

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Таблица 35

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Таблица 36
Количество видов зоопланктона в разные периоды исследования
Каспийского моря

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

* по: Куделина, 1959; ** по: Чугунов, 1921.
Примечание. П – пресноводные; М – морские; Эв – эвригалинные; ? – экология неясна

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

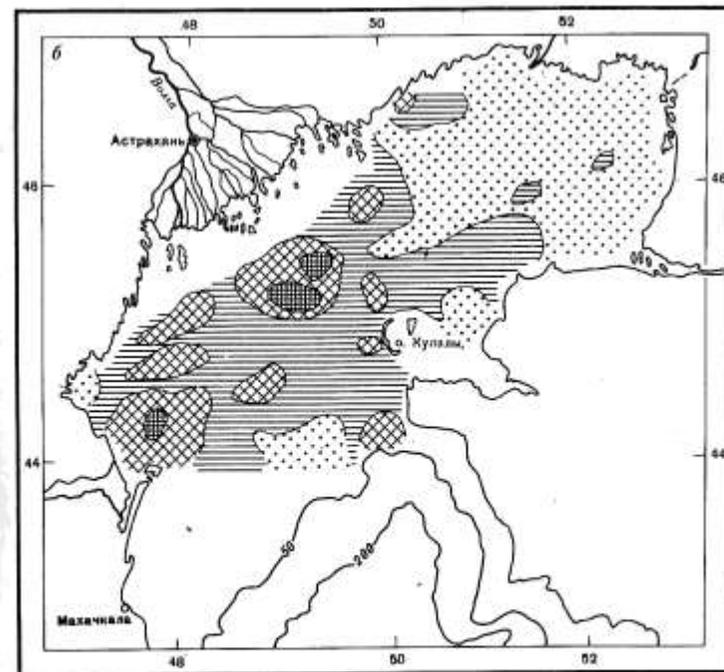
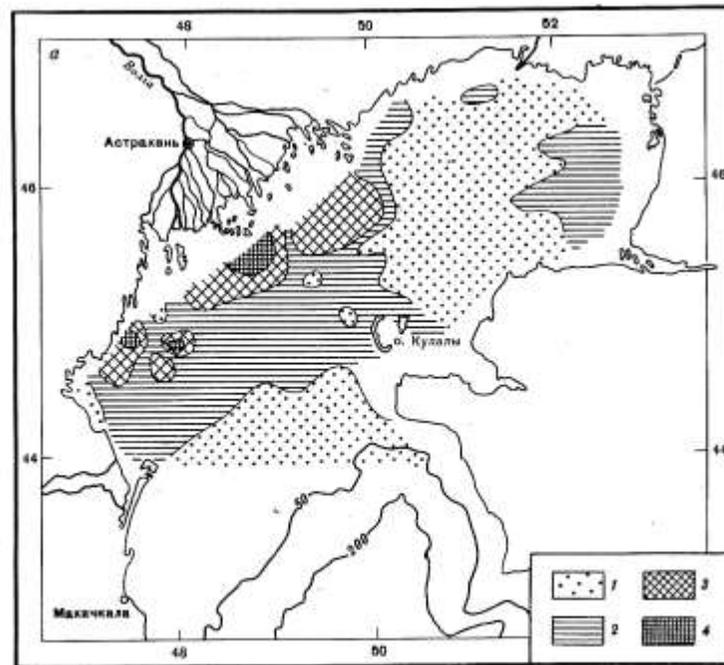
которая, однако, не создает значительной биомассы. В опресненных районах в апреле размножается моллюск *Nuranus vitrea* (Гальперина, 1976). Нерест его происходит в сжатые сроки, и поэтому одновременно наблюдается большое количество личинок. Концентрация личинок моллюсков может существенно изменяться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

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

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

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

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



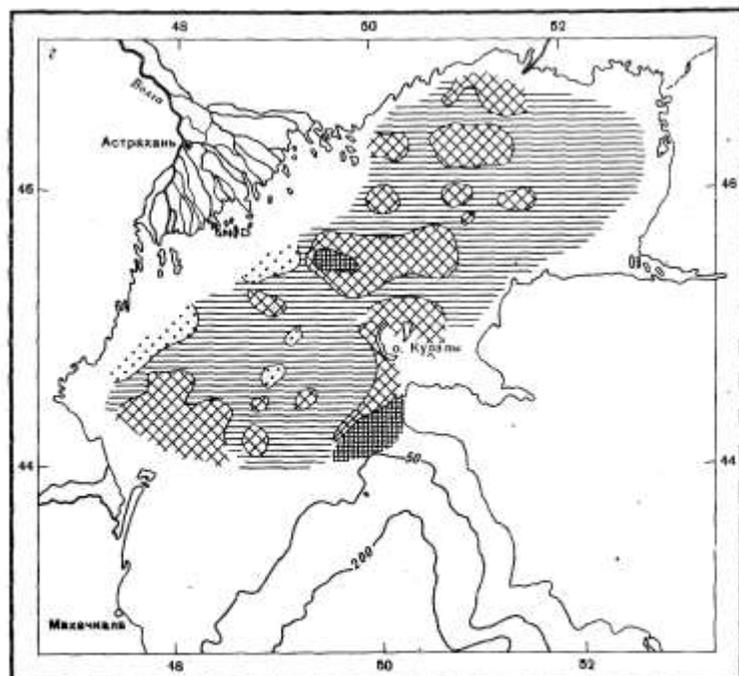
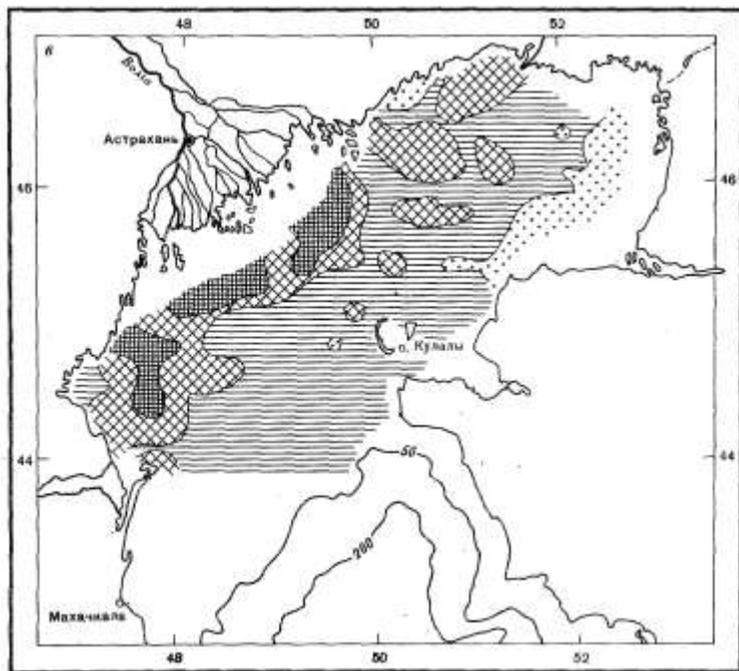


Рис. 12. (окончание)

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

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

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

В августе наблюдается снижение биомассы зоопланктона в северной

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

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

Таблица 39 (окончание)

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

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

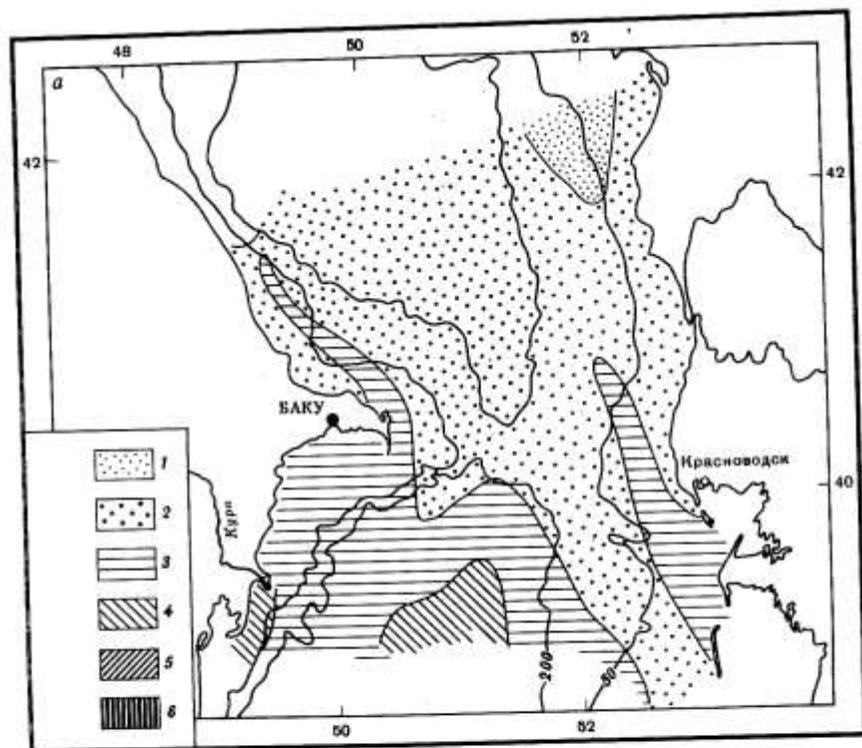


Рис. 13. Распределение биомассы зоопланктона ($г/м^3$) Среднего и Южного Каспия
 а – февраль 1976 г., б – февраль 1975 г.; в – апрель 1976 г., г – август 1976 г.,
 д – ноябрь 1976 г. 1 – менее 1; 2 – 1–5; 3 – 5–10; 4 – 10–25; 5 – 25–50; 6 –
 более 50

половине средней части моря и в Южном Каспии (рис. 13, г). В Среднем Каспии на фоне большого центрального пятна с концентрацией $10–25 г/м^3$ наблюдаются отдельные пятна более низкой и более высокой биомассы, положение которых совпадает с вихревыми потоками разных направлений, выявленными гидрологами по материалам этой съемки. В прибрежных районах максимального развития достигают полифемиды и личинки донных животных, составляющие здесь около половины всей биомассы.

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

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

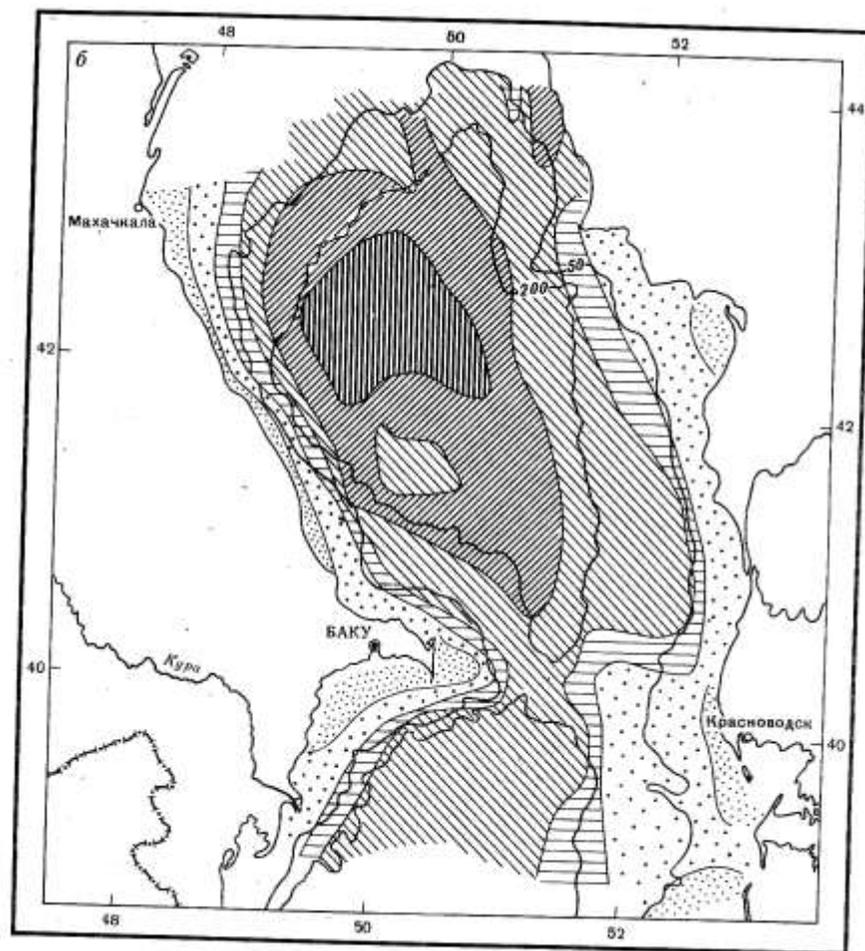


Рис. 13. (продолжение)

Зоопланктон у южного побережья Каспия впервые был исследован летом 1978 г. Материал собирали в дневное время тотальными ловами сети Джеди до глубины 100 м. При этом на глубоководных станциях в пробы попадала лишь небольшая часть зоопланктона, так как основная его масса находилась в это время ниже облавливаемого слоя. Состав зоопланктона не отличался от северной части Южного Каспия. На мелководных станциях преобладали калянипеда, личинки моллюсков и ветвистоусые рачки, среди которых доминировал *Podon polyphemoides*. На глубоководных станциях основную биомассу создавала эвритемора. Лимнокалянус встречался в пробах единично. Биомасса зоопланктона на мелководных станциях района от разреза Куринской–Огурчинский до южного побережья обнаруживает тенденцию снижения с севера на юг от $2,6 г/м^3$ (1,2–4,1) до $1,5 г/м^3$ (0,5–2,7). На глубоководных станциях биомасса эвритеморы днем в слое 100–0 м изменялась на разрезе Куринский–Огурчинский в

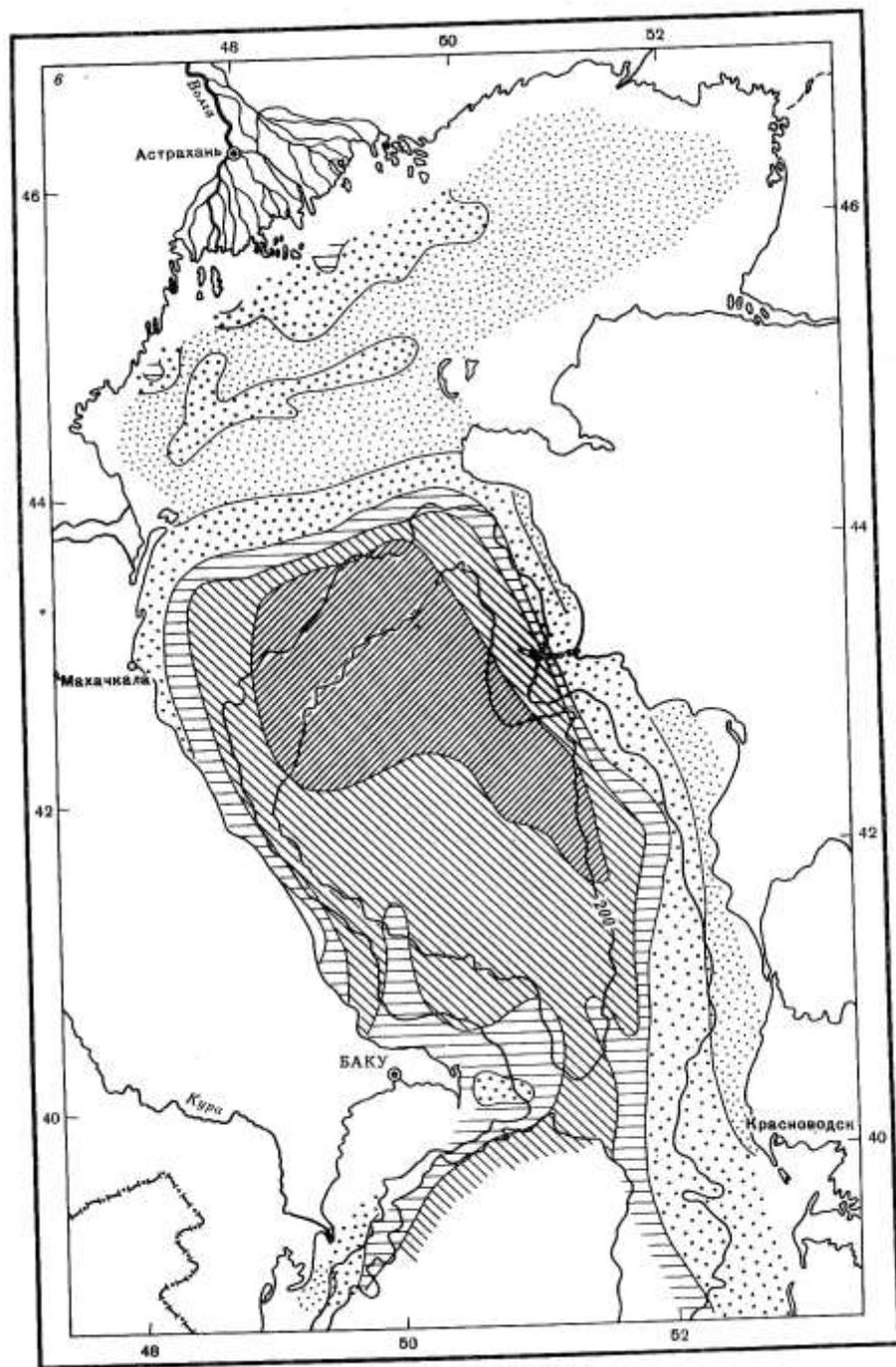


Рис. 13. (продолжение)

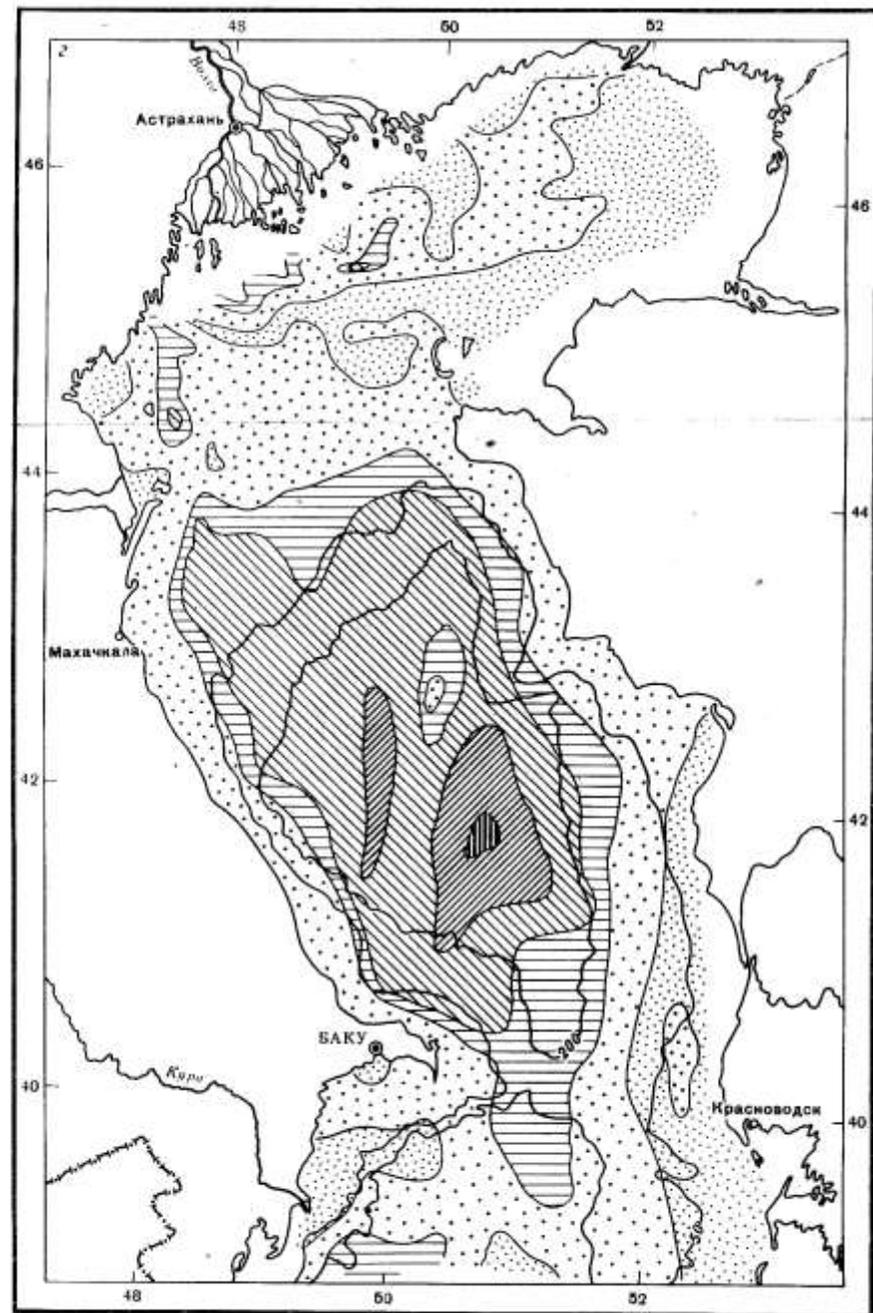


Рис. 13. (продолжение)

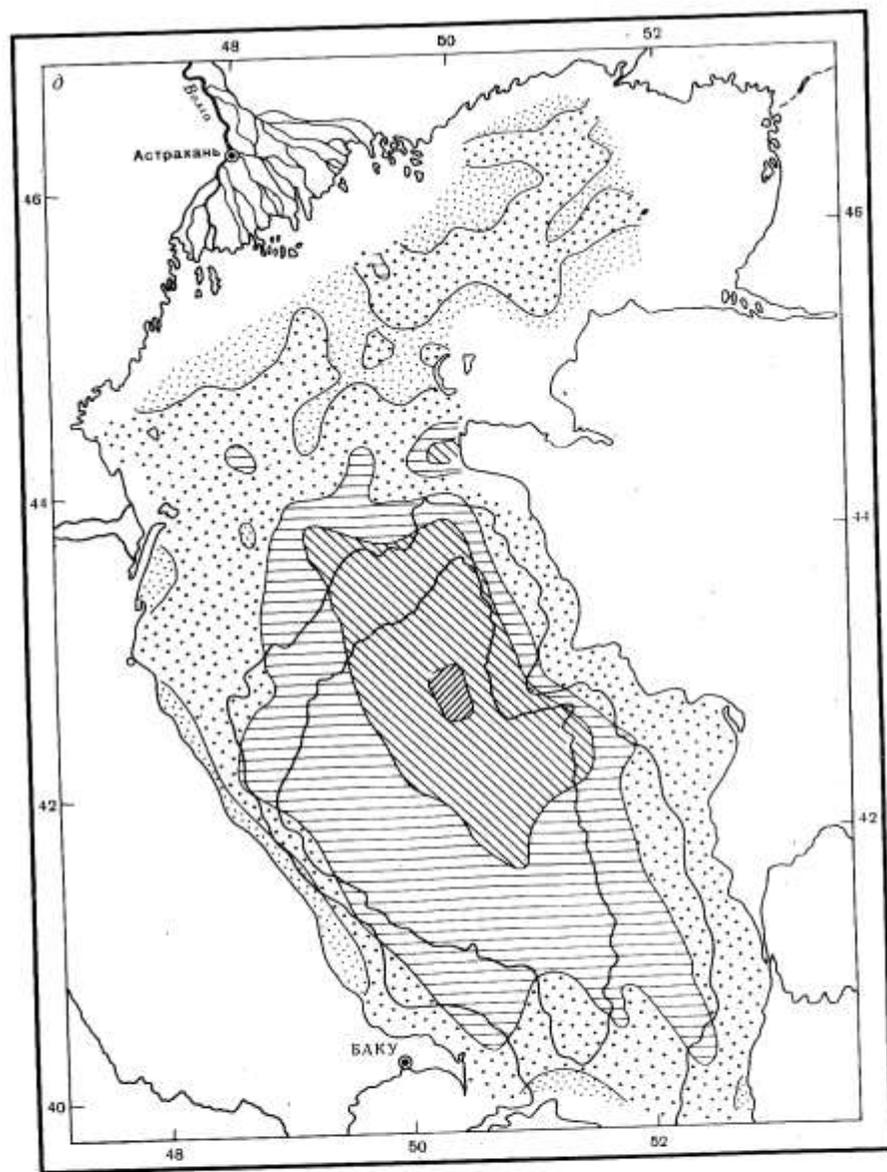


Рис. 13. (окончание)

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Таблица 42

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Таблица 43

Многолетние изменения биомассы зоопланктона Северного Каспия, мг/м³

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

Таблица 43 (окончание)

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

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

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

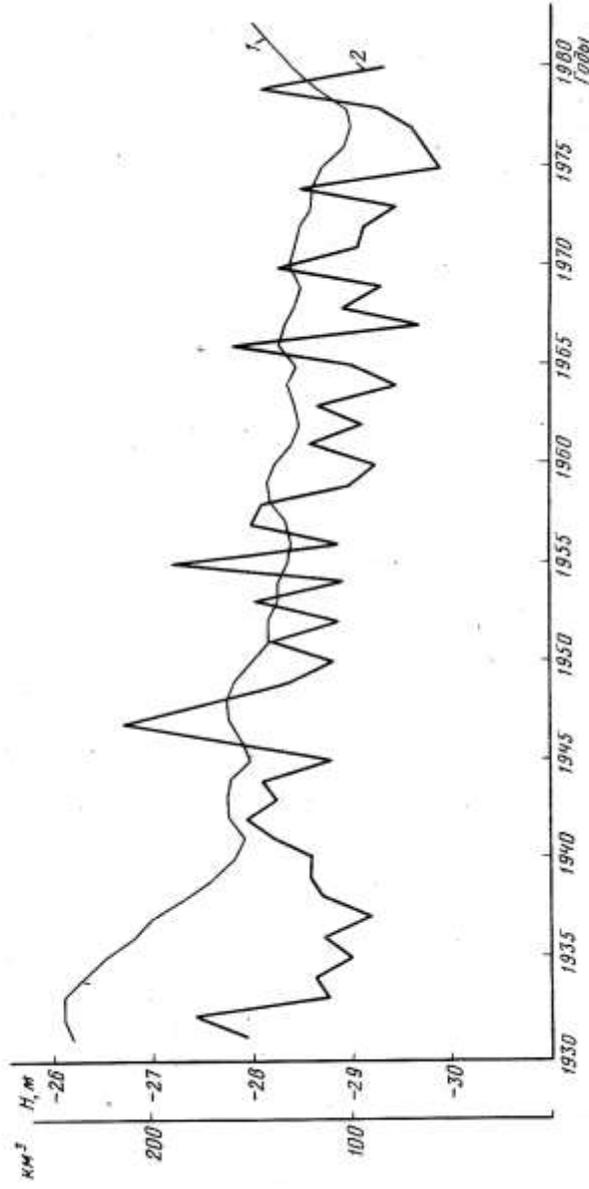
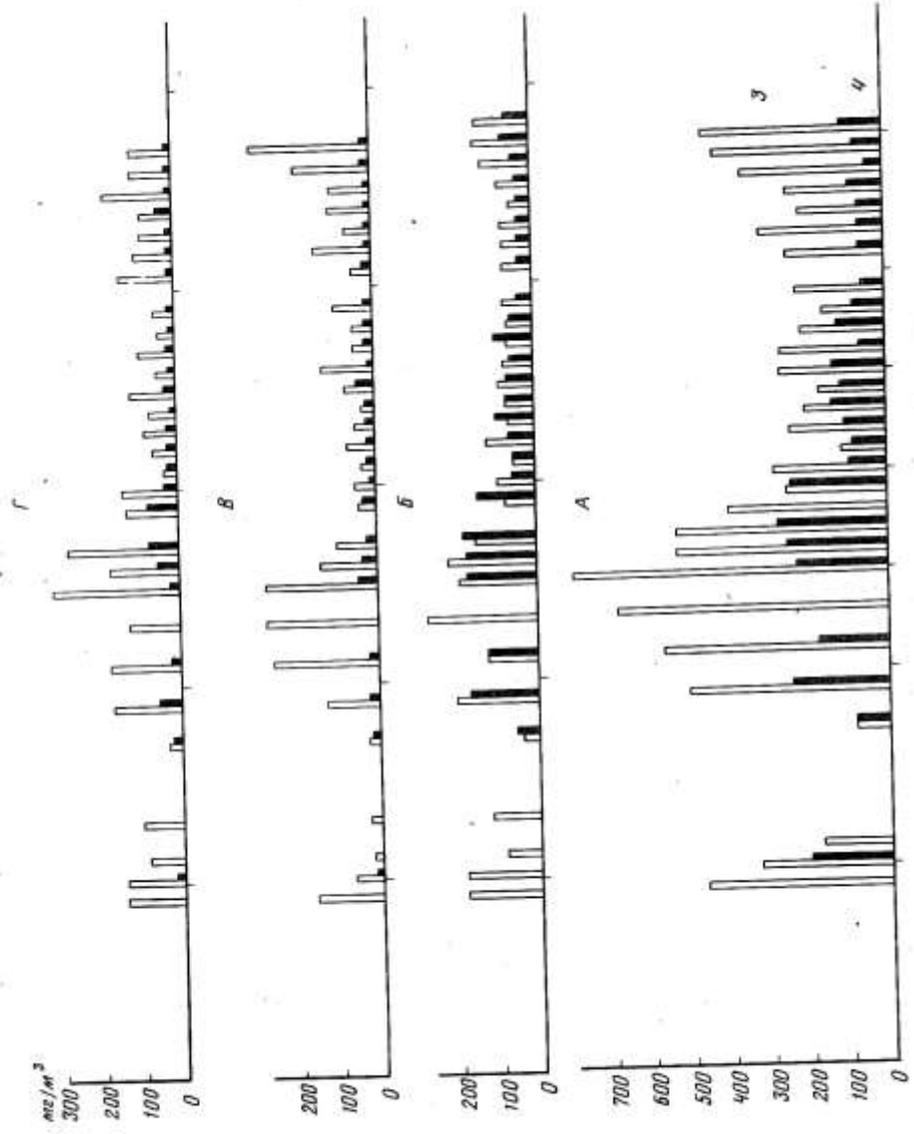


Рис. 14. Многолетние изменения уровня моря (1), стока Волги в половодье (2), биомассы всего зоопланктона (А), копепода (Б), кладоцера (В), коловраток (Г) в западной (3) и восточной (4) частях Северного Каспия

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

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

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

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

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

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

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

Год	Средний разрез			Южный разрез	
	Западный	Центральный	Восточный	Глубина, м	
	до 50	более 50	до 50	50–200	До 50
Махачкала–Сагындык					
1935	2,1 (3)	3,7 (3)	0,1 (1)		
1943	4,4 (3)	2,0 (3)	2,6 (1)		
1954	3,4 (3)	5,7 (3)	10,0 (1)		
1956	2,4 (4)	4,7 (4)	6,9 (1)		
1959	4,9 (3)	8,9 (4)	0,8 (1)		
1966	1,7 (5)	4,7 (2)	2,4 (3)		
1971	1,0 (5)	7,9 (3)	3,4 (3)		
1973	1,3 (4)	6,4 (3)	0,3 (1)		
1974	3,5 (4)	12,6 (4)	1,8 (1)		
1975	4,4 (3)	6,5 (4)	0,8 (1)		
1976	5,1 (5)	13,6 (2)	3,2 (3)		
Дивичи–Кендерли					
1935	2,9 (1)	–	6,5 (3)	1,3 (1)	2,2 (1)
1938	9,0 (1)	–	10,2 (4)	3,2 (1)	2,8 (1)
1943	4,7 (1)	–	4,8 (3)	–	2,7 (1)
1954	3,4 (1)	–	22,3 (4)	6,1 (1)	4,2 (2)
1956	2,4 (2)	8,0 (1)	16,7 (4)	4,2 (1)	1,3 (3)
1957	0,7 (2)	5,2 (1)	15,9 (4)	4,8 (1)	2,8 (3)
1959	–	–	26,2 (4)	5,3 (1)	1,8 (2)
1966	3,9 (3)	12,0 (2)	17,6 (3)	2,9 (2)	1,4 (3)
1971	4,3 (2)	13,6 (2)	20,2 (3)	6,0 (2)	1,9 (3)
1973	1,0 (3)	12,9 (1)	20,2 (3)	7,9 (1)	6,8 (3)
1974	1,8 (3)	3,9 (1)	14,5 (3)	6,5 (2)	2,0 (2)
1975	1,9 (3)	4,7 (1)	29,5 (3)	12,3 (1)	2,1 (3)
1976	2,9 (3)	–	20,3 (4)	7,2 (1)	2,3 (3)
Куринский–Огурчинский					
1935*	–	–	5,1 (2)	–	–
1954	–	4,6 (1)	23,3 (3)	7,8 (1)	2,7 (4)
1957	1,9 (2)	8,3 (1)	14,9 (5)	5,2 (1)	2,7 (1)
1959	5,1 (2)	9,5 (1)	12,1 (4)	2,2 (1)	0,9 (1)
1966	2,7 (1)	2,8 (2)	12,8 (3)	2,7 (2)	2,9 (2)
1969	2,3 (1)	2,1 (1)	15,7 (4)	5,4 (1)	2,4 (2)
1973*	3,4 (2)	3,0 (1)	5,7 (5)	2,8 (1)	3,5 (1)
1974*	1,4 (1)	0,6 (1)	6,7 (5)	1,3 (1)	1,7 (2)
1975	6,5 (1)	2,4 (2)	10,9 (2)	3,1 (2)	2,6 (2)
1976	0,5 (1)	2,4 (1)	7,4 (5)	–	0,7 (3)
1977*	0,8 (1)	1,8 (1)	9,1 (4)	4,6 (2)	1,5 (2)
1978*	4,1 (1)	8,2 (1)	5,2 (4)	3,0 (2)	1,6 (2)

*Пробы отбирали до 200 м.

Примечание. В скобках – число станций.

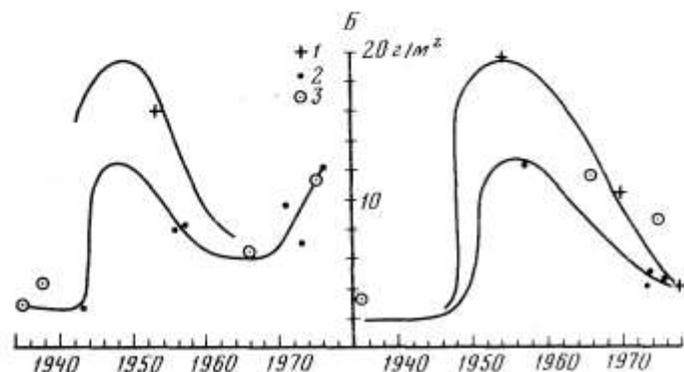
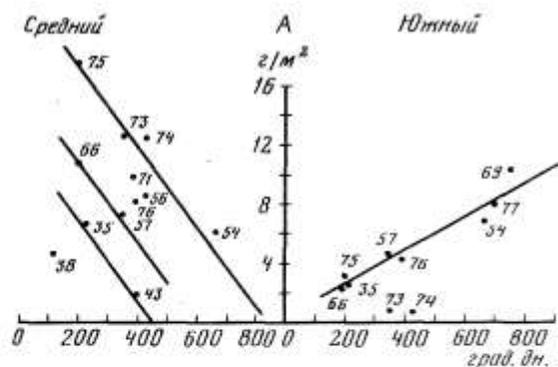


Рис. 15. Зависимость летней биомассы лимнокалянуса от суровости зим в Среднем и Южном Каспии (А) и многолетние изменения биомассы эвритеморы (Б)
Зима: 1 – мягкая, 2 – умеренная, 3 – суровая.

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

В Южном Каспии обогащение глубинных вод кислородом началось позже

Таблица 45
Валовая биомасса планктона Каспийского моря, тыс. т

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

* Южный Каспий по данным для разреза Куринский–Огурчинский.

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

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

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

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

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

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