	—	—	—	12	—
Прочее	2	1	1	—	—	—
Акклиматизанты	—	80	23	—	—	43

Примечание. Данные 1935—1937 гг. по: А.А.Шорыгин (1952), 1948—1949 гг. по: Н.Ю.Соколова (1952); 1962 г. по: М.И.Тарвердиева (1982).

Таблица 101 (окончание)

Компоненты пищи	Размер рыбы, см					
	81—120					
	западная часть					восточная часть
	1935 г.	1948—1949 гг.	1962 г.	1974—1980 гг.	1935 г.	
Моллюски	4	—	43	64	48	7
Абра	—	—	—	60	31	—
Ракообразные	25	—	—	1	17	38
Амфилоды	18	—	—	0	4	25
Краб, раки	—	—	—	—	12	11
Черви	—	—	41	19	13	—
Нереис	—	—	41	19	12	—
Хирономиды	35	—	—	6	3	2
Рыба	28	—	—	8	9	28
Бычки	25	—	—	1	6	24
Грунт	8	—	—	7	7	20
Прочее	—	—	—	9	1	5
Акклиматизанты	—	—	—	41	79	55

	Размер рыбы, см							
	41—80							
	западная часть				восточная часть			
	1937 г.	1948—1949 гг.	1962 г.	1974—1980 гг.	1935 г.	1948—1949 гг.	1962 г.	1974—1980 гг.
	1	13	25	7	1	23	17	8
	—	—	21	6	—	—	—	8
	35	4	14	52	23	34	39	60
	32	3	7	26	20	16	26	16
	3	—	2	23	1	8	10	44
	9	70	33	12	—	1	3	8
	—	70	33	12	—	—	3	8
	0	1	4	0	1	1	—	0
	38	3	6	21	74	19	38	23
	33	—	—	5	60	—	28	13
	17	8	4	8	1	22	—	—
	—	1	14	—	—	—	3	1
	—	70	54	41	—	—	13	60

	Размер рыбы, см						
	81—120			более 120			
	восточная часть			западная часть		восточная часть	
	1948—1949 гг.	1962 г.	1974—1980 гг.	1962 г.	1974—1980 гг.	1962 г.	1974—1980 гг.
	95	36	57	83	79	55	74
	—	13	39	83	57	—	51
	—	27	25	—	1	10	16
	—	13	4	—	0	0	0
	—	14	21	—	0	9	16
	—	2	6	14	12	21	1
	—	2	6	14	12	21	1
	5	—	2	—	0	—	—
	—	21	5	2	1	2	0
	—	17	3	—	—	2	0
	—	—	4	—	6	—	8
	—	14	1	1	1	12	1
	—	29	66	97	69	30	68

Таблица 102
Состав пищи осетра в Среднем (С) и Южном (Ю) Каспии
в 1976–1978 гг., % по массе

Компонент пищи	Размер рыб, см					
	менее 40				41–80	
	западная часть		восточная часть		западная часть	
	С	Ю	С	Ю	С	Ю
Моллюски	0,3	—	—	—	3,1	19,3
Абра	0,3	—	—	—	2,1	19,3
Церастодерма	—	—	—	—	—	—
Митилястер	—	—	—	—	—	—
Прочие	—	—	—	—	1,0	—
Ракообразные	62,1	27,0	99,4	—	48,5	3,4
Гаммариды	18,8	24,5	72,6	—	22,5	0,3
Корофииды	2,1	0,3	21,2	—	0,2	—
Кумацей	18,8	—	0,1	—	8,0	—
Мизиды	14,3	2,2	5,5	—	8,8	0,5
Изоподы	—	—	—	—	—	—
Краб	8,1	—	—	—	7,3	2,6
Прочие	—	—	—	—	1,7	—
Черви	32,8	72,9	0,6	70,0	10,2	0,5
Нереис	32,8	72,9	0,6	70,0	10,2	0,5
Рыба	3,3	—	—	—	35,9	76,8
Бычки	0,6	—	—	—	13,5	20,8
Килька	0,5	—	—	—	12,3	30,0
Сельди	—	—	—	—	—	—
Атерина	—	—	—	—	2,7	25,7
Прочие	2,2	—	—	—	7,4	0,3
Прочее	1,5	0,1	—	30	2,3	—
Акклиматизанты	11,2	72,9	0,6	70,0	19,6	22,4
Индекс наполнения, ‰	104,4	46,8	55,7	37,9	60,8	139,5
Количество рыб, экз.	166	4	14	4	180	13

молоди осетра от типичного и замещение ракообразных червями (Соколова, 1952). В последующие годы (60–70-е) молодь осетра, как и в 30-е годы, потребляла преимущественно ракообразных, а нереиды являлись второстепенной пищей, составляя около 1/5 рациона.

В рационе подросшей молоди (длиной 41–80 см), помимо нереид, появились другие вселенцы – краб и абра при уменьшении доли рыбной пищи. Такую замену калорийного и близкого по биохимическому составу корма (рыбы) на менее калорийный и хуже усваиваемый (краб) нельзя признать благоприятной для интенсивного нагула этой молоди в Северном Каспии. В то же время переход крупного осетра со смешанного питания в 30-е годы на типичное для этих возрастных групп питание моллюсками (преимущественно вселенцем аброй) и почти полный отказ от потребления

Компонент пищи	Размер рыб, см									
	41–80		81–120				более 120			
	восточная часть		западная часть		восточная часть		западная часть		восточная часть	
	С	Ю	С	Ю	С	Ю	С	Ю	С	Ю
Моллюски	1,0	6,8	39,6	9,1	9,6	59,8	44,2	65,4	46,6	64,1
Абра	—	5,7	34,7	9,1	9,5	59,8	21,6	65,4	46,1	44,3
Церастодерма	—	—	3,0	—	—	—	19,7	—	—	19,4
Митилястер	—	—	0,0	—	0,0	—	—	—	0,5	0,2
Прочие	1,0	1,1	2,2	—	0,1	—	2,9	—	—	0,2
Ракообразные	69,0	17,4	25,5	53,0	35,0	11,4	26,0	6,4	—	29,7
Гаммариды	19,2	1,5	10,6	29,0	29,1	—	1,5	2,0	—	—
Корофииды	36,7	2,0	0,0	—	5,7	—	0,0	0,1	—	8,5
Кумацей	0,4	0,1	—	—	—	—	—	—	—	—
Мизиды	0,4	—	0,8	4,3	0,1	—	—	0,4	—	—
Изоподы	—	—	12,5	6,6	0,1	—	5,9	3,9	—	—
Краб	0,0	13,8	0,8	13,1	—	9,2	14,4	—	—	16,8
Прочие	2,3	—	0,8	—	—	2,2	4,2	—	—	4,4
Черви	0,6	13,1	3,4	—	1,5	3,9	0,6	0,9	—	0,8
Нереис	0,6	13,1	3,4	—	1,5	3,9	0,6	0,9	—	0,8
Рыба	27,6	58,2	28,2	37,9	43,5	23,4	12,4	27,3	0,1	1,7
Бычки	9,9	43,5	5,4	24,3	27,9	22,2	2,1	1,6	—	1,6
Килька	6,8	3,2	18,3	11,2	—	0,6	0,3	8,6	—	—
Сельди	—	—	0,5	—	—	—	8,5	—	—	—
Атерина	7,5	0,8	0,4	—	15,0	—	0,2	—	—	—
Прочие	3,4	10,7	3,6	2,4	0,6	0,6	1,3	17,1	0,1	0,1
Прочее	1,8	4,5	3,0	—	10,4	1,5	16,8	—	53,3	3,7
Акклиматизанты	0,6	32,6	38,9	22,2	11,0	72,9	36,6	66,3	46,6	62,1
Индекс наполнения, ‰	57,1	50,6	41,7	38,1	37,3	61,5	41,0	55,9	42,2	57,1
Количество рыб, экз.	30	37	137	11	11	20	57	5	1	11

гаммарид, корофиид, кумацей (т.е. пищи молоди) в современных условиях благоприятны для успешного нагула всей популяции осетра в Северном Каспии (Полянинова, 1972).

В средней и южной частях Каспийского моря общий тип питания русского осетра (*Acipenser güldenstädti* Brandt) такой же, как и в Северном Каспии (Зарбалиева, 1971; Солдатова, Рыкова, 1979). Молодь осетра питалась ракообразными (гаммариды, корофииды, кумацей, мизиды) и нереидами. У западного побережья Среднего Каспия в пище молоди осетра амфиподы были представлены в основном родом *Amathillina* (*Amathillina spinosa* меньше *A. cristata*). Из корофиид в наибольшем количестве потреблялся *Corophium chelicorne*, *C. spinulosum*, *C. nobile*, из мизид – *Mysis caspia*, *Paramysis baeri*, *Paramysis eurylepis*. Из кумовых в пище наибольшее зна-

Таблица 103

Многолетние изменения состава пищи осетра Каспийского моря, % по весу

Компонент пищи	Размер рыб, см					
	менее 40		41–80			
	Весь Каспий		Весь Каспий		Южный Каспий – восточная часть	
	1934– 1935 гг.	1976– 1978 гг.	1934– 1935 гг.	1976– 1978 гг.	1962– 1963 гг.	1976– 1978 гг.
Моллюски	–	0	1	8	4	7
Абра	–	0	–	7	4	6
Ракообразные	91	47	54	35	5	17
Амфиподы	–	45	–	28	2	3
Краб	–	2	–	6	0	14
Черви	0	44	–	6	7	13
Нереис	–	44	–	6	7	13
Рыба	3	1	39	50	83	58
Бычки	–	0	–	19	52	34
Килька	–	0	–	13	4	3
Прочее	6	8	4	1	1	5
Аклиматизанты	–	46	–	19	11	33

Примечание. 1934–1935 гг. – по: А.А.Шорыгин (1952); 1962–1963 гг. – по: М.И.Тарвердиева (1982).

чение имели *Stenocuma diastylodes* St. *gracilis*, *Schizorhynchus bilamellatus*. Нереис особенно много было в желудках молоди осетра из Южного Каспия, где биомасса донных ракообразных значительно ниже, чем в северной и средней частях моря. Преобладание гаммарид и корофинд в пище молоди осетра особенно заметно в восточной части Среднего Каспия, где отмечены плотные поселения *Corophium chelicorne*, *C. robustum*, *Chaetogammarus rauxillus*, *Ch. ischnus*, *Ch. placidus* и других видов амфипод. По мере роста молоди в рационе увеличивается доля крабов и мелких рыб (бычки, килька, зтерина), начинает встречаться абра из моллюсков (табл. 102). В рационе крупного осетра доля нереид, амфипод, кумацей и мизид уменьшается, ракообразные представлены главным образом крупными формами – морским тараканом и крабом. Увеличивается потребление моллюсков, а из рыб преобладали бычки и иногда килька. Осетры длиной более 120 см в основном питались моллюсками средиземноморского комплекса, среди которых преобладали абра, а в некоторых районах – церастодерма. Организмы-акклиматизанты (абра, нереис, краб, митилястер) составляют до 73% пищевого комка некоторых возрастных групп осетра. Их количество, как правило, больше в Южном Каспии (табл. 102).

Для выявления многолетних изменений в питании осетра материалов недостаточно (табл. 103). Доля гаммарид, составлявших в 30-х годах около 90% пищи молоди осетра (Шорыгин, 1952), уменьшилась после акклиматизации нереид, которые стали существенным объектом питания осетрят.

Компонент пищи	Размер рыб, см							
	81–120				более 120			
	Весь Каспий		Южный Каспий – восточная часть		Весь Каспий		Южный Каспий – восточная часть	
	1934– 1935 гг.	1976– 1978 гг.	1962– 1963 гг.	1976– 1978 гг.	1934– 1935 гг.	1976– 1978 гг.	1962– 1963 гг.	1976– 1978 гг.
	23	30	10	60	68	55	77	64
	–	28	9	60	–	44	29	44
	37	31	14	11	15	16	17	30
	–	20	0	–	–	3	–	9
	–	6	–	9	–	8	–	17
	2	2	3	4	–	1	0	1
	–	2	3	4	–	1	0	1
	35	33	73	23	13	10	6	2
	–	17	46	22	–	1	6	–
	–	8	2	1	–	2	–	–
	3	4	–	2	4	18	–	3
	–	36	13	73	–	53	29	62

У крупного осетра появились новые пищевые организмы – вселенцы краб, нереис, абра. Общий тип питания крупных осетров с преобладанием моллюсков сохранился с 30-х годов до настоящего времени, изменился только видовой состав моллюсков. В 30-е годы в Северном Каспии в пище осетра преобладали кариды, а в Южном – митилястер (Брискина, 1947). В настоящее время преобладающим видом моллюсков во всех частях моря является абра. В период смешанного питания молодых осетров рыбой и донными беспозвоночными большое значение в питании осетра в течение 1974–1980 гг. имели бычки и килька обыкновенная.

В Южном Каспии в районе о-ва Огурчинского основной пищей осетра летом 1962 г., как и в 30-е годы, были бычки и пуголовки, но в отличие от 30-х в большом количестве обнаружены еще и средиземноморские вселенцы.

В Среднем и Южном Каспии в уловах встречался персидский осетр (*Acipenser güldenstädti persicus* Borodin). Молодь этого подвида, как и русского осетра, питалась ракообразными (гаммаридами, мизидами) и нереис; а в Среднем Каспии еще и бычками (табл. 104). Подрастающие молодые особи переходили на смешанное питание – бычками, кильками и донными беспозвоночными, а взрослые питались моллюсками, т.е. у персидского осетра сохранялся типичный для вида спектр питания. Из моллюсков, помимо абры, в значительном количестве попадалась церастодерма, а из ракообразных – краб и балянус. Балянус, видимо, попадает в желудок

Таблица 104

Состав пищи осетра персидского в Среднем (С) и Южном (Ю) Каспии в 1976–1978 гг., % по массе

Компонент пищи	Размер рыб, см					
	менее 40				41–80	
	западная часть		восточная часть		западная часть	
	С	Ю	С	Ю	С	Ю
Моллюски	–	–	–	–	16,5	–
Абра	–	–	–	–	11,9	–
Гиланис	–	–	–	–	2,1	–
Церастодерма	–	–	–	–	0,3	–
Прочие	–	–	–	–	2,2	–
Ракообразные	20,2	100,0	53,8	26,9	28,9	16,3
Гаммариды	2,7	–	48,1	–	5,9	–
Корофиниды	–	–	2,0	–	0,0	–
Кумацел	0,1	–	–	0,7	12,3	–
Мизиды	17,4	–	3,7	21,8	4,1	–
Краб	–	100,0	–	4,4	1,6	12,0
Бальянусы	–	–	–	–	4,9	–
Прочие	–	–	–	–	0,1	4,3
Черви	60,4	–	–	73,1	10,8	–
Нереис	60,4	–	–	73,1	10,8	–
Рыба	19,4	–	43,6	–	32,9	83,7
Бычки	19,4	–	42,5	–	18,0	53,6
Килька	–	–	–	–	8,5	30,1
Атерина	–	–	–	–	4,2	–
Прочие	–	–	1,1	–	2,2	–
Прочее	–	–	2,6	–	10,9	–
Акклиматизанты	60,4	100,0	–	77,5	24,3	12,0
Индекс наполнения, ‰	33,4	33,8	99,8	18,7	33,9	93,8
Количество рыб, экз.	6	1	2	14	36	5

* Данные за 1970–1975 гг.

осетра вместе с кардидами, на створках даже живых особей которых он обычно поселяется. В отличие от 30-х годов, когда в юго-восточном районе Южного Каспия в пище крупного осетра преобладающим видом из моллюсков был митилястер (Брискина, 1947; Желтенкова, 1951, 1964; Шорыгин, 1952), в 70-е годы в рационе как русского, так и персидского осетра митилястер практически отсутствовал. Обусловлено это не отсутствием митилястера в донной фауне Южного Каспия, а образованием плотных поселений в форме "щеток", в которых моллюски мало доступны осетру. В первые годы натурализации этого вселенца в Каспийском море митилястер заселял дно в более разреженном состоянии и был доступен для потребления рыбами, тем более что акклиматизация абры произошла много позднее.

Компонент пищи	Размер рыб, см									
	41–80			81–120				более 120		
	восточная часть			западная часть		восточная часть		западная часть	восточная часть	
	С	Ю	Ю*	С	Ю	Ю*	Ю	С	Ю*	Ю
Моллюски	–	–	35,4	77,1	–	13,6	66,0	70,8	30,7	43,4
Абра	–	–	21,5	18,7	–	12,6	29,6	–	13,3	43,4
Гиланис	–	–	0,2	–	–	–	2,8	19,5	–	–
Церастодерма	–	–	1,6	9,8	–	0,9	32,4	51,3	17,3	–
Прочие	–	–	12,1	48,6	–	0,1	1,2	–	0,1	–
Ракообразные	33,3	0,9	8,8	5,8	0,2	17,1	23,9	29,2	22,4	46,3
Гаммариды	30,2	–	–	–	0,2	0,6	–	–	–	–
Корофиниды	3,0	–	0,1	–	–	–	–	–	–	–
Кумацел	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Мизиды	0,1	–	0,1	–	–	–	–	–	–	–
Краб	–	0,2	5,6	–	–	15,2	23,6	–	21,6	46,3
Бальянусы	–	0,6	3,0	5,8	–	1,3	0,3	29,2	0,1	–
Прочие	–	0,1	–	–	–	–	–	–	0,7	–
Черви	–	–	2,7	–	–	0,7	2,3	–	0,4	–
Нереис	–	–	2,7	–	–	0,7	2,3	–	0,4	–
Рыба	66,7	86,3	44,8	–	99,8	57,1	3,6	–	32,7	1,9
Бычки	22,5	28,3	37,2	–	–	18,9	1,9	–	11,4	–
Килька	9,6	47,6	4,8	–	99,8	26,0	1,0	–	14,3	1,9
Атерина	7,0	1,5	0,2	–	–	1,2	–	–	0,5	–
Прочие	27,6	8,9	2,6	–	–	11,0	0,7	–	6,5	–
Прочее	–	12,8	8,3	17,1	–	11,5	4,2	–	13,8	8,4
Акклиматизанты	–	0,2	29,8	34,3	–	29,9	55,5	29,2	35,4	89,7
Индекс наполнения, ‰	106,3	90,4	40,2	87,7	100,2	37,3	22,4	49,0	23,2	24,0
Количество рыб, экз.	3	31	94	4	2	414	2	2	333	8

Северюга. В питании северюга в 1974–1980 гг. основное значение имели высшие ракообразные и черви (Кашенцева, 1979а–в, 1981). По мере роста рыб доля ракообразных несколько уменьшается, а червей возрастает, в небольшом количестве взрослая северюга потребляла моллюсков и рыб (табл. 105). В западной половине Северного Каспия как молодь, так и взрослая северюга потребляла главным образом амфипод, кумацей и мизид из ракообразных и нереид из червей. В восточной части Северного Каспия от 1/4 до 1/2 массы ракообразных составляли крабы. Не отмечено существенных изменений состава пищи северюга в разные месяцы вегетационного периода в Северном Каспии.

В годы различной водности в западной половине Северного Каспия состав пищи взрослой северюга изменяется незначительно, отмечается только

Таблица 105

Состав пищи севриги разного размера в Северном Каспии
в 1974–1980 гг., % по массе

Компонент пищи	Западная часть			Восточная часть		
	Размеры рыб, см					
	до 40	41–80	> 80	до 40	41–80	> 80
Моллюски	–	1,7	6,8	–	7,1	12,0
Абра	–	0,2	5,5	–	7,1	11,8
Монодакна	–	1,5	0,9	–	–	0,2
Адакна	–	–	0,1	–	–	–
Прочие	–	–	0,3	–	–	–
Ракообразные	65,1	61,6	42,5	89,4	73,5	49,1
Гаммариды	16,9	18,9	13,9	4,3	5,3	3,6
Корофииды	0,7	23,0	12,6	11,8	25,7	19,9
Кумацеи	14,3	13,0	7,8	17,8	5,2	1,9
Мизиды	33,2	3,3	0,3	33,4	5,3	0,3
Краб	–	3,4	7,9	22,1	32,0	23,4
Черви	21,4	29,8	39,1	7,7	8,0	29,6
Нереис	21,4	29,7	36,3	7,7	8,0	29,6
Амфаретиды	–	0,1	0,2	–	–	–
Олигохеты	–	–	2,6	–	–	–
Хиროномиды	–	0,3	0,9	–	–	1,1
Рыба	13,5	2,5	4,0	2,9	4,2	0,9
Бычки	–	0,1	2,0	2,9	1,2	0,3
Кильки	13,5	2,2	1,2	–	–	0,2
Прочие	–	0,2	0,8	–	3,0	0,4
Грунт	–	3,7	4,7	–	6,6	7,2
Прочее	–	0,4	2,0	–	0,6	0,1
Акклиматизанты	21,4	33,3	49,7	29,8	47,1	64,8
Индекс наполнения, ‰	69,4	19,6	11,4	111,5	32,0	6,7
Количество рыб, экз.	4	132	420	11	23	145

увеличение доли краба и уменьшение количества амфипод в маловодные годы. В восточной части Северного Каспия в пище взрослой севриги в многоводные годы уменьшается количество нереис, а в маловодные – гаммарид и корофиид, что соответствует изменениям в бентосе этой части моря (табл. 106).

В середине 30-х годов для севриги характерен был переход от питания ракообразными в молодом возрасте на потребление рыбной пищи взрослой севригой (Шорыгин, 1952). Из ракообразных в пище севриги резко преобладали мизиды, а из рыб – бычки и килька обыкновенная. После акклиматизации нереис в Каспийском море характер питания севриги существенно изменился (табл. 107). Молодь севриги по-прежнему питалась высшими ракообразными, крупная севрига с потребления кильки и бычков перешла на питание нереидами. В последующие годы севрига освоила и других акклиматизантов (краба, абру) по мере их натурализации в Северном Каспии. Однако главной пищей в рационе взрослой севри-

Таблица 106

Состав пищи взрослой севриги в Северном Каспии
в маловодные и многоводные годы, % по массе

Компонент пищи	Западная часть		Восточная часть	
	маловодные	многоводные	маловодные	многоводные
Моллюски	2,6	8,3	5,0	13,4
Абра	2,2	5,8	5,0	12,8
Монодакна	0,2	2,0	–	0,6
Адакна	0,1	–	–	–
Прочие	0,1	0,5	–	–
Ракообразные	47,8	35,6	32,6	68,7
Гаммариды	15,9	12,6	0,9	3,9
Корофииды	4,7	17,7	6,7	30,5
Кумацеи	8,8	2,6	–	4,7
Мизиды	–	0,6	–	–
Крабы	18,4	2,1	25,0	29,6
Черви	42,6	42,6	49,3	8,4
Нереис	42,4	36,6	49,3	8,4
Амфаретиды	–	0,1	–	–
Олигохеты	0,2	5,9	–	–
Хиროномиды	0,6	0,5	–	2,9
Рыба	2,7	7,0	–	2,1
Бычки	0,1	4,4	–	0,7
Кильки	0,8	2,1	–	0,4
Прочие	1,8	0,5	–	1,0
Грунт	3,1	4,7	13,0	4,4
Прочее	0,6	1,3	0,1	0,1
Акклиматизанты	63,0	44,5	79,3	50,8
Индекс наполнения, ‰	4,8	6,9	3,7	7,2
Количество рыб, экз.	162	144	25	96

Примечание. В 1974–1980 гг. маловодные годы 1975–1977, многоводные годы – 1974, 1979.

ги, особенно в маловодные годы, остается нереис и ракообразные. Акклиматизированные организмы составляли в 60–70-е годы более половины рациона севриги. Замену рыбной пищи менее калорийными нереидами и крабом вряд ли можно считать особенно благоприятной для питания взрослой севриги в Северном Каспии. Однако без своевременной акклиматизации нереис обеспеченность севриги пищей была бы значительно хуже в связи с уменьшением количества бычков и обыкновенной кильки после понижения уровня Каспия и зарегулирования стока Волги.

Как и в Северном Каспии, главной пищей молоди севриги в Среднем и Южном Каспии были ракообразные. При этом в западных районах преобладали кумацеи (*Stenocuma gracilis*, *Pterocuma pectinata*), мизиды (*Mysis amblyops*, *Paramysis eurylepis*) и гаммариды (*Niphargoides* sp., *Dikerogammarus* sp., *Amathillina cristata*, *Pontoporeia affinis* micro-

Таблица 107

Многолетние изменения состава пищи севрюги
в Северном Каспии, % по массе

Компонент пищи	Размер рыб, см						
	до 50		более 50				
	1949 г.	1974—1980 гг.	1935 г.	1948 г.	1949 г.	1962 г.	1974—1980 гг.
Моллюски	—	—	0	0	0	7	9
Абра	—	—	—	—	—	7	9
Ракообразные	98	77	47	53	66	36	46
Амфиподы	—	17	16	33	42	34	25
Мизиды	—	33	27	19	3	0	0
Краб	—	11	—	—	—	2	16
Черви	0	15	1	38	28	45	34
Нереис	0	14	—	38	28	45	33
Хиროномиды	2	—	16	1	1	—	1
Рыба	—	8	31	2	5	—	3
Бычки	—	2	—	—	—	—	1
Килька	—	6	—	—	—	—	1
Прочее	—	—	5	6	—	12	7
Аклиматизанты	—	25	—	38	28	53	58

Примечание. Данные 1935 г. — по: А.А. Шорыгин (1952); 1948—1949 — по: Н.Ю. Соколова (1952); 1962 — по: О.И. Хизроева (1973).

phthalma, Pandorites podocerooides), а в восточных — корофииды (Cochonium nobile) в Среднем Каспии и кумацы в Южном (табл. 108).

Пищевой рацион взрослой севрюги шире. В восточной части Среднего Каспия взрослая севрюга, как и молодь, интенсивно питалась на корофиидных пастбищах в районе мыса Песчаный — зал. Кендерли. В пище взрослой севрюги значительную роль играли такие крупные ракообразные, как морской таракан (Mesidothea entomon), краб (Rhithropanopeus harrisi), креветки (Palaemon elegans). Наряду с ракообразными важным объектом питания становится нереис, особенно в восточной части Южного Каспия, а в западной части — килька обыкновенная. В Южном Каспии до 1/3 веса пищи взрослой севрюги составляли моллюски — главным образом абра (Abra ovata).

Севрюга в Среднем Каспии в начале XX в., по данным А.Н. Державина (1922), питалась бычками. В 1934—1937 гг. основной пищей севрюги были корофииды, сельди и килька (Демин, 1938; Броцкая, 1964). В 1959, 1960 и 1962 гг. севрюга у западного побережья Среднего Каспия освоила абру, а в Южном Каспии — нереис. Молодь по-прежнему питалась ракообразными — гаммаридами и корофиидами (Алигаджиев, 1963; Тарвердиева, 1965а, б). В Южном Каспии, в районе о-ва Огурчинского, в 1934 г. севрюга потребляла главным образом бычков, а в 1962 г. — нереис, а также ракообразных и моллюсков (абру и единично митилястера). По данным М.П. Борзенко (1964), в различных районах Среднего Каспия в пище

севрюги корофииды составляли около 33%, бычки — 16, сельдь и килька — свыше 30%. В дагестанских водах Каспия сельдь и килька в пищевом рационе севрюги составляли до 80%. В юго-восточной части Каспийского моря основной пищей севрюги являлись бычки. Значительную часть в питании играли личинки хируномид, составлявшие у молоди до 20% веса пищи. В 60-е годы и в настоящее время существенной составной частью питания севрюги в Среднем и Южном Каспии является нереис, ракообразные и рыба (килька обыкновенная). Рацион взрослой севрюги непостоянен и меняется в зависимости от сезона и района ее обитания (табл. 109), 1976 г. отличался от предыдущих лет низкой накормленностью севрюги всех размеров, отмечено также большое количество пустых желудков (Солдатов, Рыкова, 1979).

Белуга. Сеголетки белуги в первый месяц пребывания в море (июнь) питались в основном, мизидами, и только в 1976 и 1978 гг. в их рационе появились в больших количествах бычки (табл. 110), что, видимо, обусловлено уменьшением численности мизид в маловодный период 1975—1977 гг. С увеличением возраста и размера белужат доля бычков в рационе возрастает и составляет, как правило, не менее 50%. Только в многоводные 1970, 1974 и 1979 гг., когда мизиды (Paramysis baeri P. intermedia, P. lacustris, P. inflata) широко распространились по акватории Северного Каспия, они превалировали в пище подросших белужат еще и в июле. В заметном количестве (12—50%) мизиды присутствовали в пище молоди белуги весом до 10 кг в западной половине Северного Каспия, тогда как в восточной части моря молодь весом 5—6 кг питалась уже почти исключительно бычками и крабами. Относительно крупная белуга (весом 30—96 кг), как в западной, так и в восточной частях Северного Каспия переходила с потребления мелких рыб — бычков, кильки и атерины на питание более крупными рыбами — воблой и судаком (Полянинова, 1972).

В рационе молоди белуги в наибольшем количестве (около 50% всей массы пищи) мизиды встречаются в прибрежных районах западной половины Северного Каспия (Беляева и др., 1972). За пределами этих мелководий доля мизид в пище молодой белуги уменьшается, что соответствует понижению биомассы мизид по мере возрастания глубины. На глубинах более 3 м около 2/3 рациона молоди белуги составляла рыбная пища — бычки, килька, вобла. В восточной половине Северного Каспия мизиды в пище молоди вообще не имеют существенного значения, ракообразные в пище белуги представлены здесь речными раками и крабами.

Взрослая белуга независимо от глубины обитания питается в Северном Каспии только рыбой — бычками, килькой, воблой, атериной, а отдельные наиболее крупные особи поедают и судака (табл. 111).

В питании белуги в Северном Каспии особых сезонных изменений не наблюдалось, состав пищи изменяется в зависимости от размера рыб. Весной (апрель—май) белуга довольно равномерно распределялась по всему морю. Максимальные уловы обычно отмечались в юго-западном районе Северного Каспия у островов Чечень, Тюлений, Бахтемирского осередка.

Пища молоди белуги длиной < 140 см в апреле и мае состояла из мизид, бычков и кильки обыкновенной (табл. 111). В период массовой нерестовой миграции кильки из Среднего Каспия в Северный желудки белуг, выловленных, например, 10—11 апреля 1978 г., были настолько сильно

Таблица 108

Состав пищи северюги в Среднем (С) и Южном (Ю) Каспии
в 1976–1978 гг., % по массе

Компонент пищи	Размер рыб, см					
	менее 40				41–80	
	западная часть		восточная часть		западная часть	
	С	Ю	С	Ю	С	Ю
Моллюски	—	—	—	—	—	—
Абра	—	—	—	—	—	—
Церастодерма	—	—	—	—	—	—
Прочие	—	—	—	—	—	—
Ракообразные	75,4	74,5	98,6	91,9	79,5	87,8
Гаммариды	14,2	5,8	5,0	0,4	25,2	1,9
Корофииды	1,9	18,7	93,6	2,5	14,9	44,7
Кумаци	49,7	8,1	—	58,4	25,1	27,6
Мизиды	9,6	41,9	—	30,6	13,2	12,6
Изоподы	—	—	—	—	0,0	0,2
Краб	—	—	—	—	0,1	0,8
Креветки	—	—	—	—	—	—
Баланус	—	—	—	—	—	—
Прочие	—	—	—	—	1,0	—
Черви	14,4	19,1	—	8,0	16,9	11,1
Нереис	11,3	19,1	—	8,0	16,9	11,1
Амфаретиды	1,8	—	—	—	—	—
Олигохеты	1,3	—	—	—	—	—
Рыба	10,0	6,3	—	—	0,4	0,3
Бычки	10,0	—	—	—	—	0,3
Килька	—	6,3	—	—	—	—
Атерина	—	—	—	—	—	—
Прочие	—	—	—	—	0,4	0,0
Прочее	0,2	0,1	1,4	0,1	3,2	0,8
Акклиматизанты	11,3	19,1	—	8,0	17,0	11,9
Индекс наполнения, ‰	66,5	89,9	92,8	56,7	13,8	34,7
Количество рыб, экз.	40	20	1	9	125	33

набиты килькой, что общие индексы наполнения их колебались от 832,0 до 932‰.

Белуга старшего возраста (длиной более 140 см) в западной части Северного Каспия также питалась весной килькой обыкновенной (табл. 111). В июле и августе количество кильки в желудках этих относительно крупных белуг уменьшается в связи с распадением нерестовых концентраций кильки, а возрастает значение воблы, которая после нереста нагуливается в Северном Каспии, образуя наиболее плотные скопления на пастбищах западной его половины. В западной половине Северного Каспия молодь белуги длиной менее 140 см летом (июль-август) продолжала потреблять ракообразных и рыбу. По сравнению с весной летом в рационе

Компонент пищи	Размер рыб, см									
	41–80		81–120				более 120			
	восточная часть		западная часть		восточная часть		западная часть		восточная часть	
	С	Ю	С	Ю	С	Ю	С	Ю	С	Ю
Моллюски	—	—	9,2	18,8	6,9	30,3	13,7	18,6	0,8	26,2
Абра	—	—	8,2	9,2	—	27,1	9,5	18,6	—	26,2
Церастодерма	—	—	0,8	0,6	—	3,2	3,9	—	0,1	—
Прочие	—	—	0,2	9,0	6,9	—	0,3	—	0,7	—
Ракообразные	98,1	42,7	48,2	37,3	87,2	22,3	43,1	40,7	72,2	1,3
Гаммариды	17,9	0,4	22,3	7,9	5,5	3,2	11,8	—	26,1	—
Корофииды	80,0	0,7	2,3	7,0	81,5	1,6	3,1	—	42,8	1,2
Кумаци	0,1	40,7	7,8	1,0	0,0	1,4	6,1	—	—	—
Мизиды	0,1	—	4,6	2,2	—	0,1	0,3	—	0,2	—
Изоподы	—	—	9,9	0,4	0,2	—	20,7	—	2,0	—
Краб	—	0,9	0,0	18,0	—	2,0	—	40,7	—	0,1
Креветки	—	—	—	—	—	14,0	—	—	—	—
Баланус	—	—	1,3	0,8	—	—	—	—	—	—
Прочие	—	—	—	—	—	—	1,1	—	1,1	—
Черви	—	50,5	17,7	8,6	0,8	41,9	18,9	40,7	0,3	35,2
Нереис	—	50,5	17,6	8,6	0,8	41,9	18,9	40,7	0,3	35,2
Амфаретиды	—	—	0,1	—	—	—	—	—	—	—
Олигохеты	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Рыба	—	0,2	23,1	31,8	2,7	1,9	19,1	—	8,7	32,9
Бычки	—	0,2	5,4	3,0	2,7	0,3	3,2	—	2,9	2,8
Килька	—	—	12,0	25,2	—	0,4	14,8	—	—	30,1
Атерина	—	—	2,0	—	—	—	0,2	—	—	—
Прочие	—	—	3,7	3,6	—	1,2	0,9	—	5,8	—
Прочее	1,9	3,9	1,7	3,4	2,4	3,6	5,2	—	18,0	4,4
Акклиматизанты	—	54,1	10,0	24,0	11,5	6,9	12,9	20,4	16,3	4,1
Индекс наполнения, ‰	13,9	6,0	27,1	36,6	0,8	71,0	28,4	100,0	0,3	61,5
Количество рыб, экз.	7	75	150	41	31	120	64	1	34	45

молодой белуги доля кильки уменьшалась, а воблы возрастала. В восточной части Северного Каспия главным объектом питания молодой белуги летом и осенью были бычки и в некоторые годы (1977) краб. В желудках единичных особей взрослой белуги из восточных районов Северного Каспия летом и осенью обнаружены остатки бычков и судака. В западной части Северного Каспия осенью выпали мизиды из рациона молодой белуги и она питалась бычками и воблой. Воблой и бычками питалась и взрослая белуга в этих районах (табл. 111).

Таким образом, в западной части Северного Каспия молодь белуги с потребления мизид, кильки и бычков весной переходит на питание бычками, мизидами и воблой летом, а осенью преимущественно воблой.

Таблица 109

Многолетние изменения состава пищи северюги в Каспийском море, % по массе

Компонент пищи	Размер рыб, см						
	< 40				41-80		
	Весь Каспий		Средний Каспий, западная часть		Весь Каспий		Средний Каспий
	1934-1937 гг.	1976-1978 гг.	1962-1963 гг.	1976-1978 гг.	1934-1937 гг.	1976-1978 гг.	1962-1963 гг.
Моллюски	-	-	-	-	1	1	3
Абра	-	-	-	-	-	1	-
Ракообразные	93	85	-	75	52	77	64
Амфиподы	+	35	-	16	+	46	59
Мизиды	+	20	-	10	+	6	4
Краб	-	-	-	-	-	-	-
Черви	-	10	100	14	-	20	29
Нереис	-	10	1	11	-	20	29
Хирономиды	7	-	-	-	22	-	-
Рыба	-	4	-	10	23	-	1
Бычки	-	2	-	10	+	-	+
Килька	-	2	-	-	+	-	+
Прочее	-	1	-	1	2	2	3
Акклиматизанты	-	10	1	11	-	21	29

Таблица 109 (окончание)

Компонент пищи	Размер рыб, см						
	> 120						
	Весь Каспий		Средний Каспий		Южный Каспий, восточная часть		
	1934-1937 гг.	1976-1978 гг.	1962-1963 гг.	1976-1978 гг.	1962-1963 гг.	1970-1975 гг.	1976-1978 гг.
Моллюски	-	15	25	7	58	11	26
Абра	-	13	24	5	54	11	26
Ракообразные	22	39	50	58	-	4	1
Амфиподы	+	21	35	42	-	-	1
Мизиды	+	-	-	-	-	-	-
Краб	-	10	-	-	-	4	-
Черви	-	24	11	10	42	15	35
Нереис	-	24	11	10	42	15	35
Хирономиды	6	-	-	-	-	-	-
Рыба	67	20	7	14	-	45	33
Бычки	+	2	-	3	-	4	3
Килька	+	11	6	7	-	27	30
Прочее	5	2	7	11	-	25	5
Акклиматизанты	-	47	35	15	96	30	61

Примечание. Данные за 1934-1937 гг. - по: А.А. Шорыгин (1952), за 1962-1963 гг. - по: М.И. Тарвердиева (1982).

Средний Каспий	Размер рыб, см									
	41-80					81-120				
	Южный Каспий, восточная часть		Весь Каспий			Средний Каспий		Южный Каспий, восточная часть		
	1976-1978 гг.	1962-1963 гг.	1976-1978 гг.	1934-1937 гг.	1976-1978 гг.	1962-1963 гг.	1976-1978 гг.	1962-1963 гг.	1970-1975 гг.	1976-1978 гг.
-	27	3	-	16	6	8	28	19	30	
-	27	3	-	11	5	4	17	18	27	
89	9	43	42	49	53	68	40	5	22	
69	9	1	+	33	48	56	23	-	5	
7	-	-	+	2	-	2	4	-	-	
-	-	1	-	5	-	-	-	5	2	
8	40	50	8	17	30	9	23	12	42	
8	40	50	-	17	30	9	23	12	42	
-	24	-	-	-	-	-	-	-	-	
-	-	-	47	15	8	13	-	44	2	
-	-	-	+	3	2	4	-	1	-	
-	-	-	+	9	6	6	-	25	-	
3	-	4	3	3	3	2	9	20	4	
8	67	54	-	33	35	13	40	35	71	

В восточной части моря белуга этих же размеров в течение всего вегетационного периода питается главным образом бычками и только в отдельные годы основную часть пищи составляют относительно крупные ракообразные (крабы, раки). Взрослая белуга с потребления преимущественно кильки весной переходит в западной части Северного Каспия на питание воблой и бычками летом и осенью, а в восточной - взрослая белуга, как и молодь, питается бычками, а наиболее крупные особи заглатывают и судака. Наполнение желудков как молоди, так и взрослой белуги обычно выше в западной части Северного Каспия, что соответствует более высокой концентрации основных ее пищевых объектов (мизиды, килька, карповые) в этой части моря (Полянинова, 1972). Несмотря на относительно высокую концентрацию атерины в западной части Северного Каспия, особенно в прибрежных районах (Жловач, 1980) значение ее в питании белуги по сравнению с другими рыбами и ракообразными невелико.

В западных частях Среднего и Южного Каспия молодь белуги питается мизидами (преобладает *Paramysis baeri*, *P. ullskyi*, *P. inflata*, *P. eurylepis*, *Mysis amblyops*), килькой обыкновенной и меньше бычками. В восточных районах - главным образом бычками и килькой обыкновенной (табл. 112). В рационе подрастающей молоди белуги ракообразные почти утрачивают свое значение; только в западной части Среднего Каспия в небольшом количестве потребляются мизиды, а в юго-восточной части моря - краб и креветки. Более 90% пищи подрастающей молоди белуги

Таблица 110
Состав пищи сеголетков белуги в Северном Каспии

Месяц	Год	Состав пищи, %			Индекс накормленности, ‰	Размер рыб, см
		мизиды	бычки	прочие		
Июнь	1968	100,0	—	—	198	12,2
	1974	100,0	—	—	256	23,5
	1975	93,3	—	6,7	207	8,0
	1976	35,0	65,0	—	317	15,2
	1978	50,4	43,3	6,3	77	5–19
Июль	1970	68,8	31,2	—	70	19–24
	1974	91,7	8,3	—	142	20,3
	1975	20,5	79,5	—	89	30,0
	1977	20,9	79,1	—	86	20–28
	1978	63,2	36,8	—	213	19–23
	1979	100,0	—	—	92	18–25
Август	1966	12,5	87,5	—	237	22–26
	1972	50,0	50,0	—	425	17,0
	1972	50,0	50,0	—	84	28–39
Сентябрь	1969	37,7	62,3	—	105	25–40
	1970	34,9	65,1	—	98	—
	1972	69,6	30,4	—	257	—
Июнь–сентябрь	1966–1980	70,0	30,0	—	—	до 20
	1966–1980	52,5	47,5	—	—	> 20

Таблица 111
Состав пищи белуги в разные периоды 1974–1980 гг. в Северном Каспии, % по массе

Компонент пищи	Размер рыбы, см					
	< 140					
	западная часть					
	Весна		Лето–осень			
Ракообразные	64,5	26,2	2,9	49,3	23,0	14,9
Мизиды	64,5	22,3	2,9	48,6	5,2	13,6
Раки	—	—	—	—	3,3	0,9
Краб	—	3,9	—	0,7	14,5	0,4
Рыба	35,4	73,6	97,0	48,6	75,2	84,9
Бычки	5,2	22,9	1,0	19,1	44,0	42,1
Килька	—	22,3	22,3	—	1,5	4,4
Атерина	—	—	—	—	—	—
Судак	—	3,7	—	—	—	1,5
Вобла	—	5,2	—	—	8,3	13,7
Прочие	30,2	19,5	73,7	29,5	21,4	23,2
Прочее	0,1	0,2	0,1	2,1	1,8	0,2
Индекс наполнения желудка, ‰	60,6	22,3	93,0	64,4	28,1	24,2
Количество рыб, экз.	44	45	11	29	69	67
Вес рыб, кг	3,3	5,4	9,3	1,9	7,0	9,4

составляют разные мелкие рыбы. При этом в западных районах Среднего и Южного Каспия первое место по массе в пище белуги занимала килька, затем идут бычки, сельди, атерина. В восточных районах более половины рациона белуги составляли бычки и пуголовки, а килька имела второстепенное значение (табл. 112). Белуга размером более 140 см питалась бычками, пуголовками, килькой. У крупных особей весом 100–300 кг, выловленных в юго-восточном районе моря в 1970–1975 гг. в желудках были обнаружены, кроме бычков, килек и сельдей, кефаль и севрюга. По сообщению Н.Я. Бабушкина (1964), в желудке белуги длиной 291 см, пойманной в Астрабадском заливе в январе 1933 г. было найдено несколько кутумов и вобла, у белуги весом 365 кг, зашедшей в Волгу, в желудке были обнаружены 5–6 судаков, желудок другой рыбы весом 74 кг содержал 23 стерляди длиной от 13 до 22 см, у белуги весом 250 кг, пойманной в предустьевом пространстве Урала, обнаружено 500 экз. бычка-кругляка.

Характеризуя возрастные изменения питания белуги, Н.Я. Бабушкин (1964) отмечает, что молодь длиной до 25 см в западной части Среднего Каспия питалась крупными ракообразными (*Paramysis baeri*, *Niphargoides compressus*, *Gammarus* sp.), а рыбы длиной 44–62 см целиком переходили на хищнический образ жизни. Преимущественно рыбное питание белуги длиной > 140 см прослеживается по материалам 1970–1975 и 1976–1978 гг. (табл. 113) и свидетельствует о временной устойчивости типа питания возрастных групп белуги. В юго-восточной части моря в современных условиях, как и в начале 30-х годов, главную пищу белуги состав-

	Размер рыбы, см								
	< 140				> 140				
	восточная часть				западная часть				
	Весна		Лето–осень		Весна		Лето–осень		
	0,8	24,9	61,3	10,7	1,1	—	—	2,1	17,8
	0,2	14,8	0,1	0,3	0,4	—	—	0,1	0,1
	0,6	—	0,7	1,1	0,7	—	—	2,0	17,7
	—	10,1	60,5	9,3	—	—	—	—	—
	99,2	75,1	38,3	88,9	98,0	100,0	100,0	97,8	82,1
	99,2	33,6	15,9	65,9	1,4	—	1,4	28,4	6,6
	—	—	3,4	0,6	67,0	100,0	15,1	7,2	—
	—	—	1,2	0,6	1,3	—	2,5	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	75,4	43,0	3,9
	—	41,5	17,8	21,8	28,3	—	5,6	19,2	71,6
	—	—	0,4	0,4	0,9	—	—	0,1	0,1
	29,8	21,7	13,3	23,6	36,2	10,6	12,1	21,2	28,9
	2	7	6	14	5	1	2	10	5
	6,5	8,9	6,6	11,1	30,4	35,0	77,5	27,2	32,6

Таблица 111 (окончание)

Компонент пищи	Размер рыбы, см					
	> 140					
	восточная часть					
	Весна			Лето-осень		
Ракообразные	50,0	-	2,9	0,3	-	-
Мизиды	-	-	-	-	-	-
Раки	50,0	-	-	-	-	-
Краб	-	-	2,9	0,3	-	-
Рыба	50,0	100,0	96,3	99,6	100,0	100,0
Бычки	50,0	1,0	59,9	76,1	-	-
Килька	-	-	0,3	0,8	-	-
Атерина	-	3,3	1,2	-	-	-
Судак	-	-	-	-	-	99,9
Вобла	-	-	8,0	-	-	-
Прочие	-	95,7	26,9	22,7	100,0	0,1
Прочее	-	-	0,8	0,1	-	-
Индекс наполнения желудка, ‰	1,4	25,3	10,6	13,3	1,0	65,1
Количество рыб, экз.	2	1	17	3	3	2
Вес рыб, кг	12,3	54,1	13,8	27,3	33,1	73,2

Таблица 112

Состав пищи белуги в Среднем (С) и Южном (Ю) Каспии
в 1976-1978 гг., % по массе

Компонент пищи	Размер рыб, см					
	< 40					
	западная часть			восточная часть		
	С		Ю		Ю	
Ракообразные	30,6	50,0	5,3	2,3	-	-
Гаммариды	0,3	-	2,1	-	-	-
Мизиды	30,3	50,0	3,2	-	-	-
Изоподы	-	-	-	-	-	-
Краб	-	-	-	-	-	-
Раки	-	-	-	-	-	-
Креветки	-	-	-	2,3	-	-
Прочие	-	-	-	-	-	-
Рыба	69,4	50,0	84,7	97,7	-	-
Бычки	18,3	-	50,0	-	-	-
Пуголовки	-	-	3,2	-	-	-
Килька	27,5	50,0	25,6	96,7	-	-
Сельди	-	-	-	-	-	-
Атерина	-	-	5,9	-	-	-
Игла-рыба	-	-	-	-	-	-
Прочие	23,6	-	10,0	1,0	-	-
Прочее	-	-	-	-	-	-
Индекс наполнения желудка, ‰	63,9	176,3	277,0	161,4	-	-
Количество рыб, экз.	6	2	2	1	-	-
Средний вес, кг	0,335	0,325	-	0,30	-	-

няют бычки и пуголовки, что подтверждает сравнение имеющихся данных в составе пищи белуги в разные годы (табл. 113). В современный период в пище белуги уменьшилось количество сельдей, в соответствии с уменьшением численности и запасов этих рыб в море. Крупные белуги освоили в качестве пищевого объекта новые для ихтиофауны Каспия виды кефалей, которые ранее в пище белуги не указывались. Не отказывается крупная белуга и от потребления более молодых особей своего семейства (Филиппов, 1976).

В западной части Среднего Каспия в пище белуги в современных условиях также отмечается уменьшение количества относительно крупных рыб — сельдей, морского судака (табл. 113). Главную пищу белуги в этом районе составляет килька обыкновенная, характерно присутствие в пище довольно значительного количества ракообразных. В желудках белуги в 1976-1978 гг. здесь отмечены мизиды (*Paramysis baeri*, *P. ullskyi*, *P. inflata*, *P. eurylepis*, *Mysis amblyops*), гаммариды (*Niphargoides compressus*, *Gammaracanthus loricatus caspius*, *Amathillina cristata*).

Уменьшение в рационе белуги таких массовых в 30-х годах ценных в пищевом отношении рыб, как сельдь и карповые, может неблагоприятно отразиться на ее физиологическом состоянии, особенно в период полового созревания и подготовки к первому нересту.

	Размер рыб, см					
	41-140				> 140	
	западная часть		восточная часть		западная часть	восточная часть
	С	Ю	С	Ю	С	Ю
	15,4	0,7	2,6	8,4	4,6	1,0
	3,9	0,0	-	-	0,8	-
	10,3	0,3	0,6	0,5	1,3	-
	0,1	-	2,0	-	-	-
	-	0,1	-	4,6	0,9	-
	0,3	-	-	0,1	1,0	-
	0,1	0,3	-	3,2	-	-
	0,7	-	-	-	0,6	1,0
	83,7	99,3	97,4	91,1	92,4	99,0
	17,5	15,1	53,1	54,7	22,6	-
	3,1	0,5	2,5	6,9	39,8	-
	21,3	28,1	26,3	11,8	-	99,0
	3,5	7,5	-	5,0	6,1	-
	11,7	0,1	-	3,2	0,8	-
	-	1,9	-	-	-	-
	16,6	46,1	15,5	9,5	23,1	-
	0,9	-	-	0,5	3,0	-
	50,0	29,5	58,7	22,1	18,5	21,9
	101	14	3	178	23	1
	11,18	8,89	12,8	8,84	50,3	35,6

Таблица 113

Многолетние изменения состава пищи белуги в Каспийском море, % по массе

Компонент пищи	Южный Каспий, восточная часть				
	Размер рыб, см				
	< 140				
	1933 г.	1934 г.	1962 г.	1970–1975 гг.	1976–1978 гг.
Ракообразные	–	1	–	3	8
Мизиды	–	0	–	–	1
Крабы, раки	–	0	–	1	5
Рыба	94	98	100	92	91
Бычковые	57	34	60	69	62
Килька	7	5	–	3	12
Сельди	17	48	–	1	5
Судак	1	–	–	–	–
Карповые	–	11	–	1	3
Кефаль	–	–	–	1	–
Севрюга	–	–	–	–	–
Прочие	12	–	40	17	9
Прочее	6	1	–	5	1

Примечание. Данные 1933 г. – по: Н.Я. Бабушкин (1964); 1934 г. – по: М.В. Желтенкова (1964); 1962–1963 гг. – по: М.И. Гарвердиева (1982).

Шип. Судя по имеющимся небольшим материалам, локальные и возрастные особенности питания шипа выражены слабо. В юго-восточной части Каспийского моря главными компонентами пищи шипа размером 80–120 см в 1970–1978 гг. были крабы (70%) и килька (15%), а рыб размером более 120 см – крабы (37%), бычковые (15%), килька (12%) и абра (13%). Черви составляли в массе пищи шипа всего около 2%.

В различных районах Среднего и Южного Каспия в 1976–1978 гг. в пище шипа длиной 40–80 см преобладали бычковые (54%), креветки (24%) и крабы (18%). У шипа размером 80–120 см основную массу пищи составляли крабы (53%) и церастодерма (32%), а у особой длиной более 120 см – бычковые (47%), крабы (24%) и креветки (15%).

ПИЩЕВЫЕ ОТНОШЕНИЯ БЕНТОСОЯДНЫХ РЫБ СЕВЕРНОГО КАСПИЯ

В период летнего нагула осетровых в Северном Каспии здесь же кормятся другие бентосоядные рыбы, из которых наиболее многочисленны лещ, вобла, бычки. При этом имеет место значительное совпадение состава пищи молоди осетра, севрюги (длиной до 40 см), воблы, леща (сеголетки и годовики), а также бычков. Индексы сходства пищи (СП) достигали 70%, так как все эти рыбы в основном питались высшими ракообразными – гаммаридами, корофидами, кумовыми (табл. 114).

Южный Каспий, восточная часть			Средний Каспий, западная часть					
Размер рыб, см								
> 140			< 140				> 140	
1963 г.	1970–1975 гг.	1976–1978 гг.	1933 г.	1962 г.	1966 г.	1976–1978 гг.	1962 г.	1976–1978 гг.
75	–	1	18	35	4	15	–	4
75	–	–	–	3	3	–	–	1
–	–	–	16	31	–	–	–	3
25	100	99	81	65	96	84	100	92
25	19	–	–	24	6	21	–	62
–	29	99	40	8	24	31	100	–
–	4	–	16	–	20	4	–	6
–	–	–	13	–	–	–	–	–
–	–	–	–	–	–	–	–	–
–	33	–	–	–	–	–	–	–
–	5	–	–	–	–	–	–	–
–	10	–	12	33	46	28	–	24
–	–	–	1	–	–	1	–	4

Индексы сходства пищи молоди воблы, леща, осетра, севрюги, бычка путика и взрослой воблы понижаются до 5–17%, а взрослого леща – до 21%, так как в рационе взрослой воблы основную массу составляют моллюски, а у леща – черви (амфаретиды, олигохеты) и моллюски (адакна). Только с сеголетками и годовиками воблы и леща сохраняется значительная степень сходства (43–45%) состава пищи взрослого леща за счет общего потребления амфаретид, кумовых, хирономид.

Степень сходства состава пищи старших возрастных групп осетра, воблы и леща уменьшается в связи с переходом осетра на питание рыбой и моллюсками средиземноморского комплекса, взрослой воблы и леща – на потребление моллюсков автохтонного комплекса, каспийских и пресноводных червей. Вследствие возрастных изменений спектров питания воблы и леща сходство пищи севрюги старших возрастов и взрослых воблы и леща меньше, чем у молоди. Однако, так как в рационе севрюги всех возрастных групп высшие ракообразные составляют значительную долю, отмечается высокая степень сходства состава пищи (СП 40–60%) севрюги длиной более 40 см и молоди воблы, а также бычка-песочника и бычка-кругляка (табл. 114). В значительной степени совпадает состав пищи этих бычков и осетра длиной 41–120 см (СП 43–66%) из-за общего потребления гаммарид, корофида и особенно краба.

Сходство состава пищи разновозрастных групп белуги и осетра, севрюги, бычков, карповых (лещ, вобла) незначительно (табл. 114). Только у

Таблица 114

Степень сходства состава пищи между основными бентосоядными рыбами
Северного Каспия в 1974–1979 гг. (индекс СП)

Виды, возраст и размеры (см) рыб		Вобла			Лещ		
		сего- летки	годо- вики	взрослая	сего- летки	годо- вики	взрослый
Вобла	сеголетки	x	60	33	43	36	43
	годовики	60	x	23	30	30	45
	взрослая	33	23	x	5	5	31
Лещ	сеголетки	43	30	5	x	74	55
	годовики	36	30	5	74	x	35
	взрослый	43	45	31	55	35	x
Бычки	песочник	61	62	47	31	23	40
	кругляк	53	49	53	30	22	44
	цуцик	34	25	7	36	50	21
Осетр	до 40	55	37	17	40	36	21
	41–80	40	22	36	19	19	22
	81–120	28	20	39	19	8	31
	> 120	16	12	29	2	1	23
Севрюга	до 40	47	36	14	33	29	21
	41–80	58	37	24	33	24	22
	81–120	52	33	28	28	17	29
Белуга	до 40	1	2	0	0	2	0
	41–140	9	5	7	1	2	6
	> 140	0	0	1	0	0	0

Примечание. СП – сходство пищи.

молоди белуги и севрюги длиной менее 40 см и бычка цуцика СП повышался до 35–40% при питании мизидами.

Суммарный индекс сходства пищи или общий объем конкуренции наибольшими оказались у сеголетков воблы, молоди осетра и севрюги, бычка-кругляка и бычка-песочника. С увеличением возраста воблы и осетра обострение их пищевых отношений с другими рыбами – бентофагами ослабевает (суммарный индекс СП уменьшается), тогда как севрюга всех возрастов откармливается в Северном Каспии при высокой степени совпадения ее питания с другими донными рыбами.

В 1935 г. состав пищи воблы и леща в наиболее высокой степени (32–61%) совпадал с составом пищи пуголовки и бычков. Совпадение состава пищи воблы и прочих карповых (лещ, сазан) было меньше (27%), а с составом пищи других видов рыб совсем незначительно (Шорьгин, 1952). Так состав пищи воблы, осетра и севрюги совпадал только на 7–9%, а пищи леща с этими же рыбами – на 22–25%. По данным А.А. Шорьгина (1952), у севрюги наиболее обостренные пищевые отношения возникали с хищными сельдями, судаком, осетром, некоторыми бычками, а у осетра – с севрюгой, судаком, бычком-песочником и бычком-горлапом.

В 70-е годы для пищевых взаимоотношений рыб в Северном Каспии

Бычки			Осетр			
песочник	кругляк	цуцик	до 40	41–80	81–120	> 120
61	53	34	55	40	28	16
62	49	25	37	22	20	12
47	53	7	17	36	39	29
31	30	36	40	19	19	2
23	22	50	36	19	8	1
40	44	21	21	22	31	23
x	67	35	59	64	47	29
67	x	27	43	66	43	30
35	27	x	56	26	25	2
59	43	56	x	50	30	15
64	66	26	50	x	43	23
47	43	25	30	43	x	60
29	30	2	15	23	60	x
40	40	55	68	40	27	15
63	51	30	70	50	36	20
61	49	20	60	48	40	25
5	1	24	8	10	4	0
13	8	16	17	19	12	7
6	1	0	4	12	5	0

характерно усиление сходства состава пищи осетровых (осетр, севрюга) и карповых (вобла, лещ) из-за перехода взрослых осетровых на питание донными беспозвоночными вместо потребления рыбы.

Питание белуги всех возрастных групп и осетра в Северном Каспии сильно отличается, индекс СП не превышает 20%, в большинстве случаев меньше 10. Молодь осетра питается главным образом донными беспозвоночными: гаммаридами, кумовыми и nereидами, тогда, как молодь белуги нектобентическими мизидами. Подрастающая молодь осетра продолжает питаться ракообразными и nereидами, а у белуги около 3/4 рациона уже состоит из рыбной пищи, которая у взрослой белуги становится главной.

Также невелико сходство пищи белуги и севрюги, только у молоди белуги и севрюги СП повышается до 35% за счет потребления мизид, по мере роста белуги происходит почти полное расхождение спектра ее питания с молодью севрюги. Взрослая белуга в Северном Каспии переходит полностью на питание рыбами (бычки, килька, карповые, атерина, судак), а севрюга продолжает питаться донными ракообразными и nereидами. Сходство пищи между различными возрастными группами белуги довольно высокое у молоди (около 46%), уменьшается с возрастом за счет полного от-

Таблица 114 (окончание)

Виды, возраст и размеры (см) рыб		Севрюга			Белуга			Средний индекс СП
		до 40	41-80	81-120	до 40	41-140	> 140	
Вобла	сеголетки	47	58	52	1	9	0	37
	годовики	36	37	33	2	5	0	29
	взрослая	14	24	28	0	7	1	22
Лещ	сеголетки	33	33	28	0	1	0	27
	годовики	29	24	17	2	2	0	23
	взрослый	21	22	29	0	6	0	27
Бычки	песочник	40	63	61	5	13	6	42
	крутляк	40	51	49	1	8	1	38
	цуцик	55	30	20	24	16	0	27
Осетр	до 40	68	70	60	8	17	4	38
	41-80	40	50	48	10	19	12	34
	81-120	27	36	40	4	12	5	29
	> 120	15	20	25	0	7	0	17
Севрюга	до 40	x	58	48	35	25	8	35
	41-80	58	x	69	5	13	2	37
	81-120	48	69	x	1	9	2	34
Белуга	до 40	35	5	1	x	46	17	9
	41-140	25	13	9	46	x	22	13
	> 140	8	2	2	17	22	x	4

каза крупной белуги от потребления ракообразных и освоения более крупных рыб (вобла, судак).

Весьма высокое СП (до 70%) в Северном Каспии у молоди осетра с севрюгой всех возрастных групп за счет потребления ракообразных. По мере роста осетра и перехода подрастающих рыб сначала на смешанное питание донными беспозвоночными и рыбой, а затем на питание главным образом моллюсками (абра, гипанис) индекс СП севрюги и осетра уменьшается до 15-20%. В связи с расширением спектра питания осетра с возрастом ослабевает напряженность пищевых отношений (СП) между молодью и взрослыми рыбами внутри популяции осетра, нагуливающегося в Северном Каспии. В Северном Каспии напряженные пищевые отношения сохраняются в популяции севрюги из-за сходства питания молоди и взрослой севрюги.

В Среднем Каспии сохраняются те же пищевые отношения между осетром, севрюгой и белугой: высокое сходство пищи между молодью осетра и севрюгой всех возрастов из-за потребления ракообразных, повышенные внутривидовые СП у севрюги из-за однородности питания разных возрастных групп, главной пищей которых остаются высшие ракообразные, относительно невысокая напряженность пищевых отношений между белугой с одной стороны, севрюгой и осетром — с другой.

В Южном Каспии в связи с невысокой биомассой ракообразных в этой части моря молодь осетра питается нереидами и бычками, молодь белуги — бычками и кильками и только молодь севрюги сохраняет характерное

Таблица 115

Потребление донных беспозвоночных бентосоядными рыбами в Северном Каспии, 1976 г.

Донные организмы	Все рыбы, тыс. т в год	В том числе, %				
		вобла	лещ	осетр	севрюга	бычки, молодь белуги
Моллюски	2950,3	54,2	4,3	37,5	1,8	2,2
Дрейссена	130,3	69,7	28,2	—	—	2,1
Адакня	528,1	86,5	3,0	10,3	—	0,2
Монодакна	589,6	79,9	5,9	10,5	0,3	3,4
Дидакня трехгранная	107,3	87,2	0,4	6,9	—	5,5
Цера-стоделерма	122,9	84,9	—	9,6	*	5,5
Абра	1186,7	32,1	3,3	57,8	4,3	2,5
Митиластер	—	—	—	—	—	—
Прочие	285,4	0,2	—	99,2	—	0,6
Ракообразные	1221,5	36,9	10,5	20,2	25,3	7,1
Гаммариды	377,8	27,4	14,6	36,7	18,4	2,9
Корофиниды	153,2	10,6	2,3	17,9	52,9	16,9
Кумацеи	138,4	41,8	34,2	13,5	5,6	4,9
Мизиды	53,6	29,5	4,8	1,1	47,6	17,0
Краб	457,3	48,8	3,6	12,5	27,7	7,4
Прочие	41,2	89,3	9,0	—	—	1,7
Черви	1559,7	14,5	14,7	19,2	50,1	1,5
Нереис	1256,5	13,2	0,6	22,7	62,0	1,5
Амфаретиды	222,7	19,1	73,2	6,7	—	1,0
Олигохеты	80,2	22,3	72,8	—	3,4	1,5
Прочие	0,3	—	33,3	—	—	66,7
Хирономиды	257,8	5,5	7,9	82,2	4,4	—
Всего	5989,3	38,2	8,4	31,1	19,3	3,0

для нее питание ракообразными. В связи с таким расхождением спектров питания молоди этих видов индексы СП у молоди севрюги и осетра в отличие от Северного и Среднего Каспия невысокие. Только у взрослой севрюги, которая с потребления ракообразных переходит с возрастом на питание нереидами и килькой, сходство питания с осетром увеличивается. Питание белуги в Южном Каспии, как и в других частях моря, значительно отличается от питания осетра и севрюги. Только в период смешанного питания осетра (донными беспозвоночными и мелкими рыбами) совпадение спектров питания осетра и белуги повышается за счет потребления бычков, пуголовок, кильки обыкновенной. Для питания севрюги в Южном Каспии характерно большее, чем в других частях моря, расхождение спектров питания молоди и взрослых рыб (индексы СП меньше). Видимо, из-за недостатка ракообразных взрослая севрюга переходит на несвойственное ей питание моллюсками (абра) и больше, чем в других частях Каспийского моря, использует рыбную пищу (кильку).

О напряженности пищевых отношений между рыбами при потреблении отдельных видов и групп кормовых организмов можно судить, приняв во внимание степень использования их рыбами-бентофагами путем сопостав-

Таблица 116

Использование основными бентосоядными рыбами
продукции донных беспозвоночных в Северном Каспии, 1976 г.

Виды и группы донных беспозвоночных	Производство, тыс.т/год	Потребление, тыс.т/год	Использование, %
Моллюски	8221,9	2950,3	35,9
Дрейссена многоформенная	145,6	130,3	89,5
Дрейссена клювовидная	252,1	—	—
Адакна	673,3	528,1	78,4
Монодакна	879,9	589,6	67,0
Дидакна трехгранная	642,1	107,3	16,7
Дидакна морская	259,8	—	—
Церастодерма	604,2	122,9	20,3
Абра	2615,4	1186,7	45,4
Митилястер	1077,2	—	—
Прочие	1072,3	285,4	26,6
Ракообразные	1754,7	1221,5	69,6
Ракообразные без баянуса	1472,0	1221,5	83,0
Гаммариды	438,9	377,8	86,1
Корофииды	237,2	153,2	64,6
Кумацеи	153,7	138,4	90,0
Мизиды	55,0	53,6	97,4
Краб	587,2	457,3	77,9
Баянус	282,7	—	—
Прочие	—	41,2	—
Черви	2099,8	1559,7	74,3
Нереис	1516,3	1256,5	82,9
Амфаретиды	260,9	222,7	85,3
Олигохеты	317,0	80,2	25,2
Прочие	5,6	0,3	5,4
Хиროномиды	262,4	257,8	98,4
Бентос, всего	12 338,8	5989,3	48,5

ления величин потребления того или иного организма с его продукцией. Расчетным методом с использованием уравнения балансового равенства (Винберг, 1956) были определены годовые рационы и общее потребление пищи популяциями основных бентофагов Северного Каспия. Зная состав пищи отдельных видов рыб в процентах по массе, рассчитали потребление конкретных видов и групп кормовых организмов (табл. 115). Основным потребителем нереиса является севрюга, амфаретид и олигохет — лещ, гаммарид — осетр, корофиид — севрюга, кумовых — вобла и лещ, мизид — севрюга, крабов — вобла. Вобла же — главный потребитель северокаспийских моллюсков, кроме абры, основным потребителем которой является осетр.

Из 6 млн. т донных беспозвоночных, потребленных за 1976 г. рыбами-бентофагами, почти 40% использовала вобла, затем следуют осетр (31), севрюга (19), лещ (8) и только 3% падает на долю бычков.

Суммируя общую величину потребления того или иного вида донных

Таблица 117

Изменение биомассы донных беспозвоночных разных экологических групп
в Северном Каспии (июнь)

Экологические группы	Рыбы, использующие донные организмы разных экологических групп	Изменение биомассы, тыс.т %					
		1935 г.	1957—1962 гг.	1963—1973 гг.	1974 г.	1976 г.	1979 г.
Прибрежные и слабосоленоватоводные, автохтонные	Молодь всех донных рыб	400	538	457	471	259	691
		9	9	12	10	6	12
Соленоватоводные автохтонные	Вобла, лещ, осетр	2354	1631	830	1338	641	1174
		54	27	21	30	14	20
Соленолюбивые автохтонные	Пуголовки, бычки	1458	444	809	1292	792	1034
		34	8	21	28	17	18
Эвригалинные средитомноморские	Осетр, севрюга, бычки	140	3295	1818	1429	2830	2922
		3	56	46	32	63	50
в том числе акклиматизанты	Те же	—	1290	1000	1087	1829	1170
		—	22	25	24	40	20
Весь бентос	Вобла, лещ, осетр, севрюга, бычки	4352	5908	3914	4530	4522	5821
		100	100	100	100	100	100
Уровень моря, м		-26,5	-28,3	-28,4	-28,6	-29,0	-28,6
Соленость, ‰		8,8	7,7	8,4	7,9	10,2	8,2
Сток Волги в апреле июне, км ³		103	117	101	125	64	146

беспозвоночных с его биомассой в конце вегетационного периода (в октябре) получили минимальную величину его продукции (без естественной смертности) и, сопоставив ее с потреблением, определили относительную степень использования ресурсов бентоса (табл. 116). Выявляется весьма интенсивное использование высших ракообразных, амфаретид, хиროномид, т.е. главных кормовых организмов молоди осетровых и карповых (воблы, леща), а также бычков. При высокой степени сходства состава пищи этих рыб (табл. 114) очевидно, что в маловодном 1976 г. сложились напряженные пищевые отношения для молоди всех бентосоядных рыб в Северном Каспии.

Интенсивно также использовались соленоватоводные моллюски — адакна и дрейссена, которыми питаются лещ и вобла. Небольшое их количество в маловодном 1976 г. (биомасса в 3—6 раз меньше, чем в многовод-

ном 1979 г.) вызывало напряженность пищевых отношений взрослой части популяций полупроходных рыб, переход на потребление второстепенной и заменяющей пищи (дидакна, абра, краб, нереис).

Из кормовых организмов взрослых осетра и севрюги наиболее интенсивно использовались нереиды — главная пища севрюги, которую используют также вобла, бычки кругляк и песочник, крупный осетр. Продукция абры, количество которой значительно увеличилось в маловодном 1976 г., особенно в восточной части Северного Каспия, использовалась менее интенсивно. Поэтому взрослая часть популяции осетра — главного потребителя абры — напряженной конкуренции за пищу не испытывала при откорме в восточной части моря.

От 1935 к 1976 г. по мере понижения уровня Каспийского моря происходило уменьшение количества донных организмов автохтонного каспийского комплекса при одновременном увеличении биомассы группы средиземноморских видов, которыми питаются главным образом осетровые (табл. 117).

Очевидно, в такие маловодные годы, как 1976 г., особенно ухудшаются трофические условия для молоди всех бентофагов и взрослых воблы и леща, т.е. для рыб потребителей организмов коренной каспийской фауны.

От сохранения и поддержания высокой продукции биоценозов каспийских высших ракообразных, полихет и солоноватоводных моллюсков зависит процветание не только карповых воблы и леща, но и осетровых, молодь которых связана прямыми трофическими связями с массовыми представителями автохтонного каспийского комплекса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биологическая продуктивность Каспийского моря в последние десятилетия формировалась в условиях интенсивного развития в его бассейне гидростроительства, ирригации и других отраслей народного хозяйства, связанных с использованием водных ресурсов.

Важными для продуктивности Каспия следствиями этих процессов были уменьшение объема и внутригодовое перераспределение речного стока.

К середине 70-х годов рост безвозвратного водопотребления в бассейне Каспия и повышенная повторяемость маловодных лет обусловили новую перестройку каспийских экосистем. Уровень моря быстро понижался и достиг к 1977 г. минимальной отметки $-29,0$ м, против $-28,35$ м в 1970 г. Средняя для вегетационного периода соленость Северного Каспия повысилась до $11,0\text{‰}$ (1976 г.) против 8‰ в 1970 г. Объем стока Волги в период половодья уменьшился до минимальных значений, составив в 1975 г. всего 57 км^3 против 105 км^3 в среднем за период 1960–1970 гг., годовой сток р. Урала в отдельные годы был ниже 3 км^3 (1977 г.), или в 2,5 раза меньше среднего многолетнего. Водный сток р. Волги в зимние месяцы увеличился на 55–84%, а в летние сократился на 44–48%. Наблюдалось значительное по величине перераспределение стока из восточных рукавов Волги в западные, в результате чего около 20% волжского стока уходит транзитом в Средний Каспий, не принимая участия в биопродукционных процессах северной части моря (Воропаев, Косарев, 1981).

Существенно изменились гидрохимические основы формирования биологической продуктивности. После создания Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ и в связи с безвозвратным изъятием и внутригодовым перераспределением стока рек в вегетационный период (весной) уменьшился почти вдвое привнос фосфатов и кремнекислоты, в 1,5 раза азота и почти втрое фосфора взвешенных веществ, но увеличилось поступление растворенных органических соединений, что ухудшило питательную ценность для фитопланктона биогенного стока Волги (Барсукова, 1971).

Дальнейшее изменение материкового химического стока в Северный Каспий происходит в дельте и устьевом взморье Волги.

В современных условиях между собственно дельтой и более глубокой зоной взморья образовалось обширное мелководное (глубина менее 1 м) пресноводное пространство, сильно заросшее надводной и подводной растительностью, площадь покрытия которой только с 1962 по 1971 г. увеличилась в два раза. В результате замедления скорости течений и уси-

ления фотосинтетической деятельности фитопланктона и макрофитов в этой зоне происходит аккумуляция несомых волжскими водами взвешенных и растворенных питательных веществ, связывание минеральных растворенных форм биогенных веществ и перевод их в органические формы. Существование такого биофильтра обуславливает относительное увеличение по сравнению с водами в вершине дельты содержания растворенных органических соединений биогенных элементов, из-за чего еще более снижается питательная ценность для фитопланктона материковых вод, поступающих в Северный Каспий. Вынос фосфатов р. Волгой в период половодья 1976–1978 гг. по сравнению с 1949–1955 гг. уменьшился на 47%, аммонийного азота – вдвое, взвешенных веществ – в 5 раз (Катунин и др., 1982; Максимова, Метрели, 1982).

В результате трансформации и аккумуляции биогенных веществ волжского стока в дельте и устьевом взморье в Северном Каспии отмечался низкий уровень продукции первичного органического вещества. По исследованиям КаспНИРХ в июне 1976–1978 гг. первичная продукция планктона была вдвое меньше (3,5 млн.т), чем в то же время 1970–1972 гг. (7,3 млн.т), и почти в 3 раза меньше средней величины (9,9 млн.т) для нескольких лет в период естественного режима стока (1947–1955 гг.).

Характерным было слабое развитие летнего фитопланктона, средняя биомасса которого в августе 1976 г. оказалась в 2–3 раза меньше, чем в 1964–1973 гг. В массе фитопланктона преобладал морской вид – ризосоления, вместо типичных для Северного Каспия синезеленых водорослей (см. табл. 9, 11).

В весеннем фитопланктоне ярко проявилось отмечавшееся и в другие годы зарегулированного стока преобладание над диатомовыми пресноводных зеленых, особенно нитчатой водоросли спирогиры, массовому развитию которой на мелководье Северного Каспия благоприятствует повышенный сток волжских вод зимой и ранней весной (см. табл. 11).

Таким образом, в массе фитопланктона преобладали непригодные для планктонных и донных фильтраторов нитчатые зеленые (спирогира), выносимые из дельты и устьевого взморья, и морские диатомовые (ризосоления), проникающие с солеными водами из Среднего Каспия. Слабо развивались водоросли пресноводного и солоноватоводного комплексов, свойственные планктону особенно Северного Каспия (гл. II).

Другой характерной особенностью формирования первичной продукции в рассматриваемые семидесятые годы было усиление локальных различий в интенсивности развития фитопланктона в западной и восточной половине Северного Каспия. В восточной его части, изоляция которой от влияния дельты Волги усилилась в связи с понижением уровня моря, численность планктонных водорослей была на порядок меньше, чем в западной части (см. табл. 10).

Изоляция восточной части Северного Каспия от влияния дельты Волги прослеживается и в менее интенсивном развитии не только фитопланктона, но и зоопланктона (см. табл. 43, рис. 14).

Относительно слабое (в условиях понижения уровня моря) влияние вод Волги на развитие планктона в восточной части Северного Каспия проявляется и в незначительной доле организмов пресноводного комп-

лекса в общей биомассе зоопланктона в такие маловодные годы, как 1976 г. (гл. IV, табл. 38).

Общность факторов, влияющих на интенсивность развития зоопланктона в различных частях Северного Каспия, подтверждается сходством многолетней динамики биомассы основных групп зоопланктона в западных и восточных районах. Отмечается связь этой динамики с колебаниями уровня моря и объема стока Волги в половодье (рис. 14).

Высокая биомасса зоопланктона как в западной, так и в восточной частях Северного Каспия в 1948–1958 гг. создавалась в условиях понижения уровня моря от 27,8 до 28,4 м и при стоке Волги в половодье выше 120 км³, стоке фосфатов около 1,7 тыс.т, средней солености менее 8‰. Повсеместное уменьшение биомассы произошло в 1960–1969 гг. при стабилизации уровня моря на отметке около –28,5 м и объеме половодья около 100 км³, уменьшения выноса фосфатов вдвое, повышении средней солености до 8,5‰ и выше. Период интенсивного снижения уровня моря в 1972–1977 гг. при стоке половодья менее 85 км³ характеризовался резкими различиями в продуктивности планктона западной и восточной частей Северного Каспия: повышением величины биомассы на западе и по-прежнему низкими в восточной половине. В результате уменьшения расходов Волги в вершине дельты происходило обычное при этом относительное увеличение стока западных ее рукавов (Байдин, 1962), а в связи с падением уровня моря и обмелением мелководья между островами Джамбай и Морской, затруднение водообмена между западной и восточной частями Северного Каспия (Биологическая продуктивность..., 1974). В этих условиях воды Волги практически попадали только в западную часть Северного Каспия, стимулируя развитие планктона, биомасса которого по сравнению с шестидесятыми годами повысилась, особенно группы пресноводных Cladocera и Rotatoria. Немаловажное значение в повышении продуктивности западной части моря имел, видимо, вымыв и снос детрита с обсыхающих мелководий авандельты Волги, зарастание которой макрофитами в рассматриваемые годы было особенно интенсивным.

В глубоководном Среднем и Южном Каспии для обеспечения фитопланктона питательными солями решающее значение имеют процессы подъема биогенных элементов из глубинных зон аккумуляции в поверхностные зоны потребления. Усиление вертикального обмена было отмечено во время наиболее интенсивного понижения уровня Каспия в тридцатых годах, когда с лета 1937 г. наблюдалось обогащение кислородом глубинных вод, восстановительной подзоны нитратами, а верхней зоны фосфатами и кремнием (Абрамов, 1959).

Эти процессы развивались и в последующие годы при относительно стабильном положении уровня моря в 1958–1962 гг. и позднее в 70-е годы, когда насыщение глубинных вод кислородом повысилось, а распределение биогенных элементов по глубине стало равномернее, их накопление у дна уменьшилось (Пахомова, Затучная, 1966; Каспийское море..., 1969).

Интенсификация вертикального обмена вод, насколько можно судить по материалам, относящимся к началу 60-х годов, поддерживала высокий уровень развития вселенца ризосоления, для которой характерна крупногодичная вегетация с максимумом в холодное время года. Одно-

временно происходило уменьшение количества водорослей-аборигенов из диатомовых и пиррофитовых, а к началу 70-х годов в связи с выравниванием концентраций биогенов по вертикали — и общего количества фитопланктона в Среднем и Южном Каспии (см. табл. 14, 15).

Крупная водоросль ризосоления, которую не используют планктонные организмы-фильтраторы, развиваясь в периоды охлаждения и интенсивного вертикального обмена вод, перехватывает биогенные вещества и, отмирая, выводит их из биотического круговорота на период летней стратификации.

В результате отмеченных изменений в видовом составе биомассы фитопланктона, планктонные и донные организмы-фильтраторы оказались хуже обеспеченными пищей, чем в прошлом. Дополнительным источником пищи для них в современных условиях могут быть дрожжи и бактерии, биомасса которых в 1974–1976 гг. оказалась вдвое больше, чем двадцать лет назад (гл. III).

Усиление гетеротрофных источников питания организмов планктона и бентоса можно рассматривать как следствие накопления органических веществ, поступающих с речными водами и в результате антропогенной эвтрофикации моря.

Оценки величин первичной и бактериальной продукции, вопросы утилизации этой продукции, использования микрофлорой растворенных органических веществ нуждаются в фундаментальных исследованиях с применением современных методов.

Увеличение биомассы зоопланктона в 50-х годах по сравнению с 30-ми во всех частях моря увязывается с представлениями об улучшении трофических условий существования планктонных организмов в связи с усилением вертикальной циркуляции вод. При этом в Северном Каспии можно себе представить совокупное воздействие нескольких факторов на биомассу зоопланктона в периоды понижения уровня моря: смыв детрита с обсыхающих мелководий; поступление среднекаспийских вод повышенной продуктивности; увеличение доли речного стока, приходящейся на единицу площади и объема западной половины северной части Каспийского моря.

Усиление вертикальной циркуляции при интенсивном понижении уровня моря в середине 70-х годов несколько стимулировало развитие зоопланктона только в Среднем Каспии и западной половине Северного Каспия (табл. 43, 44) и не затронуло южной части моря. Здесь биомасса планктона от 50-х к 70-м годам понижалась из-за обеднения биогенами вод, подстилающих эвфотический слой. В целом для пелагиали Каспийского моря характерно понижение продуктивности от 50-х к 70-м годам, проявляющееся в уменьшении биомассы зоопланктона и фитопланктона, особенно на востоке Северного Каспия и в Южном Каспии (табл. 14, 15, 44).

Если основную массу зоопланктона Каспийского моря составляют, как и в прошлом, виды автохтонного и арктического комплексов и только в мелководных и прибрежных районах увеличивается значение пресноводных и средиземноморских видов, в биомассе бентоса господствующее положение заняло небольшое число видов средиземноморско-атлантического происхождения (табл. 63).

В результате стихийного вселения и планомерной акклиматизации донные беспозвоночные этого комплекса образовали поселения высокой плотности в наиболее прогреваемых и продуктивных акваториях прибрежных районов моря (см. рис. 17).

В некоторых районах моря количество стихийных вселенцев значительно превосходит полезную биомассу акклиматизантов, натурализовавшихся в результате сознательной их интродукции (табл. 53).

Процветанию вселенцев средиземноморского комплекса и замещению ими видов коренной каспийской фауны благоприятствовало повсеместное повышение солености вод Каспийского моря, начавшееся в период падения уровня моря и продолжавшееся в последующие годы.

Другой характерной особенностью биомассы каспийского бентоса является увеличение, по сравнению с 30-ми годами абсолютного и относительного значения организмов — собирателей детрита, что способствует мобилизации органического вещества донных отложений на создание биологической продукции (табл. 64).

Это увеличение биомассы организмов-собирателей увязывается с отмеченным выше возрастанием в фитопланктоне моря количества крупных водорослей (нитчатые зеленые, ризосоления), недоступных планктонным и донным фильтраторам, но, которых после оседания на дно используют собиратели детрита. Одновременное уменьшение количества донных организмов-фильтраторов-сестанофагов, особенно в средней и южной частях моря (табл. 64), в значительной степени является следствием уменьшения по сравнению с 30-ми годами численности и биомассы мелких пиррофитовых и диатомовых водорослей.

Изменение трофической структуры бентоса улучшило кормовую ценность его биомассы для рыб, так как среди донных беспозвоночных собирателей детрита широкое распространение и высокую биомассу имеют такие высококалорийные и предпочитаемые объекты питания рыб, как моллюск абра, полихета нереис, амфиподы. Биомасса же сестанофагов-фильтраторов уменьшилась в основном за счет сокращения количества почти непотребляемых рыбами моллюсков из родов *Mytilaster* и *Dreissena* (табл. 59, 62). Как и в многолетней динамике планктона отмечается уменьшение биомассы бентоса от пятидесятих к семидесятым годам (табл. 63). Однако в изменениях величины и доли "кормовой" фракции бентоса прослеживается обратная тенденция. Это явилось следствием осуществления планомерной акклиматизации ценных видов донных беспозвоночных с одной стороны, а с другой — результатом повсеместного уменьшения с середины 60-х годов биомассы стихийного вселенца митилиастера.

Главные потребители организмов донной фауны в средней и южной частях моря представлены бентосоидными осетровыми (осетр, севрюга, шип) и бычками, в Северном Каспии к ним добавляются полупроходные карповые, главным образом вобла и лещ.

Прослеживается постоянство основного типа питания этих видов при сравнении пищевого спектра рыб разного возраста в периоды от тридцатых по семидесятые годы (гл. VI).

В соответствии с изменениями состава бентоса, все бентосоидные рыбы в той или иной степени включили в свой рацион новых для донной фауны Каспийского моря беспозвоночных вселенцев — моллюсков (абра),

червей (нерис), ракообразных (краб). Однако большую часть пищи леща, воблы, молоди осетра и севрюги продолжали составлять виды коренной каспийской фауны. Только взрослые осетр и севрюга, особенно в северной и южной части моря, перешли на преимущественное потребление вселенцев (гл. 6). Существенно, что молодь наиболее массовых бентофагов Каспийского моря, а также ихтиофагов белуги и судака питается главным образом высшими ракообразными (амфиподы, мизиды, кумовые) и другими донными организмами автохтонного и пресноводного комплексов (амфаретиды, хирономиды), от обилия которых зависит обеспеченность пищей этих рыб в период формирования численности их популяций. Именно у молоди карповых и осетровых из-за высокой степени сходства пищи (табл. 114) возможно возникновение конкурентных отношений при использовании одних и тех же пастбищ, особенно в северной части моря.

В Северном Каспии гидрологические условия быстро меняются вслед за изменениями речного стока, прослеживается уменьшение количества донных организмов автохтонного каспийского комплекса от 1935 г. (в начале падения уровня моря) к семидесятым годам. Одновременно увеличилась биомасса группы средиземноморских видов, в том числе акклиматизантов, которыми питаются взрослые осетр, севрюга, некоторые бычки (табл. 117). Это особенно резко проявилось в 1976 г., когда в условиях понижения уровня моря и осолонения вод Северного Каспия биомасса кормовых организмов молоди осетровых и других бентофагов уменьшилась почти вдвое, усилилась пищевая конкуренция между молодь осетровых и карповых, при высокой обеспеченности пищей взрослых осетровых.

Отмеченные изменения в обеспеченности пищей молоди осетровых и карповых рыб в современных условиях (пока уровень моря не падал ниже -29 м) носят обратимый характер, что подтверждает сравнение гидрологических условий и состояния бентоса в многоводные 1974 и 1979 гг. и маловодный 1976 г. (табл. 117).

Следовательно, стабилизацией уровня моря и регулированием стока р. Волги можно поддерживать ресурсы пищи для наиболее ценных рыб Каспийского моря в оптимальном для этих рыб состоянии.

В середине 70-х годов не отмечено существенных изменений по сравнению с предшествующим периодом видового состава населения Каспийского моря. Как и в прошлом, в зоопланктоне и донной фауне преобладали виды автохтонного каспийского комплекса с добавлением в северной части моря пресноводных видов (см. табл. 35, 46).

Таким образом, Каспийское море было и остается основным местом обитания уникальной фауны, ведущей свое начало от древней морской третичной фауны, претерпевшей ряд изменений под влиянием неоднократной смены солености в процессе эволюции водных бассейнов на месте современного Каспийского моря.

Однако значительную часть биомассы сообществ, особенно бентоса, составляют в современном Каспийском море немногие виды средиземноморского комплекса, сравнительно недавно проникших в водоем из Азово-Черноморского бассейна (см. гл. V). Господствуют вселенцы и в массе фитопланктона, в котором они представлены морской водорослью

ризосоленной широко распространившейся во всех частях моря (см. гл. II).

Хотя биомассу зоопланктона, как и в прошлом, в подавляющей части составляют виды автохтонного, арктического и пресноводного (на севере моря) комплексов, в некоторых районах (прибрежье) и в отдельные сезоны (весна, лето) виды средиземноморского комплекса (каланипеда, личинки баянусов, краба, моллюсков) также достигают массового развития. Таким образом, значение организмов средиземноморского комплекса в биологии Каспийского моря усилилось.

Изменения гидролого-гидрохимического режима моря к середине 70-х годов — падение уровня, повсеместное повышение солености воды, уменьшение аллохтонного притока биогенных веществ при интенсификации вертикального обмена вод — имели следствием понижение показателей биологической продуктивности на всех уровнях, ухудшение обеспеченности рыб пищей, особенно в северной части моря. Эти нарушения в процессах биологического продуцирования не носят пока необратимого характера. Поэтому, управляя гидрологическим режимом, можно создать оптимальные условия формирования биологической продуктивности Каспийского моря с целью практического использования его биологических ресурсов.

ЛИТЕРАТУРА

- Абдуллаева Н.М.* Зоопланктон Южного Каспия. — В кн.: Рациональные основы ведения осетрового хозяйства: Тез. докл. Волгоград, 1981, с. 5–6.
- Абрамов Б.Н.* Многолетние колебания содержания кислорода и биогенных элементов в воде Среднего и Южного Каспия. — Тр. ВНИРО, 1959, т. 38, с. 117–133.
- Акклиматизация нерис в Каспийском море. М.: МОИП, 1952, 371 с.
- Алигаджиев Г.А.* Материалы из реконструкции фауны Каспийского моря. — Океанология, 1963, т. 3, вып. 5, с. 886–897.
- Алигаджиев Г.А.* Реконструкция донной фауны Дагестанского района Каспийского моря в связи с массовым развитием в нем азово-черноморских вселенцев. — В кн.: Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия. М.: Наука, 1965, с. 166–199.
- Алигаджиев Г.А.* Годовые и сезонные изменения биомассы бентоса западной части Среднего Каспия. — Тр. ВНИРО, 1975, т. 108, с. 65–80.
- Алиев Л.Д., Пятакова Г.М.* Видовой состав и распределение зообентоса Среднего и Южного Каспия. — В кн.: Биология Среднего и Южного Каспия. М.: Наука, 1968, с. 80–104.
- Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищ. пром-сть, 1968. 414 с.
- Бабаев Г.Б.* Динамика численности и биомассы фитопланктона западной части Среднего Каспия. — В кн.: Биологическая продуктивность Куриинско-Каспийского рыболовного района. Баку: Изд-во АН АзССР, 1967, с. 45–51.
- Бабаев Г.Б.* Состав и распределение фитопланктона в Среднем и Южном Каспии. — В кн.: Биология Среднего и Южного Каспия. М.: Наука, 1968а, с. 50–63.
- Бабаев Г.Б.* Состав и распределение фитопланктона в западной части Среднего и Южного Каспия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, 1968б. 32 с.
- Бабаев Г.Б.* Характеристика систематического состава фитопланктона западной части Среднего и Южного Каспия. — Изв. АН АзССР, Сер. биол., 1970, т. 1, с. 70–72.
- Бабушкин Н.Я.* Биология и промысел Каспийской белуги. — Тр. ВНИРО, 1964, т. 52, сб. 1, с. 183–258.
- Бадалов Ф.Г.* Суточные вертикальные миграции зоопланктона в Южном Каспии. — Изв. АН АзССР, Сер. биол. науки, 1965, № 5, с. 38–46.
- Бадалов Ф.Г.* Влияние слоя температурного скачка на распределение зоопланктона в условиях Каспийского моря. — ДАН АзССР, 1966, т. 22, № 9, с. 78–80.
- Бадалов Ф.Г.* Вертикальное распределение некоторых представителей зоопланктона в районе о-ва Куриинский Камень Южного Каспия. — Зоол. журн., 1967а, т. 46, № 5, с. 669–675.
- Бадалов Ф.Г.* Суточные вертикальные распределения зоопланктона Южного Каспия в районе Сальянского рейда. — В кн.: Биологическая продуктивность Куриинско-Каспийского рыболовного района. Баку: Изд-во АН АзССР, 1967б, с. 52–62.
- Бадалов Ф.Г.* Распределение зоопланктона в прибрежной зоне Среднего Каспия. — В кн.: Биология Среднего и Южного Каспия. М.: Наука, 1968, с. 71–79.
- Бадалов Ф.Г.* Распределение зоопланктона в восточной части Среднего и Южного Каспия. — Изв. АН АзССР, Сер. биол. науки, 1971, № 2, с. 105–108.
- Бадалов Ф.Г.* Питание обыкновенной и анчоусовидной тюльки *Glugeonella delicatula* и *Cl. engrauliformis* (Borodin) в Большом Кызылагачском заливе Каспийского моря. — Вопр. ихтиологии, 1972, т. 12, вып. 6 (77), с. 1128–1130.
- Бадалов Ф.Г.* Зоопланктон восточной части Среднего и Южного Каспия. — Изв. АН АзССР, Сер. биол. науки, 1978, № 1, с. 102–108.
- Байдин С.С.* Сток и уровни дельты Волги. М.: Гидрометеоздат, 1962. 337 с.
- Барсукова Л.А.* Биогенный сток р. Волги в первые годы зарегулирования стока у Волгограда. — Тр. КаспНИРХ, 1965, т. 20, с. 5–19.
- Барсукова Л.А.* Многолетний биогенный сток р. Волги у г. Астрахани. Тр. КаспНИРХ, 1971, т. 26, с. 42–53.
- Белыев Г.М.* Биология *Nereis succinea* в Северном Каспии. — В кн.: Материалы к познанию фауны и флоры. Нов. сер., зоология, 1952, вып. 33 (48), с. 243–283.
- Белыев В.Н., Пироговский М.И., Полянинова А.А.* Распределение и питание сеголетков белуги в Северном Каспии. — Вопр. ихтиологии, 1972, т. 12, вып. 1, с. 101–108.
- Бенинг А.Л.* О планктоне заливов Мертвый Култук и Кайдак. — Тр. Комис. по комплекс. изучению Каспийского моря, 1937, вып. 1, с. 126–154.
- Бенинг А.Л.* О зимнем зоопланктоне Каспийского моря. — Тр. Комис. по комплекс. изучению Каспийского моря, 1938а, вып. 5, с. 7–97.
- Бенинг А.Л.* Основной пищевой ряд пелагиали Каспийского моря. — Природа, 1938б, № 9, с. 33–36.
- Бенинг А.Л.* О зоопланктоне заливов Комсомолец (Мертвый Култук) и Кайдак. — Тр. Комис. по комплекс. изучению Каспийского моря, 1940, вып. 3, с. 64–80.
- Биологическая продуктивность Каспийского моря. М.: Наука, 1974. 242 с.
- Биологическая продуктивность Каспийского моря. — Тр. ВНИРО, 1975, т. 108. 258 с.
- Бирштейн Я.А.* Годовые изменения бентоса Северного Каспия. — Зоол. журн., 1945, т. 24, вып. 3, с. 133–147.
- Бирштейн Я.А.* История одного краба. — Природа, 1952а, № 9, с. 118.
- Бирштейн Я.А.* Питание бентосоядных рыб Каспия (кроме осетровых) в 1948–1949 гг. и использование ими *Nereis succinea*. — В кн.: Акклиматизация нериса в Каспийском море. М.: МОИП, 1952б, с. 115–144.
- Бирштейн Я.А.* Вероятные изменения гидробиологического режима Каспийского моря. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1953, т. 5, с. 3–12.
- Бирштейн Я.А.* Отряд мизиды: Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 1968, с. 213–227.
- Бирштейн Я.А., Спаский Н.П.* Донная фауна Каспийского моря до и после вселения *Nereis succinea*. — В кн.: Материалы к познанию фауны и флоры. Нов. сер., зоология, 1952, вып. 33 (48), с. 36–114.
- Богоров В.Г.* Суточная вертикальная миграция *Eurytemora grimmeri* в Каспийском море. — В кн.: Сборник, посвященный научной деятельности почетного академика Н.М. Книповича. М.: Изд-во АН СССР, 1939, с. 383–394.
- Бондаренко М.В.* Питание массовых копепоид Каспийского моря. — В кн.: Комплексные исследования Каспийского моря. М.: Изд-во МГУ, 1974, вып. 4, с. 197–202.
- Бондаренко М.В.* Состав и распределение мизид Северного Каспия. — Тр. ВНИРО, 1978, т. 132, с. 13–25.
- Борзенко М.П.* Современное состояние и прогноз изменений запасов севрюги в Каспийском море при зарегулированном стоке. — Тр. ВНИРО, 1964, т. 52, сб. 1, с. 259–286.
- Брискина М.М.* Новые данные о питании осетровых рыб юго-восточной части Каспийского моря. — Рыб. хоз-во, 1947, № 12, с. 28–34.
- Брискина М.М.* Материалы по биологии развития и размножения морских и солоноватоводных амфилод. — Тр. Карадаг. станции, 1950, вып. 10, с. 3–37.
- Брискина М.М.* Изменение характера питания леща в Северном Каспии в 1941 г. по сравнению с 1935 г. — Тр. ВНИРО, 1951, т. 18, с. 228–244.
- Броцкая В.А.* Некоторые данные о питании осетра и севрюги Среднего Каспия в 1935–1937 гг. — Тр. ВНИРО, 1964, т. 54, с. 49–67.
- Броцкая В.А., Неценевич М.Р.* Распространение *Mytilaster lineatus* в Каспийском море. — Зоол. журн., 1941, т. 20, с. 79–99.
- Бруевич С.В.* Определение продукции органического вещества в море. — В кн.: Академику Вернадскому к 50-летию научной и педагогической деятельности. М.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 281–300.
- Бруевич С.В.* Гидрохимия Среднего и Южного Каспия. — Тр. Комиссии

по комплекс. изучению Каспийского моря, 1937, вып. 4, с. 350.

Бруевич С.В. Распределение и динамика живого вещества в Каспийском море. — ДАН СССР, 1939, т. 25, № 2, с. 139–143.

Бруевич С.В. Распределение вещества среди отдельных групп организмов Каспийского моря. — Тр. Комиссии по комплекс. изучению Каспийского моря, 1941а, вып. 14, с. 76–86.

Бруевич С.В. О балансе биогенных элементов в Каспийском море. — Тр. Комиссии по комплекс. изучению Каспийского моря, 1941б, вып. 14, с. 66–75.

Бруевич С.В. Химия волжского стока в Каспийском море (1935–1940 гг.). — Гидрохим. матер., 1949, т. 16, с. 72–87.

Бруевич С.В., Аничкова Н.И. Химия речного стока в Каспийском море: Элементы химического баланса Каспийского моря. — Тр. Комиссии по комплекс. изучению Каспийского моря, 1941, вып. 14, с. 9–49.

Буткевич В.С. О бактериальном населении Каспийского и Азовского морей. — Микробиология, 1938, вып. 9/10, с. 1005–1010.

Бэр К.М. Материалы для истории рыболовства в России и принадлежащих ей морях. — В кн.: Очерки по биологическим основам рыбного хозяйства. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 5–23.

Винберг Г.Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. — Минск: Изд-во БГУ, 1956. 251 с.

Винецкая Н.И. Гидрохимический режим и продукция органического вещества Северного Каспия до зарегулирования стока р. Волги. — Тр. КаспНИРО, 1957, т. 13, с. 306–352.

Винецкая Н.И. Первичная продукция Северного Каспия. — В кн.: Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск: Изд-во МинВУЗа БССР, 1961, с. 52–59.

Винецкая Н.И. Многолетние и сезонные изменения гидрохимического режима Северного Каспия до зарегулирования стока р. Волги. — Тр. КаспНИРО, 1962, т. 18, с. 4–90.

Винецкая Н.И. Первичная продукция Северного Каспия. — Тр. КаспНИРО, 1965, т. 20, с. 21–34.

Винецкая Н.И. Зависимость уловов промысловых рыб и замедленного роста воблы от биогенного стока р. Волги и величины первичной продукции Северного Каспия. — Тр. ВНИРО, 1966а, т. 60, с. 103–113.

Винецкая Н.И. Фосфатный фосфор и первичная продукция северной части Каспийского моря. — В кн.: Химические процессы в морях и океанах. М.: Наука, 1966б, с. 145–151.

Винецкая Н.И. Гидрохимический режим Северного Каспия после зарегулирования стока Волги. — Тр. КаспНИРО, 1968, т. 24, с. 78–99.

Виноградов Л.Г. Возможные изменения кормовой базы каспийских рыб в условиях зарегулирования стока Волги. — Тр. Океанограф. комиссии АН СССР, 1959а, т. 5, с. 229–235.

Виноградов Л.Г. Предстоящие изменения каспийской кормовой фауны и необходимые меры по ее укреплению. — Тр. ВНИРО, 1959б, т. 38, вып. 1, с. 165–175.

Виноградов Л.Г. Многолетние изменения северокаспийского бентоса. — Тр. ВНИРО, 1959в, т. 38, вып. 1, с. 241–276.

Виноградов Л.Г. Количественные связи между развитием северо-каспийского бентоса и элементами гидрологического режима. — Тр. Океанограф. комиссии АН СССР, 1960, т. 10, № 4, с. 31–32.

Виноградов Л.Г. Возможные пути мелиорации Северного Каспия. — В кн.: Проблемы Каспийского моря: Материалы Всесоюз. совещ. по проблеме Каспийского моря. Баку: Изд-во АН АзССР, 1963, с. 148–154.

Виноградов Л.Г., Нейман А.А. Зоогеографические комплексы, трофические грушепрожки и морские донные биоценозы. — Тр. ВНИРО, 1968, т. 57, с. 425–445.

Воропаев Г.В., Косарев А.Н. О современных проблемах Каспийского моря. — Природа, 1981, № 1, с. 61–73.

Ворошилова А.А., Дианова Е.В. О бактериальном населении Каспийского и Азовского морей. — Микробиология, 1938, т. 7, с. 9–10.

Ворошилова А.А., Дианова Е.В. Оказывающие нефть бактерии — показатели интенсивности биологического окисления нефти в природных условиях. — Микробиология, 1952, т. 21, вып. 4, с. 408.

Гаджиева С.Б. Биохимическая характеристика планктона восточной части Среднего и Южного Каспия. — В кн.: Биология Каспийского моря в новых экологических условиях. Баку: Изд-во АН АзССР, 1978, с. 112–129.

Гальперина Г.Е. К вопросу о производстве кормовой базы рыб Север-

ного Каспия (моллюски). — В кн.: Сборник тезисов отчетной сессии ЦНИОРХ, Астрахань, 1972, с. 37–38.

Гальперина Г.Е. Размножение двусторчатых моллюсков (*Bivalvia*) Северного Каспия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИОАН, 1976. 29 с.

Гальперина Г.Е. Периодичность роста и размножения *Didacna trigonoides* в Северном Каспии. — В кн.: Моллюски: Основные результаты их изучения. Л.: Наука, 1979, сб. 6, с. 107–108.

Гершанович Д.Е., Грундальс З.С. Взвешенные вещества в водах Северного Каспия. — Тр. ВНИРО, 1969, т. 65, с. 57–84.

Горленко В.М., Дубинина Г.А., Кузнецов С.И. Экология водных микроорганизмов. М.: Наука, 1977. 288 с.

Горшкова Т.И. Исследования детрита в воде и грунте северной части Каспийского моря. — В кн.: Сборник памяти академика Архангельского. М.: Изд-во АН СССР, 1951, с. 568–582.

Гулько А.Ф., Алдакимова А.Я. Материалы о питании *Calanipeda aquaedulcis* (Crustacea, Calanoida) в Азовском море. — Тр. АЗНИИРХ, 1963, вып. 6, с. 3–5.

Дацко В.Г. Органическое вещество в водах южных морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 272 с.

Демин Д.З. Материалы по количественному учету бентоса Дагестанского района Каспия. — Тр. 1-й Всекасп. науч. рыбохоз. конф., 1938, т. 2, с. 33–42.

Державин А.Н. Питание воблы. — Тр. Астрахан. иктиол. лаб., 1915, т. 3, вып. 4, с. 1–88.

Державин А.Н. Питание сельдей. — Тр. Астрахан. иктиол. лаб., 1918, т. 4, вып. 3, с. 59–77.

Державин А.Н. Питание леща. — Тр. Астрахан. иктиол. лаб., 1918, т. 4, вып. 3, с. 5–58.

Державин А.Н. Северюга (*Acipenser stellatus* Pallas): Биологический очерк. — Изв. Бакин. иктиол. лаб., 1922, вып. 1, с. 201–204.

Державин А.Н. Рыбные запасы и рыбохозяйственная мелиорация Каспия. Бюл. Всекасп. науч. рыбохоз. экспедиции, 1932, № 5/6, с. 174–191.

Державин А.Н. Мизиды Каспия. Баку: Изд-во АН АзССР, 1939, с. 1–92.

Державин А.Н. Статьи. — В кн.: Животный мир Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1951. 435 с.

Дубинина Г.А. Изучение экологии

железобактерий пресных водоемов. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1978, № 4, с. 575–592.

Дыганова Р.Я. К характеристике очага видообразования пресноводных планарий (*Tricladia Paludicola*) Каспийского моря. — В кн.: Эколого-морфологические исследования беспозвоночных. Казань: Изд-во Каз. ун-та, 1976, с. 78–89.

Желтенкова М.В. Питание воблы Северного Каспия. — Зоол. журн., 1938, т. 17, вып. 1, с. 146–165.

Желтенкова М.В. Питание воблы в Северной части Каспийского моря. — Тр. ВНИРО, 1939, т. 10, с. 129–176.

Желтенкова М.В. Состав пищи и рост некоторых представителей вида *Rutilus rutilus* Jak. — Зоол. журн., 1949, т. 28, № 3, с. 256–268.

Желтенкова М.В. Откорм воблы на морских пастбищах в зависимости от состава донной фауны и иктюфауны. — Тр. ВНИРО, 1951а, т. 18, с. 178–188.

Желтенкова М.В. О пищевой пластичности воблы. — Тр. ВНИРО, 1951б, т. 18, с. 189–199.

Желтенкова М.В. К вопросу о питании осетра в Северной части Каспийского моря. — Тр. ВНИРО, 1951в, т. 18, с. 200–210.

Желтенкова М.В. Питание осетровых рыб южных морей. — Тр. ВНИРО, 1964, т. 54, с. 9–49.

Желтенкова М.В. Питание и использование кормовой базы бентосоядными рыбами Каспийского моря. — Тр. ЦНИОРХ, 1967, т. 1, с. 122–131.

Жукова А.И. Значение микроорганизмов в питании *Neteis succinea* Каспийского моря. — Микробиология, 1954, т. 23, вып. 1, с. 46.

Жукова А.И. Биомасса микроорганизмов донных осадков Северного Каспия. — Микробиология, 1955, т. 24, вып. 3, с. 321–324.

Зарбадзе Т.С. Материалы по питанию Каспийских осетровых в море летом 1969. — В кн.: Актуальные вопросы осетрового хозяйства. Астрахань, 1971, с. 99–103.

Зевина Г.Б. Новые организмы в Каспийском море. — Природа, 1959, № 7, с. 79–80.

Зевина Г.Б. Биоценозы обрастания на Каспийском море и их изменения, связанные с вселением новых организмов. — В кн.: Изменение биологических комплексов Каспийского моря за по-

ледные десятилетия. М.: Наука, 1965, с. 200–212.

Зевина Г.Б. Роль вселенцев в обрастаниях на Каспийском море. – В кн.: Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. М.: Наука, 1968, с. 86–94.

Зевина Г.Б., Старостин И.В. Качественные и количественные изменения в обрастаниях Каспия в связи с открытием Волго-Донского канала. – Тр. ИОАН СССР, 1961, т. 49, с. 97–107.

Зевина Г.Б., Кузнецова И.А. Роль судоходства в изменении фауны Каспийского моря. – Тр. ИОАН СССР, 1965, т. 5, вып. 3, с. 518–527.

Зенкевич Л.А. Об акклиматизации в Каспийском море новых кормовых (для рыб) беспозвоночных и теоретические к ней предпосылки. – Бюл. МОИП. Отд. биол., 1940, т. 49, вып. 1, с. 19–32.

Зенкевич Л.А. Фауна и биологическая продуктивность моря. М.: Сов. наука, 1947, т. 2. 588 с.

Зенкевич Л.А. Теоретическое обоснование. – В кн.: Акклиматизация нерис в Каспийском море. М.: МОИП, 1952, с. 10–35.

Зенкевич Л.А. Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 739 с.

Зенкевич Л.А., Бирштейн Я.А. О возможных мероприятиях по повышению продуктивных свойств Каспия и Арала. – Рыб. хоз-во СССР, 1934, № 3, с. 38–40.

Зенкевич Л.А., Бирштейн Я.А. К вопросу об акклиматизации в Каспийском и Аральском морях новых видов животных. – Зоол. журн., 1937, т. 16, вып. 3, с. 443–447.

Зенкевич Л.А., Зевина Г.Б. Перестройка фауны Каспийского моря. – Природа, 1968, № 1, с. 12–22.

✓ *Иванов А.И.* Фитопланктон приустьевых акваторий Черного, Азовского и Каспийского морей. – В кн.: Экологическая биогеография контактных зон моря. Киев: Наук. думка, 1968, с. 21–23.

Идельсон М.С. Зоопланктон средней и южной части Каспийского моря. – В кн.: Развитие рыбохозяйственных исследований на Каспии. Астрахань: Нижневолж. кн. изд-во, 1980, с. 33–47.

Инструкция по сбору и обработке планктона. М.: ВНИРО, 1971. 82 с.

Казанчев Е.Н. Рыбы Каспийского моря. М.: Рыб. хоз-во, 1963. 180 с.

Карневич А.Ф. Отношение некоторых

видов семейства Cardidae к солевому режиму Северного Каспия. – ДАН СССР, 1946, т. 54, № 1, с. 73–75.

Карневич А.Ф. Влияние солевых условий на выживание дрейссен Северного Каспия. – ДАН СССР, 1947, т. 56, № 3, с. 305–308.

Карневич А.Ф. Особенности осморегуляции у дрейссен Северного Каспия. – В кн.: Докл. ВНИРО по биологии, систематике, питанию рыб, химии моря и сетеконсервированию. М.: Пищепромиздат, 1952а, вып. 1, с. 127–131.

Карневич А.Ф. Влияние условий среды на изменение фауны Северного Каспия. – В кн.: Докл. ВНИРО по биологии, систематике, питанию рыб, химии моря и сетеконсервированию. М.: Пищепромиздат, 1952б, вып. 1, с. 111–114.

Карневич А.Ф. Состояние кормовой базы южных морей после зарегулирования стока их рек. – Тр. Всесоюз. конф. по вопросам рыб. хоз-ва. М.: Изд-во АН СССР, 1953, вып. 1, с. 124–150.

Карневич А.Ф., Осадчих В.Ф. Влияние солёности, газового режима воды и характера грунта на *Nereis succinea*. – В кн.: Материалы к познанию фауны и флоры. Нов. сер. Зоология, 1952, вып. 33 (48), с. 352–365.

Карневич А.Ф., Полякова Б.Г. Акклиматизация синдесмии в Каспийском море. – Рыб. хоз-во, 1956, № 8, с. 66.

Каспийское море. М.: МГУ, 1969. 264 с.

Касымов А.Г. Зоопланктон западного побережья Южного Каспия. – Зоол. журн., 1966, т. 45, вып. 2, с. 172–176.

Касымов А.Г., Багиров Р.М. Зообентос восточной части Среднего Каспия. – Биология моря, 1977, № 2, с. 77–85.

Касымов А.Г., Багиров Р.М. Биология современного Каспия. Баку: Аз. изд-во, 1983. 155 с.

Катунин Д.Н. Режим солёности северного Каспия. – Аннотация КаспНИРХ, 1965, сб. 6, с. 7–10.

Катунин Д.Н. Режим солёности северной части Каспийского моря в современных условиях. – Тр. КаспНИРХ, 1967, т. 23, с. 10–18.

✓ *Катунин Д.Н., Косарев А.Н.* Солёность и биогенные вещества в Северном Каспии. – Вод. ресурсы, 1981, № 1, с. 77–88.

Катунин Д.Н., Хрипунов И.А. Многолетнее распределение температуры, солёности и прозрачности вод Северного Каспия. М.: Пищ. пром-сть, 1976. 230 с.

Кашенцева Л.Н. Питание разновозрастной севрюги в Северном Каспии в 1976 г. – В кн.: Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР: (Тез. и реф. II Всесоюз. совещ. 26 февраля – 2 марта 1979 г.). Астрахань: Волга, 1979а, с. 104.

Кашенцева Л.Н. Характер питания севрюги в Северном Каспии по результатам Всекаспийской комплексной съемки 1976 г. – В кн.: Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР: (Тез. и реф. II Всесоюз. совещ. 26 февраля – 2 марта 1979 г.). Астрахань: Волга, 1979б, с. 104–105.

Кашенцева Л.Н. Значение каспийского краба в пище севрюги в Северном Каспии. – В кн.: Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР: (Тез. и реф. II Всесоюз. совещ. 26 февраля – 2 марта 1979 г.). Астрахань: Изд-во Волга, 1979в, с. 106.

Кашенцева Л.Н. Питание севрюги в современных условиях Северного Каспия. – В кн.: Рациональные основы ведения осетрового хозяйства. Волгоград: Волгоград. правда, 1981, с. 108.

Киселев И.А. О фитопланктоне Каспийского моря. – В кн.: Матер. по гидробиологии и литологии Каспийского моря. М. Л.; Изд-во АН СССР, 1938, с. 229–254.

Киселев И.А. Фитопланктон северо-восточного Каспия с его заливами Комсомолец (Мертвый Култук) и Кайдак по материалам экспедиций АН СССР в 1934, 1935 гг. – Тр. по комплекс. изуч. Каспийского моря, 1940, вып. 3, с. 103–126.

Киселев И.А. Методы исследования планктона. – В кн.: Жизнь пресных вод. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, т. 4, ч. 1, с. 260–261.

✓ *Кленова М.В., Соловьев В.Ф., Алексина И.А.* и др. Геологическое строение подводного склона Каспийского моря. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 639 с.

Клювач И.В. Энергетический обмен и пищевые потребности атерины *Atherina tochon pontica* Eichwald в Азовском и Каспийском морях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 1980. 23 с.

Клипович Н.М. Гидрологические исследования в Каспийском море в 1914–1915 гг. – Тр. Касп. экспедиции 1914–1915 гг., 1921. 937 с.

Клипович Н.М. Каспийское море и его промыслы. Берлин: ГИЗ РСФСР, 1923. 86 с.

Клипович Н.М. Влияние проектируе-

мых гидротехнических сооружений на рыбное дело Каспийского и Азовского морей. – В кн.: Проблемы Волго-Каспия: Тр. нояб. сессии АН СССР, 1933 г. М., Л.; 1934, т. 2, с. 20–210.

Комарова И.В. Питание леща в Северном Каспии. – Тр. ВНИРО, 1951а, т. 18, с. 211–221.

Комарова И.В. Питание леща в Северном Каспии, Аральском и Азовском морях. – Тр. ВНИРО, 1951б, т. 18, с. 222–227.

Кормовая база рыб Каспийского моря. – Тр. ВНИРО, 1975, т. 108, с. 81–98.

Косарев А.Н. Гидробиология Каспийского и Аральского морей. М.: Изд-во МГУ, 1975. 272 с.

Косарев А.Н. Структура вод и условия формирования биологической продуктивности Среднего и Южного Каспия. – Вод. ресурсы, 1980, № 3, с. 26–36.

Косова А.А. Цветная монодакна *Mopodaspa colorata* Eichw. в низовьях Волги. – Тр. ВГБО АН СССР, 1963, т. 13, с. 84–89.

Красильников Н.А. Определитель бактерий актиномицетов. М.: Изд-во АН СССР, 1949.

Краснова К.В. Питание годовиков волбы и леща в Северном Каспии. – Тр. ВНИРО, 1952, т. 12, с. 177–204.

Краснова К.В. О питании волбы в Северном Каспии. – Тр. КаспНИРХ, 1968, т. 24, с. 129–138.

Крисс А.Е. Микробиология Каспийского моря. – Усп. соврем. биологии, 1956, т. 47, вып. 2 (5), с. 175–201.

Крисс А.Е. Морская микробиология. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 452 с.

Крисс А.Е., Бирюзова В.И., Рукина Е.А. Распределение микроорганизмов в водной толще Среднего и Южного Каспия и их минерализующая деятельность. – ДАН СССР, 1954, т. 97, № 2, с. 329–332.

Крисс А.Е., Мишустина И.Е., Мишкевич И.Н., Земцова Э.В. Микробное население Мирового океана: (Видовой состав, географическое распространение). М.: Наука, 1964. 297 с.

Куделина Е.Н. Влияние температуры на размножение, развитие и плодовитость *Calanipeda aquae dulcis* Kritsch. – Тр. Касп. бассейнового фил. ВНИРО, 1950, т. 11, с. 265–286.

Куделина Е.Н. Суточные вертикальные миграции зоопланктона в Среднем Каспии. – Докл. ВНИРО, 1952, вып. 1, с. 100–103.

Куделина Е.Н. Распределение биомассы и суточные вертикальные миграции зоопланктона в Среднем и Южном Каспии по материалам 1954 г. — В кн.: Сб. аннотаций науч.-исслед. работ. Баку: Объед. изд-во, 1958, с. 12—13.

Куделина Е.Н. Зоопланктон Среднего и Южного Каспия и его изменения в период падения уровня моря. — Тр. ВНИРО, 1959, т. 38, вып. 1, с. 204—240.

Кузьмичева В.И. Методические вопросы сбора и расчета данных по зоопланктону в Каспийском море. — В кн.: Биологическая продуктивность Азовского и Каспийского морей. М.: ВНИРО, 1982, с. 120—130.

Кузьмичева В.И., Бондаренко А.И. Первичная продукция планктона Среднего Каспия. — Тр. ВНИРО, 1975, т. 107, с. 37—42.

Кузьмичева В.И., Коргунова Т.А., Росточкина Е.Ю. Сезонные изменения размера и веса зреломоры Каспийского моря. — Тр. ВНИРО, 1980, т. 133, с. 48—64.

Кун М.С. Некоторые сведения о распределении детрита в Северном Каспии. — Тр. ВНИРО, 1959, т. 38, с. 292—303.

Кун М.С. О причинах заболевания сазана в дельте Волги. — Зоол. журн., 1960, т. 39, вып. 10, с. 1531—1537.

Кун М.С. Планктон Каспийского моря в условиях зарегулированного стока Волги. — В кн.: Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия. М.: Наука, 1965, с. 54—98.

Курашова Е.К. Характеристика состава количественного развития и распределения зоопланктона Северного Каспия в 1968—1970 гг. — В кн.: Тез. докл. отчет. сессии КаспНИРХ, по работам 1972 г. Астрахань: Волга, 1973, с. 102—104.

Курашова Е.К. Состояние зоопланктона Северного Каспия в 1971—1972 гг. — В кн.: Тез. докл. отчет. сессии КаспНИРХ по работам 1973 г. Астрахань: Волга, 1975, с. 20—22.

Курашова Е.К. Состояние зоопланктона Северного Каспия в 1973 г. — В кн.: Рыбохозяйственные исследования КаспНИРХ в 1974 г. Астрахань: Волга, 1976, с. 24—25.

Курашова Е.Н., Ермаков А.В. Состав и распределение летнего зоопланктона Северного и Среднего Каспия в годы разной водности Волги. — Тр. ВНИРО, 1980, т. 133, с. 31—47.

Кутикова Л.А. Класс коловратки. Rotatoria. — В кн.: Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищ. пром-сть, 1968, с. 70—95.

Кусморская А.П. Зоопланктон Мертвого Култука и Кайдака. — Зоол. журн., 1940, т. 19, вып. 6, с. 831—841.

Кусморская А.П. Зоопланктон Северного Каспия. — В кн.: Экология беспозвоночных кожных морей СССР. М.: Наука, 1964, с. 94—147.

Лазарева Л.П. Зоопланктон Среднего и северной части Южного Каспия летом 1965 г. — Гидробиол. журн., 1969, т. 5, № 5, с. 103—110.

Лебедева М.Н., Маркианович Е.М. Бактериальное население Средиземного и Красного морей. Киев: Наук. думка, 1972. 175 с.

Легеза М.И. Современное распределение осетровых рыб (сем. Acipenseridae) в Каспийском море. — Вопр. ихтиологии, 1973, вып. 6 (83), с. 1008—1016.

Левшакова В.Д. Весенний фитопланктон Северного Каспия. — Тр. КаспНИРО, 1963, т. 17, с. 33—43.

Левшакова В.Д. Фитопланктон северной части Каспийского моря. — В кн.: Материалы Закавказ. конф. по спорным растениям. Баку: Изд-во АН АзССР, 1965, с. 19—23.

Левшакова В.Д. Многолетние изменения весеннего фитопланктона Северного Каспия. — Тр. КаспНИРХ, 1967, т. 23, с. 25—58.

Левшакова В.Д. Влияние зарегулированного стока Волги на фитопланктон Северного Каспия. — В кн.: Волга-1: Тез. докл. 1-й конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Тольятти. М.: Изд-во АН СССР, 1968а, с. 87—88.

Левшакова В.Д. Особенности распространения и количественного развития нитчатой водоросли спиригиры (*Spirigula* sp. sp) в Северном Каспии. — Тр. КаспНИРХ, 1968б, т. 24, с. 113—128.

Левшакова В.Д. Сезонная динамика фитопланктона Северного Каспия. — Гидробиол. журн., 1970, т. 6, № 3, с. 44—50.

Левшакова В.Д. Некоторые экологические особенности фитопланктона Северного Каспия. — Тр. КаспНИРХ, 1971, т. 26, с. 67—82.

Левшакова В.Д. Фитопланктон Северного Каспия в условиях зарегулированного стока Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1972а. 21 с.

Левшакова В.Д. О важнейших видах фитопланктона Каспийского моря, их количественном развитии и взаимоотношениях. — В кн.: Биологические ресурсы Каспийского моря. Астрахань: Волга, 1972, с. 100—101.

Левшакова В.Д. Современное состояние фитопланктона Северного Каспия. — В кн.: Отчет. сессия КаспНИРХ по работам 1973 г.: (Тез. докл.). Астрахань: Волга, 1975, с. 17—19.

Левшакова В.Д., Санина Л.В. Летний фитопланктон Среднего Каспия до и после вселения ризоселении. — Тр. ВНИРО, 1973, т. 80, вып. 3, с. 18—27.

Лесников Л.А., Матвеева Р.П. О характере влияния волжского стока на зоопланктон Северного Каспия. — Тр. ВНИРО, 1959, т. 38, вып. 1, с. 176—203.

Липкер В.М. Зоопланктон северо-восточной части Среднего Каспия и его распределение в зависимости от гидрологических условий. — В кн.: Комплексные исследования Каспийского моря. М.: Изд-во МГУ, 1972а, вып. 3, с. 37—45.

Липкер В.М. Суточные вертикальные миграции зоопланктона в восточной части Среднего Каспия. — В кн.: Комплексные исследования Каспийского моря. М.: Изд-во МГУ, 1972б, вып. 3, с. 46—51.

Малицкий А.А. Микробиологическое исследование грунта Каспийского моря. — Тр. Аз. нефт. ин-та, 1933, вып. 18, с. 5—87.

Макарова А.К. О некоторых новых элементах в составе фауны черноморских лиманов в связи с судоходством. — ДАН СССР, 1939, т. 23, № 8, с. 818—822.

Максимова М.П., Метрели М.П. Органическое вещество в водах дельты и устьевой взморья Волги. — Тр. ВНИРО, 1982. 121 с.

Махмудова А.М. О калорийности зообентоса Среднего и Южного Каспия. — Гидробиол. журн., 1966, т. 2, № 2, с. 31—36.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 253 с.

Мионов О.Г. Нефтеокисляющие микроорганизмы в море. Киев: Наук. думка, 1971. 233 с.

Мионов О.Г. К вопросу о микробиологической очистке нефтесодержащих морских вод. — В кн.: Микро-

биологические методы борьбы с загрязнением окружающей среды. Пушкино, 1975, с. 15.

Монаков А.В. Некоторые данные по биологии *Heterocope saliens* Lill. (Copepoda, Calanoida). — Тр. ИБВВ АН СССР, 1968, вып. 17 (20), с. 27—32.

Монаков А.В. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных колопод. М.: Наука, 1976. 167 с.

Монаков А.В., Сорокин Ю.И. Роль инфузорий и бактерий в питании циклопод Рыбинского водохранилища. — Тр. ИБВВ АН СССР, 1971, вып. 22 (25), с. 37—42.

Мордухай-Балтовской Ф.Д. О вселении нового вида краба в бассейн Дона. — Природа, 1952, № 1, с. 113.

Мордухай-Балтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. Изд-во АН СССР, 1960. 288 с.

Мордухай-Балтовской Ф.Д. Каспийские полифемиды в водохранилищах Дона и Днепра. — Тр. ИБВВ АН СССР, 1964, вып. 8 (11), с. 37—43.

Мордухай-Балтовской Ф.Д., Романова Н.Н. Новый вид и род кумовых раков (Cumacea) из Каспийского моря. — Зоол. журн., 1973, вып. 3, с. 429—431.

Мордухай-Балтовской Ф.Д., Состав и распространение каспийской фауны по современным данным. — В кн.: Элементы водных экосистем. М.: Наука, 1978, с. 100—139.

Морозов А.А. К вопросу о детрите и распределении его в связи с возведением плотин. — В кн.: Нижневолгопроект, НКТП СССР, М.; Л.; ОНТИ, 1934, вып. 2, с. 11—17.

Мурина В.В., Резниченко О.Г. Об аутоакклиматизации краба (*Rhithoraporeus harrisi tridentatus*) в Вислинском заливе. — Тр. ВГБО АН СССР, 1960, т. 10, с. 255—264.

Небольсина Т.К. Питание мальков воблы и леща в Северном Каспии. — ДАН СССР, 1953, т. 91, № 5, с. 1225—1228.

Небольсина Т.К. Краб в Каспийском море. — Природа, 1959, № 6, с. 116.

Новожилова М.И. Количественная характеристика, видовой состав и распространение дрожжевых организмов в Черном, Охотском морях и Тихом океане. — Тр. Ин-та микробиол., 1955, № 4, с. 155—195.

Новожилова М.И. Распространение дрожжеподобных организмов в водоемах и их роль в питании водных беспозвоночных животных: (Обзор). —

Тр. Ин-та микробиол. и вирусологии АН КазССР, 1958, т. 2, с. 247–257.

Новожилова М.И. Микробиология Аральского моря. Алма-Ата: Наука, 1973, 160 с.

Новожилова М.И., Попова Л.Е. Дрожжи Гвинейского залива. – Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1973, т. 95, с. 168–179.

Орлова Э.Л. Питание сома в нижней части Волго-Ахтубинской поймы. – Тр. ВНИРО, 1976, т. 117, с. 47–59.

Осадчих В.Ф. Биология и экология северокаспийских мизид. – Тр. КаспНИРО, 1962а, т. 17, с. 3–11.

Осадчих В.Ф. Возрастные изменения у мизид Северного Каспия. – Тр. КаспНИРО, 1962б, т. 17, с. 11–20.

Осадчих В.Ф. Роль вселенцев в бентосе Северного Каспия. – Зоол. журн., 1963а, т. 42, вып. 7, с. 900–1004.

Осадчих В.Ф. Бентос Северного Каспия после зарегулирования стока р. Волги. – Зоол. журн., 1963б, т. 42, вып. 2, с. 184–196.

Осадчих В.Ф. Моллюск *Syndesmya ovata* (Philippi) в Северном Каспии. – Тр. КаспНИРО, 1965, т. 21, с. 35–46.

Осадчих В.Ф. Годовые колебания количества мизид Северного Каспия и некоторые вопросы экологии. – Тр. КаспНИРО, 1966, т. 22, с. 117–134.

Осадчих В.Ф. Сезонная динамика северокаспийских двусторчатых моллюсков. – Тр. КаспНИРО, 1967, т. 23, с. 80–90.

Осадчих В.Ф. Изменение биомассы бентоса в Северном Каспии за последнее пятилетие. – Тр. КаспНИРО, 1968, т. 24, с. 100–112.

Осадчих В.Ф. Годовые и сезонные изменения количества корофиид в Северном Каспии. – Тр. ВНИРО, 1973, т. 80, вып. 3, с. 104–129.

Осадчих В.Ф. Динамика биомассы зообентоса Северного Каспия в 1966–1972 гг. – Тр. ВНИРО, 1974, т. 101, с. 36–47.

Осадчих В.Ф. Роль отдельных видов в биомассе бентоса Северного и Среднего Каспия. – Зоол. журн., 1978, т. 57, вып. 1, с. 26–31.

Осадчих В.Ф. Гидробиологические исследования на Каспии. – В кн.: Развитие рыбохозяйственных исследований на Каспии. Астрахань: Нижневолжское кн. изд-во, 1980, с. 48–61.

Осадчих В.Ф., Левшакова В.Д., Курашова Е.К. Современное состояние кормовой базы промысловых рыб Северного Каспия. – В кн.: Тез. докл. на II съезде ВГБО. Кишинев, 1970, с. 286–287.

Осадчих В.Ф., Левшакова В.Д., Курашова Е.К., Ардабьева А.Г. Современное состояние кормовой базы рыб Северного Каспия. – Тр. ВНИРО, 1978, т. 131, с. 55–65.

Осадчих В.Ф., Яблонская Е.А. О продукции некоторых видов северокаспийского бентоса. – В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск: Выпайш. шк., 1968, с. 219–225.

Осицкая Л.К. Влияние речных стоков на количество и распределение бактерий в водной толще Северного Каспия. – Микробиология, 1956, т. 25, вып. 5, с. 577–584.

Осицкая Л.К., Ламбина В.А. Бактериальное население Северного Каспия и его зависимость от речных стоков. – В кн.: Тр. 4-го совещ. по проблемам биологии внутр. вод. М.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 231–239.

Пахомова А.С. Марганец в морских осадках. – Тр. ГОИН, 1948, вып. 5 (17), с. 39–45.

Пахомова А.С. К химическому составу взвешенных веществ и донных отложений дельты Волги и северной части Каспийского моря. – Тр. ГОИН, 1959, вып. 45, с. 117–144.

Пахомова А.С., Затучная Б.М. Гидрохимия Каспийского моря. Л.: Гидрометеиздат, 1966, 343 с.

Перфильев Б.В., Габеев Д.Р. Капиллярные методы изучения микроорганизмов. М.: Изд-во АН СССР, 1961, 534 с.

Пискунов И.А. О пищевых взаимоотношениях некоторых промысловых рыб Каспийского моря. – Вопр. ихтиологии, 1961, т. 1, с. 79–88.

Пискунов И.А. Распределение осетровых в Каспийском море. – В кн.: Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия. М.: Наука, 1965, с. 213–233.

Пироговский М.И. Распределение, структура и состояние запасов каспийских осетровых. – В кн.: Рациональные основы ведения осетрового хозяйства. Волгоград, 1981, с. 193–195.

Подражанская С.Г. Питание осетра и севрюги в западной части Каспийского моря. – Тр. ВНИРО, 1973, т. 80, вып. 3, с. 197–204.

Полянинова А.А. Кормовая база и питание осетровой молоди в Северном Каспии. – В кн.: Биологические ресу-

сы Каспийского моря: Тез. конф. Астрахань, 1972, с. 124–125.

Полянинова А.А. Годовая изменчивость питания и степени накормленности белуги в Северном Каспии. – В кн.: Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР: (Тез. и реф. II Всесоюз. совещ.). Астрахань, 1979, с. 210–211.

Приходько Б.И. Зависимость реакции на свет и состав пищи большеглазой кильки (*Spironegella grimmii* Kessler) от глубины ее обитания. – Тр. ВНИРО, 1974, т. 101, с. 59–73.

Приходько Б.И., Слюбилина Р.С. Питание каспийских килек. – Тр. КаспНИРО, 1967, т. 23, с. 111–136.

Пришкина-Лавренко А.И., Макарова И.В. Водоросли планктона Каспийского моря. Л.: Наука, 1968, 291 с.

Резумов А.С. Прямой метод учета бактерий в воде. – Микробиология, 1932, т. 1, вып. 2, с. 131–146.

Резниченко Д.Я. Уровневый режим и основы водоустройства Каспийского моря, обеспечивающие сохранение его биологических ресурсов. – В кн.: Биологическая продуктивность Каспийского моря. М.: Наука, 1974, с. 175–201.

Резниченко О.Г. Питание некоторых донных ракообразных Азовского моря. – В кн.: Аннотации к работам, выполненным ВНИРО в 1956 г. М.: Пищепромиздат, 1958, с. 20–24.

Резниченко О.Г. Трансокеанская аутоакклиматизация ретропанопеуса (*Rhithropanopeus harrisi*, Crustacea, Brachyura). – Тр. Ин-та океанол., 1967, т. 85, с. 136–177.

Ривьер И.К. О питании и вертикальных суточных перемещениях каспийских полифемид. – Тр. ИБВВ АН СССР, 1968, вып. 17 (20), с. 70–75.

Ривьер И.К., Мордохай-Болтовской Ф.Д. Материалы по экологии каспийских полифемид. – Тр. ИБВВ АН СССР, 1966, вып. 12 (15), с. 159–169.

Родина А.Г. Бактерии как пища водных организмов. – Природа, 1949, № 10, с. 23–26.

Родина А.Г. Бактерии и продуктивность каменистой литорали оз. Байкал. – Тр. пробл. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, 1954, т. 2, с. 172–201.

Родина А.Г. Методы водной микробиологии: (Практическое руководство). М.: Наука, 1965, 363 с.

Романова Н.Н. Распространение и экологическая характеристика северокаспийских Amphipoda и Copepoda. – ДАН СССР, 1958, т. 121, № 3, с. 555–556.

Романова Н.Н. Выживание некоторых Amphipoda Северного Каспия при разных соленостях. – Тр. ВНИРО, 1959, т. 38, вып. 1, с. 277–296.

Романова Н.Н. Распределение бентоса в Среднем и Южном Каспии. – Зоол. журн., 1960, т. 39, вып. 6, с. 811–825.

Романова Н.Н. Способы питания и пищевые группировки донных беспозвоночных Северного Каспия. – Тр. ВГБО АН СССР, 1963, т. 13, с. 146–177.

Романова Н.Н. Некоторые черты экологии и распределения ракообразных арктического происхождения в Каспийском море. – Зоол. журн., 1970, т. 49, вып. 7, с. 970–979.

Романова Н.Н. Экология и количественное распределение автохтонных гаммарид Каспийского моря. – Тр. ВНИРО, 1973, т. 80, вып. 3, с. 73–103.

Романова Н.Н. Количественное распределение и экология корофиид (*Sinustacea*, Amphipoda, Corophium) Каспийского моря. – Бюл. МОИП. Отд. биол., 1975, т. 80 (3), с. 51–63.

Романова Н.Н. Сезонные изменения количественного распределения и некоторые черты экологии *Abra ovata* (Mollusca, Bivalvia) у западного побережья средней части Каспийского моря. – Зоол. журн., 1977, т. 56, вып. 8, с. 1150–1160.

Романова Н.Н., Осадчих В.Ф. Современное состояние зообентоса Каспийского моря. – В кн.: Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия. М.: Наука, 1965, с. 138–165.

Романенко В.И., Кузнецов С.И. Экология микроорганизмов пресных водоемов: (Лабораторное руководство). Л.: Наука, 1974, 194 с.

Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. М.: Изд-во АН СССР, 1961, 263 с.

Саенкова А.К. Сезонные изменения бентоса в зоне летнего откорма воблы в Волго-Каспийском районе. – Тр. ВНИРО, 1951, т. 18, с. 172–177.

Саенкова А.К. Новое в фауне Каспийского моря. – Зоол. журн., 1956, т. 35, вып. 5, с. 678–680.

Саенкова А.К. Сезонная динамика бентоса Северного Каспия. – Тр. КаспНИРО, 1959, т. 15, с. 56–104.

Сасикова А.К. Цветная монодакна в Каспийском море. – Природа, 1960, № 11, с. 111.

Саенкова А.К. Питание основных бентосоядных рыб в Северном Каспии

в 1954–1957 гг. — Тр. ВНИРО, 1964, т. 4, с. 67–80.

Салманов М.А. Микробиологическое изучение западного побережья Каспийского моря от Апшерона до Ленкорани. — Изв. АН АЗССР. Сер. биол. и мед. наук, 1963, № 1, с. 53.

Салманов М.А. Микробиологические исследования донных отложений западного побережья Среднего и Южного Каспия. — В кн.: Биология Среднего и Южного Каспия. М.: Наука, 1968, с. 28–49.

Салманов М.А. Первичная продукция фотосинтеза фитопланктона в западном прибрежье Среднего и Южного Каспия. — В кн.: Биология Среднего и Южного Каспия. М.: Наука, 1968, с. 64–70.

Салманов М.А. Продукция фитопланктона в восточном побережье Среднего Каспия. — Гидробиол. журн., 1972, т. 8, № 4, с. 71–75.

Салманов М.А. Продукция фитопланктона, деструкция органического вещества и микробиологический режим Каспийского моря: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Севастополь: ИнБЮМ УкрССР, 1981. 47 с.

Смирнова Л.И. О фитопланктоне Среднего Каспия. — Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1949, т. 3, с. 260–276.

Совинский В.К. Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна, рассматриваемой с точки зрения самостоятельной зоогеографической провинции. — Зап. Киев. о-ва естествоисп., 1904, т. 18, с. 497.

Соколова Н.Ю. Питание осетровых рыб в Северном Каспии после вселения *Nereis succinea*. — В кн.: Акклиматизация нерис в Каспийском море. М.: МОИП, 1952, с. 145–233.

Солдатова Е.В., Рыкова Т.И. Характеристика питания осетровых Среднего Каспия в современных условиях. — В кн.: Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР. Астрахань: Волга, 1979, с. 241–242.

Состояние запасов каспийского тюленя и перспективы их использования. — Тр. ВНИРО, 1975, т. 108, с. 185–189.

Спаский Н.Н. Нахождение в водах Северного Каспия кольчатого червя *Nereis succinea*. — Зоол. журн., 1945, т. 24, вып. 1, с. 23–24.

Стефанов С.Б. Простой способ приготовления электронномикроскопических препаратов из неочищенных вирусных суспензий. — Биофизика, 1962, т. 7, вып. 6, с. 725–726.

Сулейманов Я.И. Микробиологический режим залива им. Кирова Каспийского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, 1967. 22 с.

Тарвердиева М.И. Роль акклиматизированных организмов в питании осетра и севрюги Каспийского моря в 1962 г. — В кн.: Изменение биологических комплексов Каспийского моря. М.: Наука, 1965а, с. 234–256.

Тарвердиева М.И. Питание осетра в Каспийском море после зарегулирования стока Волги (по весенним материалам 1962 г.). — Тр. КаспНИРО, 1965б, т. 20, с. 131–150.

Тарвердиева М.И. Питание осетра и севрюги в Каспийском море. — В кн.: Питание и использование кормовой базы осетровыми рыбами Каспийского моря. М.: ВИНТИ, 1982, № 375, РП-Д-82, с. 6–164.

Тен Хак-Мун. О биологической природе железо-марганцевых корок почвообразующих пород в горных почвах Сахалина. — Микробиология, 1968, т. 37, вып. 4, с. 749–753.

Тимофеев Н.А. Влияние абиотических условий на многолетние изменения фитопланктона Северного Каспия. — Тр. ВНИРО, 1971, т. 36, вып. 6, с. 26–41.

Тимофеев Н.А. О влиянии абиотических условий на зоопланктон Северного Каспия. — Тр. ВНИРО, 1972, т. 87/7, с. 51–58.

Тимофеев Н.А. О влиянии абиотических условий на ежегодные и многолетние изменения биомассы бентоса Северного Каспия. М.: ОНТИ-ВНИРО, 1973. 29 с.

Тимофеев Н.А. О некоторых результатах исследования влияния стока Волги на ежегодные изменения биомассы зоопланктона Северного Каспия. — Тр. ВНИРО, 1976, т. 116, вып. 2, с. 19–23.

Тимук О.Е. Микрофлора залива Кара-Богаз-Гол и ее солетолерантность: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Алма-Ата, 1974. 22 с.

Ткачев Г.В. Состояние кормовой базы бентосоядных рыб Южного Каспия летом 1966 г. — Тр. ЦНИОРХ, 1972, т. 4, с. 123–129.

Требенок З.А. Питание леща в Северном Каспии после зарегулирования стока Волги. — Тр. ВНИРО, 1973, т. 80, с. 226–235.

Тютенькова Н.Л. Дрожжевая микрофлора Бухтарминского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1971. 22 с.

Усачев П.И. Новые и редкие виды синезеленых водорослей в планктоне Каспийского моря. — В кн.: Материалы по гидробиологии и литологии Каспийского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 99–113.

Усачев П.И. Общая характеристика фитопланктона морей СССР. — Усп. соврем. биологии, 1947, т. 23, вып. 2, с. 265–288.

Усачев П.И. Количественное колебание фитопланктона в Северном Каспии. — Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1948, т. 2, с. 60–88.

Усачев П.И. Количественная методика сбора и обработки фитопланктона. — Тр. ВГБО АН СССР, 1961, т. 11, с. 411–415.

Филиппов Г.М. Некоторые данные о биологии белуги *Huso huso* юго-восточной части Каспийского моря. — Вопр. ихтиологии, 1976, т. 16, вып. 4(99), с. 624–633.

Фортунатова К.Р. О сезонной изменчивости питания у рыб. — Природа, 1939, № 4, с. 60–63.

Фортунатова К.Р. Методика изучения питания хищных рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1955, с. 62–84.

Фортунатова К.Р. Об индексах питания рыб. — Вопр. ихтиологии, 1964, т. 4, вып. 1(30), с. 188–189.

Фортунатова К.Р., Попова О.А. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб дельты реки Волги. М.: Наука, 1973. 298 с.

Хизроева О.И. Питание воблы в Северном Каспии после зарегулирования стока Волги. — Тр. ВНИРО, 1973, т. 80, вып. 3, с. 213–215.

Цеев Я.Я. О некоторых общих закономерностях формирования гидробиологического режима Каховского водохранилища. — В кн.: Тр. Зональн. совещ. по рыбохоз. использованию внутр. водоемов южной зоны СССР. Кишинев: Штиинца, 1962, с. 204–210.

Цихон-Луканина Е.А. Питание бычков Северного Каспия. — Тр. ВГБО АН СССР, 1959, т. 9, с. 214–239.

Цыбань А.В. Бактериоцистон и бактериопланктон шельфовой части Черного моря. Киев: Наук. думка, 1970. 274 с.

Цыбань А.В., Домчинская Т.В. Сапрофитная микрофлора Азовского моря. — Гидробиол. журн., 1974, т. 10, № 4, с. 5–13.

Чайнова Л.А. Питание кильки (*Clupeonella delicatula caspia*) в Каспийском

море. — Тр. ВНИРО, 1951, т. 18, с. 245–255.

Чесунов А.В. Свободноживущие нематоды Красноводского залива Каспийского моря. — Зоол. журн., 1976, т. 55, вып. 9, с. 1394–1397.

Чесунов А.В. Новые виды свободноживущих нематод из Каспийского моря. — Зоол. журн., 1978, т. 57, вып. 4, с. 505–511.

Чугунов Н.Л. К изучению планктона северной части Каспийского моря. — В кн.: Работы Волжской биол. станции. 1921, т. 6, № 3, с. 107–162.

Чугунов Н.Л. Опыт количественного исследования продуктивности донной фауны в Северном Каспии и типичных водоемах дельты р. Волги. — Тр. Астрахан. ихтиол. лаб., 1923, т. 5, вып. 1, с. 107–192.

Чугунов Н.Л. Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района: (К изучению биологических основ рыбного хозяйства). — Тр. Астрахан. науч. рыбохоз. станции, 1928, т. 6, вып. 4, с. 282.

Шейнин М.С. О нахождении *Corniger maoticus pengoi* (Polyphemidae Cladocera) в Цимлянском водохранилище и Дону. — Зоол. журн., 1964, т. 43, вып. 8, с. 1240–1241.

Шорыгин А.А. Кормовая база Каспийского моря и ее использование рыбами. — В кн.: Совещание по вопросам реконструкции рыбного хозяйства Волги и Каспия, декабрь 1939 г.: Тез. докл. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939, с. 11–12.

Шорыгин А.А. Изменение количества и состава бентоса Северного Каспия в 1935–1940 гг. — Зоол. журн., 1945, т. 24, вып. 3, с. 147–160.

Шорыгин А.А. Количественный способ изучения пищевой конкуренции рыб. — Зоол. журн., 1946, т. 25, вып. 5, с. 441–450.

Шорыгин А.А. Годовая динамика пищевой конкуренции рыб. — Зоол. журн., 1948, т. 27, вып. 1, с. 3–12.

Шорыгин А.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 1952. 267 с.

Эштейн Б.М. Донная фауна и питание молоди промысловых рыб Куринско-Каспийского района моря. — Тр. АзербНИРХ, 1964, т. 4, с. 99–166.

Эштейн Б.М. Зоопланктон Южного Каспия: Некоторые вопросы рыбного хозяйства Азербайджана. — Тр. ЦНИОРХ, 1972, т. 7, с. 124–131.

Эштейн Б.М. Краб в Среднем и

Южном Каспии. М.: Пищ. пром-сть, 1971, с. 345–353.

Эбендиева И.М. Микроорганизмы Бакинской бухты и их роль в разрушении нефти и нефтепродуктов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, 1979. 22 с.

Яблонская Е.А. Питание *Nereis succinea* в Каспийском море. — В кн.: Аклиматизация нерис в Каспийском море. М.: МОИП, 1952, с. 285–351.

Яблонская Е.А. Возможные изменения кормовой базы рыб Азовского моря при зарегулировании стока рек. — Тр. ВНИРО, 1955, т. 31, с. 151–198.

Яблонская Е.А. Водная взвесь как пищевой материал для организмов бентоса Каспийского моря. — Тр. ВНИРО, 1969, т. 65, с. 85–147.

Яблонская Е.А. Об определении потенциальной рыбной продукции морских водоемов. — Тр. ВНИРО, 1970, т. 71, с. 75–82.

Яблонская Е.А. Пищевые цепи населения южных морей. — В кн.: Основы биологической продуктивности океана и ее использование. М.: Наука, 1971а, с. 12–31.

Яблонская Е.А. Питание донных беспозвоночных и трофическая структура бентоса морей Каспийского, Азовского и Аральского. — Тр. ВНИРО, 1971б. 146 с.

Яблонская Е.А. Многолетние изменения биомассы разных трофических групп бентоса Северного Каспия. — Тр. ВНИРО, 1975, т. 108, с. 50–64.

Яблонская Е.А. Исследование трофических связей в донных сообществах южных морей. — В кн.: Ресурсы биосферы: (Итоги сов. исслед. по междунар. биол. программе). Л.: Наука, 1976, вып. 2, с. 117–144.

Яблонская Е.А., Осадчих В.Ф. Изменение кормовой базы бентосоядных рыб Северного Каспия. — Тр. ВНИРО, 1973, т. 80, с. 48–73.

Яблонская Е.А., Зайцев А.И. Современное состояние и проблемы повышения биологической продуктивности Каспийского моря. — Вод. ресурсы, 1979, № 1, с. 41–50.

Якобшвили Н.И. К вопросу о питании водных беспозвоночных дрожжевыми грибами. — Сообщ. АН ГрузССР, 1966, т. 43, № 2, с. 453–454.

Яинов В.А. Планктон Каспийского моря. — Тр. 1-й Всекасп. науч. рыбохоз. конф., 1938, т. 2, с. 51–56.

Яинов В.А. Планктическая продуктивность Каспийского моря. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1939, № 5, с. 705–719.

Băcescu M. Mysidacea. — Fauna RPR, 1955, vol. 4, fasc. 2, p. 128.

Bergey's manual of determinative bacteriology. 8th ed. Baltimore: Williams and Wilkins, 1974, p. 1147–1246.

Bossanyi J. An apparatus for the collection of plancton in the immediate vicinity of the sea bottom. — J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1951, vol. 30. 270 p.

Lodder J. The yeasts: A taxonomic study. Delft, 1970. Vol. 16. 1385 p.

Tattersall W.M., Tattersall O.S. The British Mysidacea. — Proc. Roy. Soc. London B, 1951, vol. 136, p. 460.

UNESCO determination of photosynthetic pigments in sea water: Monographs on oceanographic methodology. P., 1966. 69 p.

Jablonskaya E.A. Studies of trophic relationships in bottom communities in the southern seas of the USSR. Cambridge: Univ. press, 1979. 316 p.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
<i>Глава I</i>	
История и основные направления гидробиологических исследований Каспийского моря	5
<i>Глава II</i>	
Фитопланктон и первичная продукция планктона	23
Фитопланктон	23
Хлорофилл	55
Первичная продукция планктона	59
<i>Глава III</i>	
Микрофлора	65
<i>Глава IV</i>	
Зоопланктон	86
<i>Глава V</i>	
Донные и придонные беспозвоночные	120
Зообентос	120
Крабы	167
Мизиды	173
<i>Глава VI</i>	
Питание рыб	187
Вобля	187
Лещ	201
Судак	209
Бычок	214
Кильки	220
Осетровые	224
Пищевые отношения бентосоядных рыб Северного Каспия	248
Заключение	257
Литература	264

КАСПИЙСКОЕ МОРЕ
ФАУНА И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ

*Утверждено к печати
Институтом водных проблем
Академии наук СССР*

Редактор издательства *А.М. Гидалевич*
Художник *Ю.С. Шленер*
Художественный редактор *Н.А. Фильчагина*
Технический редактор *А.Л. Шелудченко*
Корректор *Г.В. Дубовицкая*

Набор выполнен в издательстве
на наборно-печатающих автоматах

ИБ № 28857

Подписано к печати 12.08.85. Т — 17214
Формат 60 × 90 1/16. Бумага для глубокой печати
Гарнитура Пресс-Роман. Печать офсетная
Усл.печ.л. 17,5. Усл.кр.-отг. 17,8. Уч.-изд.л. 22,1
Тираж 650 экз. Тип. зак. 385. Цена 3 р. 40 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука"
117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12