

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
КАСПИЙСКОГО МОРЯ

ФИТОПЛАНКТОН

Альгофлора планктона Каспийского моря изучается с начала XX столетия (Генкель, 1909; Чугунов, 1921). Более планомерное исследование провел в 30-х — 40-х годах П.И. Усачев (1948) в Северном Каспии. В значительно расширенном аспекте оно было продолжено В.Д. Левшаковой (1962, 1963, 1965, 1967, 1970, 1971, 1972). Первые сведения о фитопланктоне Каспийского моря мы находим в работах И.А. Киселева (1938) и П.И. Усачева (1947). В Южном и Среднем Каспии фитопланктон изучен Г.Б. Бабаевым (1965а — г, 1967а — в, 1968, 1970а — в, 1980, 1983; Бабаев, Исмаилова, 1979), А.И. Прошкиной-Лавренко (1965), Е.М. Леоновой, С.А. Соколовой (1983). Как видно, фитопланктону Каспийского моря посвящено значительное количество работ. Однако по количественному распределению фитопланктона и его флористическому составу данные весьма разобщены и немногочисленны. Кроме того, из-за отсутствия данных, характеризующих всю акваторию моря по годам и сезонам определенного периода, трудно представить себе его годовые и межгодовые изменения по глубинам и участкам, которые связаны с биотическими и абиотическими факторами, особенно в периоды колебания уровня воды и антропогенного воздействия на экосистемы.

Следует подчеркнуть, что видовой состав фитопланктона Каспийского моря значительно беднее, чем Черного и Азовского морей. В Каспийском море отмечено 343 (Бабаев, 1967; Прошкина-Лавренко, 1965; Левшакова, 1971), в Черном море — 750, в Азовском — 417 видов (Иванов, 1965).

В фитопланктоне Каспийского моря зеленые водоросли занимают первое место — 127 таксонов. На долю диатомовых приходится 111, синезеленых — 74, пиропитовых — 27 и прочих — 4 вида и разновидностей.

Видовой состав фитопланктона Каспийского моря неустойчив. Это видно на примере Северного Каспия (Левшакова, 1971). Так, И.В. Макаровой (1961) было отмечено 189 форм, Г.Б. Бабаевым (1967) — 66, В.Д. Левшаковой (1971) — более 300 форм и разновидностей. Поэтому можно предположить, что в видовом разнообразии фитопланктона Каспийского моря соленость воды играет важную экологическую роль. По-видимому, с этим связано разнообразие фитопланктона Северного Каспия и зон опреснения устьевых акваторий, где, как правило, преобладают пресноводные и солоноватоводно-пресноводные водоросли. В то же время важное значение по величине продукции имеют солоноватоводные и морские водоросли, так как они занимают основную акваторию моря с повышенной соленостью. Ведущую роль в этом важном процессе играют диатомовые водоросли и, согласно Г.Б. Бабаеву (1967), только в Северном Каспии в осенне-весенние периоды они уступают место по количеству и качественному развитию синезеленым.

При этом самым многочисленным среди диатомовых водорослей является род *Chaetoceros* (18 видов, разновидностей и форм). Многие виды хетоцеросов играют заметную роль в фитопланктоне Среднего и Южного Каспия, являясь доминантами в определенные сезоны года. Вторым по количеству видов в Каспии является род *Thalassiosira* (11 видов и разновидностей), представленный исключительно солоноватоводными видами. Морской род *Coscinodiscus*, имеющий всего один пресноводный вид, в фитопланктоне играет значительную роль, однако его видовой состав ограничен (9 видов и разновидностей). Наиболее распространенными видами являются *C. jonesianus* и *C. granii*.

По видовому составу и количественному развитию фитопланктона отдельные районы моря значительно различаются (Бабаев, 1967). Так, фитопланктон западной части Среднего и Южного Каспия характеризуется значительным числом видов и высокими

количественными показателями. В исследуемой акватории моря было констатирувано 200 видов и разновидностей водорослей, распределяющихся таким образом: Cyanophyta — 43, Chrysophyta — 1, Bacillariophyta — 110, Pyrrophyta — 24, Euglenophyta — 2 и Chlorophyta — 20. Однако, несмотря на такое многообразие систематического состава, руководящую роль в фитопланктоне все же играет небольшое число видов. Это, по-видимому, связано с бурным развитием *Rhizosolenia calcar-avis*.

Проникающая в Каспий из Азово-Черноморского бассейна и впервые отмеченная в Северном Каспии в 1934 г. *Rhizosolenia calcar-avis* через год была обнаружена в значительном количестве в Среднем и Южном Каспии (Усачев, 1948).

Характерно, что еще в 30-х годах П.И. Усачев указал на отсутствие заметной угнетающей конкуренции ризосолении в развитии других видов фитопланктона Каспия. Кроме того, характеризуя качественную бедность фитопланктона Каспия по сравнению с другими южными морями, А.И. Прошкина-Лавренко (1965) полагает, что в нем имеются свободные биологические ниши для акклиматизации кормовых видов фитопланктона соответствующей экологии. Таким образом, обладая экологической пластичностью и за сравнительно короткое время приспосабливаясь к изменению биохимического состава воды, биогенных стоков рек, загрязнения прибрежных акваторий и т.д., ризосоления стала доминирующим видом среди диатомовых и в продукции всего Каспия играет важную роль (Салманов, 1964, 1966, 1968, 1972а, б, 1975, 1981).

Детальное изучение фитопланктона Каспийского моря показало, что по видовому составу и степени развития главные места в планктоне занимают диатомовые водоросли (Бабаев, 1980; Леонова, Соколова, 1983). В отличие от других отделов водорослей для диатомей характерно вегетирование в планктоне почти в течение круглого года. Они характеризуются также значительным числом массовых видов. Наиболее богаты видами роды *Melosira* (7), *Thalassiosira* (7), *Coscinodiscus* (8), *Chaetoceros* (15), *Nitzschia* (9) и *Campylodiscus* (5) (Бабаев, 1967). *Thalassiosira caspica*, *Th. incerta* и *Th. hustedtii* v. *vana* являются эндемиками каспийского фитопланктона.

По обилию видов и количественному развитию не меньший интерес представляет род *Coscinodiscus*, особенно в юго-западном районе Южного Каспия и северо-западном районе Среднего Каспия (Бабаев, 1967).

Из родов диатомовых в планктоне Среднего и Южного Каспия наиболее многочислен р. *Chaetoceros* со значительным количественным развитием весной и осенью. Весьма богата хетоцеросами западная часть Среднего Каспия, особенно представителями р. *Rhizosolenia*. Этот род в планктоне Каспия, как и в Черном море (Сорокин, 1982), представлен тремя видами: *Rhizosolenia alata*, *Rh. fragilissima*, *Rh. calcar-avis* (Бабаев, 1968). Характерно, что в отличие от Черного моря, где первые два вида часто бывают в числе массовых, в фитопланктоне Каспия они встречаются локально, а *Th. calcar-avis*, как отмечено выше, является широкораспространенным и характеризуется массовым развитием в течение всего года. В зависимости от сезона года *Rh. calcar-avis* может составлять 95–97% всей массы фитопланктона (Бабаев, 1967; Леонова, Соколова, 1983). Наиболее интенсивную вспышку она дает в Среднем Каспии и в восточной части Южного Каспия.

К ведущим видам фитопланктона Среднего и Южного Каспия относятся также *Skeletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioides* и водоросли *Nitzschia* и *Campylodiscus*. Вторым основным отделом, преобладающим по количеству видов, является отдел синезеленых водорослей. Особенно широко распространены *Anabaena bergii* f. *minor*, *Anabaenopsis tanganyikae*, *Nodularia harveyana* и особенно *Aphanizomenon flos-aquae* (Бабаев, 1968, 1980).

Перидиниевые водоросли обладают характерной способностью развиваться в большом количестве при малом содержании в воде биогенных элементов, особенно в центральных частях моря, и нередко превосходят количество всех вместе взятых видов фитопланктона, за исключением *Rh. calcar-avis* (Бабаев, 1970а; Семенов, 1978). Особое место среди встречающихся занимает *Exuviaella cordata*. Многочисленны также роды *Prorocentrum*, *Glenodinium*, *Peridinium*, *Goniaulax* (Бабаев, 1965).

Сезонные исследования Г.Б. Бабаева (1968, 1980) показали, что количество зимних водорослей в планктоне Среднего и Южного Каспия мало различается и наиболее широко распространенными в обеих частях моря являются представители родов *Pediastrum* и *Scenedesmus*.

Роль эвгленовых водорослей в планктоне Каспийского моря крайне мала. Наиболее обычна *Eutreptia lanowii* (Бабаев, 1974).

Отдел золотистых водорослей в Каспии представлен одним видом — *Dinobryon pellucidum*.

Весенний фитопланктон Среднего и Южного Каспия состоит в основном из диатомовых водорослей и характеризуется наиболее равномерным их распределением. При этом *Rh. calcar-avis* распространяется по всему Среднему и Южному Каспию, часто вызывая "цветение" воды. Особенно обильна в восточной части Среднего Каспия (Бабаев, 1980).

Летний фитопланктон характеризуется разнообразием, когда в фитопланктоне преобладают синезеленые, диатомовые, особенно перидиниевые водоросли. Доминирует в летнем планктоне *Ex. cordata*. Для этого вида характерно широкое распространение по всей акватории Каспия, но наибольшая численность отмечается у западного побережья Южного Каспия. *Ex. cordata*, *v. cordata* в массе обнаруживается и в халистатике, однако в местах массового развития *Rh. calcar-avis* ее значение несколько понижается.

Наиболее постоянными в количественном и качественном отношении летом оказываются *Thalassionema caspica*, *Th. variabilis v. variabilis*, *Coscinodiscus granii*, *Actinocyclus ehrenbergii v. ehrenbergii*, некоторые виды *p. Chaeteceros* и особенно *Thalassiosira nitzschoides*. Кроме них, на мелководных участках в значительном количестве встречаются *Grammatophora marina v. marina*, *G. marina v. adriatica*, *Cocconeis scutellum v. scutellum*, *Rhoicosphenia curvata*, *Nitzschia tenuirostris*, *Camphylo-discus eche-neis* (Бабаев, 1965а, б).

Осенью на западе Среднего Каспия численность и видовое разнообразие фитопланктона значительно выше, чем на западе Южного Каспия. По количеству видов наиболее многочисленны диатомовые. Перидиниевые и синезеленые играют гораздо меньшую роль, хотя *Ex. cordata* и *Anabaenopsis tanganyikae* в Южном Каспии, а *Aphanizomenon flos-aquae* и *Nodularia harveyana* в Среднем Каспии иногда преобладают. Местами эти виды развивались столь обильно, что вызывали "цветение" воды (Бабаев, 1970). Осенью наблюдается также интенсивное развитие перидиниевых водорослей.

Роль зеленых водорослей в осеннем планктоне незначительна (Бабаев, 1980).

Зимой основу фитопланктона составляют диатомовые водоросли, среди которых особенно выделяются *Rh. calcar-avis*, *Scelotonema costatum* и представители сем. *Coscinodiscaceae*. Кроме них, в зимнем планктоне встречаются виды других систематических отделов: *Gomorphosphaeria lacustris*, *Botryococcus braunii*, *Binuclearia lauterbornii*, *Ex. cordata*, *Prorocentrum scutellum*, *Glenodinium behningi*, *Goniaylax polyedra*.

Сезонная смена фитопланктона в Северном Каспии выражена более отчетливо по сравнению с глубоководными Средним и Южным Каспием. Весной они зависят от времени вскрытия льда, а осенью — от наступления пониженных температур.

Зимний фитопланктон Северного Каспия очень беден, преобладает только *Rh. calcar-avis* (Бабаев, 1968, 1980).

В весеннем фитопланктоне Северного Каспия явно преобладают диатомовые (55–60%), далее следуют зеленые (14–26), синезеленые (9–24%) и пирифитовые (7–9%) (Левшакова, 1970). С наступлением теплого и светлого времени доминирующими в фитопланктоне становятся зеленые водоросли (41–49%), подчиненное положение занимают пирифитовые водоросли. Доминантами являются *M. punctata*, *M. tenuissima*, *Aph. flos-aquae*, *Anabaenopsis elenkinii*, *Rh. calcar-avis*, *S. costatum*, *Th. variabilis* и др.

Наиболее широко распространены в осеннем фитопланктоне зеленые и диатомовые водоросли. В этот период интенсивно развиваются *Rh. calcar-avis*, *Actinocyclus ehrenbergii v. ehrenbergii*, *Ex. cordata*.

Численность и биомасса фитопланктона Каспийского моря как по годам, так и

Таблица 2

Численность фитопланктона в Среднем и Южном Каспии (тыс. кл./л) по сезонам года (по: Г.Б. Бабаев, 1967)

Глубина, м	Средний Каспий				Южный Каспий			
	запад				восток		запад	
	весна	лето	осень	зима	весна	лето	лето	осень
0	241	211	117	6	295	226	97	106
10	281	88	129	8	276	104	62	93
25	217	74	118	10	218	90	75	78
50	103	53	57	8	173	77	31	47
75	42	18	34	5	65	36	9	23
100	46	7	23	2	29	19	6	12
Средняя за сезон	155	75	80	7	176	92	47	60

участкам варьируют в больших пределах и зависят в основном от речных стоков, биогенной обеспеченности участков и других экологических факторов. Так, по Н.А. Тимофееву (1971), межгодовые изменения средней численности и биомассы весеннего фитопланктона в юго-западной части Северного Каспия зависят от количества питательных солей, накопленных в море зимой, особенностей весенних тепловых процессов и водообмена со Средним Каспием. Следует подчеркнуть, что большой пробел в изучении фитопланктона с 40-х (Усачев, 1948) до 60–70-х годов (Левшакова, 1963, 1965, 1967, 1972; Иванов, 1968, Макарова, 1961) во времени и пространстве затрудняет оценку этой ступени трофической системы Северного Каспия.

В целом установлено, что за период после зарегулирования стока р. Волги биомасса фитопланктона Северного Каспия уменьшилась в 2–2,5 раза (Яблонская и др., 1972).

Если основываться на осредненных оценках биомассы фитопланктона Северного Каспия, то можно заметить, что она весьма изменчива и различается не только по сезонам, но и по группам доминирующих видов водорослей (Усачев, 1948; Винецкая, 1961, 1966; Бабаев, 1967). Так, по Г.Б. Бабаеву (1967), общая биомасса фитопланктона составляла 4–4,5 г/м³, по В.Д. Левшаковой (1967) – 6,4 г/м³, по П.И. Усачеву (1948) – 3,5 г/м³.

Максимальная биомасса фитопланктона в Северном Каспии отмечена в различных частях района. Если Г.Б. Бабаев (1967) отметил высокую биомассу в районах дельты Волги, то, по В.Д. Левшаковой (1971), она была сосредоточена в юго-восточной части Северного Каспия.

В формировании биомассы фитопланктона Северного Каспия доминирующими являются представители разных отделов. Так, если в 1967 г. максимальная биомасса фитопланктона образована за счет синезеленых (3,2 г/м³), то с 1962 по 1966 г. доминантами оказались диатомовые (Бабаев, 1967). Преобладание диатомовых в летнем фитопланктоне отмечается также А.И. Ивановым (1968).

Численность фитопланктона Среднего и Южного Каспия в разные сезоны года приведена в табл. 2.

В динамике годового развития фитопланктона в Южном и Среднем Каспии, а также в формировании биомассы водорослей в них определенное значение имеют доминирующие виды и сезоны года.

Весенний фитопланктон обеих частей Каспия состоит главным образом из диатомовых (р. *Chaetoceros*, *Rh. calcar-avis*). При этом биомасса *Rh. calcar-avis* меняется в зависимости от участка: минимальная (9,7 г/м³) была в районах Апшеронского полуострова, максимальная (27,4 г/м³) – против мысов Сагындык и Песчаный. Из видов

p. *Chaetoceros* важную роль играют *Ch. wighamii* (1,3 г/м³) и *Ch. subtilis* v. *subtilis* (1,1 г/м³). Они интенсивно развивались в районах против Махачкалы, Дербента, в устьевых зонах рек Самура, Куры (Бабаев, 1967). Наряду с указанными выше в весеннем фитопланктоне в значительном количестве присутствуют *Skeletonema costatum* (11 тыс. кл./л), *Thalassionema nitzschioides* (19 тыс. кл./л) и виды р. *Thalassiosira* (21 тыс. кл./л).

Средняя биомасса диатомей в Среднем Каспии весной 1965 г. — 3,7, в Южном в 1960–1962 гг. — 2,1 г/м³ при общей биомассе фитопланктона — 10,1 г/м³ (Бабаев, 1980).

Перидиниевые весной распределяются крайне неравномерно, в массе встречаются в акватории западного шельфа Среднего и Южного Каспия. Доминирующей среди них была *Ex. cordata*. Ее численность варьирует от 50 до 100 тыс. кл./л с биомассой до 2,9 г/м³.

Синезеленые водоросли весной встречаются в ограниченных акваториях и сосредоточены в придельтовых участках западного побережья моря. Более часто встречаются *Anabaenopsis tanganyikae*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Nodularia harveyana*. Биомасса синезеленых оказалась невысокой, всего 0,04 г/м³. Зеленые водоросли, подобно синезеленым, встречались в основном в эстуариях рек. Только *Binuclearia lauterbornii* отмечаются в течение всего года. Средняя биомасса зеленых не превышает 0,02 г/м³ (Бабаев, 1968).

В вертикальном распределении численности и биомассы фитопланктона наблюдается последовательное уменьшение с глубиной. Наиболее богат фитопланктон верхнего 25-метрового слоя.

В летнем фитопланктоне преобладают зеленые, диатомовые, особенно перидиниевые водоросли. Наибольшие концентрации последних отмечаются в западном шельфе. Доминирует *Ex. cordata*.

Характерно, что интенсивное развитие *Ex. cordata* отмечается как у побережья, так и в халистатике. Одновременно в местах массового развития *Rh. calcar-avis* ее значение заметно понижается (Бабаев, 1968). Подавление развития других видов фитопланктона в местах "цветения" ризоселении отмечаются также в работах В.Д. Левшаковой (1972), Л.А. Зенкевича (1973).

При сравнении биомассы фитопланктона Среднего и Южного Каспия летом 1934, 1962 и 1978 гг. видно, что основная биомасса водорослей состоит из ризоселении, а такой доминирующий вид в 30-х и 69-х годах, как *Ex. cordata*, снижает свою численность и биомассу в 2–3 раза, особенно с продвижением к югу до мыса Аляты (Бабаев, 1968; Салманов, 1981). Значительное уменьшение численности и биомассы этого вида, по-видимому, обусловлено сильными изменениями экологических условий региона под воздействием антропогенного фактора.

В летнем фитопланктоне Среднего и Южного Каспия следующими по численности и биомассе являются синезеленые водоросли. Максимальное развитие этих водорослей отмечается на западном шельфе Среднего Каспия, особенно на границе с Северным Каспием. Южный Каспий и восточная часть моря по отношению к ним представлены сравнительно бедно. Доминирующими видами синезеленых являются *Anabaena bergii* v. *minor*, *Anabaenopsis tanganyikae*. Биомасса синезеленых водорослей, сформированная этими доминирующими видами, варьирует в пределах 0,1–0,2 г/м³ (Бабаев, 1968).

Исследования фитопланктона в Среднем и Южном Каспии, проведенные в течение 5 лет (1960–1965) показали, что диатомовые водоросли, особенно ризоселения, в планктоне моря увеличивают численность и биомассу. Общая их биомасса в Среднем Каспии значительно выше, чем в Южном, т.е. соответственно 9,7 и 4,3 г/м³.

Осенний фитопланктон Среднего и Южного Каспия характеризуется вторичной вспышкой диатомовых. В отличие от весеннего сезона осенний фитопланктон богат и качественно (табл. 3). Биомасса фитопланктона в западном шельфе Среднего Каспия составила 16,4, в Южном — 9,4 г/м³, а синезеленых 0,2 и 0,07 г/м³ соответственно.

По данным Г.Б. Бабаева (1968), второй доминирующей группой в осеннем фито-

Таблица 2

Число видов в фитопланктоне Среднего и Южного Каспия в разные сезоны года (по: Г.Б. Бабаев, 1968)

Отдел	Весна	Лето	Осень	Зима
Cyanophyta	13	22	25	11
Chrysophyta	1	1	3	—
Bacillariophyta	62	53	78	56
Pyrrhophyta	10	19	16	7
Euglenophyta	1	2	3	—
Chlorophyta	5	11	12	3
Всего	92	108	137	77

планктоне Среднего и Южного Каспия являются перидиниевые, биомасса которых достигает 3 г/м^3 .

Судя по результатам многолетних исследований, во всех сезонах максимальное развитие фитопланктона наблюдается в западной части моря. Численность и биомасса уменьшаются с севера на юг и с запада на восток (Бабаев, 1968; Салманов, 1981).

В ряде случаев в халистатике Каспийского моря продукция фитопланктона значительно превосходит таковую восточной его части, особенно в южной части Среднего и северной Южного Каспия (Салманов, 1966, 1972а, б, 1982), что связано в основном с концентрацией биогенных элементов (Пахомова, Затучная, 1966; Семенов, 1978).

Следует подчеркнуть, что в отличие от западного шельфа Среднего Каспия, где качественный и количественный составы фитопланктона остаются более или менее стабильными, в западной части Южного Каспия в них происходит заметное изменение. Так, значительное снижение численности и биомассы фитопланктона, общей величины первичной продукции наблюдаются в мелководной акватории (до 25-метровой глубины) Апшеронского полуострова, особенно в окружении островов Апшеронского и Бакинского архипелагов, что является последствием увеличения аллохтонных сбросов (Салманов, 1975, 1976, 1981).

Таким образом, по уровню количественного развития фитопланктона в наиболее продуктивной части Каспийского моря, каковой является его западное побережье, имеются различные районы, в каждом из которых сложились своеобразные экологические условия как результат стационарного воздействия антропогенных факторов. Тем не менее, по многолетним данным, средняя по региону биомасса фитопланктона в западном шельфе в 2—3 раза выше, чем на большей части восточной акватории моря. Наибольшие среднегодовые показатели численности и биомассы фитопланктона отмечаются в районах Махачкалы, Дербента, Самура и Яламинского взморья Среднего, в глубоководной части Апшеронского и прикуринского районов Южного Каспия (Салманов, 1981).

Исследования фитопланктона Каспийского моря, выполненные В.Д. Левшаковой (1965, 1971, 1972), Г.Б. Бабаевым (1968, 1983), Е.М. Леоновой, С.А. Соколовой (1983), А.Г. Касымовым, Р.М. Багировым (1983), выявили, что в планктонной альгофлоре моря как по численности, так и биомассе преобладают два вида — пирифитовая — *Ex. cordata* и диатомовая — *Rh. calcar-avis*. Как известно, первая является аборигенным видом, а вторая — вселенцем Каспия. Эти виды в настоящее время играют главную роль в продуктивности Каспийского моря, в частности в питании беспозвоночных животных (Бабаев, 1965).

Так как зимний фитопланктон Каспийского моря состоит в основном из диатомей и пирифитовых, это является свидетельством главенствующей роли этих водорослей в Каспии, хотя их преобладание по численности и биомассе зависит от региона моря (Бабаев, 1968, 1980, 1983; Левшакова, 1972).

Флора фитобентоса Каспийского моря достаточно разнообразна по видовому составу: водоросли-микрофиты, микрофитобентос, морские травы — цветковые растения (Киреева, Шапова, 1939а, б; Зинова, Забержинская, 1966; Караева, 1963, 1975; Нуриева, 1980, 1981, 1983; Голлербах, 1981). Флора макрофитов насчитывает в настоящее время 82 вида. Среди них наибольшим числом видов представлены зеленые (33 вида) — основное ядро флоры макрофитов Каспийского моря. Второе место занимают красные (24 вида) и далее бурые водоросли (13 видов).

Соотношение между представителями зеленых и красных водорослей, равное 1,4:1, свидетельствует об опреснении Каспийского моря по сравнению с другими морями и о солонатоводности каспийской флоры. Однако число господствующих видов выше в типе красных водорослей. Это значит, что последние имеют в Каспийском море благоприятные условия для своего развития и, так как большинство из них морские по происхождению, флору моря можно отнести к типу морской солонатоводной. Сильное преобладание красных водорослей над бурыми (1,9:1) и особенно в группе ведущих форм указывает на то, что первые относятся к теплолюбивым формам.

Распределение водорослей происходит следующим образом: в зоне супралиторали поселяются *Ulothrix implexa*, *Hildenbrandtia prototypus*, *Bangia fuscopurpurea*, места подтока пресных вод заселены *Bangia atropurpurea*. На глубине от 0 до 1 м многочисленны виды зеленых водорослей, приуроченные к выходам известняков, валунов, гальки. Среди них преобладают *Cladophora vagabunda*, *Enteromorpha prolifera*, *E. linza*, *E. flexuosa*, *Chaetomorpha aerea*, *Ch. linum*. Изредка на горизонтальных плитах встречаются заросли *Laurencia caspica*. В расщелинах плит обильны *Ceramium diaphanum*, *C. elegans*, *Polysiphonia caspica*. Глубже, на западном побережье до 15 м, на восточном — до 50 м, поселяются виды рода *Polysiphonia* — *P. caspica*, *P. elongata*, *Lophosiphonia obscura*, *Laurencia caspica*, *Acrochaetium thuretii*. На указанных глубинах в сообществе макрофитов-водорослей изредка попадает *Cladophora sericea*.

Самыми глубоководными (до 50 м) являются виды сверлящих водорослей: *Gomontia polyrhiza*, *Hyella caespitosa*, поселяющиеся на створках раковин, и 2 вида красных водорослей — *Dermatolithon caspicum*, *Hildenbrandtia prototypus*.

В закрытых, спокойных бухтах, заливчиках поселяются харовые водоросли, цветковые растения — *Zostera minor*, *Potamogeton pectinatus*, *Zannichellia pedunculata*, *Najas marina*, *Ruppia spiralis*, *R. maritima*.

Биомасса, запасы морской травы и водорослей более детально были изучены в 30-х годах М.С. Киреевой, Т.Ф. Шаповой (1939а, б). По их данным, в 1935–1938 гг. широкое распространение с большим запасом биомассы *Zostera nana* отмечалось в северо-восточной части Северного, восточной части Среднего Каспия. Массовое развитие зостеры было отмечено также в западном побережье моря, особенно в районах к северу от Махачкалы и от о-ва Артема до залива им. С.М. Кирова. *Z. nana* встречалась исключительно на песчаном и песчано-ракушечном грунтах на глубине от 2,5 до 4,5 м. Биомасса зостеры (в сыром весе) колебалась в пределах 50–1100 г/м². По подсчетам указанных авторов, заросли зостеры занимали площадь более 1600 м² с общим запасом порядка 300–400 тыс. т. Запасы зостеры всего восточного побережья оценивались 150–200 тыс. т.

Характерно, что в 30-х годах дно акватории побережья от устья р. Куры до Астары считалось зоной интенсивного развития зостеры. Большие заросли зостеры были в заливе им. С.М. Кирова, общий ее запас около 300 тыс. т.

В 1936–1937 гг. на западном побережье имелись значительные заросли зостеры в районе мысов Сангачал и Бяндован, где и проводилась ее промысловая добыча, равная только на этом участке 8000 т сухой травы (Киреева, Шапова, 1939а, б).

Западное побережье характеризовалось широким распространением багряных водорослей, сплошные подводные поля которых шириной 100 м на километры длиной отмечались в районе островов Бакинского архипелага. Биомасса лауренсии превышала

3 кг/м² в мелководье островов Свиной, Обливной (Киреева, Шапова, 1957). Большие заросли лауренсии были характерны и для восточного побережья. Бухты, заливы и защищенные мелководья были главными биотопами *Polysiphonia sertularioides*, биомасса которой в некоторых местах достигала 2 тыс. г/м².

Современный облик макрофитобентоса изменился, так как в Каспийском море произошли смены доминирующих видов и форм, исчезли акватории zostеры и лауренсии. Оголение побережья дна Апшеронского полуострова, островов Бакинского, Апшеронского архипелагов, Бакинской бухты, северо-восточной части Красноводского залива, мелководья Челекенского полуострова и др. стало результатом антропогенного воздействия на экосистемы указанных участков моря.

На дне участков, загрязненных коммунально-бытовыми стоками, в незначительном количестве развиваются в основном сапробные формы, как, например, *Enteromorpha compressa*. Уменьшение численности, биомассы и сильное сокращение зоны зарослей лауренсии, по наблюдениям Э.Б. Забержинской (1983), указывает на загрязнение побережья. И не случайно, что в настоящее время район, где отмечается развитие лауренсии, считается чистым (Забержинская, 1983). В этой связи весьма характерно развитие *Laurencia caspica*, биомасса которой достигает 3,5 кг/м² в районе Большого Кызылагачского залива (Забержинская, Шахбази, 1974). В то же время в районах устья рек Куры и Астары отмечается снижение биомассы лауренсии (262 г/м²).

Многолетние наблюдения показали, что в связи с антропогенным воздействием отдельных участках западного побережья происходит смена растительности. Так, сплошные заросли красных водорослей, отмеченные в 1934–1938 гг. М.С. Киреевой, Т.Ф. Шаповой (1939а, б), биомасса которых достигала 3,6 кг/м², исчезли. Красные водоросли занимают теперь узкую полосу ограниченных участков западного побережья Южного Каспия до глубины 0,5 м. Характерно, что им на смену пришли зеленые водоросли, среди которых доминируют *Cladophora vagabunda*, *Enteromorpha intestinalis*, *E. prolifera*.

Из цветковых растений в фитобентосе Каспийского моря местами большие скопления дают руппии, харовые. Так, в Красноводском заливе запасы харовых достигают 300 тыс. т, руппии — 25 тыс. т (Забержинская, Шахбази, 1974).

В заключение следует подчеркнуть, что, несмотря на отсутствие данных, оценивающих общий запас фитобентоса, соответствующий современному состоянию экосистемы береговой линии моря, можно предположить, что фитобентос играет важную роль в питании фауны и является источником значительной массы автохтонного органического вещества Каспийского моря, обеспечивающим детритофагов полноценным кормом. Роль макрофитов в питании растительноядных животных Каспийского моря велика в устьевом взморье р. Волги (Егоров, Зубрилкин, 1972).

В микрофитобентосе Каспийского моря в настоящее время насчитывается более 318 видов водорослей, представленных в основном диатомеями и синезелеными.

Благодаря планомерным исследованиям Н.И. Караевой (1963, 1972, 1975), которые проводились более 17 лет начиная с 1958 г., систематика диатомовых водорослей бентоса Каспийского моря на сегодняшний день является наиболее подробно изученной.

Диатомовые водоросли бентоса Каспийского моря насчитывают 253 вида, разновидностей и форм. В экологии каспийских бентосных диатомей соленость воды, особенности субстрата, грунтов, глубина, прозрачность, а также антропогенные факторы играют важную роль. При этом характерно совместное существование отдельных видов водорослей различной галобности, хотя среди них преобладают (как доминирующие) мезогалобные элементы. В этом отношении представляет большой интерес широкое распространение полигалобных форм в Северном Каспии одновременно с олигалобными формами. Тем не менее в распространении наиболее эвригалинных полигалобных диатомей, представителей родов *Grammatophora* и *Licmophora* барьером является соленость 5‰.

В супралиторальных зонах на песчаных и ракушечных грунтах диатомей отсутствуют, а все донные отложения, резистентные к волнениям, заселены ими. В то же время не

наблюдалось строгой приуроченности определенных видов к конкретным типам субстратов (Караева, 1975).

Распределение диатомовых водорослей по вертикали приурочено к зонам супралиторальной (от уреза до 0,5 м) и сублиторальной (от 3 до 4 м). Наиболее обильны диатомовые водоросли в супралиторальной зоне и в верхнем и средних этажах сублиторали (от 3—4 до 10—12 м).

Географический анализ бентосных диатомовых водорослей показал, что среди 173 эвгалобных видов и разновидностей наиболее велика по объему космополитическая группа, представленная самыми древними каспийскими диатомеями *Cocconies scutellum* var. *scutellum*, *C. costata*, *Diploneis smithii* f. *smithii*, *Synedra tabulata* var. *tabulata* и др. Широкое распространение космополитов в рассматриваемой группе эвгалобных водорослей можно объяснить высокими адаптированными способностями диатомовых, относительной стойкостью к загрязнению и возможностью переноситься на большие расстояния (Караева, 1975).

В группе бореальных диатомей, составляющей около трети видов, имеются и узко локализованные, с ограниченным ареалом. В этом отношении особый интерес представляют каспийский, понтический и средиземноморский комплексы. В каспийском комплексе наиболее характерными для данного водоема являются *Achnanthes brevipes* var. *intermedia* f. *rostrata*, *Hyalodiscus sphaerophorus*, *Navicula bella*, *N. orientata*, *N. bulnheimii* var. *caspica*, *Caloneis savitschii*, *Amphora angularis* var. *caspica*, *Nitzschia sigmaformis* var. *socialis*.

В понтийском комплексе, обитающем в Черном и Азовском морях и встречающемся в Каспии, наиболее характерны *Mastiglocia pusilla* var. *subrombica*, *Diploneis notabilis* var. *tenera*, *Haslea subagnita*, *Navicula ramosissima* var. *caspica*, *N. pennata* var. *pontica*, *Amphora parvula*, *A. proteus* f. *ambigua*, *Campilodiscus aralensis*.

Средиземноморский комплекс состоит из *Licmophora abbreviata* f. *rostrata*, *Cocconeis scutellum* var. *adjuncta*, *Diploneis gorjanovicii*, *Mastigloia aquilegiae*.

Представляет интерес встречаемость в Каспии тропических форм *Lyrella brachium* и *Nitzschia cocconeiformis*, последний вид в Каспии является реликтовым.

В горизонтальном распределении диатомовых водорослей бентоса Каспийского моря отмечается тесная связь с особенностями побережья и растительности.

В центральной части Северного Каспия основная масса встречаемых видов диатомей предпочитает илистые грунты. Характерной особенностью диатомовых водорослей данного района по сравнению с другими частями Каспия является то, что они распределены по отношению к солености воды. Поэтому и индифферентные диатомеи здесь преобладают над остальными, хотя отмечается обильное развитие полигалобов. Доминируют в Северном Каспии *Grammotophora oceanica* var. *oceanica*, *G. marina* var. *marina*, *Fragilaria pinnata* var. *pinnata*, *Licmophora abbreviata* f. *abbreviata*, *L. gracilis* var. *gracilis*, *Amphipleura rutilans*.

В Среднем и Южном Каспии выше уреза воды диатомовые развиваются локально, в основном на выходах твердых пород и гидротехнических сооружениях. Развитие диатомовых водорослей в более глубоких зонах ограничивается прозрачностью воды и другими факторами, в частности изменением экологического состояния зоны. В частности, резкое сокращение популяции диатомовых за период исследования отмечалось в акватории порта Махачкала и исчезновение — в прибрежных Сумгаитского взморья (Караева, 1975). Подавление развития диатомовых водорослей бентоса отмечено и в прибрежье Апшеронского полуострова, а в некоторых участках они отсутствуют, например, в Бакинской бухте.

Исследования численности продукции и биомассы диатомовых водорослей бентоса Каспийского моря до сих пор не проводились.

Бентосные синезеленые водоросли Каспийского моря изучены в основном у восточного и западного побережья. В восточной части моря зарегистрировано 33 вида, которые встречались в сборах 30-х годов (Киреева, Шапова, 1939а, 1957). В западном Каспии синезеленые представлены 65 видами (72 форм), которые были выделены

Таблица 4

Флористический спектр синезеленых водорослей западной части Каспийского моря (по: Нуриева, 1981)

Таксон	Дно		Обрастания	
	число видов	%	число видов	%
Кл. Chroococcophyceae	14 (19)	21 (26)	12 (12)	21 (19)
Пор. Chroococcales	14 (19)	21 (26)	12 (12)	21 (19)
Сем. Merismopediaceae	3 (3)	4 (4)	3 (3)	5 (5)
Microcystidaceae	5 (6)	7 (8)	3 (3)	5 (4)
Gloeocapsaceae	4 (6)	6 (8)	6 (6)	10 (9)
Кл. Hormogoniophyceae	51 (53)	78 (73)	44 (50)	78 (80)
Пор. Oscillatoriales	41 (43)	63 (59)	39 (45)	69 (72)
Сем. Oscillatoriaceae	38 (40)	58 (55)	36 (42)	64 (67)
Пор. Nostocales	10 (10)	15 (14)	5 (5)	9 (8)
Сем. Anabaenaceae	5 (5)	8 (7)	—	—
Всего Cyanophyta	65 (72)	100	56 (62)	100

Таблица 5

Численность синезеленых водорослей (по сезонам 1975 г.) на каменистых субстратах (тыс./см²) Апшеронского побережья Каспийского моря (по: Нуриева, 1980)

Вид	Участок								
	о-в Артем	мыс Шихово	Бильгя	о-в Артем	мыс Шихово	Бильгя	о-в Артем	мыс Шихово	Бильгя
	Весна			Лето			Осень		
Calothrix scopulorum	18,5	43,5	25,5	39,0	53,5	67,1	33,5	50,5	50,0
Oscillatoria tenuis	3,5	4,5	—	9,0	14,5	7,5	5,5	8,0	4,5
O. brevis	6,5	38,5	5,5	20,0	78,5	13,5	17,5	68,5	13,0
Spirulina tenuissima	8,0	26,0	4,5	18,5	46,5	8,5	16,0	40,5	6,6
Lyngbya lutea	105	413	78	320	866	826	280	766	400
L. semiplena	12,0	9,5	12,5	35,5	133	56,2	31,0	43,0	36,0
Phormidium ambiguum	69,5	53,5	27,5	600	811	387	480	666	290,0
Microcollus tennerrimus	62,0	—	—	620	466	75,5	400	266	58,0

М.А. Нуриевой (1981, 1983). Наиболее разнообразно представлено семейство Oscillatoriaceae, за ним следуют Microcystidaceae, Anabaenaceae, Gloeocapsaceae, Scytonemataceae.

Распределение синезеленых, как и остальных бентосных групп водорослей, зависит от экологического состояния биотопов. В акваториях, подверженных антропогенному воздействию (особенно загрязнению), нарушается вегетация растительности. Донные отложения, содержащие тяжелые фракции углеводов, лишены фитобентоса (Нуриева, 1983). В то же время в зонах, где имеется стационарный подток сточных вод, в значительном количестве встречаются Oscillatoria redekei, O. tenuis Ag. f. tenuis, O. tenuis, f. tergestina, O. amoena.

Анализ флористического спектра показал, что в западной части Каспийского моря доминантами как на дне, так и в обрастаниях являются классы *Hormogoniophyceae* и *Chroococcophyceae* (табл. 4).

Количество и биомасса синезеленых водорослей микрофитобентоса (подобно диатомовым) в современной экологической обстановке Каспийского моря не изучены. Исключение составляет Апшеронское побережье, где в 1975 г. М.А. Нуриева (1980) на каменистых субстратах определила численность синезеленых водорослей (табл. 5).

Таким образом, имеющиеся данные не дают исчерпывающих сведений о количественном распределении синезеленых водорослей микрофитобентоса в Каспийском море, хотя можно полагать, что среди видов, встречающихся в западной части моря, *Oscillatoria* и *Lyngbya* являются доминирующими.

ЗООПЛАНКТОН

Зоопланктон Каспийского моря относится к категории наиболее подробно изученной группы животных моря. Исследования количественного и качественного состава зоопланктона проводились А.Л. Бенингом (1938), В.А. Яшиновым (1938), В.Г. Богоровым (1939), Е.Н. Куделиной (1952), Я.А. Биштейном (1953), М.С. Кун (1959, 1965), Ф.Г. Бадаловым (1964, 1965, 1968) и др.

Зоопланктон аванделы и рукавов р. Волги изучен А.А. Косовой (1968), М.Н. Кривобок (1956), К.В. Горбуновым (1963, 1968, 1976), дельты р. Урал — Р.С. Садукасаевой (1966). Значительное место заняли также исследования микрозоопланктона в работах Ф.Г. Агамалиева (1977, 1983).

В зоопланктоне Каспийского моря зарегистрировано 235 видов, из них 135 приходится на долю инфузорий. Характерно, что наибольшее развитие планктонных инфузорий наблюдается в Среднем и Южном Каспии, а в Северном — качественный и количественный составы микрозоопланктона значительно уступают таковым остальных частей моря (Касимов, Багиров, 1983).

Обобщенные материалы 1939–1941, 1943, 1952, 1954 гг. показали, что видовой состав и биомасса зоопланктона Северного Каспия претерпели резкое изменение в связи с уменьшением объема речных вод, сокращением биостока, минеральных солей и т.д.

По данным М.С. Кун (1959, 1965), Ф.Г. Бадалова (1968), в Южном Каспии число видов зоопланктона составляет 108, в Среднем Каспии — 112, а в Северном — 70. Местами максимальной биомассы зоопланктона в Северном Каспии являются дельта р. Волги и устье р. Урал, где она достигает более 2 г/м^3 . Кроме того, в западной и юго-западной частях Северного Каспия остается западное пятно максимальной биомассы зоопланктона, что связано с благоприятным влиянием речных вод на фауну и флору данного участка.

Сезонные наблюдения некоторых исследователей (Кун, 1965; Бадалов, 1968; и др.) показали, что количественное распределение зоопланктона, формирование его биомассы в акватории моря связаны с влиянием биотических и абиотических факторов. Если численность и биомасса зоопланктона Северного Каспия сократилась в среднем в 2 раза после зарегулирования стока р. Волги, то в Южном и Среднем Каспии в основном на популяцию зоопланктона сильное влияние оказывает антропогенный фактор. Так, биомасса летнего зоопланктона Северного Каспия снизилась в среднем с $0,5 \text{ г/м}^3$ в 1954 г. до $0,1 \text{ г/м}^3$ в 1961 г.; биомасса и количество ракообразных уменьшились в 4 раза (Кун, 1965). Причинами снижения биомассы зоопланктона являются сокращение объема речной воды, массы биогенных элементов и органических взвесей. Кроме того, увеличение зоны зарослей в результате обмеления рукавов р. Волги способствовало поглощению биогенных элементов высшей водной растительностью. Доминантом в зоопланктоне Северного Каспия оказалась каланипеда, составляющая более 50% планктона.

Зоопланктон Среднего Каспия в сезонном аспекте изучен в 1963–1965 гг. Ф.Г. Бадаловым (1968). Анализ большого материала показал, что в течение года качественный состав зоопланктона и количественные соотношения входящих в него видов и

Таблица 6

Суточное вертикальное распределение зоопланктона в районе Избербаша (по: Бадалов, 1968), мг/м³

Глубина, м	Часы суток					
	6	10	14	18	22	2
<i>Весна</i>						
0-10	0,50	2,50	6,90	326,07	167,60	127,0
10-25	4,44	4,90	3,50	38,46	82,22	226,0
25-50	15,55	13,47	13,0	149,0	31,04	21,0
50-77	181,65	175,83	144,40	2,90	0,80	0,40
<i>Лето</i>						
0-10	3,40	5,40	2,20	61,20	122,0	61,90
10-25	5,53	4,58	4,44	27,44	—	243,4
25-50	14,37	10,97	11,05	116,94	16,80	15,6
50-77	159,10	164,86	170,10	0,80	6,48	0,31
<i>Осень</i>						
0-10	26,67	2,90	0,80	2,95	89,39	33,0
10-25	31,11	2,90	2,00	5,50	100,36	94,8
25-50	78,77	13,95	11,00	20,00	94,29	74,9
50-77	73,24	67,76	159,16	121,91	3,00	14,0

групп подвергаются значительным колебаниям, вплоть до полного исчезновения тех или иных форм. Такой процесс, вызванный влиянием сложного комплекса физико-химических, гидрологических и биотических факторов, протекает неравномерно.

Установлено, что во все сезоны года в западном шельфе Среднего Каспия доминирует Copepoda. Среди данной группы наиболее массовой является Eurytomora grimmeri Sars. Зимой и весной зоопланктон состоит почти полностью из копепоид (98,55%). Со второй половины весны в планктоне появляется Cladocera и летом численное превосходство копепоиды снижается до 51%. Остальная часть зоопланктона приходилась на долю кладоцеры (32%) и личинок зообентоса (17%).

Между западной и восточной частями Среднего Каспия наблюдается значительное сходство в количественном соотношении отдельных групп зоопланктона. Все же личинок донных беспозвоночных в планктоне восточной части относительно больше (Бадалов, 1968). В Среднем Каспии биомасса летнего зоопланктона в слое 0-100 м составила в 1959-1960 гг. 0,6 г/м³, в 1964 г. — 0,09 г/м³, несмотря на то, что в отдельных участках биомасса достигала 1 г/м³.

Сезонная величина зоопланктона в западной части Среднего Каспия зимой варьирует в пределах 17-50 мг/м³, весной — 18-112, летом — 17-85 и осенью 18-45 мг/м³.

Характерно, что в восточной части Среднего Каспия биомасса зоопланктона в среднем превосходит таковую западного шельфа на 25-30% (Бадалов, 1968).

Подытоживая собственные регулярные сборы зоопланктона в течение 1963-1971 гг. в Среднем и Южном Каспии, Ф.Г. Бадалов (1968) характеризует современное состояние зоопланктона в них. По его данным, многие виды зоопланктона такие, как Poliphemus exiguus, Podonevadne trigona pusilla, P. trigona typica, P. camptonyx angusta, Evadne anonyx и другие из подотряда Cladocera, Synchaeta vorax и S. neopolytane, представлены в малом количестве. Основной зоной указанных видов является мелководье, и с увеличением глубин их популяция сильно сокращается. В более глубоководных участках в зоопланктоне доминируют Eurytomora grimmeri и Limnocalanus grimaldii.

Следует подчеркнуть, что количественный и качественный состав зоопланктона сильно варьируют не только по участкам, но и по годам. Так, в 1959-1960 гг. А.Г. Ка-

сымовым (1966) был отмечен в западной части Южного Каспия 21 вид и подвид, а в 1969 г., по данным Ф.Г. Бадалова, число видов и подвидов было всего 14 (Касымов, Багиров, 1983) со средней биомассой 0,1 и 0,13 г/м³ соответственно.

Вертикальные миграции зоопланктона в разные сезоны года изучены Ф.Г. Бадаловым (1968). Согласно его данным, в Каспийском море по сравнению с северными морями миграция зоопланктона происходит более отчетливо. В светлое время суток (10–14 ч) основная масса зоопланктона концентрируется в глубинных слоях — (25–77 м) с максимальной численностью в нижнем горизонте (77–50 м) (табл. 6). Начиная со второй половины дня, когда интенсивность инсоляции снижается, зоопланктеры начинают миграцию к поверхности воды. Ночью между 20 и 24 ч они уже находятся в основном в верхнем 10-метровом слое. Затем происходит обратное перераспределение зоопланктона из верхних горизонтов в нижние, и в 2 ч ночи наибольшая его часть перемещается в горизонт 10–25 м.

В вертикальной миграции зоопланктона, кроме суточных, наблюдаются и сезонные миграции. Весной миграция более интенсивна, чем в другие сезоны года. Отчетливость вертикальной миграции зоопланктона постепенно сглаживается от весны к зиме. Весной, мигрируя с нижних горизонтов в верхние, зоопланктон в темное время суток скапливается в основном в верхнем 10-метровом слое, на глубине 10–25 м его приблизительно в 2 раза меньше, а ниже 50 м масса зоопланктона уменьшается более чем в 100 раз. Летом зоопланктон в темное время суток занимает слой 0–50 м с постепенным увеличением биомассы к поверхности и максимальными концентрациями в верхнем горизонте. В светлое время суток закономерность остается такой же, как весной. Осенью подъем зоопланктона в освещенные слои заметно уменьшается и разница в численности сглаживается на глубине 0–10 и 10–25 м.

Таким образом, в Каспии к осени накопление зоопланктона в верхних горизонтах прекращается. В холодные месяцы второй половины осени, зимы и начала весны основная масса зоопланктона предпочитает нижние слои воды.

В экологическом аспекте изменения популяции и биомассы зоопланктона более резко происходит в Северном Каспии. Многолетние и сезонные исследования показали, что между величиной стока Волги и средней биомассой зоопланктона существует обратная корреляция (Лесников, Матвеева, 1959). Данная закономерность находит свое подтверждение в работе А.П. Кусморской (1964), согласно которой зоопланктон Северного Каспия представлен в основном солоноватоводными формами, а пресноводные формы развиваются в небольшом количестве.

В Среднем и Южном Каспии, особенно в их западном прибрежье, в формировании качественного и количественного составов зоопланктона вещества аплохтонного происхождения играют решающую роль (Салманов, 1981).

В заключение следует отметить, что, согласно подсчетам А.Ф. Карпевич (1946), годовая продукция зоопланктона в Каспийском море составляет 100–190 млн ц. Важно при этом также отметить, что для питания кильки требуется 35–40 млн ц планктонного корма при его запасе 5–6 млн ц (Касымов, Багиров, 1983).

По литературным данным, до и после зарегулирования Волги в зоопланктоне Каспийского моря по биомассе доминируют копеподы и кладоцеры — основная пища кильки, каспийского пузанка и других рыб (Чаянова, 1940, 1951).

ИХТИОФАУНА

Видовой состав ихтиофауны Каспийского моря не отличается разнообразием. По числу видов рыб Каспийское море заметно уступает другим внутренним морям. Если в Азовском, Черном и Средиземном морях, во многом близким к Каспию, насчитывается соответственно 79, 180 и 540, то в последнем обитают лишь 62 (без речных) вида рыб (Казанчеев, 1981). Так же, как и беспозвоночные, основная масса ихтиофауны Каспийского моря складывается из автохтонов (Гербильский, 1967; Державин, 1956; Зен-

кевич, 1973), которые определяют специфичность ихтиоценоза водоема. Такая закономерность, т.е. немногочисленность видового состава, по мнению Е.Н. Казанчеева (1981), характерна для всей фауны и флоры южных морей Евразии: с продвижением на восток заметно уменьшается число видов. В то же время бедность каспийской ихтиофауны в значительной степени компенсируется большим количеством отдельных видов и форм. Такая особенность характерная для тех областей экосистемы, где условия среды обитания отдельных или же определенных групп биоценозов, как в Каспии, заметно отличаются от жизненных условий в других водоемах. Поэтому и численность таких рыб, как осетровые и другие промысловые рыбы Каспия, достигает миллионов и миллиардов особей.

Характерной особенностью Каспийского моря является еще и то, что отношение рыб и ракообразных ко всей фауне по сравнению с остальными южными морями составляет 19%, тогда как в Черном и Средиземном морях оно уменьшается соответственно до 11 и 9%. Такая особенность, согласно Л.А. Зенкевичу (1973), объясняется тем, что тело рыб и ракообразных по сравнению с другими водными животными лучше защищено от осмотических воздействий.

Следует подчеркнуть, что ихтиофауна Каспийского моря изучена в достаточной степени, и к настоящему времени накоплен значительный материал о видовом составе, происхождении, биологии, питании и других экологофизиологических особенностях рыб. Из-за огромных рыбных запасов отечественная ихтиология развивалась и процветала именно на Каспии и в его бассейне. Примечательны в этом отношении признанные успехи прикладного и научно-теоретического осетроводства, у истоков которого трудились такие ведущие исследователи, как А.Н. Державин, Л.С. Берг, Н.П. Гербильский и др. Современное состояние осетровых освещено в работах М.И. Амиранова (1971, 1973), Е.Н. Артюхиной (1979), Н.Е. Песериди (1971), Р.А. Маилана (1967), Ч.М. Магеррамова (1968, 1972), А.П. Алекперова (1966, 1968), Е.Н. Казанчеева (1981).

Сельдевым рыбам Каспийского моря посвящены работы В.Н. Беляевой, О.Н. Васильченко (1965), В.В. Водовской (1975), О.Н. Васильченко (1973), Б.И. Приходько (1975), Л.И. Шубиной (1973).

По лососевым, заводскому способу их воспроизводства, о реальных возможностях восстановления запасов белорыбицы, акклиматизации кеты в Каспии и другим проблемам данной группы рыб имеются исчерпывающие сведения в работах Э.Л. Бахштанского и др. (1971), М.А. Летичевского (1968), М.А. Летичевского, В.И. Дубинина (1975), Г.М. Магомедова (1970), Г.Х. Шапошниковой (1967).

Пути восстановления промыслового стада кутума, леща, их питание, миграция, заводской способ размножения и другие вопросы освещены Ю.А. Абдурахмановым (1973), Л.Н. Беловой (1974), А.Ф. Коблицкой (1973), А.И. Кушнарено (1978), сазана — А.Э. Агаяровой (1972), П.Д. Неловкиным (1973); густеры, леща, белоглазки и соля (сянца) — М.А. Сидоровой (1971, 1972); воibly, рыбаца, густеры и угря — З.М. Кулиевым (1965, 1968, 1969, 1980, 1984), Э.Л. Орловой (1974); кефали, окуневых — З.А. Юсуфовой (1968, 1970), Е.Н. Дмитриевой (1973).

Бычковые, их современная систематика, распределение, питание, запасы приводятся в работах Д.Б. Рагимова (1976), В.И. Пинчук (1976) и других исследователей.

Сформированная из различных по происхождению фаунистических элементов современная ихтиофауна Каспийского моря вместе с дельтами рек, согласно Е.Н. Казанчееву (1981), представлена 76 видами и 47 подвидами, относящимися к 17 семействам.

Формирование ихтиофауны Каспия происходило в довольно сложных исторических эпохах как в период связи с Черным морем, так и после того как водоем стал замкнутым. Более древние представители ихтиофауны в нем сформировались в период существования слабоосоленного Понтического озера-моря — 5–7 млн лет тому назад (Казанчеев, 1981), это реликтовые рыбы (Зенкевич, 1973), приспособившиеся к условиям обитания в слабоосоленной каспийской воде. К ним относятся сельдевые (роды *Alosa*, *Clupeonella*) и бычковые (роды *Knipowitschia*, *Hyrcanogobius*, *Neogobius*, *Mesogobius*, *Asra*, *Proteror*, *Ghinus*, *Caspiosoma*, *Benthophiloides*, *Benthophilus*, *Anatirostrum*).

По числу видов и подвидов преобладают представители семейств карповых, бычковых и сельдевых, дающие 75% ихтиофауны Каспия.

В отличие от Черного моря, где количество видов рыб пресноводного происхождения дает немногим более 20% (Сорокин, 1982), значительная часть рыбного населения Каспия представлена пресноводными видами. К ним относятся вся группа осетровых и карповых, щука, сом, судак, ерш, окунь и др. Настоящих морских рыб в Каспии мало — атерина, игла-рыба и два вида акклиматизированных кефалей, относящихся к типичным представителям средиземноморской ихтиофауны. Ихтиофауна Каспийского моря характеризуется преобладанием эндемиков. Этот устойчивый эндемизм прослеживается начиная с рода и возрастает при переходе к более мелким систематическим единицам.

Преобладание в составе ихтиофауны эндемичных форм, относящихся к семействам бычковых и сельдевых, свидетельствует об интенсивном видообразовании среди этих рыб. В значительном количестве автохтонные формы встречаются в Среднем и Южном Каспии, где имеются, по мнению Т.С. Расса (1951), более подходящие условия для видообразования. Отличительной особенностью ихтиофауны Каспия является еще то, что некоторые генетические морские рыбы обитают и в реках его бассейна. Например, иглу-рыбу часто находят в Волге и Куре, бычка-бубыря — в пресной воде дельты Волги и в высокосоленном мелководье юго-восточной части Северного Каспия. Кроме того, для ихтиофауны Каспийского моря характерна высокая степень эвригалинности. В данном случае переход рыбы из соленой воды в пресную, и наоборот, не вызывает особых физиологических нарушений в организме животных, так как каспийская вода отличается от типично морской ионным составом. В частности, в каспийской воде в отличие от океанской относительно высока концентрация ионов кальция и магния и низка концентрация ионов натрия и калия (Пахомова, Затучная, 1966). Обычно в такой среде большинство истинно морских организмов (в том числе и рыб) существовать не могут, однако, как указано выше, некоторые из них приспособились к условиям обитания в каспийской воде.

В Каспийском море наиболее полно сохранилась морская реликтовая фауна. Она представлена кильками и сельдями (Марти, 1974). Эндемики в настоящее время являются основой фауны Каспия: более 60% ракообразных, 80% моллюсков и 50% рыб всех видов относятся к эндемикам. Преобладание автохтонной фауны связывают с ее изолированностью от Мирового океана и невозможностью обновления видового состава (Марти, 1974). Некоторые исследователи также считали древнюю солоноватоводную фауну Каспия, Азовского и Черного морей угнетенной и вырождающейся (Зенкевич и др., 1945). Что же касается ихтиофауны речных систем бассейна Каспия, то она состоит из комплекса форм особого Каспийского округа Понто-Каспийской-Аральской провинции, в котором различают два участка: волжский и курунско-персидский. Характерно, что ихтиофауна обоих участков различается. Так, в курунско-персидском участке обитают храмули и некоторые эндемичные роды, но в отличие от волжского участка в нем отсутствуют вьюн, ерш и др.

К генеративно-пресноводной фауне относятся наиболее ценные промысловые рыбы: осетровые, карповые, окуневые. Эти рыбы, размножаясь в пресных водах, прекрасно приспособлены к условиям нагула в солоноватых водах. При этом рыбы этих видов и родов неодинаково относятся к воде с постоянной соленостью. Так, если щука, линь, красноперка, окунь не спускаются ниже дельты, то вобла, лещ, судак приспособились к солености воды 10–11‰. Следует подчеркнуть, что к максимальной в Каспии солености адаптировались ценнейшие промысловые рыбы — осетровые. В то же время не удалось найти ни одного вида из генеративно-пресноводных, за исключением морского судака, который приспособился бы к размножению в море. Широкое распространение осетровых, освоивших весь Каспий, объясняется тем, что они являются вселенцами третичного периода. Что касается карповых, окуневых и других пресноводных, то они вселились гораздо позднее и поэтому их распространение ограничено менее осолоненными регионами Северного Каспия. Проникновение арктических видов и форм фауны

(лосось, белорыбца и др.) относят к ледниковому периоду и считают их более поздними вселенцами (Марти, 1974).

В распределении ихтиофауны Каспия ярко выражена вертикальная зональность. Такая особенность довольно полно была освещена еще Н.М. Книповичем (1921). Установлено, что основная масса рыб держится до глубины 50–75 м, где физические и химические показатели воды более благоприятны для жизнедеятельности гидробионтов. Однако это не свидетельствует об отсутствии промысловых рыб и объектов их кормовой базы в более глубоких слоях. Вылов сельди на глубине 100 м, анчоусовидной и большеглазой кильки – 120 м, бычков – 200–290 м может служить доказательством этого положения.

Характерно, что если соотношение количества видов и форм пелагических рыб соответствует таковым придонных рыб, то при сопоставлении массы тех и других заметное преобладание в настоящее время в Каспии принадлежит пелагическим видам главным образом за счет килек.

“Среди каспийских рыб наряду с видами, ареал которых сравнительно ограничен, имеется много форм, для которых характерны протяженные миграции из одной зоны моря в другие, а также из моря в реки. Такие существенные особенности рыб положены в основу их биологической классификации” (Казанчев, 1981, с. 147).

На формирование и распространение ихтиофауны в Каспийском море существенное влияние оказывает соленость воды. По В.В. Хлебовичу (1961, 1968, цит. по: Марти, 1974), соленость, определяющая распределение видов, совпадает с физиологическими пределами адаптаций организма. По этой же причине вся ихтиофауна Каспия относится к категории морских и речных рыб, а остальные, как указано ниже, проходные и полупроходные формы.

Ихтиофауна Каспия (виды и подвиды) и ее распределение по биологическим группам (по: Казанчев, 1981) представлены ниже.

	Число	%
Морские	53	43,5
Речные	42	34,4
Проходные	18	14,7
Полупроходные	9	7,4

По мнению некоторых авторов, эвригалинность изменяется у взрослых рыб в период размножения, у развивающейся икры и личинок. У молоди она достигает максимума в период интенсивного роста и нагула (Марти, 1974; Казанчев, 1981). Такой вывод дает основание полагать, что зона нагула рыбного населения расширяется с возрастом, а в период наступления половой зрелости резко сокращается. Такая закономерность имеет и практическое значение, так как площадь нагульных зон рыб резко меняется в зависимости от стадии и этапа роста–развития. При этом зоны максимального опреснения, необходимые для жизни молоди, могут быть по площади минимальными, а площади, жизненно важные для нагула подрастающего поколения, максимальными, но значительно менее опресненными.

Весьма существенна связь рыб с биотической средой в процессе питания. Поэтому предполагают, что продукция осетра и севрюги в прошлом формировалась за счет автохтонного реликтового бентоса.

Сравнительно высокая продукция осетровых в настоящее время, несмотря на резкое сокращение площади естественного нереста в руслах рек (Волги, Куры, Аракса, Сулака, Самура, Терека и др.), изменения экологии зон нагула молоди, связана, по оценке Ю.Ю. Марти (1972), с благоприятным состоянием кормовой базы этих рыб, особенно за счет вселенцев – нерейса и абры. Таким образом, отношение рыб Каспия к солености, к источникам питания остается доминирующим в сохранении промыслового поголовья осетровых при заводском способе их воспроизводства. Большая роль в питании молоди рыб и мелких видов, имеющих промысловое значение (кильки, сельди и др.), принадлежит низшим ракообразным, особенно копеподе и кладоцере. Харак-

терно в этом отношении формирование биомассы килек, которое создается исключительно за счет двух видов планктонных рачков — *Eurytemora grimmeri* и *Halicyclops sarsi*.

Значительная часть пищи каспийских рыб состоит из высших ракообразных. В этом отношении важное значение имеют бентические и нектобентические бокоплавы (*Amphipoda*) и мизиды (*Mysidacea*).

В связи с изменением экологии в прибрежье юго-западного Каспия в распределении, биомассе и видовом составе кормовых объектов рыб произошли значительные изменения. Сокращение качественного и количественного состава фитобентоса и зообентоса особенно заметно в мелководье Апшеронского побережья и окружения островов Бакинского архипелага (Салманов, 1981).

Характерной особенностью питания каспийских рыб является их хищничество. Однако в зависимости от возраста рыб оно выражено в разной степени (Казанчев, 1981). Рыбы питаются и планктонными организмами.

Для представителей каспийской ихтиофауны характерны сложные пищевые взаимоотношения. Часто рыбы поедают не только мальков и сеголетков малоценных видов, но и ценных пород. Так, в нижней Волге, в дельте Урала в желудках стерляди, щитовки, сома обнаружены сотни икринок осетровых. Большой урон рыбному населению наносят и некоторые позвоночные животные, например птицы, тюлень, лягушки и др.