

ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПЕРВИЧНОЙ И ВТОРИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ

Фитопланктон

Изучение фитопланктона Каспийского моря было начато в начале XX столетия (Генкель, 1909; Чугунов, 1924; Issatschenko, 1924), а с 1932 и до 1941 г. велись планомерные исследования, которые возглавлял П. И. Усачев (1948)¹. После перерыва, продолжавшегося до 1956 г., изучение фитопланктона Каспия было возобновлено В. Д. Левшаковой (1963, 1965, 1967, 1970, 1971, 1972).

П. И. Усачевым было установлено 155 планктонных форм, большинство которых он относил к солоноватоводному комплексу — 42% от общего числа видов, к пресноводному — 30 и к морскому — 15%. Наиболее богатой фитопланктоном была западная половина Северного Каспия. Наибольшие показатели биомассы фитопланктона на всех участках Северного Каспия наблюдались летом.

До 1935 г. в фитопланктоне преобладала пиррофитовая водоросль — *Euxiviaella cordata* (33—58% всей биомассы), следующими по биомассе были диатомовые (23—34%), затем сине-зеленые (12—14%) и зеленые (12—20%).

П. И. Усачев отмечает проникновение в Каспий из Азово-Черноморского бассейна диатомовой водоросли *Rhizosolenia calcar-avis*, которая попала, скорее всего, при перевозке молоди кефали из района Новороссийска. Впервые эта водоросль была отмечена в Южном Каспии в начале сентября 1934 г. (Усачев, 1948). В 1935 г. ризосоления появилась в юго-западном участке Северного Каспия, а затем проникла на восток. В Среднем Каспии ризосоления встречалась в большом количестве в течение всего года.

В то время экологические черты ризосоления еще не были в полной мере ясны, тем не менее П. И. Усачев правильно указал, что она не повлияет угнетающим образом на развитие других видов фитопланктона Северного Каспия.

Максимальная биомасса ризосоления была отмечена в 1936 г. — 3,7 г/м³, в 1937 г. она снизилась до 1,7 г/м³, а в 1940 г. увеличилась до 2,0 г/м³.

П. И. Усачев пришел к выводу, что количественные изменения фитопланктона в Северном Каспии зависят от колебания речного стока. Соотношения средней биомассы фитопланктона Северного, Среднего и Южного Каспия (в г/м³) в тот период представлены ниже:

	Весна	Лето	Осень
Северный Каспий	1,0	3,5	2,5
Средний Каспий	1,5	0,3	0,5
Южный Каспий	0,5	0,5	0,5

После 1935 г. в планктоне Северного Каспия преобладали диатомы, затем следовали синезеленые и зеленые. По биомассе пиррофитовые чаще всего занимали последнее место.

¹ П. И. Усачев (1961) применял разработанный им количественный метод. В. Д. Левшакова собирала пробы батометром Рутнера из поверхностного слоя по стандартной сетке, принятой Каспийским научно-исследовательским институтом рыбного хозяйства. Обработка проб велась по методу П. И. Усачева.

ТАБЛИЦА 4
 Экологические группы* фитопланктона Северного Каспия по отношению
 к солености
 (по В. Д. Левшаковой, 1971)

Экологическая группа	Соленость в районах массового распростра- нения, ‰	Число групп					
		общее	сине- зеленые	диато- мовые	пирофи- товые	зеле- ные	прочие
Пресноводные	0,1—6,0	194	39	27	3	121	4
Солоноватоводные пресновод- ные	0,1—6,0	49	18	23	3	5	—
Солоноватоводные	3,0—13,0	63	17	33	12	1	—
Морские эвригалинные	5,0—13	37	—	28	9	—	—

* В. Д. Левшакова выделяет 5 групп. Помимо приведенных нами четырех групп, представлены также галофобы с одним видом диатомей — *Tabellaria fenestrata*.

По отношению к солености В. Д. Левшакова объединяет водоросли Северного Каспия в 5 экологических групп (табл. 4).

По видовому разнообразию на первом месте стоит пресноводная группа, а по величине продукции важное значение имеют солоноватоводная и морская группы. Среди солоноватоводных видов особое место занимает *Euxivella cordata*, численность которой составляет десятки миллионов в 1 м³ (до 180 млн. экз.). Из морских видов весьма большую численность имеет *Rhizosolenia calcar-avis*. Оба этих вида являются наиболее многочисленными. По числу клеток *эксуйелла* превосходит *ризосолецию*, по биомассе на первом месте ввиду своего большого размера стоит *ризосолеция*.

На рис. 15 представлена встречаемость *ризосолеции* и *эксуйеллы* при разной солености и температуре (по данным В. Д. Левшаковой за 1956—1965 гг.). Максимум развития обоих видов существенно отличается по солености — наибольшее количество клеток *ризосолеции* обнаружено (как это хорошо видно на рис. 15, А) при 6—7, а *эксуйеллы* при 9—12‰.

В то же время следует отметить, что массовое распространение *ризосолеции* наблюдается и при более высокой солености — до 11 и даже до 12‰. При рассмотрении рис. 15 возникает предположение, что особенно большие скопления *ризосолеции* при солености 6—7‰ могут быть вызваны и другими факторами, прежде всего количеством биогенных элементов. Более широкий диапазон солености может выносить и *эксуйелла* — от 5—6 до 12‰.

В. Д. Левшакова отмечает, что многие диатомей, живущие в Средиземном море при солености 34—36‰, в Черном море — при 17—18‰, в Каспийском море встречаются при солености 12—13‰. Эта пластичность диатомовых имеет для Каспия важное значение.

Температурные условия существования *ризосолеции* и *эксуйеллы* (рис. 15, Б) различаются весьма существенно. Массовые скопления *ризосолеции* встречаются при температуре 2—6, *эксуйеллы* — выше 12°. В Среднем и Южном Каспии *ризосолеция* развивается весной и осенью. В Северном Каспии она встречается только весной в юго-западной части. Весенняя «вспышка» фитопланктона в этом районе, несомненно, обусловлена развитием этой водоросли. *Эксуйелла* определяет формирование продукции в Северном Каспии летом. В связи с этим вызывает сожаление

ние, что в течение многих лет основное внимание исследователей было сосредоточено преимущественно на развитии весеннего планктона. Данные, приведенные по западной части Северного Каспия, видимо довольно точно характеризуют биомассу фитопланктона в среднем за период 1956—1965 гг., весной она составляла $2,6 \text{ г/м}^3$. Данные, характеризующие биомассу весеннего планктона восточной части Северного Каспия ($0,2—0,6 \text{ г/м}^3$), трудно сопоставимы с показателями биомассы западной части, так как на востоке продукцию фитопланктона определяют виды, развивающиеся позднее летом.

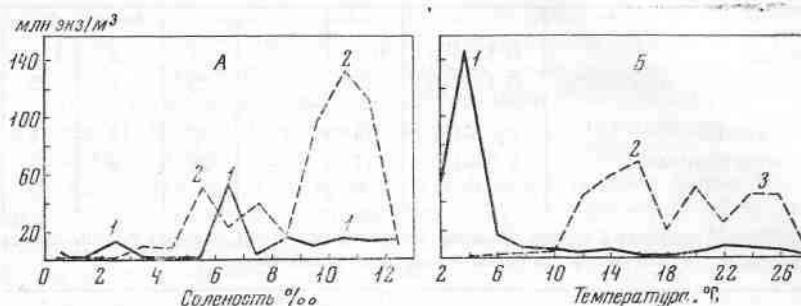


Рис. 15. Средние данные по численности клеток *Rhizosolenia calcaravis* (1) и *Euxivella cordata* (2) в фитопланктоне Северного Каспия при разной солености (А) и температуре (Б) за период 1959—1965 гг. (в млн. экз/м³)

Анализируя межгодовые изменения биомассы планктона с использованием метода простой и множественной корреляции, Н. А. Тимофеев (1971а) пришел к выводу, что межгодовые изменения средней биомассы весеннего фитопланктона в юго-западной части Северного Каспия зависят от количества питательных солей, накопленных в море зимой, характера весенних тепловых процессов и водообмена со Средним Каспием.

В связи с этим и следует отметить, во-первых, что ведущей формой весеннего фитопланктона в этом районе может быть только ризосоления (тогда объяснима ее связь с осолоняющим влиянием Среднего Каспия и развитием данного таксона до основного стока Волги), во-вторых, поля фитопланктона этого района в результате господствующего здесь течения, идущего в южном направлении (усиливающегося в период половодья), должны сноситься в Средний Каспий, в-третьих, этот фитопланктон оказывает влияние на уровень биологической продукции западного района Среднего Каспия, но не может оказывать серьезного влияния на биопродукционные процессы, происходящие после половодья в Северном Каспии.

Эта масса первичной продукции видимо оказывает существенное влияние на бентос в районе, прилегающем к северному Дагестану, где, как известно, биомасса его значительна, но не имеет серьезного значения для собственно Северного Каспия.

Исследования летнего фитопланктона в Северном Каспии (Левшакова, 1967) показали, что доминирующим видом здесь была эксувиелла. Существенное значение в питании беспозвоночных имела также спиругири, наибольшая биомасса которой наблюдалась в 1966 г., когда в море поступило большое количество взвешенных веществ и минерального фосфора. В 1967 г., менее многоводном и бедном по твердому стоку, биомасса спиругири уменьшилась более чем в 20 раз (табл. 5).

В целом за период после зарегулирования стока Волги биомасса весеннего планктона понизилась с $2,3$ до $0,8 \text{ г/м}^3$, а летнего с $4,4$ до $2,3 \text{ г/м}^3$ (Яблонская, Винецкая, Осадчих, Левшакова и др., 1972).

Отмечая высокий методический уровень исследований и большое значение фитопланктона, выполненных в тридцатых годах П. И. Усачевым, а с 1956 г. В. Д. Левшаковой, мы должны констатировать большие проб-

ТАБЛИЦА 5

Биомасса фитопланктона в различных районах Северного Каспия в августе 1966 и 1967 гг. (в г/м³)

(по В. Д. Левшаковой, 1967)

Водоросли	Предустьевое пространство		Юго-западный район		Центральное мелководье		Юго-восточный район		Восточное побережье		Уральская бороздина		Всегопо-Северному Каспию			
	1966	1967	1966	1967	1966	1967	1966	1967	1966	1967	1966	1967	1966	1967		
Синезеленые	1,3	2,1	3,3	1,3	1,3	0,5	0,1	+	+	+	+	+	+	+	1,2	0,7
Зеленые	1,3	0,6	0,2	0,3	0,4	0,1	+	+	+	+	+	+	+	+	0,4	0,2
Продитовые	+	+	0,2	+	0,1	+	0,1	+	+	+	+	+	+	+	0,1	+
Диатомовые	0,5	0,2	2,7	0,5	1,2	1,0	1,2	0,7	1,0	2,1	3,8	0,1	1,7	0,4	0,4	0,4
Всего	3,2	3,0	6,4	2,2	3,2	1,6	1,4	0,7	2,2	+	3,8	0,1	3,4	1,4	1,4	1,4

Примечание. Знаком плюс отмечено присутствие биомассы в количестве менее 0,1 г/м³.

ТАБЛИЦА 6

Средняя биомасса фитопланктона в Северном Каспии (в г/м³)

Год	Весна	Лето	Годовая	Автор
1932—1941	1,0	3,5	—	П. И. Усачев, 1948
1936	0,8	6,1	3,7	Тот же
1937		2,3		»
1938	0,3	3,7	1,7	»
1939	0,3			»
1940	2,1	2,5	2,1	»
1941	2,1	5,9		»
До зарегулирования	2,3	4,4	—	В. Д. Левшакова, 1967
1966	—	3,4	—	Тот же
1967	—	1,4	—	»
Последние годы	0,8	2,3	—	Яблонская и др., 1972
	Западная часть		Восточная часть, весна	
1956—1958	1,8	—	0,7	В. Д. Левшакова, 1967
1959—1960	6,1	—	0,2	
1961—1965	1,7	—	0,3	

лы в изучении фитопланктона во времени и пространстве, которые затрудняют оценку этой ступени трофической системы Северного Каспия (табл. 6).

Осредненные оценки П. И. Усачева, сделанные им для всего Северного Каспия, относятся к 1932, 1934—1941 гг., существенно отличающимся по объему стока и приносу биогенных элементов. Наблюдения В. Д. Левшаковой за состоянием весеннего планктона в западной части Северного Каспия охватывают 10 лет (1956—1965), также отличающихся по объему стока и приносу взвешенных веществ и минерального фосфора. Но оценки фитопланктона проводились в апреле, до половодья, которое в дельте начинается с конца этого месяца, а в море — в мае-июне. Форми-

рование фитопланктона этого района, несомненно, базируется на аллохтонном материале речного происхождения, принесенного, однако, не в данном году, а в прошлом или даже прошлые годы.

Если основываться на осредненных оценках биомассы фитопланктона Северного Каспия, то можно признать, что в последние годы она близка ($0,8 \text{ г/м}^3$) к оценке, данной П. И. Усачевым ($1,0 \text{ г/м}^3$). Биомасса же летнего фитопланктона уменьшалась на одну треть. По данным Усачева, она составляла 3,5, в последние годы — $2,3 \text{ г/м}^3$.

Первичная продукция

Наблюдения за изменениями первичной продукции в Северном Каспии ведутся с 1936 г. (Винецкая, 1962, 1965, 1966а б.; Винецкая и др., 1972). Они хорошо дополняют оценки фитопланктона, которые имеются за это же время. Расчеты первичной продукции были выполнены на очень большом материале (до 40 тыс. анализов) для многих районов Северного Каспия. Особенно обильны материалы, относящиеся к мелководной и глубоководной зонам западной части Северного Каспия. Первичная продукция рассчитывалась методом В. Г. Дацко по материалам рейсовых и суточных определений кислорода в море.

При изучении материалов было установлено, что до 1962 г. первичная продукция в придонных горизонтах была значительно меньше, чем в поверхностных слоях (Винецкая, 1962, 1965, 1966б; Винецкая, Барсукова, 1957). Сниженный фотосинтез в придонных слоях был обусловлен большой мутностью воды. После зарегулирования стока Волги (в 1956 г.) при возросшей прозрачности первичная продукция у дна возросла и во многих случаях превышала продукцию в поверхностных горизонтах (Винецкая, 1968). Наиболее интенсивный процесс образования органического вещества происходил в июне и августе (рис. 16).

Н. И. Винецкая (1962) установила очень важную закономерность формирования первичной продукции в западной части Северного Каспия. Весной фотосинтез происходит за счет биогенных элементов, накопленных в зимний период. В половодье, когда наблюдается постоянный приток минеральных солей с полыми водами, образование органического вещества в западной части Северного Каспия достигает максимума.

Влияние половодья на мелководную и глубоководную зоны различно. В маловодные годы при небольшом объеме стока и малых скоростях течений интенсивный процесс формирования первичной продукции происходит в мелководной зоне. Такие условия наблюдались в 1935—1939 и с 1951 по 1955 г. В многоводные годы, когда полые воды быстро проходят через мелководную зону и устремляются в море, интенсивность фотосинтеза снижается в предустьевом пространстве и возрастает в глубоководной зоне.

Начиная с 1956—1957 гг. в результате уменьшающегося стока фосфатов и небольших попусков воды, первичная продукция стала заметно снижаться, причем особенно резкое снижение наблюдалось в глубоководной зоне Северного Каспия.

Выявленная Н. И. Винецкой (1959, 1966а) взаимосвязь между величиной стока Волги в половодье и приносом минерального фосфора в море, с одной стороны, и интенсивностью и районом формирования первичной продукции, с другой, представляет одно из системных начал жизни Северного Каспия. В основе этой системы находятся геофизические и геохимические процессы в пределах водосборной площади бассейна Волги. В зависимости от интенсивности половодья и приноса фосфатов меняется положение продуктивной зоны.

При уменьшении объема половодья продуктивная зона приближается к дельте, при увеличении объемов стока в половодье продуктивная зона сдвигается в море.

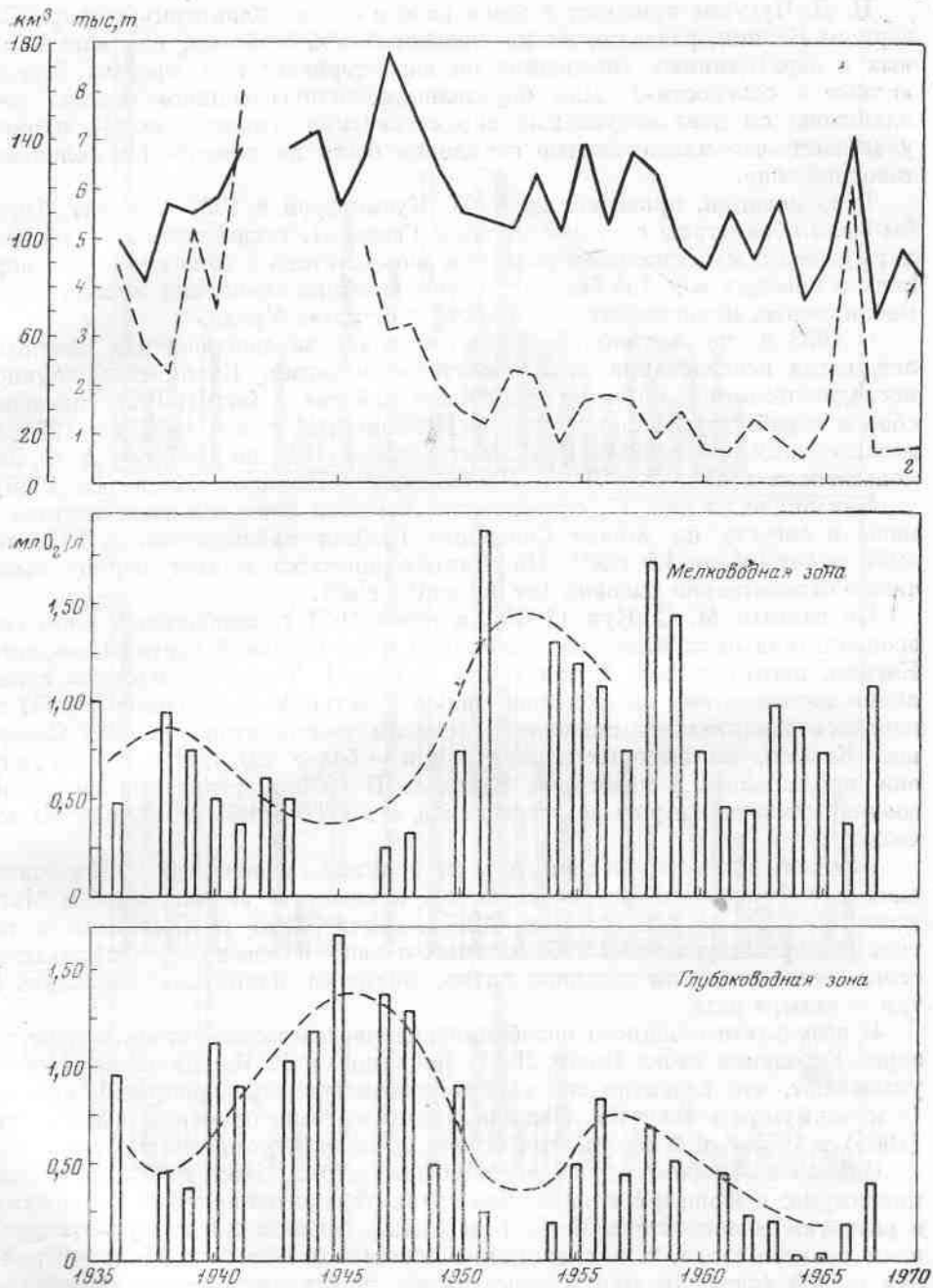


Рис. 16. Формирование первичной продукции в Северном Каспии в зависимости от стока Волги в половодье и приноса минерального фосфора, по Барсуковой (1974)

Сток Волги, km^3 в половодье у с. Верхнее Лебяжье (1) и сток фосфатов за половодье, тыс. т (2). Первичная продукция ($\text{ml O}_2/\text{l}$) в июне на западе в мелководной и в глубоководной зонах, по Винецкой (1965, 1966)

Зоопланктон

Исследования количественного и качественного составов зоопланктона Северного Каспия проводились Н. Л. Чугуновым (1921), А. П. Кусморской (1964), Л. А. Лесниковым и Р. П. Матвеевой (1959), М. С. Куи (1965) и в последнее время — Е. К. Курашовой (1971).

Н. Л. Чугунов приводит в своей работе список планктонных форм Северного Каспия, разделяя их на пресноводных, морских, солоноватоводных и эвригалинных (последних он характеризует как «формы безразличные к солености»). Для определения количественного состава зоопланктона он дает визуальные характеристики (много, мало), причем указывает, что максимальные скопления были им отмечены в солоноватоводной зоне.

Исследования, проведенные А. П. Кусморской в 1932—1935 гг. (пробы были обработаны счетным методом Гензена), также позволяли ей сделать вывод о максимальном развитии зоопланктона в зоне смешения морских и пресных вод. Ею были отмечены большие скопления зоопланктона на восточных мелководьях к юго-востоку от устья Урала.

С 1938 г. по настоящее время ежегодно за исключением военных лет, когда исследования были несистематическими, Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства (КаспНИРХ) проводит сбор и обработку зоопланктона¹. С 1938 по 1941 г. и с 1948 по 1951 г. исследования проводились Р. П. Матвеевой, с 1942 по 1947 г. — А. Ф. Зиновьевым и в 1953 г. — Л. А. Лесниковым (Лесников, Матвеева, 1959).

Как видно из рис. 17, относительно высокая биомасса зоопланктона в июне и августе на западе Северного Каспия наблюдались с 1953 по 1957 г. (от 0,4 до 1,0 г/м³). На востоке биомасса в этот период была также относительно высокой (от 0,2 до 0,4 г/м³).

По данным М. С. Кун (1965), в июне 1957 г. наибольшая биомасса зоопланктона была отмечена в западной и центральной частях Северного Каспия, против дельты Волги (более 2,0 г/м³). Такие же плотные скопления зоопланктона наблюдались также у устья Урала. Однако с 1957 г. началось значительное снижение биомассы зоопланктона во всем Северном Каспии, но высокие концентрации — более 2,0 г/м³ — в этом году еще наблюдались в некоторых районах. В 1959 г. такие концентрации зоопланктона почти уже не встречались, а в 1960—1961 гг. полностью исчезли.

Высокая биомасса зоопланктона на границе смешения пресных волжских и среднекаспийских морских вод, отмеченная Лесниковым и Матвеевой (1959), по данным Кун (1965), значительно уменьшилась и из трех обширных участков, наблюдаемых в июне в годы до зарегулирования стока, осталось лишь западное пятно, биомасса планктона снизилась в три — четыре раза.

В результате сезонного колебания количества зоопланктона в годы до зарегулирования стока Волги Л. А. Лесников и Р. П. Матвеева (1959) указывают, что развитие его характеризовалось одновершинной кривой (с максимумом в августе). Подобная картина была отмечена и М. С. Кун (1965) в 1955 г. и в первый год (1958) после зарегулирования стока.

Однако на втором году зарегулирования стока (1959) наблюдалось два максимума: в июне и сентябре. Два сравнительно одинаковых максимума в развитии зоопланктона М. С. Кун (1965) связывает с перераспределением речного стока, т. е. с влиянием сброса воды из водохранилищ ранней весной (февраль, март), в результате чего в этот период выносятся значительное количество органических веществ, тогда как ранее они поступали только во время весеннего паводка — в мае.

Начиная с 1960 г. по сравнению с 1954 и 1956 гг. наблюдалось значительное уменьшение количества зоопланктона в период его максимального развития. Так, в июне 1960 г. количество копепод и кладоцер снизилось почти в четыре раза, а общая биомасса — с 0,5 г/м³ в 1954 г. до

¹ С 1943 г. до настоящего времени пробы брались сетью Апштейна из газового сита № 49. До 1951 г. включительно материал обрабатывали методом Гензена (подсчет организмов в 1 мл пробы на счетной стеклянной пластинке). В 1953 г. в полевых условиях обработку проводили в замкнутой камере Кольквитца, дающей тот же результат, что и метод Гензена.

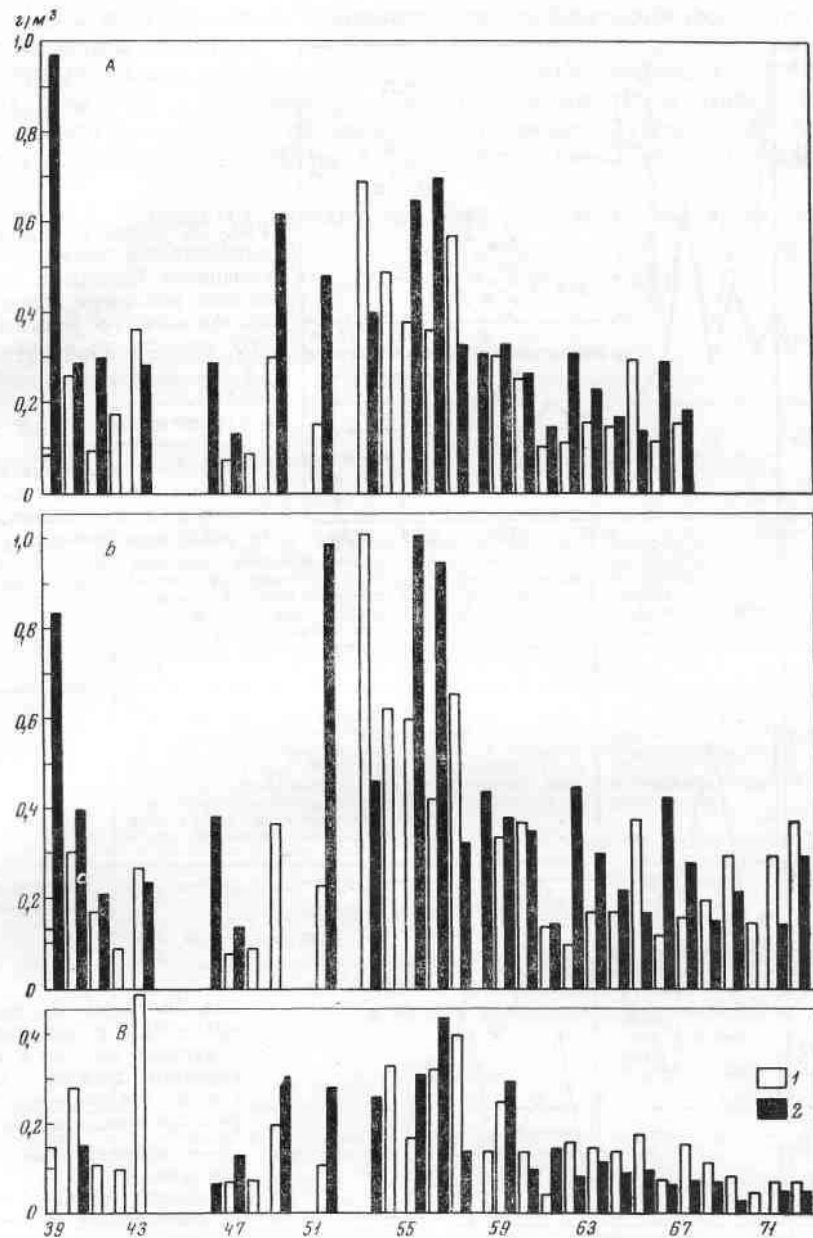


Рис. 17. Биомасса зоопланктона в Северном Каспии за 1939—1969 гг. по Лесникову, Матвеевой (1959), Кун (1965), Курашовой (1971)

А — общая; Б — западная часть; В — восточная часть; 1 — июнь; 2 — август

0,25 г/м³ в 1960 г. После постройки Куйбышевского, а затем Волгоградского гидроузлов биомасса зоопланктона в Северном Каспии резко снизилась (см. рис. 17). Во все годы наблюдений биомасса зоопланктона в западной части Северного Каспия была выше, чем в восточной.

В годы до зарегулирования стока Волги приносимые биогенные элементы, видимо, не оказывали лимитирующего влияния на развитие фито- и зоопланктона Северного Каспия, но после 1956 и особенно после 1959 г. это влияние стало проявляться (рис. 18, 19).

Так, выявлена прямая зависимость между выносом фосфатов и биомассой зоопланктона в июне и августе ($r=0,71\pm 0,15$) и между выносом

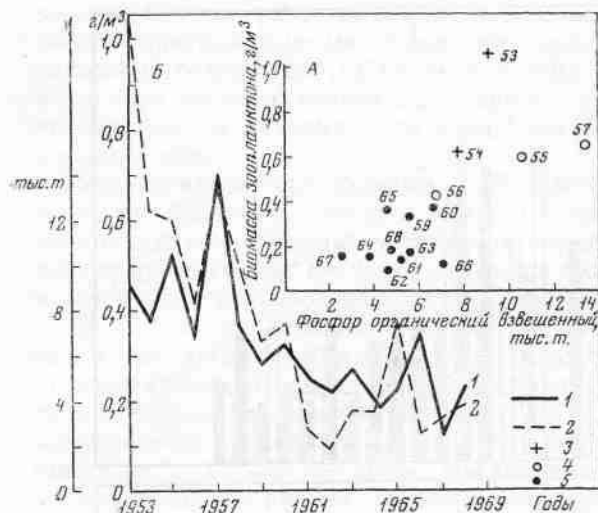


Рис. 18. Связь биомассы зоопланктона в западной части Северного Каспия в июне и выноса волжским стоком органического фосфора взвешенных веществ за половодье

A — корреляционный график ($r = 0,718$),
 1 — органический фосфор взвешенных веществ, тыс. т,
 2 — биомасса зоопланктона, г/м³;
 3 — до зарегулирования Волги;
 4 — во время зарегулирования;
 5 — после зарегулирования

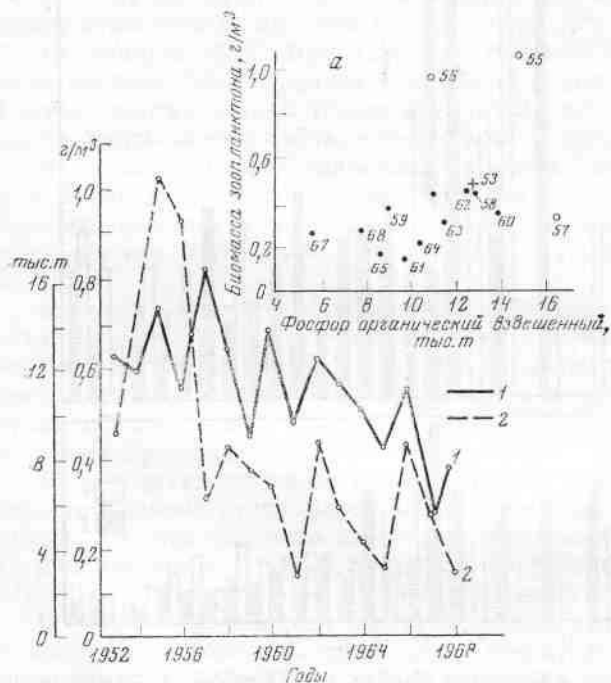


Рис. 19. Связь биомассы зоопланктона в западной части Северного Каспия в августе и годового выноса волжским стоком органического фосфора взвешенных веществ

a — корреляционный график ($r = 0,443$);
 1 — фосфор органический взвешенных веществ, тыс. т;
 2 — биомасса зоопланктона, г/м³

минерального растворенного азота и зоопланктоном в августе ($r=0,67 \pm \pm 0,16$) (Куранова, 1971).

Относительно четкая связь наблюдается между количеством органических соединений фосфора и азота, приносимых Волгой во взвешенном состоянии и биомассой зоопланктона в западной части Северного Каспия в июне ($r=0,718$) и августе ($r=0,443$).

Бентос

Наиболее существенные изменения бентоса Каспийского моря, происшедшие в последние 50 лет, связаны с проникновением митилястера в 20-х годах, акклимацией червя nereis в 40-х годах и моллюска абры (синдес-

ми) в 50-х годах, а также проникновением в последние годы балануса и крабика ретропанопеуса.

Впервые донные комплексы Северного Каспия выделил Н. Л. Чугунов (1923). Для 1935 г. с изменениями и дополнениями Я. А. Бирштейна выделяли пять комплексов: а) дельт и авандельт, 2) свала, 3) жестких грунтов с соленостью 5—9‰, 4) Уральской бороздины, 5) собственно моря.

В табл. 7 приводятся данные, характеризующие условия, состав и биомассу бентоса этих зон.

ТАБЛИЦА 7

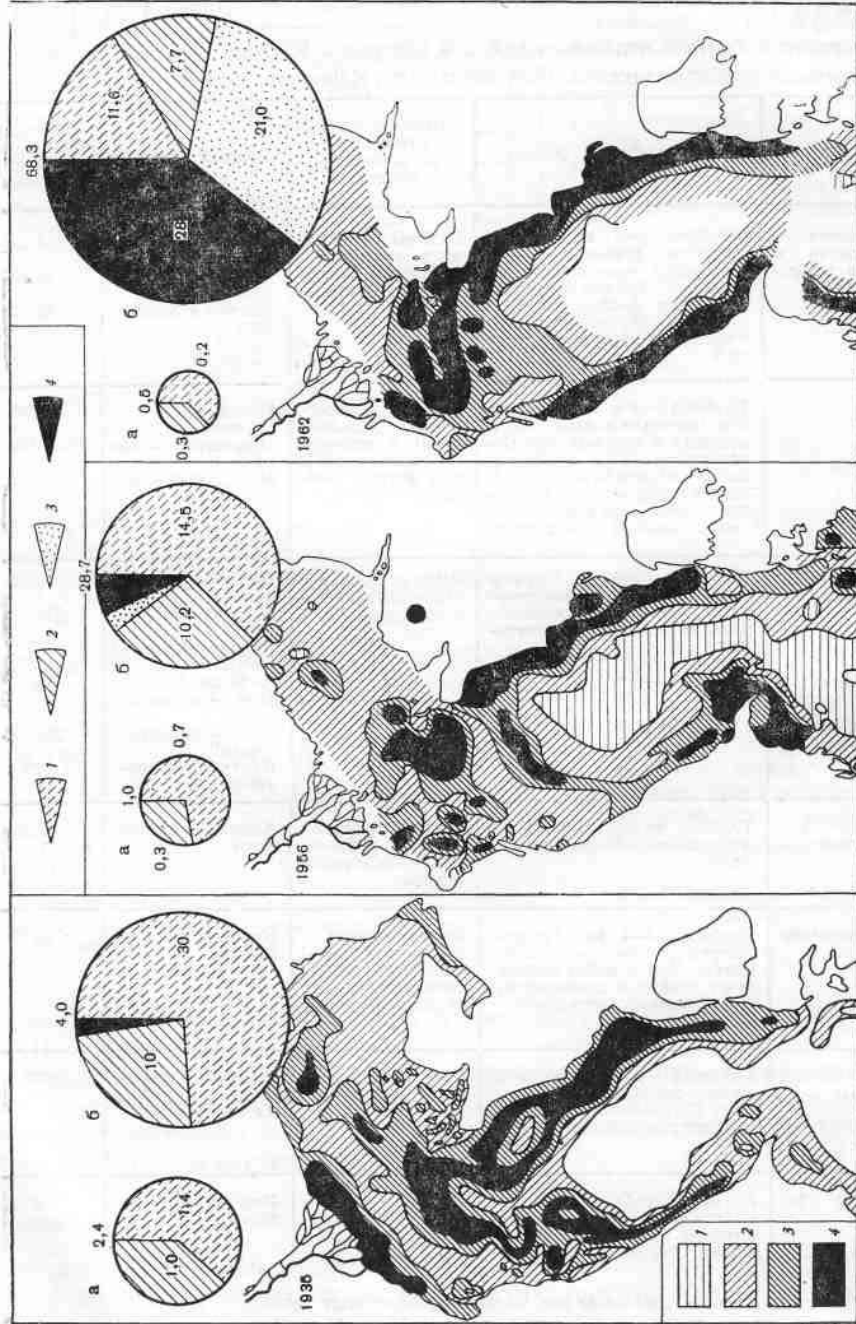
Характеристика бентоса отдельных районов Северного Каспия

(по Виноградову 1959; Саенковой, 1959; Шорыгину, Каревич, 1948) *

Район	Характеристика района	Факторы, воздействующие на развитие бентоса	Донный биоценоз	Биомасса биоценоза общ./кормовая
Предустьевое пространство и западные мелководья	Глубина 1—2 м. Грунты жесткие. Большой вынос биогенных элементов. Прозрачность. Низкая соленость (не более 2—3‰). Биотоп речных рыб, молоди проходных и полупроходных рыб	Заморы при больших паводках. Нагонные ветра ЮВ и В направлений	Вивипара — дрейссена Дрейссена — адакна Адакна — дрейссена	254/22 85/33 41/42
Свал	Глубина 3—8 м. Грунты мягкие. Оседание взвесей. Стык пресных и соленых вод. Соленость 0—12‰. Весной и летом стратификация. У дна нередки заморы. Основной район нагула воблы, леща, вахля — осетровых	Сильное опреснение (большой сток) и сильное осолонение (ЮВ и В ветра), выдание бентоса	Монодакна — адакна Монодакна — черви Монодакна — церастодерма	65/33 60/38 84/53
Юго-Западный глубоководный	Глубина 8—26 м. Грунты жесткие. Постоянное течение. Резкая стратификация. Места нагула осетровых	Заморы при стратификации	Церастодерма — монодакна Митиллястер — нерейс Церастодерма — нерейс Дидакна морская — церастодерма Абра — церастодерма Нерейс — олигохеты	71/40 379/ 33/ 82/ 265/175 42/12
Приуральский мелководный	Глубина до 3 м. Грунты полужесткие. Места нагула леща	Неустойчивость солевого режима под воздействием ветров	Адакна — олигохеты	42/12
Восточный мелководный	Глубины 3—4 м. Грунты жесткие. Высокая соленость. Лещ и вобла используют район в зависимости от солености, осетровые — постоянно	Распределение уральских и волжских вод в зависимости от стока и ветров	Корофиум — олигохеты	16/13
Свал Гурьевской бороздины	Глубины 4,5—6 м. Грунты илисто-песчаные, ракушечные. Круговое течение. Места нагула воблы, осетровых	Сток Урала, действие ветров	Дидакна тригоноидес — дрейссена полиморфа	49/20
Гурьевская бороздина	Глубины до 12 м. Халистатическая область. Грунты илистые, плотные. Используются осетровыми	Низкая биогенная обеспеченность	Нерейс — корофиум	17/15

* Состав биоценозов и биомассы даны для периода пятидесятых годов.

Рис. 20. Распределение биомассы бентоса в Каспийском море, средняя биомасса бентоса и уловы воблы и леща в Северном Каспии в 1935, 1956 и 1962 гг.



Распределение бентоса дано на рис. 20 для 1935, 1956 и 1962 гг. Наиболее богатые поля моллюсков расположены на глубине до 50 м, глубже 100 м фауна бедна и представлена главным образом ракообразными арктического происхождения (Зенкевич, Зевина, 1969).

Регулярные наблюдения за бентосом велись в Северном Каспии с 1935 г. Я. А. Бирштейн (1945), сравнивая данные Н. Л. Чугунова за 1918 г. с 1935 годом, пришел к выводу, что биомасса бентоса в Северном Каспии за этот период существенно не изменилась.

Среди факторов, определяющих состав, распределение и продуктивность бентоса в Каспии, Я. А. Бирштейн (1945), Л. Г. Виноградов (1959а, б), А. К. Саенкова (1959), А. А. Шорыгин и А. Ф. Каревич (1948), Е. А. Яблонская и В. Ф. Осадчих (1973) называли грунты, соленость, фактор трофности, характер питания отдельных видов в биоценозе, в отдельные годы в некоторых районах судьба бентоса зависела от кислородного режима придонных вод.

Некоторые биоценозы бентоса Каспийского моря состоят из форм различного фаунистического происхождения (монодакна — церастодерма, монодакна — нереис). По А. К. Саенковой (1959), преобладающий вид биоценоза составляет от 50 до 85% общей биомассы биоценоза. В зависимости от гидрологических условий отдельных периодов биоценоз может существенно изменяться. Так, до 1940 г. в Гурьевской бороздине ведущей формой была церастодерма, в последние годы ее сменили абра и нереис. В течение года состав биоценоза обычно сохраняется.

Почти во всех биоценозах Каспия основу биомассы составляют фильтраторы, на втором месте стоят глотатели, роль собирателей пищи с поверхности, а также грызущих и обкусывающих в большинстве случаев незначительна (Романова, 1963).

Речной сток данного года оказывает на бентос начала вегетационного периода незначительное влияние (Саенкова, 1959), так как в это время происходит смена поколений многих форм. Новое поколение еще незначительно по массе, а старшее разрежено в результате выедания его рыбами. Лишь в июле-августе состав и распределение бентоса определяются гидрологическими условиями данного года, которые имеют важное значение в расселении и жизни личинок моллюсков в первую половину лета.

В табл. 8 приводятся колебания количества бентоса за весь период исследований по отдельным периодам с учетом гидрологических условий. Следует при этом отметить, что средние показатели биомассы бентоса на большой акватории существенно отличаются от биомассы того или иного организма в биоценозе (табл. 9).

В биоценозах биомасса всегда выше, чем в среднем на площади Северного Каспия.

Существенную ошибку в представлении о продуктивности Северного Каспия вносят средние показатели биомассы митилястера.

Последний не только расселился в Среднем и Южном Каспии, но проник на свал Северного Каспия (глубины 10—12 км) за линию, принятую границей между Северным и Средним Каспием (о-в Чечень — мыс Тюб-Караган). Севернее он встречался только в 30-е годы при резком повышении солености (до 13‰ в восточной части).

В данное время митилястер держится только на свале (рис. 21). Таким образом, в биоценоз солоноватоводного комплекса Северного Каспия митилястер не проник, заселив поле более солеполюбивой морской дрейсены, которая была там многочисленной, но имела ограниченное значение в питании северокаспийских рыб и в частности воблы.

Исключительно высокая биомасса митилястера на склоне Северного Каспия — свыше 1000 г/м² при вычислении средней биомассы его на единицу всей площади Северного Каспия создает неверное представление о высокой доле его в этом районе.

Т А Б Л И Ц А 8

Биомасса бентоса (г/м² — числитель) и запас (тыс. т — знаменатель) в Северном Каспии в различные периоды
(по Е. А. Яблонской и В. Ф. Осадчих, 1973)

Группа бентоса	1935 г.	1939—1940 гг.	1941—1946 гг.	1947—1949 гг.	1950—1956 гг.	1957—1958 гг.	1959—1962 гг.	1963—1969 гг.
Всего	40,3 <u>4282</u>	9,9 <u>927</u>	23,3 <u>2119</u>	26,4 <u>2381</u>	23,7 <u>2008</u>	68,6 <u>5806</u>	73,3 <u>6178</u>	49,5 <u>4096</u>
Солоноатоводные моллюски	21,5 <u>2281</u>	2,2 <u>203</u>	10,9 <u>988</u>	11,3 <u>1020</u>	10,6 <u>899</u>	15,5 <u>1309</u>	15,7 <u>1322</u>	6,7 <u>553</u>
Средиземноморские моллюски	1,3 <u>132</u>	2,9 <u>270</u>	4,4 <u>403</u>	4,4 <u>399</u>	2,9 <u>249</u>	36,1 <u>3058</u>	38,4 <u>3237</u>	23,1 <u>1908</u>
в том числе абра	—	—	—	—	—	11,1 <u>940</u>	14,4 <u>1200</u>	8,7 <u>640</u>
прочие моллюски	13,1 <u>1396</u>	2,0 <u>183</u>	2,3 <u>212</u>	5,8 <u>522</u>	3,65 <u>308</u>	4,0 <u>349</u>	6,0 <u>505</u>	9,6 <u>793</u>
Хирономиды	1,0 <u>105</u>	0,3 <u>26</u>	0,3 <u>30</u>	0,36 <u>32</u>	0,14 <u>12</u>	0,45 <u>38</u>	0,3 <u>25</u>	0,17 <u>14</u>
Черви	0,81 <u>88</u>	1,55 <u>155</u>	2,55 <u>225</u>	2,95 <u>264</u>	3,67 <u>311</u>	7,52 <u>633</u>	7,02 <u>589</u>	5,76 <u>490</u>
Неренды	—	—	0,9 <u>78</u>	1,6 <u>143</u>	1,5 <u>130</u>	2,1 <u>178</u>	2,55 <u>215</u>	2,3 <u>193</u>
Высшие ракообразные	2,6 <u>280</u>	1,0 <u>90</u>	2,9 <u>261</u>	1,6 <u>144</u>	2,7 <u>229</u>	5 <u>419</u>	5,9 <u>500</u>	4,2 <u>348</u>

ТАБЛИЦА 9

Биомасса солонатоводных моллюсков в Северном Каспии (в г/м²)
(по А. А. Шорыгину и А. Ф. Каревич, 1948, и Л. Г. Виноградову, 1959)

Год	Дрейссена		Адакна		Монодакна		Дидакна	
	1	2	1	2	1	2	1	2
1935	10,2	50	4,5	25	6,7	26	12,9	37
1940	1,0	30	0,7	18	0,4	20	2,7	58
1948	5,4	68	0,5	49	5,9	42	8,2	87

Примечание. 1 — на всей площади Северного Каспия; 2 — в биоценозе.

Рассмотрение средних показателей биомассы бентоса, приведенных в табл. 8, показывает, насколько велико было отрицательное влияние маловодного периода на биомассу солонатоводных моллюсков, главной кормовой базы воблы. Это меньше коснулось биомассы ракообразных — кормовой базы леща и молоди осетровых.

В 1957—1962 гг. — в первые годы после зарегулирования Волги у Куйбышева и Волгограда биомасса всех групп бентоса резко возросла, по-видимому, за счет увеличения стока и вымывания органических веществ из ложа водохранилищ. Но уже после 1962—1963 гг. биомасса многих групп бентоса стала заметно снижаться. В первую очередь это произошло среди фильтраторов.

Можно думать, что для бентоса существенное значение оказывало накопление органических элементов в грунтах, которое в тридцатых — сороковых годах снижало колебания его биомассы. В последнее время, благодаря расходу этого запаса, возросла роль изменения органического стока, зависящего от водности Волги.

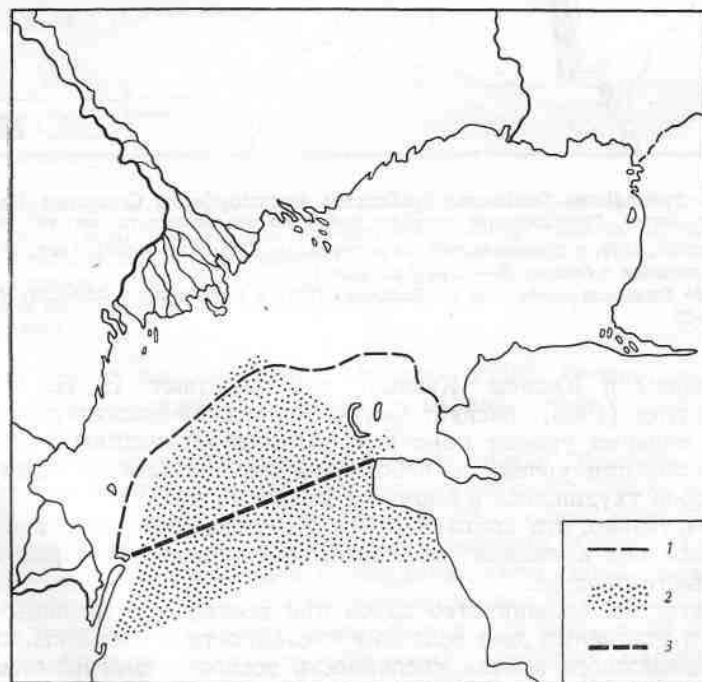


Рис. 21. Ареал митилястера в Северном Каспии

1 — южная граница распространения воблы; 2 — ареал митилястера; 3 — граница Северного и Среднего Каспия

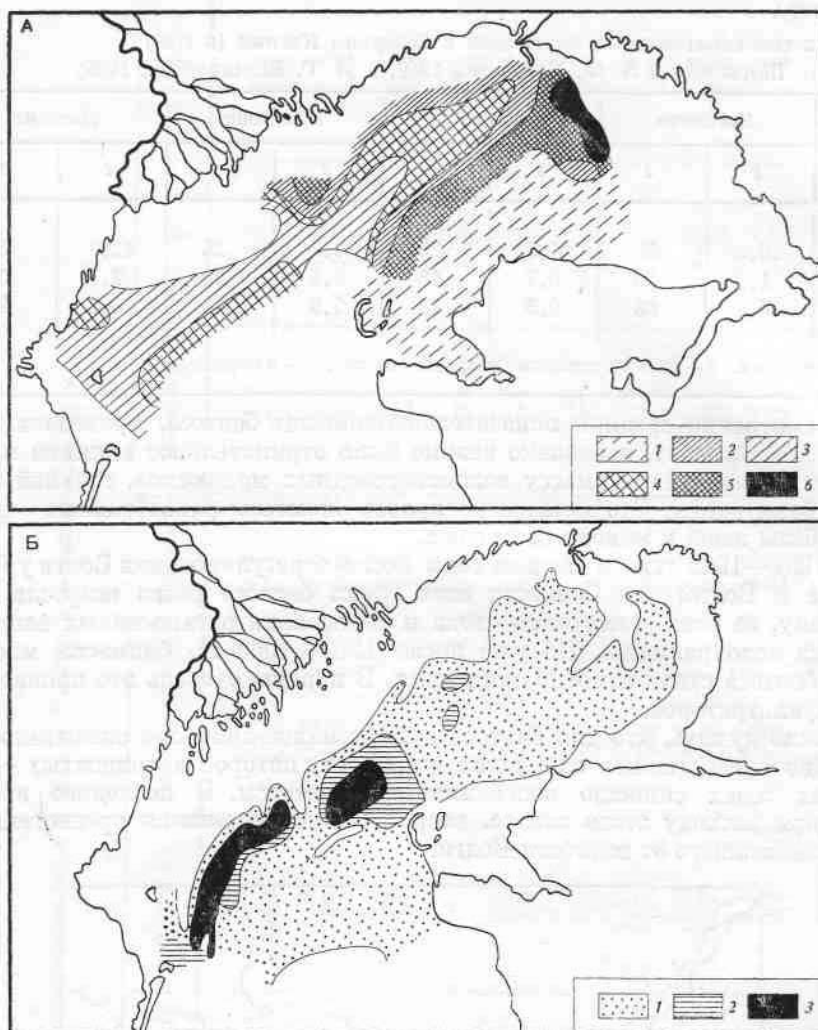


Рис. 22. Распределение биомассы дрейссены полиморфы в Северном Каспии
 А — в 1935 г. (лето). Расположение пастбищ воблы по интенсивности питания ее дрейссеной (по Желтенковой, 1939, с дополнениями по материалам Шорыгина и Карпевич, 1948). 1—6 интенсивность питания в баллах. Б — в 1958 г. (июль). Распределение биомассы дрейссены по Осадчих (1967) с изменениями легенды: 1 — <10; 2 — 10—25; 3 — >25

В Среднем и Южном Каспии, как полагают Н. Н. Романова и В. Ф. Осадчих (1965), расцвет фауны моллюсков-фильтраторов совпал с периодом падения уровня моря и усилением вертикальной циркуляции. При стабилизации уровня и небольшом стоке Волги условия питания фильтраторов ухудшались и биомасса их снижалась.

Примечательно, что высокая продуктивность восточного шельфа, формирующаяся под влиянием апвеллинга, сохранялась в течение всего рассматриваемого периода.

Как известно, большинство видов при вселении в водоемы с благоприятными условиями дает вспышку численности и биомассы, затем с освоением возможного ареала численность вселенца сокращается (Зенкевич, 1940).

По мнению Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1960), эта стадия для митилстера давно прошла, что подтверждается стабилизацией его запаса в

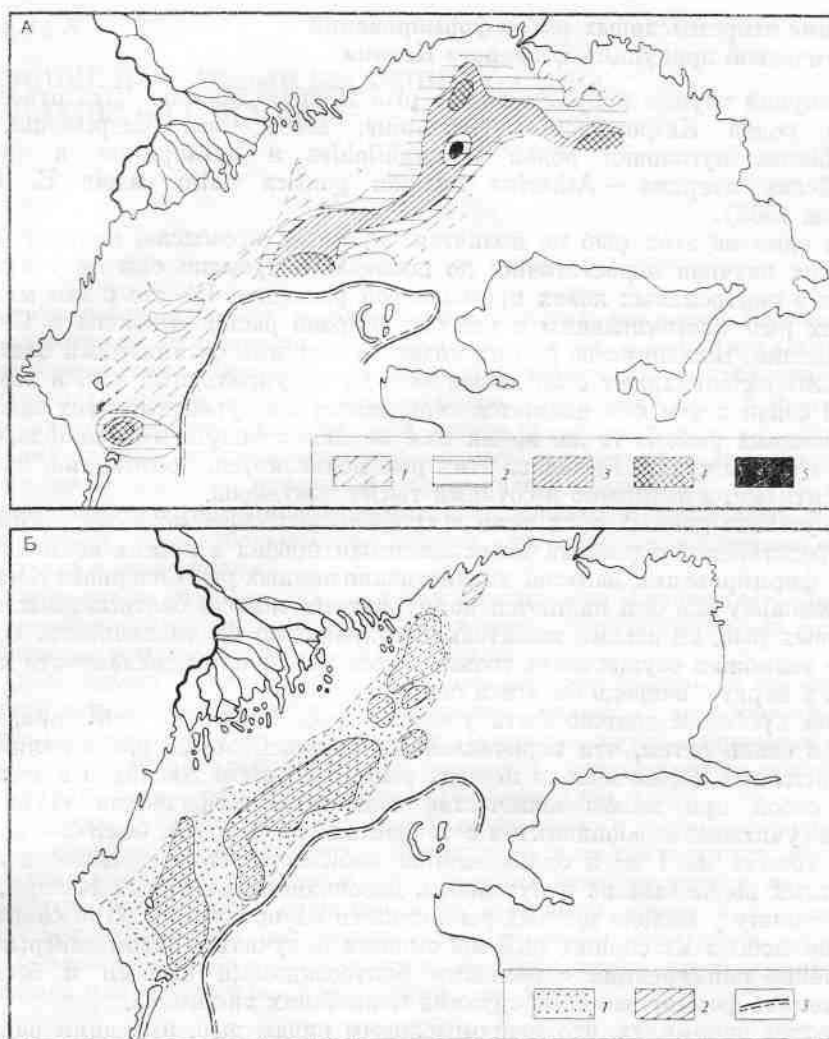


Рис. 23. Распределение монодакны и питание ею воблы в Северном Каспии
 А — в 1934—1935 гг. (лето). Распределение пастбищ воблы по интенсивности питания ее монодакны (по Желтенковой, 1939, Дементьевой, 1939); 1—5 интенсивность питания в баллах; Б — в 1957 г. по Саенковой (1964) и Осадчих (1967), 1 — площадь наибольшей концентрации монодакны — более 50 г/м²; 2 — площадь наибольших концентраций воблы; 3 — южная граница распространения воблы

течение уже 30—35 лет (Романова, Осадчих, 1965). Нужно думать, что эту стадию прошли также абра, нерейс и баянус. Ареал и численность крабика ритропанопеуса продолжает расти.

Особо следует остановиться на изменении ареала дрейссены полиморфы и монодакны эдентула, являющихся главным компонентом пищи воблы (рис. 22 и 23). До маловодного периода 30-х годов дрейссена была широко распространена в восточной части Северного Каспия. Уже с конца 50-х годов ареал ее сместился в западную часть моря. В восточной зоне она встречается в очень небольшом количестве.

Сходные изменения в ареале произошли и для монодакны эдентула¹. В 1935 г. она была распространена по всему Северному Каспию. В последние годы значительное количество ее наблюдается только в придельтовом пространстве.

¹ Сем. *Hypanis* Logv. et Stan.

Значение непромысловых рыб в формировании биологической продукции Северного Каспия

К обширной группе непромысловых рыб Каспия должны быть отнесены бычки родов *Knipowitschia*, *Neogobius*, *Mesogobius*, *Caspiasoma*, *Pomatoshistus*, пугловки родов *Bentophiloides* и *Bentophilus*, а также каспийская атерина — *Atherina mochon pontica natio caspia* E. (Казанчев, 1963).

Ни одна из этих рыб не является объектом промысла, поэтому биология их изучена недостаточно; до последнего времени они не учитывались и в контрольных ловах промысловой разведки. Вместе с тем многие из этих рыб многочисленны и все они широко распространены в Северном Каспии. Большинство из них питается мелкими организмами бентоса, и ареалы их совпадают с ареалами молоди полупроходных рыб и осетровых, в связи с чем они являются серьезными конкурентами этих ценных промысловых рыб. В то же время ими питаются белуга и ее молодь, севрюга, а также судак. Биомасса этих рыб исчисляется, несомненно, многими десятками, а возможно и сотнями тысяч центнеров.

Отсутствие данных о их роли в трофических системах Северного Каспия представляет огромный невосполнимый пробел в наших знаниях условий формирования запасов хозяйственно ценных рыб Северного Каспия.

Поскольку все они являются конкурентами молоди бентосолюбных промысловых рыб, то весьма желательно сокращение их численности. Однако это возможно осуществить только путем увеличения численности хищников, в первую очередь белуги и севрюги.

Этой проблеме должно быть уделено самое серьезное внимание, особенно в связи с тем, что перечисленные непромысловые рыбы являются потребителями корма молоди ценных рыб в Северном Каспии и представляют собой при малом количестве хищников трофические «туники».

Мы учитываем зоопланктон с точностью до 1 мг/м^3 , бентос — до десятых грамма на 1 м^2 и одновременно забываем, что с десятков многочисленных видов бычков и пугловок, населяющих Северный Каспий, отбирают пищу у молоди ценных рыб, снижая их продукцию. При сокращении биомассы этих сорных рыб мы сможем получить двойной выигрыш — ослабление конкуренции с ценными бентосолюбными рыбами и беспрепятственное формирование продукции ценнейших хищников.

Следует напомнить, что непромысловым видам рыб, имеющим важное значение в биопродукционных процессах, давно уже уделяется серьезное внимание при изучении трофических систем открытых морей (Мартинсен, 1969).