

574.5
91 14

Е.А. ЯБЛОНСКАЯ

БИОЛОГИЯ КАСПИЙСКОГО МОРЯ



Издательство ВНИРО



**Екатерина Адамовна Яблонская
(1912–2001)**

Ministry of Agriculture of the Russian Federation
Federal Agency for Fisheries

Federal State Unitary Enterprise
«Russian Federal Research Institute
of Fisheries and Oceanography» (VNIRO)

E.A. Yablonskaya

**BIOLOGY
OF THE CASPIAN SEA**

Moscow
VNIRO Publishing
2007

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное агентство по рыболовству

Федеральное государственное унитарное предприятие
«Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии» (ВНИРО)

Е.А. Яблонская

БИОЛОГИЯ КАСПИЙСКОГО МОРЯ



Москва
Издательство ВНИРО
2007

Ответственный редактор:
кандидат биологических наук **М.В. Бондаренко**

Научный редактор:
доктор биологических наук **А.А. Нейман**

Яблонская Е.А.

Я13 Биология Каспийского моря.— М.: Изд-во ВНИРО, 2007.— 142 с.

В XX столетии происходили значительные изменения в жизни Каспийского моря, связанные с влиянием естественных и антропогенных факторов.

В монографии обобщены исследования за период с начала 1930 до конца 1980-х гг. Рассмотрено функционирование экосистемы Каспия в период падения и начала подъема уровня моря. Подробно исследованы флора и фауна, прослежена динамика всех составляющих экосистемы, начиная от фитопланктона и заканчивая водоплавающими птицами.

Большое внимание уделено практическим проблемам, связанным с эксплуатацией и защитой природных ресурсов. Как обобщенное и глубокое исследование этого крупнейшего на нашей планете внутреннего водоема книга представляет интерес не только для специалистов, но и для всех, кто интересуется данной темой.

Yablonskaya E.A.

Biology of the Caspian Sea.— М.: VNIRO Publishing, 2007.— 142 p.

Considerable changes in the life conditions of the Caspian Sea occurred in the XX th century are shown to be associated with an impact of natural and anthropogenic factors.

A review of investigations performed over the period from the early 1930ies through the early 1980ies is given in the monograph. Consideration is given to the functioning of the Caspian ecosystem during the period of sea level descending and beginning of ascending. Flora and fauna are thoroughly studied and the dynamics of all the ecosystem components are followed from phytoplankton to water fowls.

Much attention is given to practical problems connected with the use and protection of natural resources. Being a generalized and profound description of this largest inland water body of our planet, the book is of great interest not only to specialists but also to those who are concerned about this subject.

СОДЕРЖАНИЕ

От редактора	7
Введение	8
Растения	15
Цветковые растения (макрофиты)	15
Донные водоросли (фитобентос)	16
Фитопланктон	17
Первичная продукция	30
Микрофлора	31
Животные	36
Зоопланктон	38
Бентос и обрастания	52
Ихтиофауна и промысловые ресурсы	74
Проходные и морские рыбы	80
Полупроходные и речные рыбы	92
Другие объекты промысла	99
Трофические связи гидробионтов	101
Мероприятия по сохранению и увеличению биологической продуктивности	118
Акклиматизация водных беспозвоночных и рыб	118
Рыбоводные и мелиоративные мероприятия	120
Охрана водоплавающих, околородных и других редких видов птиц	126
Литература	135

CONTENT

From the Editor-in-Chief	7
Introduction	8
Plants	15
Macrophytic plants (macrophytes)	15
Bottom algae (phytobenthos)	16
Phytoplankton	17
Primary production	30
Microflora	31
Animals	36
Zooplankton	38
Benthos and fouling	52
Ichthyofauna and fishery resources	74
Anadromous and marine fish	80
Semi-anadromous and freshwater fish	92
Other commercial fishery objects	99
Trophic connections of hydrobionts	101
Conservation and biological productivity management measures	118
Acclimatization of aquatic invertebrates and fishes	118
Fish cultivation and amelioration measures	120
Protection of waterfowls, near water and other rare bird species	126
References	135

ОТ РЕДАКТОРА

Екатерина Адамовна Яблонская (1912–2001 гг.) по праву принадлежит к плеяде выдающихся русских гидробиологов XX в. С ее именем связана целая эпоха в гидробиологических и рыбохозяйственных исследованиях.

После окончания Московского государственного университета в 1933 г. Е.А. Яблонская работала на Косинской лимнологической станции, затем в Зоологическом институте МГУ, а с 1945 г. почти четыре десятилетия во ВНИРО, где в течение многих лет руководила лабораторией рыбных ресурсов южных морей СССР.

Е.А. Яблонская автор более 140 научных статей и нескольких монографий. Основным направлением ее работы были наши южные моря — Каспийское, Аральское, Азовское. Ее научные исследования высоко оценивали не только в СССР, но и за рубежом.

Многие рыбохозяйственные проблемы XX в., связанные с гидростроительством на реках, осетроводством, акклиматизацией гидробионтов и продуктивностью водоемов, решались с активным участием Е.А. Яблонской. Ее фундаментальные исследования по биологической продуктивности южных морей СССР считаются классическими, они не утратили актуальности до сих пор.

В последней работе Е.А. Яблонской — монографии «Биология Каспийского моря» — обобщены исследования за период с начала 1930 до конца 1980-х гг. В XX столетии происходили значительные изменения в жизни моря, связанные с влиянием естественных и антропогенных факторов. В книге рассмотрено функционирование экосистемы Каспийского моря в период падения и начала подъема уровня моря. Подробно исследованы флора и фауна моря, прослежена динамика всех составляющих экосистемы, начиная от фитопланктона и заканчивая водоплавающими птицами. Значительная часть материалов, представленных в книге, — это данные, собранные в экспедициях, организованных Е.А. Яблонской и проводившихся под ее руководством силами сотрудников ВНИРО, КаспНИРХа и ЦНИОРХа. В книге использованы также практически все литературные источники по Каспийскому морю, опубликованные ранее.

Большое внимание в этой работе уделено практическим проблемам, связанным с эксплуатацией и защитой природных ресурсов.

Монография Екатерины Адамовны Яблонской — это фундаментальный труд, не имеющий аналогов в мировой литературе. Книга имеет не только огромное научное, но также и историческое значение.

М.В. Бондаренко, канд. биол. наук

ВВЕДЕНИЕ

Каспийское море, наряду с Черным, Азовским и Аральским морями, издавна привлекало внимание натуралистов своеобразием мира животных и растений. При существующих различиях между этими морями в их гидрологическом режиме и живом населении прослеживаются черты сходства, объясняющиеся общностью происхождения этих бассейнов.

Известно, что в среднемиоценовое время третичного периода на юге Европы, покрывая область современного положения Черного, Азовского и Каспийского морей, существовало обширное, соединяющееся с океаном полносоленое море (Среднемиоценовый бассейн) с типичной морской фауной — часть исчезающего древнего моря Тетис. В результате поднятия гор происходило постепенное обособление этого бассейна от океана и его раздробление на более или менее изолированные части, которые опреснялись под влиянием поступления массы речной воды.

В верхнем миоцене на месте Среднемиоценового бассейна сформировался обособившийся от океана солоноватоводный Сарматский бассейн, происходило изменение и частичное вымирание морской фауны. Последующая смена фаз осолонения и опреснения в результате возобновления связи с океаном (Меотический бассейн) или полного отделения от него (Понтическое озеро-море) приводила к дальнейшему вымиранию и изменению морской фауны и формированию самобытной (автохтонной) солоноватоводной фауны.

В плиоцене, в конце понтического времени или несколько позднее, бассейн Каспийского моря поднятием дна отделился от западной (черноморской) части Понтического озера-моря и с этого времени формирования фауны в этих двух бассейнах происходило самостоятельно и различно [Зенкевич, 1951, 1963]. В Черном море в зависимости от понижения или повышения солёности понтическая фауна развивалась и была сходной с каспийской или объединялась вследствие поступления вод Средиземного моря. В четвертичное время после прорыва Дарданелл и окончательного установления связи с Средиземным морем Черное море заполнила средиземноморская фауна, а солоноватоводная автохтонная (понтическая, или каспийская) фауна была оттеснена к устьям рек и оп-

ресненным участкам моря. Преобладание средиземноморской фауны в Черном и Азовском морях характерно для населения этих морей и в настоящее время.

Каспийское море неоднократно опреснялось и меняло свои размеры, имело место и некоторое повышение солености. В периоды сильного опреснения, когда увеличивалось количество пресноводных форм, солоноватоводная каспийская фауна сохранялась в убежищах с подходящей соленостью, а с наступлением благоприятных условий снова распространялась по всему морю. Под влиянием смены фаз опреснения и осолонения автохтонная каспийская фауна развивалась и изменялась и вследствие изоляции от Черного и Азовского морей сохранилась в Каспийском море в наиболее полном виде [Зенкевич, 1963] (рис. 1а, б).

Наиболее характерные ее представители — Gobiidae и Clupeidae из рыб, Amphipoda, Cumacea, Mysidacea, Polyphemidae из ракообразных, Ampharetidae из полихет, Dreissenidae, большинство Cardiidae и Gastropoda из моллюсков, некоторые Hydrozoa и Porifera.

Для многих групп автохтонной каспийской фауны характерен бурный процесс видообразования. Многочисленные виды и формы образовали бычковые и сельдевые рыбы, ракообразные, двустворчатые и брюхоногие моллюски. Характерна также высокая степень эндемизма: не менее 60% форм, обитающих в Каспии, нигде больше не встречаются [Зенкевич, 1963; Мордухай-Болтовской, 1978].

В разные исторические периоды опреснения Каспийского моря в него проникали пресноводные формы, приспособившиеся в дальнейшем к последующему осолонению. Это карповые, окуневые, щуковые, сомовые, вероятно, осетровые рыбы; олигохеты из червей; коловратки и часть ветвистоусых из ракообразных; насекомые; зеленые и сине-зеленые водоросли. Эти группы формируют пресноводный комплекс современного населения Каспия.

В послеледниковое время по системе рек и озер в Каспийское море иммигрировал ряд форм Северного Полярного бассейна, главным образом ракообразные и рыбы, составляющие небогатый видами арктический комплекс фауны Каспия. К каспийским формам арктического комплекса, сохранившим еще тесную связь с их сородичами из Ледовитого океана, следует, вероятно, отнести и каспийского тюленя [Зенкевич, 1951, 1963].

В четвертичное время, уже после окончательного разъединения Каспийского и Черного морей и соединения Черного моря с Средиземным, вследствие повышения уровня Каспия несколько раз устанавливалась его связь с Азовским морем через Кумо-Манлыгскую впадину. Возникла возможность проникновения каспийской фауны на запад, а средиземноморской на восток. Вероятно, по проливу, соединяющему Каспийское море с Азово-Черноморским бассейном, в Каспий проникли несколько средиземноморских форм (рыбы — атерина и морская игла, моллюск *Cerastoderma*, полихета *Fabricia sabella*, морская трава *Zostera minor* и некоторые другие, составившие средиземноморский комплекс фауны Каспийского моря).

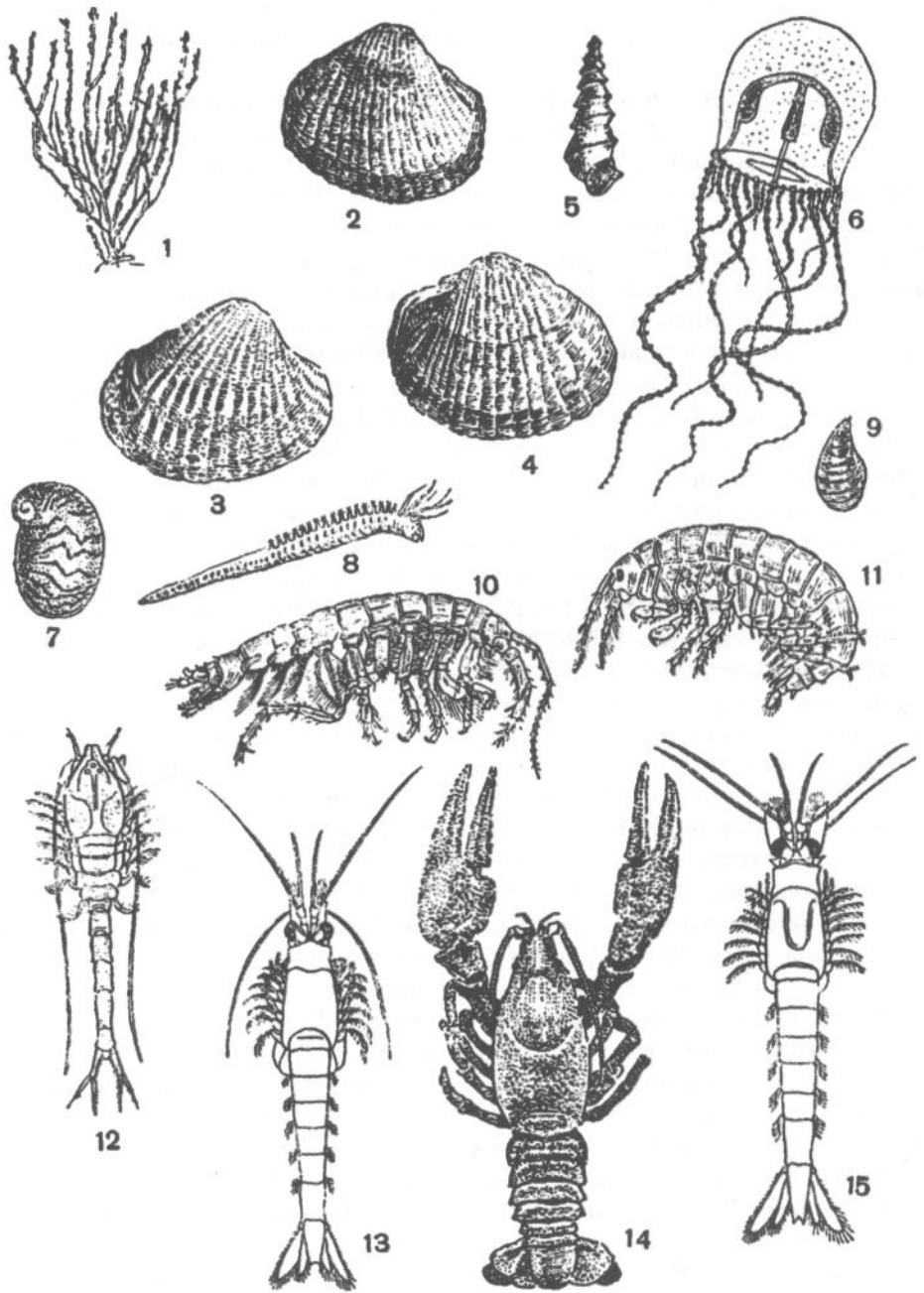


Рис. 1. Типичные представители каспийской фауны [Зенкевич, 1951]. Беспозвоночные (а):
 1 - *Cordylophora*; 2 - *Monodacna*; 3 - *Didacna*; 4 - *Adacna*; 5 - *Pyrgula*; 6 - *Moerisia*;
 7 - *Theodoxus*; 8 - *Hypania*; 9 - *Dreissena*; 10 - *Corophium*; 11 - *Pontogammarus*; 12 - *Pseudocuma*;
 13 - *Mesomysis*; 14 - *Astacus*; 15 - *Paramysis*

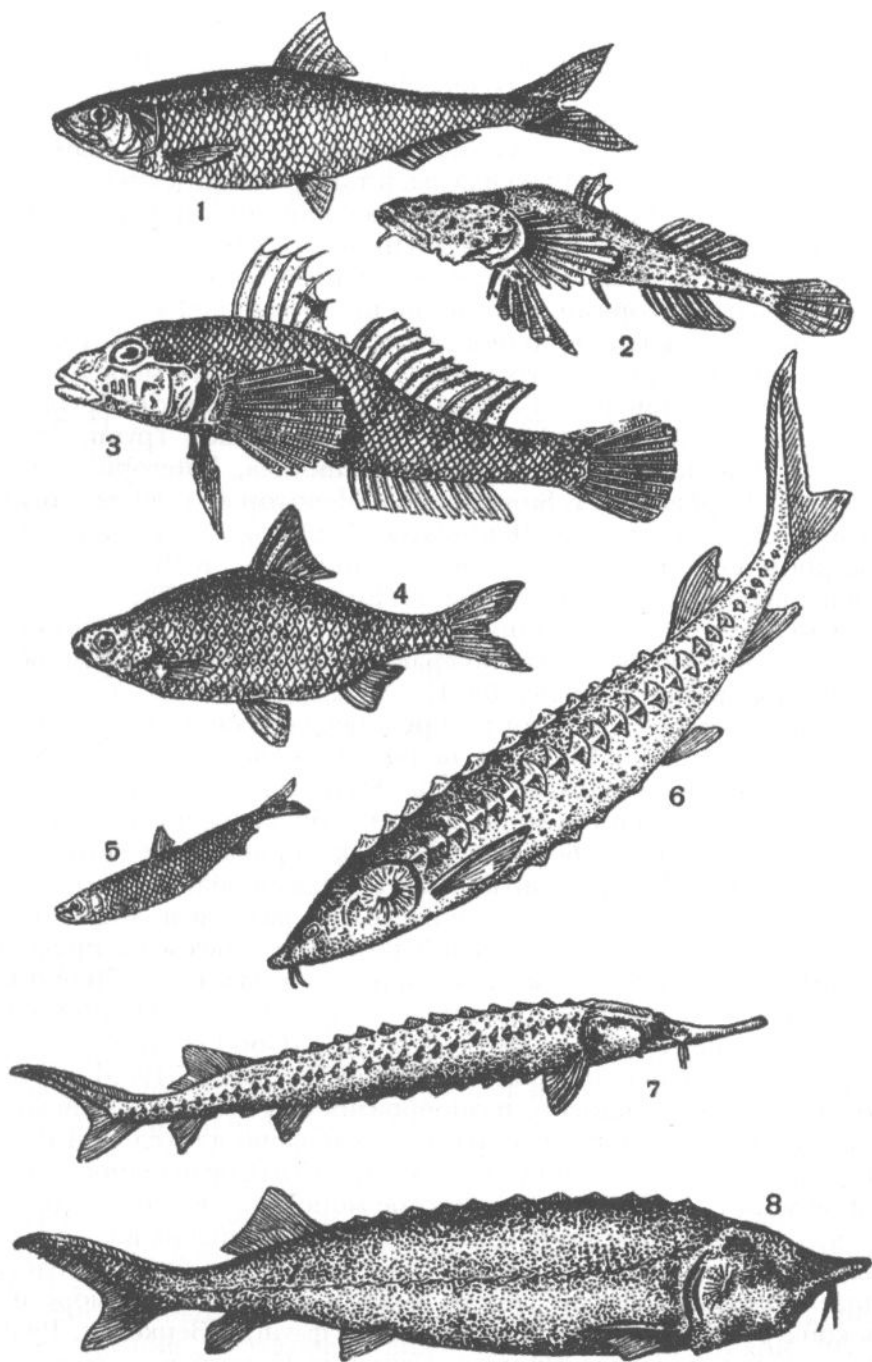


Рис. 1. (окончание). Типичные представители каспийской фауны [Зенкевич, 1951].
 Рыбы (6): 1 - *Alosa*; 2 - *Benthophilus*; 3 - *Neogobius*; 4 - *Rutilus rutilus*; 5 - *Clupeonella*;
 6 - *Acipenser güldenstädti*; 7 - *Acipenser stellatus*; 8 - *Huso huso*

Таким образом, одна из характерных особенностей населения Каспийского моря состоит в разнородности источников его формирования, в совместном обитании в море разных по генезису форм. К наиболее богатому видами автохтонному каспийскому комплексу фауны (около 75% общего числа видов) добавляется небольшое число видов средиземноморской (6%) и арктической (3%) фауны, а также выходцев из пресных вод, которые приспособились к обитанию в солоноватой воде Каспия.

Другая особенность населения Каспийского моря, как и родственных с ним солоноватоводных морей, — обеднение фауны и флоры по сравнению с открытыми морями, выпадение целых типов и классов животных и растений, обитающих в полносоленых морях [Зенкевич, 1963].

Так в Черном море, по сравнению со Средиземным морем, значительно изменяется состав фауны и соотношение отдельных ее групп. Исчезают несколько типичных морских стеногалинных групп: Priapulida, Echiurida, Brachiopoda, Cephalopoda, Crinoidea, Enteropneusta, Salpae, Leptostraca, Euphausiacea, Stomatopoda. Некоторые группы, богатые видами в Средиземном море (Radiolaria, Sciphozoa, Ctenophora, Loricata, Scaphopoda, Ophiuroidea, Asteroidea, Echinoidea), в Черном море представлены всего 1–3 видами [Мордухай-Болтовской, 1972].

Еще большее обеднение морской фауны происходит в Каспийском море, значительно уменьшается, по сравнению с Черным морем, общее видовое разнообразие фауны (табл. 1).

В Каспийском море совсем не представлены такие типы, как Echinodermata, Chaetognatha, Chordata, полностью исчезают классы Pantopoda, Loricata, Scaphopoda и другие группы (Scyphozoa, Anthozoa, Ctenophora), представленные в Черном море, хотя и небольшим числом видов. Видовое разнообразие таких богатых видами в Черном море групп беспозвоночных, как Polychaeta, Bivalvia, Copepoda, Isopoda, Decapoda, Bryozoa, уменьшается в Каспийском море в несколько раз; число видов рыб сокращается более, чем вдвое. В Каспийском море совсем не представлены кокколитофориды, развивающиеся обильно в планктоне Черного моря, а также широко распространенные и массовые *Phyllophora nervosa* (A.P. de Candolle) Greville, *Cystoseira barbata* (Good et Wood) A.G. и некоторые другие красные и бурые водоросли [Зенкевич, 1963].

Это уменьшение видового разнообразия населения Каспийского моря по сравнению с открытыми морями обусловлено длительной изоляцией Каспия, понижением общей солености от 37‰ (Средиземное море), 18‰ (Черное море) до 12–13‰ (Каспийское море) и изменением солевого состава вод, понижением зимней температуры каспийских вод до 5–6 – 0 °С и даже отрицательных значений. Только наиболее эврибионтные виды средиземноморской фауны смогли выжить в Каспийском море и выдержать конкуренцию с местной автохтонной фауной [Зенкевич, 1963].

В результате искусственного соединения Каспийского моря с Азово-Черноморским бассейном посредством Волго-Донского канала (1952 г.) началось проникновение средиземноморских форм в Каспий. Этот процесс стимулировался сознательной интродукцией некоторых полезных

Состав фауны свободноживущих Metazoa Черного, Азовского и Каспийского морей
[Атлас... 1968; Мордухай-Болтовской, 1972, 1978]

Группы	Число видов		Группы	Число видов		Группы	Число видов	
	Черное и Азовское моря	Каспийское море		Черное и Азовское моря	Каспийское море		Черное и Азовское моря	Каспийское море
Porifera	28	1	Bryozoa	20	6	Acarina	27	2
Hydrozoa	28	5	Kamptozoa	2	1	Pantopoda	8	—
Scyphozoa	3	—	Phoronidea	1	—	Insecta	13	8
Anthozoa	4	—	Loricata	2	—	Tardigrada	5	—
Ctenophora	1	—	Bivalvia	90	25	Asteroidea	1	—
Turbellaria	103	25	Gastropoda	113	82	Ophiuroidea	4	—
Nemertini	33	1	Scaphopoda	1	—	Echinoidea	1	—
Nematodes	141	52*	Branchiopoda	17	30	Holothuriodea	8	—
Gordiacea	1	1	Ostracoda	111	27	Chaetognatha	2	—
Rotatoria	102	32	Copepoda	184	16	Asciidae	8	—
Gastrotricha	23	—	Cirripedia	5	2	Appendicularia	1	—
Kinorhyncha	10	—	Amphipoda	108	72	Acrania	1	—
Polychaeta	192	7	Isopoda	29	2	Cyclostomata	1	1
Oligochaeta	33	22	Tanaidacea	6	—	Pisces	161	76
Hirudinea	10	3	Mysidacea	19	20	Reptilia	2	—
Sipunculida	1	—	Cumacea	24	18	Mammalia	4	1
			Decapoda	37	5			
						Всего	1729	543

*Данные А.В. Чесунова, 1978.

азово-черноморских видов в Каспийское море. В последнее время разными путями в Каспийское море переселились и прижились в нем не менее 13–15 видов водорослей, 15 видов беспозвоночных, 2 вида рыб.

Происходило также распространение автохтонной каспийской фауны в другие водоемы. Чрезвычайно широко в различных водоемах Европы расселилась *Dreissena polymorpha* (Pall.). Многие ракообразные, моллюски, рыбы, обитавшие в море и низовье Волги, распространились вверх по течению и заселили образовавшиеся водохранилища.

Общее число животных каспийского комплекса, найденных за пределами Понто-Каспия, достигает 25 видов [Мордухай-Болтовской, 1978].

Многие животные автохтонного каспийского комплекса используются как объекты акклиматизации с целью улучшения видового состава и повышения биологической продуктивности водохранилищ и других водоемов.

Каспийские мизиды, обитатели опресненного побережья моря (*Paramysis lacustris*, *P. intermedia*, *P. ullskyi*, *P. baeri*, *Limnomysis benedeni*), были переселены и успешно акклиматизировались в водохранилищах Куйбышевском и Волгоградском на Волге, Ириклинском на Урале, Цимлянском на Дону, Дубоссарском в Молдавии, Каунасском на Немане, Кекчумском на Даугаве, Каттакурганском на р. Зеравшан, Каракумском на Сырдарье, в озере Балхаш и Аральском море. Успешной также оказалась акклиматизация ряда других каспийских беспозвоночных [Мордухай-Болтовской, 1978; Карпевич, 1975].

Таким образом, каспийская фауна представляет собой не только уникальное природное образование, требующее всемерной охраны, но и источник пополнения полезными видами фауны многих других водоемов.

РАСТЕНИЯ

Растительный мир представлен в Каспийском море макроскопически и микроскопическими донными водорослями (макро- и микрофитобентос), планктонными водорослями (фитопланктон), высшими цветковыми растениями (макрофиты).

Цветковые растения (макрофиты)

В открытом море из цветковых растений широко распространена морская трава zostера (*Zostera minor* L.), образующая подводные луга в заливах и на мелководье, у островов и кос. Встречаются также руппия (*Ruppia maritima* L., *R. spiralis* L.), рдест (*Potamogeton pectinatus* L.), наяда морская (*Najas marina* L.) [Киреева, Щапова, 1957; Блинова, Филиппов, 1975].

Пресноводные формы цветковых растений распространены в водах дельт рек и на опресненных устьевых взморьях. Например, на устьевом взморье Волги они образуют густые заросли надводных (*Phragmites communis* Trin, *Typha angustifolia* L., *Typha laxmann* Lep, *Scirpus lacustris* L., *Butomus umbellatus* L., *Sparganium ramosum* Huds., *Sagittaria sagittifolia* L.) и погруженных в воду растений (*Ceratophyllum platyacanthum* Cham. Et Schl., *Myriophyllum verticillatum* L., *Potamogeton perfoliatus* L., *P. lucens* L., *P. pusillus* L., *Najas marina* L., *N. minor* All., *Vallisneria spiralis* L., *Ranunculus* sp., *Eloдея canadensis* Rich. et Michx.), а также отдельные куртины растений с плавающими листьями (*Limnanthemum nymphaeoides* Link., *Trapa natans* L.) и свободно плавающих растений (*Salvinia natans* (L.) All., *Hydrocharis morsus ranae* L., *Lemna trisulca* L., *Spirodella polyrrhisa* (L.) [Червякова, 1965].

Растительность устьевой области после отмирания подвергается минерализации на месте произрастания, продукты ее распада весной следующего года вымываются водами половодья и участвуют в формировании биотока Волги [Горбунов, 1976]. Часть растительной массы, особенно

култучной зоны и отмелого устьевого взморья, под влиянием сгонно-нагонных течений и волнения еще в период вегетации разрушается и выносятся в открытое море. Этот растительный детрит обуславливает обогащение органическим углеродом взвесей районов вдоль отмелого взморья и в западной части Северного Каспия, что подтверждается повышенным отношением органического углерода к азоту (C/N) во взвешенном веществе этих районов [Гершанович, Грундульс, 1969].

Донные водоросли (фитобентос)

В составе макрофитобентоса Каспийского моря обнаружено 64 вида зеленых (Chlorophyta), красных (Rhodophyta) и бурых (Phaeophyta) водорослей [Зинова, 1967]. Наибольшим видовым разнообразием характеризуются зеленые водоросли (45% общего числа видов), среди которых обычны и широко распространены виды *Enteromorpha* (*E. prolifera* (O. Mull) J. Ag., *E. flexuosa* (Wulf.) J. Ag., *E. clathrata* (Roth) Grev., *E. linza* (L.) G. Ag.) и *Cladophora* (*C. sericea* (Huds.) Kütz., *C. vagabunda* (L.) Hock., а также *Chaetomorpha aerea* (Dillw) Kütz., *Rhizoclonium implexum* (Dillw) Kütz., *Ostreobium queckettii* Born. et Flach., *Pringsheimiella scutata* (Reinke) Morschew. и другие [Забержинская, 1968]. Обширные заросли, особенно в защищенных от волн заливах, образуют харовые водоросли, биомасса которых в некоторых бухтах Красноводского залива, например, превышает 9 кг/м² с преобладанием *Chara aspera* Deth. et Wildenow, *Ch. foetida* A. Br., *Ch. hispida* L. [Блинова, Филиппов, 1975].

Из 22 видов красных водорослей широко распространены несколько видов *Polysiphonia* (*P. elongata* (Huds.) Harv., *P. sanguinea* (Ag.), Zanard., *P. violacea* (Roth) Grev., *P. denudata* (Dillw.) Kütz., *P. caspica* Kütz.). Обычны *Laurencia caspica* A. Zin. et Zaberzh., *Dermatolithon caspicum* (Foslie) Zaberzh., *Callithamnion kirillianum* A. Zin. et Zaberzh., которые как и *Polysiphonia caspica* — эндемики Каспийского моря. Часто встречаются *Lophosiphonia obscura* (Ag.) Falkenb., *Ceramium elegans* Ducl., *C. diaphanum* (Lightf.) Roth и некоторые другие багрянки, преимущественно распространенные в Южном Каспии (*Asterocytis ramosa* (Thw.) Gobi, *Acrochaetium thuretii* (Born Coll. Harv.).

Менее разнообразен видовой состав бурых водорослей Каспия (13 видов), из которых 2 формы (*Ectocarpus caspicus* Henck., *Monosiphon caspicus* (Henck) Volk.) эндемичны для моря.

После открытия Волго-Донского канала (1952 г.) в фитобентосе появился ряд новых для Каспийского моря видов водорослей: *Enteromorpha tubulosa* Kützing, *E. salina* Kützing, *Monostroma latissimum* (Kütz.) Witt., *Urospora penicilliformis* (Roth) Aresch., *Acrochaete parasitica* Oltm., *Ectochaete leptochaete* (Huber) Wille — из зеленых, *Entonema oligosporum* (Strömf.) Kylin, *Ectocarpus siliculosus* (Dillw) Lyngb, *Phaeostroma bertholdii* Kuck, *Myrionema strangulans* Grev. — из бурых, *Ceramium diaphanum* (Lightf.) Roth, *Acrochaetium daviesii* (Dillw) Nägeli, *Polysiphonia variegata* Zanardini — из красных [Зино-

ва, Забержинская, 1965; Зенкевич, Зевина, 1969]. Водоросли-макрофиты распространены в прибрежной зоне Каспийского моря от уреза воды до глубин 15–20 м, многие из них входят в состав морских обрастаний.

Недостаточно еще изучен видовой состав сине-зеленых водорослей (Cyanophyta) фитобентоса Каспийского моря. В прошлом (1930-е гг.) видовым разнообразием отличались роды *Oscillatoria* Vauch., *Lyngbia* Ag., *Phormidium* Kütz., *Spirulina* Turp., *Rivularia* (Roth.) Ag. [Киреева, Щапова, 1957].

Разнообразен видовой состав микроскопических донных диатомовых водорослей (Bacillariophyta), среди которых обнаружены 215 видов и форм [Караева, 1972].

Фитопланктон

Фитопланктон Каспийского моря характеризуется преобладанием солоноватоводных и пресноводных форм и беден морскими водорослями по сравнению с фитопланктоном открытых морей.

Фитопланктон Северного Каспия носит черты пресноводно-солонатоводного, а в фитопланктоне Среднего и Южного Каспия господствуют эвригалинные морские неретические и солоноватоводные формы [Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968]. Видовое разнообразие фитопланктона уменьшается от северных районов моря к южным за счет выпадения пресноводных форм (табл. 2).

Таблица 2

Число видов, разновидностей и форм фитопланктона Каспийского моря в различных отделах и экологических группах водорослей в 1962–1974 гг. [Каспийское море. Фауна... 1985]

Отдел	Морские	Солонатоводные	Пресноводно-солонатоводные	Пресноводные	Прочие	Всего
<i>Cyanophyta</i>	2	13	27	34	26	102
<i>Chrysophyta</i>	–	–	–	1	–	1
<i>Bacillariophyta</i>	30	39	37	34	23	163
<i>Pyrophyta</i>	15	13	4	4	3	39
<i>Euglenophyta</i>	–	–	–	5	–	5
<i>Chlorophyta</i>	–	1	6	132	–	139
Все отделы	47	66	74	210	52	449
в том числе:						
Северный Каспий	39	59	66	203	47	414
Средний Каспий	40	43	40	71	31	225
Южный Каспий	22	11	9	18	11	71

Наибольшим числом видов, разновидностей и форм представлены в фитопланктоне Каспия диатомовые водоросли (Bacillariophyta), которые широко распространяются по всей акватории моря. В начале 1930-х гг. в Каспийское море случайно проникла морская диатомовая водоросль *Rhizosolenia calcar-avis* M. Schultze, которая уже к середине 1930-х гг. широко распространилась по всему морю. Качественным разнообразием характеризуются и зеленые водоросли (Chlorophyta), которые встречаются главным образом в северной части Каспийского моря и развиваются интенсивно при солености менее 3‰. В Северном Каспии обитает также и большинство видов сине-зеленых водорослей (Cyanophyta), максимум развития которых наблюдается в летне-осенний период. Пирофитовые водоросли (Pyrrophyta) представлены в фитопланктоне Каспия главным образом морскими и солоноватоводными формами. Их видовой состав небогат (39 видов), но значение в планктоне моря очень существенно. Особенно велика роль таких широко распространенных и массовых видов, как *Exuviaella cordata* Ostf., которая в Среднем и Южном Каспии вегетирует круглогодично и в фитопланктоне отдельных районов составляет 90–96% общей численности клеток водорослей. Видовой состав эвгленовых (Euglenophyta) и золотистых водорослей (Chrysophyta) в фитопланктоне Каспийского моря беден. Представители этих отделов встречаются в области влияния речных вод единичными экземплярами [Левшакова, Каспийское море, 1985].

Из всего многообразия водорослей только около 70 видов и форм могут считаться обычными и массовыми, т.е. постоянно встречаются в планктоне Каспийского моря и создают значительную численность и биомассу. К ним относятся 25 видов сине-зеленых, главным образом пресноводные, солоноватоводно-пресноводные, солоноватоводные формы (*Microcystis aeruginosa* Kütz., *M. pulvereae* (Wood) Elenk., *M. grevillei* (Hass.) Elenk., *Gloeocapsa limnetica* (Lemm.) Hollerb., *G. minor* (Kütz.) Hollerb., *Gomphosphaeria lacustris* Chodat, *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Breb., *A. subcylindrica* Borge, *A. bergii* Ostf., *Merismopedia punctata* Meyen, *M. tenuissima* Lemm., *Aphanizomenon issatschenkoi* (Ussatschev) Pr.-Lavr., *Aph. flos-aquae* (L.) Ralfs, *Aph. ovalisporum* Forti, *Aphanothece clathrata* W. et G. S. West., *Nodularia harveyana* (Thw.) Thur., разные виды *Oscillatoria* Vauch.), а также некоторые широко распространенные в водоемах разного типа виды (*Gloeocapsa turgida* (Kütz.) Hollerb., *Gomphosphaeria aponina* Kütz., *Anabaena spiroides* Kleb., *Tolypothrix distorta* Kütz.); 16 видов диатомовых — преимущественно солоноватоводные и морские виды (*Hyalodiscus sphaerophorus* Makar., *Thalassiosira variabilis* Makar., *Th. caspica* Makar., *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl., *Coscinodiscus jonesianus* (Grev.) Ostf., *C. perforatus* Ehr., *C. lacustris* Grun., *Actinocyclus ehrenbergii* Ralfs, *Rhizosolenia calcar-avis* M. Schultze, *Thalassionema nitzschioides* Grun. и другие); 13 видов пирофитовых, главным образом морские и солоноватоводные формы (*Exuviaella cordata* Ostf., *E. marina* Cienk., *Peridinium trochoideum* (Stein) Lemm., *Goniaulax polyedra* Stein, *G. spinifera* (Clapar. et Lachm.) Dies., *G. digitale* (Pouch.) Kof., *Prorocentrum scutellum* Schröd., *Glenodinium lenticula* (Bergh) Schiller, *Gymnodinium variabile* Hardm. и другие); 12 пресновод-

ных и солоноватоводно-пресноводных форм зеленых водорослей из протококковых (*Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh., *P. duplex* Meyen, *Dictyosphaerium ehrenbergianum* Näg., *D. pulchellum* Wood, *Oocystis lacustris* Chodat, *O. submarina* Lagerh., *O. crassa* Wittr., *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb.), улотриковых (*Binuclearia lauterbornii* (Schmidle) Pr.-Lavr.) и зигменовых (*Mougeotia* (C. A. Ag.) Wittr., *Spirogyra* Link).

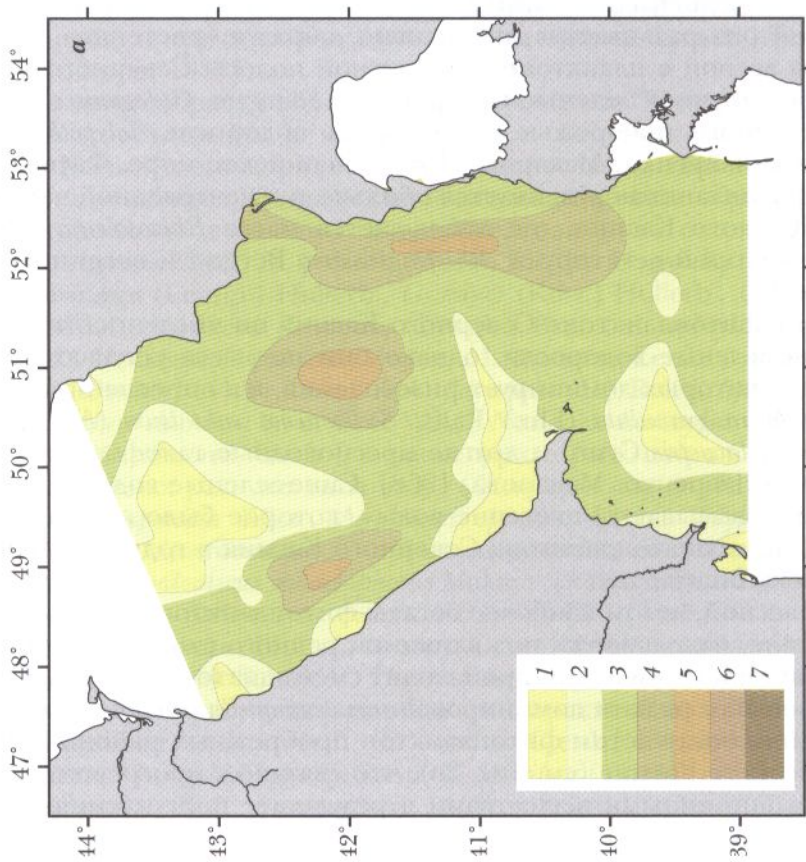
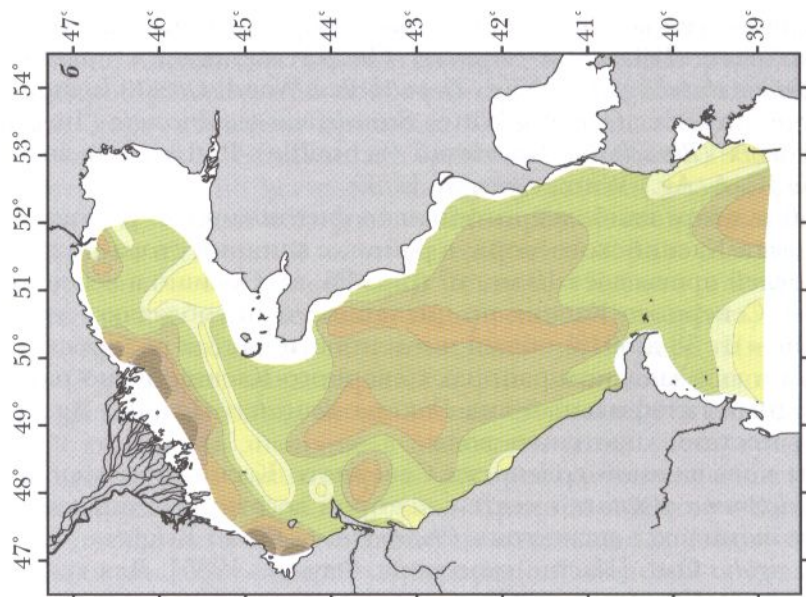
Весной и летом наиболее интенсивно фитопланктон развивается в северной части Каспийского моря; в районах влияния стока Волги биомасса водорослей превышает 10 мг/м³ (рис. 2б, в). Обычно в весеннем фитопланктоне Северного Каспия по численности преобладают диатомовые водоросли — от 58 до 94% общей численности клеток водорослей. В придельтовом и юго-западном районах Северного Каспия бурно развивается пресноводный галофильный вид *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag., который вызывает местами «цветение» воды.

В годы повышенной солености Северного Каспия интенсивно развивается *Skeletonema costatum*, вместе с которой вегетируют характерные для весеннего комплекса планктона *Chaetoceros wighamii* Brightw., *Ch. paulsenii* Ostf., *Ch. rigidus* Ostf. [Каспийское море. Фауна... 1985]. Для южных районов Северного Каспия характерно также обилие ризосоления, которая выносится среднекаспийскими водами из более южных районов моря, где весной она развивается интенсивно, образуя «цветение». В некоторые годы весной в планктоне прибрежной полосы Северного Каспия в массе присутствуют зеленые водоросли — *Spirogyra*, *Oedogonium* sp. а у северо-восточного побережья сине-зеленая водоросль *Tolypothrix distorta* [Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968; Каспийское море. Фауна... 1985]. Весной фитопланктон развивается обильно и в центральной части Среднего и Южного Каспия, где наблюдается масса *Rhizosolenia calcar-avis*, вместе с которой вегетируют *Rh. fragilissima* Bergon и весенние формы хетоцерос.

Летом в фитопланктоне Северного Каспия по численности господствуют сине-зеленые водоросли, однако они по массе уступают диатомовым, среди которых доминирует ризосоления, а в опресненных районах также *Melosira granulata* (Ehr.) Ralfs, *Skeletonema subsalsum* (A. Cl.) Bethge, *Coscinodiscus lacustris* Grun. и другие пресноводные галофильные формы [Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968]. Сине-зеленые водоросли в некоторые годы вызывают «цветение воды», которое было особенно характерным для летнего планктона Северного Каспия в годы до зарегулирования стока Волги.

Как и весной, летом наиболее богаты фитопланктоном районы Северного Каспия, находящиеся под влиянием речного стока (см. рис. 2в).

В Среднем Каспии летом происходит смена диатомового планктона на пиропитовый с резким доминированием *Exuviaella cordata*. Количественно особенно богат летом фитопланктон прибрежных районов западной части Среднего Каспия (см. рис. 2в), что связано с прогревом вод и обогащением биогенными веществами в результате поступления их в этот район с водами Волги и Терека.



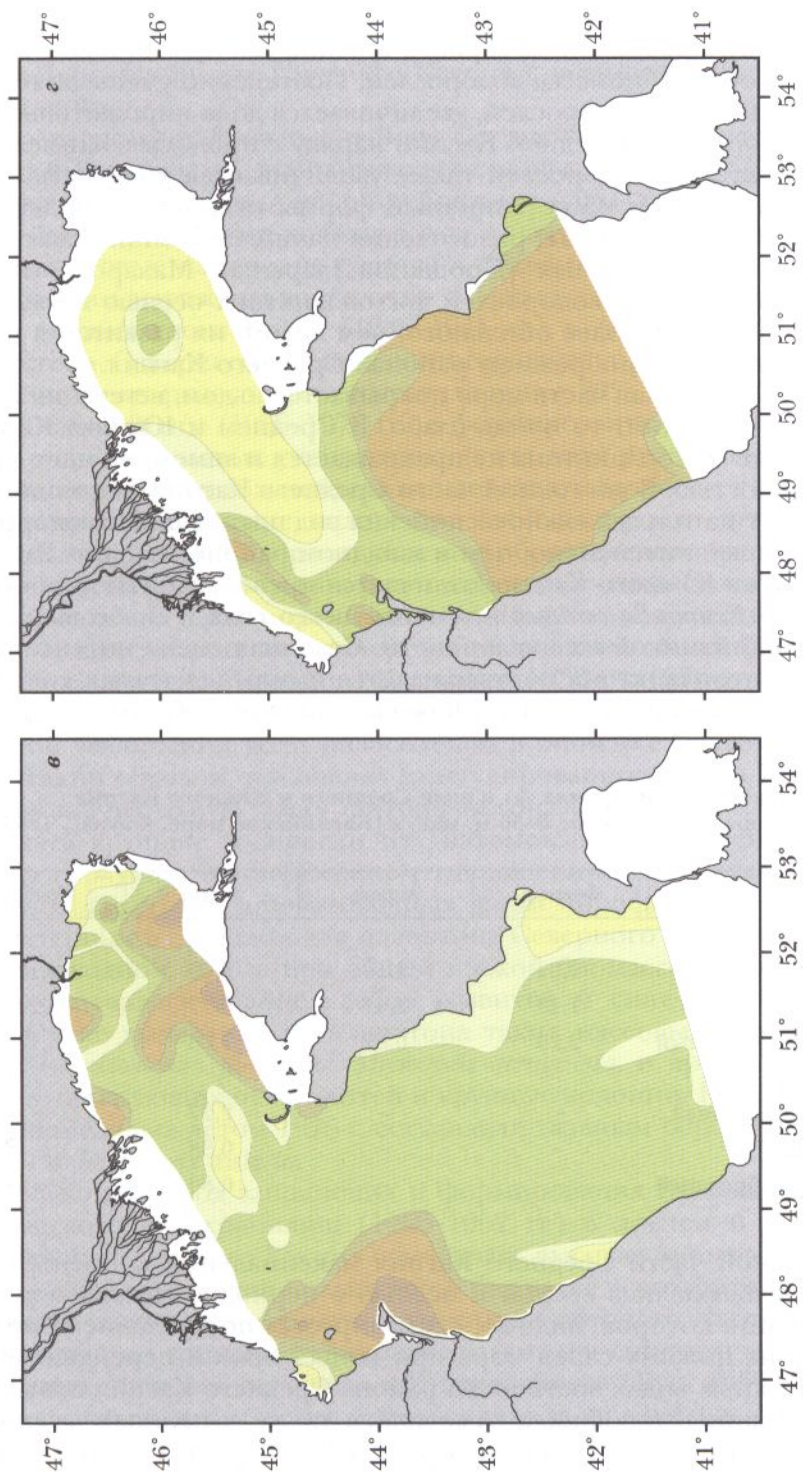


Рис. 2. Распределение биомассы фитопланктона в поверхностном слое моря в различные сезоны: *a* – зима (февраль 1975 г.); *б* – весна (апрель 1974 г.) *в* – лето (август 1976 г.); *г* – осень (октябрь – ноябрь 1976 г.) [Каспийское море. Фауна... 1985].
 1 – менее 50; 2 – 50–100; 3 – 100–500; 4 – 500–1000; 5 – 1000–5000; 6 – 5000–10000; 7 – более 10000 мг/м³

Осенью (рис. 2г) затухает вегетация большинства видов, господствующих в летнем фитопланктоне Северного Каспия, как правило, снижается общая численность и биомасса водорослей. Постепенно уменьшается количество сине-зеленых водорослей, увеличивается доля пиррофитовых, зеленых и диатомовых. В Среднем Каспии наряду с продолжающимся развитием пиррофитовых водорослей также увеличивается количество диатомовых, появляются в массе типичные формы осеннего комплекса — *Coscinodiscus jonesianus* и другие; ризосоления начинает доминировать над прочими видами диатомовых [Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968]. Численность и биомасса водорослей фитопланктона осенью несколько увеличиваются за счет более обильного, чем летом, их развития в центральном и восточном прибрежном районах Среднего Каспия.

Зимой, когда северная часть моря покрывается льдом, вегетация водорослей если и идет там, то очень слабо. В Среднем и Южном Каспии продуцирование фитопланктона не прекращается и зимой, но идет с разной интенсивностью. В восточной части Среднего Каспия под влиянием проникающих туда теплых южнокаспийских вод планктонные водоросли развиваются более интенсивно, чем в западном районе (см. рис. 2а).

Фитопланктон Южного Каспия отличается преобладанием пиррофитовых (особенно *Exuviaella cordata*) в течение всего года и слабо выраженной сезонной динамикой их численности. Сезонная смена интенсивности развития фитопланктона подтверждается и определениями содержания хлорофилла в воде Среднего и Южного Каспия (табл. 3).

Таблица 3

Содержание хлорофилла «а» в воде Среднего и Южного Каспия в разные сезоны 1976 г. в слое 0–50 м, мкг/л [Каспийское море. Фауна... 1985]

Районы	Февраль	Апрель	Август	Ноябрь
Средний Каспий				
Западный прибрежный	0,92	1,19	2,00	4,14
Центральный	1,13	2,41	0,77	3,24
Восточный прибрежный	2,29	0,87	1,08	3,17
Южный Каспий				
Западный прибрежный	–	–	2,27	–
Центральный	–	–	0,88	–
Восточный прибрежный	–	–	0,80	–

В центральной части Среднего Каспия максимальные концентрации хлорофилла наблюдались весной и осенью в периоды массового развития ризосолении, которое, видимо, стимулируется поступлением биогенных веществ из нижних слоев моря при конвективном перемешивании вод. В прибрежных водах восточного района Среднего Каспия повышенные концентрации хлорофилла отмечались также в периоды осеннего вертикального обмена вод, а также зимой, когда развитие фитопланкто-

на обусловлено здесь поступлением теплых южнокаспийских вод. Летом локальные участки интенсивного развития фитопланктона связаны в восточном прибрежье Среднего Каспия с возникновением и развитием апвеллинга.

В западном прибрежном районе Среднего Каспия содержание хлорофилла было довольно высоким во все сезоны, кроме зимы, когда сокращается влияние речного стока и прибрежные воды сильно охлаждаются под воздействием переноса холодных вод с севера вдоль западного берега.

Межгодовые изменения состава и биомассы фитопланктона в Северном Каспии выражены достаточно отчетливо (табл. 4). В годы естественного режима стока Волги (1936–1941 гг.) в биомассе весеннего фитопланктона Северного Каспия доминировали диатомовые водоросли, в массе которых ризосоления составила менее 20%. В условиях зарегулирования стока Волги (1956–1978 гг.) в формировании биомассы фитопланктона роль диатомовых уменьшилась (хотя доля ризосолений возросла) и господствующее положение заняли зеленые водоросли с преобладанием спирогиры. Увеличение количества этой водоросли в планктоне прибрежных районов Северного Каспия обусловлено опреснением мелководного устьевого взморья в результате увеличения стока Волги зимой и обогащением его растворенными органическими веществами.

Отмечается также закономерное уменьшение общей биомассы летнего фитопланктона Северного Каспия от 1930-х к 1970-м гг. за счет более слабого развития пиррофитовых и диатомовых водорослей при одновременном увеличении доли ризосолений в биомассе диатомовых водорослей. Таким образом, в условиях зарегулированного стока Волги весной и летом значительную массу фитопланктона Северного Каспия стали составлять крупные водоросли из диатомовых (ризосоления) и зеленых (спирогира) при одновременном уменьшении количества более мелких пресноводных и солоноватоводных форм пиррофитовых и диатомовых, характерных в прошлом для планктона Северного Каспия. В экстремально маловодном 1976 г. при общей низкой биомассе летнего фитопланктона отмечалось крайне слабое развитие и сине-зеленых водорослей вследствие выпадения из планктона таких массовых в прошлом форм, как *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, и других пресноводных видов, образующих пучки нитей и крупные колонии. Небольшую биомассу сине-зеленых летом 1976 г. составляли главным образом *Aphanizomenon gracile* и *Tolypothrix distorta*.

Только в период заполнения и формирования Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ (1956–1962 гг.) в летнем и осеннем фитопланктоне Северного Каспия отмечалась высокая биомасса сине-зеленых водорослей при общей повышенной биомассе всего фитопланктона. Увеличение роли сине-зеленых в планктоне Северного Каспия в этот период совпало по времени с массовым развитием сине-зеленых водорослей, особенно *Microcystis aeruginosa*, в Нижней Волге [Кун, 1960] и стимулировалось повышенным содержанием азота и фосфора в волжских водах [Барсукова, 1971].

Многолетние изменения биомассы фитопланктона Северного Каспия, г/м³

Годы	Отделы и виды							
	Весь фитопланктон	Сине-зеленые	Диатомовые		Пирофитовые		Зеленые	
			все	ризосоления	все	эксуйелла	все	спирогира
<i>Весна (апрель)</i>								
1936–1941	1,33	0,06	1,08	0,16	0,01	+	0,18	Нет данных
1956–1962	2,11	0,03	1,01	0,84	+	+	1,06	0,95
1963–1969	0,85	0,03	0,28	0,07	0,01	+	0,53	0,41
1974–1978	1,69	0,01	0,22	0,03	+	+	1,46	1,42
<i>Лето (август)</i>								
1936–1941	4,55	0,76	3,12	1,39	0,22		0,44	
1956, 1958								
1962	4,78	1,55	1,76	0,85	0,17	0,14	1,30	0,04
1964–1969	2,34	0,99	0,99	0,64	0,05	0,02	0,31	+
1971–1973	2,87	0,95	1,53	1,04	0,07	0,04	0,32	+
1974	0,53	0,07	0,26	0,22	0,02	0,01	0,18	0,14
1976	0,87	0,07	0,70	0,54	0,03	0,03	0,07	+
<i>Осень (октябрь)</i>								
1936–1940	3,37	0,56	2,36	0,95	0,09	0,09	0,36	
1956, 1958								
1962	4,42	3,27	0,62	0,25	0,31	0,31	0,21	0,08
1974	0,58	0,04	0,07	+	0,03	0,02	0,44	0,10
1976	0,14	0,02	0,08	0,02	0,03	0,03	0,01	-

В целом же в период зарегулированного стока (особенно в маловодные годы) в формировании биомассы северокаспийского фитопланктона возрастала роль водорослей, выносимых течениями из Среднего Каспия (ризосоления) и опресненного устьевоего взморья (спирогира), уменьшилось значение видов и форм солоноватоводного и солоноватоводно-пресноводного комплексов.

В 1980-е гг. с повышением уровня Каспийского моря и опреснением его северной части в фитопланктоне Северного Каспия уменьшилась биомасса морских и эвригаллиных солоноватоводных видов (*Rhizosolenia calcaravis*, *Exuviaella cordata*), а также пресноводных зеленых нитчатых водорослей (*Spirogyra*). В то же время увеличилась численность водорослей, свойственных собственно северокаспийскому планктону – мелких форм диатомовых (*Skeletonema subsalsum*, *Thalassiosira caspica*, *Cyclotella caspia*, *Diatoma elongatum*), сине-зеленых (*Merismopedia punctata*), протококковых

(*Scenedesmus quadricauda*, *Pediastrum boryanum*, *Dictyosphaerium pulchellum*)
(табл. 5).

Таблица 5

**Численность и биомасса водорослей, доминирующих в планктоне
Северного Каспия, июнь [Ардабьева, 1991; Левшакова, 1972а]**

Отделы и виды водорослей	1960–1965 гг.		1980–1987 гг.	
	Численность, млн. экз/м ³	Биомасса, мг/м ³	Численность, млн. экз/м ³	Биомасса, мг/м ³
Сине-зеленые	59,6	231,7	280,1	81,0
Диатомовые	56,0	587,6	75,2	214,1
ризосоления	9,1	403,8		25,6
прочие	46,9	183,6		188,5
Пирофитовые	31,3	77,8	1,8	7,7
экзувиелла	30,2	60,5		2,7
прочие	1,1	17,3		5,0
Зеленые	37,6	380,8	65,0	125,6
спирогира	6,4	196,3		53,3
прочие	31,2	184,5		72,3
Весь фитопланктон	184,9	1278,7	424,9	430,7

Так как большая часть стока Волги поступает в западные районы Северного Каспия, а в восточные попадает только около 1/3 стока восточных рукавов, основную массу биогенных веществ волжские воды приносят в западные районы и оказывают стимулирующее влияние на развитие здесь фитопланктона. Вследствие этого и биомасса фитопланктона больше в западной части Северного Каспия (табл. 6).

Таблица 6

**Среднегодовая биомасса фитопланктона в западной и восточной частях
Северного Каспия, г/м³ [Каспийское море. Фауна... 1985]**

Годы	Северный Каспий	Западная часть	Восточная часть
1956–1958	3,1	3,8	0,8
1959–1962	2,5	3,4	0,7
1963–1965	1,4	1,9	0,6
1976	1,4	2,1	0,3

В экстремально маловодном 1976 г., например, в связи с усиливающейся изоляцией восточной части в условиях понижения уровня моря концентрация клеток планктонных водорослей была в восточной части на порядок ниже, чем в западной (млн. клеток/м³):

	Западная часть	Восточная часть
Апрель	107,5	12,7
Август	334,2	20,5
Октябрь	66,1	4,8

Менее интенсивное развитие фитопланктона в восточной части Северного Каспия подтверждают и измерения первичной продукции радиоуглеродным методом. Так средняя годовая величина суточной первичной продукции планктона в западной части Северного Каспия изменялась от 0,57 до 2,63 г С/м², тогда как в наиболее продуктивном приуральском районе восточной части Северного Каспия она составила в среднем за год только 1,6 г С/м², а в остальных районах — всего 0,31–0,21 г С/м² в сутки [Каспийское море. Фауна... 1985].

Межгодовые изменения биомассы фитопланктона и величины первичной продукции в Северном Каспии в основном зависят от поступления в море с речным стоком биогенных веществ, особенно фосфатов [Усачев, 1948; Винецкая, 1962, 1965, 1966, 1968]. При естественном режиме стока Волги в Каспийское море поступало от 23,6 (1940 г.) до 32,9 тыс. т (1955 г.) фосфора, от 193 (1937 г.) до 446 тыс. т (1955 г.) азота, от 7,5 (1949 г.) до 29,7 млн. т (1946 г.) взвешенных веществ.

Зарегулирование стока Волги привело к трансформации не только водного, но и биогенного стока. По сравнению с периодом естественного стока сократился вынос взвешенных веществ в 2–3 раза, уменьшилось поступление растворенных минеральных соединений фосфора, азота, кремния при одновременном увеличении выноса растворенных органических веществ. Следует подчеркнуть, что поступление солей фосфора (в 2–4 раза), а также кремния и аммонийного азота уменьшилось в начале вегетационного периода — весной. Только в годы формирования Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ (1956–1962 гг.) поступление биогенных веществ было на уровне предшествующих лет естественного стока Волги (1949–1955 гг.), что обуславливалось смывом питательных веществ с вновь залитых почв. В эти годы отмечалась и повышенная биомасса фитопланктона в Северном Каспии (см. табл. 4).

До зарегулирования стока Волги с ее водами в период половодья поступало от 59 до 67% годового количества фосфатов, от 53 до 60% кремния, от 65 до 74% аммонийного азота, 86% взвешенных веществ. В годы зарегулированного стока поступление фосфатов в период половодья уменьшилось до 42–32% (1960–1969 гг., 1971–1975 гг.) их годового прихода, кремния до 40% (1971–1975 гг.), аммонийного азота до 59%, взвешенных веществ до 67% (1971–1975 гг.) [Барсукова, 1971].

В то же время увеличился вынос биогенных веществ (по фосфору, например, до 50%) в зимнюю межень, когда из-за ледяного покрова они

не могут быть утилизированы. Увеличение объема зимнего стока Волги и сокращение его в период половодья привело в Северном Каспии к разрушению основного механизма создания высокой продукции фитопланктона.

Изменение химического состава стока происходит в дальнейшем в устьевой области Волги. Понижение уровня моря привело к образованию обширной мелководной сильно заросшей растительностью пресноводной зоны устьевого взморья. В этой зоне происходит аккумуляция взвешенных и растворенных питательных веществ, связывание минеральных биогенных веществ, перевод их в органические формы.

В отмелой зоне устьевого взморья летом потребляется до 70% растворенного минерального фосфора и около 50% минеральных форм азота. Вместе с тем из дельты и отмелого взморья возрос вынос в море трудно-минерализуемой органики [Каспийское море. Гидрология... 1986]. Существование такого биофильтра обусловило дальнейшее уменьшение количества растворенных минеральных форм биогенных веществ, легко усвояемых автотрофными растениями, ухудшило питательную ценность химического стока Волги для северокаспийского фитопланктона. Эти процессы преобразования биогенного стока Волги и были главной причиной уменьшения биомассы фитопланктона и снижения интенсивности образования первичной продукции планктона в Северном Каспии (табл. 7). Особенно это проявилось в открытой, приглубой его части, на формирование первичной продукции которой речные воды половодья, в связи с уменьшением их объема, оказывают более слабое влияние, чем в прибрежной зоне.

Таблица 7

Многолетние изменения суточной первичной продукции планктона в Северном Каспии (по суточным колебаниям содержания кислорода) [Винецкая, 1965, 1966, 1968]

Годы	Первичная продукция								Сток воды и вынос биогенных веществ	
	Северный Каспий								вынос фосфатов р. Волги 1V-V1, тыс. т	водный сток р. Волги в VI, км ³
	западная часть				восточная часть					
	приглубый р-н		отмелый р-н		приглубый р-н		отмелый р-н			
	VI	VIII	VI	VIII	VI	VIII	VI	VIII		
1935-1955	<u>0.90</u> 100	<u>0.83</u> 100	<u>0.65</u> 100	<u>1.39</u> 100	<u>0.48</u> 100	<u>0.44</u> 100	<u>0.56</u> 100	<u>0.44</u> 100	<u>3.18</u> 100	<u>120</u> 100
1956-1959	<u>0.64</u> 71	<u>0.97</u> 117	<u>1.24</u> 194	<u>0.94</u> 68	<u>0.37</u> 77	<u>0.34</u> 77	<u>0.51</u> 91	<u>0.51</u> 116	<u>1.55</u> 49	<u>115</u> 96
1960-1969	<u>0.27</u> 30	<u>0.45</u> 54	<u>0.73</u> 112	<u>0.87</u> 63	<u>0.26</u> 54	<u>0.32</u> 73	<u>0.34</u> 61	<u>0.57</u> 129	<u>0.8</u> 25	<u>101</u> 84
1971-1975	<u>0.61</u> 68	<u>0.33</u> 40	<u>0.77</u> 119	<u>0.68</u> 49	<u>0.38</u> 79	<u>0.23</u> 52	<u>0.14</u> 25	<u>0.37</u> 84	<u>0.9</u> 28	<u>90</u> 75

Примечание: над чертой — мл O₂/л, под чертой — %

В фитопланктоне Среднего Каспия в начале 1930-х гг. значение диатомовых и пиррофитовых водорослей было примерно одинаковым. В биомассе летнего фитопланктона доминировала эксувиелла (табл. 8). Однако уже осенью 1934 г. в южной части Каспийского моря массовое развитие и широкое распространение получила *Rhizosolenia calcar-avis*, которая проникла и на юго-восток Среднего Каспия [Усачев, 1948].

Появление, интенсивное развитие и быстрое распространение этого вселенца по акватории Каспийского моря оказало угнетающее воздействие на другие виды и группы водорослей. В результате доминирования ризосолении на порядок уменьшилось количество прочих планктонных водорослей, диатомей, в частности. Резко сократилось количество *Rh. fragilissima* Bergon, экологически близкого вида, который до появления *Rh. calcar-avis* относился к доминирующим формам фитопланктона [Левшакова, 1972б]. Биомасса и численность клеток пиррофитовых водорослей (особенно *Ex. cordata*) уменьшились в несколько раз и были на низком уровне до середины 1970-х гг. Только к 1976 г. в планктоне Среднего Каспия наметилась тенденция увеличения количества как прочих диатомовых, так и пиррофитовых водорослей, что, возможно, связано с уменьшением численности ризосолении, отмеченном в 1971 г. и последующие годы (см. табл. 8). Поступление биогенных веществ со стоком рек, составляющее доли процента от содержания их в море, оказывает только локальное влияние на развитие фитопланктона в Среднем и Южном Каспии, главным образом в северо-западной части Среднего Каспия и в прикуринском районе Южного Каспия. В глубоководных частях Каспийского моря для обеспечения фитопланктона питательными солями решающее значение имеют процессы поступления биогенных веществ из глубинной зоны аккумуляции в поверхностную зону потребления в результате усиления вертикального обмена вод.

Насколько можно судить по материалам 1960-х гг. (см. табл. 8), а также по обилию ризосолении в планктонных пробах в 1950-х гг. [Куделина, 1959], интенсификация вертикального обмена вод поддерживала высокий уровень развития вселенца ризосолении, для которой характерна круглогодичная вегетация с максимумом в весеннее время. Одновременно происходило уменьшение количества водорослей аборигенов из диатомовых и пиррофитовых, а к середине 1970-х гг., в связи с выравниванием концентраций биогенных веществ по вертикали, — и общего количества фитопланктона (см. табл. 8). Ризосоления по своим размерам (300–500 мк) недоступна для большинства планктонных фильтраторов. Огражденная от потребления, она развивается в массе, используя дефицитные биогенные вещества, и, отмирая, выводит их из биотического круговорота пелагиали на период летней стратификации. В связи с этим ухудшаются трофические условия развития летних форм пиррофитовых и диатомовых. Отмеченная летом 1976 г. вспышка в развитии эксувиеллы и прочих диатомей (кроме ризосолении), возможно, вызвана уменьшением количества ризосолении в море в 1970-е гг., а также увеличением в эти годы глубины конвективного перемешивания вод.

Годовые изменения численности и биомассы летнего фитопланктона в Среднем и Южном Каспии (0–25 м)
[Каспийское море. Фауна... 1985]

Год	Средний Каспий										Южный Каспий						
	Диадомовые			Пирофитовые			Весь фито-планктон				Диадомовые			Пирофитовые			Весь фито-планктон
	все	ризосо-ления	прочие	все	эку-виелла	прочие	Прочие	все	ризосо-ления	прочие	все	эку-виелла	прочие	Прочие			
	<i>Численность, млн. экз./м³</i>																
1962	5,3	4,2	1,1	71,6	71,0	0,6	2,8	79,8	5,1	1,1	4,0	8,9	8,0	0,9	0,9	14,9	
1966	8,4	7,4	1,0	22,7	21,2	1,5	0,8	32,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
1971	4,5	2,1	2,4	30,4	28,9	1,5	10,5	45,4	-	-	-	-	-	-	-	-	
1974	2,1	1,4	0,7	13,6	13,4	0,2	0,8	16,5	2,4	1,4	1,0	14,4	13,8	0,6	0,1	17,2	
1975	7,8	2,4	5,4	11,8	10,4	1,4	0,2	19,8	1,9	1,7	0,2	2,1,2	1,9	0,2	1,8	8,8	
1976	11,7	3,4	8,3	64,1	61,7	2,4	7,8	83,6	-	-	-	-	-	-	-	-	
	<i>Биомасса, мг/м³</i>																
1934	391		391	353	338	15	27	771	-	-	-	-	-	-	-	-	
1962	475	458	17	153	144	9	24	652	132	117	15	25	16	9	+	157	
1966	779	762	17	62	42	20	8	849	-	-	-	-	-	-	-	-	
1971	304	259	45	73	55	18	8	385	-	-	-	-	-	-	-	-	
1974	134	128	6	29	27	2	1	164	112	103	9	31	28	3	+	143	
1975	173	152	21	29	21	8	+	202	118	117	1	7	4	3	8	133	
1976	284	257	27	146	132	14	15	445	-	-	-	-	-	-	-	-	

Знак ПЛЮС (+) – биомасса < 1 мг/м³.

Летом 1983 г. не только ризосоления, но и эксувиелла развивались в планктоне Среднего Каспия слабо. Особенно мало эксувиеллы было в северо-западном районе, что, возможно, обусловлено некоторым опреснением вод на западном шельфе Среднего Каспия.

Первичная продукция

Величины суточной первичной продукции планктона в Среднем и Южном Каспии находятся в пределах колебаний интенсивности продуцирования первичного органического вещества в северной части моря и изменяются в Среднем Каспии от 0,11–0,18 г С/м² зимой до 3 г С/м² летом. В Южном Каспии наиболее значительные колебания величин первичной продукции отмечены летом и осенью — от 0,3 в восточных районах до 1,66–2,39 г С/м² в западных. Годовая первичная продукция в Среднем и Южном Каспии выражается близкими величинами и составляет в расчете на площадь всей акватории соответственно 50,9 и 41 млн. т С_{орг.}, а в Северном Каспии почти вдвое меньше — 22,7 млн. т С_{орг.}, из них 2/3 ее образуются в западной части моря. Основная масса (более 65%) общей годовой первичной продукции (114,6 млн. т С_{орг.}) создается в Каспийском море летом и осенью, весной около 25%, а зимой — менее 10% [Каспийское море. Фауна... 1985].

На интенсивность образования первичного органического вещества оказывает угнетающее влияние загрязнение моря. Так в районе островов Бакинского архипелага за период с 1960 по 1978 г. происходило постоянное понижение уровня первичного продуцирования органического вещества, величина суточной первичной продукции планктона уменьшилась летом 1978 г. по сравнению с 1960 г. в 3–4 раза.

МИКРОФЛОРА

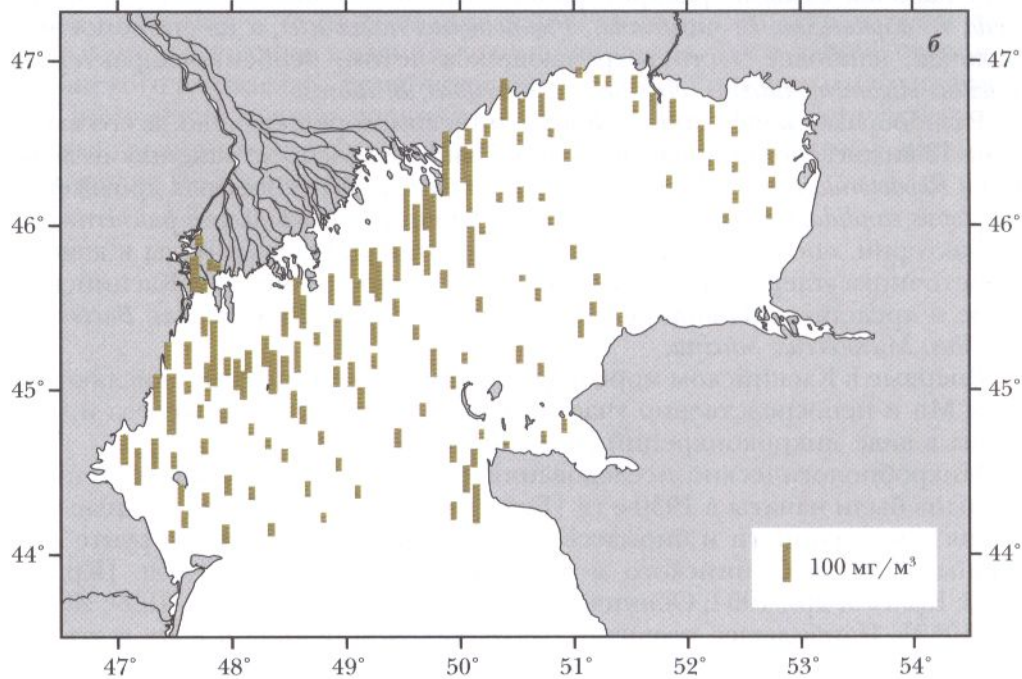
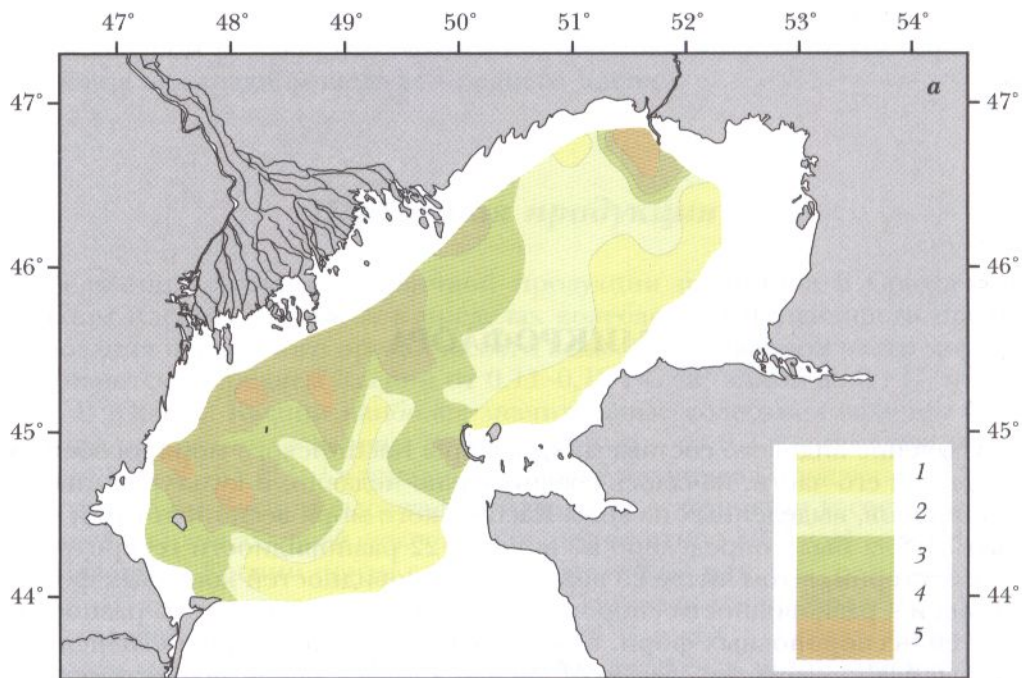
Изучение видового состава микрофлоры Каспийского моря, особенно открытой его части, началось сравнительно недавно. В культурах микроорганизмов, выделенных из воды Каспийского моря весной, летом и осенью 1976 г., было определено 60 видов и 22 разновидности гетеротрофных бактерий, в том числе 25 видов и 7 разновидностей кокковых форм, 21 вид и 4 разновидности спороносных палочек, 14 видов и 13 разновидностей неспороносных форм. Среди кокков наиболее распространенными были *Micrococcus cinnabareus*, *M. aurantiacus*, *M. radiatus*; из неспороносных палочек самыми распространенными и массовыми были *Bacterium agile*, *B. aliphaticum*, *B. nitrificans*, *Pseudomonas radiobacter*, а из спороносных палочек, наиболее часто встречающихся летом, особенно характерны *Bacillus oligonitrophilus*, *B. virgatus*, *B. quercifolis*, *B. idosus*.

Разнообразие видов дрожжей в Каспийском море невелико, всего выделено 13 видов аспорогенных дрожжей. Наиболее распространенными являются *Rhodotorula rubra*, *Rh. glutinis*, *Rh. aurantiaca*, а из бесцветных дрожжей — *Torulopsis candida*, *Cryptococcus laurentii* var. *flavescens*, *Metschnikowia pulcherrima*.

Бактерии, способные использовать нефтяные углеводороды в качестве источника углерода и энергии, широко распространены в Каспийском море и представлены видами родов *Pseudobacterium*, *Pseudomonas*, *Bacterium*, *Bacillus*, *Micrococcus*, *Sarcina*.

Впервые в Каспийском море выделены микроорганизмы, окисляющие Fe и Mn и непосредственно участвующие в концентрации железа и марганца в виде микроконкреций [Каспийское море. Фауна... 1985].

Микробиологические исследования с применением количественных методов были начаты в 1930-е гг. [Буткевич, 1938]. Наиболее полные сведения о численности и биомассе микроорганизмов в воде и грунте различных частей Каспийского моря были получены в 1950-х гг. [Крисс, 1956; Крисс и др., 1954; Осницкая, 1956; Осницкая, Ламбина, 1959; Жукова, 1955]. Наибольшее развитие бактериальной флоры в воде и грунте характерно для районов влияния стока рек, где отмечается повышенное содержание органического вещества (рис. 3). В этих районах Северного



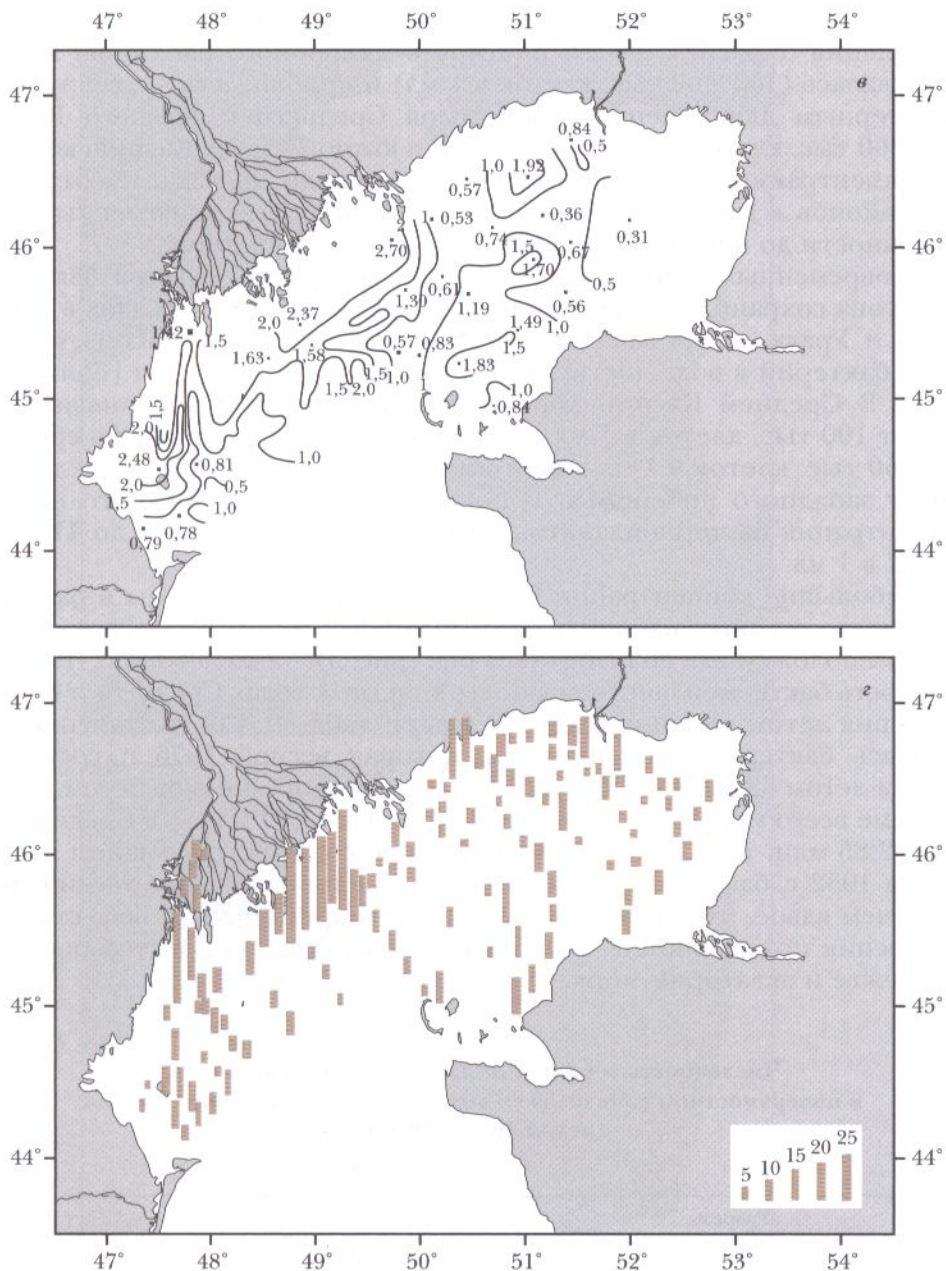


Рис. 3. Распределение органического вещества и биомассы бактерий в воде и донных отложениях Северного Каспия: *а* – органическое вещество взвеси ($C_{\text{орг}}$), мг/л (1 – менее 0,5; 2 – 0,5–1; 3 – 1–2; 4 – 2–5; 5 – более 5) [Гершанович, Грундульс, 1969]; *б* – биомасса бактерий в воде, мг/м³ [Осницкая, 1956]; *в* – органическое вещество в донных отложениях ($C_{\text{орг}}$), % [Пахомова, 1959]; *г* – биомасса бактерий в донных отложениях, г/м² [Жукова, 1955]

Каспия численность бактерий достигала 1–2 млн. клеток в 1 мл. По мере удаления от дельты Волги плотность микробного населения в море уменьшалась (100–400 тыс. клеток в 1 мл) и приближалась к величинам, характерным для поверхностного слоя Среднего и Южного Каспия (100–300 тыс. клеток в 1 мл). В средней и южной частях Каспийского моря концентрация микроорганизмов закономерно повышалась от северных районов к южным и уменьшалась в толще воды от сотен тысяч на поверхности до нескольких тысяч в слое более 150–200 м.

В современных условиях общий характер распределения бактериопланктона сохранился, однако численность его повысилась. Так в устьях Волги и Урала, вдоль западного побережья Северного Каспия численность бактерий в воде достигала 2,5–4,4 млн. клеток в 1 мл [Салманов, 1987]. В Среднем Каспии концентрация бактериопланктона изменялась от 100 тыс. клеток в 1 мл до 500 тыс. и более, составляя в среднем 250–260 тыс. клеток в 1 мл в восточном прибрежье и 770 тыс. клеток в 1 мл у западного побережья. В поверхностном слое Южного Каспия концентрация бактериопланктона изменялась летом от 300 до 416 тыс. клеток в 1 мл.

Наибольшие концентрации бактериопланктона отмечены в районах, либо подверженных влиянию промышленных и коммунальных стоков, либо расположенных вблизи устьев рек (рис. 4). За 25 лет (1952–1976 гг.) плотность бактериопланктона в поверхностных водах Среднего и Южного Каспия летом увеличилась в 1,6–4 раза (табл. 9). Соответственно увеличилась бактериальная биомасса, которая весной 1976 г. составила 19,66, а летом 68 мг/м³. Общая биомасса микроорганизмов летом 1976 г. в объеме всего моря оценивалась в 3,89 млн. т (1,04 млн. т в Среднем Каспии, 2,85 млн. т в Южном). По сравнению с соответствующими данными для 1952 г. бактериальная биомасса в Каспийском море увеличилась более чем вдвое, что связано с накоплением органических веществ в водах Каспия под влиянием усилившейся хозяйственной деятельности на побережье и акватории моря.

Таблица 9

**Численность микроорганизмов (тыс. клеток в 1 мл)
в поверхностном слое (0–50 м) воды Среднего и Южного Каспия
летом 1952 и 1976 гг.**

Разрезы	1952 г.	1976 г.
Дивичи-Кендерли	156,9	326,8
Жилой-Куули	150,9	661,2
Куринский Камень-Огурчинский	211,6	359,3

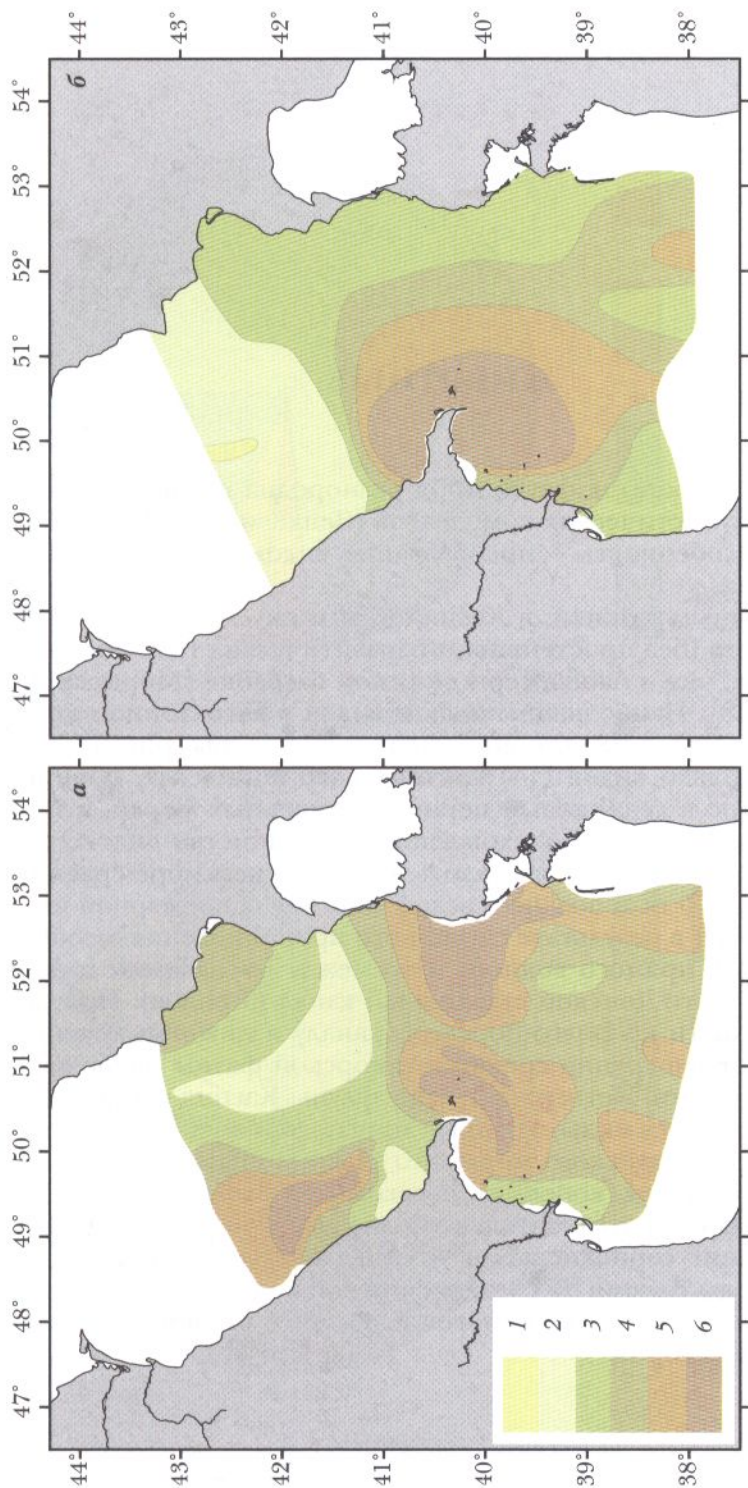


Рис. 4. Распределение общей численности микроорганизмов в поверхностном слое воды Среднего и Южного Каспия [Каспийское море. Фауна... 1985]; (а – лето, б – осень, 1976 г.). 1 – менее 100; 2 – 100–200; 3 – 200–300; 4 – 300–400; 5 – 400–500; 6 – более 500 тыс. кл./мл

ЖИВОТНЫЕ

Качественно небогатая фауна моря разнородна по происхождению и состоит из 4 фаунистических комплексов [Зенкевич, 1963]. Наиболее характерная ее особенность — преобладание видов автохтонного каспийского комплекса.

По современным данным, в Каспийском море обитают около 400 автохтонных видов (без простейших и паразитических гельминтов), или в 2,3 раза больше, чем в Азово-Черноморском бассейне [Мордухай-Болтовской, 1960, 1978]. Наибольшим числом видов в автохтонном комплексе фауны представлены ракообразные, моллюски и рыбы (рис. 5). К ним добавляется несколько видов (14) арктического комплекса, проникших в Каспийское море в ледниковый период из северных морей, а также виды средиземноморского происхождения. Большинство видов средиземноморского комплекса (14) появилось в Каспийском море сравнительно недавно (1920–1930 гг. и позднее) вследствие как планомерной интродукции (4 вида), так и в результате случайного проникновения, особенно после установления прямого водного пути между Каспийским и Азовским морями через Волго-Донской судоходный канал (7 видов). Преодоление пресноводного пути по Волго-Донскому каналу и нижнему течению Волги ограничивает внедрение средиземноморской фауны наиболее эврибионтными формами. Четвертую группу фауны Каспия составляют пресноводные по генезису виды, которые приспособились к обитанию в солоноватой воде Каспийского моря. Это главным образом пресноводные коловратки, кладоцеры, копепода, насекомые и рыбы.

Низкая соленость и относительно более высокое, чем в океанических водах, содержание сернокислых и углекислых солей кальция и магния, сближающее воды Каспия по составу с речной водой, облегчают для многих пресноводных форм проникновение в море и расширение ареалов за счет морских акваторий.

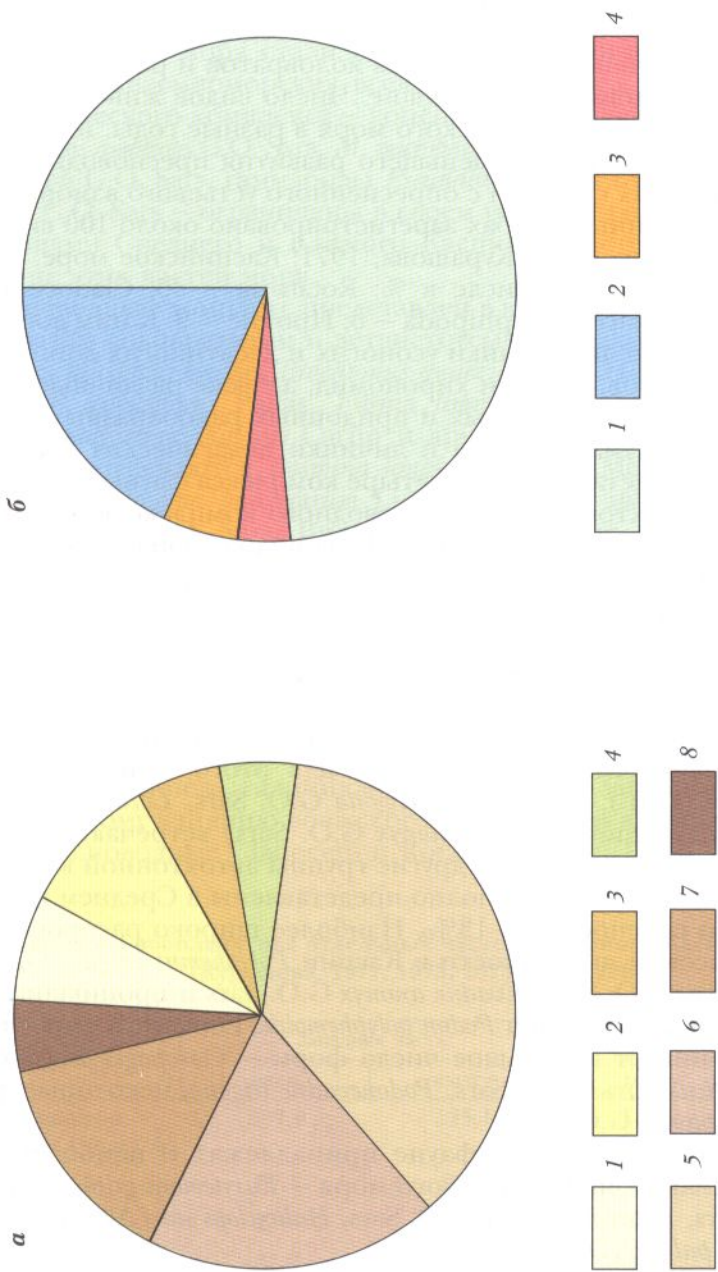


Рис. 5. Состав фауны свободноживущих Метазоа Каспийского моря, % [Атлас... 1968; Мордухай-Болговской, 1960, 1978].
а – систематические группы: 1 – Turbellaria; 2 – Nematodes; 3 – Rotatoria; 4 – Annelida; 5 – Crustacea;
б – Mollusca; 7 – Pisces и Cyclostomata; 8 – прочие. *б* – фаунистические комплексы: 1 – автохтонный; 2 – пресноводный; 3 – средиземноморский; 4 – арктический

Зоопланктон

Видовое разнообразие зоопланктона Каспийского моря невелико. Степень изученности отдельных систематических групп зоопланктона различна, лучше изучен видовой состав коловраток и ракообразных, менее подробно исследованы простейшие. Число видов животных, зафиксированных в планктоне Каспийского моря в разные годы, изменяется в зависимости от большего или меньшего развития пресноводных форм, выносимых из речных систем и с опресненного устьевого взморья. В разное время в планктонных пробах зарегистрировано около 100 видов зоопланктеров [Зенкевич, 1963; Курашова, 1971; Каспийское море. Фауна... 1985; Атлас... 1968], в том числе в %: Rotatoria — 35; Cladocera — 32; Copepoda — 18; Mysidacea, Amphipoda — 6; Прочие — 9. К ним добавляются временные обитатели: личинки усонюгих и десятиногих донных ракообразных и моллюсков, куколки хирономид, а также различные возрастные стадии мигрирующих донных и придонных ракообразных, главным образом мизиды и кумацеи, икра и личинки пелагических рыб. В зоопланктоне моря представлены все четыре комплекса фауны Каспия. Преобладают виды автохтонного и пресноводного комплексов, на долю которых приходится около 85% общего числа видов зоопланктеров.

Преобладание пресноводных по генезису видов характерно для планктонных коловраток (91%), тогда как основную часть фауны ветвистоусых (79%) и веслоногих (56%) ракообразных составляют автохтонные виды, т.е. виды каспийского происхождения. Для них характерно большое число каспийских эндемиков, особенно в своеобразной группе полифемид [Мордухай-Болтовской, 1960, 1968, 1978]. Из 24 живущих в Каспийском море видов полифемид 16 эндемичны для этого моря, пять видов (*Cercopagis pengoi* (Ostr.), *Podonevadne trigona* G.O. Sars, *Cornigerius maeoticus* Pengo, *C. bicornis* Zernov, *Evadne anonyx* G.O. Sars) встречаются также в Понто-Азовском бассейне. Как и другие группы автохтонной каспийской фауны, полифемиды наиболее полно представлены в Среднем и Южном Каспии, т.е. при солености 12–13‰. Наиболее широко распространены и достигают высокой численности в Каспии *Polyphemus exiguus* G.O. Sars, *Podonevadne trigona* G.O. Sars, *Evadne anonyx* G.O. Sars и проникший недавно (1957 г.) из Азовского моря *Podon polyphemoides* Leukart. В опресненную часть моря проникает небольшое число форм — *Cercopagis pengoi* (Ostr.), *Cornigerius maeoticus hircus* G.O. Sars, *Podonevadne trigona*, некоторые формы *Podonevadne camptonyx* G.O. Sars.

К автохтонной каспийской фауне принадлежат и наиболее массовые копепода планктона Каспийского моря — *Eurytemora grimmeri* G.O. Sars, *E. minor* G.O. Sars, *Hetercope caspia* G.O. Sars, *Halicyclops sarsi* Akatova, а также медуза *Moerisia pallasi* (Derzh.).

До недавнего времени средиземноморский фаунистический комплекс был представлен в планктоне Каспийского моря небольшим числом видов. С достоверностью могут быть названы копепода *Calanipeda aquae dulcis*

Критич. и медуза *Blackfordia virginica* Mayer. В конце 1970-х гг. в Каспий случайно проникла, широко распространилась и стала многочисленной копепода *Acartia clausi* Giesbrecht – массовая форма планктона Азовского и Черного морей [Курашова, Абдулаева, 1984]. Все большую роль в планктоне Каспийского моря стали играть также личинки донных беспозвоночных – средиземноморских вселенцев баянуса, краба, митилястера. Виды арктического комплекса – копепода *Limnocalanus grimaldii* (Guerne), мизиды *Mysis amblyops* G.O. Sars, *M. microphthalmus* G.O. Sars, *M. caspia* G.O. Sars, *M. macrolepis* G.O. Sars, гаммариды *Pseudalibrotus platyceras* (Grimm), *P. caspius* (Grimm) G.O. Sars – ограничены в своем распространении глубоководными районами Среднего и Южного Каспия и постоянно встречаются в планктоне этих частей моря.

Пресноводный комплекс представлен в каспийском зоопланктоне главным образом коловратками и ветвистоусыми. Среди коловраток обычны *Asplanchna priodonta* Gosse, *Brachionus quadridentatus* Hermann, *B. diversicornis* (Daday), *B. calyciflorus* Pallas, *Filinia limnetica* (Zacharias), *Keratella tropica* (Apstein), *Polyarthra vulgaris* Carlin и другие [Атлас... 1968]; из ветвистоусых часто встречаются *Bosmina longirostris* (O.F. Müller), *Moina rectirostris* Leydig, *Diaphanosoma brachyurum* Lievin, *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller), *Alona rectangula* G.O. Sars. Видовое разнообразие пресноводных форм планктона увеличивается в периоды опреснения прибрежных акваторий. Особенно обильно эти формы развиваются в Северном Каспии.

Биомассу летнего зоопланктона в Северном Каспии на 85–90% составляют планктонные беспозвоночные из групп Copepoda, Cladocera и Rotatoria. Остальные 10–15% приходятся на временных планктеров, главным образом личинок двустворчатых моллюсков. В восточной части Северного Каспия около 2/3 биомассы составляют эвригалинные формы Copepoda (каланипеда, галициклопс), тогда как в западной части, подверженной прямому влиянию волжского стока, летом в зоопланктоне преобладают пресноводные Cladocera и Rotatoria (табл. 10).

Таблица 10

Состав биомассы зоопланктона отдельных частей Северного Каспия (1939–1980 гг.) [Курашова, 1971, 1973, 1975, 1976, 1985]

Показатели	Западная часть		Восточная часть	
	июнь	август	июнь	август
Весь зоопланктон, мг/м ³ в том числе, %:	307,9	125,1	148,0	139,0
<i>Copepoda</i>	29,3	27,3	64,9	53,0
<i>Cladocera</i>	21,6	32,3	8,1	15,6
<i>Rotatoria</i>	31,2	31,8	14,5	16,4
Прочие	14,1	8,6	12,2	12,0

В Среднем и Южном Каспии планктонные формы пресноводного фаунистического комплекса встречаются только в районах влияния речных вод. Основную массу планктона составляют виды автохтонной фауны. К ним добавляются несколько представителей арктического и средиземноморского комплексов.

В планктоне центральных областей Среднего и Южного Каспия (над глубинами более 200 м), для которых характерен стабильный режим солености, доминируют стеногалинные копеподы (2 вида: эвритемора и лимнокаланус) и мизиды. Эти относительно крупные планктеры совершают довольно протяженные суточные вертикальные миграции. Эвритемора ночью концентрируется над термоклином, а днем опускается в нижние слои на глубину около 200 м. Более холодолюбивый лимнокаланус летом концентрируется в слое до 200–300 м, единично встречается на глубине до 600 м [Куделина, 1959]. Постоянно присутствуют в планктоне центральных районов пелагические гаммариды псевдолибротусы [Бенинг, 1938]. В поверхностных слоях открытых районов моря развиваются полифемиды, особенно летом и осенью. Наиболее крупные их формы совершают вертикальные миграции в пределах верхних 50 м. Характерными представителями зоопланктона прибрежной мелководной области Среднего и Южного Каспия (глубины менее 50 м) с ее существенными внутрigoдовыми и межгодовыми изменениями температуры и солености являются эвригалинные копеподы каланипеда и галициклопс, а также полифемиды. Постоянно присутствуют в планктоне мелководий мигрирующие кумацеи, личинки моллюсков и балянусов.

Зона с глубинами 500–200 м по составу планктона является переходной от мелководий к центральной, глубоководной части моря. Для этой зоны характерны повышенные (по сравнению с другими районами) концентрации коловраток рода *Synchaeta* и копеподы *Halicyclops sarsi*. Планктон носит смешанный характер, здесь развиваются формы как прибрежной, так и глубоководной зоны.

Сезонные изменения в планктоне западной и восточной частей Северного Каспия протекают сходно. Весной (апрель) основную массу планктона составляют эвригалинные (каланипеда, галициклопс) и морские (эвритемора) копеподы, личинки донных беспозвоночных. Летом наблюдается массовое развитие пресноводных ветвистоусых и коловраток, осенью планктон становится копеподным, лидирующее положение опять занимают эвригалинные формы — каланипеда и галициклопс.

Зоопланктон западной части Северного Каспия отличается более высоким, чем в восточной части, уровнем развития всех составляющих его групп и доминированием пресноводных форм летом, что является следствием влияния волжского стока. Локальные различия в интенсивности развития зоопланктона особенно резко проявились в экстремально мало-водном 1976 г. Весной (до июня) вся восточная часть Северного Каспия характеризовалась исключительно низкой биомассой зоопланктона. Только в августе, в результате процессов водообмена между западной и

восточной частями Северного Каспия, на зоопланктоне восточных районов моря отразилось стимулирующее влияние речного стока. К октябрю распределение биомассы зоопланктона стало более равномерным (рис. 6).

Сезонные изменения в составе биомассы зоопланктона наиболее глубинной центральной части Среднего Каспия выражены слабо. Основную массу зоопланктона здесь составляют лимнокаланус и эвритемора с преобладанием холодноводного лимнокалануса. В переходной области (500–200 м) лидирующее положение, как правило, занимает эвритемора, зимой и осенью в значительном количестве развиваются каланипеда и галициклопс, а летом — полифемиды.

В планктоне мелководной области лимнокаланус практически отсутствует, эвритемора в большом количестве встречается только в холодное время года (зимой, весной), а в теплое время (лето, осень) более половины биомассы зоопланктона составляют ветвистоусые и личинки донных беспозвоночных.

В Южном Каспии холодолюбивый лимнокаланус не образует большой биомассы и встречается только в планктоне наиболее глубоководных зон моря. В этих районах 70–85% биомассы зоопланктона составляет эвритемора, с преобладанием тепловодной *E. minor*. Эта эвритемора в большом количестве развивается и в переходной зоне, где вместе с каланипедой составляет до 90% биомассы зоопланктона.

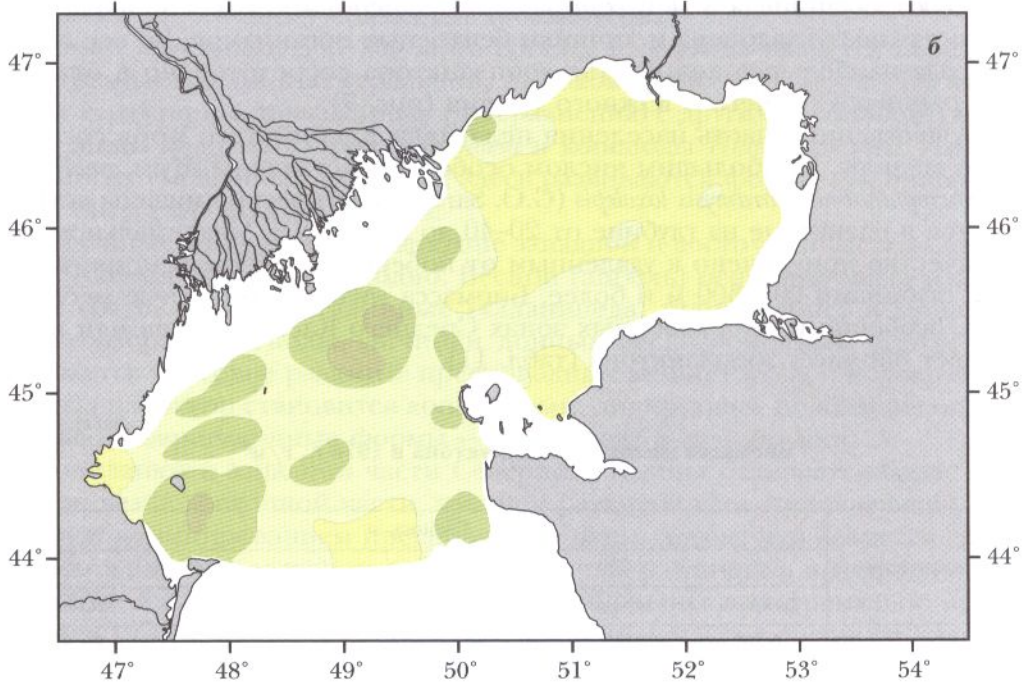
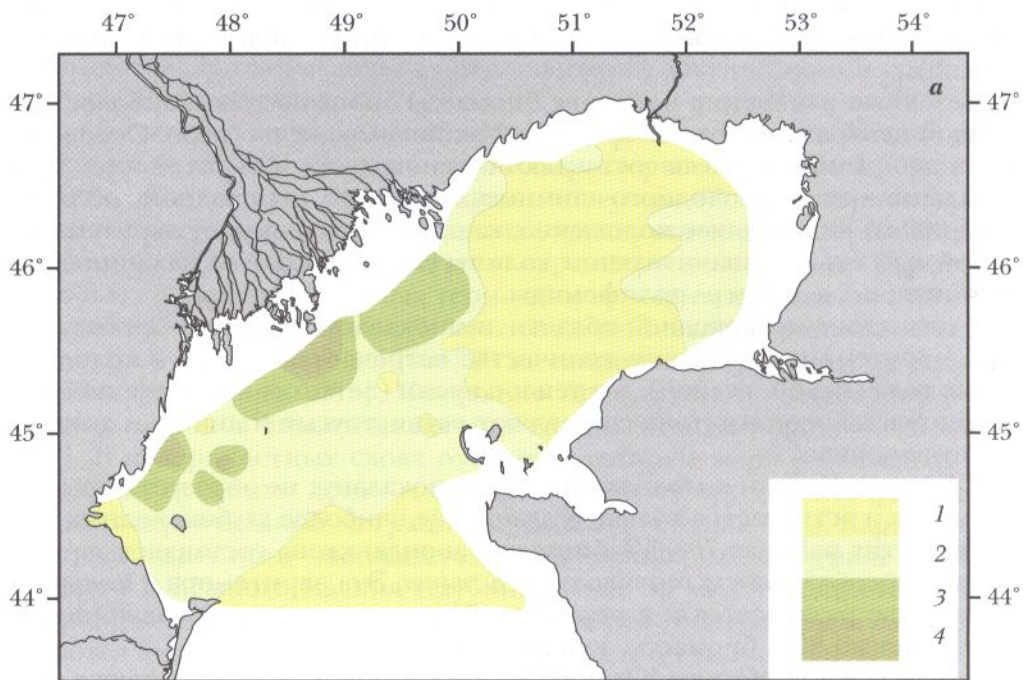
В прибрежной области Южного Каспия зимой в планктоне также преобладают каланипеда и эвритемора, а летом основную массу зоопланктона составляют кладоцера и личинки бентосных организмов. Во все сезоны года наибольшее количество зоопланктона сосредоточено в открытых районах Среднего и Южного Каспия (рис. 7).

Существенную часть населения пелагиали Каспийского моря составляют мизиды. Наибольшим числом особей представлены *Mysis amblyops*, *M. micropthalma*, *Paramysis loxolepis* (G.O. Sars). Пелагические мизиды встречаются в планктоне на глубине от 20–40 до 500–600 м. Максимальное их количество приурочено к удаленным от побережий районам моря, к зоне с глубинами 200–300 м и более. Биомасса мизид в отдельные месяцы года, особенно в глубоководных зонах Среднего Каспия, равна или превышает биомассу зоопланктона (табл. 11).

Таблица 11

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

Показатели	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



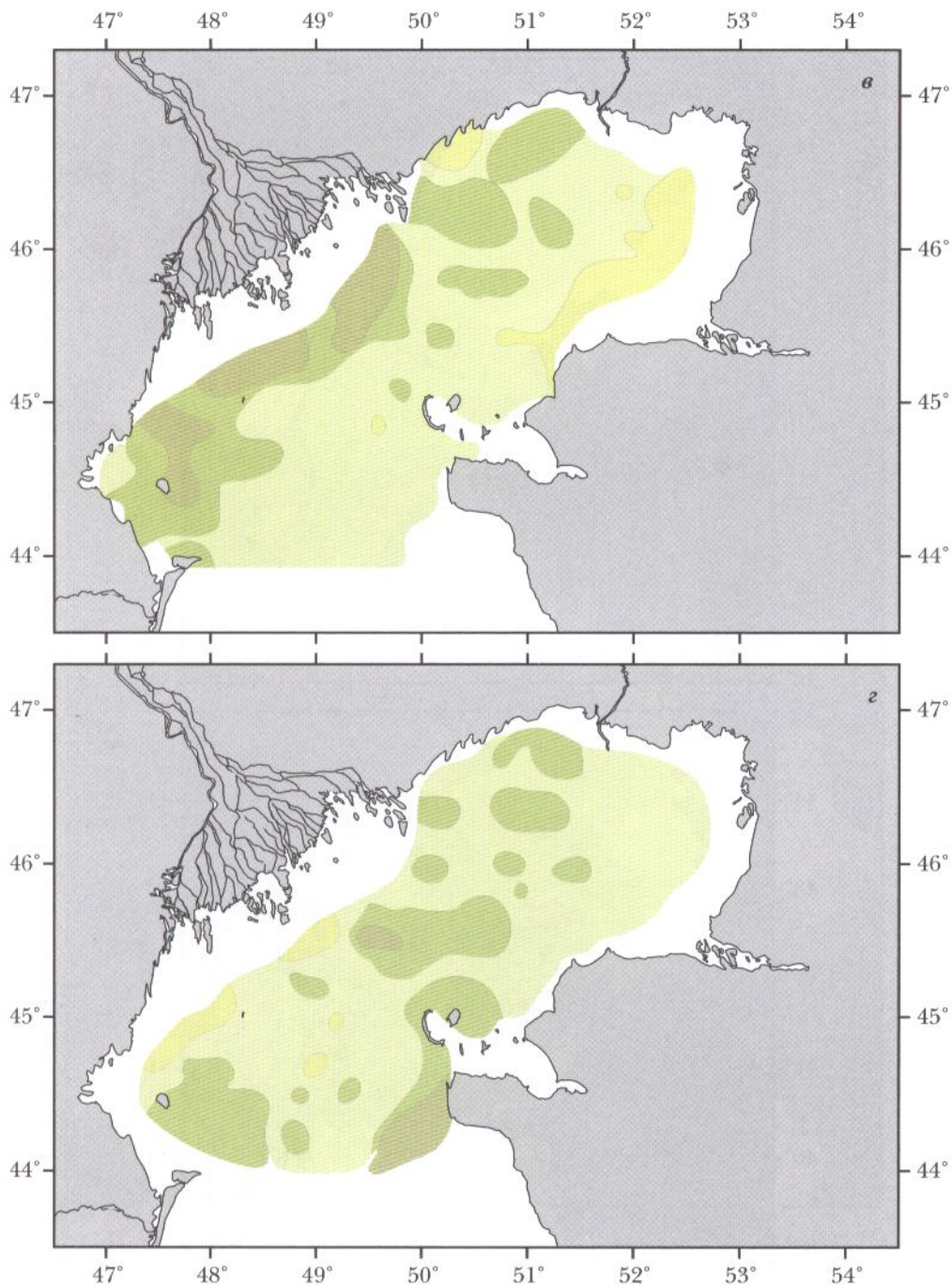
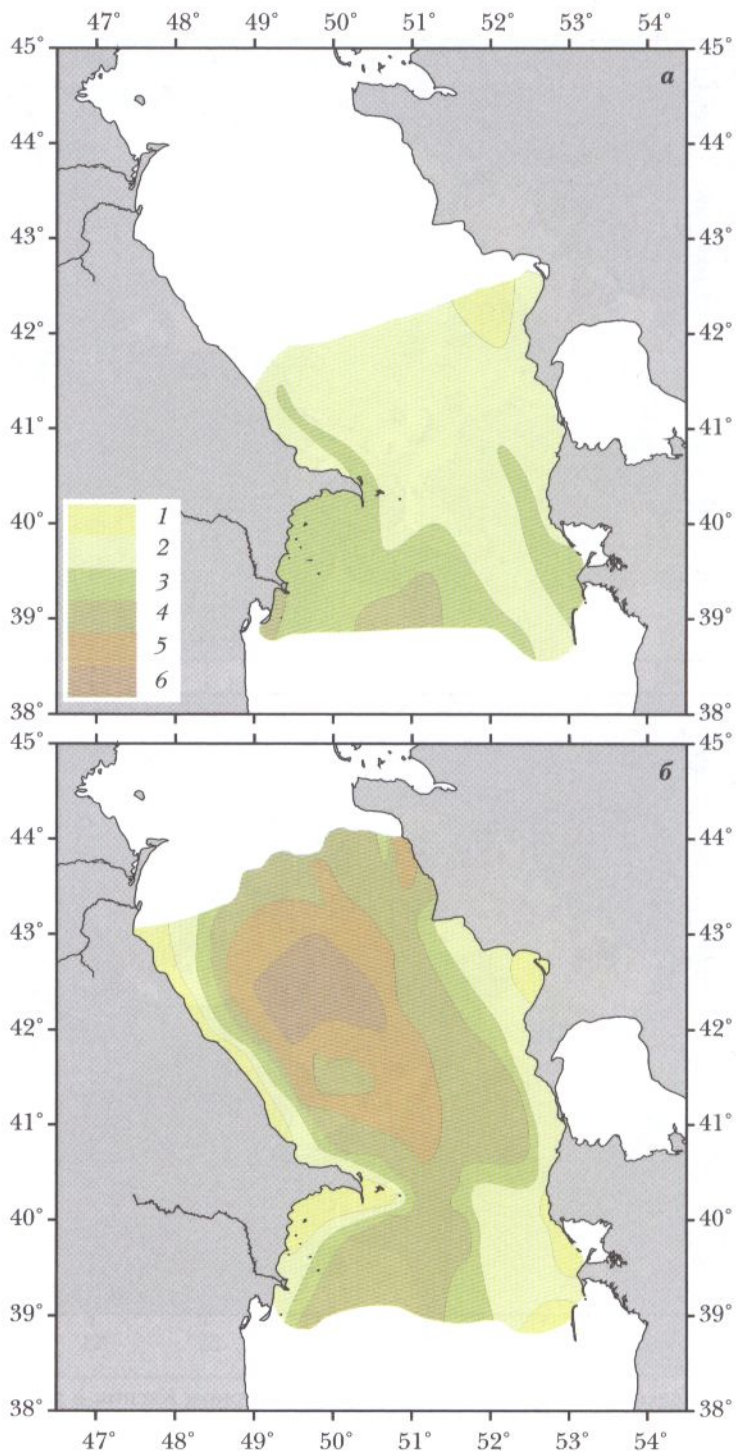


Рис. 6. Распределение биомассы зоопланктона в Северном Каспии в разные месяцы: *a* – апрель; *б* – июнь, *в* – август, *г* – октябрь 1976 г. [Каспийское море. Фауна... 1985].
1 – менее 50; *2* – 50–250; *3* – 250–1000. *4* – более 1000 мг/м³



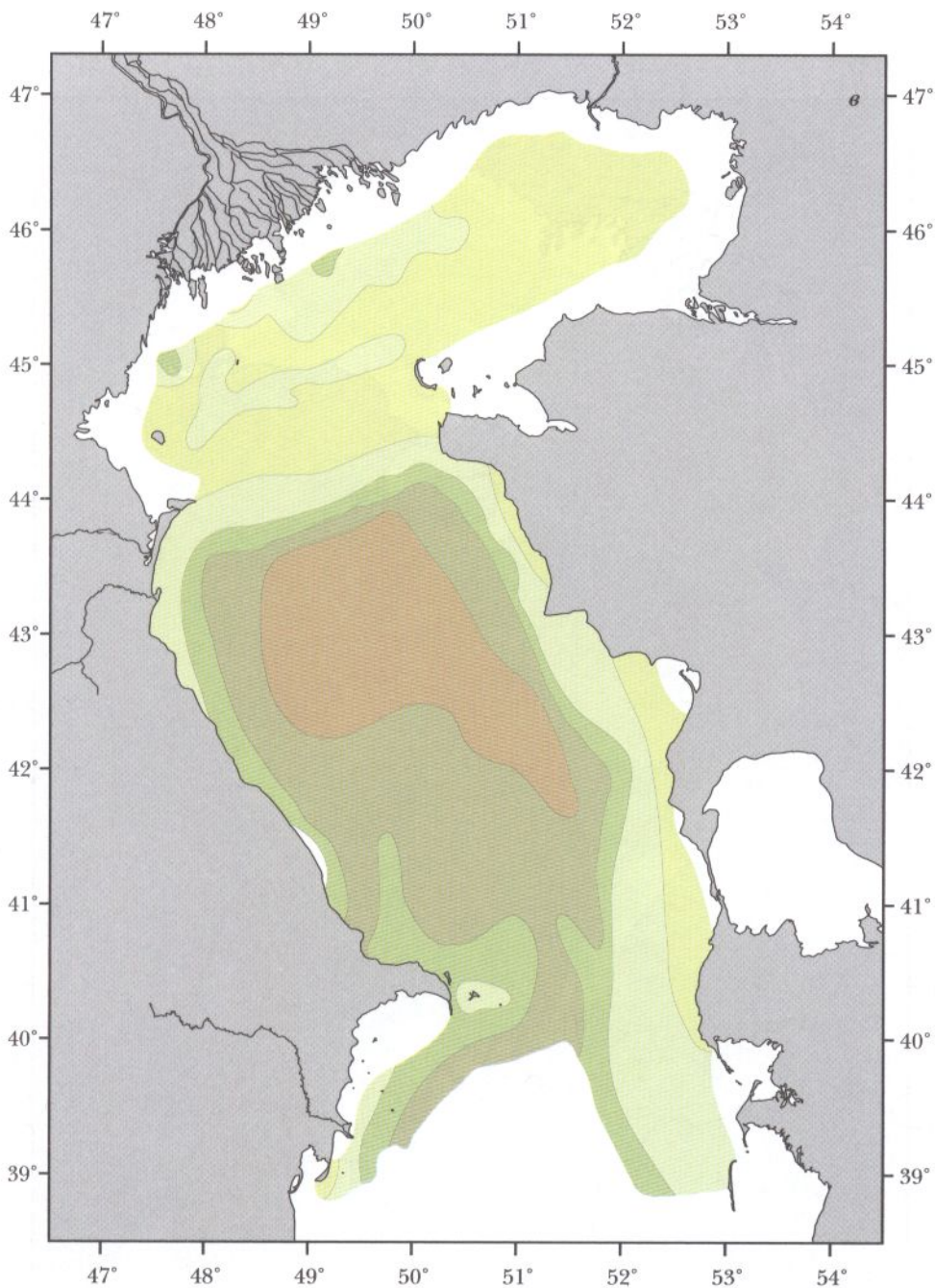
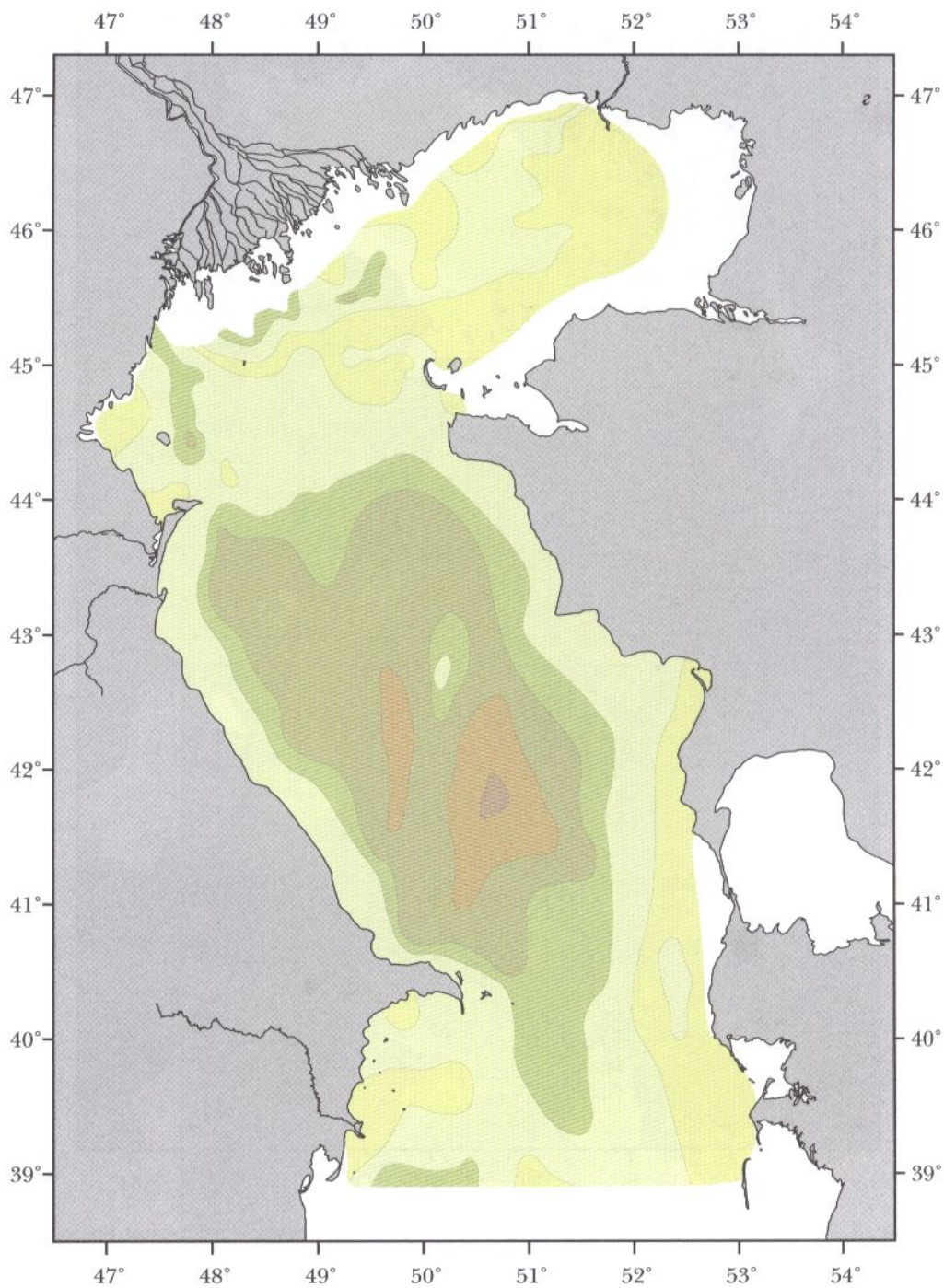


Рис. 7. Распределение общей биомассы зоопланктона в Среднем и Южном Каспии в различные сезоны: *a, б* – зима (февраль 1975, 1976); *в* – весна (апрель) [Каспийское море. Фауна... 1985]. 1 – менее 1; 2 – 1–5; 3 – 5–10; 4 – 10–25; 5 – 25–50; 6 – более 50 г/м²



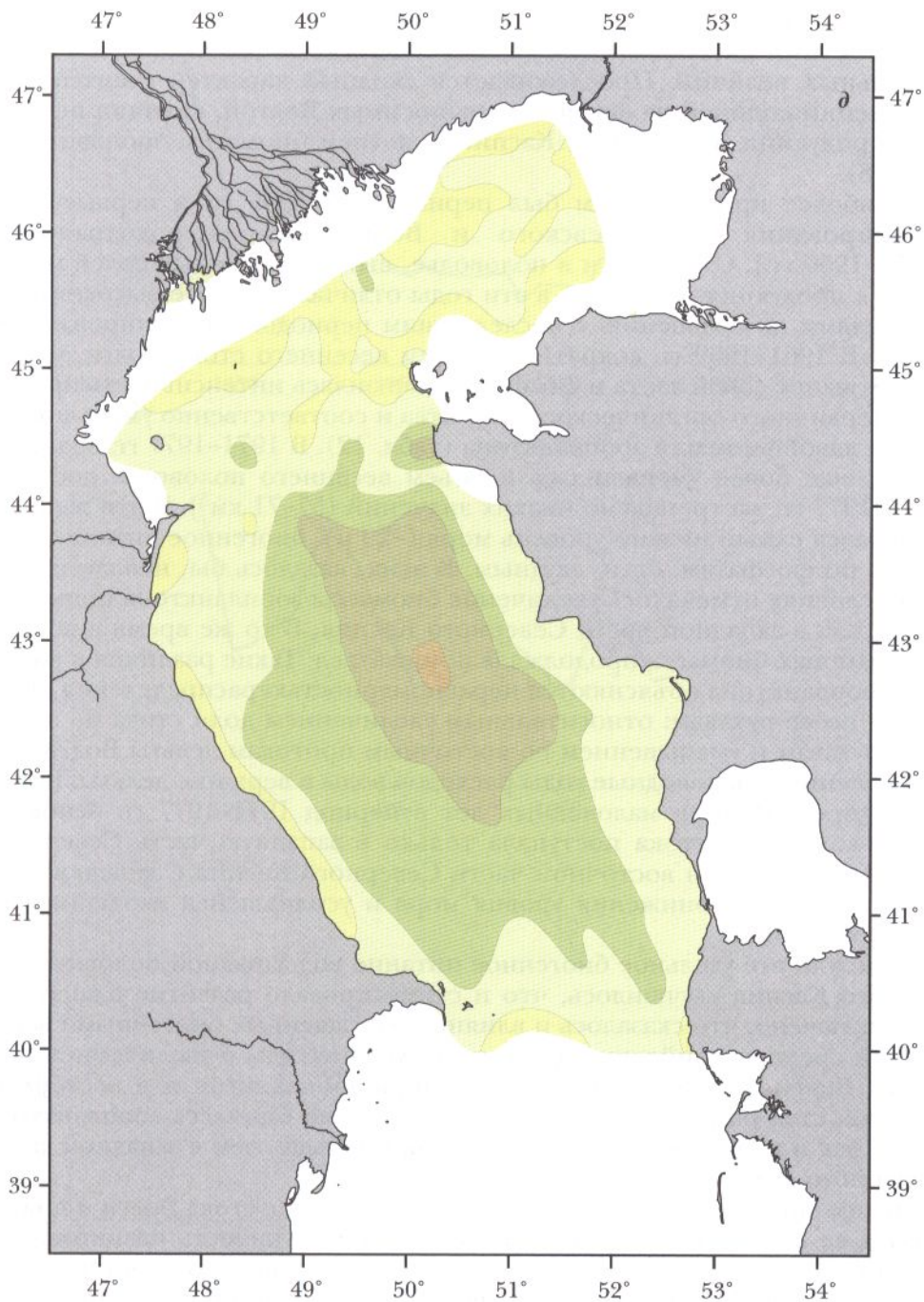


Рис. 7. Распределение общей биомассы зоопланктона в Среднем и Южном Каспии в различные сезоны: а – лето (август), б – осень (ноябрь) [Каспийское море. Фауна... 1985]. 1 – менее 1; 2 – 1-5; 3 – 5-10; 4 – 10-25; 5 – 25-50; 6 – более 50 г/м²

Многолетние изменения зоопланктона Северного Каспия оценивают по летним материалам (июнь, август), когда биомасса достигает максимальных величин. Прослеживается сходный характер многолетних изменений количества фосфатов, выносимых Волгой, величин первичной продукции в Северном Каспии и летней биомассы зоопланктона (рис. 8).

Наиболее продуктивным был период 1947–1955 гг. и первые годы формирования Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ (1956–1960 гг.). Сток Волги в половодье, вынос биогенных солей и первичная продукция планктона в эти годы отличались более высокими показателями по сравнению с последующим периодом зарегулированного стока. В 1961–1969 гг. сократился объем весеннего стока Волги, уменьшился вынос солей азота и фосфора, понизилась интенсивность продукции первичного органического вещества и соответственно уменьшилась почти вдвое биомасса зоопланктона (табл. 12). В 1971–1977 гг. водность Волги еще более уменьшилась и объем весеннего половодья достиг в 1975–1977 гг. экстремально низких значений (57–71 км³). В эти же годы отмечался самый низкий уровень моря (–29 м), биогенное питание, особенно по фосфатам, было скудным. В этих, казалось бы, неблагоприятных условиях отмечалось увеличение биомассы зоопланктона примерно в 1,5 раза в западной части Северного Каспия. В то же время в восточных районах биомасса продолжала понижаться. Такие различия в развитии зоопланктона объясняются неравномерностью распределения стока Волги по ее рукавам: относительным увеличением доли стока по западным рукавам и уменьшением по восточным протокам дельты Волги при сокращении в маловодные годы расходов воды в вершине дельты. Вследствие преобладания маловодных лет в период 1971–1977 гг. основная часть волжского стока поступала только в западную часть Северного Каспия. Водообмен восточной части Северного Каспия с западной был затруднен из-за понижения уровня моря и усилившейся изоляции восточных районов.

В результате удельное биогенное питание вод западной половины Северного Каспия улучшилось, что и стимулировало развитие планктона. Не исключено, что сказалось и влияние обогащенных биогенными веществами среднекаспийских вод. В последующие годы с увеличением водности Волги и повышением уровня моря зоопланктон и в восточных районах стал развиваться интенсивнее. Однако биомасса зоопланктона здесь, как и в прошлом, была значительно меньше, чем в западной части Северного Каспия.

Таким образом, прослеживается прямое влияние стока Волги и приносимых ее водами биогенных веществ на продуктивность планктона Северного Каспия. В прошлом отмечалось угнетающее воздействие больших половодий многоводных лет на формирование продуктивной зоны планктона в полосе смешения пресных и морских вод. В годы больших половодий эта высокопродуктивная зона смещалась на большие глубины и распадалась на отдельные пятна [Лесников, Матвеева, 1959].

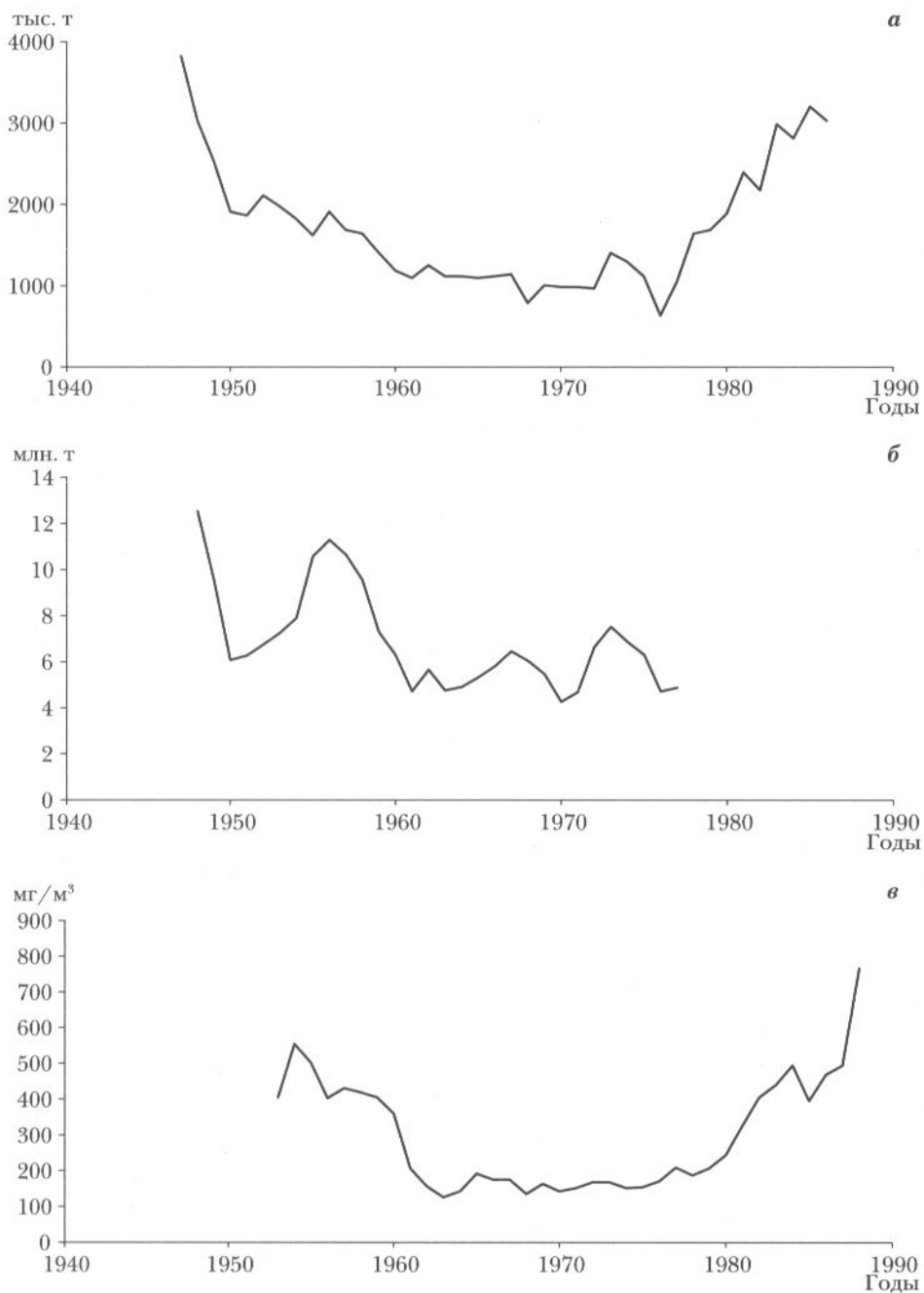


Рис. 8. Многолетние изменения средней величины выноса фосфатов Волгой в половодье, первичная продукция и биомасса зоопланктона в Северном Каспии. *а* – вынос фосфатов за апрель – июнь, тыс. т; *б* – первичная продукция (среднее) за июнь – август, млн. т; *в* – биомасса зоопланктона в июне, мг/м³

Многолетние изменения биомассы зоопланктона в Северном Каспии при колебаниях стока Волги и уровня моря

Годы	Уровень моря, -м. абс.	Сток Волги, км ³ (среднее за период)		Вынос биогенных веществ, тыс. т (среднее за период)				Первичная продукция июнь - август, мг. глюкозы/л./сутки		Биомасса зоопланктона июнь - август, мг./м ³	
		год	апрель - июнь	фосфор минеральный растворимый		апрель - июнь	азот минеральный растворимый	западная часть	восточная часть	западная часть	восточная часть
				год	апрель - июнь						
1947-1955	28,07	262	146	3,40	2,03	90,0	59,3	1,05	0,66	556	208
1956-1960	28,27	241	118	2,68	1,33	104,9	60,1	0,91	0,54	459	235
1961-1969	28,42	232	103	2,25	0,84	82,5	44,3	0,63	0,47	226	108
1971-1977	28,69	204	84	2,66	0,84	90,0	43,7	0,80	0,38	373	86
1978-1981	28,59	283	111	6,92	2,00	-	-	-	-	622	108
1982-1986	28,07	254	95	7,34	2,72	128,8	45,4	-	-	835*	133*

*Только июнь (Курашова, Асейнова, 1991).

В современных условиях вследствие внутригодового перераспределения стока даже в многоводные годы (например, 1979 г.) объем стока половодья не превышает величин, характерных для половодья средних по водности лет в естественных условиях. Поэтому в условиях зарегулированного стока Волги многоводные годы оказывают стимулирующее влияние на развитие зоопланктона в Северном Каспии, как это наблюдалось в прошлом в средневодные годы (1949, 1953 гг. и др.). Чрезвычайно высокие величины биомассы зоопланктона в 1980-е гг., вероятно, явление временное, обусловленное не только повышением водности Волги, но и поступлением большого количества детрита из мелководий Северного Каспия в результате гибели прибрежной растительности вследствие подъема уровня моря.

Колебания общей величины биомассы зоопланктона Среднего и Южного Каспия зависят от изменений интенсивности развития руководящих форм планктона этих районов — *Eurytemora*, *Limnocalanus* (см. рис. 7).

Наиболее полные наблюдения за состоянием зоопланктона проводятся на разрезе Дивичи-Кендерли в Среднем Каспии, на разрезе о. Куринский Камень — о. Огурчинский, в Южном Каспии, которые достаточно хорошо характеризуют состояние физико-химической среды и зоопланктона в этих частях моря. В центральной области этих разрезов (глубины более 200 м) прослеживается повышение биомассы зоопланктона от 1930-х к 1950-м гг. (табл. 13). В Среднем Каспии высокий уровень биомассы сохранялся и в последующие годы, тогда как в Южном Каспии в 1970-е гг. отмечалось уменьшение биомассы зоопланктона до уровня, приближающегося к показателям 1930-х гг. Увеличение биомассы зоопланктона в 1950-х гг., вероятно, обусловлено улучшением трофических условий существования зоопланктонов в связи с усилением вертикальной циркуляции вод и повышением первичной продуктивности. В Южном Каспии в 1970-х гг. отмечался сравнительно низкий уровень биологической продуктивности пелагиали в связи с меньшей, чем в средней части моря, глубиной конвективного перемешивания и общим сокращением количества биогенных солей.

В годы с близкими гидрохимическими условиями моря летняя биомасса зоопланктона, особенно эвритеморы, как правило, выше после холодных зим, что связано с увеличением глубины зимнего конвективного перемешивания с вовлечением в продукционные процессы большего количества биогенных веществ [Кузьмичева и др., 1991].

Таким образом, от объема речного стока зависит интенсивность развития планктона не только в Северном Каспии, но в конечном счете и в глубоководных Среднем и Южном Каспии. Однако эта зависимость проявляется различно. Осолонение Северного Каспия и других мелководий моря при малом речном стоке способствует усилению зимнего конвективного перемешивания вод Среднего и Южного Каспия, что, в свою очередь, оказывает стимулирующее влияние на развитие планктона в этих частях моря. В то же время сокращение аллохтонного поступления

биогенных веществ в маловодные годы на Волге оказывает угнетающее воздействие на продукцию планктона в Северном Каспии, особенно в восточных его районах.

Таблица 13

Многолетние изменения биомассы зоопланктона в Среднем и Южном Каспии, г/м² [Кузьмичева и др., 1991]

Средний Каспий						Южный Каспий					
биомасса			биомасса			биомасса			биомасса		
годы	общая	эврите- мора	годы	общая	эврите- мора	годы	общая	эврите- мора	годы	общая	эврите- мора
1935	6,5	2,8	1974	14,5	2,6	1935*	5,1	3,2	1977*	9,1	4,0
1938	10,2	4,1	1975	29,5	11,2	1954	23,3	19,2	1978*	5,2	1,8
1943	4,8	2,8	1976	20,3	11,9	1957	14,9	12,4	1980		3,6
1954	22,3	16,0	1979	12,3	5,3	1959	12,1	7,5	1984		3,4
1956	16,7	8,0	1980	16,2	3,4	1966	12,8	11,5	1986		3,1
1957	15,9	8,2	1981	14,7	5,8	1969	15,7	10,2			
1959	26,2	13,0	1983	12,1	7,0	1973*	5,7	3,9			
1966	17,6	6,3	1985	18,8	9,4	1974*	6,7	5,0			
1971	20,2	9,7				1975	10,9	8,5			
1973	20,2	7,1				1976	7,4	4,6			

*До глубины 200 м.

Бентос и обрастания

В бентосе Каспийского моря в настоящее время зарегистрировано 379 видов свободноживущих донных беспозвоночных. Видовым разнообразием характеризуются ракообразные, среди которых наибольшим числом видов представлены бокоплавы, разнообразен также видовой состав брюхоногих и двустворчатых моллюсков.

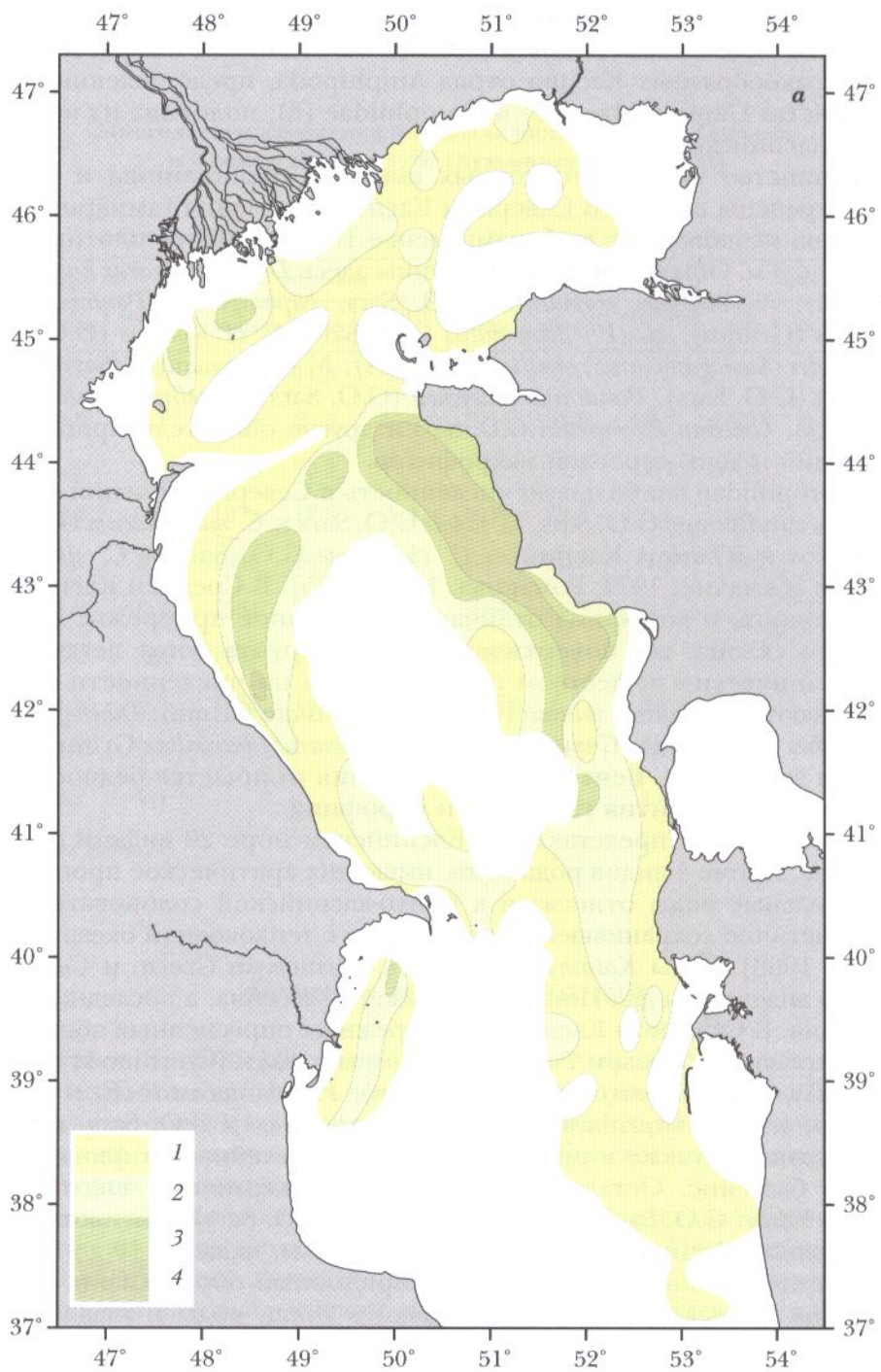
Среди донных беспозвоночных встречаются представители всех четырех фаунистических комплексов Каспийского моря. По числу видов преобладает каспийский автохтонный комплекс (81% общего числа видов), примерно одинаковым числом видов характеризуются пресноводный (31) и средиземноморский (29) комплексы, а наиболее беден видами (9) арктический комплекс [Каспийское море. Фауна... 1985].

Для автохтонного комплекса донной фауны Каспия характерны группы ракообразных и моллюсков, в составе которых отмечается большое количество эндемичных видов. Наиболее богат видами и характерен для донных ракообразных Каспия отряд Amphipoda, представленный видами семейства Gammaridae (60) и Corophiidae (8), половина из них — эндемики Каспийского моря.

Большинство видов автохтонных амфипод эвригалинны и широко распространены в море. В Северном Каспии скопления гаммарид расположены на мелководье с глубинами менее 10 м, наиболее плотные поселения — до 3 м. Обычны и многочисленны здесь *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald), *Niphargoides corpulentus* G.O. Sars, *Niphargoides (Pontogammarus) robustoides* (Grimm), *N. (P.) abbreviatus* G.O. Sars, *N. (P.) obesus* (G.O. Sars), *Niphargoides (Stenogammarus) similis* (G.O. Sars), *N. (St.) macrurus* (Sars), *N. (St.) compressus* (G.O. Sars), *Pandorites platycheir* (G.O. Sars), *Gmelina costata* Grimm (G.O. Sars), *Gmelina laeviuscula* G.O. Sars и другие обитатели прибрежных мелководий и зоны зарослей макрофитов.

Из Corophiidae наибольшую численность в Северном Каспии создают *Corophium curvispinum* G.O. Sars, *C. nobile* G.O. Sars и *C. mucronatum* G.O. Sars, в Среднем и Южном Каспии — *C. chelicorne* G.O. Sars и *C. spinulosum* G.O. Sars [Осадчих, 1973; Романова, 1973, 1975]. В Среднем Каспии обилием гаммарид и корофиид отличается восточное побережье и район северного склона, где поверхностный слой грунта богат легкоусвояемым органическим веществом (рис. 9). Здесь по численности обычно преобладают *Amathillina spinosa* (Grimm), *A. cristata* Grimm, *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald), *Gammarus (Chaetogammarus) pauxillus* Grimm и другие виды этого рода. Бентос Южного Каспия отличается бедностью количественного развития гаммарид и корофиид.

Отряд Mysidacea представлен в Каспийском море 20 видами семейства Mysidae. Кроме 4 видов рода *Mysis*, имеющих арктическое происхождение, остальные виды относятся к понто-каспийской солоноватоводной фауне, частично сохранившей древние связи с тепловодной океанической [Атлас... 1968]. Роды *Katamysis* G.O. Sars, *Limnomysis* Czern. и *Caspiomysis* G.O. Sars эндемичны для Понто-Каспийского бассейна, а последний род — для Каспия. В Северном Каспии и прибрежных опресненных зонах моря обитают главным образом *Paramysis (Metamysis) ullskyi* (Czerniavsky), *P. baeri* Czerniavsky, *P. (Mesomysis) intermedia* (Czern), *P. (M.) lacustris* (Czerniavsky), *Limnomysis benedeni* Czerniavsky, *Katamysis warpachowskyi* G.O. Sars, которые распространены также в реках Каспийского бассейна и в Азово-Черноморском бассейне. Остальные, в основном эндемичные виды (кроме *Paramysis kessleri* G.O. Sars и *Hemimysis anomala* G.O. Sars), обитают в Среднем и Южном Каспии на глубине от 10 до 200 м, чаще от 10 до 50–60 м. Большинство каспийских мизид ведет придонный образ жизни, но многие из них всплывают (особенно ночью) в толщу воды и улавливаются планктонными сетями.



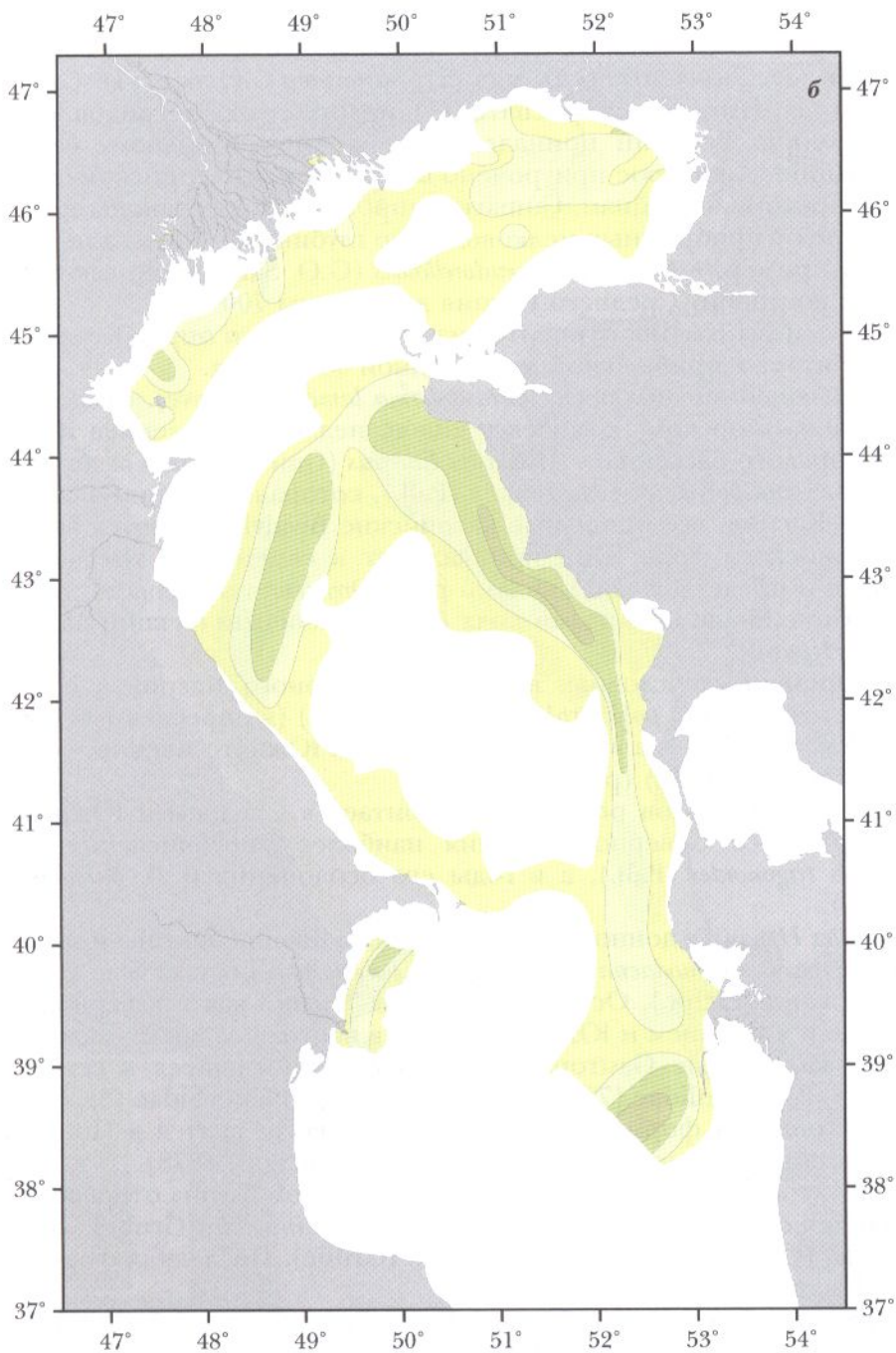


Рис. 9. Распределение биомассы Gammaridae (а) и Sogorhiidae (б) в Каспийском море летом 1976 г., [Каспийское море. Фауна... 1985]: 1 – менее 1; 2 – 1–5; 3 – 5–10; 4 – более 10 г/м²

Отряд Cumacea представлен в фауне Каспия 17 видами родов *Schizorhynchus* G.O. Sars (4 вида), *Pterocuma* G.O. Sars (4), *Volgocuma* Derzhavin (1), *Pseudocuma* G.O. Sars (2), *Stenocuma* G.O. Sars (4), *Caspicocuma* G.O. Sars (1), *Hircanocuma* Derzhavin (1), из них 2 рода и 6 видов эндемичны для моря. Все они принадлежат к солоноватоводному семейству Pseudocumidae, которое приурочено в основном к Каспийскому и Азово-Черноморскому бассейнам. Cumacea широко распространены в Каспийском море от прибрежных мелководий до глубин 100–200 м, а некоторые виды (например, *Schizorhynchus eudorelloides* (G.O. Sars) проникают в центральную котловину Среднего Каспия до глубины 700 м.

К эндемикам Каспия относится изопода *Jaera sarsi caspica* Kesselyak, которая обитает в прибрежной мелководной зоне моря.

За исключением моллюска *Cerastoderma lamarki* (Reeve), относящегося к средиземноморскому комплексу видов, недавних вселенцев из Азово-Черноморского бассейна — *Mytilaster lineatus* (Gmel.) и *Abra ovata* (Phil.), а также *Dreissena polymorpha polymorpha* (Pall.), которая расселилась далеко за пределы Каспия, все остальные каспийские Bivalvia являются эндемиками Каспийского моря. Они принадлежат к семействам Dreissenidae и Cardiidae и представлены 4 видами рода *Dreissena* van Beneder, 8 видами рода *Didacna* Eichw. и 9 видами рода *Hypanis* Menetries (секции *Monodacna*, *Adacna*, *Hypanis*).

В современных условиях в бентосе Северного Каспия в основном встречается *Dreissena polymorpha andrusovi* (Andr.) (в опресненных районах *D. p. polymorpha* (Pall.)), а в бентосе Среднего и Южного Каспия — 4 подвида *D. rostriformis* (Desh.) (рис. 10).

Большинство видов рода *Didacna* обитает в Среднем и Южном Каспии, в бентосе Северного Каспия наиболее многочисленна *Didacna trigonoides trigonoides* (Pall.), а в годы его осолонения и *D. barbotdemarnyi* (Grimm.).

Из рода *Hypanis* в донной фауне Северного Каспия обычны и многочисленны *Hypanis* (*Monodacna*) *angusticostata polymorpha* Logv. et Star. и *Hypanis* (*Adacna*) *vitrea* (Eichw.). Остальные формы *Hypanis* как в северной части моря, так и в Среднем и Южном Каспии в настоящее время малочисленны. Все каспийские Gastropoda (82 вида), относящиеся к семействам Neritidae (2), Purgulidae (72), Lithoglyphidae (5), Planorbidae (3), считаются автохтонными формами. Многие из них встречаются в Понто-Азовском бассейне. [Атлас... 1968; Мордухай-Болтовской, 1978].

К автохтонному комплексу каспийской донной фауны относятся 3 вида полихет семейства Ampharetidae — *Hypania invalida* (Grube), *Hypaniola kowalewskii* (Grimm), *Parhypania brevispinis* (Grube). Последняя форма — эндемик Каспия.

Арктический комплекс в бентосе Каспийского моря представлен ракообразными: 4 вида Mysidae (*Mysis caspia* G.O. Sars, *M. macrolepis* G.O. Sars, *M. microphthalma* G.O. Sars, *M. amblyops* G.O. Sars), 4 вида Gammaridae (*Gammaracanthus loricatus caspius* Grimm, *Pseudalibrotus platyceras* (Grimm), *P. caspius* (Grimm), *Pontoporeia affinis microphthalma* Grimm) и 1 вид Isopoda

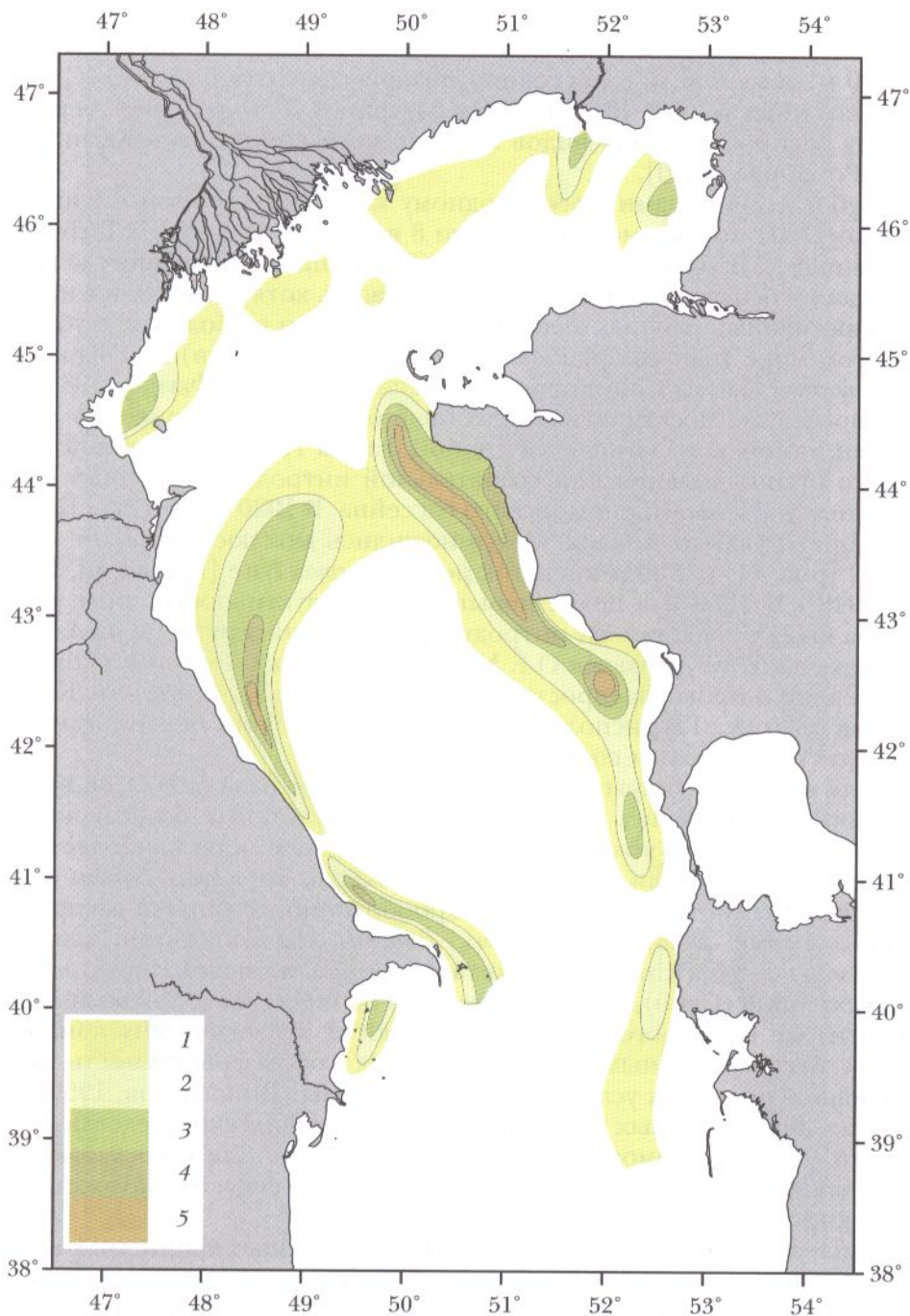


Рис. 10. Распределение биомассы *Dreissena polymorpha* (Северный Каспий) и *Dreissena rostriformis* в Каспийском море в целом летом 1976 г. [Каспийское море. Фауна... 1985].
 1 – менее 5; 2 – 5–10; 3 – 10–50; 4 – 50–100; 5 – более 100 г/м²

(*Mesidotea entomon glacialis caspia* G.O. Sars). Формы этого комплекса населяют открытые районы Среднего и Южного Каспия на глубинах от 40 до 300–600 м, даже 900 м, с постоянно низкой температурой (4–5 °С) и высокой соленостью (12–13 ‰). Температура 10 °С определяет верхнюю границу распространения видов арктического комплекса в Каспийском море [Романова, 1970].

К небогатому видами пресноводному комплексу донной фауны Каспия с достоверностью можно отнести 8 видов Oligochaeta, 7 Turbellaria, 6 Nematodes, 2 Bryozoa, а также 8 форм Chironomidae. Большинство из них не создают в бентосе Каспия высокой биомассы, хотя встречаются не только в опресненных районах вблизи устьев рек, но и на больших глубинах в открытом море (например, *Psammoryctes deserticola* (Grimm) из Oligochaeta, *Clunio marinus* Hal. из Chironomidae) [Каспийское море. Фауна... 1985].

За последние десятилетия существенно пополнился видовой состав средиземноморского комплекса донной фауны Каспия в результате стихийного проникновения или сознательной интродукции донных беспозвоночных из Азово-Черноморского бассейна. В 1920–1930-х гг. в Каспийское море случайно попали и размножились моллюск *Mytilaster lineatus* (Gmel.) (рис. 11) и 2 вида креветок рода *Palaemon* Bate [Шорыгин, Карпевич, 1948]. В 1939 г. в целях повышения продуктивности зоны мягких грунтов была осуществлена интродукция в Каспийское море из Азовского полихеты *Nereis diversicolor* O.F. Müller и моллюска *Abra ovata* (Phil.). Абра и nereис широко распространились в прибрежной области Каспийского моря (рис. 12), используются многими рыбами бентофагами, а в пищу осетра и севрюги составляют более 50%.

После ввода в эксплуатацию Волго-Донского канала (1952 г.) в Каспийское море переселились еще несколько видов донных беспозвоночных средиземноморского комплекса. Из них в бентосе моря наиболее массовое развитие получили усоногий рачок *Balanus improvisus* Darwin и краб *Rhithropanopeus harrisi* (Gould), а в макрообрастаниях широко распространились, кроме *Balanus improvisus*, *Balanus eburneus* Gould, гидроид *Bougainvillia megas* (Kinne), полихета *Mercierella enigmatica* Fauvel, мшанка *Conopeum seurati* (Canu), *Barentsia benedeni* (Foetinger) из колокольчиковых.

В бентосе Северного Каспия различают 4 экологических комплекса донных беспозвоночных, представляющих собой совокупность форм, обитающих в сходных условиях солености воды [Виноградов, 1959]. Это комплекс пресноводных форм, распространяющихся в пределах опресненного устьевого взморья при солености 0–1‰. Для него характерны пресноводные брюхоногие и двустворчатые моллюски, олигохеты, личинки хирономид.

Комплекс прибрежных и слабосоленатоводных форм состоит как из пресноводных по генезису беспозвоночных (олигохеты, личинки хирономид), так и из представителей автохтонной каспийской фауны (высшие ракообразные, амфаретиды, моллюски *Dreissena polymorpha polymorpha*, *Adacna vitrea*). Эти формы обитают преимущественно при солености от 0–2 до 7‰, наиболее плотные поселения образуют на глубинах до 3 м.

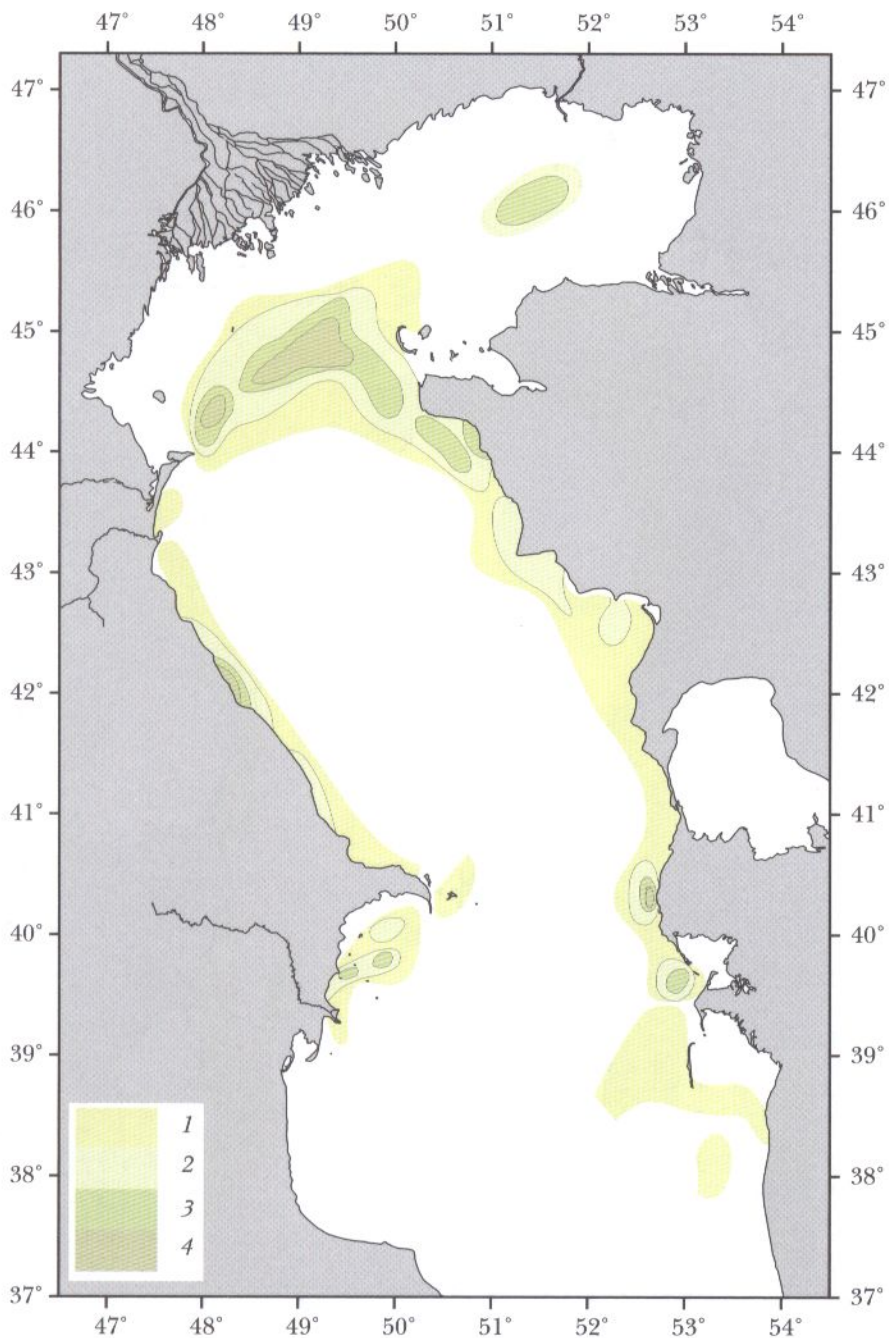


Рис. 11. Распределение биомассы *Mytilaster lineatus* в Каспийском море летом 1976 г. [Каспийское море. Фауна... 1985]. 1 – менее 10, 2 – 10–50; 3 – 50–100; 4 – более 100 г/м²

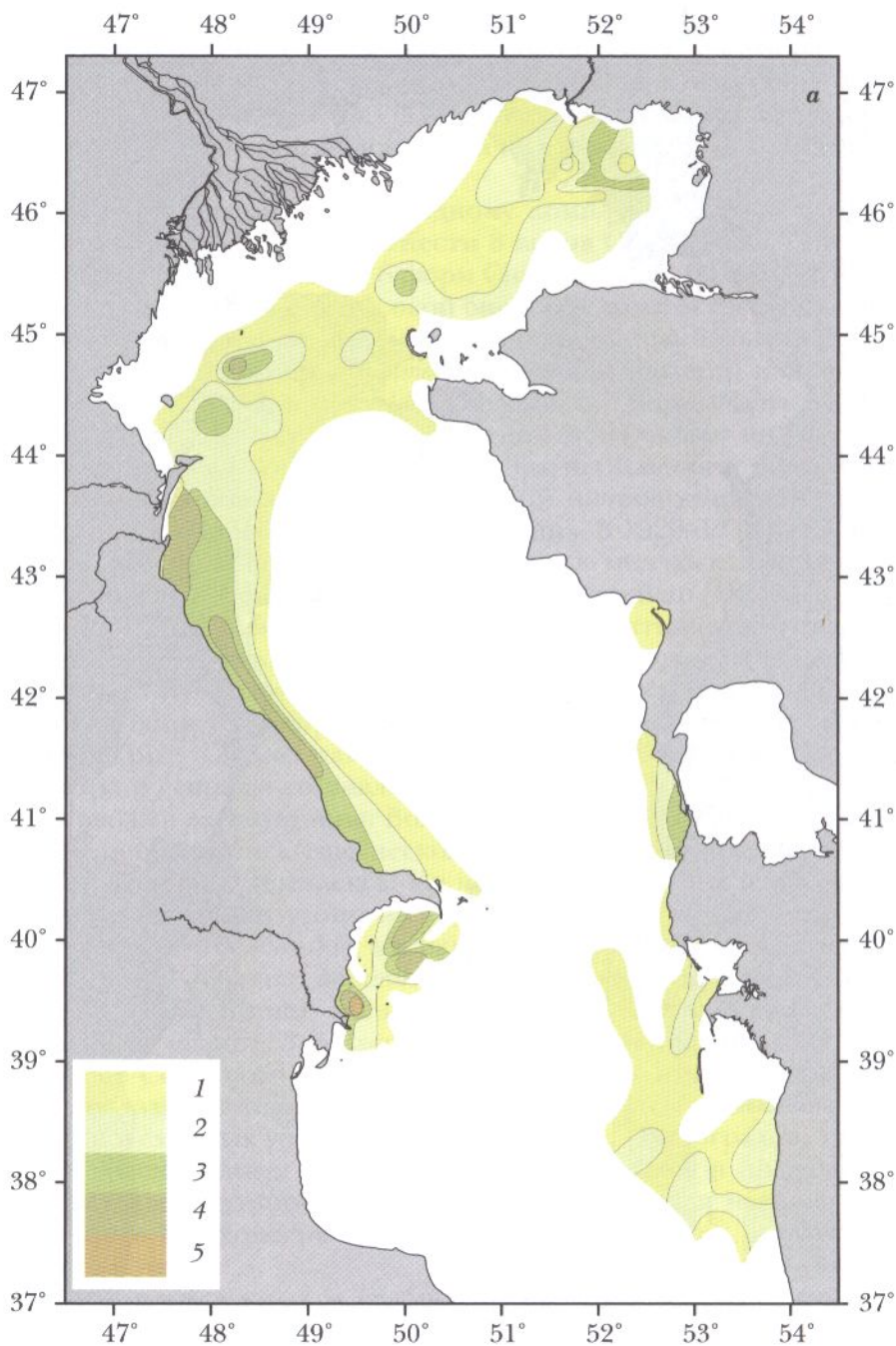


Рис. 12 (а). Распределение биомассы *Abra ovata* в Каспийском море летом 1976 г. [Каспийское море. Фауна... 1985]. 1 – менее 10; 2 – 10–50; 3 – 50–100; 4 – 100–500; 5 – более 500 г/м²

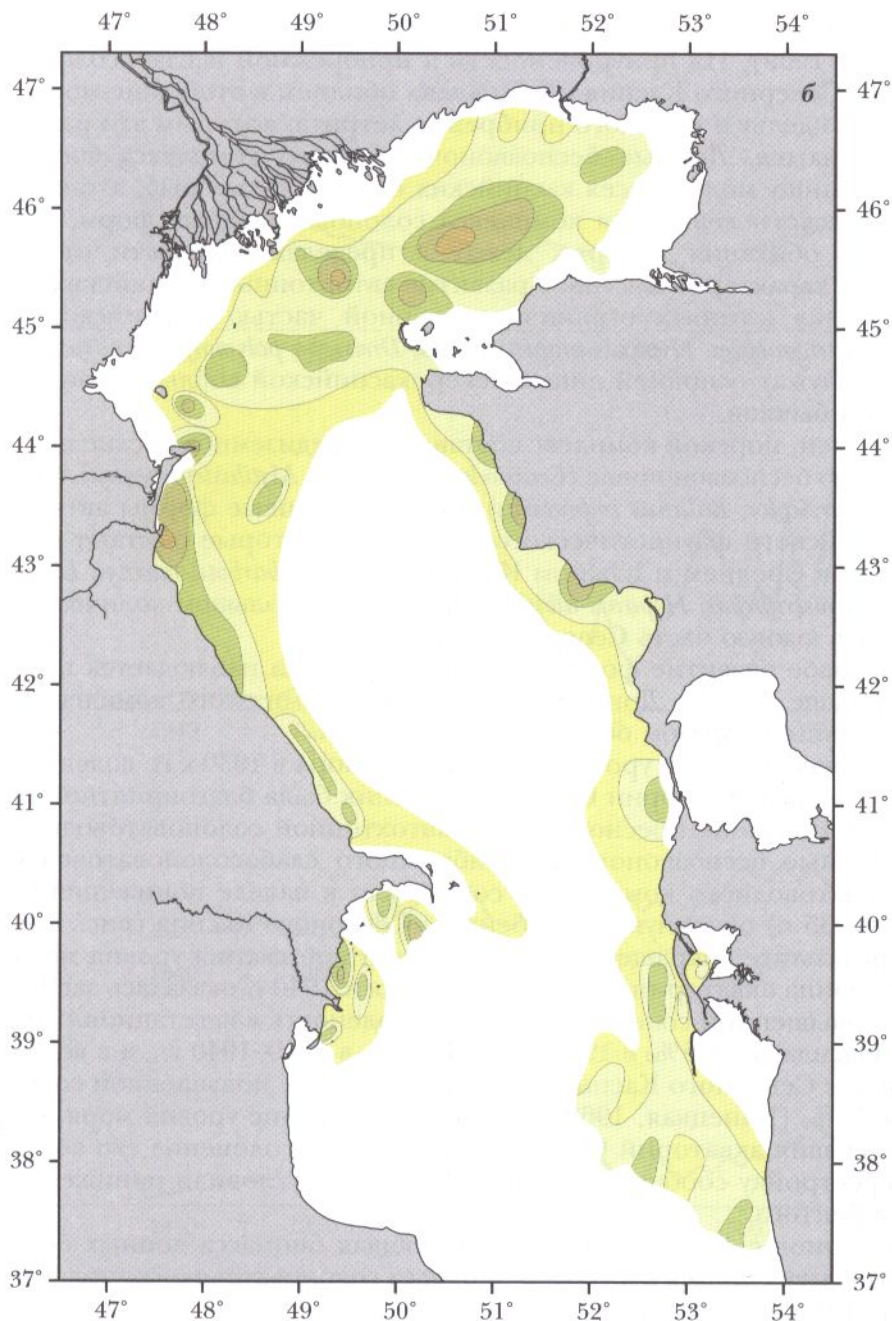


Рис. 12 (б). Распределение биомассы *Nereis diversicolor* в Каспийском море летом 1976 г. [Каспийское море. Фауна... 1985]. 1 – менее 1; 2 – 1–5; 3 – 5–10; 4 – 10–20; 5 – более 20 г/м²

Некоторые формы этого комплекса (например, высшие ракообразные) эвригалинны и способны жить в широком диапазоне солености [Романова, 1958, 1959]. Их приуроченность к прибрежной и слабосоленовой области Северного Каспия обусловлена обилием в этой зоне моря выносимого из дельт и морского побережья детрита, которым эти ракообразные питаются. Донные беспозвоночные этого комплекса составляют главную пищу молоди всех каспийских бентосоядных рыб, а также северокаспийского леща. Для комплекса солоноватоводных форм, солевые границы обитания которых лежат в пределах солености от 3–5 до 10–11‰, характерно массовое развитие автохтонных каспийских моллюсков, ареал которых ограничен северной частью Каспийского моря (*Didacna trigonoides*, *Hypanis angusticostata*, *Dreissena polymorpha andrusovi*). Эти формы служат основной пищей северокаспийской воблы, отчасти леща, осетра и бычков.

Наконец, морской комплекс составляют средиземноморские по происхождению беспозвоночные (*Cerastoderma lamarcki*, *Mytilaster lineatus*, *Abra ovata*, *Nereis diversicolor*, *Balanus improvisus*) и солонолюбивые формы автохтонного каспийского фаунистического комплекса, которые обитают главным образом в Среднем и Южном Каспии (*Didacna barbotdemarnyi*, *D. longipes*, *Dreissena rostriformis*, *Hypanis albida* и др.), но в небольшом количестве проникают в южную часть Северного Каспия.

Массовое развитие форм морского комплекса наблюдается при солености выше 8–10‰. Донными беспозвоночными этого комплекса питаются главным образом осетр, севрюга, бычки.

До начала падения уровня Каспийского моря в 1930-х гг. соленость вод почти на всей акватории Северного Каспия была благоприятной (менее 9‰) для обитания пресноводной и автохтонной солоноватоводной фауны. Донные беспозвоночные прибрежного слабосоленоватоводного и солоноватоводного комплексов составляли в начале понижения уровня моря (1935 г.) основную массу бентоса Северного Каспия (рис. 13).

В результате сокращения стока Волги и понижения уровня моря почти половина акватории Северного Каспия к 1940 г. оказалась занятой водами повышенной солености. Средняя соленость в вегетационный период повысилась с 8,6‰ в 1934 г. до 11–12‰ в 1939–1940 гг., а в восточной половине Северного Каспия образовались очаги повышенной солености до 15–17‰ [Винецкая, 1962]. Быстрое понижение уровня моря, обсыхание больших акваторий Северного Каспия и осолонение его вод вызвали перестройку сообществ донной фауны и обусловили понижение биомассы бентоса.

За период с 1935 до 1938–1940 гг. общая биомасса донных беспозвоночных уменьшилась в 4 раза, а биомасса солоноватоводных моллюсков — почти в 10 раз (табл. 14).

В дальнейшем (1947–1956 гг.) с увеличением водности р. Волги и понижением солености вод Северного Каспия происходило восстановление уровня количественного развития донных беспозвоночных, в общей биомассе которых по-прежнему преобладали представители солоновато-

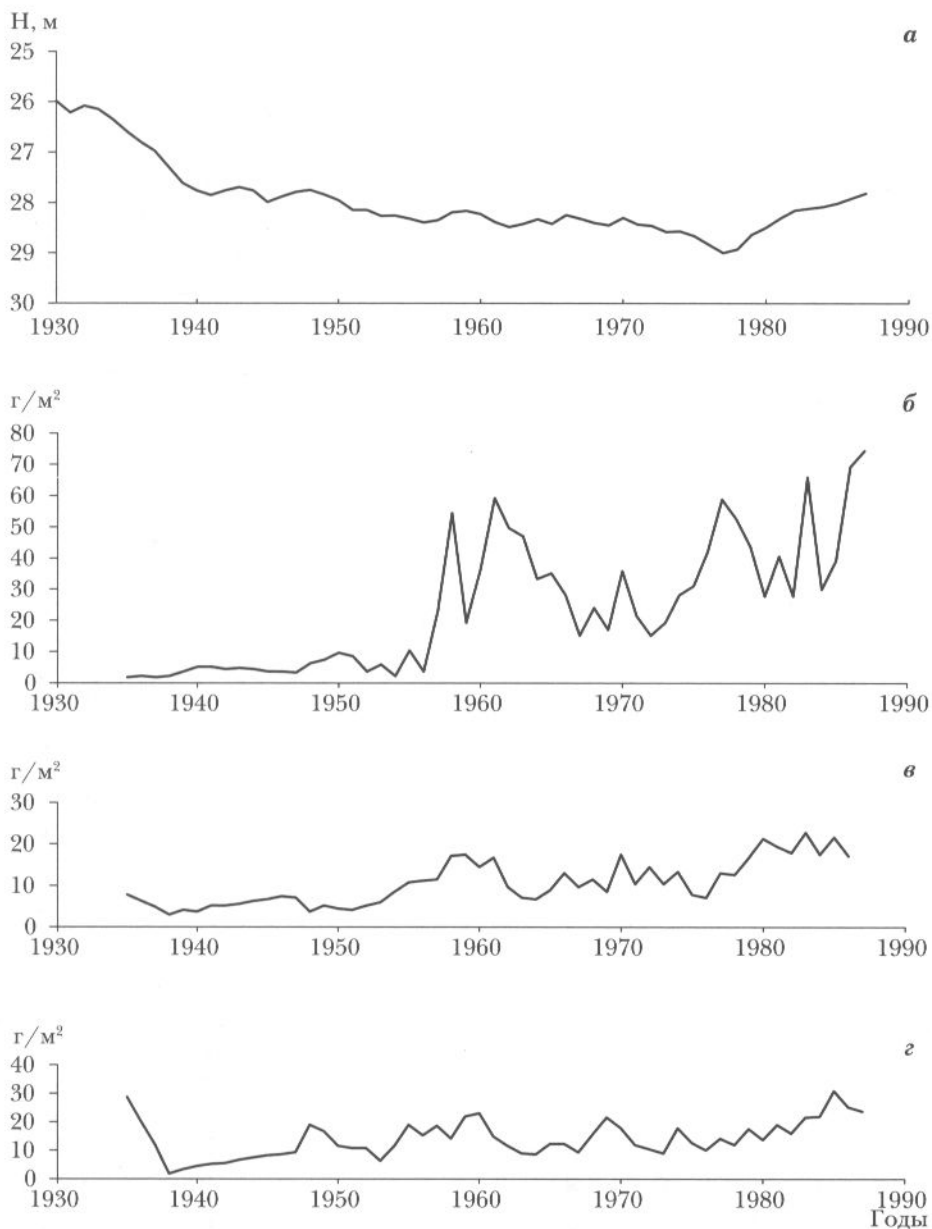


Рис. 13. Многолетние изменения уровня Каспийского моря и биомассы донных беспозвоночных различных экологических комплексов бентоса: *а* – уровень моря; *б* – морской комплекс; *в* – комплекс форм прибрежных и среднесоленых вод; *г* – комплекс солоноватоводных форм

Таблица 14
 Многолетние изменения биомассы донных беспозвоночных в Северном Каспии, г/м² [Каспийское море. Фауна... 1985]

Организмы	1985	1938-1940	1947-1956	1957-1962	1963-1969	1970-1974	1975-1978	1979*-1982	1983**-1987
Mollusca	35,9	7,0	17,6	58,7	39,5	37,1	57,8	50,2	78,1
<i>Mytilaster lineatus</i>	0,3	0,1	1,9	22,1	12,7	1,8	12,6	11,9	29,7
<i>Dreissena polymorpha</i>	10,3	0,7	4,5	7,7	1,4	1,9	1,3	3,9	3,1
<i>Dreissena</i> прочие	10,3	0,7	4,5	7,7	1,4	0,0	0,6	0,2	0,3
<i>Didacna trigonoides</i>	12,9	2,0	3,5	3,0	6,9	6,5	6,0	7,3	11,7
<i>Didacna</i> прочие	12,9	2,0	3,5	3,0	1,9	5,0	6,0	3,6	8,2
<i>Hydranis angusticostata</i>	6,7	0,8	4,1	6,5	4,2	5,0	6,1	5,5	9,3
<i>Hydranis</i> прочие	6,7	0,8	4,1	6,5	4,2	0,1	0,5	0,6	2,8
<i>H. (Adacna) vitrea</i>	4,5	0,6	1,4	1,4	1,1	2,5	2,3	2,3	2,7
<i>Cerastoderma lamarcki</i>	1,0	2,8	1,5	2,3	1,7	1,3	4,0	1,8	0,7
<i>Abra ovata</i>	-	-	0,0	13,3	8,7	12,4	17,9	10,5	7,9
<i>Mollusca</i> прочие	0,2	-	0,7	2,4	0,9	0,6	0,5	2,6	1,7
Vermes	0,8	1,7	3,3	7,1	5,7	7,1	6,6	8,3	11,2
<i>Nereis diversicolor</i>	-	-	1,6	2,4	2,3	2,9	3,7	2,7	3,6
Ampharetidae	0,1	0,6	0,3	0,5	0,4	0,7	0,4	1,0	1,2
Oligochaeta	0,3	1,1	1,4	4,2	3,0	3,5	2,4	4,6	6,4
Vermes другие	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Malacostraca	2,6	0,9	2,5	5,7	4,5	6,6	5,3	8,5	8,4
Gammaridae	1,2	0,5	0,9	2,1	1,6	2,4	1,8	3,1	2,9
Сумасса	0,5	0,3	0,7	1,1	0,8	1,2	1,1	1,6	1,6
Decapoda	-	-	-	-	0,3	0,4	1,0	0,6	0,6
Malacostraca другие	-	-	0,1	0,1	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Balanus improvisus</i>	-	-	-	0,0	0,6	0,7	1,7	1,3	3,0
Chironomidae	1,0	0,3	0,2	0,4	0,2	0,3	0,2	0,9	0,5
Всего	40,3	9,9	23,6	71,9	50,5	51,8	71,6	69,2	101,2
Всезеленцы	0,3	0,1	3,5	37,8	24,6	18,1	36,9	27,0	44,8

Примечание: *Dreissena*, прочие виды - *D. rostriformis*, *D. caspia*; *Didacna*, прочие виды - *D. barbotdemagnyi*, *D. longipes*, *D. parallella*, *D. protracata*; *Hydranis*, прочие виды - *H. caspia*, *H. ablida*, *H. laeviuscula*, *H. plicata*.

0,0 - биомасса < 0,1 г/м².
 * и ** - данные Осадочных В.Ф.

водного и прибрежного экологических комплексов (см. рис. 15). Однако общая биомасса бентоса в 1947–1956 гг. была на 40% меньше, чем в 1935 г. (см. табл. 14), а солоноватоводные моллюски (дрейссена, гипанис) никогда уже не создавали такой биомассы, как до падения уровня моря. Эти моллюски, особенно дрейссены, после понижения уровня утратили наиболее плотно заселяемые биотопы в мелководной опресняемой зоне Северного Каспия. После зарегулирования стока Волги Куйбышевским (1956 г.) и Волгоградским (1959 г.) гидроузлами создались условия, благоприятные для массового развития форм морского комплекса (см. рис. 15). В результате уменьшения объема весеннего стока Волги и усиления поступления среднекаспийских вод в южной части Северного Каспия образовались устойчивые зоны повышенной солености, на 40% уменьшилась величина ее сезонных изменений [Катунин, Хрипунов, 1976]. Режим солености Северного Каспия, сложившийся под влиянием зарегулирования стока Волги, благоприятствовал расширению ареала и увеличению биомассы донных беспозвоночных морского комплекса (митилястер, баянус, абра, церастодерма, nereis, краб, морская дидакна, клювовидная дрейссена и др.), в том числе и важных объектов питания рыб (nereis, абра, церастодерма).

Биомасса форм морского комплекса, особенно вселенцев, стала преобладать над местными солоноватоводными и пресноводными видами (см. рис. 13). Это особенно проявилось в период интенсивного понижения уровня моря в середине 1970-х гг., когда помимо акклиматизантов, значительную биомассу создавали и соленолобивые формы автохтонного каспийского комплекса — среднекаспийские виды *Hupanis*, *Didacna*, *Dreissena*.

Для северокаспийского бентоса после зарегулирования стока Волги характерно также увеличение биомассы донных беспозвоночных комплекса прибрежных и слабосоленатоводных форм, особенно пресноводных видов (олигохеты, пиявки, брюхоногие моллюски). Это, видимо, связано с влиянием образовавшейся в устьевой области Волги обширной пресноводной отмелой зоны, ее зарастанием и заилением.

Таким образом, после понижения уровня моря и зарегулирования волжского стока в бентосе Северного Каспия менее интенсивно стали развиваться моллюски солоноватоводного комплекса, характерные для районов распространения северокаспийской водной массы. Это обусловлено как повышением солености вод Северного Каспия, так и менее интенсивным развитием солоноватоводных форм северокаспийского фитопланктона — пищи моллюсков-фильтраторов.

Только после подъема уровня моря в 1980-х гг. биомасса этих моллюсков стала увеличиваться, особенно за счет усиления развития *D. trigonoides*, *H. angusticostata* — видов относительно более соленолобивых, чем *D. polymorpha*. В условиях зарегулирования стока, несмотря на подъем уровня моря оставалась высокой биомасса форм морского комплекса (см. рис. 15, табл. 14), так как в результате сокращения объема стока половодья в Северном Каспии сохранялись зоны, благоприятные по солености для развития донных беспозвоночных этого комплекса.

Преобразования в составе биомассы бентоса Северного Каспия обусловили изменения в удельной продуктивности (P/m^2) дна и общих запасах пищи (тыс. т) для наиболее массовых донных рыб Каспийского моря (табл. 15). В связи с общим понижением уровня моря и зарегулированием стока Волги в 3 раза уменьшилось количество пищи для рыб-моллюсков, особенно для северокаспийской воблы. Уменьшились запасы пищи для молоди всех бентосоядных рыб и леща. В 10 и более раз увеличилась биомасса донных беспозвоночных, составляющих главную пищу взрослых осетра и севрюги, способных обитать во всем диапазоне солености вод Каспийского моря. Общие запасы пищи для этих рыб в Северном Каспии (главным образом за счет акклиматизантов нереис и абры) достигали в маловодные 1975–1978 гг. почти 2 млн. т (см. табл. 15).

При общей тенденции роста биомассы бентоса после зарегулирования стока Волги доля «кормовой» фракции не увеличилась, а уменьшилась с 97% в 1935 г. до 63–64% в 1975–1980 гг., так как значительную часть прироста биомассы образовали беспозвоночные, которые по характеру поселений на дне (прикрепляющиеся формы *Mytilaster*, *Balanus*) недоступны для большинства массовых бентосоядных рыб Северного Каспия.

Наиболее плотные поселения (сотни граммов на 1 м^2) донных беспозвоночных в Среднем и Южном Каспии ограничены прибрежными районами и глубинами до 50–75 м [Романова, Осадчих, 1965]. За пределами 100-метровой изобаты, где недостаточно пищи, кислорода и низкая температура воды, бентоса мало, его средняя биомасса составляет доли грамма на 1 м^2 (рис. 14). Эти площади с разреженным донным населением и низкой температурой как нагульные угодья для бентосоядных рыб ценности не представляют, хотя и составляют более 60% площади всей акватории Среднего и Южного Каспия [Каспийское море. Гидрология...1986]. Прибрежные районы Среднего и Южного Каспия в пределах до глубины 50 м по площади почти равны северной части моря и также служат пастбищем каспийских рыб-бентофагов.

Преобладание биомассы средиземноморских вселенцев над местными формами в бентосе средней и южной частей Каспийского моря проявилось раньше, чем в Северном Каспии. Уже в 1935 г. вселенец митилястер преобладал по биомассе над всеми прочими видами донной фауны Южного Каспия (табл. 16), куда он попал на днище катеров, доставленных из Черного моря в район Баку [Богачев, 1928]. Быстро расселяясь на скальных и ракушечных грунтах прибрежной области моря, митилястер вытеснил обитавшие там ранее местные виды дрейссены *Dreissena elata* (Andr.), *D. caspia* Eichw., которые в настоящее время в живом состоянии в море не встречаются [Логвиненко, 1965]. Только *Dreissena rostriformis* (Desh.), обитающая на глубинах более 20–25 м, избежала этого вытеснения и в настоящее время является единственным видом рода *Dreissena* в Среднем и Южном Каспии, а в периоды повышения солености проникает и в северную часть моря (см. рис. 10).

Колебания общей биомассы бентоса и запасов пищи для рыб-бентофагов в северной части Каспийского моря

Экологические комплексы донной фауны	Организмы	Рыбь-потребители	Биомасса, тыс. т					
			1935	1938-1940	1947-1956	1957-1974	1975-1978	1979-1980
Прибрежный и слабосоленоватоводный	Адакна, хирономиды, амфаретиды, амфишоды, кумацеи	Молодь всех бентофагов, лещ, бычки	895	235	380	630	541	922
	Олигохеты, пиявки, брюхоногие моллюски	Потребляются слабо	98	128	203	406	207	535
Солонатоводный	Северокаспийские дрейссена, дидакна, монодакна	Вобла, частично лещ, осстр	3262	284	1148	1185	934	1232
Морской	Нереис, абра, церастодерма, краб	Осстр, севрюга бычки	109	275	309	1285	1897	1186
	Митилястер, баянус	Потребляются слабо	33	10	194	1086	1126	1248
Весь бентос	Среднекаспийские дидакна, монодакна, дрейссена	Потребляются слабо	-	-	-	182	593	163
	-	-	4397	932	2234	4775	5298	5286
Кормовой бентос	Адакна, хирономиды, амфаретиды, амфишоды, кумацеи, северокаспийские дрейссена, дидакна, монодакна, нереис, абра, церастодерма	Вобла, лещ, осстр, севрюга, бычки	4266	795	1837	3100	3371	3340
Уровень моря, минус м. абс.			26,5	27,6	28,1	28,4	28,9	28,6
Средняя соленость Северного Каспия, ‰			8,8	10,6	7,9	8,2	10,0	8,6
Сток Волги годовой, км ³			210	182	257	236	202	283
Сток Волги в половодье (апрель - июнь), км ³			103	119	142	108	70	114

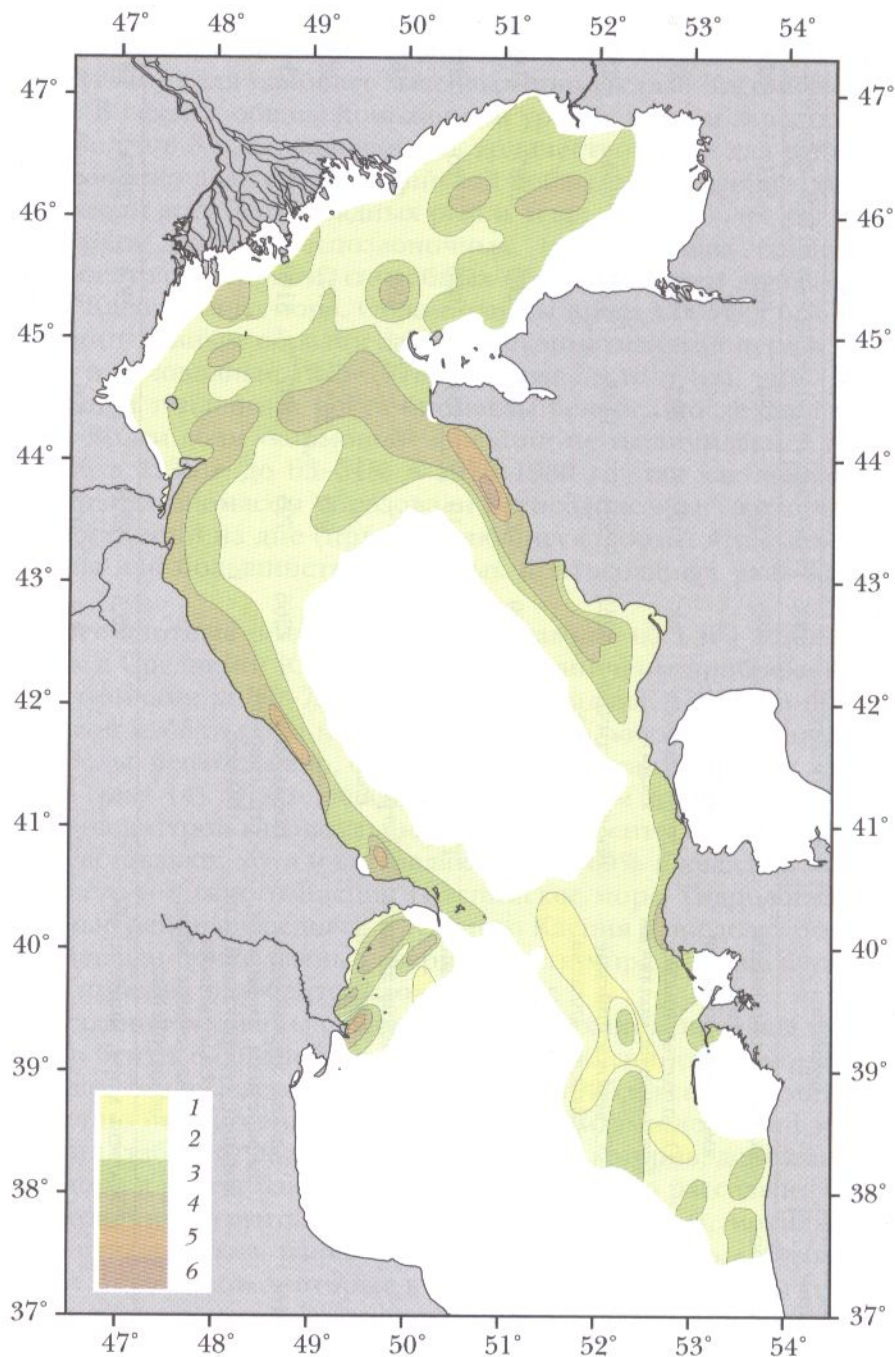


Рис. 14. Распределение общей биомассы бентоса Каспийского моря летом 1976 г. [Каспийское море. Фауна... 1985]. 1 – менее 1; 2 – 1–30; 3 – 30–100; 4 – 100–500; 5 – 500–1000; 6 – более 1000 г/м²

Биомасса донных беспозвоночных в прибрежных районах Среднего и Южного Каспия, г/м²
(до изобаты 100 м) [Каспийское море. Фауна... 1985]

Донные беспозвоночные	Средний Каспий											
	Западная часть					Восточная часть						
	1934	1956	1962	1971	1976	1935	1956	1962	1971	1976	1976	
Mollusca	168,7	85,3	291,0	32,1	116,0	303,6	131,6	200,5	202,8	109,6		
<i>Mytilaster</i>	-	41,4	124,7	2,8	2,3	96,7	72,0	124,5	147,9	9,9		
<i>Dreissena</i>	109,3	19,4	22,7	4,0	48,8	171,0	47,9	58,1	31,5	63,6		
<i>Didacna</i>	5,0	6,1	8,7	5,5	23,3	33,7	9,5	14,9	19,0	32,3		
<i>Hypanis</i>	53,0	5,4	4,7	3,7	3,4	1,5	1,9	0,9	1,9	3,4		
<i>Cerastoderma</i>	1,2	13,0	5,6	2,1	14,9	-	0,3	0,0	0,6	0,0		
<i>Abra</i>	-	-	124,2	14,0	23,9	-	-	0,0	0,7	0,3		
Прочие	0,2	0,0	0,4	0,0	0,0	0,7	-	2,1	1,2	0,1		
Vermes	1,7	5,7	7,2	7,3	4,5	0,5	2,2	3,2	3,6	2,9		
Neteidae	-	4,3	4,2	4,2	2,5	-	1,4	0,9	1,8	1,1		
Ampharetidae	0,3	0,1	0,3	0,2	0,3	0,1	0,0	0,2	0,3	0,4		
Oligochaeta	0,6	1,3	2,7	2,9	1,7	0,1	0,8	2,0	1,4	1,1		
Прочие	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,1	0,1	0,3		
Malacostraca	2,7	12,5	8,0	7,5	8,3	7,0	14,6	18,6	27,5	15,1		
Amphipoda	2,0	7,9	3,8	4,3	3,4	6,2	13,4	17,3	25,8	0,3		
Cumacea	0,7	0,3	0,6	0,3	0,0	0,0	0,1	0,1	0,1	15,1		
Isopoda	-	1,6	3,5	2,4	3,3	0,8	1,0	1,1	1,1	13,3		
Прочие	-	0,0	0,1	0,0	-	-	0,1	0,1	0,5	0,3		
<i>Balanus</i>	-	1,1	10,5	3,5	26,4	-	0,0	7,1	15,1	1,5		
Chironomidae	0,9	0,1	0,0	0,3	0,0	0,1	0,2	0,5	0,1	15,8		
Porifera	0,3	-	-	-	-	0,7	0,3	0,8	-	0,1		
Всего	174,3	104,7	316,7	50,7	155,8	311,9	148,9	230,7	249,0	0,6		
Всёленцы	-	49,5	263,6	25,0	56,7	96,7	73,4	131,6	165,5	144,1		

Донные беспозвоночные	Южный Каспий											
	Западная часть						Восточная часть					
	1956	1962	1966	1976	1935	1956	1962	1966	1978			
Mollusca	726,9	289,2	160,3	209,0	50,5	36,4	32,4	76,3	13,5			
<i>Mytilaster</i>	720,8	268,5	134,0	8,8	46,0	4,7	16,1	51,8	1,3			
<i>Dreissena</i>	-	-	0,2	1,1	0,1	-	-	-	-			
<i>Didacna</i>	-	-	-	0,2	-	-	0,0	-	3,0			
<i>Hypanis</i>	-	-	-	0,5	-	-	-	-	-			
<i>Cerastoderma</i>	6,1	7,4	14,1	54,9	3,5	31,7	0,0	10,4	2,3			
<i>Abra</i>	-	13,2	12,0	143,3	-	-	16,3	14,1	6,9			
Прочие	-	0,1	-	0,2	0,9	-	0,0	-	-			
Vermes	8,1	0,6	2,5	8,2	0,1	1,8	0,5	3,1	1,5			
Nereidae	7,9	0,5	2,0	8,1	-	1,2	0,4	2,7	1,4			
Ampharetidae	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,1			
Oligochaeta	0,2	0,1	0,2	0,1	0,1	0,6	0,1	0,3	0,0			
Прочие	-	-	-	-	0,0	-	-	0,0	0,0			
Malacostraca	1,7	0,3	3,3	9,5	0,2	2,2	1,8	3,3	2,0			
Amphipoda	0,9	0,0	0,4	1,0	0,2	2,0	0,0	1,0	1,3			
Cumacea	0,8	-	0,4	0,2	0,0	0,2	0,1	0,2	0,1			
Isopoda	-	-	0,2	1,4	-	-	1,7	0,6	0,0			
Decapoda	-	0,3	2,3	6,9	-	-	-	1,5	0,6			
Прочие	-	-	-	-	-	-	-	-	0,0			
Balanus	0,7	-	21,2	15,5	-	-	1,3	13,1	2,0			
Chironomidae	-	0,0	0,0	0,0	-	0,0	-	-	0,0			
Porifera	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
Всего	737,4	290,1	187,3	242,2	50,8	40,4	36,0	95,8	19,0			
Вселенцы	729,4	282,5	171,5	182,6	46,0	5,9	34,1	83,2	12,2			

Так же быстро образовали высокую биомассу другие вселенцы средиземноморского фаунистического комплекса, заселившие прибрежные области моря. Прослеживается увеличение их биомассы от 1930-х к 1970-м гг. во всех основных группах донных беспозвоночных Среднего и Южного Каспия (см. табл. 16). В середине 1980-х гг. в море произошло лишь временное уменьшение количества митилястер, причина которого не выяснена. При этом биомасса соленолюбивых моллюсков местной фауны (дидакна, адакна, монодакна, церастодерма, дрейссена) увеличилась (см. табл. 16).

В целом для бентоса Среднего и Южного Каспия можно отметить тенденцию уменьшения биомассы от 1930-х к 1970-м гг. и возрастания в 1980–1990 гг. Исключением оказался 1962 г., когда наблюдались очень высокие величины биомассы в западной части Среднего Каспия (см. табл. 16) как результат влияния северокаспийских вод повышенной продуктивности в 1957–1962 гг. В остальных районах средней и южной части моря общая биомасса бентоса в 1976–1978 гг. была заметно меньше, чем в 1930-х гг. Однако в изменении величины и доли «кормовой» фракции биомассы прослеживается обратная тенденция. Это следствие планомерной акклиматизации ценных для питания рыб донных беспозвоночных, а также изменения трофической структуры биомассы бентоса.

Во всех частях моря увеличилась по сравнению с 1930-и гг. биомасса донных беспозвоночных – собирателей детрита, что способствует мобилизации органического вещества донных отложений на создание биологической продукции (табл. 17). Увеличению биомассы данных животных собирателей детрита благоприятствовало отмеченное выше возрастание в фитопланктоне моря количества крупных водорослей (ризосоления, нитчатые зеленые), недоступных планктонным и донным фильтраторам, но которые в форме детрита могут быть использованы детритофагами.

Изменение трофической структуры бентоса улучшило кормовую ценность его биомассы для рыб, так как среди донных беспозвоночных собирателей детрита широкое распространение и высокую биомассу имеют такие высококалорийные и предпочитаемые объекты питания рыб, как гаммариды, корофииды, вселенцы нереис и абра.

По числу видов в бентосе Каспийского моря, как и в прошлом, господствуют донные беспозвоночные автохтонного каспийского комплекса. Ранее, когда Каспийское море не имело сообщения и обмена фауной с другими южно-европейскими морями, биомасса бентоса формировалась в основном из представителей этого комплекса. В настоящее время от 30–60 до 90% общей биомассы бентоса создает в море небольшое число видов средиземноморского фаунистического комплекса. Из 18 млн. т биомассы бентоса Каспийского моря более 40% в современных условиях (1976 г.) составляют акклиматизанты, проникшие в море сравнительно недавно. В некоторых районах Каспия количество стихийных вселенцев превосходит полезную биомассу акклиматизантов, появившихся в море в результате сознательной их интродукции (табл. 18).

Изменение фаунистической и трофической структуры биомассы бентоса Каспийского моря, %
[Каспийское море. Фауна... 1985]

Фаунистические комплексы:	Северный Каспий				Средний Каспий				Южный Каспий						
	1935	1956	1962	1966	1976	1935	1956	1962	1966	1976	1935*	1956	1962	1966	1976
Средиземноморский	3	11	70	46	62	20	66	72	70	31	97	99	99	98	93
в том числе вселенцы	-	9	69	43	55	20	64	71	69	27	90	88	97	89	73
Автохтонный	92	71	23	46	34	78	31	25	28	66	1	1	0	1	6
Пресноводный	5	18	7	8	4	1	1	2	1	1	2	0	0	0	1
Арктический	-	-	-	-	-	-	1	1	1	2	0	0	1	1	
Трофические группы:															
Фильтраторы-сестонофаги	91	64	69	53	49	98	92	73	84	84	98	98	84	84	38
Собиратели-детритофаги	7	19	24	39	45	1	5	25	14	13	0	2	15	14	59
в том числе вселенцы	-	7	21	32	40	-	1	22	10	9	-	1	15	13	58
Прочие	2	17	7	8	6	1	3	2	2	3	2	0	1	2	3

* Только восточная часть моря.

**Общая биомасса бентоса и ее распределение по районам и глубинам
Каспийского моря (1976, август) [Каспийское море. Фауна... 1985]**

Часть моря	Зоны глубин м	Биомасса, млн. т				
		общая	«кормовая»	акклиматизанты		
				Всего	«кормовые»*	прочие**
Северный Каспий	<20	4,50	2,58	2,53	1,41	1,12
Средний Каспий	<50	9,72	2,14	2,83	0,96	1,87
	51–200	1,09	0,36	0,08	0,00	0,08
Всего	–	10,81	2,50	2,91	0,96	1,95
Южный Каспий	<50	2,92	2,48	2,10	1,80	0,30
	51–200	0,14	0,07	0,08	0,05	0,03
Всего	–	3,06	2,55	2,18	1,85	0,33
Весь Каспий	<50	17,14	7,20	7,46	4,17	3,29
	51–200	1,23	0,43	0,16	0,05	0,11
Всего	–	18,37	7,63	7,62	4,22	3,40

* Абра, nereis, краб, креветки

** Митилистер, баянус.

Расселившись в наиболее продуктивных и прогреваемых районах моря, средиземноморские вселенцы до 98% общей их биомассы создают на глубинах менее 50 м, т.е. в Северном Каспии и в прибрежных районах Среднего и Южного Каспия. Почти целиком из акклиматизантов формируется биомасса бентоса Красноводского, Туркменского, Южно-Челекенского и некоторых других заливов Каспийского моря [Касымов, Багиров, 1983].

Велика доля вселенцев и в формировании кормовых ресурсов рыб. Такие охотно потребляемые рыбами-бентофагами донные беспозвоночные-вселенцы, как абра, nereis, краб, креветки, составляют от 45 (Средний Каспий) до 73% (Южный Каспий) общей биомассы бентосных организмов, пригодных для использования рыбами.

Следовательно, не только увеличилось общее значение донных беспозвоночных средиземноморского фаунистического комплекса в бентосе Каспия, но возросла и их роль в формировании кормовых ресурсов моря.

Многие виды донной фауны встречаются в биоценозах обрастания, которые развиваются на различных подводных сооружениях и предметах (буи, эстакады, водоводы, рыболовные снасти, скалы и т.п.). Некоторые формы развиваются преимущественно в биоценозах обрастания — это гидроиды, мшанки, усонogie ракообразные, некоторые моллюски.

Макрообрастание в Каспийском море образуют более 40 видов зеленых и красных водорослей и более 50 видов животных. Руководящие виды обрастания из беспозвоночных следующие (в порядке их значения в биоценозах): *Balanus improvisus* Darwin, *Mytilaster lineatus* (Gmel.), *Dreissena polymorpha* (Pall.), *Cordylophora caspia* (Pallas), *Bougainvillia megas* (Kinne), *Corophium curvispinum* G.O. Sars, *C. robustum* G.O. Sars, *Conopeum seurati* (Canu), *Balanus eburneus* Gould, *Mercierella enigmatica* Fauvel, *Victorella pavidata* S. Kent, *Barentsia benedeni* (Foettinger). Обычны также *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) *Nereis diversicolor* O.F. Müller, *Abra ovata* (Phil.), *Palaemon elegans* Rathke, *P. adspersus* (Rathke) [Зенкевич, Зевина, 1969].

Обнаруженные в Каспии после открытия Волго-Донского канала средиземноморские вселенцы — *Balanus improvisus* (1955 г.), *B. eburneus* (1956 г.), *Conopeum seurati* (1958 г.), *Rhithropanopeus harrisi* (1958 г.), *Bougainvillia megas* (1960 г.), *Mercierella enigmatica* (1961 г.), *Barentsia benedeni* (1962 г.), а также проникший ранее (1920–1930-е гг.) *Mytilaster lineatus*, заняв господствующее положение в биоценозах обрастания, коренным образом изменили их состав и биомассу. Если до начала 1950-х гг. средняя биомасса организмов обрастания составляла 1,5 и 5,3 кг/м², то в 1960-х гг. она увеличилась вследствие массового развития баянусов соответственно до 13 и 9 кг/м², а максимальные величины достигали 30–40 кг/м².

Новые вселенцы отрицательно влияют на гидротехнические сооружения и судоходство из-за увеличения биомассы и изменения механических свойств обрастания. Например, на быстроходных судах биомасса обрастания увеличилась с 1 кг/м² в среднем, когда обрастание состояло из водорослей, гидроидов и мягких (неизвестковых) мшанок, до 10–12 кг/м² при господстве в обрастаниях усоногих ракообразных. Скорость хода таких судов уменьшается на 20–30%. Для морских водоводов особенно опасен гидроид *B. megas*, который внутри труб образует мощные поселения, затрудняющие ток воды [Зенкевич, Зевина, 1969].

Ихтиофауна и промысловые ресурсы

Ихтиофауна Каспийского моря не очень разнообразна, по числу видов уступает рыбам близких по происхождению Азовского и Черного морей и значительно беднее ихтиофауны открытых морей.

В море и дельтах рек Каспийского бассейна ихтиофауна представлена 76 видами, относящимися к 17 семействам: [Казанчеев, 1981]. Преобладают рыбы из семейства карповых (33% форм), бычковых (28%) и сельдевых (14%), которые вместе составляют около 3/4 общего числа видов и подвидов рыб этого водоема.

Как и в других группах населения Каспийского моря, в ихтиофауне преобладают виды рыб автохтонного и пресноводного комплексов из бычковых, сельдевых и карповых (табл. 19).

Состав ихтиофауны Каспийского моря
 [Расс, 1951; Казанчев, 1981; Мордухай-Болтовской, 1960]

Семейство	Общее число видов и подвидов	В том числе по фаунистическим комплексам			
		автохтонный	средиземно- морский	арктический	пресновод- ный
Petromysonidae* – миноги	1	1	–	–	–
Acipenseridae – осетровые	7	–	–	–	7
Clupeidae – сельдевые	18	18	–	–	–
Salmonidae – лососевые	3	–	–	2	1
Esocidae – щуковые	1	–	–	–	1
Cyprinidae – карповые	42	5	–	–	37
Cobitidae – вьюнковые	5	1	–	–	4
Siluridae – сомовые	1	–	–	–	1
Gadidae – тресковые	1	–	–	–	1
Gasterosteidae – колюшковые	1	1	–	–	–
Anguillidae – угревые	1	–	1	–	–
Syngnathidae – морские иглы	1	–	1	–	–
Poeciliidae – поцилиевые	1	–	–	–	1
Mugilidae – кефалевые	2	–	2	–	–
Ptherinidae – атериновые	1	–	1	–	–
Percidae – окуневые	5	2	–	–	3
Gobiidae – бычковые	35	35	–	–	–
Всего	126	63	5	2	56

* Cyclostomata (круглоротые)

Представителей средиземноморской ихтиофауны в Каспии мало – это атерина (*Atherina mochon pontica natio caspica* Eichw.), игла-рыба (*Syngnathus nigrolineatus caspius* Eichw.) и два вида кефалей – сингиль (*Liza auratus* Risso) и остронос (*Liza saliens* Risso), интродуцированных из Азово-Черноморского бассейна.

Представители семейства лососевых – каспийская кумжа, или лосось (*Salmo trutta caspius* Kessler) и белорыбица (*Stenodus leucichthys* (Güld.) относятся к арктическому комплексу фауны и проникли в Каспийское море из северных морей по речным системам. Характерную особенность ихтиофауны Каспийского моря составляют представители древнего семейства Acipenseridae, которые по своему происхождению относятся к пресноводному фаунистическому комплексу.

Каспийская ихтиофауна характеризуется видовым разнообразием и эндемизмом видов семейства бычковых рыб, которые, хотя и не исполь-

зуются промыслом, играют важную роль в питании многих промысловых видов. Своеобразна фауна сельдевых, для которой также характерно большое количество эндемичных форм [Расс, 1951].

По своим экологическим особенностям рыбы Каспийского моря разделяются на 4 группы.

1. Морские рыбы. Весь жизненный цикл этих рыб протекает в море. Сюда относятся все 3 вида каспийских килек (*Clupeonella grimmeri* Kessler, *C. delicatula caspia* Svetovidov, *C. engrauliformis* (Borodin), каспийский и большеглазый пузанки (*Alosa caspia caspia* (Eichwald), *A. saposhnikov* (Grimm), группа бражниковских сельдей (*A. brashnikovii*), большинство каспийских бычков и пуголовок (Gobiidae), атерина (*Atherina mochon pontica natio caspia* Eichw.), кефали — сингиль и остронос (*Liza auratus* Risso, *L. saliens* Risso), морской судак (*Lucioperca marina* Cuvier).

2. Проходные рыбы. До наступления половой зрелости эти рыбы обитают в море, а для размножения мигрируют в реки далеко от устьев, используя для нереста определенные участки русла и поймы рек. К проходным формам относятся каспийская минога (*Caspiomyzon wagneri* (Kessler), все каспийские лососи (Salmonidae), все, кроме стерляди, каспийские осетровые (Acipenseridae), сельди волжская многотычинковая (*Alosa kessleri volgensis* (Berg) и черноспинка (*Alosa kessleri kessleri* (Grimm), жерех (*Aspius aspius* (L.), каспийский усач и усач булат-май (*Barbus brachycephalus caspicus* Berg, *Barbus capito* (Güldenstädt), каспийский рыбец (*Vimba vimba persa* (Pallas), кутум (*Rutilus fresi kutum* (Kamensky), шемая (*Chalcalburnus chalcoides* (Güldenstädt).

3. Полупроходные рыбы. Эти рыбы кормятся в опресненных участках моря, а размножаются в образующихся в период половодья водоемах дельт рек. Типичными представителями группы полупроходных рыб являются каспийские лещ (*Abramis brama orientalis* Berg), вобла (*Rutilus rutilus caspicus* (Jakowlew), сазан (*Cyprinus carpio* (L.), судак (*Stizostedion lucioperca* L.), также белоглазка (*Abramis sapa* (Pallas), чехонь (*Pelecus cultratus* (L.) и некоторые другие виды.

4. Речные рыбы. В течение всей жизни обитают в пресных водах низовий рек и водоемов дельты. К ним относятся щука (*Esox lucius* L.), красноперка (*Scardinius erythrophthalmus* (L.), линь (*Tinca tunda* (L.), уклейка (*Alburnus alburnus* (L.), густера (*Blicca bjoerkna* (L.), карась (*Carassius carassius* (L.), сом (*Silurus glanis* L.), щиповки (*Gobitis taenia* Linne, *G. aurata* (Filippi), *G. caspia* Eichwald), вьюн (*Misgurnus fossilis* (L.), окунь (*Perca fluviatilis* L.), налим (*Lota lota* L.), колюшка (*Pungitius platygaster* (Kessler) и другие пресноводные рыбы [Казанчеев, 1981].

К группе полупроходных и речных рыб следует отнести волжскую стерлядь (*Acipenser ruthenus* Linne) и акклиматизированных в бассейне Каспийского моря дальневосточных растительноядных рыб: белого толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes), пестрого толстолобика (*Aristichthys nobilis* Rich) и белого амура (*Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes).

Из общего числа каспийских рыб только примерно 40 видов и подвигов в настоящее время имеют промысловое значение, главным образом это рыбы из семейства осетровых, лососевых, сельдевых, карповых: миноговые (круглоротые) — 1; осетровые — 7; сельдевые — 9; лососевые — 2; щуковые — 1; карповые — 15; сомовые — 1; кефалевые — 2; окуневые — 2.

Такие виды, как минога, шемая, усач и некоторые другие, встречаются в уловах крайне редко.

Важно подчеркнуть, что в своем размножении большинство промысловых рыб Каспия связаны с речными системами или районами моря, подверженными влиянию речного стока. Только кильки анчоусовидная и большеглазая и 2 вида кефалей, а также почти исчезнувший из промысловых уловов морской судак размножаются в морской среде.

Все проходные рыбы, широко распространяющиеся в разных районах моря в период нагула, для размножения заходят в реки Каспийского бассейна, поднимаются вверх по рекам на сотни километров и выбирают для нереста такие участки русла и поймы рек, которые по экологическим условиям в наилучшей степени соответствуют специфическим биологическим особенностям и физиологии размножения того или иного вида рыб. Всякое изменение речной сети, гидролого-гидрохимического режима рек самым непосредственным образом сказывается на условиях, масштабах и эффективности размножения этих рыб.

В тесной зависимости от гидрологических условий и динамики речных систем находится и размножение полупроходных рыб. Эти рыбы размножаются в водоемах и на разливах, образующихся в результате заливания отдельных понижений дельты водами половодья (полои, ильмени, озера, лиманы, ерики и др.). Благодаря быстрому прогреванию этих мелководных водоемов весной в них создаются благоприятные температурные и трофические условия для развития икры и откорма молоди рыб. Масштабы и эффективность размножения полупроходных рыб зависят от площади, глубины, времени и продолжительности заливания дельты и поймы рек, которые определяются объемом стока, сроками и гидрографом прохождения полых вод. От условий в реке и системе приточных водоемов зависит размножение так называемых речных, или туводных рыб. Даже такие рыбы, которые всю жизнь проводят в море (например, сельдь долгинская, пузанок каспийский, пузанок большеглазый, килька обыкновенная), для размножения мигрируют в опресненный Северный Каспий, где экологические условия (соленость, трофика) их размножения также формируются под влиянием речного стока.

Специфические характеристики экологии размножения отдельных видов промысловых рыб Каспия устойчивы и мало меняются во времени. Поэтому нарушение экологических условий на местах размножения того или иного вида или группы рыб приводит к изменению результативности их размножения.

В ихтиофауне Каспийского моря представлены различные по типу питания группировки рыб. Потребителями фитопланктона и высших растений являются белый толстолобик и белый амур, а микроскопических

донных водорослей и детрита, который скапливается на дне, — натурализовавшиеся в Каспийском море кефали сингиль и остронос [Пробатов, Терещенко, 1951]. К зоопланктофагам в Каспийском море относятся все три вида каспийских килек, каспийский пузанок, атерина, шема, а из речных рыб — верховка, уклея, акклиматизированный пестрый толстолобик. Мелкими формами зоопланктона питаются личинки и мальки почти всех каспийских рыб, как размножающихся в море, так и использующих для размножения речные и дельтовые нерестилища.

Большая группа каспийских рыб питается донными и придонными беспозвоночными. К этой группе бентофагов из рыб, нагуливающих в море, относятся вобла, лещ, сазан, кутум, рыбец, белоглазка, усач, многие бычки и пуголовки, а из речных рыб — стерлядь, линь, густера, карась, вьюн. Многие донные рыбы наряду с потреблением моллюсков, ракообразных, червей и других животных бентоса питаются рыбной пищей, главным образом потребляя многочисленных мелких каспийских рыб (кильки, бычковые, атерина). Смешанный тип питания характерен для шипа, осетра, севрюги, которые нагуливаются в разных частях Каспийского моря, а также для таких пресноводных рыб, как чехонь, пескарь, язь, ерш, гамбузия, которые наряду с потреблением личинок и имаго насекомых, других донных беспозвоночных потребляют икру и молодь рыб. Рыбы бентофаги нагуливаются в прибрежных, мелководных районах моря (Северный Каспий, побережье Среднего и Южного Каспия), где бентос развивается обильно. За пределами глубин 50–70 м эти рыбы, как правило, не встречаются, что связано с резким уменьшением биомассы донных беспозвоночных по мере возрастания глубины.

Ихтиофаги представлены в Каспийском море такими ценными видами, как белуга, кумжа, белорыбица, сельди черноспинка и волжская, бражниковские сельди, большеглазый пузанок, судак, а также бычок ширман. В реках и дельтах к этой группе относятся щука, сом, жерех, берш, окунь, налим, колюшка. Рыбой питается каспийский тюлень, а также многие водоплавающие птицы. Для многих каспийских рыб, питание которых изучалось в многолетнем аспекте, отмечается устойчивость основного типа питания, хотя в соответствии с изменением видового состава бентоса и планктона эти рыбы включили в свой рацион новых для фауны Каспия вселенцев из беспозвоночных и рыб.

Каспийский бассейн — район древнего и хорошо развитого рыболовства, где интенсивность вылова рыбы достигала весьма высокого уровня. Замкнутость Каспийского моря и формирование крупных скоплений промысловых рыб (главным образом в период нерестовых миграций) на ограниченных площадях (в реках и приустьевых пространствах) благоприятствуют тому, что все обитающие в данном море популяции промыслового вида подвергаются воздействию рыболовства. Практически уже к середине 1930-х гг. промыслом изымалась почти вся годовая продукция ихтиомассы. Величина улова была достаточно репрезентативным показателем, характеризующим состояние запасов отдельных промысловых рыб и изменения их во времени (рис. 15).

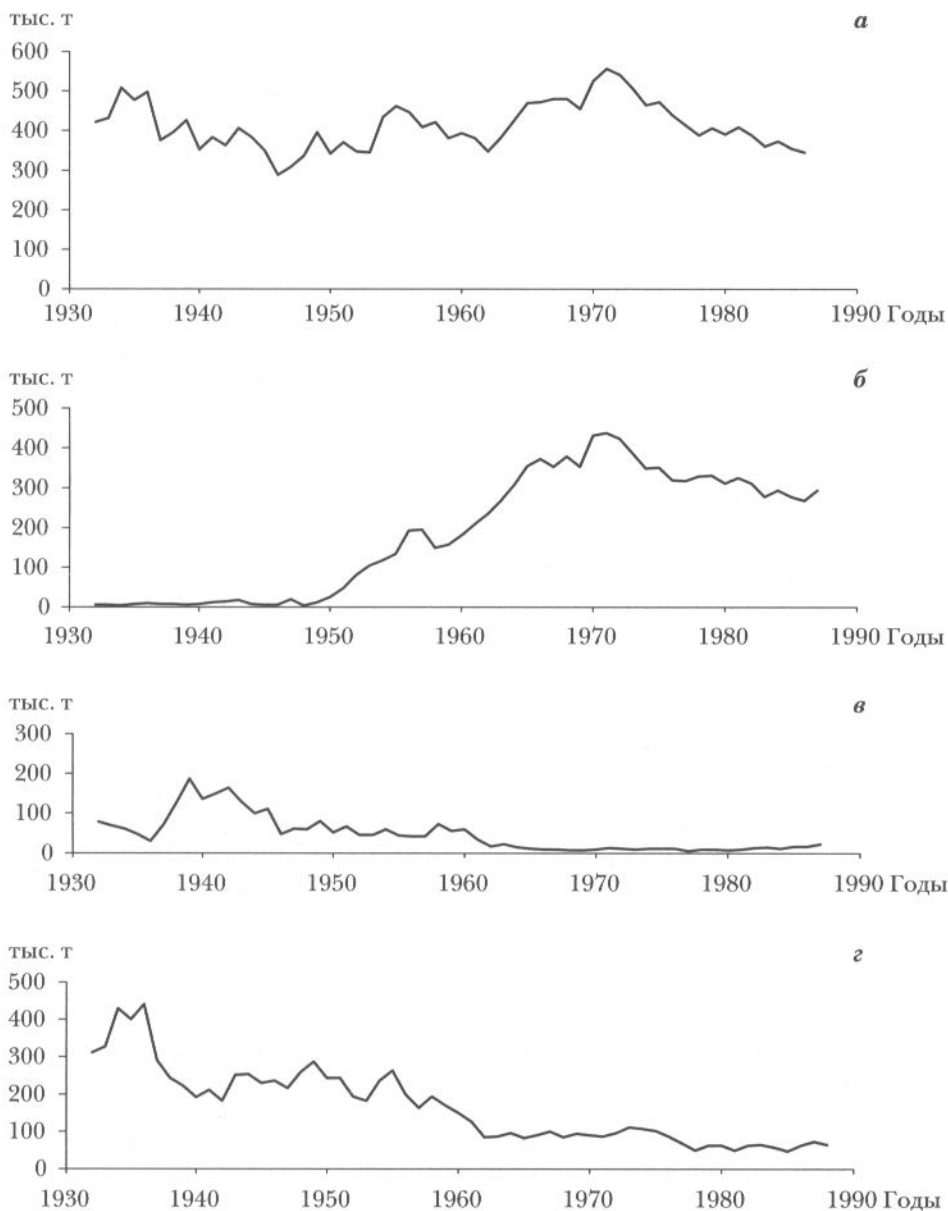


Рис. 15. Динамика уловов рыб в Каспийском море в тыс. т. *а* – все рыбы; *б* – кильки; *в* – сельди; *г* – полупроходные и речные рыбы [Каспийское море. Ихтиофауна... 1989; Уловы рыб... 1985, 1986; Гуревич, Лопатин, 1962]

Проходные и морские рыбы

Осетровые (Acipenseridae) наиболее ценный объект рыбного промысла в Каспийском море. Большие запасы осетровых сформировались здесь при наличии обширных нерестилищ в основных реках бассейна и высококормных пастбищ в море. Весьма существенно для формирования запасов этих рыб наличие опресненных зон, примыкающих к рекам, особенно таких обширных опресненных мелководий, как Северный Каспий, где молодь после ската из реки откармливается и адаптируется к морской среде.

Наличие среди осетровых рыб туводных (стерлядь) и проходных форм, хищников и питающихся беспозвоночными, яровых и озимых биологических групп обеспечивает наиболее полное использование нагульного и нерестового ареалов.

Осетровые (Acipenseridae) представлены в Каспийском море пятью видами, относящимися к родам *Huso* и *Acipenser*.

Самая крупная из осетровых рыб — белуга (*Huso huso* (Linne) — достигает длины до 425 см и массы до 520 кг. В прошлом встречались рыбы в возрасте 100–120 лет, в настоящее время возраст белуги не превышает 50–55 лет. Половозрелой белуга становится в возрасте 11 (самцы) и 15 (самки) лет. Для размножения заходит в реки Волга, Урал, Кура, Терек, Сефидруд. Основное значение в воспроизводстве популяции имеет Волга. В прошлом белуга для размножения поднималась до верховьев Волги и заходила в ее притоки — Оку, Шексню, Каму. В настоящее время нерестовая миграция белуги на Волге ограничена плотиной Волгоградской ГЭС. Белуга распространена повсеместно в море, держится как у дна, так и в пелагиали, питается бычками, сельдевыми и карповыми, молодь в первые месяцы жизни в море питается мизидами. В начале XX в. (1904–1913 гг.) на долю белуги приходилось около 40% общего улова осетровых, в настоящее время уловы белуги составляют не более 10%.

Значительную часть (40–50%) уловов осетровых как в прошлом, так и в настоящее время составляет осетр. Русский осетр (*Acipenser güldenstädti* Brandt) для размножения заходит в Волгу, Урал, Терек. Наиболее многочисленным является волжское стадо. Нерестовая зона осетра на Волге в современных условиях ограничена нижним течением реки до плотины Волгоградской ГЭС. Осетр — крупная рыба, встречаются экземпляры длиной 200–210 см и массой 60–65 кг. Предельный возраст русского осетра не более 40 лет, самцы впервые становятся половозрелыми в 7 лет, самки в 8 лет, массовое созревание самцов отмечается в 14–17 лет, самок в 18–21 год. Русский осетр распространяется в прибрежной области моря на глубине от 2 до 100–130 м, наиболее плотные скопления образует на глубинах менее 50 м.

Более теплолюбивая форма осетра — персидский осетр (*Acipenser güldenstädti persicus* Borodin)*. Нагуливается преимущественно в Среднем

* Современное название — *Acipenser persicus persicus* Borodin

и Южном Каспии. Размножается в Куру; производители более старших возрастных групп заходят для размножения также в Волгу и в небольших количествах в Урал. Осетр относится к рыбам со смешанным питанием (рыба и донные беспозвоночные); сеголетки в реке и после ската в море питаются ракообразными каспийского автохтонного комплекса (амфиподы, кумацеи, мизиды).

Севрюга в Каспийском море представлена двумя формами: северокаспийской (*Acipenser stellatus* Pallas) и южнокаспийской (*Acipenser stellatus natio cyrensis* Berg). Распространена по всему морю, на нерест заходит в Волгу, Урал, Терек, Сулак, Куру, Сефидруд. Севрюга мельче осетра и белуги (длина до 195 см, масса до 25 кг) и отличается более коротким жизненным циклом (28–30 лет). Половозрелой севрюга становится в возрасте 6–8 лет, основная масса самцов созревает в возрасте старше 9 лет, самки – 11 лет. Севрюга, как и осетр, относится к рыбам со смешанным питанием; сеголетки в реке и после ската в море питаются ракообразными каспийского автохтонного комплекса (Mysidacea, Gammaridae, Corophiidae).

Доля севрюги в уловах каспийских осетровых постепенно возрастала и в современных условиях составляет более 45%.

Меньшее значение в добыче осетровых в Каспийском море имеют шип (*Acipenser nudiventris* Lovetzky) и стерлядь (*Acipenser ruthenus* Linne). Шип – крупная рыба, длина половозрелых особей превышает 200 см, масса – более 75 кг. Для размножения шип заходит в реки Куру, Урал, Сефидруд, в Волге встречается единично. Основная масса самцов созревает в возрасте 9–13 лет, самок – 13–16 лет. Нагуливается преимущественно в Среднем и Южном Каспии у западного побережья на глубине 11–25 м, питается рыбой и донными беспозвоночными. В связи с истощением запасов введен запрет на промысел шипа в Урале.

В бассейне Волги обитают две формы стерляди: типичная жилая стерлядь, ареал которой ограничен Верхней и Средней Волгой, и полупроходная стерлядь, которая размножается на нерестилищах Нижней Волги и выходит на откорм в опресненные участки моря. В связи с резким изменением среды обитания после зарегулирования стока Волги численность средневожской стерляди существенно уменьшилась. Напротив, численность стерляди, которая обитает на русловых участках Нижней Волги от Волгоградской ГЭС до моря, имеет тенденцию к увеличению [Каспийское море. Ихтиофауна... 1989].

Добыча осетровых в Каспийском бассейне ведется давно. Примерно до середины XIX столетия преобладал промысел в реках, с 1885 г. развивался и морской промысел. На начальном этапе развития морской добычи осетровых их уловы достигали 35–39 тыс. т. Однако по мере интенсификации этого промысла уловы начали уменьшаться и к 1914–1915 гг. составили всего 28–29 тыс. т [Коробочкина, 1964]. Небольшими уловами характеризовался период империалистической и гражданской войн (1916–1921 гг.), когда интенсивность рыболовства понизилась (рис. 16).

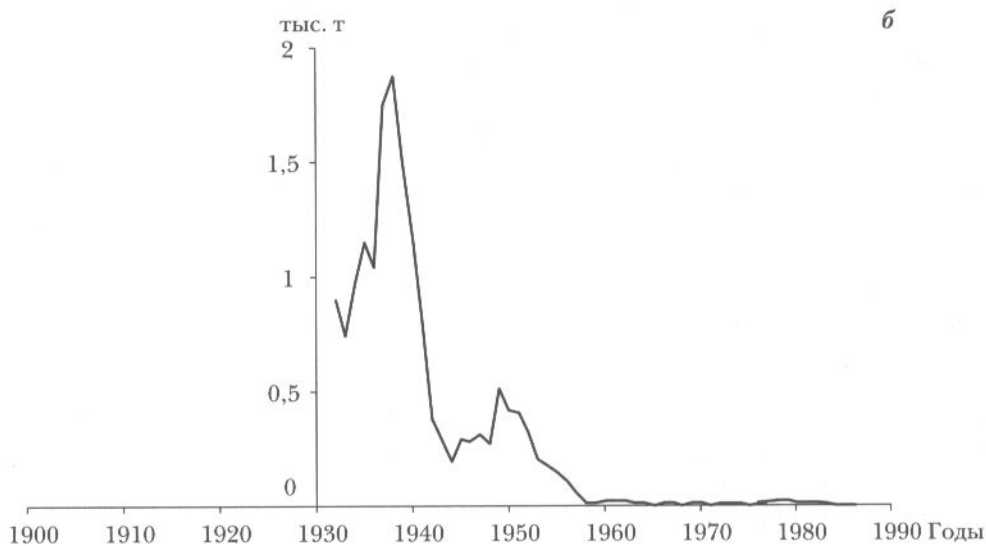
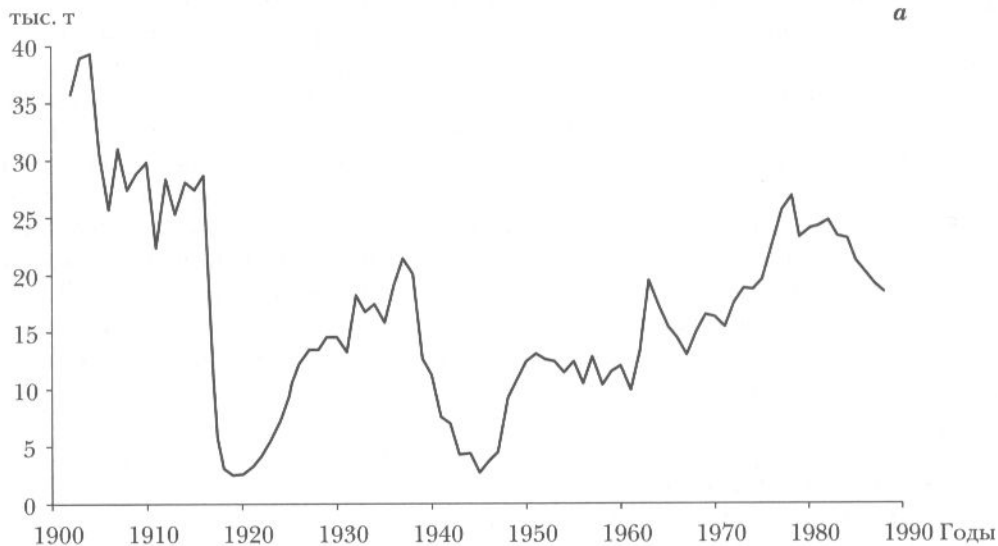


Рис. 16. Динамика уловов осетровых (а) и лососевых (б) рыб в Каспийском море, [Гуревич, Лопатин, 1962; Уловы рыб... 1985, 1986; Каспийское море. Ихтиофауна... 1989]

Последующий период характеризовался бурным развитием добычи осетровых не только в реках, но и в море. При морском промысле, особенно интенсивном в 1931–1940 гг., в большом количестве вылавливались неполовозрелые маломерные экземпляры белуги, осетра, севрюги. Это привело к истощению запасов каспийских осетровых и потребовало введения ряда ограничений. Были установлены лимиты на добычу осетровых в Среднем и Южном Каспии, повышена промысловая мера на осетровых, запрещено применение некоторых орудий лова. Несмотря на ослабление рыболовства в 1941–1945 гг., продолжающийся промысел осетровых в море не способствовал восстановлению их запасов и уловов до высокого уровня, существовавшего в прошлом. В 1950-е гг. на численность и запасы осетровых неблагоприятное влияние стало оказывать применение более уловистых сетей из капрона при добыче судака, леща и других рыб, а также гидростроительство на реках бассейна. В 1956–1960 гг. сетной промысел ежегодно изымал до 2 млн. шт. молоди осетровых в возрасте от 2 лет и старше [Марти, 1964]. Особенно много молоди осетровых вылавливалось при добыче сельдей закидными неводами, а также при дрефтерном лове сельди у западного побережья моря и в юго-восточной части Каспия [Борзенко, 1964; Пискунов, 1963].

В то же время масштабы естественного воспроизводства осетровых уменьшились. Если в конце XIX в. белуга, осетр и отчасти севрюга поднимались вверх по Волге, то в 1920–1930-х гг. основные нерестилища были не выше Куйбышева, сократились нерестилища и на Каме, что было обусловлено загрязнением среднего и верхнего течения Волги и Камы [Кожин, 1964]. В 1950-х гг. в результате сооружения на Волге Куйбышевской и Волгоградской ГЭС белуга утратила почти все нерестилища, осетр более 2/3 и только севрюга, всегда размножавшаяся преимущественно в нижнем течении Волги, сохранила большую часть (60%) нерестилищ.

Еще до постройки Мингечаурского гидроузла сократился нерест осетровых на Куре, главным образом из-за нарушений правил рыболовства и из-за браконьерства в реке на подходах к нерестилищам и на самих нерестилищах [Кожин, 1964; Борзенко, 1964]. В результате строительства Мингечаурской (1953 г.) и Варваринской плотин на Куре и Баграмтапинской плотины на Араксе (1958 г.) основная часть нерестилищ осетровых (75% на Куре) оказалась отрезанной. На оставшихся нерестилищах в нижнем течении Куры и Аракса эффективность естественного размножения осетровых стала снижаться. Неблагоприятное влияние оказывает понижение температуры воды на этих участках, связанное с попусками более холодных вод из Мингечаурского и Варваринского водохранилищ [Борзенко, 1964]. Ухудшились условия захода осетровых в Куру и в связи с общим сокращением стока этой реки. Поэтому, если до зарегулирования промысловый возврат от естественного воспроизводства осетровых достигал на Куре 2,0–2,4 тыс. т, то в современных условиях он не превышает 0,01–0,04 тыс. т [Захарян, Магерамов, 1984].

Небольшие масштабы естественного воспроизводства осетровых в реках Терек и Сулак еще более сократились в связи с зарегулированием и сокращением стока этих рек.

В условиях уменьшения объемов естественного воспроизводства каспийских осетровых преждевременный вылов их в море в молодом возрасте оказывал особенно неблагоприятное воздействие на формирование запасов и уловов рыб. В связи с этим в 1962 г. были введены новые Правила рыболовства, согласно которым полностью был запрещен морской лов осетровых и полупроходных рыб и добыча их перенесена в дельты и низовья рек. Запрещены были орудия и способы рыболовства, которые приводили к массовому вылову молоди осетровых и других ценных рыб, в частности, свернут был сельдяной промысел закидными неводами и дрифтерными сетями [Бердичевский и др., 1972].

Концентрация промысла осетровых в реках благоприятствовала проведению других мер по его регулированию: установление лимитов на вылов, ограничение времени лова, осуществление прерывистого лова с целью пропуска оптимального количества производителей на естественные нерестилища. В результате значительно увеличились размеры и вес добываемых осетра, севрюги и белуги, в несколько раз повысился выход икры, возросли запасы и уловы. С 1962 г., когда была завершена полная перестройка рыболовства на Каспии, уловы осетровых стали быстро увеличиваться и к середине 1970-х гг. достигли 25–27 тыс. т, т.е. уровня, близкого к периоду естественного режима рек и моря (см. рис. 16).

Именно сохранение от вылова в море молоди поколений, родившихся еще до перекрытия Волги у Волгограда, обеспечило увеличение уловов половозрелых рыб в реках. Промышленное разведение молоди не могло еще сказываться на уловах, так как массовый выпуск молоди начался только в середине 1960-х и в 1970-х гг. Большинство рыб этих поколений еще не достигло половой зрелости и не заходило в реки [Каспийское море. Ихтиофауна... 1989].

Основную часть улова осетровых в Каспийском море составляют белуга, осетр и севрюга. Доля шипа в уловах не превышала 1–3% [Кожин, 1964].

В 1930-х гг. более половины всех осетровых вылавливали в Северном Каспии и реках Волга и Урал. Второе место по уловам (25%) занимал Куринский район. В реках Терек и Сулак и прибрежной зоне Дагестана и Туркмении вылов составлял 20% от общих уловов осетровых [Гуревич, Лопатин, 1962]. После запрещения морского лова осетровых и ухудшения условий размножения в Куре, Тереке и Сулаке основной вылов осетров, белуг и севрюг (более 95%) стал приходиться на низовья Волги и Урала. Волга давала наибольшую часть – от 60 до 80% белуг, около 30% севрюг, а оставшаяся часть уловов белуг и севрюг поступала из дельты Урала.

В настоящее время уловы осетра и шипа в реке Урал очень невелики из-за сильного сокращения их запасов. Очень небольшое количество (около 1%) общего улова севрюги приходилось на Куру, и очень незначи-

тельное количество осетровых добывалось в других районах Каспийского бассейна. Морской лов осетровых ведется вдоль побережья Ирана, где уловы достигали 5–10% общего вылова этих рыб в Каспийском бассейне с тенденцией повышения [Легеца, 1975].

В настоящее время только в реках Волга и Урал сохранились условия для естественного воспроизводства осетровых. Остальные реки Каспийского бассейна практически утратили значение как места размножения белуги, осетра, севрюги. Но и на оставшихся в нижнем течении Волги и Урала нерестилищах осетровых экологические условия складываются неблагоприятно для эффективного естественного размножения этих рыб. Ниже плотины Волгоградской ГЭС существует 14 нерестилищ общей площадью около 400 га, или примерно 10% площади в естественных условиях. Эти нерестилища используются многократно разными видами и биологическими группами осетровых. Промысловый возврат колеблется в зависимости от водности Волги от 3,5 до 12,6 тыс. т [Власенко, Сливка и др., 1984].

Эффективность размножения осетровых находится в прямой зависимости от характера попусков воды в нижний бьеф Волгоградского гидроузла. Резкие суточные и недельные колебания уровня воды и скорости течения в реке ниже гидроузла, малый объем стока половодья, быстрый подъем и спад уровня воды в реке ниже гидроузла обуславливают сокращение масштабов и продолжительности размножения, вызывают гибель икры от заиления и обсыхания нерестилищ (рис. 17).

Поступление весной из водохранилищ более холодной воды приводит к перемещению сроков нереста на более позднее время, одновременному использованию нерестилищ разными видами (белуга, осетр, стерлядь) и как следствие к низкой эффективности их нереста и появлению гибридных форм.

Едиственная в бассейне Каспийского моря незарегулированная река, где сохранились значительные площади нерестилищ (1400 га) — Урал. Однако недостаточный пропуск производителей на нерестилища, нарушение правил рыболовства и браконьерство, а также уменьшение водности реки обусловили снижение эффективности естественного размножения [Песериди, Захаров и др., 1981, 1984].

В условиях весьма существенного сокращения масштабов естественного воспроизводства осетровых на всех реках Каспийского бассейна основным источником поступления молоди этих рыб на морские пастбища должно стать ее искусственное (промышленное) разведение. Однако полная замена естественного размножения искусственным разведением молоди невозможна. Естественное размножение необходимо для сохранения генофонда основных популяций рыб, так как именно в процессе естественного размножения, благодаря высокой степени свободного скрещивания происходит обмен генами в пределах популяции. В связи с этим ставится задача всемерной охраны естественного размножения осетровых в реках Каспийского бассейна, создание условий, благоприятных для эффективного нереста этих рыб.

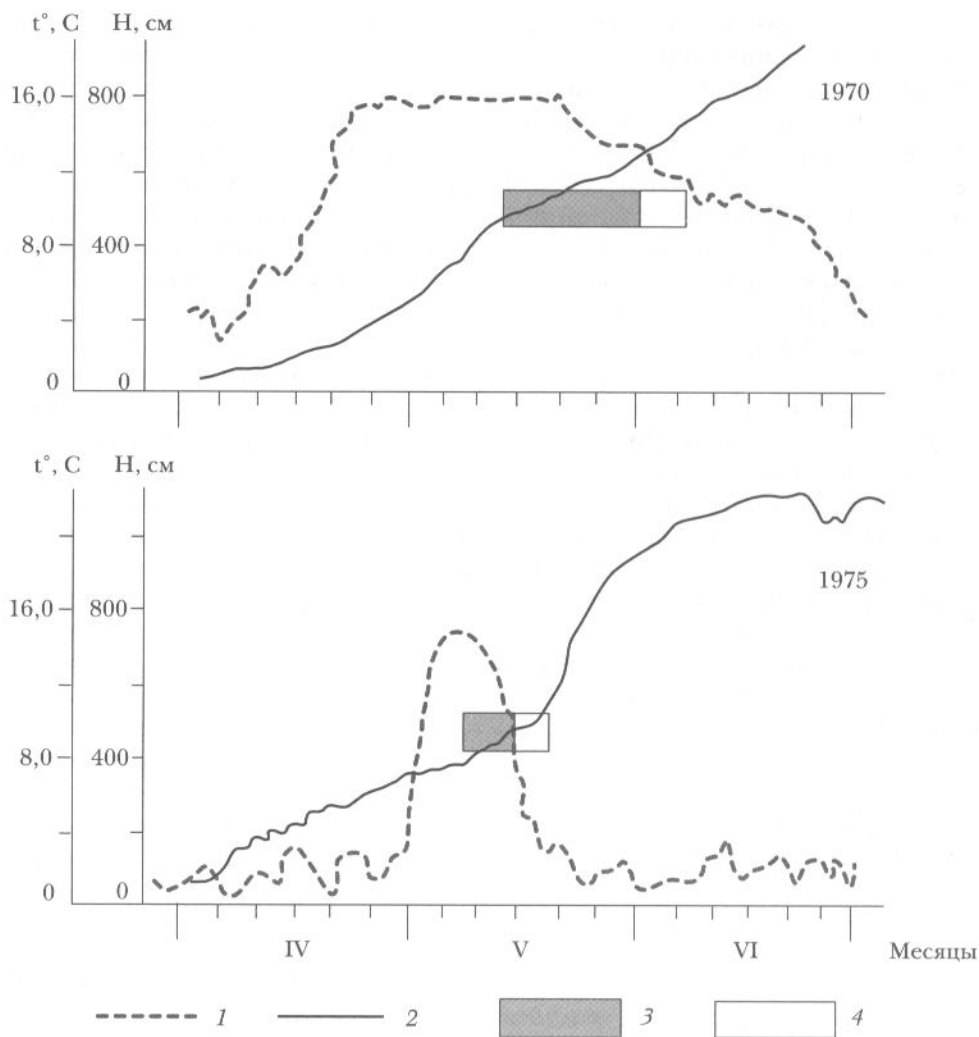


Рис. 17. Уровни и температура воды р. Волги у Волгограда в период нереста осетра в многоводный (1970) и маловодный (1975) годы [Каспийское море. Ихтиофауна... 1989]:
 1 – уровень воды, см; 2 – температура воды, °С; 3 – сроки нереста;
 4 – время, необходимое для завершения инкубации икры

Лососевые рыбы (Salmonidae) представлены в Каспийском море каспийским лососем *Salmo trutta caspius* Kessler — подвидом кумжи, обитающей в Балтийском и Белом морях, и белорыбицей *Stenodus leucichthys* (Güld.) — формы, родственной северной нельме (*Stenodus leucichthys nelma* Pallas).

Каспийский лосось, или кумжа, образует несколько локальных стад, приуроченных к бассейнам ряда рек Каспия (Кура, Терек, Самур, реки юго-западного и южного побережий моря). В море лосось обитает в прибрежных районах у западного и южного берегов на глубине до 40–50 м. Молодь питается бокоплавами, мизидами, креветками, пища взрослых особей — обыкновенная и анчоусовидная килька, атерина, сельди.

До зарегулирования стока рек уловы каспийского лосося достигали 400–600 т, основная масса добывалась в Куринском и Терском районах.

После строительства плотин на реках Кура, Аракс, Терек, Самур уловы лосося катастрофически уменьшились. В результате ухудшения экологических условий у куринского и терского лососей наблюдается измельчание производителей, более раннее наступление половой зрелости, сокращение периода эмбрионального развития и речного периода жизни покатников, уменьшение жирности тканей рыб.

Обитающая в Каспийском море белорыбца для размножения заходила в Волгу, поднималась на 3000 км до верховьев рек Белой и Уфы, где были ее нерестилища. После сооружения плотины Волгоградской ГЭС нерестовая миграция белорыбицы ограничивается нижним течением Волги (500 км от устья).

Белорыбца заходит в Волгу в осенне-зимний период и частично ранней весной, когда гонады рыб еще слабо развиты (II–III стадия зрелости). К августу производители достигают IV стадии зрелости и в ноябре приступают к нересту вблизи плотины Волгоградской ГЭС. Эффективность нереста очень низкая из-за резких колебаний уровня воды в реке ниже плотины. В результате этого часть икринок смывается течением, часть заносится песком и илом. Большой ущерб размножению белорыбицы наносят бокоплавы и стерлядь, выедающие оплодотворенную икру.

В море белорыбца обитает в районах Среднего и Южного Каспия с глубинами от 20 до 50 м при температуре не выше 18 °С.

Основную часть рациона белорыбицы (97–99%) составляют килька и атерина, на хищное питание она переходит в раннем возрасте. Промысел белорыбицы был сосредоточен в Северном Каспии и дельте Волги, в 1905–1917 гг. уловы варьировали от 82 до 870 т. В 1945–1949 гг. они составляли 160,0 т, к 1957 г. снизились до 50 т, а в 1959 г. составили лишь 0,4 т.

В 1962 г. были начаты работы по интродукции дальневосточной кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в Каспийское море. Кету завозят на стадии оплодотворенной икры для последующей инкубации и получения молоди, которую выпускают в море. Единичные экземпляры кеты встречаются в различных районах Каспия: у южных берегов моря, в Северном Каспии, дельте Волги. Промыслового значения кета не имеет из-за ее малой численности [Каспийское море. Ихтиофауна... 1989].

Общие уловы лососевых рыб в Каспийском море уменьшились от 1,5–1,9 тыс. т в 1938–1939 гг. до 10–20 т в 1970–1980-х гг.

Сельдевые рыбы (Clupeidae) представлены в Каспийском море двумя родами: собственно сельди — *Alosa* и кильки — *Clupeonella*.

Из 15 видов и подвидов сельдей Каспийского моря промысловое значение имели шесть форм: каспийский пузанок *Alosa caspia caspia* (Eichwald), большеглазый пузанок *Alosa saposhnikovi* (Grimm), долгинская сельдь *Alosa brashnikovi brashnikovi* (Borodin), аграханская сельдь *Alosa brashnikovi agrachanica* (Mikchailovsky), сельдь черноспинка *Alosa kessleri kessleri* (Grimm), волжская сельдь *Alosa kessleri volgensis* (Berg.). Последняя форма с начала 1960-х гг. утратила промысловое значение, как и аграханская сельдь [Каспийское море. Ихтиофауна... 1989].

Наиболее многочисленными формами каспийских сельдей совершают протяженные миграции. Волжская сельдь и черноспинка — проходные формы, они мигрируют из Южного Каспия в Северный и поднимаются для размножения высоко по Волге. Миграция каспийского и большеглазого пузанков, долгинской сельди завершается в Северном Каспии, в мелководных районах которого расположены их нерестилища.

Среди каспийских сельдей встречаются планктоноядные и хищные виды. Питание планктонными ракообразными (Copepoda, Mysidacea) свойственно каспийскому пузанку. Остальные формы сельдей питаются планктоном только в молодом возрасте, а затем переходят на потребление мелких рыб (преимущественно кильки, также атерины, бычков).

Второстепенное промысловое значение имеют южнокаспийские сельди — представители полиморфного вида *Alosa brashnikovi* (Borodin): саринская *Alosa brashnikovi sarensis* (Mikhaylovsky), восточная *A. br. orientalis* (Mikhaylovsky), большеглазая *A. br. autumnalis* (Berg), белоголовая *A. br. grimmeri* (Borodin), красноводская *A. br. nirchi* (Morosov). Эти сельди отличаются небольшой численностью, их нагульный и нерестовый ареалы ограничены юго-восточной частью моря. Преобладающий тип питания — ихтиофаги. Основную часть пищи (до 80%) составляют кильки, атерина, бычки, обычны также креветки, встречаются крабы, моллюски [Каспийское море. Ихтиофауна... 1989]. Промысловое использование сельдей началось в середине XIX в., в последней четверти столетия их уловы достигли 100 тыс. т, а в 1912–1917 гг. превысили 300 тыс. т (табл. 20).

Наибольшей численностью отличался каспийский пузанок, на долю которого приходилось 30–70% общего улова сельдей. Второе место по массе улова занимала проходная волжская сельдь, уловы которой составляли 23–26% общей добычи сельдей. Из бражниковских сельдей наиболее многочисленной была долгинская сельдь.

Причины больших колебаний уловов каспийских сельдей выявлены недостаточно. Специалисты полагают, что изменения численности каспийских сельдей связаны с колебаниями кормности водоема и изменением зон и условий размножения [Казанчеев, 1975]. Сравнительно невысокие уловы сельдей после 1945 г., вероятно, были следствием резких изменений условий размножения каспийского и большеглазого пузанков и

Динамика уловов каспийских сельдей, тыс. т
[Казанчеев, 1975; Уловы рыбы... 1985, 1986]

Годы	Улов	Годы	Улов	Годы	Улов
1885–1887	124,2	1915–1917	305,2	1945–1947	68,5
1888–1890	78,5	1918–1920	81,7	1948–1950	66,2
1891–1893	54,0	1921–1923	134,2	1951–1953	55,5
1894–1896	29,4	1924–1926	129,4	1954–1956	47,8
1897–1899	61,5	1927–1929	145,7	1957–1959	53,7
1900–1902	82,1	1930–1932	102,5	1960–1962	33,7
1903–1905	77,0	1933–1935	64,6	1963–1965	8,0
1906–1908	107,6	1936–1938	71,2	1966–1968	0,87
1909–1911	138,7	1939–1941	156,2	1969–1971	1,7
1912–1914	306,7	1942–1944	131,9	1972–1974	1,3
				1975–1980	1,7
				1981–1987	1,9

долгинской сельди после понижения уровня Каспия и обсыхания мелководий Северного Каспия, где ранее размножались эти сельди. Новые участки мелководий, густо заросшие макрофитами, оказались непригодными для эффективного размножения сельдей вследствие низкого выживания икринок в придонных слоях воды [Казанчеев, 1975].

После перекрытия Волги плотинами гидроэлектростанций и в результате прогрессирующего загрязнения водной среды значительно ухудшились также условия размножения волжских проходных сельдей. После зарегулирования стока почти полностью исчезла из уловов волжская многотычинковая сельдь, которая в прошлом была важным объектом сельдяного промысла. Годовая добыча этой сельди в годы особенно большой ее численности (1913–1916 гг.) достигала 130–160 тыс. т, к началу 1960-х гг. уловы сократились до 5–6 тыс. т, а к середине 1970-х не превышали 10 т [Казанчеев, 1975].

Численность другого подвида проходной сельди — черноспинки — уменьшилась, но не столь резко, в настоящее время эта форма доминирует в косяках проходной сельди. Размножение черноспинки в зоне Волги ниже Волгоградской плотины малоэффективно, продуктивность нереста после зарегулирования стока Волги сократилась в 3–11 раз. Здесь отмечены случаи резорбции второй и третьей порций ооцитов у самок сельди, большое количество (до 50–70%) мертвых икринок, интенсивное выедание икры и личинок хищными рыбами.

Перемещение основной зоны нереста проходной сельди из районов среднего течения Волги (устье Камы — Волгоград) на участок между дельтой Волги и Волгоградской плотиной привело к тому, что в море основная часть приплода попадает на стадии личинки, а не малька, как в прошлом, что обуславливает повышенную гибель приплода сельди.

Урожайность черноспинки в 1979–1983 гг. была в 40 раз ниже, чем в 1954–1958 гг. Большое количество сельди гибнет также в водозаборных сооружениях. В новых условиях обитания в реке и море запасы как проходных, так и морских сельдей сократились; уловы их к началу 1960-х гг. уменьшились в 5–10 раз по сравнению с 1938–1943 гг. (см. табл. 20).

В дальнейшем произошло свертывание сельдяного промысла как из-за низкой его рентабельности, так и главным образом вследствие большого прилова молодежи ценных рыб, особенно осетровых.

Небольшое количество сельди добывают в дельте Волги во время весенней нерестовой миграции проходной формы и при проведении контрольных ловов на ограниченных участках у западного побережья моря. Улов не превышает 1–2 тыс. т, что составляет 1/3–1/4 часть потенциально возможного. До разработки селективного способа лова, исключаящего прилов молодежи ценных рыб, реализовать эти потенциальные возможности нельзя. В современных условиях продукцию сельдей в основном используют каспийские ихтиофаги — белуга, судак, осетр, севрюга, тюлень и другие [Каспийское море. Ихтиофауна... 1989].

Кильки обыкновенная *Clupeonella delicatula caspia* Svetovidov, большеглазая *Clupeonella grimmi* Kessler и анчоусовидная *Clupeonella engrauliformis* (Borodin) по численности и ихтиомассе занимают первое место среди каспийских рыб [Каспийское море. Ихтиофауна... 1989]. Обыкновенная килька распространена повсеместно в прибрежной зоне моря с глубинами 10–60 м, отличается эвригалинностью, обитая в широком диапазоне солености, заходит в дельты рек Волги, Урала, Терека. В волжских водохранилищах (Волгоградское, Саратовское, Куйбышевское, Воткинское, Камское) существуют местные стада этой кильки. Наиболее многочисленно северокаспийское стадо. Воспроизводство его связано с опресненными мелководьями северной части моря. Личинки и мальки кильки все лето держатся на мелководьях Северного Каспия, где питаются планктоном. Осенью они откочевывают в более теплые южные районы моря. Обыкновенная килька зимует у западного побережья Южного Каспия. Численность обыкновенной кильки сильно колеблется, что в основном связано с изменениями биологической продуктивности прибрежных участков Северного Каспия [Осепян, 1972]. В результате понижения продуктивности планктона Северного Каспия после зарегулирования стока Волги численность кильки к 1970-м гг. уменьшилась в 2,5 раза по сравнению с периодом, предшествующим зарегулированию. После подъема уровня Каспия в 1980-е гг., расширения мелководных зон и увеличения биомассы планктона численность кильки увеличилась почти вдвое (табл. 21).

В 1952–1956 гг. уловы обыкновенной кильки достигали 25–30 тыс. т [Приходько, 1975]. После запрещения промысла кошельковыми и ставными неводами добыча этой кильки резко снизилась и доля в общих уловах каспийских килек составила около 1%. Обитающую в прибрежной зоне моря обыкновенную кильку охотно потребляют многие каспийские хищники: белуга, осетр, севрюга, шип, большеглазый пузанок, сельдь черноспинка, долгинская сельдь, лосось, белорыбица, судак и тюлень.

Изменения биомассы планктона и численности обыкновенной кильки

Годы	Биомасса планктона, мг/м ³	Численность кильки, экз./ч/трал
1947–1956	400	1315
1974–1979	262	500
1980–1983	462	939

Большеглазая килька менее эврибионтна, обитает вдали от берегов в слоях воды от 20 до 200 м и глубже. Распространение – на акватории открытых частей Среднего и Южного Каспия в зоне глубин более 40–50 м. Размножается большеглазая килька в Среднем и Южном Каспии, нерест происходит в относительно глубоких слоях воды. Половозрелой становится в возрасте 2 лет. Совершает суточные вертикальные миграции вслед за перемещением объектов питания. Питается планктонными ракообразными (копеподы, мизиды) автохтонного каспийского и арктического комплексов. Большеглазая килька меньше, чем обыкновенная килька, используется хищными рыбами в связи с небольшой численностью этих рыб в зоне ее обитания. Большеглазой килькой в основном питаются тюлень.

Запасы большеглазой кильки сравнительно устойчивы в связи с относительной стабильностью экологических условий ее обитания; до 1950-х гг. запасы этой кильки почти не использовались. С возникновением и развитием килечного промысла на электрический свет уловы большеглазой кильки увеличились, достигнув максимума в 1971 г. В общей добыче килек большеглазая килька занимает второе место, доля ее составляет около 19% улова каспийских килек.

Наиболее многочисленная анчоусовидная килька также обитает в Среднем и Южном Каспии и почти не заходит в северную часть моря. Наибольшие скопления образует в промежуточной зоне между прибрежной и глубоководной областями с глубинами от 50 до 200 м. Анчоусовидная килька отличается теплолюбивостью и при температуре ниже 8 °С, как правило, не встречается. Зимует эта килька в Южном Каспии. Нерест анчоусовидной кильки растягивается с мая по декабрь. Основная часть нерестовой популяции (80%) размножается в восточной части Южного Каспия с октября по декабрь при температуре от 15 до 25 °С. Эмбрионы и личинки постепенно распространяются из юго-восточного района моря в Средний Каспий [Каспийское море. Ихтиофауна... 1989].

Главный пищевой объект анчоусовидной кильки – копепода эвритемора, составляющая более 70% рациона. Сезонные и вертикальные перемещения анчоусовидной кильки в значительной степени обусловлены поведением и распределением этого планктонного рачка. У анчоусовидной кильки отмечается хорошо выраженная прямая зависимость между урожаем молоди (годовиков) и численностью взрослых особей того же поколения [Дементьева, Приходько, 1975]. Снижение запаса анчоусовид-

ной кильки происходит в тех случаях, когда неурожайные поколения появляются два-три года подряд. Флюктуации урожайности анчоусовидной кильки зависят от метеорологических и температурных условий в период нереста и развития эмбрионов, обеспеченности пищей при переходе личинок на экзогенное питание.

В связи с разработкой и применением способа лова каспийских килек при помощи подводного электрического освещения (1947 г.) началось освоение запасов анчоусовидной и большеглазой килек в открытом море. Уловы их быстро увеличивались и в 1971 г. превысили 400 тыс. т (см. рис. 15). Основную массу килек (95%) в настоящее время добывают в море рыбонасосами с привлечением рыб на электрический свет.

Кефалевые рыбы (Mugilidae) относятся к новым объектам промысла в Каспийском море. Кефаль сингиль (*Liza aurata* Risso) и остронос (*Liza saliens* Risso) на стадии сеголетка были перевезены в 1930–1934 гг. из Черного моря. Уже через 10 лет после интродукции большие скопления кефалей встречались у берегов Южного Каспия, а в теплое время года также в Среднем Каспии и южной части Северного. Кефали в Каспийском море совершают протяженные миграции: весной – нагульную на север, осенью – зимовальную на юг. Размножаются кефали летом (июнь – сентябрь), нерест происходит в открытом море над большими глубинами. Икра развивается в поверхностном слое воды, по мере развития личинки мигрируют к берегу, молодь нагуливается у берегов, в бухтах и заливах.

Несмотря на обширный нерестовый и нагульный ареалы в Каспийском море, кефали не достигли высокой численности в новом водоеме, вероятно, из-за большой элиминации на ранних стадиях развития в поверхностных слоях моря. Главные районы промысла – у восточного побережья Среднего и Южного Каспия. Уловы в период пика численности вселенцев не превышали 1,58 тыс. т (1955 г.), в 1969–1987 гг. уловы обоих видов кефали составляли от 0,20 (1983 г.) до 0,71 (1970 г.) тыс. т.

Полупроходные и речные рыбы

Карповые (Cyprinidae), окуневые (Percidae), сомовые (Siluridae), щуковые (Esocidae) рыбы преобладают в уловах полупроходных и речных рыб.

В начале 1930-х гг. уловы полупроходных и речных рыб достигали более 400 тыс. т (см. рис. 17), составляя почти 85% общей добычи рыб в Каспийском море [Гуревич, Лопатин, 1962]. Преобладали (80%) в уловах такие полупроходные рыбы, как вобла (*Rutilus rutilus caspicus* (Jakowlew)), лещ (*Abramis brama orientalis* Berg), сазан (*Cyprinus carpio* (L.)), судак (*Stizostedion lucioperca* (L.)). Среди речных рыб значительную массу улова составляли сом (*Silurus glanis* L.), щука (*Esox lucius* L.), жерех *Aspius aspius* (L.), линь (*Tinca tinca* (L.)), красноперка (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)), густера (*Blicca bjoerkna* (L.)) и другие обитатели пресных дельтовых водоемов.

К группе полупроходных рыб может быть отнесен и каспийский кутум *Rutilus frisii kutum* (Kamenskyi), который занимает промежуточное положение между полупроходными и проходными рыбами. Большая часть производителей кутума в период нереста не поднимается выше низовий рек. Но часть их идет выше: на Куру до Мингечаурского водохранилища, на Тереке до станицы Червленой [Казанчеев, 1981].

В некоторые годы (1939) уловы кутума в Каспийском море достигали 7 тыс. т. Кутум обитает в прибрежных водах Каспия: от устья р. Терек на севере до Эмзелийского и Астробадского заливов на юге (на глубине от 9 до 24 м), встречается в Красноводском заливе и вблизи устья р. Атрек. Для икрометания заходил в Куру, Терек, Самур, Сулак, другие реки юго-западного и южного побережий моря. В настоящее время в связи с малой водностью и резким ухудшением условий размножения в этих реках, недостаточным количеством производителей, пропускаемых к нерестилищам, уловы кутума в водах Дагестана и Азербайджана (где сосредоточен основной его промысел) ничтожны. Основное значение в воспроизводстве кутума имеет искусственное разведение его молоди [Каспийское море. Ихтиофауна... 1989].

Полупроходные и речные рыбы размножаются в различных водах дельты и низовий рек, гидрологический режим и биологическая продуктивность которых в значительной степени формируются под воздействием стока реки в период весеннего половодья. Самые большие запасы полупроходных рыб всегда были в Волго-Каспийском районе, где находятся их главные нерестовые и нагульные ареалы. В этом районе в 1932–1940 гг. вылавливали около 70%, а в 1980–1983 гг. более 90% общей добычи полупроходных рыб в бассейне Каспия. Этому благоприятствовало ежегодное заливание водами половодья обширной площади дельты Волги (до 2 млн. га), где происходило размножение полупроходных рыб.

В мелководном опресненном Северном Каспии под влиянием обогащенных биогенными веществами вод Волги формировалась мощная кормовая база для молоди и взрослых рыб. Благоприятные условия воспроизводства полупроходных и речных рыб создавались в прошлом также в дельте и пойменных озерах р. Урал, в озерно-полойной системе низовьев Куры и Терека, на разливах в низовье р. Атрек.

Первое резкое сокращение запасов и уловов полупроходных и речных рыб было связано с понижением уровня Каспия в 1930-х гг. (рис. 18). После некоторой стабилизации новое, правда, менее значительное понижение уровня моря в начале 1950-х гг. обусловило дальнейшее сокращение уловов полупроходных рыб. Низкие величины запасов и уловов этих рыб в 1960-х и последующие годы формировались уже под воздействием зарегулирования и сокращения стока Волги и других рек бассейна.

В результате понижения уровня Каспийского моря с 1929 по 1956 г. на 2,5 м площадь мелководий сократилась на 42 тыс. км², обсохла и выпала из фонда продуктивных рыбных пастбищ площадь, почти равная Азовскому морю. Повысилась соленость морских вод, особенно в северной части моря. Обмелели и осолонились заливы Кызылгачский, Красноводский,

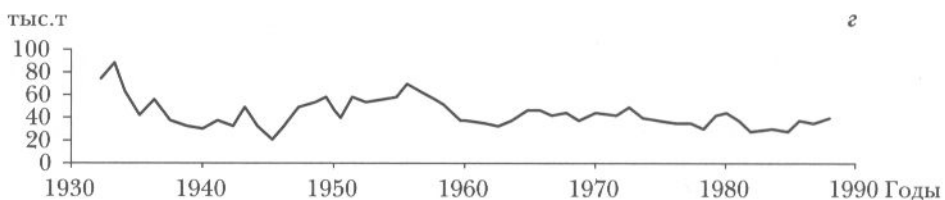
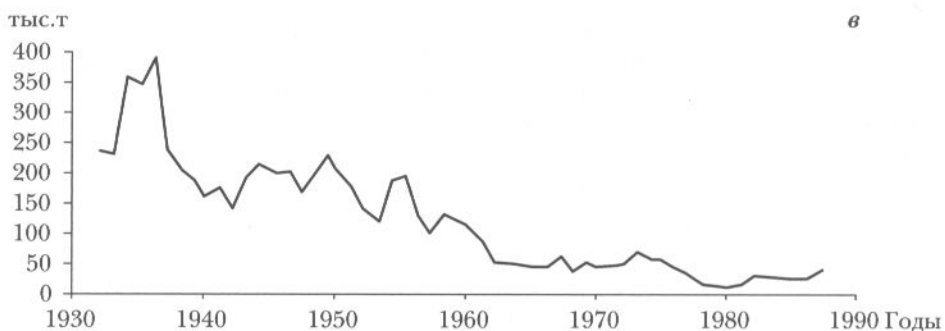
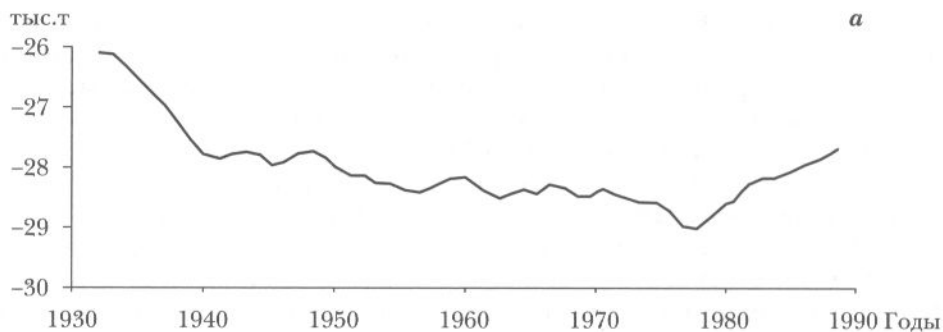


Рис. 18. Динамика уловов полупроходных и речных рыб в зависимости от колебаний уровня моря и стока Волги во время половодья. *a* – уровень моря в м. абс.; *б* – сток Волги за апрель – июнь, км³; *в* – уловы полупроходных рыб в тыс. т; *г* – уловы речных рыб, тыс. т

Аграханский, Кизлярский и другие, некоторые заливы (Комсомолец, Кайдак, Гасан-Кули) полностью высохли. Акватория Северного Каспия уменьшилась на 27 тыс. км², средняя соленость вод за 7 лет увеличилась вдвое, а к 1939 г. достигла максимальной величины 12,5‰ [Винецкая, 1959], биомасса бентоса с 1935 по 1938-1940 гг. уменьшилась с 4,3 до 1 млн. т.

Вследствие сокращения объема стока Волги произошло отмирание самых восточных рукавов дельты (Джамбайского, Шароновского, Мало-Ганюшкинского и др.) и выпадение из нерестового фонда полупроходных рыб восточных ильменей. Ухудшилось обводнение и западных ильменей дельты Волги. Обмелели рукава дельты Урала и ухудшилось обводнение пойменных озер, утратила связь с морем река Эмба, где прежде также размножались пресноводные рыбы [Танасийчук, 1959]. Понижение уровня Каспия привело к заболачиванию, зарастанию, сокращению площади или полному высыханию придаточных озер терской дельты (Нижне-терские, Каракумские, Каракольские озера), где происходил массовый нерест и нагул полупроходных, речных и некоторых проходных рыб Террека [Демин, 1963]. В результате углубления русла Куры в связи с понижением базиса эрозии высохли придаточные озера р. Куры, где осуществлялось размножение рыб с озерно-полойным икротетанием [Державин, 1959]. Обмеление и зарастание устьевого взморья рек обусловили гибель рыб в период зимовки от ухудшения газового режима и в результате вмержания в лед рыб, оставшихся зимовать на малых глубинах [Танасийчук, 1959]. Ухудшение кормовой базы и высокая соленость воды в восточных районах Северного Каспия в 1936–1940 гг. привели к тому, что распространение основной массы полупроходных рыб ограничивалось западными районами Северного Каспия. В результате ухудшения условий нагула наблюдалось замедление роста северокаспийской воблы, размеры 3–5 годовиков уменьшились к 1938 г. по сравнению с периодом благоприятных условий откорма на 1,7–2,6 см [Шорыгин, 1952]. В совокупности с сокращением численности это обусловило уменьшение запасов и уловов воблы почти в 3 раза [Танасийчук, 1959]. Еще значительно уменьшилась численность стад куриной и туркменской воблы вследствие изменения водности рек, сокращения нерестилищ и площадей нагула.

Под воздействием неблагоприятных экологических условий в период размножения, откорма и зимовки численность и запасы полупроходных и речных рыб уменьшились, что обусловило сокращение их улова примерно до 200 тыс. т в 1940–1950 гг. против 417 тыс. т в 1934–1936 гг. С учетом уменьшения уловов сельдей и некоторых других рыб (кутум, морской судак, лосось) общее уменьшение уловов рыбы в Каспийском море в результате падения уровня моря оценивалось в 250 тыс. т, а ежегодный экономический ущерб — 100 млн. руб. [Попов, 1963]. После создания Куйбышевского и Волгоградского гидроузлов (1956–1959 гг.) уменьшился весенний сток в низовье Волги, снизились максимальные уровни половодья, сократилась его продолжительность и время стояния высоких уровней в дельте (табл. 22). В этих условиях еще более ухудшилось размножение полупроходных рыб. Уменьшение объема и высоты

**Сток и продолжительность весеннего половодья Волги,
индекс обводнения нерестилиц в естественных (1951–1955 гг.)
и зарегулированных (1960–1983 гг.) условиях [Каспийское море. Ихтиофауна... 1989]**

Годы	Сток Волги за IV–VI, км ³	Максимальный уровень воды у Астрахани, см	Продолжительность половодья, сутки	Индекс обводнения нерестилиц, %*
1951–1955	138,3	277	81	100,0
1960–1973	101,3	250	58	47,1
1974	124,9	275	91	80,1
1975	56,8	198	19	7,7
1976	63,8	194	23	11,2
1977	70,8	220	29	15,3
1978	87,6	243	36	44,5
1979	145,6	355	73	110,1
1980	82,8	235	45	32,0
1981	128,1	288	74	82,8
1982	77,2	248	37	29,7
1983	89,8	238	47	37,9

* Условная величина, представляющая собой произведение площади заливания нерестилиц на продолжительность заливания.

половодья обусловило сокращение размеров обводняемых нерестовых угдий дельты и продолжительности их затопления. Вместо оптимальных 2–3 месяцев, необходимых для нереста производителей и нагула молоди в полях, продолжительность откорма молоди сократилась до 20–25 дней, а в экстремально маловодные годы (1967, 1975, 1976) до двух недель.

В результате сокращения площади нерестилиц и продолжительности их заливания снижаются урожай и жизнестойкость молоди, увеличивается ее смертность в море и как следствие уменьшаются масштабы пополнения стад полупроходных рыб.

Объем стока половодья зарегулированной Волги был, как правило, значительно меньше оптимальных величин (120–160 км³) для формирования высоких урожаев молоди полупроходных рыб (см. табл. 22, 23).

Особенно неблагоприятно сложились условия размножения полупроходных рыб в середине 1970-х гг., когда наблюдалось несколько крайне маловодных лет и уровень моря понизился до отметки –29 м. В экстремально маловодные 1975 и 1976 гг. количество молоди (сеголетков) воблы в море уменьшилось соответственно в 3 и 10 раз, леща в 14 и 4 раза, по сравнению со средневодным 1974 г. Промысловый запас северокаспийской воблы поколений этих маловодных лет уменьшился почти втрое, а по сравнению с периодом до зарегулирования стока Волги в 5 раз: 1954–1960 гг. – 170,5 тыс. т; 1966–1974 гг. – 93,5 тыс. т; 1976–1979 гг. – 33,2 тыс. т.

**Урожайность воблы, леща, судака в зависимости от водности
весеннего половодья р. Волги [по Катунин и др., 1971]**

Градации стока, км ³	Урожайность молодежи, экз./час траления в море			
	Вобла	Лещ	Судак	n
<80	26	14	2,0	1
81-100	86	19	1,8	4
101-120	108	70	5,0	12
121-140	186	190	6,8	6
141-160	268	170	12,6	8
161-180	145	196	11,6	3
181-200	194	109	10,0	1
201-220	41	57	3,1	1

Уловы полупроходных рыб в годы промысла этих малоурожайных поколений оказались самыми низкими (14–16 тыс. т) за всю историю каспийского рыболовства [Каспийское море. Ихтиофауна... 1989].

Подъем уровня Каспийского моря в 1980-е гг. на 1 м благоприятствовал росту численности и уловов полупроходных рыб, так как в Северном Каспии расширились опресненные мелководные зоны, где обитают эти рыбы, повысилась их продуктивность. Уловы воблы, леща, судака, сазана увеличились с 15 тыс. т в 1980 г. до 32 тыс. т в 1987 г. Однако сохраняющееся внутригодовое перераспределение стока Волги и как следствие этого низкий объем половодья не позволяют рассчитывать на увеличение запасов полупроходных рыб до масштабов, наблюдавшихся в прошлом при таком же уровне моря (около –28 м), но в условиях естественного стока Волги.

На формирование запасов полупроходных рыб угнетающе действует ухудшение санитарного состояния Каспийского моря.

На происходящие изменения режима Каспия менее резко реагировали речные рыбы, основная масса которых сосредоточена в нижней части волжской дельты. Увеличение площади дельты, образование отмелого, опресненного, заросшего водной растительностью устьевого взморья Волги благоприятствовало сохранению запасов речных рыб. Однако в маловодные годы из-за ухудшения газового режима, заиления и заболачивания водоемов дельты ухудшается воспроизводство и этих рыб. В связи с резким уменьшением запасов полупроходных рыб роль речных рыб в общих уловах (без кильки) увеличилась с 15% в 1932 г. до 38% в 1978 г. Уловы этих пресноводных рыб составили в 1970–1980-е гг. около половины общей добычи полупроходных и речных рыб в Каспийском море, а в некоторые годы были выше уловов полупроходных рыб (см. рис. 18).

В связи с изменением численности и запасов промысловых рыб под влиянием падения уровня Каспийского моря, зарегулирования стока рек бассейна, других антропогенных воздействий существенно изменилась структура добываемой рыбной продукции (табл. 24).

Динамика вылова рыбы в Каспийском море

Рыбы	1932	1940	1950	1960	1970	1980	1987
Осетровые	<u>16,9</u> 100,0	<u>7,5</u> 44,4	<u>13,5</u> 79,9	<u>10,1</u> 59,8	<u>16,1</u> 95,3	<u>25,0</u> 147,9	<u>19,1</u> 113,0
Лососевые	<u>0,90</u> 100,0	<u>1,10</u> 122,2	<u>0,40</u> 44,4	<u>0,01</u> 1,1	<u>0,01</u> 1,1	<u>0,01</u> 1,1	<u>0,01</u> 1,1
Полупроходные (вобла, лещ, судак, сазан)	<u>241,9</u> 100,0	<u>165,1</u> 68,2	<u>202,9</u> 83,9	<u>112,4</u> 46,5	<u>44,3</u> 18,3	<u>14,7</u> 6,1	<u>31,6</u> 13,1
Речные (сом, щука, красноперка, линь и др.)	<u>62,2</u> 100,0	<u>25,8</u> 41,3	<u>34,0</u> 54,7	<u>32,1</u> 51,6	<u>42,8</u> 68,8	<u>37,6</u> 60,4	<u>28,3</u> 45,5
Сельди	<u>81,8</u> 100,0	<u>136,3</u> 166,9	<u>56,1</u> 68,6	<u>54,9</u> 67,1	<u>1,8</u> 2,2	<u>1,2</u> 1,5	<u>1,7</u> 2,1
Кефаль	-	<u>0,1</u> 100,0	<u>0,3</u> 300,0	<u>0,8</u> 800,0	<u>0,6</u> 600,0	<u>0,2</u> 200,0	<u>0,3</u> 300,0
Итого	<u>403,7</u> 100,0	<u>336,1</u> 83,2	<u>307,2</u> 76,1	<u>210,3</u> 52,1	<u>105,6</u> 26,2	<u>78,7</u> 19,5	<u>81,0</u> 20,1
Кильки	<u>6,9</u> 100,0	<u>8,9</u> 129,0	<u>21,6</u> 313,0	<u>176,0</u> 2550,7	<u>423,2</u> 6133,3	<u>304,8</u> 4417,4	<u>299,0</u> 4333,3
Всего	<u>410,6</u> 100,0	<u>345,0</u> 84,0	<u>328,8</u> 79,9	<u>386,3</u> 194,1	<u>528,8</u> 128,8	<u>383,5</u> 93,4	<u>380,0</u> 92,5
Доля уловов рыб без килек к общему вылову, %	98,3	97,4	93,7	54,4	20,0	18,6	21,3

Примечание: числитель — тыс. т, знаменатель — % к уловам 1932 г. (Уловы за 1932–1960 гг. (Гуревич, Лопатин, 1962); за 1970 г. (Казанчеев, 1981), 1980–1987 (Уловы рыбы... 1985, 1988).

В течение 50 лет при малоизменяющейся общей величине уловов рыбы в Каспийском море более чем в 5 раз уменьшилась добыча ценных («столовых») рыб и резко возросли уловы малоценной кильки, которая в основном используется для приготовления рыбной муки. Уловы воблы, леща, судака, сазана в 1980-е гг. составили менее 10% от их добычи в 1932 г., лососей — 1–2%, сельдей — 1–2%, сома, щуки и других речных рыб — 45–50%. Только уловы осетровых рыб имели тенденцию к росту, что объясняется их длительным жизненным циклом, результативностью принятых мер по охране от преждевременного вылова в море, осуществлением программ по превращению Каспийского моря в преимущественно осетровый водоем [Каспийское море. Ихтиофауна... 1989].

Из непромысловых рыб в Каспийском море многочисленны бычковые (Gobiidae) и атерина (Atherinidae).

Бычковые рыбы (Gobiidae) составляют существенную часть ихтиофауны Каспия. К настоящему времени известны и описаны более 30 видов и подвидов каспийских бычковых из родов *Knipowitschia* (3), *Neogobius* (7), *Mesogobius* (3), *Hyrcanogobius* (1), *Proterorhinus* (1), *Asra* (1), *Caspiosoma* (1), *Benthophiloides* (1), *Benthophilus* (16), *Anatirostrum* (1). Все они эндемичны

для Понто-Каспийско-Аральской области, а роды *Asra* и *Anatirostrum* обитают только в Каспии [Зенкевич, 1963; Каспийское море. Ихтиофауна... 1989].

Мелкие бычковые распространяются во всех частях моря, преимущественно в прибрежной зоне на глубине до 50–70 м. Места размножения располагаются в области морских мелководий, часть вблизи берегов. Пища бычков сходна по составу с пищей других бентосооядных рыб: это донные ракообразные, черви, моллюски, иногда рыба. Потребляя большое количество донных беспозвоночных, сами бычковые служат пищей многим ихтиофагам. Они входят в пищевой рацион осетровых, сельдей, белорыбицы, судака, жереха, сома, берша, окуня, наряду с кильками составляют существенный компонент питания тюленя.

Попытки промышленного лова бычков не дали удовлетворительного результата, их промысел не оправдывает производимых затрат. Основное значение бычковых в Каспийском море заключается в их роли как пищевого объекта многих ценных рыб.

Атериновые рыбы (*Atherinidae*) представлены в Каспийском море каспийской формой вида *Atherina mochon pontica* Eichwald, проникшего в Каспий, видимо, в Хвалынское время из Черноморского бассейна через Кумо-Манычскую впадину вместе с некоторыми другими средиземноморскими видами, которые образовали особые каспийские формы [Зенкевич, 1963].

Каспийская атерина (*Atherina mochon pontica natio caspia* (Eichwald)) обитает в прибрежной зоне моря с глубинами менее 100 м, довольно многочисленна, но крупных скоплений не образует. Нерестилища расположены в юго-западной части Северного Каспия, у полуострова Бузачи, в Кызылгачском заливе. Питание характеризуется эврифагией. Наряду с потреблением планктонных форм она питается донными ракообразными (гаммариды, мизиды) и полихетами (нерейды). Сама атерина входит в рацион осетра, севрюги, белуги, судака, хищных сельдей.

Специального промысла атерины нет, она попадает в небольшом количестве при лове килек береговыми орудиями [Казанчеев, 1981].

Другие объекты промысла

Из беспозвоночных в Каспийском море объектом промысла служат **речные раки (*Astacidae*)**. В бассейне Каспия обитают толстопалый рак (*Astacus pachypus* Rathke) и 2 подвида длиннопалого рака: типичная форма (*Astacus leptodactylus leptodactylus* Eschholz) и каспийский подвид (*A. leptodactylus eichwaldi* Bott.).

Толстопалый рак распространен в прибрежной части Среднего и Южного Каспия, каспийский подвид длиннопалого рака — по всему морю, а типичный подвид этого рака обитает исключительно в пресных водах: в водоемах Волго-Ахтубинской поймы и дельты Волги.

В 1950-х гг. добыча раков, главным образом в водоемах Волго-Ахтубинской поймы, достигала 0,14 тыс. т [Гуревич, Лопатин, 1962], а в отдельные годы периода 1970–1983 гг. в пойме и дельте Волги добывалось до 0,23 тыс. т. Максимальный улов раков в море, в основном в Красноводском заливе, составил до 0,1 тыс. т.

Единственный представитель млекопитающих в водной фауне Каспия — **каспийский тюлень (*Pusa caspica Gmelin*)**, относится к арктическому комплексу фауны. Каспийский тюлень близок к беломорской нерпе *Pusa hispida* Schreber, предки которой проникли в ледниковую эпоху из Северного Ледовитого океана по системе рек и озер в Каспийское море. Тюлень распространен повсеместно от прибрежных районов Северного Каспия до южного берега моря. В осенне-зимний сезон тюлени концентрируются в Северном Каспии, где на льдах происходит спаривание, деторождение и линька. Весной и летом тюлени рассеиваются для нагула по акватории Среднего и Южного Каспия. Каспийский тюлень питается рыбой, около 80% рациона составляет килька. Потребление кильки популяцией тюленя (около 300 тыс. т) соизмеримо с объемом ее промышленной добычи. Круглогодичное интенсивное промышленное изъятие кильки ухудшает условия охоты тюленя, как и других потребителей этой пищи (белуга, хищные сельди). Наибольший ущерб поголовью тюленя наносят волки, которые истребляют молодняк на ценных залежках.

Промысел каспийского тюленя имеет многовековую историю. В начале XX столетия ежегодный выбой составлял 115 тыс. голов. В 1930-х гг. промысел достиг максимума — 2276 тыс. голов; основу добычи составляли детные самки и приплод. В результате неограниченной добычи тюленя в последующие годы состояние запасов резко ухудшилось, возникла угроза полного уничтожения стада. В 1966–1970 гг. был принят комплекс охранно-регулирующих мер и основу добычи стал составлять приплод (белек, сиварь). В настоящее время промысел каспийского тюленя лимитируется и ограничен жесткими сроками. Принятые меры привели к стабилизации численности маточного поголовья стада тюленя и восстановлению многовозрастной структуры воспроизводящей части популяции [Каспийское море. Ихтиофауна... 1989].

ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ГИДРОБИОНТОВ

Сущность процесса биологического продуцирования составляют новообразование органических веществ из минеральных в результате жизнедеятельности растений и последующая утилизация и трансформация этого первичного органического вещества животными, осуществляемые через пищевые взаимоотношения организмов. Темп, направленность, качественная и количественная специфика этого процесса в водных экосистемах зависят как от физико-географических особенностей водоема, так и от видовых свойств гидробионтов: продуцентов и консументов различных трофических уровней.

Первичное органическое вещество, которое прямо или косвенно служит источником пищи для всего животного населения водоема, образуется в Каспийском море в результате фотосинтетической деятельности водорослей и цветковых растений. Часть органического вещества поступает в море в готовой форме со стоком рек в виде живых организмов (биологический сток), детрита и растворенных органических соединений.

Донные макрофиты распространяются в прибрежном мелководье, в морских заливах и бухтах, где являются основным поставщиком первичного органического вещества и пищи для обитающих там беспозвоночных животных (речные раки, креветки и др.) и водоплавающих птиц. Общая биомасса фитобентоса (высших растений и донных макроскопических водорослей) оценивалась в Каспийском море в размере около 3 млн. т в сыром веществе, в том числе zostеры около 70 тыс. т [Зенкевич, 1963]. Продукция фитобентоса составляла в сопоставимых единицах (сухое вещество) от первичной продукции планктона Каспийского моря всего около 0,2% [Дацко, 1959]. Конечно, этим не снимается вопрос о локальном значении фитобентоса в трофике морских прибрежных сообществ.

Невелика доля и аллохтонного органического вещества по сравнению с первичной продукцией планктона Каспийского моря. Привнос органического вещества со стоком рек оценивается в 7 млн. т в год или 3,5% от годовой первичной продукции планктона [Дацко, 1959; Максимова, 1973].

Даже в Северном Каспии, куда поступает более 80% речного стока, общее количество органического вещества, образовавшегося в море при фотосинтезе фитопланктона значительно превышает вынос аллохтонных органических веществ Волгой. В среднем за 1954–1963 гг. поступление органического вещества со стоком Волги за период половодья (апрель – июнь) составило 17,8% от первичной продукции планктона в Северном Каспии за июнь и август [Винецкая, 1966]. В многоводном 1979 г. годовое поступление аллохтонного органического вещества составило 24% от годовой первичной продукции планктона в Северном Каспии, которая оценивается в 22,7 млн. т $C_{орг}$ или 39 млн. т органического вещества (табл. 25).

Таблица 25

Сезонные изменения величин первичной продукции планктона в разных частях Каспийского моря, $C_{орг}$, млн. т [Каспийское море. Фауна... 1985]

Районы моря	Зима	Весна	Лето	Осень	Год
Северный Каспий	0,1	4,4	11,5	6,7	22,7
Средний Каспий	2,3	13,0	19,3	16,3	50,9
Южный Каспий	8,3	10,4	9,1	13,2	41,0
Весь Каспий	10,7	27,8	39,9	36,2	114,6

В составе аллохтонного органического вещества отмечалось высокое содержание трудноминерализуемых веществ (водного гумуса), что обуславливает слабое вовлечение его в биопродукционные процессы и накопление в морской воде [Дацко, 1959; Каспийское море. Гидрология... 1986]. При исследовании состава и распределения аллохтонного взвешенного органического вещества отмечалось относительно высокое содержание стойких органических соединений в волжской взвеси, ограниченная область распространения волжского детрита в Северном Каспии, локальное значение в пищевых цепях трофосистемы Северного Каспия [Горшкова, 1951; Гершанович, Грундульс, 1969; Кун, 1959; Яблонская, 1969].

Средняя годовая первичная продукция планктона Каспийского моря, определенная по суточным колебаниям кислорода [Бруевич, 1937; Дацко, 1959] и радиоуглеродным методом [Салманов, 1985], оценивается близкими величинами (200 млн. т органического вещества и 115 млн. т $C_{орг}$) и значительно превосходит все прочие источники первичного органического вещества (табл. 26). По массе, биохимическому составу (преобладание легкоусвояемых компонентов) и форме (мельчайшие водоросли) органическое вещество фитопланктона представляет собой главный источник первичной пищи для гетеротрофных планктонных и донных животных Каспийского моря. Только в прибрежных районах, особенно на мелководном устьевом взморье, возрастает трофическая роль макрофитов и аллохтонного органического вещества, которые, если прямо и не используются консументами, являются здесь своего рода органическим удобрением морских вод.

**Ориентировочный баланс органического вещества в Каспийском море
[Максимова, 1973]**

Показатели	Приход		Показатели	Расход	
	тыс. т в год	%		тыс. т в год	%
Продукция фитопланктона	200000	96,4	Деструкция	199240	96,1
Продукция макрофитов	375	0,2	Изъятие с выловом рыбы	135	0,1
Поступление со стоком рек	7000	3,4	Аккумуляция в донных отложениях	8000	3,8
Общий приход	207375	100	Общий расход	207375	100

Трофическая структура каспийского зоопланктона недостаточно изучена и требует дальнейшего исследования. По имеющимся данным, пресноводных по происхождению ветвистоусых (*Moina*, *Bosmina*, *Daphnia*, *Diaphanosoma*) и коловраток (*Brachionus*, *Keratella*, *Filinia*), за исключением хищной *Asplanchna priodonta*, можно отнести к фитофагам, которые питаются мелкими формами фитопланктона. Некоторые придонные *Cladocera* (*Chydorus*, *Alona*) наряду с планктонными водорослями потребляют детрит. В отличие от пресноводных *Cladocera* большинство каспийских полифемид по строению конечностей и составу пищи должны быть отнесены к хищным формам. Например, в пище *Evadne anonyx* отмечены копеподиты и науплии копепод, инфузории, коловратки. К группе хищников можно отнести и *Halicyclops sarsi*, которому из-за небольших его размеров (0,34–0,37 мм) доступны только простейшие и мелкие коловратки [Каспийское море. Фауна... 1985].

Наиболее массовая форма зоопланктона мелководной зоны моря *Calanipeda aquae dulcis* питается преимущественно растительным детритом и водорослями. Три другие массовые формы *Eurytemora grimmi*, *E. minor*, *Limnocalanus grimaldii* относятся к фитофагам, в их пище преобладает пиропитовая водоросль *Exuviaella cordata*, которая обычно доминирует в фитопланктоне. К фитофагам относятся недавний вселенец из Азово-Черноморского бассейна – *Acartia clausi*. Одноклеточными планктонными водорослями с небольшой долей мелких ракообразных питаются и массовые пелагические мизиды Каспийского моря [Каспийское море. Фауна... 1985].

Принимая во внимание биомассу упомянутых видов и групп каспийских зоопланктеров, можно считать, что в зоопланктоне моря господствуют первичные консументы, а доля вторичных консументов (планктонных хищников) невелика.

К консументам 1-го порядка, т.е. потребителям первичного органического вещества, должны быть отнесены и большинство форм бентоса [Jablonskaja, 1979]. Так каспийские *Bivalvia* – преимущественно сестоно-

фаги-фильтраторы — извлекают из водной взвеси мелкие (15–25 мкм) округлые клетки диатомовых, динофлагеллят, зеленых и сине-зеленых водорослей, мелкозернистый детрит планктонного происхождения. Крупные, иголячатые и соединенные в цепочки диатомовые (*Rh. calcar-avis*, *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros* и другие), нитчатые зеленые (*Spirogyra*) и сине-зеленые (*Aphanizomenon flos-aquae*) водоросли, обильно представленные в планктоне, в пище этих моллюсков в сколько-нибудь заметном количестве не обнаруживаются. Только после отмирания эти формы планктонных водорослей становятся доступными для некоторых двустворчатых моллюсков и других донных беспозвоночных — детритофагов. Например, в пищеварительном тракте *Abra ovata*, которая с помощью хоботообразного сифона собирает частицы пищи с поверхности грунта, в массе встречаются мелкие остатки (шипики, кусочки створок) ризосолении. Ризосолениевый детрит обнаруживается также в пище некоторых каридид (*Cerastoderma*, *Hypanis*), способных взмучивать частицы с поверхности донных отложений.

Среди донных ракообразных Каспия отмечены фитофаги, детритофаги и всеядные (эврифаги) формы.

К фито- и детритофагам — потребителям мелких (не более 20 мкм, редко 40–50 мкм) одноклеточных водорослей и тонкозернистого детрита — относятся: корофииды, виды *Chaetogammarus* (Martynov), *Akerogammarus contiguus* (Pjatakova), *Gmelinopsis tyberculata* G.O. Sars, *Gmelina brachyura* Derzh. at Pjat., *Pontoporeta affinis microphthalma* Grimm) и другие обитатели преимущественно открытых районов моря.

К группе эврифагов — потребителей более крупных частиц грубого детрита (до 600 мкм) растительного и животного происхождения, а иногда и живых животных — относятся *Dikerogammarus haemobaphes*, *Niphargoides* (*Stenogammarus*) *similis*, N. (*Pontogammarus*) *robustoides*, N. (*P.*) *abbreviatus*, *Amathillina cristata* и другие относительно крупные бокоплавы, часто обитатели зарослей макрофитов и прибрежного мелководья.

К детритофагам относится большинство каспийских Cumacea и Mysidacea, а также мелкие полихеты из семейства Ampharetidae. Эврифагия характерна для *Nereis diversicolor*, который поглощает поверхностный слой осадка вместе с детритом, живыми растениями и мелкими животными, без специального выбора или охоты за ними. Значительную роль в питании nereis, как и других детритофагов, играет бактериальная пища [Жукова, 1954].

Используют в пищу как растения (водоросли *Cladophora* и др.), так и животных (мизиды, бокоплавы) вселившиеся в Каспийское море креветки рода *Palaemon*. Другой массовый вселенец краб *Rhithropanopeus harrisi* оказался преимущественно плотоядной формой, он потребляет моллюсков, амфипод, остракод, nereid, гидроидов, отчасти растительную пищу. С вселением краба, который использует ту же пищу, что и рыбы-бентофаги, и сам служит пищей многим из них, произошло некоторое удлинение пищевой цепи от первичных консументов (донные беспозвоночные, фито- и детритофаги) к конечной продукции (промысловые рыбы). Усили-

лись конкурентные отношения в биоценозах бентоса и обрастания в связи с вселением и массовым развитием баянусов, которые, как и другие донные беспозвоночные-фильтраторы, питаются планктоном и взвешенным в воде детритом. В то же время акклиматизация детритоядных форм — *Nereis diversicolor* и *Abra ovata* — прошла, видимо, безболезненно для местных видов. Абра и nereis распространились в Каспийском море в зоне мягких илистых грунтов, которые были до этого слабо заселены формами местной каспийской фауны. Эти вселенцы, вошедшие в рацион многих рыб-бентофагов, способствовали мобилизации органических веществ донных осадков моря на создание полезной биологической продукции.

По преобладающему типу питания наиболее многочисленные рыбы Каспийского моря делятся на 3 основные группы: 1 — зоопланктофаги, 2 — бентофаги, 3 — ихтиофаги или на консументов 2-го и 3-го порядка. Типичных потребителей фитопланктона среди рыб, обитающих в море, не отмечено, хотя некоторые зоопланктофаги наряду с планктонными животными заглатывают в небольшом количестве и водоросли.

Детритом и донными водорослями питаются акклиматизировавшиеся в Каспийском море кефали сингиль и остронос. Однако питание этих новых для фауны Каспия рыб изучено недостаточно полно, имеются данные о потреблении каспийскими кефальями и животной пищи, в частности, икры сельдей [Каспийское море. Ихтиофауна... 1989].

Наиболее многочисленными потребителями зоопланктона являются представители рода *Chupeonella* — анчоусовидная, большеглазая и обыкновенная кильки, а также каспийский пузанок (табл. 27).

Особенно большое значение в пище всех каспийских планктофагов имеют веслоногие ракообразные и среди них эвритемора, которая в массе развивается в планктоне Среднего и Южного Каспия. Питание молодых (мелких) особей осуществляется за счет форм прибрежного и поверхностного планктона — каланипеды, циклопов, ветвистоусых, личинок усоногих ракообразных.

Анчоусовидная килька имеет самый широкий ареал по сравнению с двумя другими видами килек и наибольшие концентрации образует в зоне с глубинами 50–100 м, меньшие — в глубинной области и самые низкие — в прибрежной. Основную часть рациона анчоусовидной кильки в 1950-е гг. составляла эвритемора, использовались также обитатели поверхностных вод — циклопы и ветвистоусые [Приходько, Скобелина, 1967]. В 1970-е гг. анчоусовидная килька освоила новые объекты питания — циприсовидных личинок и науплиусов баянусов, однако главной пищей по-прежнему оставалась эвритемора.

В пище обыкновенной кильки (обитатели прибрежной области моря с глубинами менее 100 м) наряду с планктонными ракообразными в значительном количестве присутствуют организмы планктобентоса (мизиды, амфиподы) и личинки моллюсков. В Северном Каспии эта килька питается Soropoda, преобладающими в планктоне этой части моря, пресноводными Cladocera и ракообразными планктобентоса (Mysidacea, Cumacea, Amphipoda).

Состав пищи рыб-планктофагов Каспийского моря, % по весу
[Каспийское море. Фауна... 1985; Чайнова, 1940]

Компоненты пищи	Кильки				Пузанок каспийский
	анчоусовидная	большеглазая	обыкновенная		
Copepoda	77,0	53,0	70,9	57,6*	72,9
<i>Limnocalanus grimaldii</i>	1,8	0,8	0,6	—	+
<i>Calanipeda aquae dulcis</i>	—	—	+	29,8*	+
<i>Eurytemora</i> sp.	67,7	44,9	60,8	0,8*	+
<i>Hetercope caspia</i>	0,1	—	—	14,3*	+
<i>Halicyclops sarsi</i>	4,2	7,3	9,5	8,1*	+
Copepoda прочие	3,2	—	—	4,6	
Cladocera	0,9	0,8	4,2	20,3*	+
<i>Cercopagis</i> sp.	—	0,8	—	+	+
<i>Podonevadne camptonyx</i>	—	—	3,6	—	+
<i>Podonevadne trigona</i>	0,3	—	0,6	—	—
<i>Podonevadne angusta</i>	0,2	—	—	—	—
<i>Cornigerius maeoticus</i>	0,4	—	—	—	+
Rotatoria	—	—	—	1,2	—
Cirripedia nauplii, cypris	22,1	—	—	—	—
Mysidacea	—	46,2	17,8	7,2*	17,9
Cumacea	—	—	—	3,1*	1,4
Amphipoda	—	—	3,2	1,5*	2,0
Bivalvia larvae	—	—	3,9	+	
Прочее	—	—	—	9,1*	5,8

* Северная часть моря.

Примерно такой же состав пищи характерен для каспийского пузанка (см. табл. 27).

Наименьшим разнообразием характеризуется спектр питания большеглазой кильки, которая обитает вдали от берегов и в относительно глубоких слоях воды. В составе ее пищи преобладали эвритемора, мизиды, а также обитатель глубоководных зон моря арктический рачок лимнокаланус, тогда как формы прибрежного или поверхностного планктона почти не встречались [Приходько, 1974]. Наиболее многочисленными зоопланктофаги Каспийского моря при сходстве основного типа питания расходятся по зонам откорма и составу преобладающих объектов питания.

Обыкновенная килька и каспийский пузанок питаются преимущественно формами прибрежного и поверхностного планктона и планктобентоса, большеглазая килька в основном использует планктонных мигрантов (взрослые стадии эвритеморы, лимнокаланус, мизиды) глубин-

ных областей моря, а наиболее широко распространенная анчоусовидная килька осваивает как поверхностные, так и мигрирующие формы планктона открытой пелагиали.

Донные ракообразные и моллюски преобладают в пище основных бентосоядных рыб Каспия (табл. 28). В рационе воблы, леща и сазана, которые откармливаются главным образом в опресненных районах Северного Каспия, преобладают моллюски автохтонного каспийского комплекса (*Dreissena*, *Hypania*, *Didacna*). В отличие от этих полупроходных рыб питание осетра и севрюги, которые используют пастбища в пределах всего моря, характеризуется преимущественным потреблением моллюсков средиземноморского комплекса. Почти не используются рыбами-бентофагами такие массовые в бентосе моря моллюски, как *Mytilaster lineatus*, *Dreissena rostriformis*. Редко встречаются в пище рыб взрослые особи *Balanus*. Все эти формы представляют своего рода трофические тупики.

Наибольшее значение в питании рыб-бентофагов имеют высшие ракообразные — амфиподы, кумацеи, мизиды; после проникновения в Каспий стал активно использоваться краб *Rh. harrisii*. Черви представлены в пище рыб-бентофагов главным образом полихетами автохтонного (*Hypaniela kowalewskii*, *Hypania invalida*) и средиземноморского (*Nereis diversicolor*) комплексов. Олигохеты, биомасса которых после зарегулирования речного стока увеличилась, в пище рыб-бентофагов встречаются в небольшом количестве.

Как отмечалось ранее, осетр и севрюга наряду с питанием донными беспозвоночными потребляют рыбную пищу. Главные объекты их питания — мелкие донные (бычковые) и пелагические (кильки, атерина) рыбы. Например, пища подрастающих особей (длина 41–80 см) осетра на 30–65% состояла в 1976–1978 гг. из остатков рыб. Рыба составляет значительную долю рациона севрюги [Каспийское море. Фауна... 1985].

Специфический для данного вида характер питания устойчиво сохраняется во времени, несмотря на изменения состава и биомассы бентоса. Так, например, северокаспийская вобла в течение всего времени с 1930-х по 1970-е гг. характеризовалась как моллюскоед. Однако, в связи с уменьшением количества ее главного объекта питания — моллюска дрейссены — в бентосе Северного Каспия она перешла на потребление заменяющей и второстепенной пищи и стала интенсивно использовать других северокаспийских моллюсков (табл. 29). В рационе леща устойчиво сохранялись основные компоненты его питания в Северном Каспии — солоноватоводные моллюски (гипанис), каспийские ракообразные (амфиподы, кумацеи) и черви (амфаретиды, олигохеты), изменялось только соотношение этих групп организмов в его пище.

Общая схема возрастных изменений питания осетра сохранилась с 1930-х гг. до настоящего времени: молодой осетр — ракоед, в среднем возрасте он питается смешанной пищей с большим потреблением рыбы, а в старшем возрасте становится моллюскоедом [Шорыгин, 1952]. Произошли только изменения в видовом составе групп пищевых организмов:

Состав пищи рыб-бенитофавов Каспийского моря, % по весу [Каспийское море. Фауна... 1985]

Компоненты пищи	Осень		Севрюга		Вобла		Лещ		Сазан		Бычки	
	молодь	взрослые	молодь	взрослые	молодь	взрослые	молодь	взрослые	взрослые	песочник	кругляк	щучик
Mollusca	0,1	49,8	-	14,3	21,1	57,5	5,6	41,5	17,8	20,1	21,8	5,6
<i>Dreissena</i>	-	-	-	-	8,7	8,5	1,3	4,4	17,3	1,3	6,4	3,6
<i>Hypanis</i>	-	3,5	-	0,1	5,8	23,2	4,2	29,5	-	3,6	2,4	-
<i>Didacna</i>	-	-	-	-	3,3	14,5	-	1,6	-	3,4	1,5	1,8
<i>Cerastoderma</i>	-	3,5	-	0,9	-	1,4	-	2,0	-	0,9	0,2	-
<i>Abra</i>	0,1	39,1	-	11,6	2,7	9,9	0,1	4,0	-	10,4	10,0	-
Прочие	-	3,7	-	1,7	0,6	-	-	-	0,5	0,5	1,3	0,2
Crustacea	56,6	20,6	82,5	44,4	44,9	31,0	61,5	19,9	36,0	64,6	71,0	91,6
Amphipoda	36,0	8,0	29,3	26,6	19,6	3,4	23,4	7,5	33,3	38,5	23,5	45,1
Cumacea	9,0	0,1	24,7	2,6	8,1	2,1	16,5	10,4	1,0	3,2	5,9	16,4
Mysidacea	5,7	0,5	24,8	0,8	1,0	-	1,7	0,2	-	2,7	0,2	21,8
Isopoda	-	2,4	-	3,3	-	-	-	-	-	-	-	-
Decapoda	5,9	8,6	3,7	10,6	9,2	24,5	0,3	1,4	-	19,9	39,7	7,2
Cirripedia	-	-	-	-	1,0	0,5	0,1	-	-	-	0,9	-
Soropoda	-	-	-	-	1,2	-	7,5	0,1	1,0	-	-	-
Cladocera	-	-	-	-	0,0	-	9,3	-	0,2	-	-	-
Прочие	-	1,0	-	0,5	4,8	0,5	2,7	0,3	0,5	0,3	0,8	0,5
Vermes	35,9	3,6	11,7	23,3	18,0	1,6	21,6	28,6	0,5	7,6	3,0	0,2
Oligochaeta	-	-	0,2	0,3	5,6	0,0	4,6	7,2	0,5	0,7	0,2	-
Ampharetidae	-	0,1	0,3	-	1,7	0,3	16,7	18,8	-	0,4	0,1	0,2
Nereidae	35,9	3,5	11,2	23,0	10,7	1,3	0,3	0,3	-	6,4	2,7	-
Прочие	-	-	-	-	-	-	-	2,3	-	0,1	-	-
Chironomidae	-	0,5	-	0,2	2,5	0,2	8,5	1,9	16,0	0,3	0,6	0,7
Pisces	2,0	15,8	5,8	12,5	-	0,1	-	-	1,0	6,2	1,7	0,8

Компоненты пищи	Осетр		Севрюга		Вобла		Лещ		Сазан		Бычки	
	молодь	взрослые	молодь	взрослые	молодь	взрослые	молодь	взрослые	взрослые	песочник	кругляк	щупик
Gobiidae	0,7	7,8	2,1	2,3	-	0,1	-	-	-	-	-	-
<i>Clupeomella</i>	0,7	3,3	3,4	8,4	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Atherina</i>	-	1,3	-	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-
Прочие	0,6	3,4	0,3	1,6	-	-	-	-	1,0	6,2	1,7	0,8
Растения	-	-	-	-	9,9	4,7	1,8	0,6	13,0	-	-	-
Грунт	-	-	-	-	-	-	0,9	7,5	11,5	1,0	1,7	0,5
Прочес	5,3	9,7	-	5,2	3,6	4,9	0,1	-	4,2	0,2	0,2	0,6
Акклиматизанты	41,9	51,3	14,9	45,4	23,6	36,2	0,8	5,7	-	36,8	53,7	7,2

Таблица 29
 Многолетние изменения состава пищи взрослой воibly в Северном Каспии, % по массе [Каспийское море. Фауна... 1985]

Компоненты пищи	Годы													
	1935	1937	1948	1954	1955	1956	1957	1962	1970	1971	1973	1974	1976	
Mollusca	80	49	73	59	76	73	74	68	78	63	63	77	53	
<i>Dreissena</i>	44	2	52	28	33	25	23	40	28	15	15	14	3	
<i>Adacna</i>	3	11	3	2	6	8	6	+	13	6	3	6	+	
<i>Monodacna</i>	27	34	14	24	34	37	39	23	14	8	23	28	21	
<i>Didacna</i>	3	+	3	5	2	-	+	-	21	32	19	23	5	
<i>Abra</i>	-	-	-	-	-	1	4	+	1	1	1	4	22	
Прочие	3	2	1	+	1	2	2	5	1	1	2	2	2	
Crustacea	4	25	13	17	12	7	12	6	13	17	10	14	28	
Amphipoda	3	2	9	5	6	4	6	3	3	3	2	2	2	
Cumacea	+	18	+	3	2	1	2	2	1	3	1	+	1	
Myidacea	1	+	4	1	1	2	3	+	+	1	+	+	+	
Decapoda	-	-	-	-	-	-	-	1	9	10	6	12	25	
Ostracoda	+	5	+	8	3	+	1	-	-	-	1	-	+	
Vermes	+	4	3	4	3	2	1	2	+	3	2	1	1	
Oligochaeta	+	-	+	1	2	1	+	2	+	3	2	+	+	
Ampharetidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	
Nereidae	-	-	3	3	1	1	1	+	-	+	+	1	1	
Прочие	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Chironomidae	+	6	1	+	-	1	+	+	+	+	-	-	+	
Pisces	3	1	-	1	-	1	+	+	2	+	-	+	1	
Hydrozoa	7	4	1	1	1	1	+	3	-	-	-	+	1	
Растения	2	-	5	11	6	9	9	13	6	3	11	5	10	
Грунт	4	11	+	6	2	6	3	8	1	13	11	3	2	
Прочее	-	+	4	1	-	-	+	+	-	1	2	+	4	

автохтонные моллюски (монодакна, адакна) заменились средиземноморскими (абра), в группе ракообразных появился краб, а среди червей, доля которых в пище осетра увеличилась, появился nereis. Как и в 1930-х гг., молодь севрюги в настоящее время питается преимущественно ракообразными (мизиды, амфиподы). Рацион взрослой севрюги стал разнообразнее: помимо рыбы (кильки, бычки) и ракообразных она в значительном количестве потребляет nereid.

Бычки песочник и кругляк при сохранении общего типа питания донными беспозвоночными включили в свой рацион вселенцев средиземноморского комплекса – краба, nereis, абру, которые в большом количестве развиваются в бентосе моря.

Продукция ихтиофагов через потребление рыб-бентофагов (бычки, вобла) и планктофагов (кильки, сельди и др.) формируется за счет ресурсов бентоса и планктона Каспийского моря. Основную массу пищи белуги в современных условиях, как и в прошлом, составляют бычки, кильки, а в северной части моря – вобла (табл. 30). Молодь белуги питается мизидами. В современных условиях в рационе белуги уменьшилось количество сельдей, карповых в соответствии с уменьшением численности и запасов этих рыб в море.

Бычки, кильки и вобла как в 1930-е, так и в 1970-е гг. составляли основную часть рациона взрослых особей северокаспийского судака, а мизиды – молоди. В 1970-е гг. в связи с уменьшением численности бычков и обыкновенной кильки в Северном Каспии значение воблы в питании судака возросло.

За исключением каспийского пузанка, прочие морские и проходные сельди – хищники (см. табл. 30). Они питаются мелкими пелагическими рыбами, преимущественно кильками с небольшой добавкой ракообразных (планктонные копеподы, амфиподы, мизиды). Ихтиофагами являются взрослые особи каспийского лосося и белорыбицы, которые с потребления ракообразных в молодом возрасте переходят на питание кильками, сельдями, бычками и другими рыбами. Разнообразен рацион каспийского тюленя, в пище которого встречаются ракообразные (краб, мизиды, гаммариды, креветки), сельдевые (кильки, сельди), бычковые, карповые (вобла, лещ, густера, белоглазка, сазан, чехонь, сопа), атерина, судак, сом и другие рыбы. Однако преобладающую часть рациона тюленя составляют кильки (80% по весу). Только в северной части моря основу питания тюленя составляют карповые, среди которых преобладает вобла. [Каспийское море. Ихтиофауна... 1989].

Виды-акклиматизанты вошли в рацион многих каспийских рыб, однако их доля в пище разных видов и возрастных стадий рыб различна. Среди бентофагов в наибольшей степени перешли на питание беспозвоночными-акклиматизантами осетр и севрюга, у которых в рационе взрослых особей вселенцы абра, nereis, краб составляют более 50%.

Перешли на потребление донных беспозвоночных-акклиматизантов и наиболее многочисленные бычки Каспийского моря [Гаибова, Рагимов, 1970].

Состав пищи хищных рыб Каспийского моря, % по весу
[Каспийское море. Фауна... 1985; Пискунов, 1961; Вегчанин, 1984]

Компоненты пищи	Белуга		Судак		Сельди					
	молодь	взрослые	молодь	взрослые	большеглазый пузанок	долгинская аграханская	белоголовая	волжская	черноспинка	
										0,5
<i>Crustacea</i>	70,0	3,8	24,4	4,3	2,9	0,5	7,6	26,5	22,6	37,7
<i>Seropoda</i>	-	-	-	-	2,9	-	-	-	+	-
<i>Mysidacea</i>	70,0	0,3	24,4	4,3	-	0,5	7,6	-	+	33,9
<i>Amphipoda</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	3,8
<i>Decapoda</i>	-	3,2	-	-	-	-	-	26,5	-	-
Прочие	-	0,3	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pisces</i>	30,0	94,8	75,6	95,7	97,1	99,5	92,4	72,1	77,4	62,3
<i>Gobiidae</i>	30,0	27,5	32,5	17,8	-	-	-	16,8	-	-
<i>Clupeonella</i>	-	38,8	11,7	6,5	97,1	99,5	92,4	23,9	77,4	62,3
<i>Alosa</i>	-	2,0	0,4	1,9	-	-	-	0,1	-	-
<i>Rutilus rutilus</i>	-	4,0	26,6	59,9	-	-	-	-	-	-
<i>Atherina</i>	-	0,3	3,0	3,3	-	-	-	26,6	-	-
Прочие	-	22,2	1,4	6,3	-	-	-	4,7	-	-
Прочее	-	1,4	-	-	-	-	-	1,4	-	-

Освоила беспозвоночных-акклиматизантов (абра, краб, нереис) частично и северокаспийская вобла, у которой в рационе взрослых особей они составляли до 1/3 веса пищи. Небольшое значение эти беспозвоночные имели в пище северокаспийского леща, нагульный ареал которого ограничен наиболее опресненной частью Северного Каспия, где формы средиземноморского комплекса развиваются слабо.

Важно отметить, что у всех рыб-бентофагов Каспийского моря, старшие возрастные группы которых перешли на значительное потребление беспозвоночных-акклиматизантов, питание молодежи осуществляется главным образом за счет аборигенов автохтонного и пресноводного комплексов. Так мелкие сеголетки осетра и севрюги в Северном Каспии, сеголетки осетра в районе устьевого взморья Куры питались исключительно ракообразными (амфиподы, мизиды) каспийского автохтонного комплекса [Полянинова, 1983; Молодцова, 1984; Карзинкин, Солдатова, Шеханова, 1961]. Почти целиком из аборигенов автохтонного каспийского комплекса состоит пища молодежи северокаспийских леща и воблы, а также хищников судака и белуги, главную пищу которых составляют каспийские мизиды. В питании других многочисленных хищников Каспийского моря (сельди волжская и черноспинка, пузанок большеглазый, сельдь долгинская), поскольку они питаются кильками, атериной, бычками, также основную роль играют аборигены каспийской фауны. От обилия организмов коренной каспийской фауны зависит обеспеченность пищей бентофагов и ихтиофагов в период формирования численности их популяций. В пище наиболее многочисленных планктофагов Каспийского моря (анчоусовидная и большеглазая кильки, каспийский пузанок) главную роль играют планктонные ракообразные автохтонного (эвритемора, галициклопс) и арктического (лимнокаланус, мизиды) комплексов. От обилия этих аборигенов своеобразной каспийской фауны зависит формирование запасов этих рыб. Таким образом, несмотря на усиление по сравнению с прошлым значения организмов средиземноморского комплекса (особенно вселенцев) в биологии современного Каспийского моря, питание большинства промысловых рыб связано с сообществами гидробионтов автохтонного каспийского и пресноводного комплексов. Только в пище взрослых осетра, севрюги и бычков акклиматизанты заняли ведущее положение.

В настоящее время основным местом откорма молодежи промысловых рыб служит Северный Каспий, так как сюда поступает молодежь проходных и полупроходных рыб с естественных нерестилищ Волги и Урала, а также основная часть продукции рыбоводных заводов и хозяйств.

Как отмечено выше, молодежь как мирных, так и хищных рыб питается ракообразными каспийского автохтонного комплекса. В связи с этим наблюдается сходство состава пищи молодежи разных видов, что приводит к возникновению конкурентных отношений. Так, например, отмечается значительное совпадение состава пищи молодежи осетра, севрюги (длиной до 40 см), воблы, леща (сеголетки и годовики) и бычков. Индексы сходства пищи (СП) достигали 70%, так как все эти рыбы питались в основ-

ном гаммаридами, корофиидами, кумацеями (табл. 31). У молоди белуги пища наиболее сходна с пищей молоди судака и севрюги, так как вся эта молодь питается преимущественно мизидами.

При уменьшении количества высших ракообразных (амфиподы, мизиды, кумацеи) в Северном Каспии, что наблюдается при сокращении волжского стока и понижении уровня моря, происходит обострение пищевых отношений между рыбами в период формирования численности поколений. По мере расширения и изменения спектров питания старших возрастных групп этих рыб степень сходства пищи уменьшается и пищевая конкуренция ослабевает.

В трофической системе Каспийского моря выделяются 4 трофических уровня — продуценты и консументы 1, 2, 3-го порядков. Создаваемое преимущественно планктонными водорослями первичное органическое вещество трансформируется в объекты промысловой продукции через жизнедеятельность сравнительно небольшого числа видов и групп, между которыми функционируют относительно короткие и прямые пищевые связи (рис. 19).

Конечная продукция (улов рыбы) формируется из вторичных консументов, т.е. из рыб потребителей первичных консументов — растительных беспозвоночных (табл. 32).

Выход рыбной продукции ($1,2-1,3$ ккал/м²) от первичной продукции (1390 ккал/м²) составляет около 0,1%, что характерно для водоемов озерного типа [Яблонская, 1971].

В условиях зарегулированного стока рек увеличилось промысловое изъятие рыбной продукции более низких трофических уровней или мирных рыб (консументы 2-го порядка) при одновременном уменьшении улова хищных рыб (консументы 3-го порядка). При этом если в естественных условиях около 70% улова рыбы формировалось за счет прямого или косвенного использования бентоса, то в новых условиях почти 80% улова формируется за счет освоения пищевых ресурсов пелагиали, которые в естественных условиях шли на формирование продукции хищных сельдей, лосося, белорыбицы и других ихтиофагов. Такое изменение трофической структуры промысловой продукции обеспечило стабилизацию величины улова рыбы, однако привело к резкому ухудшению потребительской ценности получаемого рыбного сырья, так как вместо таких ценных рыб, как сельди, лососевые, морской судак, стали добывать в основном кильку.

Степень сходства состава пищи (СП) между основными рыбами Северного Каспия, %

Рыбы и возрастные группы	Вобла		Лещ		Осетр		Севрюга		Бычки		Белуга		Судак		
	молодь	взрос- лые	молодь	взрос- лые	молодь	взрос- лые	молодь	взрос- лые	песоч- ник	кругляк	молодь	взрос- лые	молодь	взрос- лые	
Вобла	молодь	X	33	43	43	16	55	47	52	61	53	1	0	1	0
	взрослые	33	X	5	31	29	17	14	28	47	53	0	1	0	0
Лещ	молодь	43	5	X	55	2	40	33	28	31	30	0	0	2	2
	взрослые	43	31	X	55	23	21	29	40	44	44	0	0	0	0
Осетр	молодь	55	17	40	21	X	15	68	60	59	43	8	4	8	6
	взрослые	16	29	2	23	15	X	15	25	29	30	0	0	16	16
Севрюга	молодь	47	14	33	21	68	15	X	48	40	40	35	8	30	10
	взрослые	52	28	28	29	60	25	48	X	61	49	1	2	13	13
Бычок-песочник															
все группы		61	47	31	40	59	29	40	61	X	67	5	6	9	9
Бычок-кругляк															
все группы		53	53	30	44	43	30	40	49	67	X	1	1	2	2
Белуга	молодь	1	0	0	0	8	0	35	1	5	1	X	17	54	34
	взрослые	0	1	0	0	4	0	8	2	6	1	17	X	47	37
Судак	молодь	1	0	2	0	8	16	30	13	9	2	54	47	X	59
	взрослые	0	0	2	0	6	16	10	13	9	2	34	37	59	X

СП — Сумма наименьших долей совпадающих компонентов в пище сравниваемых рыб (в % по весу).

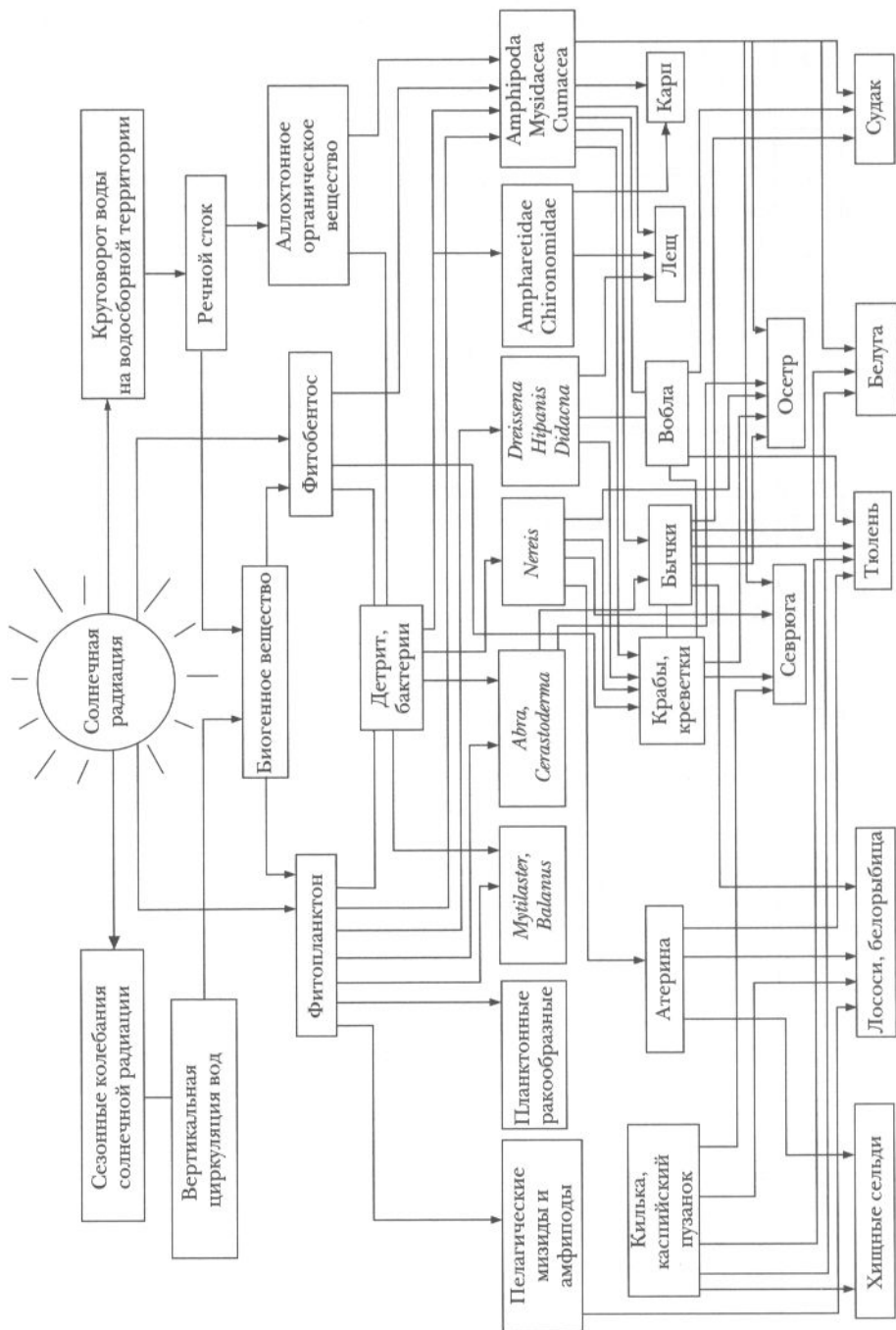


Рис. 19. Диаграмма основных трофических связей гидробионтов Каспийского моря

Трофическая структура промысловой продукции (улова рыбы) Каспийского моря

Трофический уровень	Группа рыб по преобладающему типу питания	Продукция (улов)		
		При естественном стоке (1930-е гг.)	При зарегулированном стоке (1960-е гг.)	
Консументы 2-го порядка	Потребители зоопланктона			
	тыс. т	83,3	351,7	
	%	18,9	74,6	
	Потребители зообентоса			
	тыс. т	258,4	80,9	
	%	58,6	17,2	
	Всего:			
	тыс. т	341,7	432,6	
	%	77,5	91,8	
Консументы 3-го порядка	Потребители рыб-планктофагов			
	тыс. т	48,8	11,8	
	%	11,1	2,5	
	Потребители рыб-бентофагов			
	тыс. т	50,3	26,8	
	%	11,4	5,7	
	всего:			
	тыс. т	99,1	38,6	
	%	22,5	8,2	
	Консументы 2 и 3 порядка	Всего		
		тыс. т	440,8	471,2
		%	100,0	100,0

МЕРОПРИЯТИЯ ПО СОХРАНЕНИЮ И УВЕЛИЧЕНИЮ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ

Акклиматизация водных беспозвоночных и рыб

Для повышения биологической продуктивности Каспийского моря предпринимались усилия по интродукции полезных в хозяйственном отношении беспозвоночных и рыб с целью их акклиматизации.

Необходимость введения в фауну моря новых кормовых объектов выявилась в связи с уменьшением количества бентоса в Северном Каспии в период падения уровня моря (1935–1940 гг.). Было предложено вселить в Каспий относительно эвригалинных кормовых беспозвоночных средиземноморского комплекса [Зенкевич, Бирштейн, 1934, 1937]. Выбор средиземноморской фауны как источника пополнения кормовых ресурсов Каспия диктовался ожидаемым повышением солености моря в связи с намечавшимся гидростроительством на реках бассейна и ростом безвозвратного изъятия речного стока.

При выборе объектов для акклиматизации предпочтение отдавалось формам, способным создать наилучшие условия для питания осетровых — рыб наиболее перспективных при новом гидрологическом режиме, так как они способны обитать во всем диапазоне солености каспийских вод. Среди этих форм наиболее желательными были обитатели илистого грунта, слабо заселенного каспийскими донными беспозвоночными, чтобы внедрение вселенцев в донную фауну моря могло пройти безболезненно для местных форм бентоса.

В 1939 г. была осуществлена интродукция в Каспийское море из Азовского излюбленных пищевых объектов осетра и севрюги Азово-Черноморского бассейна — полихеты *Nereis diversicolor* (61000 экз.) и моллюска *Abra ovata* (18000 экз.). Впервые nereis был обнаружен в желудках осетров в 1944 г. у о-ва Чечень, а абра в 1955 г. в донной фауне у о-ва Кулалы. В Северном Каспии nereis заселил южную часть зоны мягких грунтов и в 1948–1949 гг. образовал дополнительную биомассу около 170 тыс. т.

В 1962 г. ареал нерейса и абры был оконтурен в пределах всего Каспийского моря, суммарная биомасса составила около 4 млн. т [Романова, Осадчих, 1965; Яблонская и др., 1975]. Оба вселенца в большинстве районов моря составляли около половины рациона осетра и севрюги [Каспийское море. Фауна... 1985].

В разное время было сделано много предложений по обогащению ихтиофауны Каспия [Карпевич, 1975]. Практическое осуществление получила интродукция из Черного моря кефалей и речной камбалы, которые вселялись на стадии сеголетка.

Речная камбала *Pleuronectes flesus* Linne встречается в Каспийском море крайне редко и никакого промыслового значения не имеет.

Кефали *Liza auratus* Risso (сингиль) и *Liza saliens* Risso (остронос), которые в 1930–1934 гг. в количестве 3 млн. молоди были перевезены из Черного моря, через 10 лет встречались большими скоплениями у берегов Южного Каспия, а в теплое время года у берегов Среднего Каспия и в Северном Каспии.

В первые годы акклиматизации численность кефалей интенсивно увеличивалась, темп роста был высоким. Это сказалось на уловах, которые к середине 1950-х гг. достигали до 3 тыс. т (уловы СССР и Ирана). К этому времени численность вселенцев достигла, вероятно, максимума в насыщении нового ареала, началось снижение темпа роста, сокращение жизненного цикла. Со второй половины 1960-х гг. численность популяции кефали пришла в состояние динамического равновесия с величиной кормовой базы, наступила натурализация этих видов в Каспийском море. За период существования кефалей в Каспии получено более 40 тыс. т дополнительной рыбной продукции без видимого ущерба для других рыб. Изменения биологии вселенцев в новом водоеме определили новые черты кефалей как объекта промысла. Лов кефалей затруднен ввиду их разреженного распределения и отсутствия ярко выраженных миграций. Вместо трех-четырёх миграций в Черном море, в Каспийском море сформировалось только две, миграционный путь стал вдвое длиннее, а темп миграции замедлился. У каспийских кефалей миграции пролегают по районам нагула, а зимовка проходит в более благоприятных условиях, чем в северной части Черного моря. Вследствие этого кефали на Каспии почти круглый год интенсивно питаются. В результате этого наблюдается меньшее колебание упитанности и жирности и низкий уровень этих показателей в сравнении с черноморской формой.

Существующий промысел отличается низким уровнем интенсивности и слабой организацией, в связи с чем запасы кефалей на Каспии недоиспользуются. Годовой улов кефалей в пределах СССР не превышал 600 т [Каспийское море. Ихтиофауна... 1989].

В 1960-х гг. начаты работы по интродукции дальневосточной осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum). Кеты и горбушу перевозили на стадии оплодотворенной икры с последующей инкубацией в специальных аппаратах. Молодь, выпущенная в реку, после непродолжительного (около 2 месяцев) обитания в ней скатывалась в море.

Горбуша в Каспийском море не прижилась. Кета единичными экземплярами встречается в различных районах моря — у берегов Ирана, в Северном Каспии и дельте Волги. В небольшом количестве вылавливается в Тереке, Сулаке, мелких речках Дагестана [Казанчеев, 1981]. Из-за малой численности промыслового значения не имеет.

С целью контроля над зарастанием водными растениями водоемов, дельт и устьевого взморья рек производилось вселение в бассейн Каспия амурских растительноядных рыб, которые акклиматизировались во многих водоемах СССР. Белый амур *Ctenopharyngodon idella* (Vallenciennes), пестрый толстолобик *Aristichthys nobilis* Rich. и белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix* (Vallenciennes) встречаются в небольшом количестве в дельте и низовье Волги, в дельтах Урала, Терека, Куры. Уловы невелики и пока заметного промыслового значения эти рыбы не имеют. В основном они используются как объекты прудового выращивания совместно с карпом и сазаном. В условиях прудовых хозяйств дельты Волги выход рыбы с 1 га составлял 10–11 центнеров [Иванов, Никонова, 1975].

Таким образом, если акклиматизация беспозвоночных дала ощутимый хозяйственный эффект, акклиматизация промысловых рыб пока оказалась мало результативной. Основными мерами повышения рыбной продуктивности Каспийского моря являются сохранение и улучшение условий естественного воспроизводства, промышленное разведение молоди рыб, охрана и рационализация использования рыбных запасов.

Рыбоводные и мелиоративные мероприятия

Для сохранения и увеличения рыбных запасов в Каспийском бассейне разрабатывается и осуществляется комплекс рыбоводно-мелиоративных и природоохранных мер.

Одновременно с планом гидростроительства на реках Каспийского бассейна была начата разработка теоретических и биотехнических основ искусственного воспроизводства рыбных запасов. Возникла задача направленного формирования ихтиофауны Каспийского моря путем увеличения численности тех видов рыб, которые наиболее перспективны в новых условиях обитания. Способность жить в широком диапазоне солености каспийских вод, высокая пищевая пластичность осетра, белуги, севрюги, интенсивный рост их массы, исключительная ценность мяса и икры осетровых — все это убеждает, что превращение Каспия в море преимущественно осетровое обеспечит полное и рациональное использование кормовых ресурсов морских пастбищ. Представление о возможности не только сохранения, но и значительного увеличения численности этих ценных рыб основано на теории биологического прогресса вида у осетровых [Гербильский, 1962].

Уменьшение численности осетровых во многих водоемах нашей планеты рассматривается не как следствие вымирания этих реликтов, не способных выдержать конкуренции с более высокоорганизованными костистыми рыбами, а как результат влияния главным образом неблагоприятных антропогенных факторов. При устранении этого влияния осетровые, которым свойственна высокая адаптационная пластичность, способны не только к восстановлению, но и к увеличению численности. Исходя из теоретических предпосылок, была разработана биотехника промышленного осетроводства, основными элементами которой являются: получение зрелых половых продуктов от производителей, отлавливаемых в низовьях рек и относительно далеких от зрелого состояния, искусственное оплодотворение икры, подготовка икры к инкубации, инкубация икры и выведение личинок, подготовка личинок к выпуску в выростные водоемы, выращивание молоди до состояния, обеспечивающего высокий процент выживания молоди в природе, размещение выращенной молоди в естественных водоемах.

Продукция осетровых предприятий должна не только компенсировать потери естественного воспроизводства, но и в случае достаточной емкости морских пастбищ значительно повысить численность и запасы белуги, осетра, севрюги, шипа.

В Каспийском бассейне было построено 13 осетровых рыбодовных заводов, которые ежегодно выпускали около 90 млн. шт. молоди осетровых. В настоящее время эффект от работы рыбодовных заводов по выпуску молоди осетровых очевиден только для белуги.

Продукция осетровых рыбодовных заводов пока не компенсирует сокращение численности этих рыб от естественного размножения; численность в море уменьшается, несмотря на увеличение выпуска молоди промышленного разведения (рис. 20). В связи с этим стоит задача дальнейшего наращивания продукции осетровых рыбодовных заводов и, особенно, повышения качества выпущенной молоди, обеспечения лучшего ее выживания в море. Осуществляется также мелиорация существующих и создание новых естественных нерестилищ осетровых рыб.

К числу каспийских рыб, запасы которых в основном формируются за счет промышленного разведения молоди, относятся белорыбица, лосось (кумжа) и кутум. Разработанная биотехника получения физиологически полноценных половых продуктов от производителей белорыбицы, инкубации икры, получения личинок, выращивания молоди белорыбицы в прудах создает надежную основу для повышения численности этого вида в Каспийском море [Летичевский, 1963, 1983]. В настоящее время в Волгу на нерест заходят уже не десятки, а тысячи рыб. В 1983 г. количество производителей, пришедших на нерест, оценивалось в 30 000 экз., и намечается тенденция к дальнейшему росту численности. В 1980-е гг. относительно стабильные уловы белорыбицы держались на уровне 17–18 т. Увеличение масштабов выпуска молоди в перспективе может обеспечить повышение уловов до 3000 т.

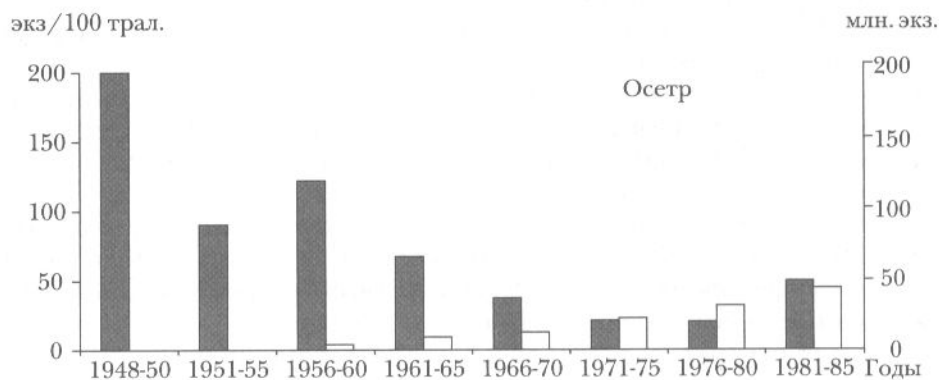
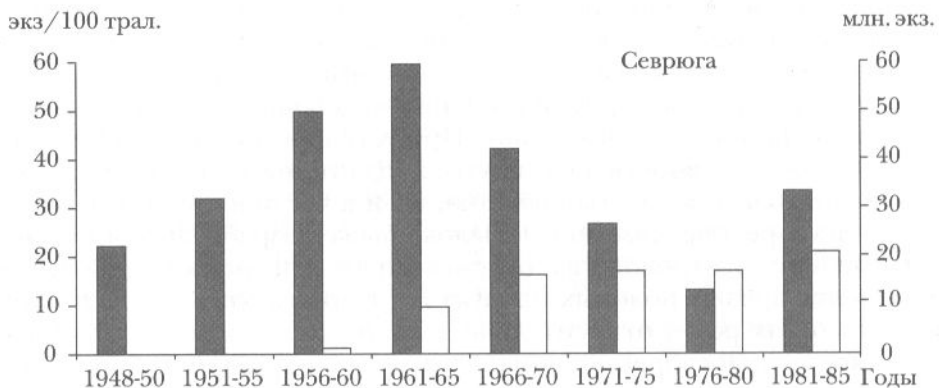


Рис. 20. Динамика выпуска молоди осетровых с рыбоводных заводов и их относительная численность на пастбищах в Северном Каспии [Каспийское море. Ихтиофауна... 1989].

Формирование запасов каспийского лосося (кумжи) также осуществляется в современных условиях за счет разведения его молоди на 5 лососевых рыбоводных заводах в бассейне Куры и Терека. В результате удалось не только сохранить лосося в ихтиофауне Каспия, но и возобновить его промысел на Куре. Уловы лосося в устье Куры достигали в 1975–1978 гг. 10–16 т. Улучшение биотехники и расширение масштабов лососеводства должны обеспечить увеличение запасов лосося за счет освоения огромных ресурсов пищи в виде мелких малоценных каспийских рыб – кильки, атерины, бычков.

В бассейне Каспийского моря создана рыбоводная база для расширения масштабов воспроизводства кутума и восстановления его запасов. В настоящее время наибольшее значение в воспроизводстве кутума имеет Самурский нерестово-выростной водоем площадью 130 га. Ежегодно из этого водоема скатывается в море 10–13 млн. молоди кутума, что дает в промышленном возврате около 320 т. Построенный на берегу Малого Кызылагачского залива рыбоводный завод ежегодно выпускает в море 50 млн. личинок кутума, рыбоводный завод на р. Самур выпускает до 6 млн. молоди [Каспийское море. Ихтиофауна... 1989]

Росту запасов кутума благоприятствует обилие средиземноморских моллюсков на шельфе Среднего и Южного Каспия. Кутум как форма более эвригалинная может использовать эти ресурсы пищи, недоступные другим, менее соленоустойчивым моллюскоедом, например, каспийской вобле.

Перспективным объектом для промышленного разведения является также жерех, который отличается высокой биологической пластичностью и хорошим темпом роста. В настоящее время южнокаспийского жереха («хашам») разводят на Варваринском рыбоводном заводе, который ежегодно выпускает в Куру до 1,5 млн. сеголетков; в перспективе продукция завода может быть увеличена до 8–10 млн. сеголеток.

Для воспроизводства полупроходных рыб большое значение имеет выращивание молоди сазана и леща в нерестово-выростных хозяйствах. Водоемы нерестово-выростных хозяйств это по существу естественные полои, в которых с помощью специальных устройств поддерживается оптимальный водный режим, регулируются качественный состав и количество производителей, заходящих на нерест. С помощью интенсификационных мер – ликвидации излишней жесткой растительности, улучшения нерестового субстрата, применения минеральных и органических удобрений и др. – в нерестово-выростных хозяйствах можно получать с 1 га нерестилищ средней зоны дельты Волги в 13 раз больше молоди сазана и леща, чем в естественных ильменях и полоях [Васильченко, Иванов и др., 1975].

Для повышения эффективности размножения полупроходных рыб в условиях зарегулированного речного стока большое значение имеет мелиорация и обводнение естественных нерестилищ восточной части дельты Волги. С этой целью в вершине дельты, ниже истока Бузана построен гидроузел (вододелитель) с судоходными шлюзами, назначение которого –

перераспределять воду между западной и восточной частями дельты в маловодные годы, когда воды, поступающей из Волгоградского водохранилища, недостаточно для эффективного затопления всей дельты. Путем увеличения расходов воды в р. Бузан создаются благоприятные условия для размножения полупроходных и речных рыб в восточной части дельты. На устьевом взморье Волги сооружены каналы-рыбоходы, облегчающие проход рыб на нерестилища и скат молоди. Искусственное обводнение восточной части дельты с помощью вододелителя увеличивает здесь продолжительность стояния уровней воды на высоких отметках, способствует росту урожайности молоди полупроходных рыб в маловодные годы. В результате мелиорации нерестилищ восточной части дельты рыбопродуктивность ее водоемов увеличилась примерно вдвое.

Создание условий для обводнения нерестилищ и их мелиорация — основной путь повышения эффективности естественного воспроизводства полупроходных рыб и в низовье других рек Каспийского бассейна: Урала, Терека, Куры, Атрека.

Общий объем необходимых капитальных вложений на объекты воспроизводства рыбных запасов в Каспийском бассейне оценивается в размере 350 млн. рублей. Часть этой суммы уже вложена в создание вододелителя, строительство и реконструкцию рыбоводных заводов и другие рыбоводные мероприятия. Целесообразность дальнейшего финансирования этого строительства, а также выделения капитальных вложений на сооружение береговой рыбообрабатывающей базы в значительной степени зависит от того, сохранятся ли в Каспийском море экологические условия, благоприятные для формирования промысловых запасов ценных проходных и полупроходных рыб.

На некотором отрезке времени в условиях относительной стабильности уровня моря и перестройки промысла частично осуществленные рыбоводно-мелиоративные меры были достаточно обнадеживающими. Наметился рост численности и уловов ценных промысловых рыб, улучшился размерно-возрастной состав вылавливаемых рыб [Воеводин, Казанчеев и др., 1968]. Однако новое интенсивное понижение уровня моря в середине 1970-х гг. обусловило дальнейшее ухудшение условий обитания большинства проходных, полупроходных и морских рыб Каспийского моря.

В восточной части Северного Каспия сформировались зоны с высокой соленостью (до 15‰), превышающей соленость вод Среднего Каспия. Опресненная зона с соленостью менее 8‰, ограничивающая ареал нагула полупроходных рыб и молоди осетровых, сократилась в 4 раза по сравнению с периодом 1959–1971 гг.

В результате этого, а также из-за обмеления и зарастания мелководий, разделяющих западную и восточную части Северного Каспия, большая часть кормовых ресурсов восточной части Северного Каспия оказалась недоступной полупроходным и осетровым рыбам. Скопления этих рыб в западной части Северного Каспия и в примыкающем к нему северо-западном районе Среднего Каспия при сходстве характера питания воблы, ле-

ща, молоди осетра и севрюги вызвали обострение конкурентных отношений и общее ухудшение откорма этих рыб. Ухудшилось выживание молоди рыбы, скатывающейся с нерестилиц р. Урал, так как соленые морские воды распространялись вблизи устья реки и при нагонных ветрах проникали в дельту Урала.

В связи с сокращением площади (осолонением и зарастанием мелководий Северного Каспия) снизилась эффективность размножения обыкновенной кильки, каспийского и большеглазого пузанков, долгинской сельди. В результате уловы рыб, в формировании которых участвовали поколения, родившиеся в этих неблагоприятных условиях малого объема речного стока и низкого уровня моря, оказались минимальными и составили (без кильки) около 70 тыс. т (см. табл. 24).

Стало очевидным, что понижение уровня Каспийского моря до отметки $-29,00$ м и ниже приводит к потере Северного Каспия как главного района откорма молоди и формирования численности большинства промысловых рыб Каспийского моря.

При понижении уровня Каспийского моря нарушаются условия размножения тюленей в Северном Каспии, где они проводят половину года и где происходит спаривание, деторождение, вскармливание и линька, ожидается уменьшение численности этих ценных животных [Румянцев, Ворожцов, 1975].

Проблема стабилизации уровня Каспийского моря и сохранения его опресненной северной части, которая обсуждалась после резкого понижения уровня Каспия в 1930-х гг., встала со всей остротой в 1970-е гг. Уровень моря -28 – $-28,5$ м, при котором осуществление намеченных рыбоводно-мелиоративных и других рыбохозяйственных мер еще целесообразно, оказался критическим.

Подъем уровня Каспийского моря на 1 м в 1980-е гг. не снимает остроты этой проблемы, так как не исключено, что уровень моря опять начнет падать, как уже бывало не раз в прошлом. В условиях роста безвозвратного потребления водных ресурсов в бассейне Каспия уровень моря может понизиться за пределы критических отметок для формирования биологической и рыбной продуктивности.

При обсуждении различных предложений по стабилизации оптимального уровня Каспийского моря и сохранению продуктивности его северной части биологи всегда отдавали предпочтение мероприятиям, направленным на сохранение целостности и взаимодействия основных экосистем Каспийского бассейна — рек, дельт, моря, т.е. сохранению функционального единства этих экосистем и необходимой связи процессов миграции, размножения, выкорма молоди и взрослых рыб.

Охрана водоплавающих, околоводных и других редких видов птиц

Каспий отличается не только богатой и своеобразной фауной водных беспозвоночных и рыб. Побережье Каспийского моря, низовья впадающих в него рек и озера, расположенные на прилегающих к морю низменностях, служат местом обитания водоплавающих, околоводных и других ценных и редких видов птиц.

С Каспийским регионом в первую очередь связаны сезонные миграции, линька и зимовка популяций водоплавающих птиц, гнездования которых находятся на обширных территориях многих районов бывшего СССР. Через Каспий ежегодно пролетает 10–12 млн. водоплавающих птиц, виды, зимующие за пределами СССР, останавливаются здесь на отдых и кормежку перед отлетом. На Каспии в разные годы зимует от 3 до 5,5 млн. уток, гусей, лебедей и лысух, или более 50% всего их поголовья, остающегося на зимовку в СССР [Кривоносов, 1979].

Для воспроизводства ресурсов водоплавающих птиц наибольшее значение имеют морские заливы и мелководья, а также прилегающие к ним устья каспийских рек. В северной части региона это низовья и дельта Волги, мелководья между Волгой и Аграханским заливом, западные и восточные подstepные ильмени, Сарпинские, Камыш-Самарские и Манычские озера. Большое значение для откорма и отдыха водоплавающих птиц во время весеннего и осеннего пролетов имеют прибрежные мелководья между устьями Волги и Урала и северо-восточные мелководья Северного Каспия. Прибрежные мелководья восточного побережья Каспийского моря от Тюленьих островов на севере до Гасан-Кули на юге (заливы: Мангышлакский, Красноводский, Северо-Челекенский, Южно-Челекенский, Туркменский и др.) используются многими видами водоплавающих птиц в период зимовки. Массовые зимовки водоплавающих птиц находятся также на юго-западном побережье моря: в заливе им. Кирова (Кызыл-Агачский залив), сохранившихся озерах Кура-Араксинской и Хачмас-Дивичинской низменностей, в прибрежье у Апшеронского полуострова и Куринской косы. На прибрежных мелководьях Южного Каспия располагаются основные места зимовок фламинго, гнездящихся в пределах СССР.

В области Каспийского моря в разные сезоны года из водоплавающих обитает 28 видов гусеобразных (Anseriformes), 6 видов пастушковых (Rallidae), 1 вид фламинго (Phoenicopter). Наиболее многочисленны белолобый и серый гусь (*Anser albifrons* Scopoli, *A. anser* L.), пискулька (*Anser erythropus* L.), кряква (*Anas platyrhynchos* L.), серая утка (*Anas strepera* L.), свиязь (*Anas penelops* L.), шилохвость (*Anas acuta* L.), широконоска (*Anas clypeata* L.), чирки свистунок и трескунок (*Anas crecca* L., *A. querquedula* L.), огарь (*Tadorna ferruginea* Pall.), красноносый и красноголовый нырки (*Netta rufina* Pall., *Aythya ferina* L.), хохлатая чернеть (*Aythya fuligula* L.), белоглазый нырок (*Aythya nyroca* Guld.), луток (*Mergus albellus* L.), большой крохаль (*Mergus*

merganser L.), лебеди шипун и кликун (*Cygnus olor* Gmel., *Cygnus cygnus* L.). К редким и исчезающим видам относятся фламинго (*Phoenicopterus roseus* Pall.), краснозобая казарка (*Branta ruficollis* Pall.), мраморный чирок (*Anas angustirostris* Menetr.), султанка (*Porphyrio porphyrio* L.) [Кривоносов, 1979].

От сохранения благоприятных экологических условий в устьевых областях рек и прибрежном мелководье моря зависит сохранение и благополучие водоплавающих птиц и других видов фауны пернатых, а также разных видов животных и растений, так или иначе связанных в своем образе жизни с водоемами Каспийского региона.

В целях восстановления исчезающих видов, сохранения всего разнообразия животного и растительного мира на Каспийском море создана система заповедников и охранных зон. В 1919 г. был образован Астраханский государственный заповедник, затем Кызыл-Агачский (1929 г.) и Краснодарский (1932 г.) заповедники на юге Каспийского моря.

Астраханский заповедник расположен в 80–120 км ниже Астрахани в приморской части дельты Волги, состоит из 3 участков и вместе с островной зоной примыкающего к дельте отмелого устьевого взморья занимает площадь более 70 тыс. га.

Главное назначение Астраханского заповедника — охрана мест гнездования, линьки и отдыха водоплавающих птиц, рыбных нерестилищ и зимовальных рыбных ям, а также охрана редких растений — лотоса, чилима и других. В задачи заповедника входит также исследование динамики дельтообразования, комплексное изучение природы низовьев дельты Волги в условиях колебаний уровня моря и влияния развития хозяйственной деятельности в низовьях Волги и ее дельте [Бондарев, 1982].

Западный, центральный и восточный участки Астраханского заповедника — это характерные природные комплексы дельты Волги с множеством островов, изрезанных большими и малыми протоками; ильменей, заливов (култуков), с обширными мелководными пространствами устьевого взморья. Здесь обильно развивается водная и околоводная растительность, которая служит убежищем и кормом для многих водоплавающих птиц.

По водотокам в надводной части дельты Волги и на аллювиальных островах преобладают леса из ивы и тростниково-рогозовые заросли. Севернее этих зарослей располагаются разнотравные луговые ассоциации, а на юге — ассоциации водных растений предустьевого взморья. Тростниковые и рогозовые заросли сформировались также на осушенных островах, появившихся в результате обмеления Каспийского моря в 1930-е гг. На возвышенных местах этих островов встречаются куртины и одиночные деревья ивы (*Salix alba* L., *Salix triandra* L.). Поросли ивой, тамариксом (*Tamarix*), тростниковыми и разнотравными ассоциациями участки суши по насыпям вдоль каналов, прорытых на мелководном устьевом взморье для улучшения судоходства. Злаковые и разнотравные луга распространены на островах в зоне открытого устьевого взморья (о. Чистая Банка, о. Укатный), по внешнему краю этих островов располагаются заросли рогозов (*Typha angustifolia* L., *T. laxmanni* Lepecin) и тростника (*Phragmites communis* Trin.), куртины камыша (*Scirpus lacustris* L., *S. michelianus* L.).

Заливы, или култуки по краю дельты и почти вся мелководная акватория ниже устьев водотоков заросли лотосом *Nelumbo caspica* (DS.) Fisch., ежеголовником (*Sparganium erectum* L.), нимфейником *Limnanthemum nymphaeoides* Link., водяным орехом (*Trapa natans* L.), куртинами тростника и рогоза с пятнами-куртинами кувшинки (*Nymphaea alba* L.) и кубышки (*Nuphar luteum* Sm.). Заросли лотоса достигают здесь 40–50 га [Виноградов, 1984].

По всему мелководному предустьевому взморью распространены заросли ежеголовника прямого (*Sparganium erectum*). В подводном ярусе этих зарослей представлены валлиснерия (*Vallisneria spiralis* L.), элодея (*Elodea canadensis* Michx.), рдесты (*Potamogeton perfoliatus* L., *P. lucens* L., *P. pectinatus* L.), наяда малая (*Najas minor* All.), роголистник (*Ceratophyllum demersum* L.), уруть (*Myriophyllum verticillatum* L., *M. spicatum* L.), харовые водоросли.

Тростник, местами проникая в заросли ежеголовника, образует куртины, которые постепенно увеличиваются и срastaются в сплошные массивы. Между ними размещаются заросли лотоса, ежеголовника, сусака (*Butomus umbellatus* L.), водяного ореха, а среди погруженных растений преобладает роголистник темно-зеленый.

Обширную зону открытой акватории устьевого взморья занимают подводные дуга из валлиснерии, рдеста гребенчатого, водяного лютика. В растительных сообществах мелководных участков этой зоны большую роль играют харовые и зеленые водоросли. Заросли рдеста гребенчатого, валлиснерии и других погруженных растений формируются в предустьевом взморье перед свалом глубин на акватории глубиной от 1 до 2,5 м. Семена ежеголовника и рдестов, орехи чилима, корни сусака, листья валлиснерии, элодеи и роголистника служат основным кормом многих водоплавающих птиц. Заросли тростника обеспечивают птицам надежное укрытие гнезд и выводков [Живогляд, 1984; Виноградов, 1984].

Дельта Волги — царство птиц, в разное время их здесь встречается более 250 видов, наиболее распространены водоплавающие голенастые, воробьиные. Из редких видов здесь гнездятся орлан-белохвост (*Haliaeetus albicilla* L.), скопа (*Pandion haliaetus* L.), колпица (*Platalea leucorodia* L.), на пролетах встречаются стрех (*Grus leucogeranus* Pall.), краснозобая казарка (*Branta ruficollis* Pall.) [Бондарев, 1982]. В дельте Волги гнездятся три вида веслоногих — кудрявый пеликан (*Pelecanus crispus* Bruch.), большой и малый бакланы (*Phalacrocorax carbo* L., *Ph. pygmeus* Pall.) и девять видов голенастых — кваква (*Nycticorax nycticorax* L.), цапли серая, рыжая, большая и малая белые, египетская, желтая (*Ardea cinerea* L., *A. purpurea* L., *Egretta alba* L., *E. garzetta* L., *Bubulcus ibis* L., *Ardeola ralloides* Scop.), колпица и каравайка (*Plegadis falcinellus* L.).

Колониальные гнездовья бакланов и цапель характерны для ивового леса по берегам мелких водотоков, заливов и ильменей. Голенастые гнездятся также среди зарослей тростника, рогоза и ежеголовника островной зоны устьевого взморья. Гнезда пеликанов встречаются на сплавинах и ракушечных островах [Бондарев, 1979]. В лесу на вершинах деревьев

живут редкие хищные птицы — орлан-белохвост, скопа. Оба вида занесены в Красную книгу, но в заповеднике в связи с обилием корма и наличием удобных для гнездования мест орлан-белохвост довольно обычен [Бондарев, 1982].

Заросли растений на островах, косах и мелководье устьевого взморья служат местом гнездования, линьки, откорма многих водоплавающих птиц. В куртинах тростника по зарослям ежеголовника образуют линные тока все речные и нырковые утки, линяют серые гуси, гнездится чомга (*Podiceps cristatus* L.). Внутри зарослей тростника гнездятся крякva и красноносые нырки, изредка красноголовые нырки. В труднопроходимых зарослях высохшего тростника на косах и островах гнездятся гуси и лебедь-кликун. В зоне солончаковых лугов обитает фазан. На богатых растительными и животными кормами мелководьях устьевого взморья и култушной зоны в период весеннего и осеннего пролета останавливаются сотни тысяч речных и нырковых уток, гусей, лебедей и других водоплавающих птиц. Ранней весной в зарослях лотоса, ежеголовника с куртинами тростника и рогоза скапливаются лебеди кликуны и шипуны, серые гуси, речные утки, на более глубоководных акваториях собираются хохлатые чернети, красноголовые и белоглазые нырки. Осенью здесь среди массы водоплавающих птиц доминируют крякva, серый гусь, чирок-свистунок, лысуха (*Fulica atra* L.). Высокие кормовые качества подводных лугов валисинерии на открытом устьевом взморье также привлекают сюда большое количество местных и пролетных птиц. Особенно крупные скопления образуют хохлатые чернети, красноголовые нырки, серые гуси.

На плоских низких островах, сложенных в основном ракушей, гнездятся многочисленные представители чайковых: серебристая чайка (*Larus argentatus* Pontopp.), черноголовый хохотун (*L. ichthyaetus* Pall.), речная крачка (*Sterna hirundo* L.), чеграва (*Hydroprogne tschegrava* Lepechin) и другие [Бондарев, 1982]. На лишенных растительности морских островах обитают каспийские тюлени.

Из млекопитающих в дельте Волги обычен кабан, встречаются волки, лисы, акклиматизировались ондатра, бобр, енотовидная собака.

В ильменях и на разливах (полюях) дельты размножаются вобла, лещ, сазан, постоянными обитателями являются сом, щука, красноперка, другие пресноводные рыбы. Всего в Астраханском заповеднике отмечены 56 видов рыб, акклиматизировались 2 новых вида — белый толстолобик и белый амур.

Благодаря охране многие виды животных и растений, бывшие на грани исчезновения, размножились в Астраханском заповеднике и расселились по всей дельте Волги. Так площадь зарослей лотоса с 0,25 га в 1912 г. увеличилась до 2000 га; это реликтовое растение теперь встречается во многих местах дельты. Численность больших белых цапель в настоящее время составляет более 5 тыс. пар, тогда как при создании заповедника их было всего 2 пары. Обычным в заповеднике стал лебедь-шипун, ранее избегавший гнездиться в дельте Волги, многочисленными стали малые

белые лебеди, многие виды чайковых, восстановлена численность колпицы, каравайки, фазана, увеличилось число гусей и уток на гнездовых [Гребенщиков, Заболотский, 1968].

Под влиянием падения уровня Каспия и зарегулирования стока Волги в природе заповедника произошли большие изменения. Обмелели и заросли мелководья взморья, произошло заболачивание водоемов, остепнение верхней части заповедника, продвижение тростниковых зарослей ниже к морю, замена их луговой растительностью. В результате нарушились сложившиеся экосистемные связи. Например, полупроходные виды рыб (вобла) стали замещаться лимнофильными видами (красноперка, густера), места зимовок сазана, леща, сома сместились в авандельту, места гнездовой и откорма водоплавающих птиц также продвинулись ближе к морю.

Изменения природных условий, происходящие в дельте, наблюдаются и изучаются сотрудниками Астраханского заповедника. Особое внимание уделяется изучению пролета птиц путем их кольцевания, выяснению влияния изменений в физико-географическом облике дельты Волги на животный и растительный мир этого уникального природного комплекса, разработке мер по улучшению условий существования рыб, птиц, зверей.

В дельте Волги сформировалась система охраняемых территорий, главным образом орнитологического и ихтиологического назначения. Кроме трех участков Государственного Астраханского заповедника функционируют 2 охранных зоны заповедника, государственный охотничий заказник, 6 воспроизводственных участков охотничьих хозяйств, около 20 временных зон покоя в местах массового гнездования и летней линьки водоплавающих птиц, государственное специализированное хозяйство по разведению дичи. Площадь территорий с режимом заповедности и заказности составляет более 1/3 площади водно-болотных угодий низовьев дельты. Вместе с тем акватория низовьев дельты входит в заповедную зону рыбного хозяйства в северной части Каспийского моря. Здесь, согласно Постановлениям Совета Министров РСФСР и Казахской ССР, запрещены любые формы хозяйственной деятельности, нарушающей естественный режим водоемов. Промысловый лов рыбы, добыча водных животных и растений допускаются на строго ограниченных участках. Эта система заказников, воспроизводственных участков и заповедных зон благоприятствует сохранению мест гнездования, линьки, отдыха и кормежки птиц. Водно-болотные угодья низовьев дельты Волги охраняются в соответствии с Международной Конвенцией о водно-болотных угодьях (Конвенция МАР).

Помимо дельты Волги большое значение для водоплавающих птиц имеют мелководья Северного Каспия между восточной частью дельты Волги и устьем Урала, а также мелководья Северо-Восточного Каспия (от устья р. Эмбы до п/о Дурнев). На кормежке и отдыхе у морского берега с бордюром зарослей тростника постоянно держится большое количество гусеобразных, куликов и других птиц (лысуха, фламинго). Особенно

многочисленны здесь шилохвость, чирок-свистунок и трескунок, красно-головый нырок, турухтан (*Philomachus pugnax* Linnaeus), большой веретенник (*Limosa limosa* Linnaeus).

На открытых морских мелководьях с глубинами от 0,2 до 1,5 м, помимо многочисленных утиных и куликов, в большом количестве встречаются лебеди кликун и шипун.

Морские мелководья северо-восточного района Каспия, побережья и ракушечные острова также населены многими видами гусеобразных и куликов с высокой плотностью этих птиц.

Удаленность этих районов от населенных пунктов и высокая кормность угодий обуславливают продолжительное пребывание птиц в этих местах перед зимовкой и после нее.

Морские мелководья Северного и Северо-Восточного Каспия не имеют существенного значения для гнездования птиц, однако они служат их местообитаниями в период летней линьки. В этот период на мелководьях между устьями Волги и Урала общая численность лебедей-шипунцов колебалась в 1971–1975 гг. от 7 до 11 тыс. птиц, а линяющих красноносых нырков было 43–45 тыс. птиц. Аналогичные концентрации этих птиц образуются на мелководьях у северо-восточного побережья. По значению для линьки лебедей-шипунцов и красноголовых нырков мелководья Северного и Северо-Восточного Каспия не имеют равных не только в России, но и в Восточной Европе, и подобно дельте Волги могут быть причислены к рангу угодий международного класса [Кривоносов, 1979 б].

Через Каспийское море, особенно восточное его побережье издавна проходят миграционные пути многих перелетных птиц. Дважды в год миллионы птиц пролетают вдоль береговой линии моря, останавливаясь на отдых и кормежку в бухтах, заливах, култуках, богатых водными растениями и беспозвоночными животными. Особенно много птиц скапливается на мелководьях юго-восточной части моря. Многие из этих птиц остаются зимовать в заливах Красноводского заповедника, где образуется наиболее крупная в СССР зимовка водоплавающих и болотных птиц.

Красноводский заповедник расположен на юго-восточном побережье Каспия в Туркмении и представляет природный комплекс пустынь, сухих субтропиков и морских мелководных заливов.

Заповедник площадью 270 тыс. га состоит из двух участков – Красноводского, преимущественно водного, и Гасан-Кулийского – лесного, 85% площади заповедника – акватории заливов и моря. В орнитофауне Красноводского заповедника отмечено более 280 видов, из них почти половина – водоплавающие и болотные. Это различные виды речных и нырковых уток, лысухи, лебеди, цапли, фламинго, многочисленные виды чаек. На зимовку сюда прилетает орлан-белохвост; Гасан-Кулийский лесной участок – место обитания турача (*Francolinus francolinus* L.).

В прибрежной полосе Красноводского залива плещется огромное количество речных уток – кряква, шилохвость, чирки-свистунки, песчанки. Дальше в море сидят тысячные стаи нырковых уток: красноносые и крас-

ноголовые нырки, хохлатая чернеть, луток и другие. Особенно много лысух (*Fulica atra* L.). Птиц привлекает сюда мощная кормовая база заливов и мелководий — подводные леса морской травы, хары, рдестов, в гуще которых развивается масса моллюсков, ракообразных, червей [Васильев, 1986].

В Красноводском заповеднике зимуют 3 вида лебедей: кликун, шипун и малый (*Cygnus bewickii* Yag.), иногда их собирается до 20 тыс. птиц, или почти половина лебедей, зимующих на Восточном Каспии. 15–20 тыс. особей розового фламинго ежегодно обитают и зимуют в Красноводском заповеднике.

Весной масса зимующих в заповеднике птиц устремляется на север — к местам гнездования в Поволжье, Казахстане, Сибири. В это время с юга (из Индии, Ирана, Африки) в заповедник прилетают тысячи чаек и крачек: серебристая (*Larus argentatus* Pontopp.), озерная (*Larus ridibundus* L.), малая (*Larus minutus* Pall.) чайки, морской голубок (*Larus genei* Breme), черноголовый хохотун (*Larus tchthyaetus* Pall.), пестроногая крачка (*Sterna sandvicensis* Lath.), которые образуют колониальные гнездовья и проводят здесь лето. Так около 1/4 мировой популяции пестроносы крачки гнездится на морских островах Красноводского заповедника.

Кроме разнообразной фауны птиц в Красноводском заповеднике отмечено более 20 видов рыб, 30 видов ящериц и змей, 2 вида земноводных, 40 видов млекопитающих, 400 видов растений, многие из которых эндемики пустынной зоны [Васильев, 1986].

В 1974 г. акватории Красноводского заповедника (около 180 тыс. га) приобрели ранг угодий международного значения как место обитания водоплавающих птиц. В «Красную книгу СССР» занесены 17 видов птиц и 1 вид млекопитающих.

В Красноводском заповеднике проводятся разнообразные научные исследования, осуществляется массовое кольцевание птиц с целью изучения их миграционных путей.

Охрана зимовок охотничьих водоплавающих и болотных птиц в заливах и бухтах заповедника способствует поддержанию и умножению их численности, обеспечивает стабильное использование этого природного ресурса в хозяйствах Западной Сибири, Казахстана и других районах воспроизводства птиц.

В районе нижнего течения р. Атрек в прошлом было зарегистрировано 35 видов гнездящихся водно-болотных птиц, в том числе: поганок — 2 (*Podiceps cristatus* L., *P. ruficollis* Pall.), голенастых — 10 (*Ardea cinerea* L., *A. purpurea* L., *Ardeola ralloides* Scopoli, *Egretta alba* L., *E. garzetta* L., *Bubulcus ibis* L., *Nycticorax nycticorax* L., *Botaurus stellaris* L., *Platalea leucorodia* L., *Plegadis falcinellus* L.), гусеобразных — 5 (*Anser anser* L., *Tadorna tadorna* L., *Anas angustirostris* Menetries, *Netta rufina* Pall., *Oxyura leucocephala* Scipoli), куликов — 9 (*Burhinus oedipnemus* L., *Glareola pratincola* L., *Charadrius alexandrinus* L., *Ch. leschenaultii* Lesson, *Ch. asiaticus* Pall., *Chettusia leucura* Licht, *Tringa ochropus* L., *Himantopus himantopus* L., *Recurvirostra avosetta* L.), чайковых — 5 (*Chlidonias niger* L., *Ch. hybridus* Pall., *Sterna hirundo* L., *Sterna albifrons* Pall., *Gelochelidon nilotica* Gmel.).

В 1973–1975 гг. здесь гнездились только 16 видов. Как и в прошлом, отмечены гнездования чомги и малой поганки, из 10 видов гнездившихся ранее голенастых птиц в настоящее время не отмечен ни один. Из гусеобразных в озерах и на разливах нижнего течения р. Атрек гнездится только пеганка. Уменьшение количества видов водно-болотных птиц здесь связано с влиянием человеческой деятельности и беспокойством птиц в гнездовой период. В то же время численность отдельных видов птиц увеличилась. Например, в результате слабого развития тростниковых зарослей в водохранилище, образовавшемся на месте озера Малое Делили, исчезли колонии голенастых птиц, но численность белошеких крачек и больших пеганок значительно выросла [Караваяев, 1979].

Колонии гнездящихся птиц, главным образом чайковых и куликов, отмечались на островах залива Кара-Богаз-Гол в 1970-е гг., до перекрытия пролива, соединяющего залив с морем [Щербина, 1979].

Для зимовок и отдыха на пролете водоплавающих птиц – фламинго, лебедей, гусей, уток, пеликанов, лысух, цапель и других, а также степных птиц – стрепет, дрофа и др. – большое значение имеет и расположенный в юго-западной части моря Кызыл-Агачский заповедник. В зону заповедника площадью 180 тыс. га вошли Кызыл-Агачский залив (залив им. Кирова) с прилегающей территорией, Горький лиман, побережье Куринской косы. Для заповедника характерны обширные морские мелководья, преобладание в растительном покрове полупустынной флоры, в основном злаково-эфемерной растительности, которая в увлажненных местах сменяется водно-болотными растениями, главным образом зарослями тростника. Небольшие площади заняты кустами юлгуна и ежевики, на полупустынных участках растет тамарикс, из древесных пород встречаются верба, инжир, карагач.

В Кызыл-Агачском заповеднике зарегистрировано 248 видов птиц, здесь находится одно из главных мест их зимовки. Основную массу составляют лебеди-шипун, серые гуси и пискульки, речные утки, красно-головые нырки и лысуха, которые прилетают на зимовку на Каспийское море с мест гнездования в Западной Сибири, Урале, Казахстане. Из редких птиц, занесенных в «Красную книгу СССР», в Кызыл-Агачском заповеднике зимуют пеликан, фламинго, лебедь-шипун, малый лебедь, краснозобая казарка, утка савка, стрепет, дрофа, гнездятся в заповеднике колпица, султанка, турач.

В водах заповедника обитают многие пресноводные, проходные, полупроходные и морские виды каспийской ихтиофауны, всего около 40 видов. В заповеднике отмечено 12 видов пресмыкающихся, 13 видов млекопитающих, разнообразна флора наземных растений. Помимо изучения зимовки водоплавающих птиц, турача, стрепета, дрофы, массового кольцевания птиц, в Кызыл-Агачском заповеднике проводится изучение природы мелких приморских водоемов и прилегающих к ним участков побережья.

В условиях понижения уровня Каспийского моря и почти полного прекращения поступления пресной куринской воды в Кызыл-Агачский залив происходило обнажение береговой зоны залива, его осолонение,

изменение растительности. На обсыхающем грунте вместо водно-болотной растительности появились заросли растений, характерных для засоленных мест (солярос европейский), уменьшились рыбные богатства залива. Сокращение водно-болотных угодий и рыбного населения неблагоприятно для обитающих в заповеднике водоплавающих птиц. В частности, с этим связывается наблюдающееся уменьшение численности пеликана [Касымов, 1987].

Отмечается также уменьшение численности других веслоногих и голенастых птиц, гнездовые колонии которых вслед за отступлением Каспия перемещались из лесных зарослей вблизи побережья моря на лиманы и разливы. Так численность гнездящихся в Кызыл-Агачском заповеднике бакланов уменьшилась с 11,45 тыс. птиц в 1957 г. до 3,0 тыс. в 1974 г., численность цапель (серой, желтой, египетской, белой, кваквы) за это же время сократилась более чем в 10 раз, колпицы и каравайки — от 156,6 тыс. в 1957 г. до 6,0 тыс. в 1974 г. [Коновалова, 1979].

Во второй половине 1970-х гг. численность гнездящихся в Кызыл-Агачском заповеднике голенастых и веслоногих птиц стабилизировалась на уровне более низком, чем в 1950-е гг., и не опускалась ниже 60 тыс. особей [Коновалова, 1979].

Расположенные в прибрежной зоне заповедные участки непосредственно сообщаются с открытой акваторией моря и испытывают влияние изменений, происходящих в экосистеме Каспия. Поэтому сохранение всего разнообразия растительного и животного мира заповедных акваторий невозможно без стабилизации экологических условий в пределах всего Каспийского моря. Эта стабилизация возможна путем поддержания оптимальных уровней и солености вод, обеспечения необходимого притока пресных вод и чистоты воды рек и моря, т.е. всех тех условий, которые требуются для сохранения и увеличения биологической продуктивности Каспия, повышения его рыбохозяйственного значения.

ЛИТЕРАТУРА

- Ардабьева А.Г.** 1991. Фитопланктон Северного Каспия в июне 1980–1987 гг. // Рыбохозяйственные исследования планктона. Часть II. Каспийское море: Сборник научных трудов. М.: ВНИРО, С. 4–10.
- Атлас беспозвоночных Каспийского моря.** М.: Пищевая промышленность, 1968. 414 с.
- Барсукова Л.А.** 1971. Многолетний биогенный сток р. Волги у г. Астрахань // Тр. КаспНИРХ. Т. 26. С. 42–53.
- Бенинг А.Л.** 1938. Зимний зоопланктон Каспийского моря // Труды комиссии по комплексному изучению Каспийского моря. № 9. С. 7–97.
- Бердичевский Л.С., Яблонская Е.А., Астахова Т.В. и др.** 1972. Биологическая продуктивность Каспийского моря; Биологические ресурсы Каспийского моря. Астрахань. С. 4–23.
- Биологическая продуктивность Каспийского моря.** М.: Наука, 1974. 244 с.
- Биологическая продуктивность Каспийского моря** // Тр. ВНИРО. Т. 108. 1975. 264 с.
- Блинова Е.И., Филиппов Г.М.** 1975. Фитобентос Красноводского залива // Тр. ВНИРО. Т. 108. С. 75–80.
- Богачев В.В.** 1928. Митиластер в Каспийском море // Русский гидробиологический журнал. Т. 7, № 8,9. С. 187–189.
- Бондарев Д.В.** 1979. Колониальные гнездовья *Steganopodes* и *Gressorialis* в дельте Волги // Тр. Кызыл-Агачского гос. заповедника, вып. 1. Баку. С. 202–219.
- Бондарев Д.В.** 1982. Астраханский природный заповедник (альбом). М.: 158 с.
- Борзенко М.П.** 1964. Современное состояние и прогноз изменений запасов севрюги в Каспийском море при зарегулированном стоке // Тр. ВНИРО. Т. 52, сб 1. С. 259–286.
- Бруевич С.В.** 1937. Гидрохимия Среднего и Южного Каспия // Тр. Комиссии по комплексному изучению Каспийского моря. Вып. 4. 350 с.
- Буткевич В.С.** 1938. О бактериальном населении Каспийского и Азовского морей // Микробиология. Вып. 9/10. С. 1005–1010.
- Васильев В.И.** 1986. Где фламинго зимует (альбом). Ашхабад. 191 с.
- Васильченко О.Н., Иванов В.П., Коломейцов В.Г., Косырева Р.Ю.** 1975. Современное состояние и пути повышения эффективности рыболовства в дельте Волги. Тр. ВНИРО. Т. 108. С. 220–227.
- Ветчанин В.И.** 1984. Питание белоголовой сельди *Alosa brashnikovi grimmi* (Vogodín) (Clupeidae) в юго-восточном Каспии // Вопр. ихтиологии. Т. 24, вып. 5 (148). С. 859–863.
- Вицецкая Н.И.** 1959. Изменение уровня Каспийского моря и режим солености его северной части за последнее двадцатилетие // Тр. Океанограф. комиссии. Т. 5. С. 118–124.

- Винецкая Н.И.** 1962. Многолетние и сезонные изменения гидрохимического режима Северного Каспия до зарегулирования стока р. Волги // Тр. КаспНИРО. Т. 18. С. 4–90.
- Винецкая Н.И.** 1965. Первичная продукция Северного Каспия // Тр. КаспНИРО. Т. 20. С. 21–34.
- Винецкая Н.И.** 1966. Зависимость уловов промысловых рыб и замедленного роста воблы от биогенного стока р. Волги и величины первичной продукции Северного Каспия // Тр. ВНИРО. Т. 60. С. 103–113.
- Винецкая Н.И.** 1966. Фосфатный фосфор и первичная продукция северной части Каспийского моря // Химические процессы в морях и океанах. М.: Наука. С. 145–151.
- Винецкая Н.И.** 1968. Гидрохимический режим Северного Каспия после зарегулирования стока Волги // Тр. КаспНИРХ. Т. 24. С. 78–99.
- Виноградов В.В.** 1984. Комплексная оценка проток дельты Волги как мест обитания водоплавающих птиц // Природные экосистемы дельты Волги. Л.: Наука. С. 108–120.
- Виноградов Л.Г.** 1959. Многолетние изменения северо-каспийского бентоса // Тр. ВНИРО. Т. 38. Вып. 1. С. 241–276.
- Власенко А.Д., Сливка А.П., Новикова А.С.** 1984. Масштабы естественного воспроизводства осетровых в Каспийском бассейне в условиях комплексного использования водных ресурсов // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань: Волгоград. правда. С. 66–67.
- Воеводин И.Н. и др.** 1968. О некоторых вопросах рациональной организации рыболовства в Волго-Каспийском районе // Тр. КаспНИРХ. Т. 24. С. 42–46.
- Гаибова Р.А., Рагимов Д.В.** 1970. О питании бычков у западного побережья Среднего и Южного Каспия // Изв. АН Азерб. ССР, серия биол. наук, вып. 4. С. 58–64.
- Гербильский Н.Л.** 1962. Теория биологического прогресса осетровых // Уч. записки ЛГУ. Серия биол. наук. Вып. 48. С. 5–18.
- Гершанович Д.Е., Грундуль З.С.** 1969. Взвешенное вещество в водах Северного Каспия // Тр. ВНИРО. Т. 65. С. 57–84.
- Горбунов К.В.** 1976. Влияние зарегулирования стока реки Волги на биоток и биологические процессы в ее дельте. М.: Наука. 218 с.
- Горшкова Т.И.** 1951. Исследования детрита в воде и грунте северной части Каспийского моря // Сборник памяти академика Архангельского. М.: изд-во АН СССР. С. 568–582.
- Гребенщиков В.Н., Заболотский В.И.** 1968. Роль Астраханского заповедника в защите, воспроизводстве и изучении природных богатств дельты Волги // В материалах научной сессии, посвященной 50-летию Астраханского заповедника. Астрахань: Волга. С. 3–5.
- Гуревич Г.М., Лопатин С.З.** 1962. Добыча рыбы и морского зверя в Каспийском бассейне. Статистический справочник КаспНИРО. Астрахань. 176 с.
- Дацко Б.Г.** 1959. Органическое вещество в водах южных морей СССР. М.: Изд-во АН СССР. 272 с.
- Дементьева Т.Ф., Приходько Б.И.** 1975. Причины колебания запасов анчоусовидной кильки // Тр. ВНИРО. Т. 108. С. 154–158.
- Демин Д.З.** 1963. Пути рыбохозяйственной реконструкции гидрографической структуры дельты реки Терек в условиях пониженного уровня Каспийского моря // Материалы Всес. совещания по проблеме Каспийского моря. Баку. С. 170–175.
- Державин А.Н.** 1959. Рыбное хозяйство Куры и перспективы его развития // Тр. Океанографической комиссии. Т. 5. С. 243–250.
- Живогляд А.Ф.** 1984. Растительность проток низовьев дельты Волги // Природные экосистемы дельты Волги. Л.: Наука. С. 29–43.

- Жукова А.И.** 1954. Значение микроорганизмов в питании *Nereis succinea* Каспийского моря // Микробиология. Т. 23. Вып. 1. С. 46–48.
- Жукова А.И.** 1955. Биомасса микроорганизмов донных осадков Северного Каспия // Микробиология. Т. 24. Вып. 3. С. 321–324.
- Забержинская Э.Б.** 1968. О каспийских макрофитах // Материалы 3-ей конференции по споровым растениям. Баку. С. 50–52.
- Захарян Г.Б., Магерамов Ш.Ш.** 1984. Современное состояние и перспективы естественного воспроизводства осетровых в бассейне р. Куры // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Волгоград: Волгоградская правда. С. 115–117.
- Зенкевич Л.А.** 1951. Моря СССР, их фауна и флора. М.: Учпедгиз. 366 с.
- Зенкевич Л.А.** 1963. Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР. 739 с.
- Зенкевич Л.А., Бирштейн Я.А.** 1934. О возможных мероприятиях по повышению продуктивных свойств Каспия и Арала // Рыбное хозяйство СССР. № 3. С. 38–40.
- Зенкевич Л.А., Бирштейн Я.А.** 1937. К вопросу об акклиматизации в Каспийском и Аральском морях новых видов животных // Зоол. журнал. Т. 16. Вып. 3. С. 443–447.
- Зенкевич Л.А., Зевина Т.Б.** 1969. Фауна и флора // Каспийское море. М.: Изд. МГУ. С. 229–255.
- Зинова А.Д.** 1967. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. М.-Л.: Наука. 397 с.
- Зинова А.Д., Забержинская Э.Б.** 1965. Новые виды водорослей Каспийского моря // Новое в систематике низших растений. Л.: С. 97–100.
- Иванов В.П., Никонова Р.С.** 1975. Состояние и перспективы развития прудового рыбоводства в дельте Волги // Тр. ВНИРО. Т. 108. С. 244–247.
- Казанчеев Е.Н.** 1975. Сельди Каспийского моря, современное состояние их запасов и перспективы // Тр. ВНИРО. Т. 108. С. 135–143.
- Казанчеев Е.Н.** 1981. Рыбы Каспийского моря. М.: Пищевая промышленность. 166 с.
- Караваев А.А.** 1979. Материалы о фауне водно-болотных птиц низовьев реки Атрек // Тр. Кызыл-Агачского Гос. заповедника. Вып. 1. Баку. С. 62–88.
- Караева Н.И.** 1972. Диатомовые водоросли каспийского бентоса. Баку: 258 с.
- Карзинкин Г.С., Солдатова Е.В., Шеханова И.А.** 1961. Некоторые результаты массового мечения молоди осетра радиоактивным фосфором // Тр. ВНИРО. Т. 44. С. 85–114.
- Карпевич А.Ф.** 1975. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищевая промышленность. 432 с.
- Каспийское море.** М.: Изд. МГУ. 1969. 262 с.
- Каспийское море.** Фауна и биологическая продуктивность. М.: Наука. 1985. 267 с.
- Каспийское море.** Гидрология и гидрохимия. М.: Наука. 1986. 260 с.
- Каспийское море.** Ихтиофауна и промысловые ресурсы. М.: Наука. 1989. 216 с.
- Касымов А.Г.** 1987. Каспийское море. Л.: Гидрометеиздат. 152 с.
- Касымов А.Г., Багиров Р.М.** 1983. Биология современного Каспия. Баку: 154 с.
- Катунин Д.Н., Кузьмин А.Г., Осадчих В.Ф., Лексуткин А.Ф.** 1971. Оптимальный режим работы вододелителя в дельте Волги и схема организации рыболовства в условиях его эксплуатации // Тр. КаспНИРХ. Т. 26. С. 9–34.
- Катунин Д.Н., Хрипунов И.А.** 1976. Многолетнее распределение температуры, солености и прозрачности северокаспийских вод. М.: 230 с.
- Киреева М.С., Щапова Т.Ф.** 1957. Материалы по систематическому составу и биомассе водорослей и высших растений Каспийского моря // Тр. ИОАН. Т. 33. С. 125–137.
- Кожин Н.И.** 1964. Осетровые СССР и их воспроизводство // Тр. ВНИРО. Т. 52, сб. 1. С. 21–58.
- Коновалова Н.А.** 1979. Состояние гнездовых колоний веслоногих и голенастых птиц в Кызыл-Агачском заповеднике // Тр. Кызыл-Агачского заповедника. Вып. 1. Баку. С. 83–87.

- Коробочкина З.С.** 1964. Основные этапы развития промысла осетровых в Каспийском бассейне // Тр. ВНИРО. Т. 52. С. 59–86.
- Кривонос Г.А.** 1979. Прибрежное мелководье Северного и Северо-Восточного Каспия как место обитания водоплавающих и болотных птиц // Тр. Кызыл-Агачского заповедника. Вып. 1. Баку. С. 101–130.
- Кривонос Г.А.** 1979 б. Водные пространства и водные птицы Каспийского региона // Тр. Кызыл-Агачского заповедника. Вып. 1. Баку. С. 5–16.
- Крисс А.Е.** 1956. Микробиология Каспийского моря // Успехи современной биологии. Т. 47. Вып. 2(5). С. 175–201.
- Крисс А.Е., Бирюзова В.И., Рукина Е.А.** 1954. Распределение микроорганизмов в водной толще Среднего и Южного Каспия и их минерализующая деятельность // ДАН СССР. Т. 97, № 2. С. 329–332.
- Куделина Е.Н.** 1959. Зоопланктон Среднего и Южного Каспия и его изменения в период падения уровня моря // Тр. ВНИРО. Т. 38, вып. 1. С. 204–240.
- Кузьмичева В.И., Тиненкова Д.Х., Парицкий Ю.А.** 1991. Изменения в зоопланктоне Среднего Каспия в 1971–1985 гг. и обеспеченность пищей анчоусовидной кильки // Рыбохоз. исслед. планктона. Ч. II. Каспийское море. Сб. научн. тр. ВНИРО. М.: ВНИРО. С. 115–128.
- Кун М.С.** 1959. Некоторые сведения о распределении детрита в Северном Каспии // Тр. ВНИРО. Т. 38. С. 292–303.
- Кун М.С.** 1960. О причинах заболевания сазана в дельте Волги // Зоол. журн. Т. 39. Вып. 10. С. 1531–1537.
- Курашова Е.К.** 1985. Зоопланктон Каспийского моря // Каспийское море. М.: Наука. С. 109–113.
- Курашова Е.К.** 1975. Состояние зоопланктона Северного Каспия в 1971–1972 гг. // Тез. докл. отчетной сессии КаспНИРХ по работам 1973 г. Астрахань: Волга. С. 20–22.
- Курашова Е.К.** 1971. Состояние зоопланктона Северного Каспия в 1962–1967 гг // Тр. КаспНИРХ. Т. 26. С. 83–99.
- Курашова Е.К.** 1976. Состояние зоопланктона Северного Каспия в 1973 г. // Рыбохоз. исслед. КаспНИРХ в 1974 г. Астрахань: Волга. С. 24–25.
- Курашова Е.К.** 1973. Характеристика состава количественного развития и распределения зоопланктона Северного Каспия в 1968–1970 гг. // Тез. докл. отчетной сессии КаспНИРХ. Астрахань: Волга. С. 102–104.
- Курашова Е.К., Абдулаева Н.М.** 1984. *Acartia clausi* Giesbrecht (Calanoidae, Acartiidae) в Каспийском море // Зоол. журн. Т. 63. Вып. 6. С. 931–933.
- Курашова Е.К., Асейнова А.А.** 1991. Зоопланктон Северного Каспия в 1980–1987 гг. и его влияние на урожайность обыкновенной кильки // Рыбохоз. исслед. планктона. Часть II. Каспийское море. Сб. научн. тр. ВНИРО. М.: ВНИРО. С. 10–19.
- Левшакова В.Д.** 1972 а. Фитопланктон Северного Каспия в условиях зарегулированного стока Волги // Автореф. дис. канд. биол. наук. Л. 21 с.
- Левшакова В.Д.** 1972 б. О важнейших видах фитопланктона Каспийского моря, их количественном развитии и взаимоотношениях // Биологические ресурсы Каспийского моря. Астрахань: Волга. С. 100–101.
- Левшакова В.Д.** 1985. Фитопланктон // Каспийское море. М.: Наука. С. 23–54.
- Легеза М.И.** 1975. Запасы каспийских осетровых и их использование в современных условиях // Тр. ВНИРО. Т. 108. С. 121–134.
- Леонов А.В.** 2000. Математическое моделирование сезонной динамики концентраций соединений биогенных элементов и биопродуктивность вод северной части Каспийского моря // Касп. плавучий ун-т. Науч. бюллетень. Вып. 1. Астрахань. С. 71–84.

- Лесников Л.А., Матвеева Р.П.** 1959. О характере влияния волжского стока на зоопланктон Северного Каспия // Тр. ВНИРО. Т. 38, вып. 1. С. 176–203.
- Летичевский М.А.** 1963. Воспроизводство белорыбицы в условиях зарегулированного стока Волги // Рыбное хоз-во. 173 с.
- Летичевский М.А.** 1983. Воспроизводство белорыбицы. М.: Пищевая промышленность. 112 с.
- Максимова М.П.** 1973. Особенности баланса органического вещества в северных и южных морях СССР // Тр. ВНИРО. Т. 80. С. 7–17.
- Малиновская Л.В.** 1997. Особенности развития зообентоса Северного Каспия в условиях продолжающегося подъема уровня моря // Тез. докл. 10-й Междунар. конф. по пром. океанол. СПб–М.: Изд-во ВНИРО. С. 82–83.
- Марти Ю.Ю.** 1964. Осетровые южных морей Советского Союза (введение) // Тр. ВНИРО. Т. 52. С. 7–19.
- Молодцова А.И.** 1984. Питание молоди осетровых в Северном Каспии // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань: С. 285–286.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.** 1960. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 286 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.** 1968. Отряд Cladocera // Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищевая промышленность. С. 120–160.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.** 1972. Общая характеристика фауны Черного и Азовского морей // Определитель фауны Черного и Азовского морей. Киев: Наукова думка. С. 316–324.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.** 1978. Состав и распространение каспийской фауны по современным данным // Элементы водных экосистем. М.: Наука. С. 100–139.
- Осадчих В.Ф.** 1973. Годовые и сезонные изменения в количестве корофиид в Северном Каспии // Тр. ВНИРО. Т. 80. Вып. 3. С. 104–129.
- Осеян К.Г.** 1972. Причины колебания численности обыкновенной кильки Северного Каспия // Тр. ВНИРО. Т. 83. С. 194–204.
- Осницкая Л.К.** 1956. Влияние речных стоков на количество и распределение бактерий в водной толще Северного Каспия // Микробиология. Т. 25. Вып. 5. С. 577–584.
- Осницкая Л.К., Ламбина В.А.** 1959. Бактериальное население Северного Каспия и его зависимость от речных стоков // Тр. 4-го совещания по проблемам биологии внутренних вод. М.: Изд-во АН СССР. С. 231–239.
- Пахомова А.С.** 1959. К химическому составу взвешенных веществ и донных отложений дельты Волги и Северной части Каспийского моря. Тр. ГОИН. Вып. 45. С. 117–144.
- Песериди Н.Е., Захаров С.С., Исламгазиева Р.Б. и др.** 1981. Характеристика режима рыболовства на р. Урал и пути его дальнейшего совершенствования // Рациональные основы ведения осетрового хозяйства. Волгоград: Волгоградская правда. С. 190–192.
- Песериди Н.Е., Захаров С.С., Исламгазиева Р.Б., Шестых А.И.** 1984. Причины сокращения уловов севрюги р. Урала // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань.: Волгоградская правда. С. 260–263.
- Пискунов И.А.** 1961. О пищевых взаимоотношениях некоторых промысловых рыб Каспийского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 1. С. 79–88.
- Пискунов И.А.** 1963. Состояние запасов рыб в Каспийском бассейне и пути их рационального использования // Тр. КаспНИРО. Т. 17. С. 75–83.
- Полянинова А.А.** 1983. Питание и пищевая обеспеченность заводской молоди осетра в западном районе Северного Каспия // Биологические основы осетроводства. М.: Наука. С. 200–216.
- Попов В.И.** 1963. Проблемы регулирования уровня Каспийского моря // Матер. Всес. совещ. по проблемам Каспийского моря. Баку. С. 336–344.

- Приходько Б.И.** 1974. Зависимость реакции на свет и состав пищи большеглазой кильки (*Clupeonella grimmii* Kessler) от глубины ее обитания // Тр. ВНИРО. Т. 101. С. 59-73.
- Приходько Б.И.** 1975. Каспийские кильки и их численность // Тр. ВНИРО. Т. 108. С. 144-153.
- Приходько Б.И., Скобелина Р.С.** 1967. Питание каспийских килек // Тр. КаспНИРХ. Т. 23. С. 111-137.
- Пробатов С.Н., Терещенко З.П.** 1951. Кефаль Каспийского моря и ее промысел. М.: Пищевая промышленность. 36 с.
- Прошкина-Лавренко А.И., Макарова И.В.** 1968. Водоросли планктона Каспийского моря. Л.: Наука. 291 с.
- Расс Т.С.** 1951. Ихтиофауна Каспийского моря и некоторые вопросы ее истории // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 6. С. 103-115.
- Романова Н.Н.** 1958. Распространение и экологическая характеристика северокаспийских Amphipoda и Cumacea // ДАН СССР. Т. 121, № 3. С. 555-556.
- Романова Н.Н.** 1959. Выживание некоторых Amphipoda Северного Каспия при разных соленостях // Тр. ВНИРО. Т. 38. Вып. 1. С. 277-296.
- Романова Н.Н., Осадчих В.Ф.** 1965. Современное состояние зообентоса Каспийского моря // Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия. М.: Наука. С. 138-165.
- Романова Н.Н.** 1970. Некоторые черты экологии и распределения ракообразных арктического происхождения в Каспийском море // Зоол. журн. Т. 49. Вып. 7. С. 970-979.
- Романова Н.Н.** 1973. Экология и количественное распределение автохтонных гаммарид Каспийского моря // Тр. ВНИРО. Т. 80. Вып. 3. С. 73-103.
- Романова Н.Н.** 1975. Количественное распределение и экология корофиид (Crustacea, Amphipoda, Corophium) Каспийского моря // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 80 (3). С. 51-63.
- Румянцев В.Д., Ворожцов Г.А., Хураськин Л.С., Юсупов М.К.** 1975. Состояние запасов каспийского тюленя и перспективы их использования. Биологическая продуктивность Каспийского моря // Тр. ВНИРО. Т. 108. М.: Пищевая промышленность. С. 185-189.
- Салманов М.А.** 1985. Первичная продукция планктона // Каспийское море. Фауна и биологическая продуктивность. М.: Наука. С. 59-65.
- Танасийчук Н.П.** 1948. Влияние изменений гидрологического режима Северного Каспия и понижения уровня моря на распределение и запасы полупроходных рыб // Рыбное хозяйство. № 3. С. 11-18.
- Танасийчук Н.П.** 1959. Состояние запасов промысловых рыб Волго-Каспия в связи с падением уровня моря. Проблемы Каспийского моря // Тр. Океанографической комиссии. Т. 5. М. С. 279-285.
- Уловы рыбы, добыча морского зверя и других объектов промысла в Азово-Черноморском, Каспийском и Аральском бассейнах в 1984 и 1985 гг.** М. ЦНИИТЭИРХ. 1985, 1986. 15 с., 16 с.
- Уловы рыб, морских животных и других промысловых объектов в Азово-Черноморском, Каспийском и Аральском бассейнах за 1988 г.** М. ВНИЭРХ. 1989, 16 с.
- Усачев П.И.** 1948. Количественные колебания фитопланктона в Северном Каспии // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 2. С. 60-88.
- Чаянова Л.А.** 1940. Питание каспийского пузанка *Caspialosa caspia* // Тр. ВНИРО. Т. 14. С. 211-234.
- Червякова Г.Ф.** 1965. Растительность авандельты Волги // Тр. Астраханского запovedника. Вып. 10. С. 157-176.

Шорыгин А.А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат. 267 с.

Шорыгин А.А., Каревич А.Ф. 1948. Новые вселенцы Каспийского моря и их значение в биологии этого водоема. Симферополь: Крымиздат. 107 с.

Щербина А.А. 1979. Новые данные о фауне гнездовых колоний болотных птиц на островах залива Кара-Богаз-Гол // Тр. Кызыл-Агачского заповедника. Вып. 1. Баку. С. 89–100.

Яблонская Е.А. 1969. Водная взвесь как пищевой материал для организмов бентоса Каспийского моря // Тр. ВНИРО. Т. 65. С. 85–147.

Яблонская Е.А. 1971. Пищевые цепи населения южных морей // Основы биологической продуктивности океана и ее использование. М.: Наука. С. 12–31.

Яблонская Е.А. 1975. Многолетние изменения биомассы разных трофических групп бентоса Северного Каспия // Тр. ВНИРО. Т. 108. С. 50–64.

Яблонская Е.А. 1976. Исследование трофических связей в донных сообществах южных морей // Ресурсы биосферы (итоги советских исследований по международной биологической программе). Вып. 2. Л.: Наука. С. 117–144.

Яблонская Е.А., Осадчих В.Ф., Винецкая Н.И., Левшакова В.Д., Курашова В.К. 1975. Кормовая база рыб Каспийского моря // Тр. ВНИРО. Т. 108. С. 81–98.

Yablonskaya E.A. 1979. Studies of Trophic Relationships in Bottom Communities in the Southern Seas of the USSR. Marine Production Mechanisms. International Biological Programme 20. Cambridge University Press, pp. 258–316.

Яблонская Екатерина Адамовна
БИОЛОГИЯ КАСПИЙСКОГО МОРЯ

Заведующая редакцией *Г.П. Короткова*
Редактор *М.Е. Кривенко*
Художественный редактор *В.В. Веселова*
Корректор *Е.Н. Гаврилова*
Технический редактор *Л.И. Филатова, Ю.А. Павлова*
Компьютерная верстка *Н.Э. Боровик*

Подписано в печать 23. 04. 2007.
Печ. л. 9,0. Формат 70×100 1/16.
Тираж 200. Заказ № 384

Издательство ВНИРО
107140, Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17
Тел.: (495) 264-65-33
Факс (495) 264-91-87