

Часть I

ИЗМЕНЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ КАСПИЙСКОГО МОРЯ ПОД ВЛИЯНИЕМ ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ

Глава 1

ИСТОРИЯ, ПРОИСХОЖДЕНИЕ ФАУНЫ, ФОРМИРОВАНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКЦИИ КАСПИЙСКОГО МОРЯ

Краткий физико-географический очерк

Каспийское море — уникальный морской водоем, в результате длительной геологической истории оказавшийся в настоящее время изолированным от Мирового океана (рис. 1).

Уровень Каспия на 28,5 м ниже океана. На протяжении последних столетий уровень его подвергался значительным колебаниям¹.

Современная площадь моря без залива Кара-Богаз-Гол составляет 366 тыс. км², объем свыше 78 тыс. км³. Из 7 тыс. км береговой линии более 6 тыс. км находится в пределах СССР.

Каспий разделяют на три части — мелководный Северный, Средний и Южный.

	Северный Каспий	Средний Каспий	Южный Каспий
Площадь, тыс. км ²	80	138	148
Объем, км ³	406 (1% объема моря)	26 000 (1/3 объема моря)	51 000 (2/3 объема моря)
Глубина, м	Средние глубины — 5, максимальные до 15—20	До 788, средняя глубина 213	До 1025
Ледовый покров	Замерзает на 4 мес.	Не замерзает	Не замерзает
Вертикальное перемешивание	На всей площади	На шельфе до дна, в халистатической зоне — до глубины 120—200 м	На шельфе и в зоне круговых течений только в северной части
Соленость, ‰	0—12	12,7—12,9	До 12,9
Течение	Неустойчивая циклоническая система с постоянным стоком в Средний Каспий в западной части моря	Устойчивая циклоническая система с ответвлением частного кругового циклонического течения в Среднем Каспии	Устойчивая циклоническая система с частным круговым циклоническим течением в Южном Каспии

Мелководный Северный Каспий по своему гидрологическому режиму имеет много общего с Азовским и Аральским морями. Граница Северного проходит по линии мыс Тюб-Караган — о-в Чечень. Средний и Южный

¹ За последние 400 лет (по Л. С. Бергу, 1947) периоды низкого и высокого стояния уровня неоднократно сменяли один другой. В последние 140 лет наблюдался относительно высокий стабильный уровень.

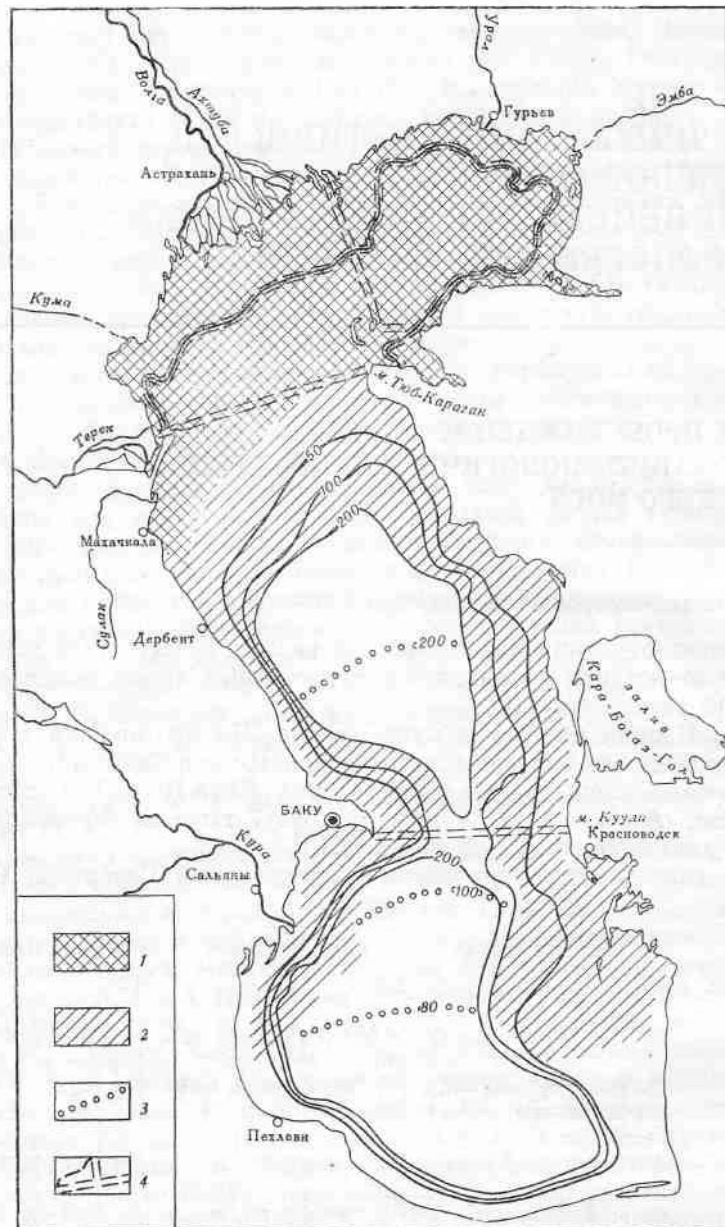


Рис. 1. Схема рельефа дна Каспийского моря по Боброву (1959), глубина расположения зимней вертикальной циркуляции в 1956—1959 гг. (по Косареву, 1969) и районирование Каспия

1 — циркуляция доходит до дна и сопровождается образованием льда; 2 — циркуляция доходит до дна без образования льда; 3 — глубина распространения циркуляции в открытой зоне моря; 4 — границы районов Каспия. Глубины в м приведены к уровню моря 1940 г., соответствующего отсчету 139 см по Бакинскому футштоку

Каспий разделены Апшеронским порогом, проходящим от о-ва Жилого к мысу Куули.

В свою очередь Северный Каспий разделяют на западную и восточную части. Западная часть отделяется от восточной подводной возвышенностью, которая проходит от о-ва Джамбай до островов Мангышлакского архипелага. В западной части Северного Каспия выделяют мелководную (до 3 м) и глубоководную (свыше 3 м) зоны (рис. 1).

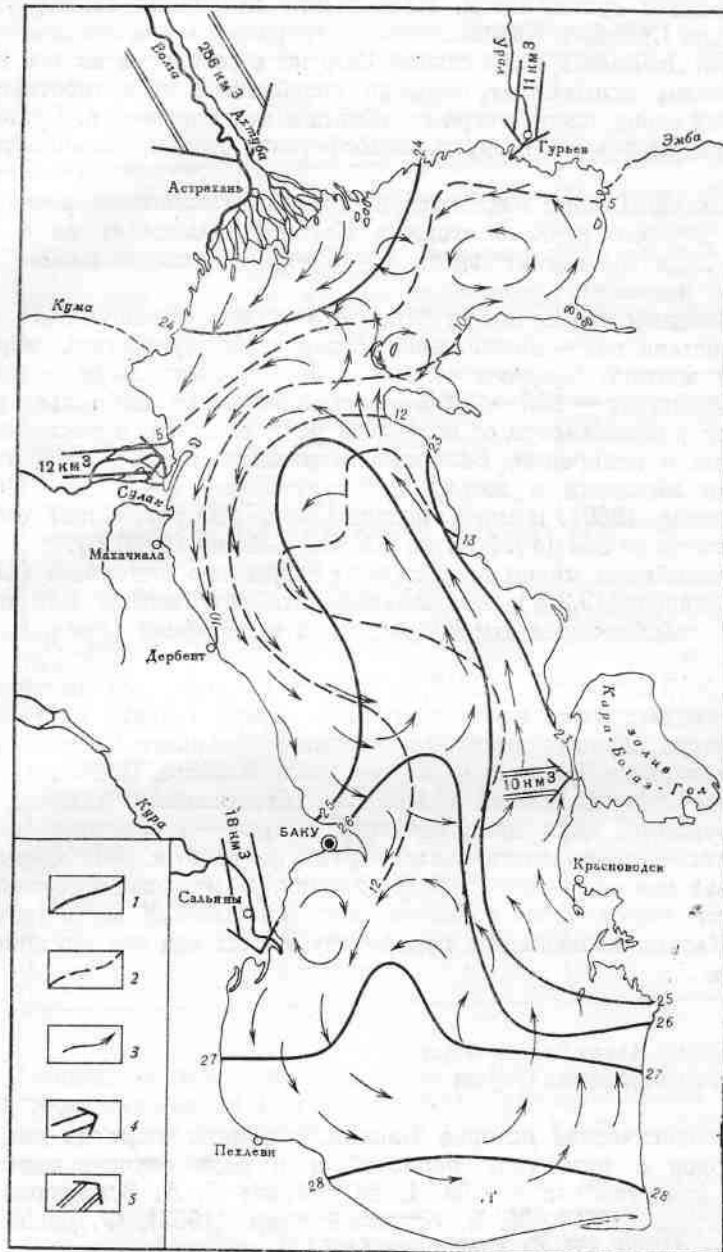


Рис. 2. Схема течений в Каспийском море [в Среднем и Южном Каспии по Кипповичу, в Северном — по Ледневу, 1943], распределение изогалин и изотерм летом (по Добровольскому, 1965)

1 — изотермы, 2 — изогалины, 3 — течения, 4 — среднегодовое количество стока рек за год, по Добровольскому; 5 — сток в Кара-Богаз-Гол за год

Западная мелководная зона Северного Каспия в настоящее время опреснена больше, чем восточная. Глубоководная западная часть находится под воздействием стока Волги и вод Среднего Каспия. Глубоководная восточная часть испытывает влияние вод Волги и Урала.

Северный Каспий находится в полосе континентального климата, запад Среднего Каспия — умеренно теплого, восток — ощущает влияние климата пустынь. Южная часть моря расположена в зоне субтропиче-

ского климата с сухим летом. Наибольшие колебания температуры характерны для Среднего Каспия.

При протяженности моря свыше 1200 км с севера на юг его температурный режим испытывает сильные колебания в поверхностных слоях, в глубинных слоях температура колебаниям не подвержена. Существенно различаются влажность воздуха, атмосферные осадки, облачность, испарение.

Северная часть моря находится под сильным влиянием речного стока (около 90% всего речного стока в Каспий), замерзает на 4 месяца; толщина льда составляет здесь 30—60 см и доходит до 2—3 м для наслоенных льдов.

Изолированность Каспия от Мирового океана обуславливает отличие солевого состава вод — повышенное содержание сульфатов, карбонатов кальция и магния. Средняя соленость Каспийского моря в последние столетия стабильна — 12,7—12,8‰, сильно меняется она только в Северном Каспии в зависимости от величины речного стока, а также от ветрового режима и испарения. Величина подземного стока в море получена косвенными методами и весьма незначительна — 2—5 км³ (Потайчук, 1969, Ремизова, 1969). В море впадает свыше 130 рек, общий сток которых колеблется от 212 (1937 г.) до 400 км³ и выше (1926 г.).

Над Каспийским морем преобладают ветры юго-восточного (35,9%) и северо-западного (19,2%) направлений, что объясняется как циркуляционными особенностями атмосферы, так и орографией (Косарев, Леонтьев, 1969).

По Н. М. Книповичу (1921), в Каспии формируется циклоническое движение водных масс: вдоль восточного берега течение идет на север, затем на запад вдоль окраины мелководного Северного Каспия, далее на юг вдоль западного берега и на восток вдоль южного. Подводный хребет, отделяющий Средний Каспий от Южного, обуславливает наличие, помимо общего кругового, двух циклонических систем — в Среднем и Южном Каспии (рис. 2). Гидрологическая структура водных масс формируется в результате конвективного перемешивания. В мелководных зонах важное значение имеет также волновое перемешивание. У восточного берега Среднего Каспия наблюдается подъем глубинных вод под влиянием сгонных ветров.

Происхождение Каспийского моря и история формирования фауны

Сложная геологическая история Каспийского моря известна для отдельных периодов с различной полнотой и в ряде случаев недостаточно ясна. Она представлена в табл. 1, по данным Л. А. Зенкевича (1963), Е. И. Игнатова (1970); М. В. Кленовой и др. (1962), Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1960), П. Ф. Федорова (1957).

Существовавшее еще в палеогене в средиземноморской орогенической зоне гигантское, связанное с океаном море Тетис (некоторые считают его океаном), в неогене постепенно сокращается и распадается на восточную более опресненную часть и на западную, имеющую связь с океаном. История сменявшихся друг друга бассейнов в неогене вырисовывается по регрессиям и трансгрессиям уровней, определявших площади бассейнов, их соленость и изменения состава бентоса.

Еще более сложной представляется история Каспия в антропогене, складывавшаяся главным образом под влиянием периодически наступавших оледенений (Кленова и др., 1962, Мордухай-Болтовской, 1960).

Фауна Каспия, сходная с современной, сформировалась уже к началу антропогена (Бакинский бассейн). В ледниковое время она, видимо, пополнялась генеративно-пресноводными формами.

Геологическая история и формирование фауны Каспийского моря

Геологический период	Бассейн	Уровень, соленость, связь с другими бассейнами	Направленность формирования фауны
Последниковое время	Современный Каспий	Уровень на 20—28 м ниже океана, соленость 12—15‰	Современная фауна. Проникновение черноморских форм в итоге деятельности человека
	Новокаспийский	Уровень выше современного, соленость ниже	Современная фауна
	Хвалынский	Уровень выше современного. Соленость снижается до 6—7‰, по некоторым данным до 4‰	Вероятность увеличения пресноводных элементов. Формирование проходного образа жизни рыб
Ледниково-вое время	Хазарский	Большое опреснение, уровень выше современного	Некоторое проникновение пресноводных элементов
	Бакинский	Уровень стабильный, выше современного, соленость средняя	Фауна сходна с современной
Плиоцен	Апшеронский	Снижение уровня. По солености близок к современному Каспию	Возникновение современной фауны
	Акчагыльский	Широкая трансгрессия на север. Высокая соленость	Морской облик фауны. В конце периода с опреснением морская фауна вымирает
	Продуктивной толщи	Уровень выше современного, сильное опреснение, мелководный, очень продуктивный	Вымирание морской фауны, преобладание пресноводной
	Понтическое озероморе	Солончатководное море без связи с океаном. В конце периода изолируется Каспий	Некоторая преемственность с фауной Меотического бассейна
Миоцен	Меотический	Связь с океаном. В конце периода прекратилась, началось понижение солености	Проникновение средиземноморских форм, в конце периода они вытесняются
	Сарматский	Обособление от открытых морей. Постепенное снижение солености, падение уровня	Исчезновение типичных средиземноморских форм
	Среднемиоценовое море (остатки Тетис)	Полносолёное море, соединявшееся с океаном. В конце миоцена стало обособляться от океана и испытывать локальное опреснение	Морская фауна средиземноморского типа

В Каспийском море наиболее полно сохранилась морская реликтовая фауна, преобразованная при изменениях гидрологического режима сменявшихся друг друга бассейнов. К ней прежде всего должны быть отнесены кильки и сельди.

Автохтонные третичные реликты (эндемики) составляют основу фауны Каспия: среди ракообразных — более 60%, среди моллюсков более 80%, среди рыб — около 50% всех видов. К этому комплексу относятся многие моллюски, большинство десятиногих раков, мизид, гаммарид. К этой фауне следует прибавить вселенцев из северных морей (около 10 видов ракообразных, лосося, белорыбицу, тюленя), небольшую группу рыб атлантического происхождения — атерину, морскую иглу, колюшку, бычков. В состав фауны Каспия вошло несколько десятков видов беспозвоночных и 24 вида рыб пресноводного происхождения.

В результате существенного изменения солености и термического режима сформировалась весьма эвритермная и эвригалинная фауна.

Ряд гидробиологов считает автохтонную фауну Каспия мало жизнеспособной по сравнению со средиземноморской. «Современная фауна Каспия — в основном фауна древнего происхождения, долгое время пребывавшая в отрыве от Мирового океана, лишенная поэтому возможности обновлять свой состав. Находясь в этом отрыве, фауна принуждена была

пережить сложный ряд очень сильных изменений водоема, которые в значительной степени подорвали жизнеспособность ее представителей (Шорыгин, Карпевич, 1948, стр. 60). Древнюю солоноватоводную фауну Каспия, Азовского и Черного морей считали угнетенной и вырождающейся (Зенкевич, Бириштейн, Карпевич, 1945). Как подтверждение большей жизнестойкости средиземноморцев указывается факт замещения митилястером дрейссены в Каспии при изменявшейся солености моря.

Противоположная точка зрения сводится к тому, чтобы считать более жизнестойкими именно реликтовые виды (Мордухай-Болтовской, 1960).

Несомненно, реликтовые формы Каспия более устойчивы к понижениям солености и менее — к ее повышению, в то время как средиземноморские формы хорошо переносят повышение солености и не переносят опреснения.

Пресноводная фауна, по-видимому, проникала в Каспий неоднократно в периоды значительного его опреснения. В неогеновое время это были периоды существования Понтического бассейна, «продуктивной толщи», а также конец Акчагыльского периода. В послетретичное время в ледниковый период опресненными были Бакинский, а в течение послеледниковой трансгрессии — Хазарский и меньше Хвалынский бассейны.

К генеративно-пресноводной фауне следует отнести наиболее ценных промысловых рыб: осетровых, карповых, окуневых (как и некоторых ракообразных, моллюсков и водорослей). Эти рыбы, продолжая размножаться в пресных водах, освоили для нагула солоноватые воды Северного Каспия. Одни из них — щука, линь, красноперка, окунь — спустились до дельты, другие — вобла, лещ, судак — приспособились к солености до 10—11‰. К максимальной для Каспия солености адаптировались осетровые. Ни один вид генеративно-пресноводных рыб, за исключением морского судака, не приспособился к размножению в море.

Осетровые, по-видимому, наиболее ранние пресноводные вселенцы третичного периода, освоившие весь Каспий, карповые, окуневые и прочие пресноводные рыбы вселились позднее, поэтому распространение их ограничено менее осолоненными районами Северного Каспия. Проникновение арктической фауны (ледовые ракообразные, лосось, белорыбица, тюлень), видимо, следует отнести к ледниковому (Бакинский бассейн) периоду и времени послеледниковой трансгрессии (хазарская эпоха). Наконец, наиболее поздними вселенцами (уже в Верхнекаспийскую межледниковую эпоху) стали средиземноморские палеовселенцы Хвалынского бассейна, проникшие в него по проливу Кума-Манычской впадины.

Вселение средиземноморской флоры и фауны, связанное с деятельностью человека

Дальнейшее изменение фаунистического комплекса Каспийского моря произошло уже в нашем столетии в результате деятельности человека: перевозка судов с обрастаниями, переход судов в Каспий по Волго-Донскому каналу, проникновение средиземноморских форм при вселении в Каспий кефали, нериса и абры. Значение этих вселенцев в экосистемах Каспия рассматривается ниже.

Планктон. В фитопланктоне наибольшее значение имело вселение *Rhizosolenia calcar-avis*, которое произошло в 30-е годы. По-видимому, ризосолениа проникла в Каспий при перевозке молодежи кефали (Усачев, 1948).

До проникновения ризосолении в Каспии преобладала из пиррофитовых *Euxiella cordata*.

Вселенцы также играют немалую роль в зоопланктоне Каспийского моря, особенно личинки усонюгих, моллюсков, краба, которые летом составляют большую часть планктона прибрежных районов Среднего и Южного Каспия и значительную долю планктона Северного Каспия.

Личинки баянуса уже в первые годы после его появления в 1955 г. составляли основу прибрежного планктона. В отдельных районах Среднего и Южного Каспия численность личинок баянуса в зоопланктоне достигала 90% биомассы (Осадчих, 1963б).

У западного побережья Среднего Каспия, в районе Изберга, количество личинок баянуса в мае составляло около 15 тыс. экз. в 1 м³ (Ходкина, 1969). Значительное число личинок баянуса встречалось также в гипонейстоне (Полищук, 1966).

Баянусы в экосистеме Каспия имеют двойное значение. С одной стороны, их личинками питаются почти все планктоядные рыбы. В Азовском море, например, они составляют около 35% пищи хамсы, 25% тюльки, более 10% атерины, 4% сельди (Державин, 1956). В Каспийском море в районах, где личинки встречаются в изобилии, науплиусы составляют до 44% пищи кильки (Игнатова, Ходкина, 1972). Молодь сельдей в Каспии также потребляла значительное количество личинок усоногих раков (Эпштейн, 1966). Сами личинки, хотя и питаются в основном планктонными простейшими и водорослями, иногда захватывают и мелких ракообразных и даже личинок рыб. Эту сторону их воздействия на каспийскую фауну трудно количественно оценить так же, как и значение взрослых баянусов в экосистеме.

Из моллюсков-вселенцев в планктоне отмечено большое количество (до 17 000 экз/м²) личинок *Mytilaster lineatus* (Ходкина, 1969).

Встречаются в планктоне личинки креветок (*Palaemon elegans* и *P. caspensis*) и краба (*Rhithropanopeus harrisi*). Ю. П. Зайцев (1970) отмечает, что эти личинки часто находятся в гипонейстоне. Кроме того, зоэа и мегалопа краба обитают у дна и поэтому их подсчет затруднителен. Крупные личинки краба и креветок могут встречаться в пище планктоядных рыб.

Бентос и обрастания. Среди фитобентоса Каспия значение вселенцев также велико, но, к сожалению, изучением их никто специально не занимался, в связи с чем можно высказать лишь некоторые предположения.

Из микрофитов в Каспийском море отмечалось появление черноморских видов диатомовых водорослей *Cosconeis scutellum* var. *adjuncta*, *Listrophora gracilis* и *L. hastata*, которых Н. И. Караева (1963, 1972) считает возможными вселенцами. Значение их пока неясно.

Некоторые микрофиты появились в Каспии после сооружения Волго-Донского канала, но другие виды проникли сюда раньше, возможно они были занесены птицами (Зевина, 1962; Зинова, Забержинская, 1965, 1966, Зинова, 1967). Из этих вселенцев особо важное значение имеет *Sarganium diaphanum*, который встречается в большом количестве на камнях, скалах и в обрастаниях гидротехнических сооружений. Нежные нити этой водоросли могут служить пищей для многих беспозвоночных и рыб. При волнении веточки церрамиума отрываются и плавают у берега. Видимо, ими питаются как грызуны и откусывающие, так и фильтраторы.

В начале 20-х годов в Каспийском море появился митилистер, который попал сюда при перевозке катеров по железной дороге из Батуми в Баку. В 50-х годах, после сооружения Волго-Донского канала, в Каспий на днищах судов проникло более 20 видов животных и растений. Из них особое значение приобрели усонogie раки *Balanus improvisus* и *B. eburneus*, мшанка *Sponoreum senegati*, краб *Rhithropanopeus harrisi* и полихета *Mercierella enigmatica*, имеющие большое значение как в бентосе, так и в обрастаниях. Митилистер вытеснил два вида дрейссены (Логвиненко, 1965). Особенно сильно этот вид размножился в Среднем и Южном Каспии. Биомасса его в настоящее время составляет более 80% общей биомассы моллюсков (Алиев, Пятакова, 1968), причем в бентосе она достигает 5, а в обрастаниях — до 25 кг/м². Между тем в питании рыб митилистер не имеет существенного значения. Так, в пище осетра и севрюги он составляет всего от 0,7 до 3,4% (Тарвердиева, 1965).

Краб также встречается не только на грунте, в составе бентоса, но и в обрастаниях (Алиев, Пятакова, 1968) и служит пищей вобле, севрюге и белуге.

Балынусы и мшанка конопеум играют теперь значительную роль и в обрастаниях и в бентосе. Биомасса балынусов в обрастаниях составляет 10 кг/м^2 и более, а мшанки — $0,8 \text{ кг/м}^2$. Средняя биомасса балынусов в бентосе Северного Каспия достигает $1,5$, а в Среднем — $6,6 \text{ г/м}^2$ (Романова, Осадчих, 1965).

В конце 40-х годов в бентосе Каспийского моря в результате интродукции стали приобретать существенное значение полихеты *Nereis diversicolor*, а в середине 50-х годов и двустворчатый моллюск *Abra (Syndesmuca ovata)*. Оба эти организма хорошо прижились и сейчас являются основной пищей всех бентофагов, в особенности осетра и севрюги. Особенно большие биомассы нерейса и абры отмечались в первые годы после их расселения, когда у западного побережья Среднего Каспия средняя биомасса нерейса достигала $14,9$, а абры — $57,3 \text{ г/м}^2$.

В настоящее время после первоначальной «вспышки» биомасса обоих видов стабилизировалась и держится на высоком уровне. Так, биомасса нерейса (в граммах на квадратный метр) у западного побережья Среднего Каспия колеблется от $0,3$ зимой до $2,7$ летом, а абры — от $0,7$ зимой до $142,4$ летом (Алиев, 1969), у западного побережья Южного Каспия нерейса — от $0,02$ зимой до $0,5$ летом, а абры — от $77,7$ осенью до $268,5$ летом (Алиев, Пятакова, 1968).

Значение этих видов в пище бентосоядных рыб велико. По данным М. И. Тарведиевой (1965), нерейс в пище осетра составляет от 9 до 23% , в пище севрюги — от 12 до 67% ; абра у осетра — $12-33$, у севрюги — $7-17\%$.

Общая биомасса нерейса оценивается Романовой и Осадчих (1965) для 1962 г. в 4 , абры в 35 млн. ц.

Состав флоры и фауны Каспия

Общее число обитающих в Каспии видов оценивается одними авторами свыше 800 для фауны и около 500 для флоры (Зенкевич, 1963; Зенкевич, Зевина, 1969), другими — около 400 (для фауны), а вместе с паразитами рыб — 550 видов (Мордухай-Болтовской, 1960).

Ареалы беспозвоночных и водорослей различного происхождения в Каспийском море представлены на рис. 3.

Характерными особенностями фауны Каспия в целом являются высокая степень эндемизма видов и даже родов, бурное видообразование от немногих исходных форм (сельди, бычки, пугловки), гигантизм отдельных форм.

Отношение гидробионтов к солености

Характерной чертой распространения водных организмов являются два максимума их видового разнообразия — в пресных и полносоленых океанских водах. Число видов моллюсков, ракообразных, рыб, населяющих воды соленостью $5-12\text{‰}$, очень ограничено. Спиржение числа видов в солоноватых водах получило название «правила минимума видов» или «парадокса солоноватых вод».

Качественная бедность фауны солоноватых вод, в том числе и Каспия, объяснена различными исследователями по-разному — геологической историей (Зенкевич, 1963), геологической эфемерностью солоноватых вод (Паули, 1954), размерами водоема (Численко, 1964), критической ролью солености $5-8\text{‰}$ для обмена водных организмов (Хлебович, 1961, 1968).

Соленость $5-8\text{‰}$, по В. В. Хлебовичу (1961, 1968), является зоной стыка пресноводной и морской фаун. На этот диапазон солености прихо-

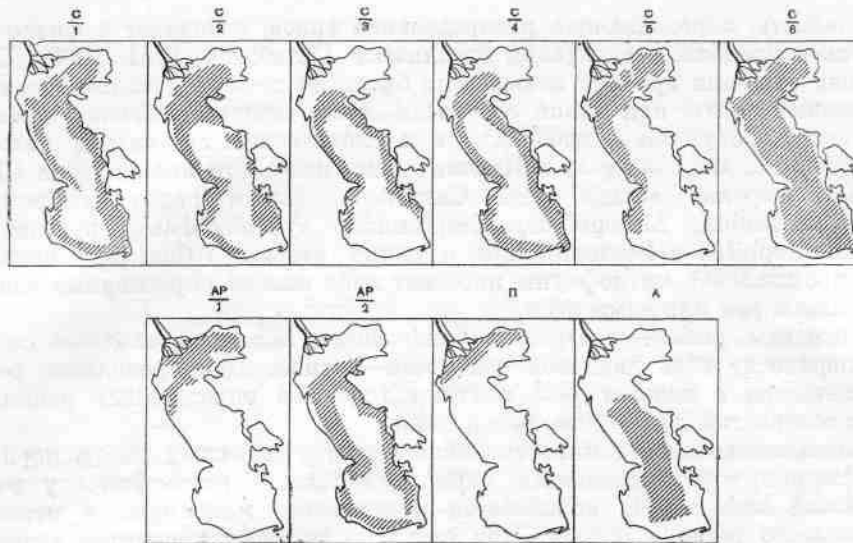


Рис. 3. Ареалы беспозвоночных и водорослей различного происхождения в Каспийском море (по данным разных авторов)

С — средиземноморская фауна, 1 — нереис; 2 — синдесмия; 3 — митилястер; 4 — баланус; 5 — краб; 6 — ризосоления. АР — автохтонная реликтовая, 1 — слабосоленатоводные моллюски, 2 — солоноватоводные моллюски. П — пресноводная. А — арктическая (ракообразные)

дится зона минимума видов * (Remane, 1934, 1958, Beadle, 1959). По обе стороны от этого барьера развиваются различные фаунистические комплексы.

При снижении солености ниже 5—8‰ некоторых морских моллюсков происходят нарушения нормы обмена. Соотношение ионов солей относительно мало меняется в диапазоне солености от 35 до 5—8‰ и резко изменяется при переходе через солевой барьер 5—8‰.

Большинство видов Среднего Каспия, по Ф. Д. Мордухай-Болтовскому (1960), не выносит повышения солености, но хорошо выносит ее снижение нередко до полного опреснения, что свидетельствует о сильных опреснениях Каспия в прошлом.

Как отмечает П. И. Усачев (1948), большинство фитопланктов Северного Каспия — более 40% видов, принадлежат к солоноватоводным организмам, 30% — к пресноводным и 15% — к морским (эвригалинным). В зоопланктоне пресноводных форм насчитывается более 50%, морских — более 30%, а на долю солоноватоводных и индифферентных форм приходится около 10% (Зенкевич, Зевина, 1969). Зоопланктон Северного Каспия (по Лесникову и Матвеевой, 1959) отличается значительной эвригалинностью составляющих его форм.

Бентос Каспия по отношению к солености Л. Г. Виноградов (1959) разделил на следующие комплексы.

1. Морской
 - а) каспийские соленолюбивые реликты (клювовидная дрейссена, дрейссена каспийская, некоторые виды дидакны);
 - б) средиземноморские (вселенцы — митилястер, церастодерма и акклиматизированные — нереис, абра);
2. Солоноватоводный — дрейссена полиморфа, монодакна и дидакна тригоноидидес — виды, переносящие соленость от 3—5 до 12‰. Эти формы не переносят значительных колебаний солености и сильно зависят от величины речного стока;
3. Слабосоленатоводный — адакны, высшие ракообразные, олигохеты, личинки хирономид (черви и ракообразные этого комплекса переносят резкие колебания солености);
4. Пресноводный — формы, населяющие дельту и авандельту Волги.

Соленость, определяющая распределение видов, совпадает с физиологическими пределами адаптаций организмов (Хлебович, 1961, 1968). Однако для решения проблем повышения биологической продуктивности водоемов еще важнее знать, при какой солености обеспечивается высокая и максимальная продукция гидробионта и экологической системы в целом.

Собственно морских рыб в Каспии очень мало. Это кильки рода *Clupeonella*, морские сельди рода *Caspialosa*, бычки родов — *Knipowitschia*, *Neogobius*, *Mesogobius*, *Caspiasoma*, *Pomatoshistus*, пугловки родов *Bentophilus* и *Bentophiloides*, а также атерина *Atherina*; основная часть промысловой ихтиофауны населяет либо сильно опресненные воды, либо дельты рек или сами реки.

Проходные рыбы — осетровые, белорыбица, лосось, проходные сельди — переносят весь диапазон солености Каспия. Полупроходные, размножающиеся в дельтах рек, обитают только в опресненных районах моря с соленостью до 8—10‰, редко выше.

Минимальная эвригалинность наблюдается у взрослых рыб в период размножения, у развивающейся икры и личинок. В дальнейшем у подрастающей молодежи она повышается и достигает максимума в период интенсивного роста и нагула. При развитии половых продуктов эвригалинность снижается.

Из сказанного видно, что зона нагула каждого вида рыб с возрастом расширяется, а затем перед наступлением половой зрелости резко сокращается. Эта закономерность определяет то важное в практическом отношении положение, что площади зон для существования рыб на различных этапах роста и развития неодинаковы.

Зоны максимального опреснения, необходимые для жизни молодежи, могут быть по площади минимальными, а зоны, необходимые для нагула подрастающих рыб, должны быть максимальными, но значительно менее опресненными.

Очень важен в распространении рыб фактор равномерности распределения водных масс различной солености. При резком перепаде градиентов солености рыбы неохотно выходят за пределы сильно опресненных вод и, наоборот, при плавном переходе могут выйти в зоны почти максимальной солености.

Н. П. Танасийчук (1959а) приводит несколько интересных примеров, когда в западной части Северного Каспия при резких градиентах солености лещ держался в водах соленостью 2—4‰, а при солености выше 8‰ не встречался. В восточной части Северного Каспия повышение солености было более плавным, лещ встречался (правда, в небольшом количестве) и при солености 8—12‰.

Трофические системы Каспия и формирование биологической продукции

В Каспийском море сформировались две трофические системы¹ (рис. 4). Первая ограничена Северным Каспием, живет за счет биогенных солей, приносимых стоком рек и в первую очередь Волги. Вторая приурочена к Среднему и Южному Каспию, обеспечивается биогенными элементами, вошедшими в биологический круговорот, и находящимися в глубинных слоях моря. Подъем их в продуцирующий фотический слой происходит в результате вертикального перемешивания водных масс.

Сложная геологическая история Каспийского бассейна обусловила проникновение в него видов различных фаунистических комплексов, рез-

¹ При этом здесь и ниже в настоящей монографии авторы пользуются следующими понятиями: биогеоценоз принимается в понятии В. Н. Сукачева (единство биотопа и биоценоза); под экосистемой подразумевается совокупность элементов биотической части биогеоценоза. Трофическими системами обозначаются отдельные экосистемы или их звенья, объединенные общими потоками энергии.

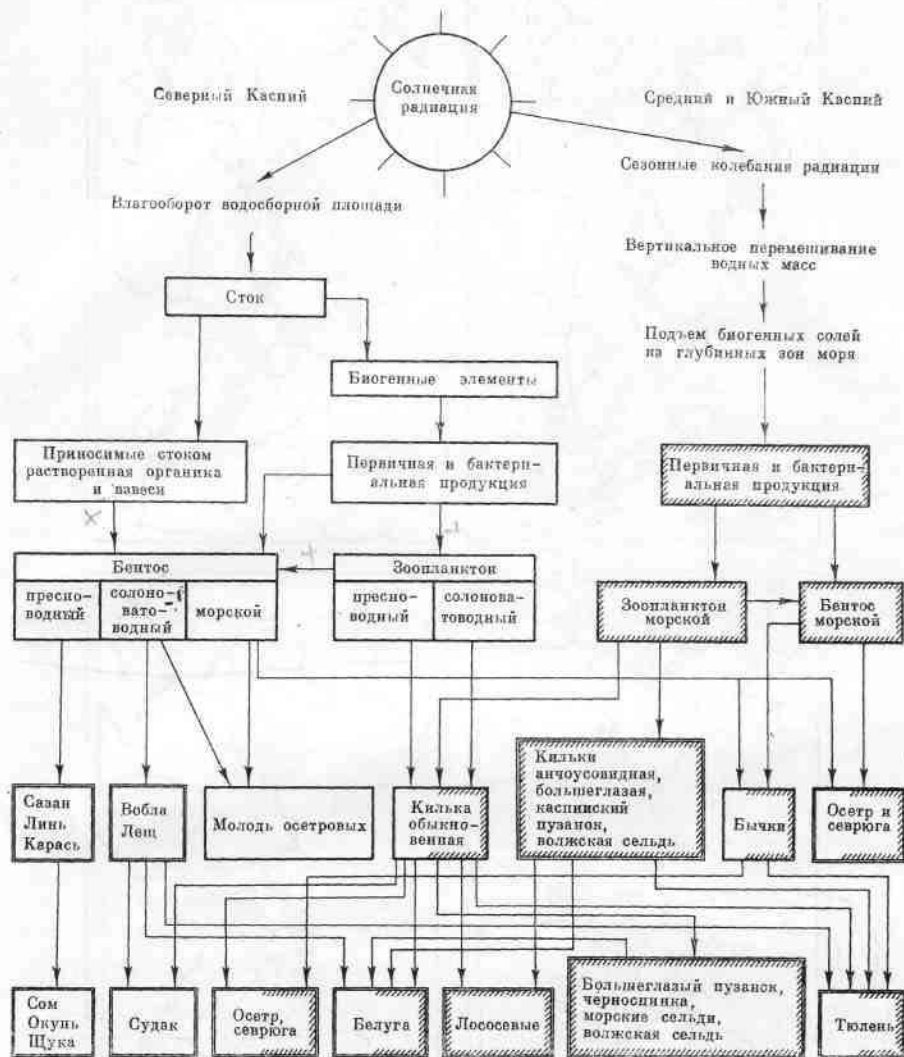


Рис. 4. Схема трофических систем Каспийского моря

Стрелки показывают направление основных потоков энергии. В двойной рамке — конечная хозяйственная продукция. Незаштрихованные клетки — первая трофическая система, заштрихованные — вторая, наполовину заштрихованные — первая и вторая вместе. Осетр и севрюга формируют продукцию промысловой части стада как за счет бентоса, так и за счет рыбы. Волжская сельдь формирует продукцию как за счет зоопланктона, так и рыбы.

но различных по происхождению и экологическим требованиям. Производящая система Северного Каспия формирует конечную продукцию генеративно-пресноводных рыб преимущественно по каналу бентоса, на базе автохтонно-реликтового комплекса моллюсков и ракообразных.

Жизненный цикл всех организмов этой системы протекает в зоне значительного опреснения. Можно думать, что объединение в единую производящую систему двух фаунистических комплексов различного происхождения наиболее интенсивно происходило в межледниковый и послеледниковый периоды, когда тающие льды вызывали большое опреснение наших южных морей. В эти периоды складывались одинаково благоприятные условия для жизни этой группы рыб как при их размножении, так и в море в зонах значительного опреснения.

Производство осетра и севрюги в прошлом формировалась за счет ав-

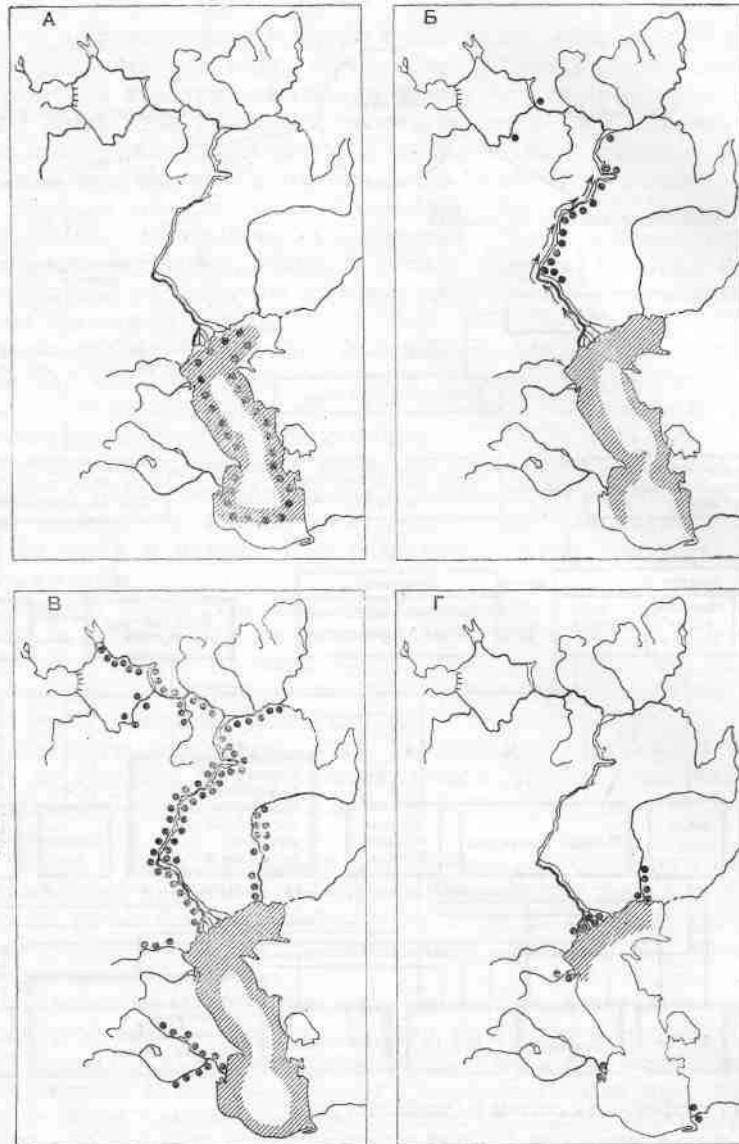


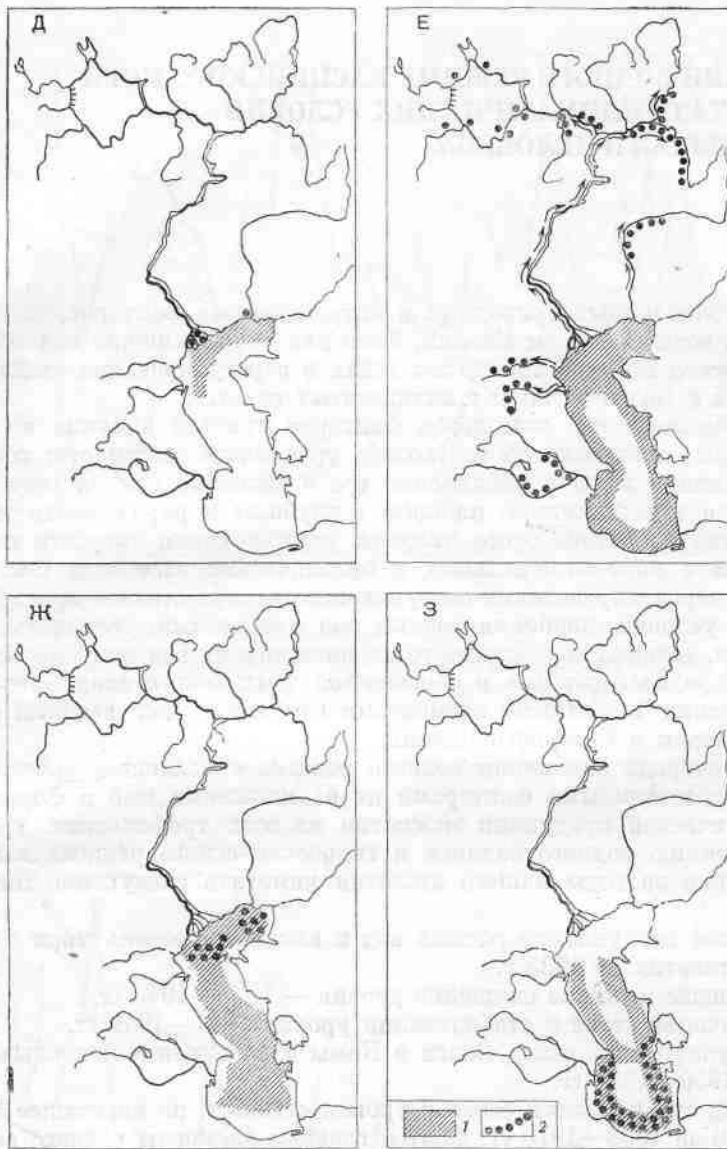
Рис. 5. Миграционные циклы и распространение главных промысловых объектов Каспийского моря

А — кильки (в Северном Каспии — обыкновенная, в Среднем и Южном — анчоусовидная и большеглазая); Б — проходные сельди (черноспинка, волжская); В — осетровые; Г — карповые; Д — судак; Е — лососевые (в Волге и Урале — белорыбца, в речах Среднего и Южного Каспия — лосось); Ж — тюлень; З — кефали. 1 — районы нагула, 2 — районы воспроизводства

тохтонного реликтового бентоса. После вселения в Каспий нерпца и абры примерно треть продукции осетровых, по оценке Ю. Ю. Марти, создается за счет средиземноморского комплекса. Продукция белуги формируется главным образом за счет килек, т. е. автохтонно-реликтовой фауны (Марти, 1972).

Трофическая система Среднего и Южного Каспия формирует продукцию преимущественно за счет планктона.

Ихтиоцен пелагиали Каспия сложился из автохтонно-реликтовых сельдей и килек. Важным компонентом их питания, наряду с реликтовыми рагообразными, сделались каланипеда (средиземноморского происхождения) и лимнокалянус (северного происхождения).



Наличие двух трофических систем (каналов) в Каспии несколько вуализуется тем, что некоторые генеративно-пресноводные, арктические и автохтонные рыбы размножаются в пресной воде, используя первый канал для нагула молоди (лососевые, пузанок, проходные сельди), второй — для формирования продукции подрастающих и взрослых рыб.

В заключение мы приводим распространение и миграционные циклы основных промысловых рыб Каспийского моря (рис. 5).

Обращают внимание широкий нерестовый и нагульный ареалы проходных рыб: осетровых, белорыбицы, сельдей. Численность их уже давно определяется речным периодом жизни. Все эти рыбы в условиях зарегулирования стока потеряли большую часть своих нерестилищ, но принимаемые меры по их разведению позволяют надеяться, что они будут сохранены. Полупроходные рыбы (вобла, лещ, сазан, судак), размножающиеся в дельтах Волги, Урала, Терека и Куры, обладали относительно небольшими «нерестовым» и «нагульным» ареалами. Уменьшение стока под влиянием климатических условий и деятельности человека сказывается на их размножении и на условиях их нагула.