

Таблица 46
Число видов свободноживущих донных беспозвоночных
Каспийского моря

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

Blackfordia virginica, полихетой — *Mercierella enigmatica*, камитозоа — *Barentsia benedeni*, крабом — *Rhithropalopeus harrisii*, моллюском — *Nypanis colorata*) (Зевина, 1959; Небольсина, 1959; Саенкова, 1960; Косова, 1963).

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

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

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

Глава V ДОННЫЕ И ПРИДОННЫЕ БЕСПЗВОНОЧНЫЕ

ЗООБЕНТОС

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

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

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

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

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

После открытия Волго-Донского канала каспийская фауна пополнилась еще рядом беспозвоночных (двумя видами баланусов — *Balanus improvisus*, *B. ebirgneus*, гидрозоя — *Moerisia maeotica*, медузой —

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Таблица 47

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

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

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

С юга на север с уменьшением солености уменьшается и число видов (табл. 47), постепенно исчезают некоторые автохтонные двустворчатые и брюхоногие моллюски, нематоды, турбеллярии, глубоководные amphipoda, изоподы и кумовые, характерные для южных районов моря.¹⁾

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

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

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

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

Не менее богаты донными животными продуктивные зоны у западного

5 - 7 - (39)
4 - ~~инфузии~~

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Таблица 48

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

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

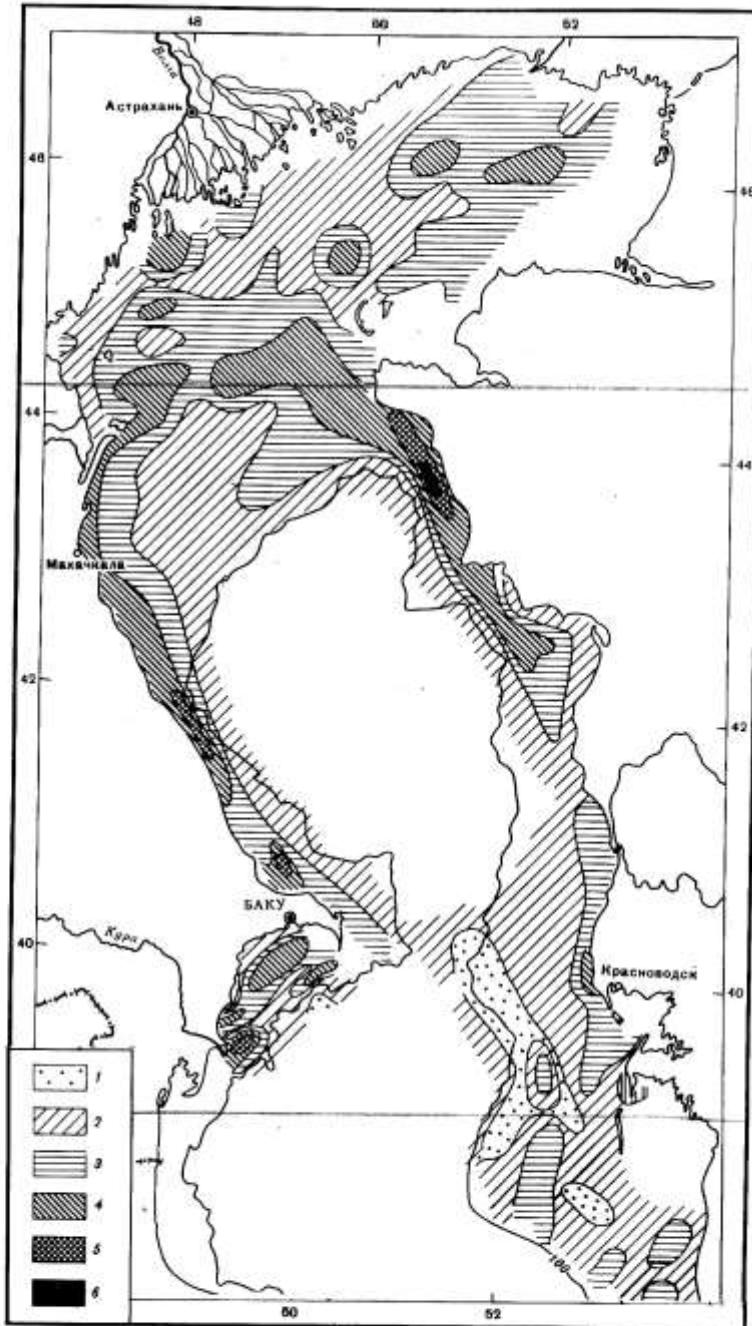


Рис. 16. Распределение общей биомассы бентоса ($\text{г}/\text{м}^2$) в Каспийском море летом 1976 г.
1 — менее 1; 2 — 1–30; 3 — 30–100; 4 — 100–500; 5 — 500–1000; 6 — более 1000

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

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

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

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

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

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

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

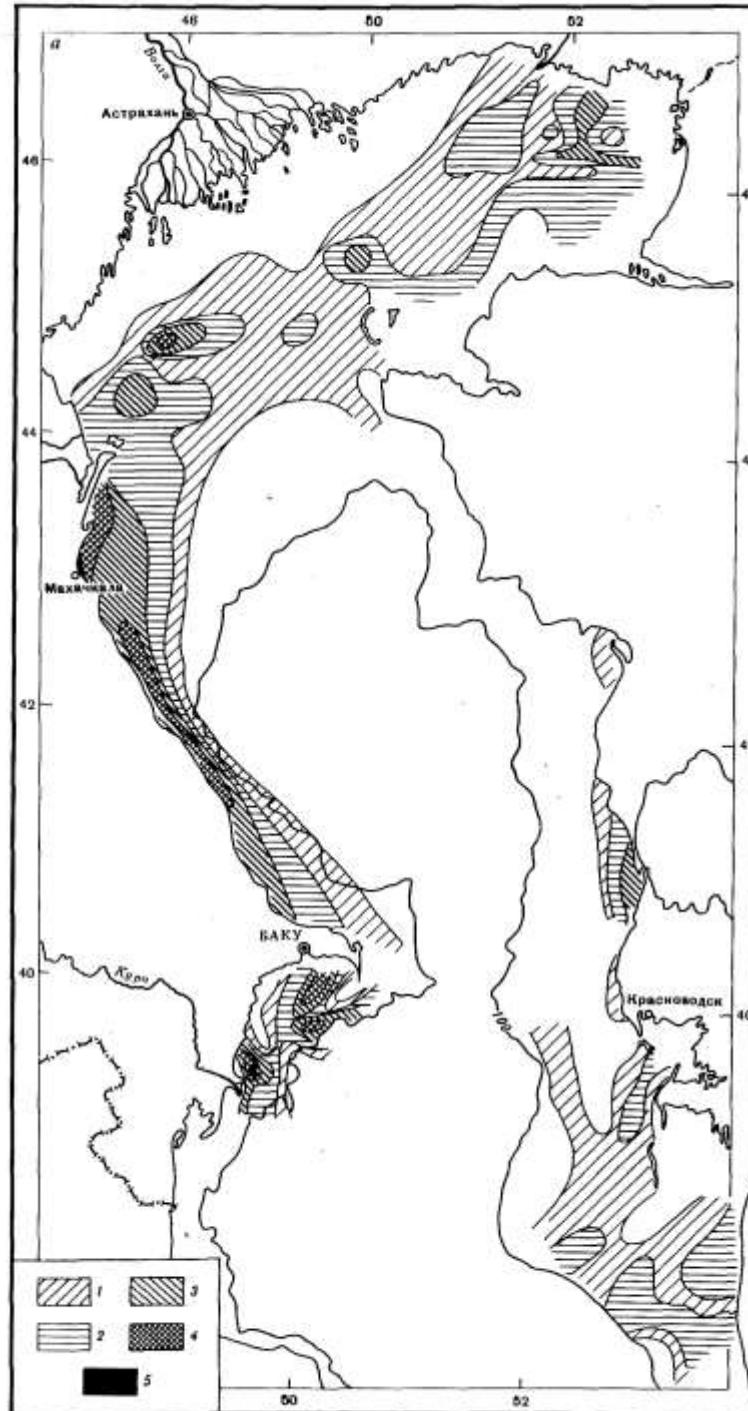
У западного побережья Среднего Каспия большие скопления абры встречаются и глубже 20 м, однако высокая биомасса наблюдается на глубине менее 10 м, глубже 50 м абра исчезает.

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



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

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



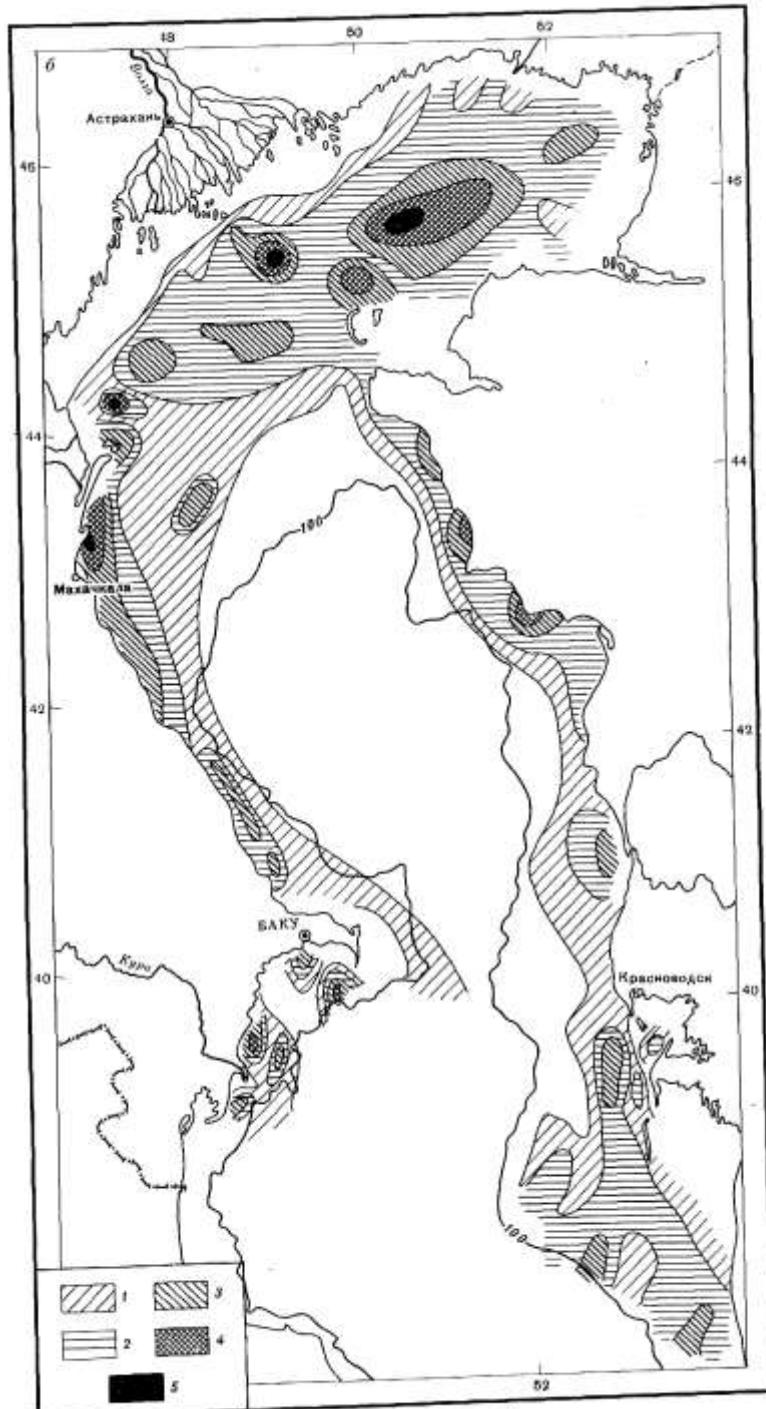


Рис. 17. (окончание)

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

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

Cerastoderma lamarcki (Reeve) — один из широко распространенных в Каспийском море моллюсков. Ареал церастодермы занимает глубоководную часть Северного Каспия, сплошной полосой простирается вдоль западного побережья Среднего Каспия, западного и восточного побережий Южного Каспия; у восточного побережья Среднего Каспия этот моллюск встречается спорадически. Наиболее плотные поселения церастодермы обнаружены у западного побережья Южного Каспия (свыше 200 г/м² при численности около 800 экз./м²). Отдельные пятна с биомассой около 100 г/м² встречены на мелководье (до 10 м) у Махачкалы, Изберга, Худата и Килизи, а также на юго-востоке Каспия.

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

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

Nereis diversicolor Müller — расселение нереиса, также как и абры,шло довольно быстро (Бирштейн, Спасский, 1952). К 60-м годам в Средней и Южной частях Каспийского моря биомасса нереиса у западного побережья нередко достигала 20 г/м², ареал занимал все прибрежье до глубины 100 м и разнообразные грунты. В это время в юго-западной части Северного Каспия, а главным образом к северу от Махачкалы, на Аграханском мелководье, у западного и восточного побережий Южного Каспия образовался биоценоз *Nereis diversicolor* (Ткачев, 1972; Алигаджиев, 1965) с биомассой нереиса около 30 г/м² при плотности около 800 экз./м². Такое распределение нереиса в Каспийском море сохранилось и в 1976 г. (см. рис. 17, б).

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

В Северном Каспии скопления нереиса наблюдаются в районе о-ва Тюльеньего до выхода Главного канала, а также в районах о-ва Кулалы, Ракушечной, Кудалинской и Жемчужной банок. Довольно высокая биомасса (около 30 г/м²) наблюдалась и в Гурьевской бороздине.

В Среднем Каспии в наибольшем количестве (7–8 г/м²) нереис был встречен на северо-западе, в районе Аграханской косы и устья р. Сулак.

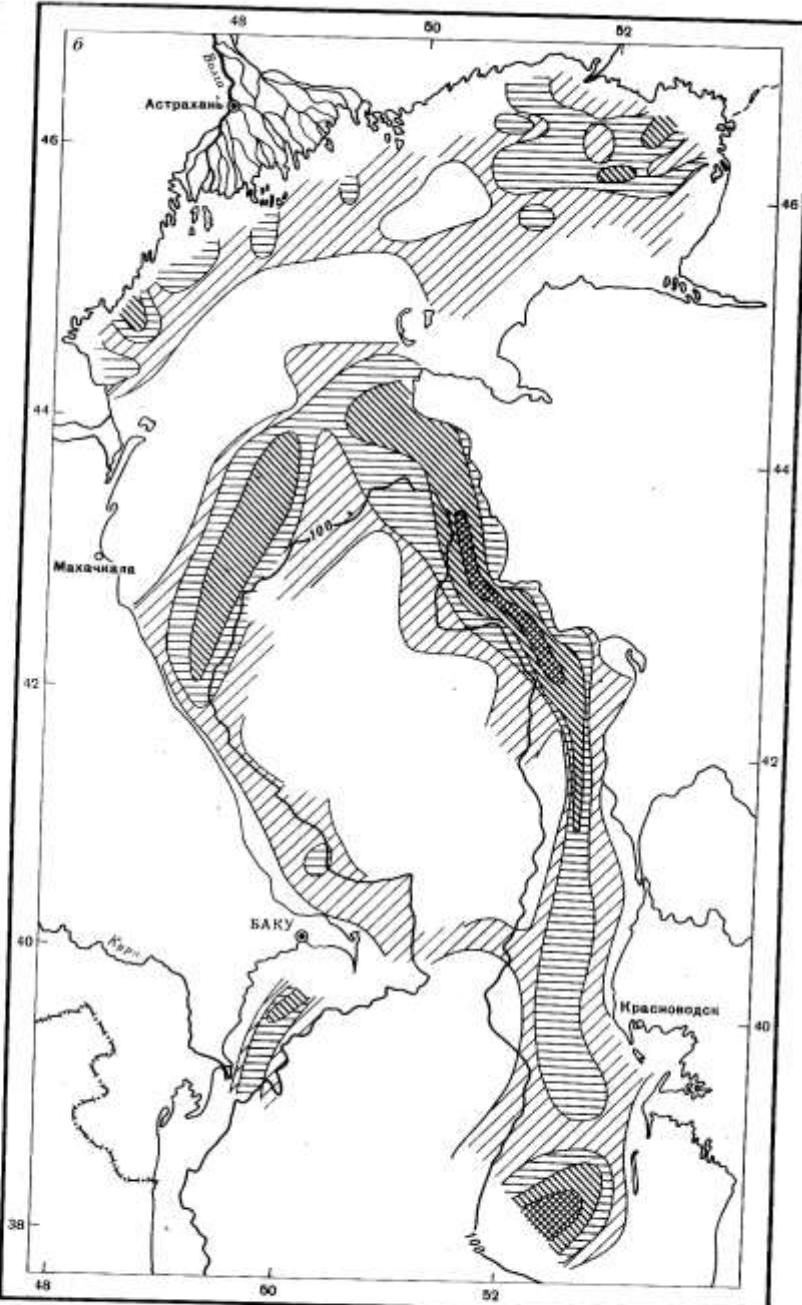
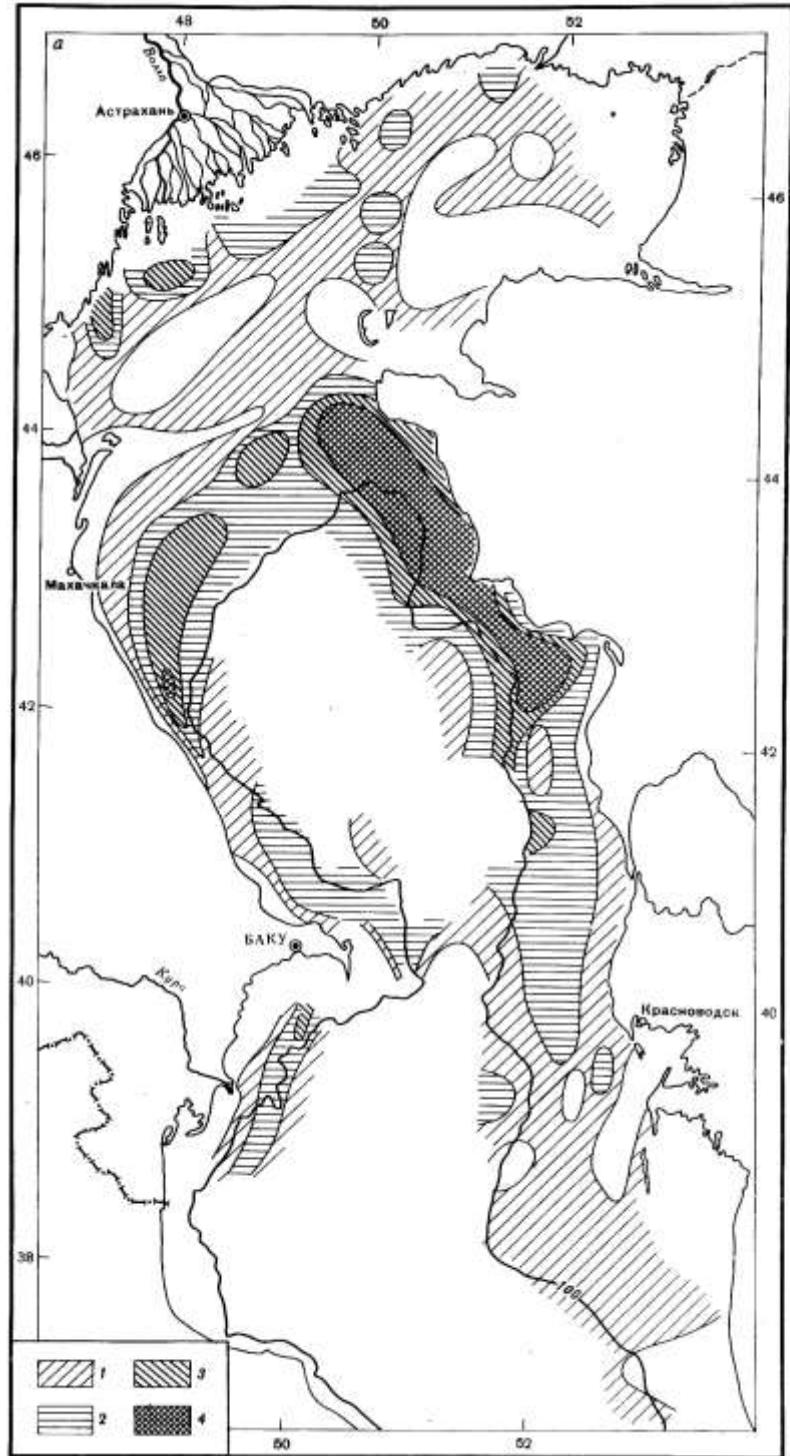


Рис. 18. Распределение биомассы Gammaridae (а) и Corophiidae (б) в Каспийском море летом 1976 г. ($\text{г}/\text{м}^2$)
 1 — менее 1; 2 — 1—5; 3 — 5—10; 4 — более 10.

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

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

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

В отношении солености нереис более эвригалинен, чем другие среди земноморские животные, и зачастую взрослые черви встречаются в заметном количестве при солености около 1‰, хотя в этой воде нереис не размножается. Более длительное время, чем другие донные животные, нереис может находиться при неблагоприятном кислородном режиме у дна (Беляев, 1952; Карпович, Осадчих, 1952).

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Таблица 50

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

Вид	Средний Каспий					Южный Каспий			
	Область глубин, м								
	менее 10	10–20	21–25	26–50	51–100	101–200	менее 20	21–50	51–100
Абра	168,1 11,2	52,8	66,1	0,1	—	—	102,1 13,9	27,9 2,7	24,4 0,0
Церастодерма	46,2 0,7	44,4 0,1	26,1 0,0	0,3	—	—	54,4 5,3	3,9 0,1	— 0,0
Митилястер	31,8 2,5	1,4 27,8	2,4 10,8	— 15,7	0,2	—	3,0 0,7	9,7 4,0	— —
Дрейссена	— 0,4	— 17,5	0,3 40,7	111,7 124,6	11,2 28,8	— —	— —	1,7 0,3	3,5 —
Нересис	10,2 4,8	6,6 5,3	3,1 4,7	1,6 —	0,0 0,0	—	5,3 2,3	2,2 1,4	9,2 —
Гаммариды	0,0 3,7	0,0 7,6	0,8 17,5	4,0 10,2	2,6 5,8	2,0 1,5	0,0 0,0	0,2 0,4	1,1 0,4
Корофииды	0,0 0,7	0,0 3,2	1,1 17,5	0,9 5,3	1,5 2,8	0,4 0,1	— —	1,5 2,5	0,2 0,7
Весь бентос	282,9 52,1	112,9 132,9	123,4 140,5	243,8 259,5	27,4 46,1	7,7 3,1	175,7 24,3	64,7 23,0	50,2 5,3
"Кормовой" бентос	228,9 21,2	107,5 46,6	105,4 44,4	16,8 17,2	11,9 11,8	6,9 2,5	167,4 22,6	41,1 7,8	36,9 2,0

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Состав, биомасса и численность зообентоса в различных районах моря.

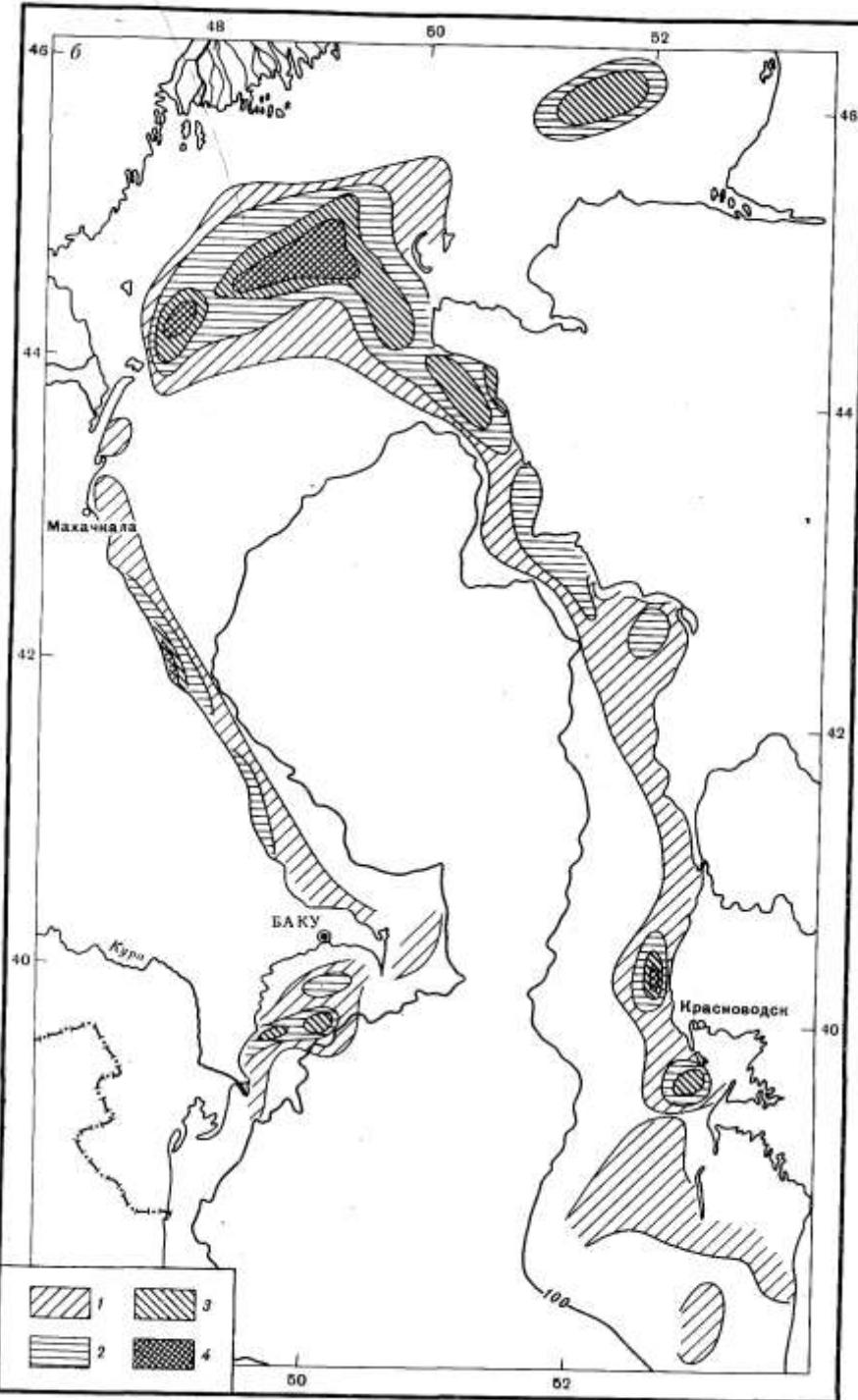
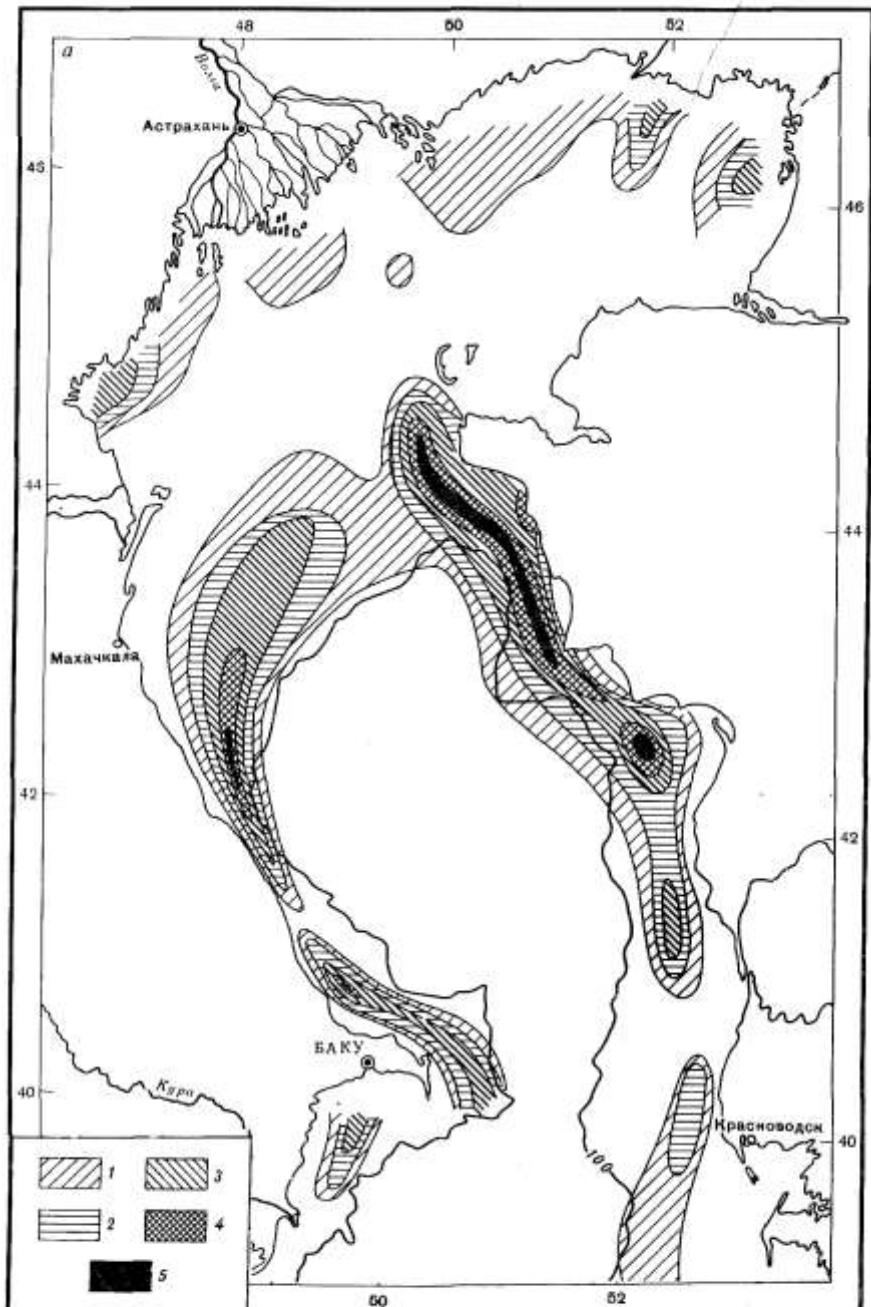


Рис. 19. Распределение биомассы *Dreissena polymorpha* (Северный Каспий) *Dreissena rostriformis* (а) и *Mytilaster lineatus* (б) в Каспийском море летом 1976 г. ($\text{г}/\text{м}^2$);

a: 1 – менее 5; 2 – 5–10; 3 – 10–50; 4 – 50–100; 5 – более 100; б: 1 – менее 10; 2 – 10–50; 3 – 50–100; 4 – 100–200

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

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

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

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

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

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

В Среднем Каспии особенного обилия достигают гаммариды, корофи-

	% тыс.т					
	Средний Каспий	Южный Каспий	Северный Каспий	Средний Каспий	Южный Каспий	Весь Каспий
Митилястер	4,2	4,4	854,9	451,3	133,3	1439,5
Дрейссена	38,5	0,5	64,9	4130,6	14,4	4209,9
Дидакна	19,1	3,7	876,0	2047,8	112,9	3036,7
Монодакна	2,0	0,2	319,4	212,0	5,1	536,5
Адакна	0,3	—	168,3	35,9	—	204,2
Церастодерма	3,8	20,2	167,3	411,3	614,7	1193,3
Абра	7,5	53,6	1068,1	806,9	1629,8	3504,8
Прочие	0,0	0,1	60,4	2,5	1,7	64,6
Моллюски всего	75,4	82,7	3579,3	8098,3	2511,9	14189,5
Нерепис	1,2	4,3	244,9	127,0	130,4	502,3
Олигхеты	0,9	0,0	120,1	100,8	1,5	222,4
Амфаретиды	0,2	0,1	38,6	24,1	2,2	64,9
Прочие черви	0,1	0,0	2,5	10,1	0,7	13,3
Черви	2,4	4,4	406,1	262,0	134,8	802,9
Гаммариды	3,8	0,4	53,8	411,7	11,6	477,1
Корофиниды	2,0	1,5	85,1	216,3	46,8	348,2
Кумадеи	0,1	0,3	13,5	11,5	7,7	32,7
Изоподы	1,6	0,4	—	170,0	13,7	183,7
Декаподы	0,3	2,9	99,9	27,0	88,9	215,8
Прочие	0,0	0,0	1,1	0,9	0,7	2,7
Высшие ракообразные	7,8	5,5	253,4	837,4	169,4	1260,2
Балянус	14,4	7,4	261,3	1515,8	225,3	2002,4
Хирономиды	0,0	0,0	4,7	4,8	1,2	10,7
Губки	0,0	—	—	2,2	—	2,2
Всего	100,0	100,0	4504,8	10720,5	3042,6	18267,9
Кормовой бентос	23,0	83,8	2226,1	2435,4	2550,6	7212,1
В том числе акклиматизанные	9,0	60,8	1412,9	960,9	1849,4	4222,9

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

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

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

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

Таблица 52

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

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

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

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

Валовая биомасса бентоса западных районов Каспийского моря достаточно велика и в зависимости от площади района изменяется от 61,4 в Северном до 6,2 в Среднем и 2,3 млн.т в Южном Каспии. Биомасса "корового" бентоса наиболее высока у западного побережья Южного Каспия, где она составляет 89% от общей биомассы бентоса, в то время как в Северном и Среднем Каспии ее значение немногим более 30%.

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

	Численность, экз./м ²					
	Западная часть			Восточная часть		
	1	2	3	1	2	3
Митилястер	4954	43	35	1	561	51
Дрейссена	163	201	48	61	850	1
Дидакна	11	23	3	54	28	6
Монодакна	42	26	3	45	6	—
Адакна	152	2	—	51	—	—
Церастодерма	60	471	155	39	2	10
Абра	667	3896	4715	1179	14	196
Прочие	559	8	60	167	22	—
Моллюски	6608	4670	5019	1597	1483	264
Нерис	216	260	279	455	42	143
Олигохеты	3828	697	118	1870	508	26
Амфартиды	2361	198	74	853	317	76
Прочие	75	2	1	17	68	6
Черви	6480	1157	472	3195	935	251
Гаммариды	1046	797	181	486	3957	88
Корофииды	206	371	228	973	2064	208
Кумаци	331	82	219	703	83	220
Изоподы	—	11	9	—	202	0
Декаподы	9	12	119	1	4	18
Прочие	26	—	—	—	2	0
Высшие рако-	1618	1273	756	2164	6312	534
образные						
Баланус	45	992	232	4	445	99
Хирономиды	96	1	14	6	27	3
Губки	—	—	—	—	3	—
Всего	14847	8093	6493	6966	9205	1151
Кормовой бентос	3014	5929	5922	4000	5403	886
Кормовой бентос, %	37,4	32,5	89,3	13,8	66,0	—

июню и резко уменьшается у восточного побережья Южного Каспия. Восточно-восточного побережья Каспия биомасса бентоса наименьшая (37 г/м²) и составляет 32,5% от биомассы Северного Каспия (89 г/м²) и всего 12,4% от биомассы бентоса у восточного побережья Южного Каспия (143,76 г/м²).

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

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

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

Биомасса червей (средняя и валовая), в частности нереиса, максимальна в восточном районе Северного Каспия.

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

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

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

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

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

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

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

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

Таблица 53
Общая биомасса бентоса и ее распределение по районам и глубинам Каспийского моря в августе 1976 г.

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

* Абра, нереис, краб, креветки; ** Митилястер, балинус.

Таблица 54

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

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

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

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

Биомасса, г/м ²	Численность, экз./м ²				
	октябрь	апрель	июнь	август	октябрь
3,5	30	143	159	277	
1,9	11	376	116	33	
3,8	51	91	43	61	
18,7	235	1 764	843	1236	
3,4	117	669	300	290	
0,5	1922	1 199	1 828	1 694	
0,8	373	335	848	606	
1,1	879	1 176	477	375	
0,2	344	1 561	462	333	
1,4	3	38	16	9	
0,0	8	33	16	58	
0,1	32	143	64	20	
35,4	4005	7 528	5 172	4 992	
10,4	43	35	26	94	
6,3	12	293	52	354	
14,3	141	2 676	3 204	3150	
10,3	2	367	5	222	
9,1	2885	2 823	3 136	4 716	
0,1	6	42	55	29	
2,8	18	87	71	111	
53,1	3107	6 323	6 549	8 676	
88,5	7112	13 851	11 721	13 668	

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

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

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

Таблица 55

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Причиной резкого снижения биомассы кормового бентоса летом яв-

Таблица 56

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

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

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

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

Таблица 57

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

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

* Данные за 1978 г.

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

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

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

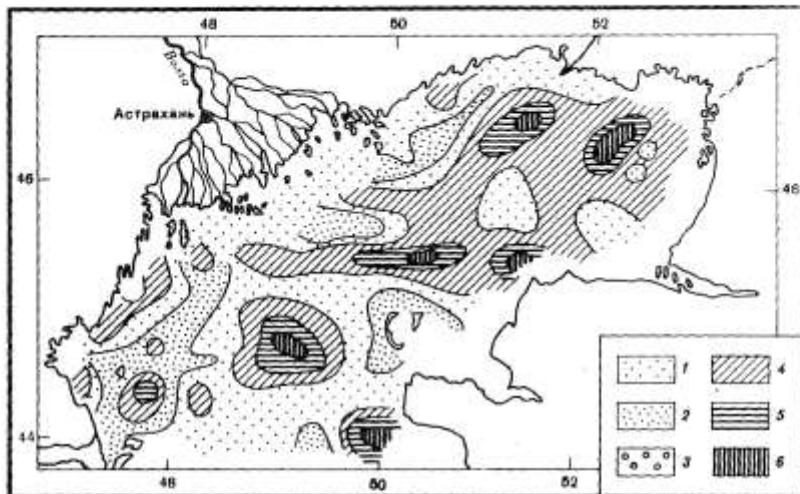


Рис. 20. Изменение биомассы кормового бентоса в Северном Каспии от июля к августу.

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

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

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

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

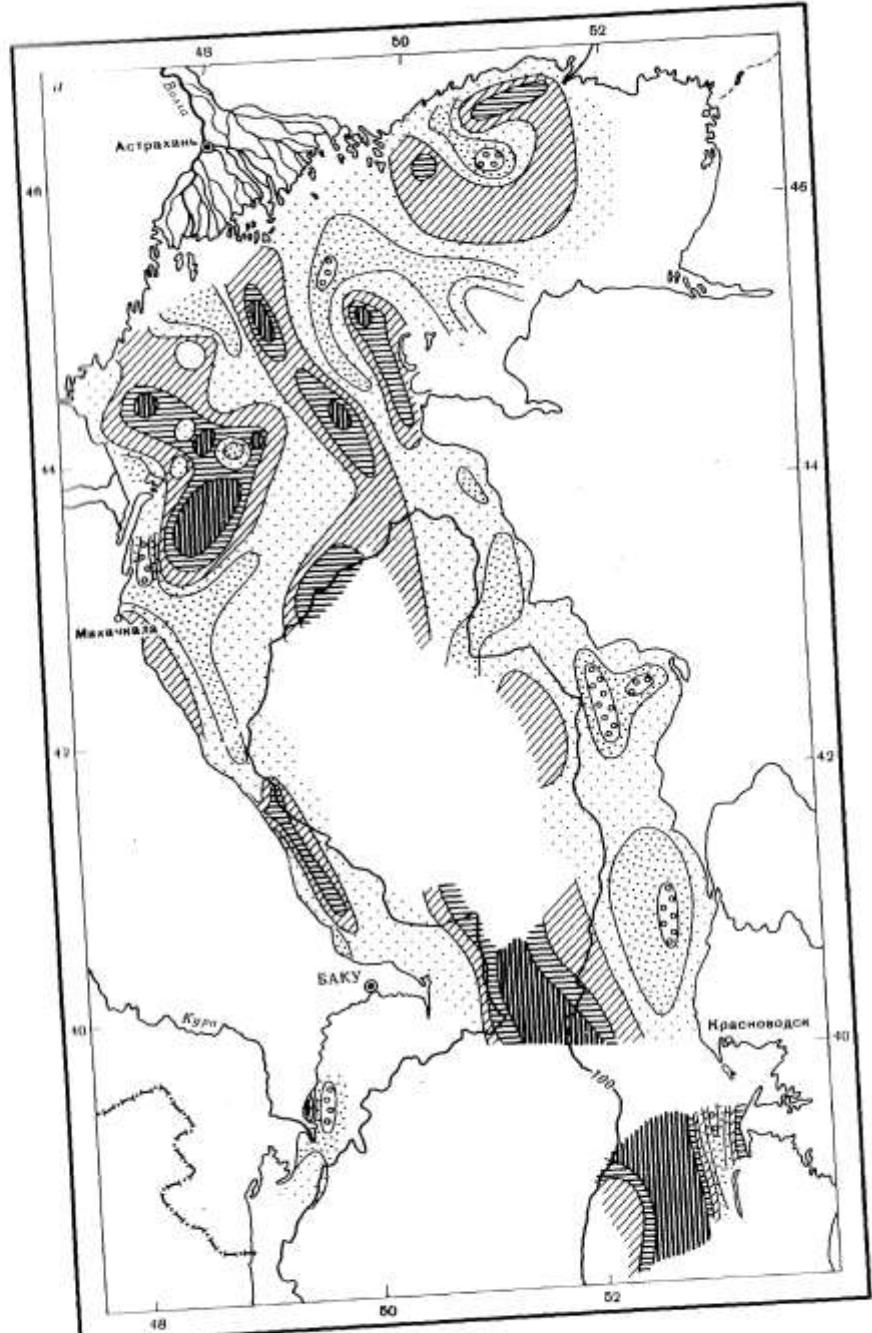


Рис. 21. Изменение биомассы кормового бентоса в Каспийском море от августа к октябрю (а) и от октября к февралю (б).

Условные обозначения те же, что и на рис. 20.

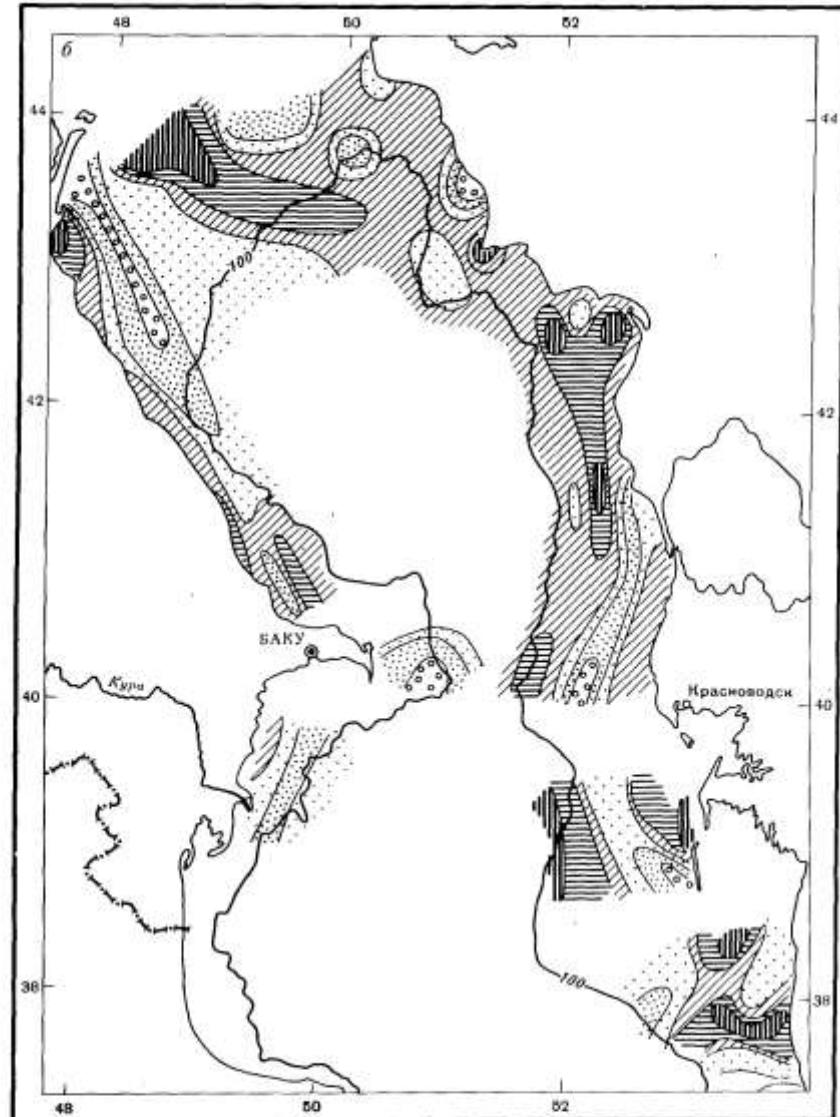


Рис. 21 (окончание)

Одновременно к 1976 г. уменьшилась по площади появившаяся к 1962 г. у Дагестанского побережья высокопродуктивная зона с биомассой бентоса 500–1000 г/м². От нее остались только небольшие пятна в районе Худата и Кильзи. Это было обусловлено уменьшением количества некоторых средиземноморских вселенцев – митилиястера, абрь и нереиса. Сокращение площади зоны с биомассой от 500 до 1000 г/м² к 1976 г. наблюдалось

и у восточного побережья Среднего Каспия, которая сохранялась с 1935 винть до 1962 г. Такие изменения были связаны с уменьшением к 1976 г. по сравнению с 1962 г. биомассы митилиястера и ракообразных на глубине до 50 м. Уменьшение площади продуктивных зон от 1962 к 1976 г. произошло и у восточного побережья Южного Каспия, где зона с биомассой 500–1000 г/м² вовсе исчезла и на ее месте образовались пятна со значительно меньшей биомассой – 30–100 г/м². Такое изменение биомассы бентоса было обусловлено уменьшением в этих районах количества абрь.

У западного побережья Южного Каспия в период между 1962 и 1976 г., напротив, произошло расширение площади зоны с биомассой от 100 до 500 г/м². В районе Сальянского рейда при этом появилось пятно с биомассой до 1000 г/м², образованное абрь и нереисом.

Таким образом, к 1976 г. в прибрежных (до изобаты 100 м) районах в Каспийском море повсеместно, за исключением западного прибрежья Южного Каспия, наблюдалось сокращение площади продуктивных зон с биомассой от 100 до 500 г/м² и выше. На большей части дна моря в этот период преобладала биомасса бентоса в пределах 30–100 г/м².

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

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

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

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

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

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

Повышение стока р. Волги после 1976 г. вызвало рост биомассы солоноватоводных организмов. Многоводный 1979 г. (сток Волги – 319 км³) отличался от предшествующих маловодных лет расширением площади обитания организмов этого комплекса и интенсивным их развитием.

Таким образом, осолонение вод Северного Каспия приводит к умень-

Таблица 58
Годовые изменения биомассы донных беспозвоночных
в Северном Каспии в июне, г/м²

62-42

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

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

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

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

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

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

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

Таблица 59

Годовые изменения биомассы донных беспозвоночных ($\text{г}/\text{м}^2$)
в Среднем Каспии*

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

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

Средняя биомасса всего бентоса у западного побережья в 1976 г. приближается к значению 1934 г. (соответственно 156 и $174 \text{ г}/\text{м}^2$). По сравнению с 1971 г. биомасса донных животных повысилась благодаря увеличению биомассы и численности кормовых моллюсков: абрь с 14 до

Таблица 59 (окончание)

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

* Данные за июль–август до изобаты 100 м.

$24 \text{ г}/\text{м}^2$ и кардиума с 2 до $15 \text{ г}/\text{м}^2$. Но при этом по сравнению с 1962 г. в несколько раз снизилась биомасса и численность гаммарид и корофида в прибрежной области (до глубин 20 м).

У восточного побережья Среднего Каспия в 1976 г. общая биомасса бентоса по сравнению с предыдущими годами оказалась самой низкой. Это произошло вследствие того, что от 1971 к 1976 г. в прибрежной части моря наблюдалось резкое снижение биомассы митилястера. Одновременно почти вдвое уменьшилось количество ракообразных, гаммарид с 10 до $7,5 \text{ г}/\text{м}^2$, корофида с 11 до $4 \text{ г}/\text{м}^2$. И хотя в этот период биомасса дрейссены и кардиид повысилась, общая биомасса бентоса в 1976 г. составила в этом районе всего 55% от биомассы 1971 г. (табл. 60).

Наиболее выражены годовые изменения биомассы бентоса в Среднем

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

Организмы	Западная часть								Восточная часть							
	< 20 м		21–50 м		51–100 м		101–200 м		< 20 м		21–50 м		51–100 м		101–200 м	
	1962 г.	1976 г.	1962 г.	1976 г.	1962 г.	1976 г.	1962 г.	1976 г.	1962 г.	1976 г.	1962 г.	1976 г.	1962 г.	1976 г.	1962 г.	1976 г.
Моллюски всего	326,7	195,6	387,4	144,9	42,0	11,5	0,0	0,2	335,9	93,7	294,2	177,8	27,9	29,7	0,0	0,2
Митилястер	214,3	19,1	139,4	1,0	0,0	—	—	—	270,4	19,1	174,2	14,1	—	0,2	—	—
Дрейссена	—	—	19,9	64,8	42,0	11,2	0,0	—	6,2	13,5	106,0	110,1	23,8	28,8	—	—
Дидакна	11,6	9,0	11,4	33,8	—	0,3	0,0	0,2	52,7	43,6	10,1	53,0	1,9	0,7	0,0	0,2
Монодакна	0,5	1,9	9,0	4,7	—	—	—	—	1,3	11,4	—	0,0	—	—	—	—
Адакна	—	0,0	—	1,5	0,0	—	—	—	0,5	—	1,4	—	—	—	—	—
Церастодерма	4,5	45,5	8,9	11,2	0,0	—	—	—	0,0	0,3	—	—	—	—	—	—
Абра	94,2	120,1	198,8	27,9	—	—	0,0	—	0,1	0,0	—	—	0,1	—	—	—
Прочие	1,5	0,0	—	0,0	—	—	—	—	4,8	0,7	2,5	0,6	2,1	0,0	—	—
Черви всего	6,5	9,5	9,3	4,0	2,9	2,1	1,5	0,7	3,7	6,5	2,0	2,7	2,3	1,4	1,6	0,4
Нереис	5,2	8,7	5,8	2,2	—	0,0	—	—	2,3	5,2	0,2	0,7	0,0	0,0	—	—
Олигохеты	1,3	0,8	3,0	1,6	2,7	1,4	1,2	0,6	1,2	0,6	1,5	1,4	1,9	1,0	1,6	—
Амфаретиды	0,0	0,0	0,5	0,2	0,2	0,7	0,3	0,1	0,1	0,2	0,4	0,3	0,4	—	0,4	—
Прочие	0,0	—	—	—	0,0	0,0	0,0	—	0,1	0,5	0,1	0,2	0,1	0,0	—	0,0
Ракообразные всего	1,8	2,1	8,9	6,4	9,8	11,2	8,5	6,8	23,5	17,4	20,0	16,2	12,0	11,0	1,3	2,4
Гаммариды	0,6	0,0	2,1	2,7	4,1	2,6	2,9	2,0	14,5	10,4	8,1	9,7	5,2	5,8	1,1	1,5
Корофиниды	0,7	0,0	1,0	1,0	2,4	1,5	2,2	0,4	8,7	5,7	9,7	5,4	6,2	2,8	0,0	0,0
Кумовые	0,0	0,0	0,2	0,0	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0,3	0,0	0,1	0,1	0,3	0,1	0,1
Изоподы	0,0	—	5,6	1,8	3,1	7,0	3,3	4,3	0,1	1,0	1,9	0,9	0,5	2,1	—	0,8
Декаподы	—	2,1	—	0,9	—	—	—	—	0,1	0,0	—	—	—	—	—	—
Прочие	0,5	—	—	—	0,0	—	0,0	—	0,1	—	0,2	0,1	0,0	0,0	0,1	—
Баланус	9,3	4,8	15,7	37,8	0,4	2,6	—	—	4,4	2,8	14,6	30,4	—	3,6	0,0	—
Хирономиды	—	—	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,7	0,1	0,4	0,2	0,0	—
Губки	—	—	—	—	2,7	—	—	—	0,3	—	1,5	0,7	0,2	0,6	—	—
Всего	344,2	212,0	421,0	193,1	57,9	27,4	10,0	7,7	367,8	120,4	333,0	227,9	42,8	46,5	2,9	3,0

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

Организм	1934 г.	1956 г.	1960 г.	1962 г.	1963 г.	1964 г.	1965 г.	1966 г.	1971 г.	1973 г.	1974 г.	1976 г.
Митилястер	—	1,2	57,7	188,6	36,1	29,0	30,6	30,1	1,7	8,2	0,7	3,1
Дрейссена	109,3	13,5	16,7	10,8	0,1	3,0	9,0	0,2	2,9	12,2	7,2	3,8
Дидакна	5,0	4,9	10,2	10,3	0,3	1,0	8,2	2,1	4,8	9,3	12,9	9,4
Монодакна	37,0	3,5	14,4	3,6	2,1	0,5	1,6	0,8	5,4	12,0	3,1	4,1
Адакна	16,0	0,5	0,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Церастодерма	1,2	5,7	12,8	5,3	0,3	4,3	1,1	1,0	2,5	2,6	0,8	12,3
Абра	—	—	57,3	119,0	59,2	66,5	1,3	19,1	12,5	18,3	4,9	45,1
Моллюски всего	168,5	29,3	169,2	337,6	98,1	104,3	51,8	53,3	29,8	62,6	29,6	77,8
Нереис	—	2,1	14,9	4,7	8,5	0,7	1,8	2,4	5,3	0,9	1,1	2,0
Олигохеты	0,6	1,8	1,4	2,7	1,9	0,1	0,3	2,1	3,4	0,3	0,1	0,1
Амфаретиды	0,3	0,1	1,9	0,0	0,0	0,0	0,1	0,3	0,1	0,0	0,0	0,2

Таблица 61 (окончание)

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

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

Организм	Западная часть				Восточная часть					
	1956 г.	1962 г.	1966 г.	1976 г.	1938 г.	1956 г.	1962 г.	1966 г.	1978 г.	1979 г.
Митилястер	720,8	268,5	134,0	8,8	46,0	4,7	16,1	51,8	1,3	0,1
Дрейссена	—	—	0,2	1,1	0,1	—	—	—	0,0	1,5
Дидакна	—	—	—	0,2	—	—	0,0	—	3,0	0,3
Монодакна	—	—	—	0,5	—	—	—	—	—	—
Адакна	—	—	—	—	—	—	0,0	—	—	—
Церастодерма	6,1	7,4	14,1	54,9	3,5	31,7	0,0	10,4	2,3	3,6
Абра	—	13,2	12,0	143,3	—	—	16,3	14,1	6,9	6,1
Моллюски прочие	—	0,1	—	0,2	0,9	—	0,0	—	—	0,1
Моллюски всего	726,9	289,2	160,3	209,0	80,5	36,4	32,4	76,3	13,5	11,7
Нереис	7,9	0,5	2,0	8,1	—	1,2	0,4	2,7	1,4	3,9
Олигохеты	0,2	0,1	0,2	0,1	0,1	0,6	0,1	0,3	0,0	0,1
Амфаретиды	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,1	0,1
Черви прочие	—	—	—	—	0,0	—	—	0,0	0,0	0,0
Черви всего	8,1	0,6	2,5	8,2	0,1	1,8	0,5	3,1	1,5	4,1
Гаммариды	0,3	0,0	0,2	0,3	—	0,5	0,0	0,3	0,2	0,3
Корофиды	0,6	0,0	0,2	0,7	—	1,5	0,0	0,7	1,1	0,5
Кумовые	0,8	—	0,4	0,2	0,0	0,2	0,1	0,2	0,1	0,1
Изоподы (морской таракан)	—	—	0,2	1,4	—	—	1,7	0,6	0,0	—
Декаподы (краб)	—	0,3	2,3	6,9	—	—	—	1,5	0,6	3,0
Ракообразные прочие	—	—	—	—	—	—	—	—	0,0	0,0
Высшие ракообразные	1,7	0,3	3,3	9,5	0,2	2,2	1,8	3,3	2,0	3,9
Баланус	0,7	—	21,2	15,5	—	—	1,3	13,1	2,0	2,1
Хирономиды	—	0,0	0,0	0,0	—	0,0	—	—	0,0	0,0
Всего	737,4	290,1	187,3	242,2	80,8	40,4	36,0	95,8	19,0	21,8
Кормовой бентос	15,7	21,4	31,4	216,3	3,7	35,1	18,5	30,5	12,7	17,5

* Данные до изобаты 100 м.

Таблица 63

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

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

* Без западной половины Южного Каспия.

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

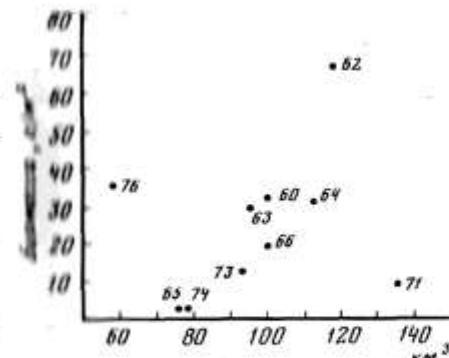
У западного побережья Южного Каспия вследствие доминирования в бентосе митилястера самая высокая общая биомасса бентоса наблюдалась в 1956 г., в то время как на востоке — в 1935 г. (табл. 62).

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

Таблица 64
Изменение фаунистической и трофической структуры биомассы бентоса

Показатель	Северный Каспий					Средний Каспий					Южный Каспий				
	1935 г.	1956 г.	1962 г.	1966 г.	1976 г.	1935 г.	1956 г.	1962 г.	1966 г.	1976 г.	1935 г.*	1956 г.	1962 г.	1966 г.	1976 г.
Биомасса, г/м ²	40	28	72	52	63	143	80	207	137	147	51	240	108	122	65
Фаунистические комплексы, %						20	66	72	70	31	97	99	99	98	93
Средиземноморский	3	11	70	46	62	20	64	71	69	27	90	88	97	89	73
в том числе вселенцы	—	9	69	43	55	78	31	25	28	66	1	1	0	1	6
Автохтонный	92	71	23	46	34	1	1	2	1	1	2	0	0	0	1
Пресноводный	5	18	7	8	4	—	1	1	1	2	0	0	1	1	1
Арктический	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Трофические группы, %						98	92	73	84	84	98	98	84	84	38
Фильтраторы	91	64	69	53	49	1	5	25	14	13	0	2	15	14	59
Собиратели	7	19	24	39	45	—	—	22	10	9	—	1	15	13	58
в том числе вселенцы	—	7	21	32	40	1	3	2	3	2	2	0	1	2	3
Прочие	2	17	7	8	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

* Только восточная часть моря.

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

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

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

КРАБЫ

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

По данным А.М. Махмудова (1966), краб является калорийной белковой пищей с содержанием сырого протеина 32,8, жира – 7,6 и минеральных веществ – 54,2%. Калорийность краба составляет 0,84 ккал/г сырого вещества, или 2,26 ккал/г сухого.

Несмотря на высокую пищевую ценность краба и на возросшее значение в питании рыб и тюленя, надежный количественный учет его из-за отсутствия специального орудия лова до настоящего времени почти не наложен. Однако довольно частое попадание краба в дночерепатель, особенно в последние годы, дает нам возможность составить некоторое представление о динамике его количества.

Средние значения, биомассы и численности краба в Северном Каспии за период 1968–1978 гг. претерпевают довольно значительные колебания по годам. Максимальные величины биомассы и численности превышали минимальные почти в 9 раз. Особенно увеличилось количество краба в период 1974–1978 гг., когда биомасса его по Северному Каспию выросла по сравнению с 1968–1973 гг. в 2 раза, численность – почти в 6 раз (табл. 65).

Особенно высокая численность краба наблюдается в восточном районе

Таблица 66
Сезонные изменения встречаемости, среднего веса и численности краба
в западном и восточном районах Северного Каспия

Месяц	Численность, экз./м ²	Биомасса, г/м ²	Средний вес 1 экз., г	Встречаемость, %
Апрель	3	0,5	0,17	14,6
	4	1,2	0,30	29,2
Июнь	14	0,5	0,04	23,7
	84	0,6	0,01	78,0
Август	9	3,2	0,35	29,0
	16	1,3	0,04	70,0
Октябрь	9	2,0	0,22	23,7
	9	1,0	0,11	46,7

Приложение. Числитель – западный район, знаменатель – восточный район.

Таблица 67
Сезонные изменения общей биомассы краба в Северном Каспии, тыс. т

Месяц	Западная часть	Восточная часть	Северный Каспий
Апрель	19,9	25,3	45,2
Июнь	19,9	12,7	32,6
Август	127,2	27,4	154,6
Октябрь	79,5	21,1	100,6
Апрель–октябрь	61,6	21,6	83,2

моря при близких величинах биомассы на западе и востоке Северного Каспия, что указывает на преобладание в восточном районе в популяции краба молоди, а следовательно, на усиленный процесс размножения при более устойчивом солевом режиме вследствие слабого влияния стока Волги. Значительное увеличение численности краба в маловодные 1975–1978 гг. связано с повышением солености вод Северного Каспия до 10–11‰ в 1977 г. вместо 7–8‰ в 1959–1975 гг.

Повсеместно в 1976 г. максимальная численность краба наблюдалась в июне, что указывает на массовое размножение краба весной. От июня к августу численность краба резко снизилась, а биомасса достигла максимальных значений, что, очевидно, связано с высоким темпом его роста. К осени по всему Северному Каспию произошло уменьшение численности, биомассы и встречаемости краба (табл. 66).

В среднем за сезон валовая биомасса по данным дночерпательных сбров составила 84 тыс. т. Наибольшая величина ее как в восточном, так и в западном районах приходится на август (табл. 67). Характер пространственного распределения краба также существенно изменился по сезонам года (рис. 23). В апреле поселения его были представлены отдельными пятнами разной величины. Концентрации краба на большей площади этих пятен были невелики. Наиболее высокая численность краба зарегистрирова-

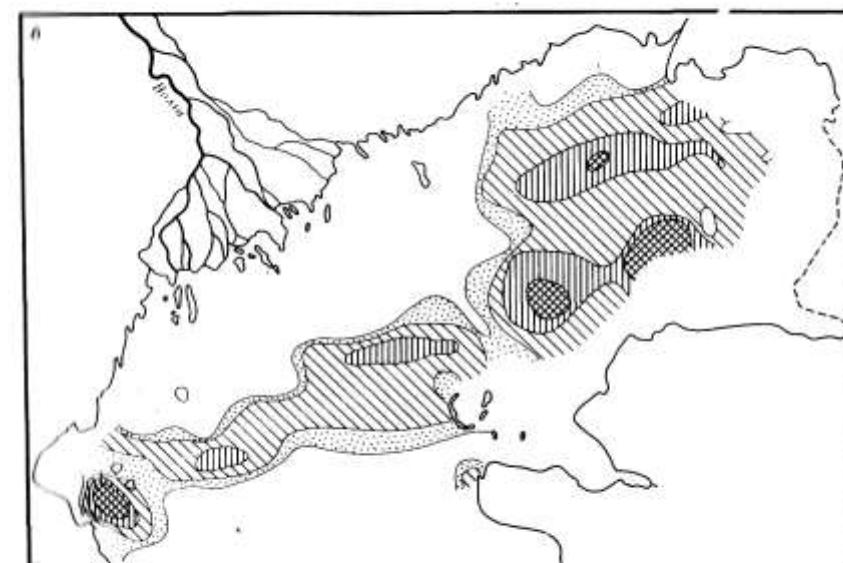
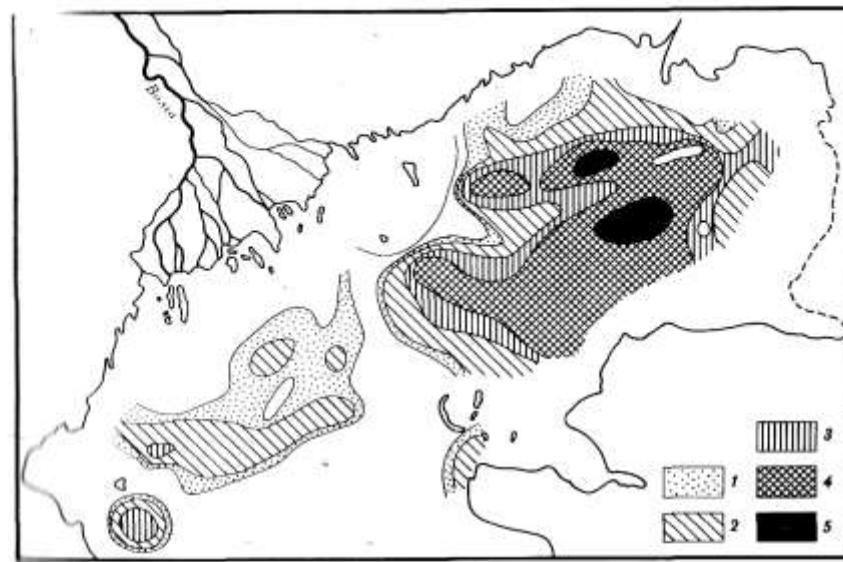


Рис. 23. Распределение краба в Северном Каспии в июне (а), августе (б), октябре (в)
1 – менее 10; 2 – 10–50; 3 – 50–100; 4 – 100–500; 5 – больше 500 (экз. на
10 мин. траления мальковым тралом)

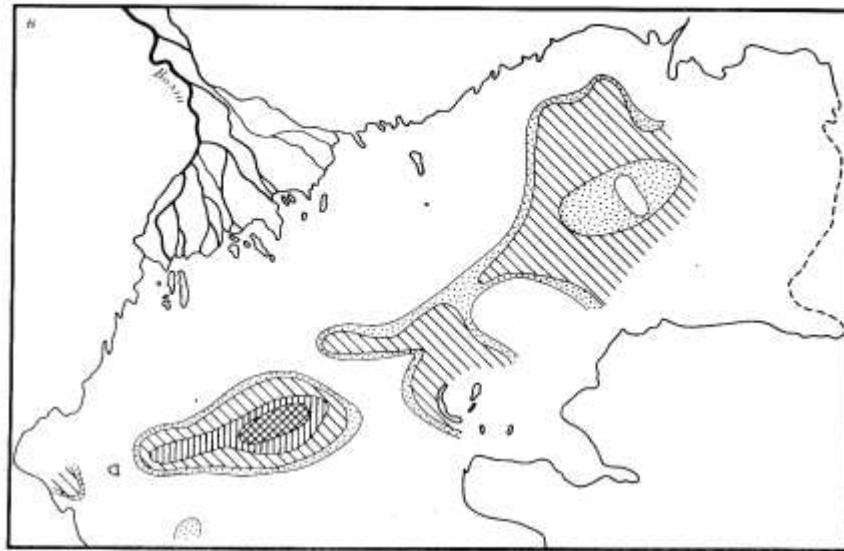


Рис. 23. (окончание)

на в районе к востоку от о-ва Нордовый (100 экз./м^2) и у западной оконечности Кулалинской банки (75 экз./м^2). В этих же местах наблюдалась и довольно высокая биомасса краба.

В июне разрозненные пятна слились в единый ареал, который оказался разделенным по линии от Хохлатского осередка до о-ва Кулалы на западную и восточную половины. Поселения краба в восточной части моря оказались более обширными, чем в западной. В этом районе он встречался практически повсеместно, за исключением некоторых участков мелководья. Концентрации краба в восточном районе были значительно выше, чем в западном. На отдельных станциях, расположенных в Уральской бороздине, численность его составляла более 400 экз./м^2 .

В августе в западном районе заметно расширились границы поселений краба. Он образовал большие скопления в районе Вестового осередка (190 экз./м^2) и на юге Уральской бороздины ($130-240 \text{ экз./м}^2$).

В октябре ареал краба снова сократился и начал распадаться на отдельные пятна. Уменьшение ареала происходило за счет перемещения краба в более глубокие области моря. Такой характер распределения его в разные сезоны года, очевидно, связан с температурным режимом. Осенью, когда воды прибрежных районов охлаждаются, краб уходит в более глубокие области, где температура воды выше, там он и зимует. Весной, с прогревом воды краб выходит на мелководье.

Как и в других водоемах, в Северном Каспии краб питается довольно разнообразной пищей. В ее составе обнаружено более 20 компонентов животного и растительного происхождения. Из животных организмов наиболее часто встречались донные беспозвоночные, в частности – нереис, моллюски (*Dreissena*, *A. ovata*, *Mytilaster*, *C. lamarcki*, *D. trigonoides*), Остра-

...la, Polychaeta, Oligochaeta, Nematodes, Balanus, реже – Corophiidae, Tannaridae, Cumacea, Mysidae.

Питается краб также организмами перифитона – мшанками, гидроидами и моллюсками, которые сдирает с субстрата клешнями; не пренебрегает трупами, особями собственного вида, ослабевшими животными.

Потреблялись крабом и зоопланктонные организмы, такие, как *Vagionus angularis*, *Synchaeta*, *Harpacticidae*, личинки *Cirripedia*, *Bosmina longirostris*.

Преобладающее значение по массе имели растительная пища и молодь моллюсков. В пище крабов размером 5–7 мм первое место по массе занимают растения, затем молодь моллюсков (дрейссена), кладоцера. Как редкие компоненты встречаются фрагменты: кумаций, корофиид, мизид, олигохет, моллюсков (дрейссена, абра), остракод, гарпактицид, личинок усоногих.

Следует отметить, что у крупных моллюсков крабы выедают только тело, раскрывая клешнями раковину, которую затем отбрасывают. Поэтому часто приходится видеть в желудке краба гомогенную массу, трудно поддающуюся определению. Если бы удавалось эту часть пищи "расшифровать", то, возможно, доля растений в пище краба была бы меньше, хотя остается несомненным тот факт, что их поедается крабом много.

По данным Б.М. Эпштейн (1971), в состав пищи крабов Среднего Каспия входили: нереис, моллюски (митилястер и кардииды), гидроиды, бокоплавы, кумаций, копеподы, рыба (молодь), растительные волокна и грунт. Наиболее часто встречались нереис и митилястер.

В спектре питания краба из Азовского моря отмечены не менее 19 кормовых организмов, с преобладанием митилястера, идотеи, а у молоди – корофиид (Резниченко, 1958).

Таким образом, как и в других водоемах, краб в Каспии – полифаг, но спектр питания близок к таким рыбам-бентофагам, как лещ и вобла.

МИЗИДЫ

Впервые в фауне Каспийского моря мизиды отмечены Бэром в 1868 г. Позднее А.Н. Державин (1939) обобщил данные исследований видового состава мизид Каспийского моря и описал некоторые черты их биологии. В 50–70-х годах исследования мизид сосредоточились в северной части моря, где проводился количественный учет и изучалось распределение мизид по акватории Северного Каспия (Осадчик, 1962а, б, 1966; Бондаренко, 1978).

В Каспийском море обитает 20 видов мизид, из которых 13 – каспийские эндемики, а 7 встречаются в Азово-Черноморском бассейне. По своему происхождению большинство видов относятся к понтокаспийской солоноватоводной фауне, частично сохранившей связи с океанической (Бирштейн, 1968). Роды *Hemimysis*, *Schistomysis* и *Paramysis* включают виды, обитающие в boreальных водах у берегов Европы и в Средиземном море. Род *Diamysis* представлен в солоноватоводной фауне Южной Америки, Индии и у побережья Мадагаскара. Роды *Limnomyasis* и *Katamysis* – эндемики Понто-Каспия, а род *Caspiomysis* обитает только в Каспийском море. Виды рода *Mysis* арктического происхождения. Из 8 видов этого

Таблица 68
Географическое распространение мизид Каспийского моря

Вид	Реки и опреснен- ные зоны	Северный Каспий	Средний Каспий	Южный Каспий	Другие бассейны
I группа					
<i>Paramysis ullskyi</i>	+	+	+	+	+
<i>Paramysis bacri</i>	+	+	+	+	+
<i>Paramysis intermedia</i>	+	+	+	+	+
<i>Paramysis lacustris</i>	+	+	+	+	+
<i>Limnomyysis benedeni</i>	+	+	+	+	+
<i>Katamysis warpachowskyi</i>	+	+	+	+	+
II группа					
<i>Paramysis incerta</i>	-	+	+	+	-
<i>Paramysis inflata</i>	-	-	+	+	-
<i>Paramysis kessleri</i>	-	+	+	+	+
III группа					
<i>Hemimysis anomala</i>	-	-	+	+	+
<i>Diamysis pusilla</i>	-	-	+	+	-
<i>Schistomysis elegans</i>	-	-	+	+	-
<i>Paramysis eurylepis</i>	-	-	+	+	-
<i>Caspiomysis knipowitschi</i>	-	-	+	+	-
<i>Paramysis grimmi</i>	-	-	+	+	-
<i>Paramysis loxolepis</i>	-	-	+	+	-
<i>Mysis caspia</i>	-	-	+	+	-
<i>Mysis microphthalmia</i>	-	-	+	+	-
<i>Mysis macrolepis</i>	-	-	+	+	-
<i>Mysis amblyops</i>	-	-	+	+	-

рода 4 — эндемики Каспия, остальные 4 обитают в Арктике и в бореальных водах у берегов Европы и Северной Америки.

Большинство каспийских мизид ведет придонный образ жизни, однако в ночное время некоторые из них могут вслывать в толще воды. Несколько видов (*Mysis microphthalmia*, *M. amblyops*, *P. loxolepis* и отчасти *M. caspia*) постоянно встречаются в толще воды и могут считаться планктонными (Бирштейн, 1968; Мордухай-Болтовской, 1960; Tattersall & Tattersall, 1951).

По географическому распространению мизид Каспийского моря можно разделить на три группы (табл. 68):

I. Виды, распространенные по всему Каспийскому морю и заходящие в пресные воды.

II. Виды, преимущественно распространенные в Среднем Каспии, но заходящие в южную часть Северного и северную часть Южного Каспия.

III. Виды, обитающие только в Среднем и Южном Каспии.

К I группе относятся виды, широко распространенные в Каспийском море и Азово-Черноморском бассейне до глубины 50 м, но чаще до 10 м (рис. 24). Район, где преобладают виды I группы, включает Северный Каспий и западную часть Среднего и Южного Каспия.

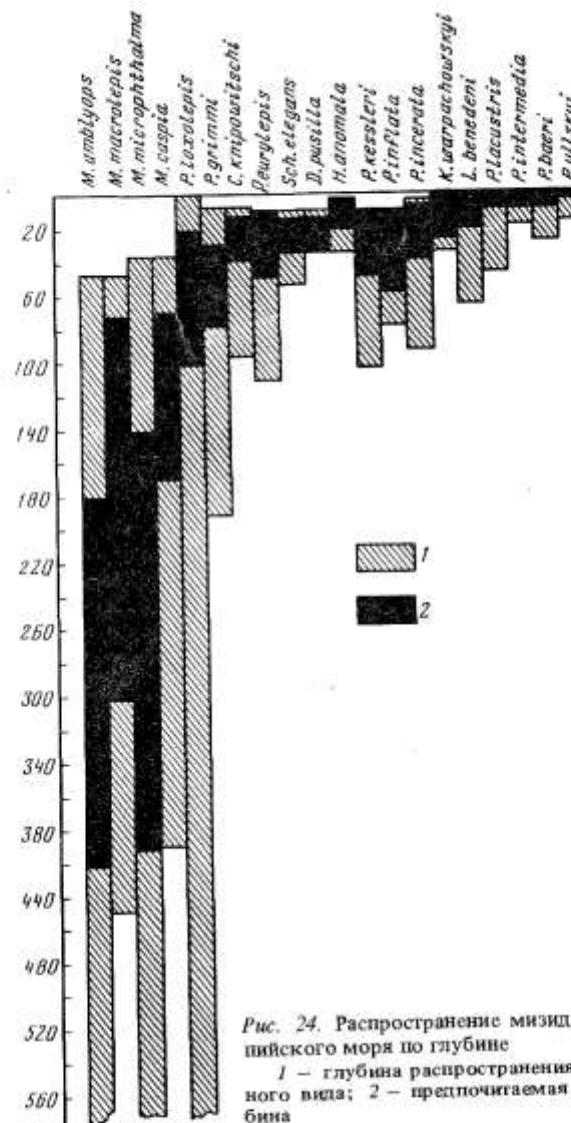


Рис. 24. Распространение мизид Каспийского моря по глубине

1 — глубина распространения данного вида; 2 — предпочтаемая глубина

Соленость здесь колеблется от 0,4% в авандельте Волги до 12% в более в Среднем и Южном Каспии, а сезонные колебания температуры составляют от 0°C зимой до 25–28°C летом. Среднее содержание кислорода обычно равно 5,5–7,1 мл/л на поверхности и 4,0–5,0 мл/л у дна, но довольно часто содержание кислорода у дна и на поверхности бывает одинаковым (Каспийское море, 1969; Косарев, 1975). Мизиды практически одинаковы (Каспийское море, 1969; Косарев, 1975). Мизиды, относящиеся к I группе, эвригалинны, эвритермы и стенооксигенные. Из них только *L. benedeni* выдерживает достаточно низкие концентрации

кислорода в воде, так как встречается в заболоченных водоемах с неустойчивым кислородным режимом (Державин, 1939).

Мизиды, входящие во II группу, — каспийские эндемики, за исключением *P. kessleri*, обитающей, кроме Каспия, в низовьях Днестра и Дуная и представленной там подвидом *P. kessleri sarsi* Derj (Băcescu, 1955). Виды, входящие в эту группу, обитают на глубине от 10 до 80–230 м, но наиболее обычны от 10 до 60 м (рис. 24). Гидрохимические показатели в этой зоне менее изменчивы. Соленость колеблется от 11,0 до 13,4‰, температура воды изменяется от 1–2°C на севере до 10–11°C в южной части моря зимой и 23–26°C летом. Содержание кислорода в среднем составляет 4,8–6,2 мл/л (Каспийское море, 1969; Косарев, 1975). Мизиды, обитающие в этом районе, представлены стеногалинными, эвритермными и стенооксигенными видами.

Виды, относящиеся к III группе, почти исключительно каспийские эндемики. Из этой группы только *H. anomala* встречается в Черном море у побережья Румынии (Băcescu, 1955). Виды этой группы обитают в достаточно большом диапазоне глубин. Преимущественно среднекаспийские *H. anomala*, *D. pusilla*, Sch. elegans встречаются от 10 до 50 м, предпочитая глубину 10–40 м (см. рис. 24). *P. grimmi*, *P. eurylepis*, *C. knipowitschi* живут на глубине от 10 до 180 м, но чаще на глубине от 10 до 50 м. Виды рода *Mysis* занимают зону глубин от 40 до 400 м и глубже. Причем преимущественно нектобентические формы *M. caspia* и *M. macrolepis* предпочитают глубины от 40 до 150 м и от 250 до 300 м соответственно. Планктонные виды *M. microphthalma* и *M. amblyops* обитают до максимальных глубин, предпочтая, однако, — *M. microphthalma* — 140–390 м, *M. amblyops* — 170–410 м. Несколько особняком стоит *P. loxolepis*, встречающаяся от 5 до 900 м, предпочитая глубину от 30 до 100 м (Державин, 1939).

Гидрологические условия в этой зоне отличаются стабильностью. Соленость колеблется от 12,6 до 12,9–13,0‰. Температура изменяется незначительно. Так, на глубине 50 м годовая разность температур составляет 5–8°C, на глубине 100 м — 1–2°C и лишь в некоторых районах возрастает до 3°C, на горизонте 200 м годовая разность не превышает 1°C (Каспийское море, 1969). Количество растворенного кислорода, наоборот, достаточно изменчиво и уменьшается с глубиной. В среднем содержание растворенного в воде кислорода изменяется от 6,9 до 1,7 мл/л. Мизиды III группы представлены стеногалинными, стенотермными и эвриоксигенными видами.

Группировки мизид, приведенные в табл. 68, выделены по данным А.Н. Державина (1939) и характеризуют годы с естественным режимом моря. О произошедших к настоящему времени изменениях некоторое представление дает сопоставление частоты встречаемости мизид Каспийского моря в 20–30-е (Державин, 1939) и 70-е годы (табл. 69). Так, можно отметить уменьшение частоты встречаемости *P. intermedia*, *L. benedeni*, *K. warpacowskyi*. Эти виды обитают в наиболее опресненных районах Северного Каспия.

В связи с осолонением Северного Каспия сюда стали проникать солено любивые средне- и южнокаспийские виды — *P. grimmi* и *P. loxolepis*, *P. kessleri* и *P. inflata*, чем и объясняется некоторое увеличение частоты их встречаемости. Та же причина вызвала, вероятно, и увеличение частоты встре-

Таблица 69
Частота встречаемости мизид Каспийского моря в 20–30-е (I) и 70-е (II) годы

Вид	Частота встречаемости, %		Вид	Частота встречаемости, %	
	I*	II		I	II
<i>Paramysis baeri</i>	37,9	37,0	<i>Schistomysis elegans</i>	1,7	0,4
<i>Paramysis ullskyi</i>	29,1	38,0	<i>Paramysis eurylepis</i>	1,9	1,1
<i>Paramysis intermedia</i>	18,9	12,7	<i>Caspiomysis knipowitschi</i>	8,7	7,4
<i>Paramysis lacustris</i>	22,0	37,3	<i>Paramysis grimmi</i>	3,9	9,9
<i>Limnomyysis benedeni</i>	10,8	6,7	<i>Paramysis loxolepis</i>	13,3	13,7
<i>Katamysis warpacowskyi</i>	3,4	0,4	<i>Mysis caspia</i>	5,6	8,8
<i>Paramysis incerta</i>	15,0	6,3	<i>Mysis microphthalma</i>	3,4	1,4
<i>Paramysis inflata</i>	3,1	4,9	<i>Mysis macrolepis</i>	0,9	4,6
<i>Paramysis kessleri</i>	17,5	19,4	<i>Mysis amblyops</i>	1,4	0,7
<i>Hemimysis anomala</i>	1,7	—	Всего станций	646	284
<i>Platynus pusilla</i>	—	1,7			

*Поданным А.Н. Державина (1939).

частости *P. ullskyi* и *P. lacustris* — северокаспийских видов, приуроченных к районам с большой соленостью. В Северном, Среднем и Южном Каспии в 1970 г. отмечено 17 видов мизид. В видовом отношении наиболее богата западная часть Среднего Каспия — 16 видов. Вдоль восточного побережья Среднего Каспия обитает 12 видов, в Северном Каспии отмечено 11, в Южном — 7 и в планктоне — 8 видов.

Для нектобентоса Северного Каспия наиболее обычными являются *P. baeri*, *P. ullskyi* и *P. lacustris*, для Среднего Каспия — *P. kessleri* и в меньшей степени — *P. grimmi* и *P. loxolepis*, для Южного Каспия наиболее распространенными видами были *P. kessleri* и *P. loxolepis*, к этой группе можно отнести и *C. knipowitschi* и *M. caspia*. В планктоне Каспийского моря из мизид наиболее часто встречаются *P. loxolepis*, *M. caspia*, *M. microphthalma*, *M. amblyops* (табл. 70).

О количестве мизид в Северном Каспии судят по ежегодным ионьским сборам. В 1976 г. основная масса мизид концентрировалась в западной части Северного Каспия, где обитало, с учетом площади зон, 80,5% численности и 93,4% биомассы мизид. Максимальная численность мизид здесь составляла 15–16 экз./м², тогда как в восточной части не более 2–3 экз./м². Мизиды в основном концентрируются в придельтовом районе Волги, а также на мелководьях вдоль западного побережья Северного Каспия. В отдельных районах Северного Каспия, как правило, на глубине более 5–6 м в июне 1976 г. мизиды полностью отсутствовали (рис. 25). Более 88% биомассы давали *P. ullskyi* и *P. baeri*, а по численности преобладали (более 90%) *P. ullskyi*, *P. baeri* и *P. lacustris* (табл. 71).

Изменения распределения мизид по акватории Северного Каспия в разные месяцы года связаны с динамикой речного стока и соленостью вод Северного Каспия. Северокаспийские мизиды обитают в зоне с соленостью до 10‰ (рис. 25). В апреле 1976 г. средняя соленость Северного Каспия составляла 11‰. Мизиды были распространены в западной части моря,

Таблица 70
Частота встречаемости (в %) мизид Каспийского моря
в planktonе и нектобентосе в 70-е годы

Вид	Нектобентос				Планктона	
	Северный Каспий	Средний Каспий				
		западная часть	восточная часть	все море		
<i>P. ullskyi</i>	49,7	6,8	17,1	12,7	—	
<i>P. baeri</i>	50,8	6,8	5,7	6,3	—	
<i>P. intermedia</i>	16,8	6,8	—	3,8	—	
<i>P. lacustris</i>	48,7	9,1	17,1	12,7	—	
<i>L. benedeni</i>	8,6	4,6	—	2,5	—	
<i>K. warpachowskyi</i>	0,5	—	—	—	—	
<i>P. incerta</i>	4,1	11,4	11,4	11,4	12,5	
<i>P. inflata</i>	—	6,8	31,4	17,7	—	
<i>P. kessleri</i>	3,1	70,4	34,3	54,4	75,0	
<i>H. anomala</i>	—	—	—	—	—	
<i>D. pusilla</i>	—	—	—	—	—	
<i>Sch. elegans</i>	—	—	2,9	1,3	—	
<i>P. eurylepis</i>	—	4,6	2,9	3,8	—	
<i>C. knipowitschi</i>	0,5	13,6	31,4	21,5	37,5	
<i>P. grimmii</i>	0,5	40,9	22,9	32,5	12,5	
<i>P. loxolepis</i>	0,5	43,2	42,9	43,0	50,0	
<i>M. caspia</i>	—	22,7	34,3	27,8	37,5	
<i>M. microphthalmia</i>	—	6,8	2,9	5,1	—	
<i>M. macrolepis</i>	—	9,1	22,9	15,2	12,5	
<i>M. ambloops</i>	—	4,5	—	2,5	—	
Всего станций	197	44	35	79	8	
					128	

Таблица 71
Биомасса и численность мизид Северного Каспия в июне 1976 г. по районам

Вид	Западная часть		Восточная часть		Весь Северный Каспий	
	I	II	I	II	I	II
<i>P. baeri</i>	19,0	0,3	0,4	0,01	14,0	0,2
<i>P. ullskyi</i>	27,0	1,6	2,0	0,01	20,0	1,1
<i>P. lacustris</i>	5,0	0,8	2,0	0,9	4,0	0,8
<i>P. intermedia</i>	0,3	0,3	—	—	0,2	0,2
<i>L. benedeni</i>	0,1	0,1	0,01	0,01	0,1	0,1
<i>K. warpachowskyi</i>	0,03	0,02	—	—	0,02	0,02
Всего	51,43	3,12	4,41	0,93	38,32	2,42

Примечание. I – биомасса, мг/м²; II – численность, экз./м².

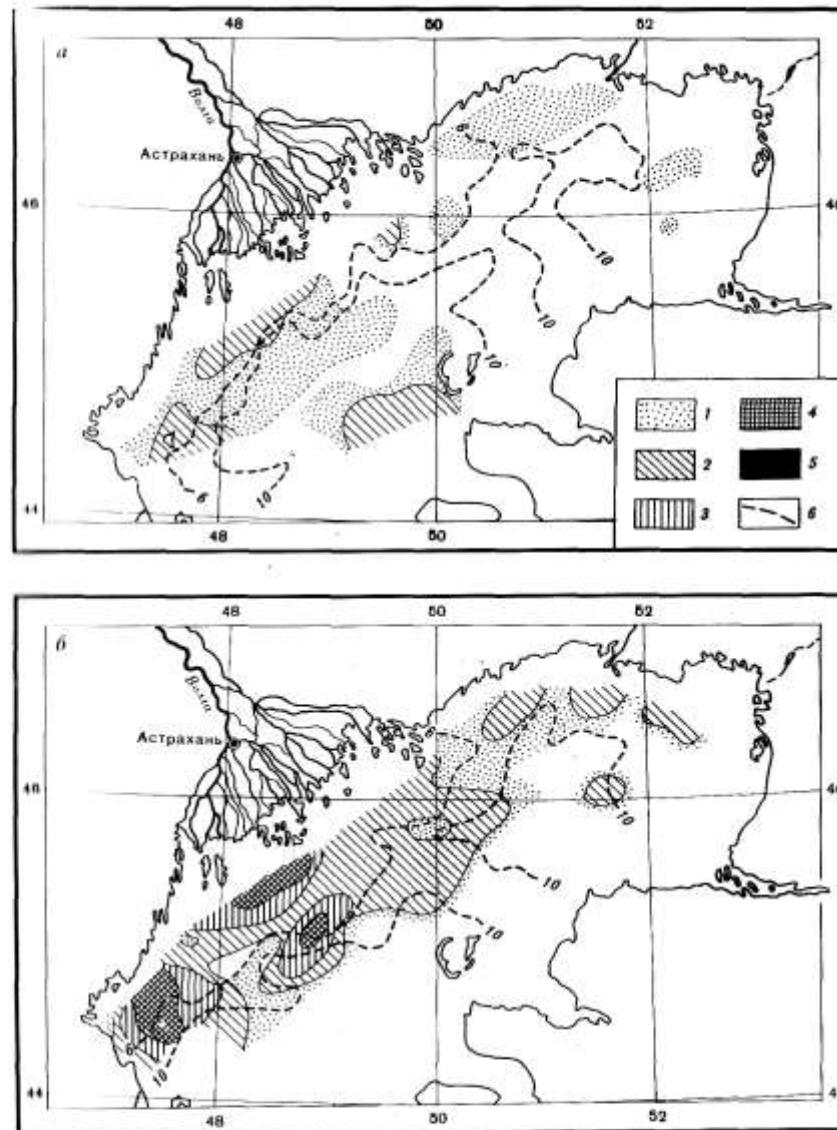


Рис. 25. Распространение мизид (экз./м²) по акватории Северного Каспия в 1976 г.
а – апрель; б – июнь; в – август; 1 – < 1; 2 – 1–5; 3 – 5–10; 4 – 10–50; 5 – > 50; 6 – изогаметы

и особенно в придельтовом районе р. Волги (рис. 25а). В июне средняя соленость Северного Каспия понизилась до 10‰, значительно увеличившись зона пониженной солености (< 6‰), что вызвало существенное расширение района обитания мизид (рис. 25б). В августе средняя соленость была 10,1‰, и характер распределения мизид был сходен с июньским.

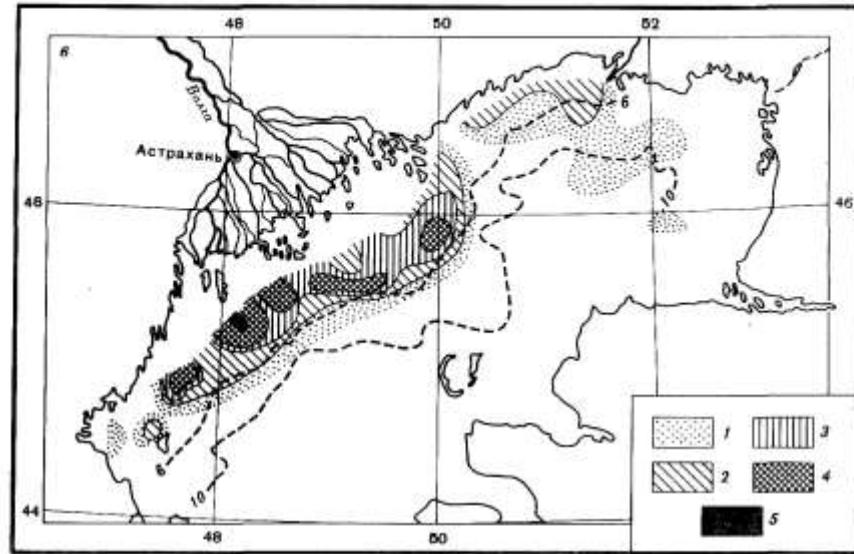


Рис. 25 (окончание)

В октябре соленость моря увеличилась, и ее среднее значение повысилось до 11,5‰, что вызвало сокращение зоны пониженной солености и соответственно зоны обитания мизид.

В нектобентосе Среднего и Южного Каспия наиболее массовыми видами были: *P. kessleri*, *M. macrolepis* и *M. caspia*. Они составляли более 74% численности и 78% биомассы мизид в Среднем и Южном Каспии. На востоке Среднего Каспия до 59% по численности давали два вида. — *M. caspia*, *M. macrolepis*, несколько меньшую роль играли *C. knipowitschi*, *P. loxolepis* и *P. kessleri*. Основу биомассы мизид в этом районе моря составляли три вида — *P. kessleri*, *P. inflata*, *M. macrolepis*. В западной части Среднего Каспия более 80% как по биомассе, так и по численности давали *P. kessleri*, *P. grimmii*, *M. caspia* и *M. macrolepis*. В Южном Каспии ведущей формой являлась *P. kessleri* (табл. 72). Средний улов мизид за 5 мин. траления для Среднего и Южного Каспия составлял 191 экз. Максимальные уловы наблюдались в Южном Каспии (табл. 72).

По преобладанию отдельных видов мизид в определенном диапазоне глубин можно выделить три зоны, различающиеся по видовому составу. Это зоны с глубинами до 20 м, от 20 до 50 м и глубже 50 м.

В прибрежной зоне, на глубине до 20 м, условия обитания мизид достаточно схожи с северокаспийскими (насыщенность воды кислородом, сильное летнее прогревание, достаточная освещенность). И хотя в этой зоне от 43 до 59% по численности составляет *P. kessleri*, велика здесь доля и северокаспийских мизид — *L. benedeni*, *P. ullskyi*, *P. baeri*. Особенно это относится к прибрежной зоне западной части Среднего Каспия, где северокаспийские виды составляют более 45% численности мизид (табл. 73).

В Среднем и Южном Каспии на глубине от 20 до 50 м фауна мизид в

Таблица 72
Биомасса (I) и численность (II) мизид Среднего и Южного Каспия
в ноябре 1976 г. (в зоне глубин от 7 до 107 м), %

Вид	Средний Каспий				Южный Каспий		Средний и Южный Каспий	
	западная часть		восточная часть		I	II	I	II
	I	II	I	II	I	II	I	II
<i>P. ullskyi</i>	< 0,1	0,2	< 0,1	< 0,1	—	—	< 0,1	0,2
<i>P. baeri</i>	< 0,1	0,2	1,7	0,5	—	—	< 0,1	0,1
<i>P. intermedia</i>	0,3	1,0	—	—	—	—	0,1	0,6
<i>P. lacustris</i>	< 0,1	0,8	—	—	—	—	< 0,1	0,4
<i>L. benedeni</i>	< 0,1	0,6	—	—	—	—	< 0,1	0,4
<i>K. warpachowskyi</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. incerta</i>	0,5	2,0	2,5	2,6	0,3	1,1	0,7	2,0
<i>P. inflata</i>	15,0	3,9	20,0	2,6	—	—	11,0	2,0
<i>P. kessleri</i>	41,2	21,7	29,2	10,5	83,1	61,1	53,1	27,3
<i>H. anomala</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>D. pusilla</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sch. elegans</i>	—	—	< 0,1	< 0,1	—	—	< 0,1	< 0,1
<i>P. eurylepis</i>	0,5	< 0,1	1,2	0,3	—	—	0,5	0,1
<i>C. knipowitschi</i>	< 0,1	0,2	4,6	13,2	0,1	2,2	0,1	3,9
<i>P. grimmii</i>	12,0	19,4	0,4	2,6	2,1	1,1	7,1	11,8
<i>P. loxolepis</i>	0,5	3,9	7,1	10,5	0,1	1,1	1,5	3,9
<i>M. caspia</i>	13,9	19,6	13,7	21,1	5,9	14,0	11,3	19,6
<i>M. microphthalmus</i>	0,3	0,8	—	—	—	—	0,1	0,4
<i>M. macrolepis</i>	15,8	25,5	19,6	36,1	8,4	19,4	14,5	27,3
<i>M. amblyops</i>	< 0,1	< 0,1	—	—	—	—	< 0,1	< 0,1
Всего станций	33	—	23	—	8	—	64	—
Средний улов за 5 мин. траления (экз.)	170	—	144	—	410	—	191	—

Примечание. Данные I и II — в зоне глубин от 7 до 107 м.

основном представлена *P. kessleri* в Среднем и *C. knipowitschi*, *P. loxolepis* в Южном Каспии. Однако в сумме по Среднему и Южному Каспию более массовой формой является *P. kessleri*, которая дает около 60% численности мизид (табл. 73). Из видов менее распространенных можно выделить *P. grimmii* — вид в значительной степени приуроченный к западной части Среднего Каспия, а также *P. inflata*, *P. loxolepis* и *P. incerta*, в основном обитающих вдоль восточного побережья Среднего и в Южном Каспии (табл. 73). Доля северокаспийских видов в общей численности мизид в диапазоне глубин от 20 до 50 м невелика, причем эти виды занимают верхнюю часть зоны и не опускаются ниже 28–30 м.

На глубине более 50 м в Среднем и Южном Каспии по численности преобладают три вида мизид — *M. macrolepis*, *M. caspia*, *P. kessleri*. Доля других видов мизид на этой глубине незначительна, и только в восточной части Среднего Каспия несколько выделяется *C. knipowitschi* и *P. loxolepis* (табл. 73).

Необходимо отметить общее увеличение количества мизид с глубиной.

Таблица 73

Численность мизид в Среднем и Южном Каспии по зонам глубин в ноябре 1976 г., %

Вид	Глубина, м								
	< 20		20–50			> 50			
	I	III	I	II	III	I	II	III	
P. ulskyi	5,7	—	—	0,3	—	—	—	—	
P. baeri	13,6	—	—	2,7	—	—	—	—	
P. intermedia	2,3	—	3,7	—	—	—	—	—	
P. lacustris	2,3	—	0,3	—	—	—	—	—	
L. benedeni	24,1	—	—	—	—	—	—	—	
P. incerta	1,1	—	7,7	13,4	—	0,3	—	0,9	
P. inflata	—	—	5,8	12,2	—	4,1	2,2	—	
P. kessleri	43,0	59,2	67,0	48,7	9,6	15,1	1,9	63,0	
Sch. elegans	—	—	—	0,3	—	—	—	—	
P. eurylepis	—	—	—	—	—	0,1	0,2	—	
C. knipowitschi	—	—	0,7	7,9	51,8	0,0	13,8	1,2	
P. grimmii	1,1	—	10,2	—	—	3,6	0,9	0,9	
P. loxolepis	6,8	—	4,5	12,5	38,6	4,3	8,8	0,3	
M. caspia	—	40,8	0,1	—	—	32,8	25,2	13,9	
M. microphthalmia	—	—	—	—	—	1,2	—	—	
M. macrolepis	—	—	—	2,0	—	38,4	47,0	19,8	
M. amblyops	—	—	—	—	—	0,1	—	—	
Всего станций	10	2	13	12	3	10	11	3	
Средний улов за 5 мин.	16	17	103	56	12	437	276	1069	
трапления									

Примечание. I – западная часть, II – восточная часть Среднего Каспия, III – Южный Каспий.

Таблица 74

Биомасса мизид и зоопланктона в 1976 г., г/м²

	Глубина, м						
	< 300		> 300				
	февраль	апрель	август	февраль	апрель	август	
Мизиды	5,95	4,17	1,94	12,68	20,69	27,18	
Зоопланктон	4,80	20,60	13,45	3,20	16,30	29,10	

Если принять за 100% общую численность мизид на глубине от 7 до 107 м, то с учетом площади зон получаем, что на глубине до 20 м обитает 0,9% мизид, от 20 до 50 м – 23,7, а глубже 50 м – 75,4%.

Мизиды составляют существенную часть планктона Каспийского моря. Биомасса их в отдельные месяцы года, особенно на глубоководных станциях почти полностью определяет биомассу планктона (табл. 74). В 1976 г. в пробах планктона, собранных в Среднем Каспии на глубине от 10 до 500–600 м, отмечено 6 видов мизид, причем максимальное их количество

Таблица 75

Значение отдельных видов в биомассе (I) и численности (II) мизид в планктоне Среднего Каспия в 1976 г., %

Вид	Февраль		Апрель		Август		Среднее	
	I	II	I	II	I	II	I	II
M. caspia	28,6	13,1	13,0	5,3	4,1	0,4	15,2	6,3
M. macrolepis	—	—	0,3	0,1	1,7	0,1	0,2	0,1
M. microphthalmia	20,4	4,1	32,3	15,1	38,0	18,9	30,3	12,7
M. amblyops	30,6	60,3	43,2	65,5	31,1	29,5	35,0	51,8
P. loxolepis	20,4	22,5	11,2	14,0	24,7	50,9	18,8	29,1
P. incerta	—	—	—	—	0,4	0,2	0,2	0,1
Количество станций	20	29	29	78				

приурочено к станциям в открытом море с глубиной 200–300 м. В пробах планктона постоянно присутствовали четыре вида мизид – M. amblyops, P. loxolepis, M. microphthalmia, M. caspia (табл. 75). Два вида – M. macrolepis и P. incerta – встречены менее чем на 1% станций. В феврале и апреле в планктоне доминировали M. amblyops, P. loxolepis и M. caspia с преобладанием M. amblyops, причем M. amblyops и M. caspia были представлены в основном неполовозрелыми особями. В августе преобладали P. loxolepis, M. amblyops и M. microphthalmia (табл. 75). Эти виды были представлены в планктоне молодью старших возрастных групп и половозрелыми особями. Для P. loxolepis и M. microphthalmia в августе отмечено большое количество яйценосных самок и неполовозрелых особей.

Рассматривая значение отдельных видов мизид в планктоне, можно выделить преимущественно планктонные формы – M. amblyops и M. microphthalmia, роль этих видов в нектобентосе невелика. M. macrolepis и P. incerta преимущественно нектобентические формы и почти не встречаются в планктоне. P. loxolepis и M. caspia занимают промежуточное положение. Эти виды примерно в одинаковом количестве встречаются как в планктоне, так и в нектобентосе.

Биомасса и численность мизид от года к году претерпевают значительные изменения, особенно эти изменения заметны в Северном Каспии, что связано с величиной речного стока в период половодья, опреснением моря и поступлением взвешенного вещества и биогенных элементов в море. Известно, что вынос биогенных элементов в море в период половодья составлял до 55%, а взвешенного вещества – до 90% годового объема (Барсукова, 1965, 1971). Поступление на мелководье Северного Каспия биогенных веществ стимулирует массовое развитие зоо- и фитопланктона (Биологическая продуктивность..., 1974), которые впоследствии утилизируются организмами бентоса и нектобентоса (Осадчих, 1966).

Вследствие зарегулирования стока р. Волги снизилось поступление взвешенного вещества и биогенных элементов в море, уменьшился и вынос мизид из дельты, что в значительной степени повлияло на распределение, биомассу и численность мизид.

В 1958 г. сток р. Волги в половодье составил 145 км³, а поступление

Таблица 76
Средняя биомасса и численность мизид Северного Каспия

Вид	1954–1959 гг.		1960–1969 гг.		1970–1978 гг.	
	I	II	I	II	I	II
P. baeri	216,0	4,7	101,0	2,7	117,5	1,9
P. ullskyi	64,2	2,7	64,8	2,4	49,3	2,3
P. lacustris	4,0	0,9	14,2	1,3	10,1	1,5
P. intermedia	121,5	55,5	12,8	3,8	7,8	2,3
L. benedeni	3,8	2,3	0,5	0,2	0,5	0,3
K. warpachowskyi	0,8	0,3	0,01	0,01	< 0,01	< 0,01
C. knipowitschi	—	—	0,12	0,01	0,04	< 0,01
P. loxolepis	—	—	< 0,01	< 0,01	0,01	< 0,01
P. incerta	—	—	—	—	0,02	< 0,01
P. grimmii	—	—	—	—	0,01	< 0,01
P. kessleri	—	—	—	—	0,9	0,04
H. anomala	—	—	< 0,01	< 0,01	—	—
Всего мизид	410,3	66,4	193,44	10,43	186,19	8,39
Средний сток р. Волги в период половодья, км ³	147,2		101,4		95,3	
Поступление взвешенного вещества за период половодья, млн. т	13,4		6,2		5,5	

Примечание. I – биомасса, мг/м², II – численность, экз./м².

взвешенного вещества 11,1 млн. т, что несколько ниже средней за 1954–1959 гг. (табл. 76).

Распределение мизид по акватории Северного Каспия характеризовалось наличием обширной зоны повышенной численности (более 50 экз./м²) как на западе в придельтовом районе Волги и вдоль западного побережья, так и на востоке – в придельтовом районе Урала (рис. 26). На отдельных станциях численность мизид исчислялась десятками тысяч экземпляров на 1 м² (максимальная численность 33 858 экз./м²). Средняя численность мизид в западной части Северного Каспия составляла 124 экз./м², а биомасса – 398 мг/м². Для всего Северного Каспия средние значения численности и биомассы составляли 79 экз./м² и 331 мг/м².

Характер распределения мизид в настоящее время можно проследить на примере маловодного 1976 г. и многоводного 1979 г. Сток в половодье в 1976 г. составил 69,3 км³, а поступление взвешенного вещества – 1 млн. т. Основная масса мизид концентрировалась в западной части моря, однако максимальная численность мизид здесь не превышала 16 экз./м², значительно упала численность мизид в восточной части моря (см. рис. 25, б). В 1979 г. сток в половодье был равен 145,0 км³, а поступление взвешенного вещества – 18 млн. т, что намного превышает средние значения за 1970–1979 гг. и близко к величинам 1954–1959 гг. Однако, несмотря на это, в 1979 г. основная масса мизид концентрировалась в придельтовом районе р. Волги, причем численность их была намного меньше, чем

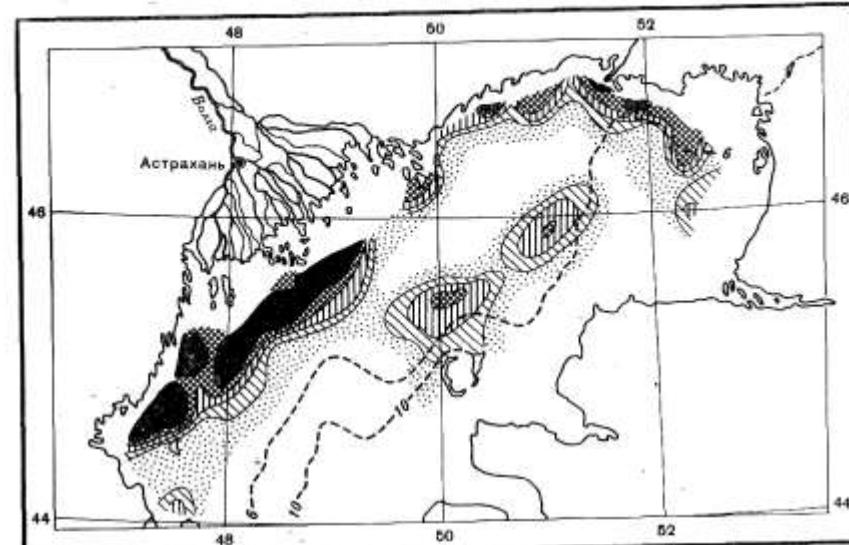


Рис. 26. Распределение мизид (экз./м²) по акватории Северного Каспия в июне 1958 г.
Условные обозначения те же, что и на рис. 25

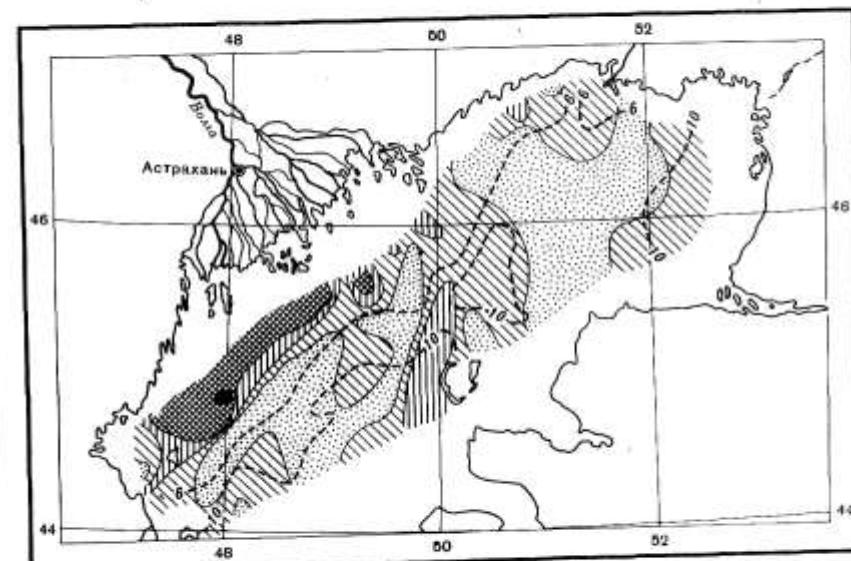


Рис. 27. Распределение мизид (экз./м²) по акватории Северного Каспия в июне 1979 г.
Условные обозначения те же, что и на рис. 25

в 50-е годы и не превышала 56 экз./м². Единично мизиды достаточно широко встречались по всей акватории Северного Каспия (рис. 27). Средняя численность и биомасса мизид в западной части Северного Каспия составляла 7 экз./м² и 150 мг/м². Для всего Северного Каспия в 1979 г. эти величины были равны 4 экз./м² и 102 мг/м², что несколько выше, чем в 1976 г., однако намного меньше, чем в 1954–1959 гг. Продолжительный маловодный период с 1975 по 1978 г. в значительной степени повлиял на количество мизид в Северном Каспии, и поэтому, несмотря на то что в 1979 г. сток Волги был высоким, биомасса и численность мизид возросли незначительно.

За весь период наблюдений с 1954 по 1979 г. наибольшая биомасса мизид в Северном Каспии была отмечена в 1955 г. – 531 мг/м² за счет *P. baeri*. Максимальная численность зафиксирована в 1958 г. – 79 экз./м², благодаря большому количеству *P. intermedia*. Минимальная биомасса и численность мизид была в 1976 г. – 38 мг/м² и 2 экз./м².

В 60-е годы по сравнению с 1954–1959 гг. численность мизид уменьшилась более чем в 6 раз, а биомасса вдвое. В 70-е годы происходило дальнейшее снижение численности мизид Северного Каспия, и по сравнению с 50-ми годами она сократилась более чем в 7 раз. Биомасса осталась примерно на уровне 60-х годов. Снижение биомассы и численности мизид в Северном Каспии произошло в основном за счет двух видов – *P. intermedia*, *P. baeri*, приуроченных к наиболее опресненным районам моря (табл. 76).

Изменения, произошедшие в распределении, биомассе и численности мизид Среднего и Южного Каспия, оценить сложно из-за отсутствия регулярных наблюдений. Однако, несмотря на небольшое количество данных, можно отметить увеличение ареалов *P. grimmii*, *P. loxolepis*, *M. macrolepis* за счет проникновения их в отдельные районы Северного Каспия или за счет расширения зоны обитания в восточной части Среднего Каспия.

О роли мизид в планктоне Каспийского моря в 30-е годы можно судить по работе А.Л. Бенинга (1938а), в которой характеризуется зимний планктон моря. Сравнивая данные 70-х годов с материалами А.Л. Бенинга для 30-х годов, можно отметить, что состав и численность мизид в зимнем планктоне остались примерно на уровне 30-х годов и последняя составляет 1–3 экз./м³. В настоящее время, как и в 30-е годы мизиды распространены в центральной части моря; наиболее часто встречаются виды в зимнем планктоне – *M. amblyops* и *P. loxolepis*. Несколько возросла по сравнению с 30-ми годами численность *M. amblyops*, которая достигала 66 экз./м³ против 30 экз./м³ по данным А.Л. Бенинга. Следует отметить, что в 30-е годы этот вид отмечен в основном в Южном Каспии, тогда как в 70-е годы он достаточно широко встречался как в Южном, так и в Среднем Каспии. Несколько уменьшилась в настоящее время численность *P. loxolepis* – до 28 экз./м³ в 70-е годы против 52 экз./м³ в 30-е годы, хотя ареал этого вида в настоящее время расширился за счет Среднего и отчасти Северного Каспия.