

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>Васкулярифита</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>Рудифита</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 опубликовано 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 f. pulverea</i>	"	—	—
<i>M. pulverea f. 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 sp.</i>	"	—	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>	Убиквиаты	28	2
<i>Gomphosphaeria aponina</i>	"	18	5
<i>Anabaena spiroides</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	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 *Meristopedia* (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 актохтонными 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

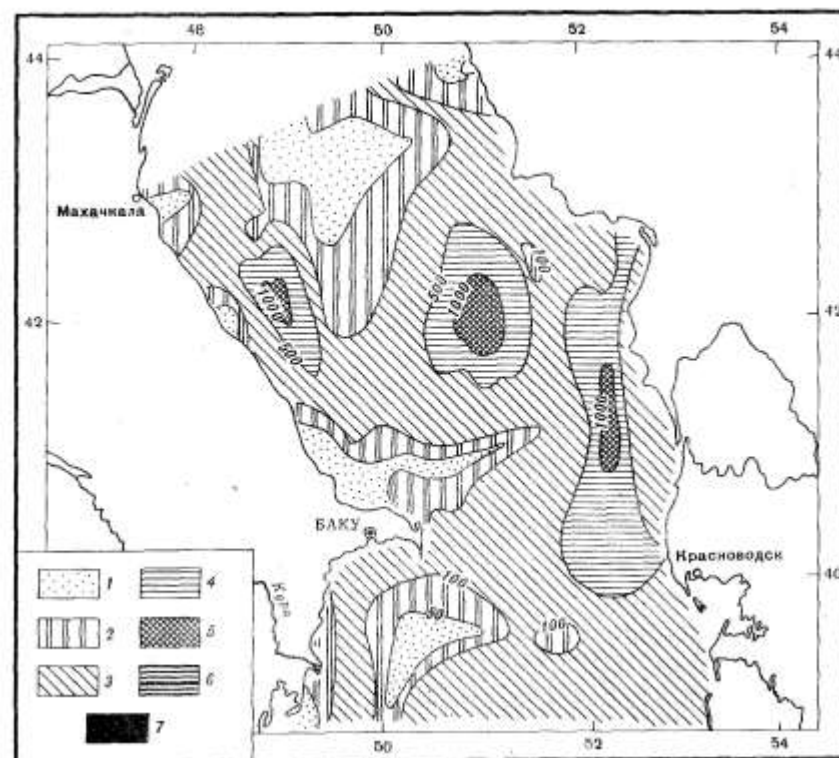


Рис. 2. Распределение биомассы фитопланктона (мг/м^3) в поверхностном слое в феврале 1975 г.

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,

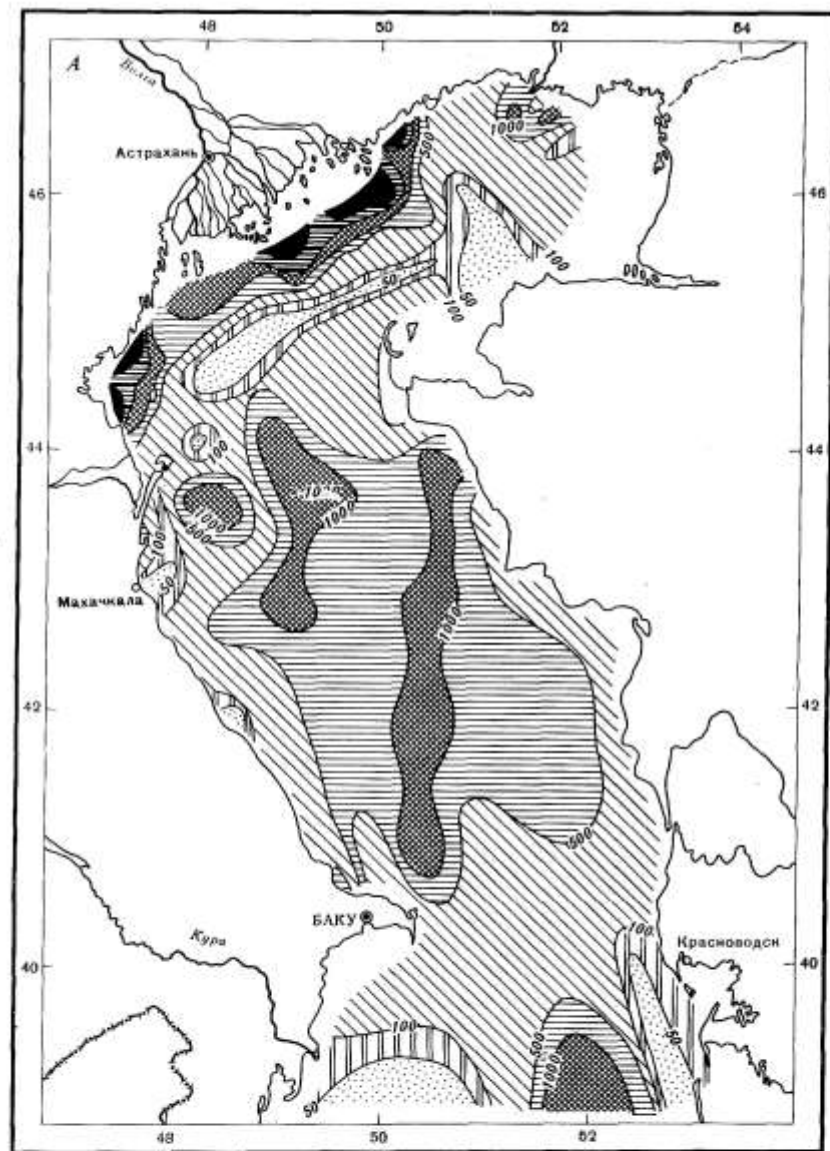


Рис. 3. Распределение биомассы фитопланктона в поверхностном слое в апреле
 А – 1974 г., Б – 1976 г. Условные обозначения те же, что и на рис. 2.

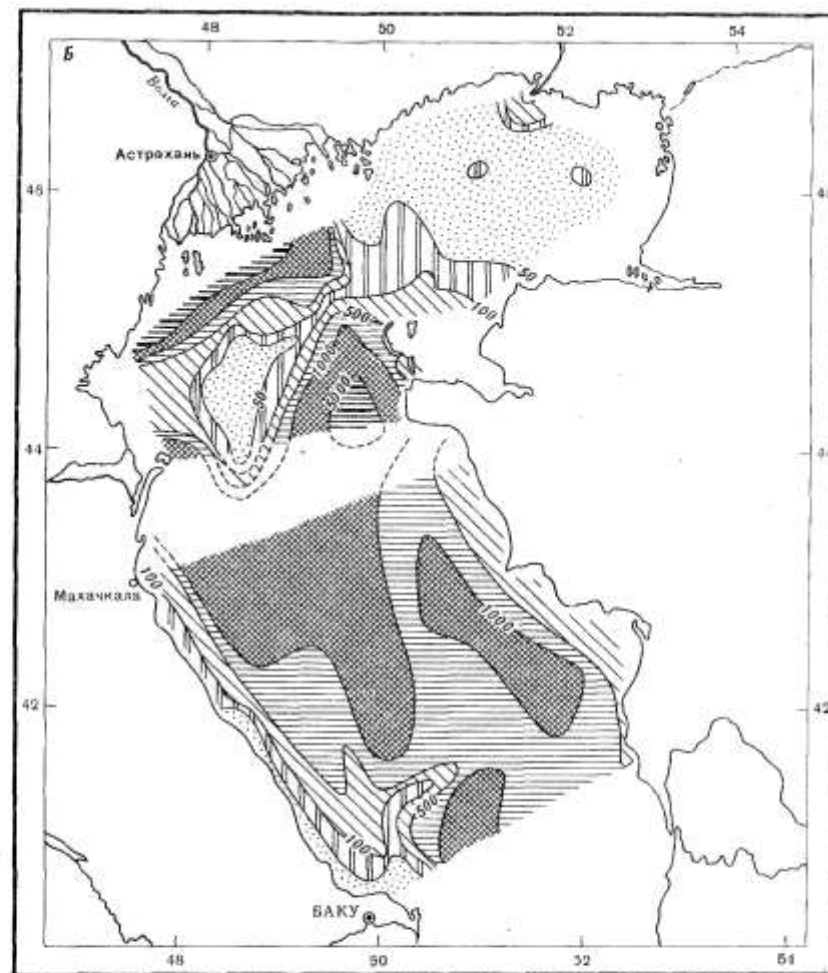


Рис. 3. (окончание)

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).

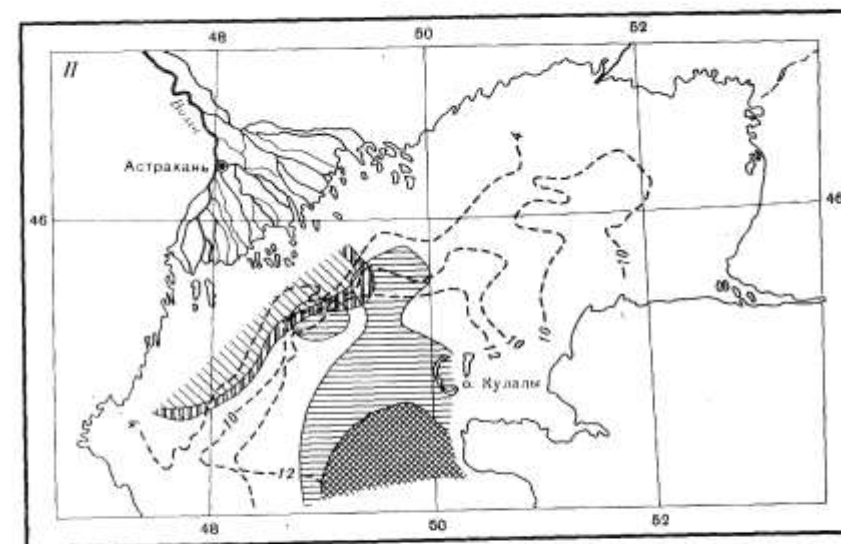
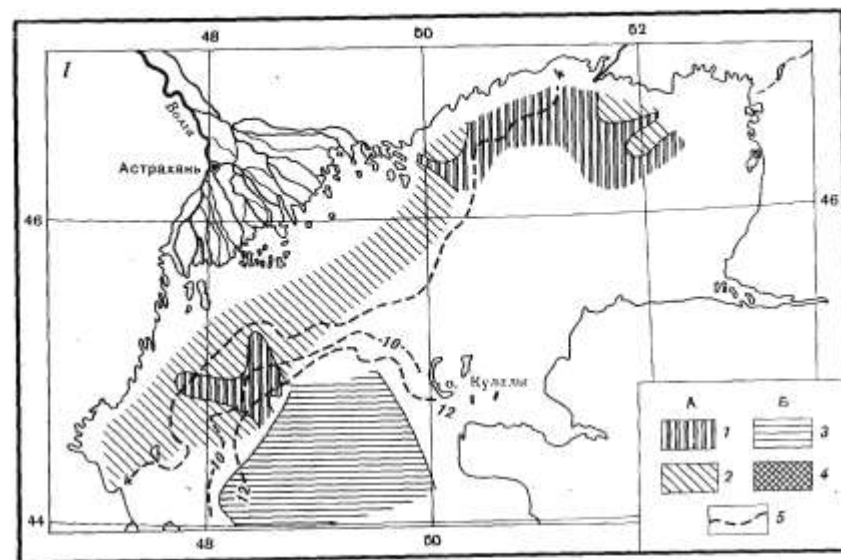


Рис. 4. Распределение повышенных концентраций (более 100 мг/м³) спиросгиры, ризосолении и солёности в апреле
I — 1974 г.; II — 1976 г.; А — спиросгира; Б — ризосоления; 1 и 3 — 100–1000; 2 и 4 — более 1000; 5 — солёность, ‰

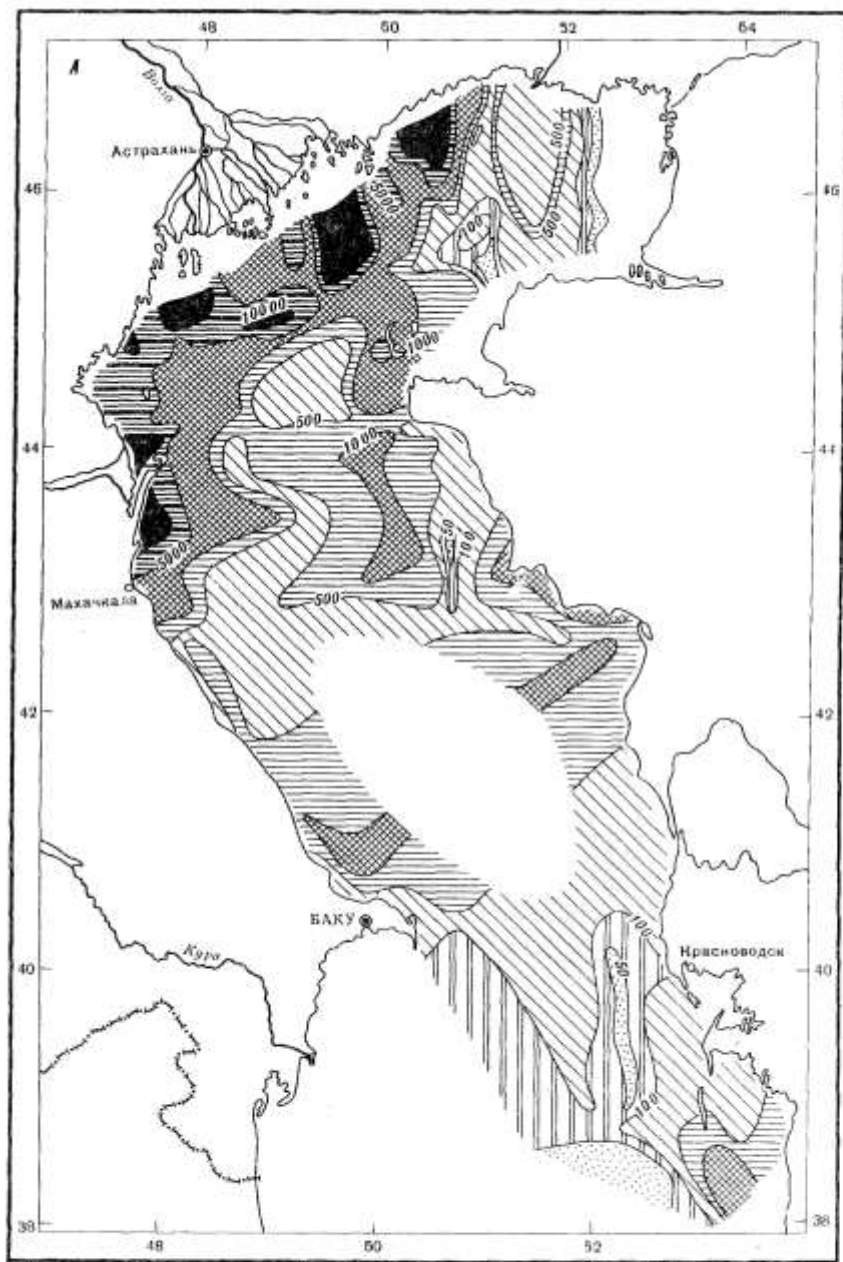


Рис. 5. Распределение биомассы фитопланктона в поверхностном слое в августе
 А – 1962 г., Б – 1975 г., В – 1976 г. Условные обозначения те же, что и на рис. 2

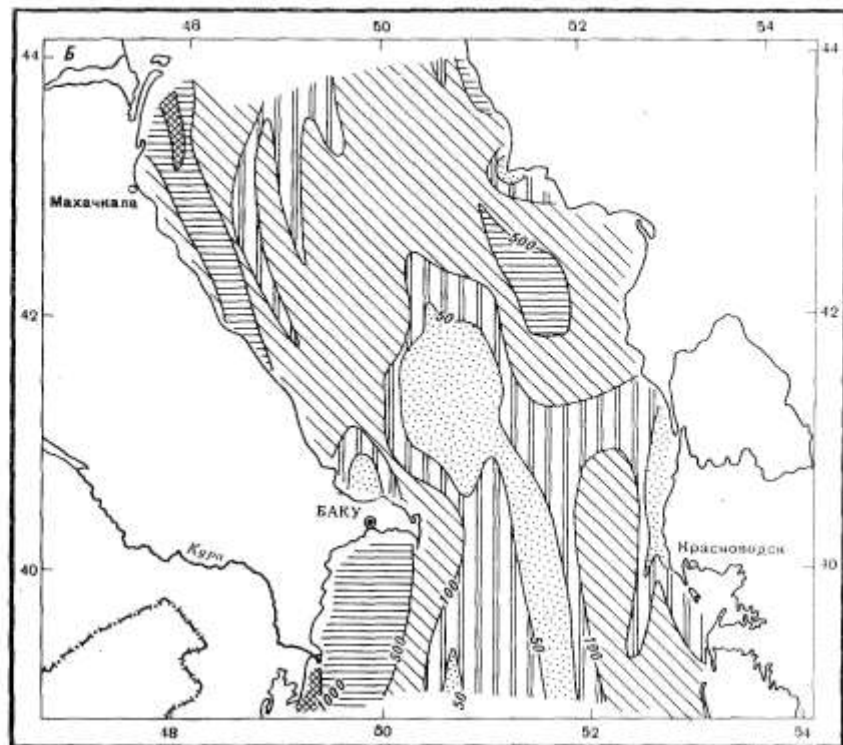


Рис. 5. (продолжение)

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 .

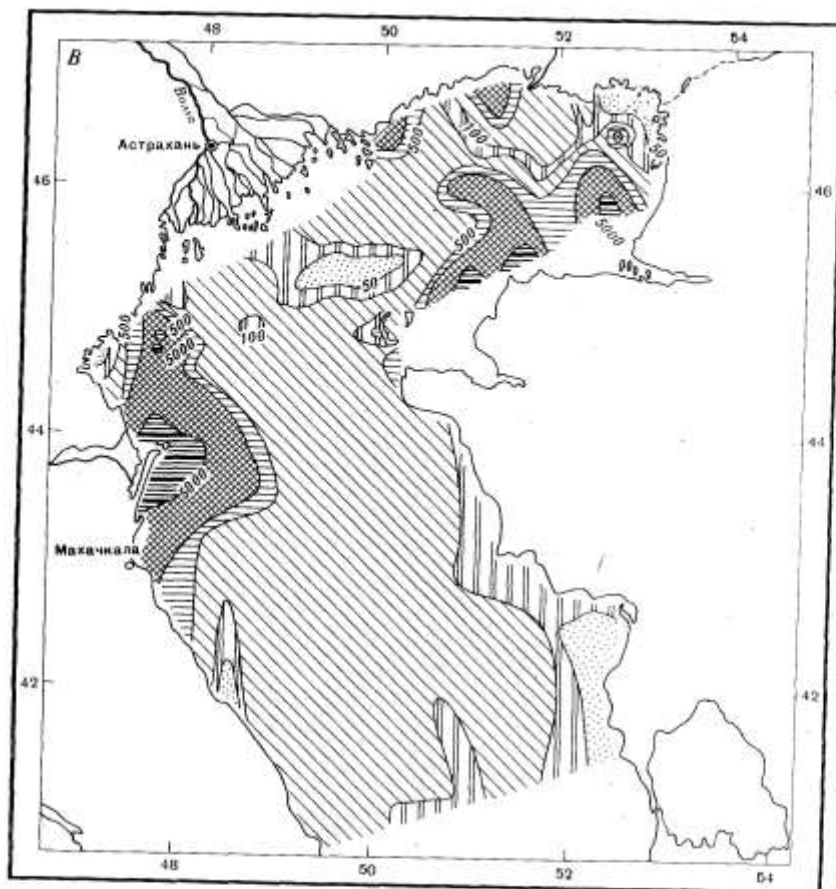


Рис. 5. (окончание)

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-

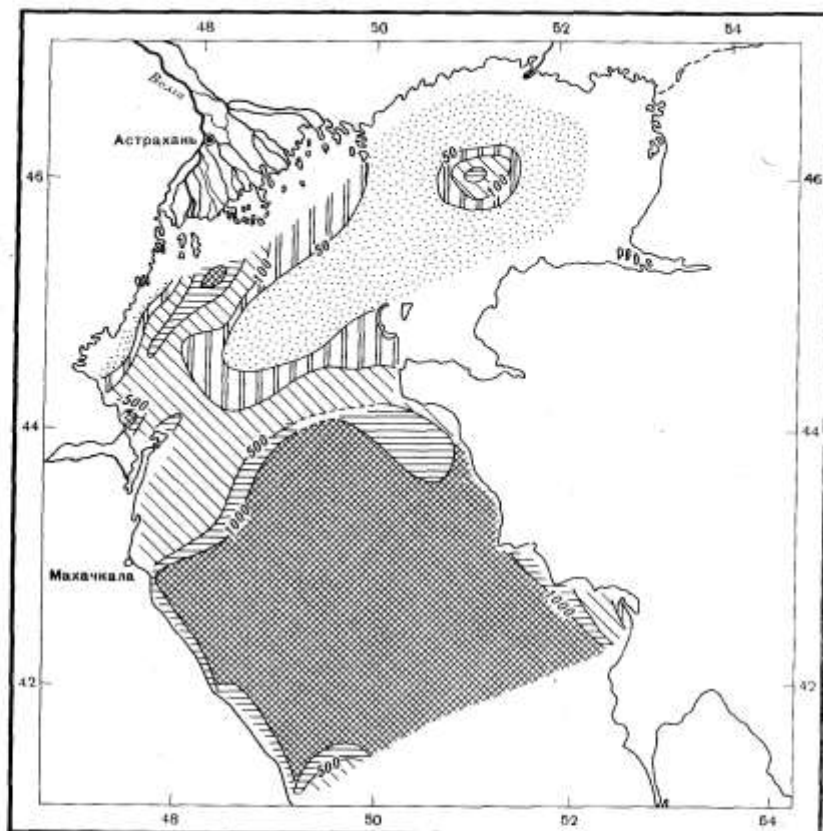


Рис. 6. Распределение биомассы фитопланктона в поверхностном слое в октябре-ноябре 1976 г.

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

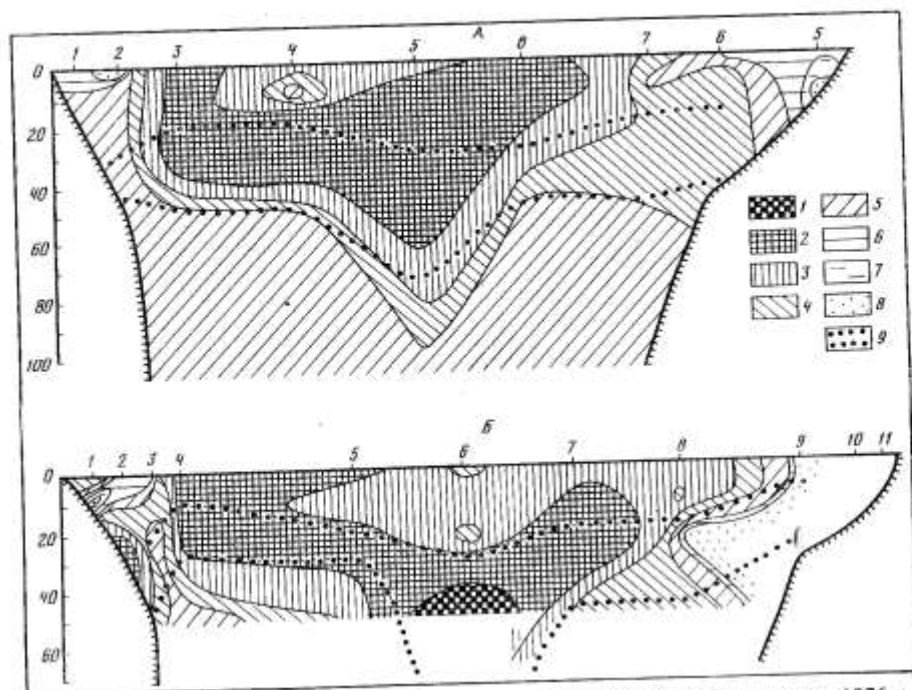


Рис. 7. Вертикальное распределение биомассы ризосолени (мг/м³) в августе 1976 г. на разрезах

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

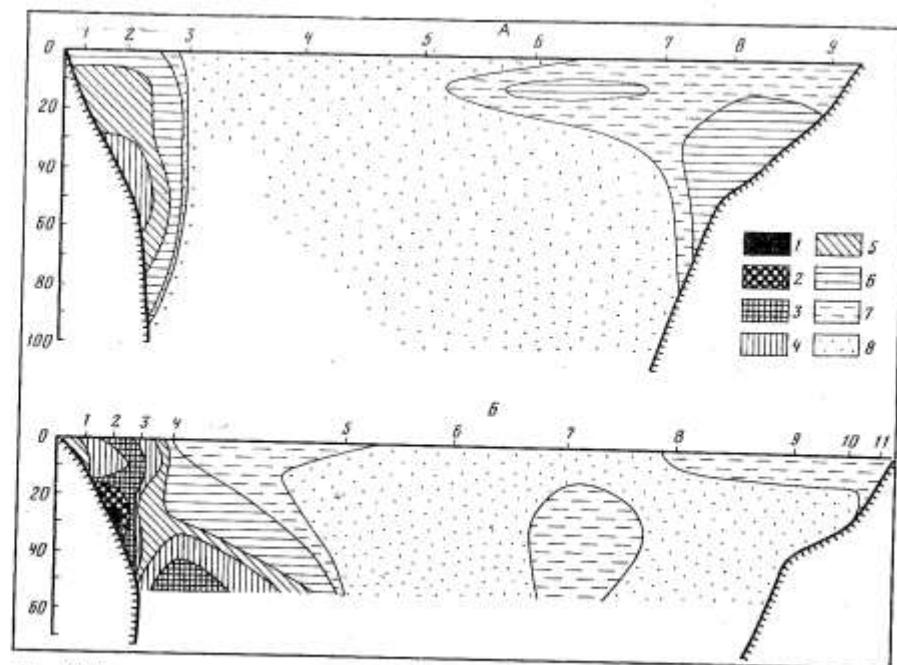


Рис. 8. Вертикальное распределение биомассы эксуйвеллы (мг/м³) в августе 1976 г. на разрезах

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 (*Exuviaella 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 (*Exuviaella 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 (эксуйелла 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 *Exuviaella cordata*. Только теплой зимой 1975 г. эксуйелла 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 nitzschioides*. 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		

Общая, мг/м ³	Биомасса					
	Группы и виды, %					
	Диатомовые		Пирофитовые		Зеленые	Синезеленые
	Все	Ризосоления	Все	Эксувиелла		
11	12	13	14	15	16	17
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		
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		
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	-	
	Лето	1962	13,0	77	61	23	19	-	-	
		1974	61,4	9	7	91	88	-	-	
		1975	5,5	27	22	55	49	-	18	
	Осень	1962	43,8	6	6	94	92	-	-	
		1974	1,4	57	50	43	43	-	-	
	Восточное побережье до 50 м	Зима	1963	13,0	10	5	90	86	-	-
1975			36,7	15	7	85	85	-	-	
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			Зеленые	Сине-зеленые	Весь фитопланктон
	Все	Ризосоления	Прочие виды	Все	Эксувиелла	Прочие 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
ризоления	1,1	1,4	1,7	117	103	117
Пиропитовые	8,9	14,4	2,1	25	31	7
экзувиелла	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 побережье	Центральная часть			Восточное побережье
	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.

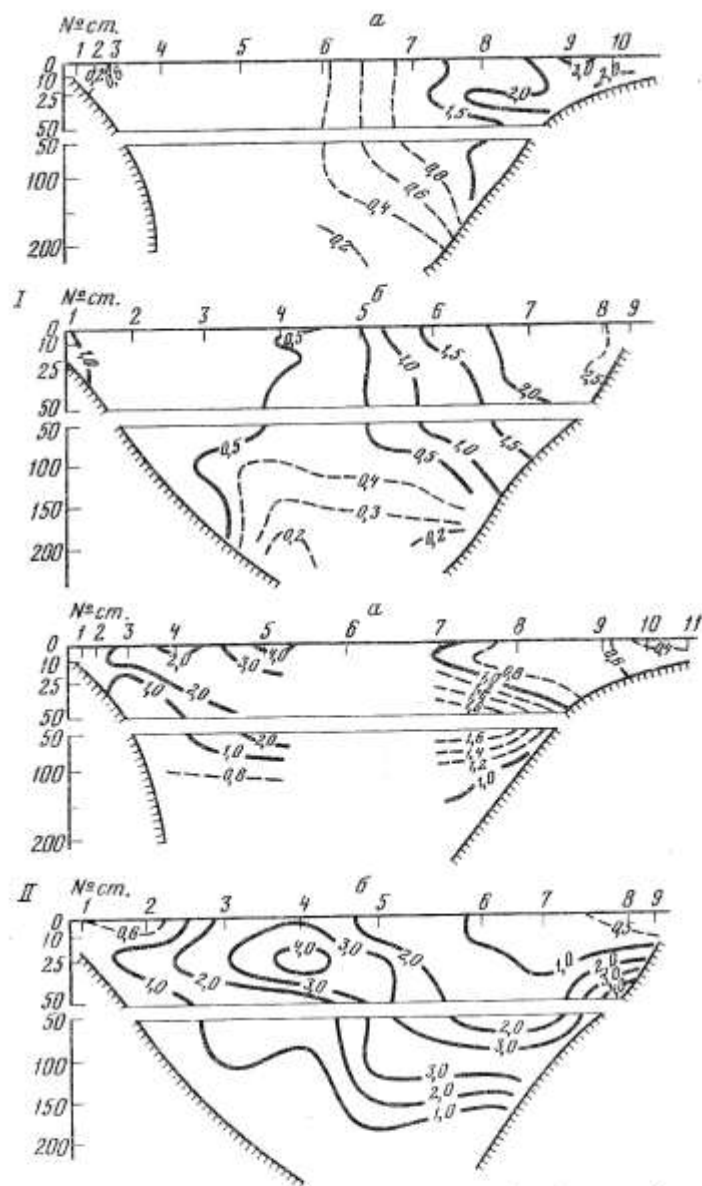


Рис. 9. Вертикальное распределение хлорофилла "а" (мг/л) в феврале (I), апреле (II), августе (III) и ноябре (IV) 1976 г. на разрезах Дивичи-Кендерли (а) и Кялязи-Бекташ (б)

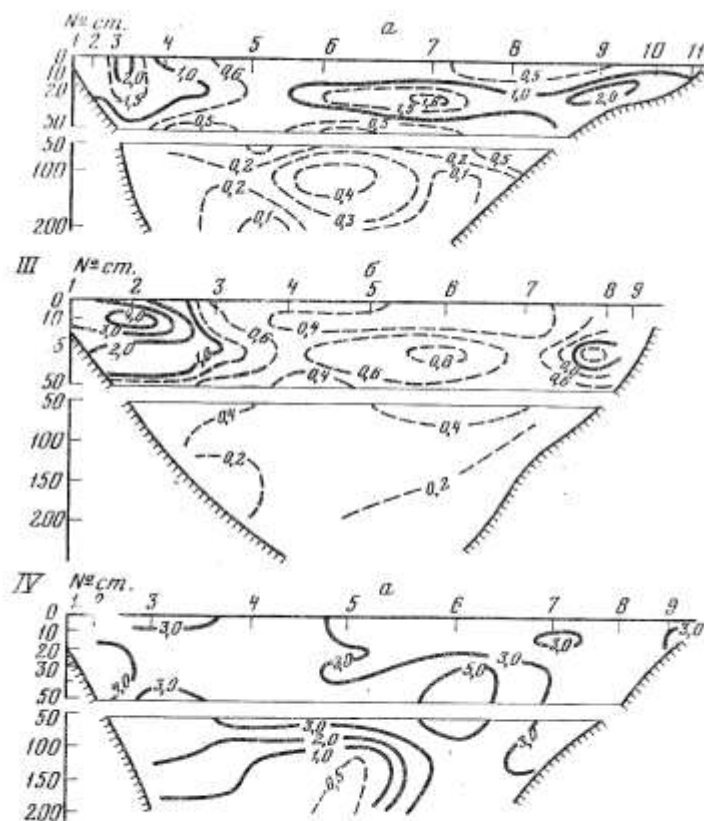


Рис. 9. (окончание)

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 полосу 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
Глиняный	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
Облиной	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 С/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.