

**ЗООПЛАНКТОН СРЕДНЕГО И ЮЖНОГО КАСПИЯ И ЕГО
ИЗМЕНЕНИЯ В ПЕРИОД ПАДЕНИЯ УРОВНЯ МОРЯ***Канд. биол. наук Е. Н. КУДЕЛИНА*

Падение уровня Каспийского моря, начавшееся, как известно, с 1934 г., продолжается и до настоящего времени. Вначале падение уровня было резким, затем оно сменилось небольшим подъемом и периодом относительной стабильности, после чего опять началось снижение.

Такие значительные колебания уровня Каспия не могли не отразиться на гидрологическом и гидрохимическом режиме, а следовательно, и на фауне моря.

Изучению зоопланктона Каспийского моря посвящено довольно много работ, перечень которых почти с исчерпывающей полнотой приведен в работе А. Л. Бенинга [1]. Однако большинство этих работ затрагивает вопросы систематики и зоогеографии планктонных форм и относится к периоду исследований до падения уровня моря. Вопросы же общего характера с количественным учетом зоопланктона Среднего и Южного Каспия, помимо указанной работы А. Л. Бенинга, освещены в работах В. А. Яшнова [23, 24], М. С. Идельсона, В. Г. Богорова [4], Л. А. Зенкевича [10], Я. А. Бирштейна [2], Е. Н. Куделиной [12].

Задачей настоящей работы является определение современного состояния кормовой базы планктоноядных рыб Среднего и Южного Каспия и тех ее изменений, которые наблюдались в отдельные периоды падения уровня моря.

МАТЕРИАЛ, МЕТОДИКА СБОРА И ОБРАБОТКИ

Материал, положенный в основу настоящей работы, был собран в 1939—1941, 1943, 1952, 1954 гг. в различные сезоны года на четырех стандартных разрезах:

1) Махачкала—м. Сагындык, 2) Дивичи—зал. Кендерли, 3) о-в Жиллой—м. Куули, 4) о-в Куринский камень—о-в Огурчинский (рис. 1). Однако полный цикл сезонных наблюдений был проведен только в 1940 г. В остальные же годы исследования велись преимущественно в весенний и летний периоды на четырех или двух-трех разрезах.

Сроки наблюдений по сезонам в отдельные годы не всегда выдержаны. Несовпадение во времени иногда составляло 20 и больше дней.

Материалы до 1938 г. заимствованы из литературных источников и архивных материалов Азербайджанской научно-исследовательской рыбохозяйственной лаборатории.

Сбор зоопланктона производился сетью Нансена (диаметр 50 см, сито из газа № 38) от дна или (при отсутствии механической тяги) от 200—300-метровой глубины. Зоопланктон облавливался по стандартным горизонтам 10—0, 25—10, 50—25, 100—50, 200—100, 300—200, 400—300, 500—400, дно—500 м.

При количественной обработке зоопланктона мы пользовались поршневой пипеткой емкостью 0,5 или 1 см³ (в зависимости от густоты пробы).

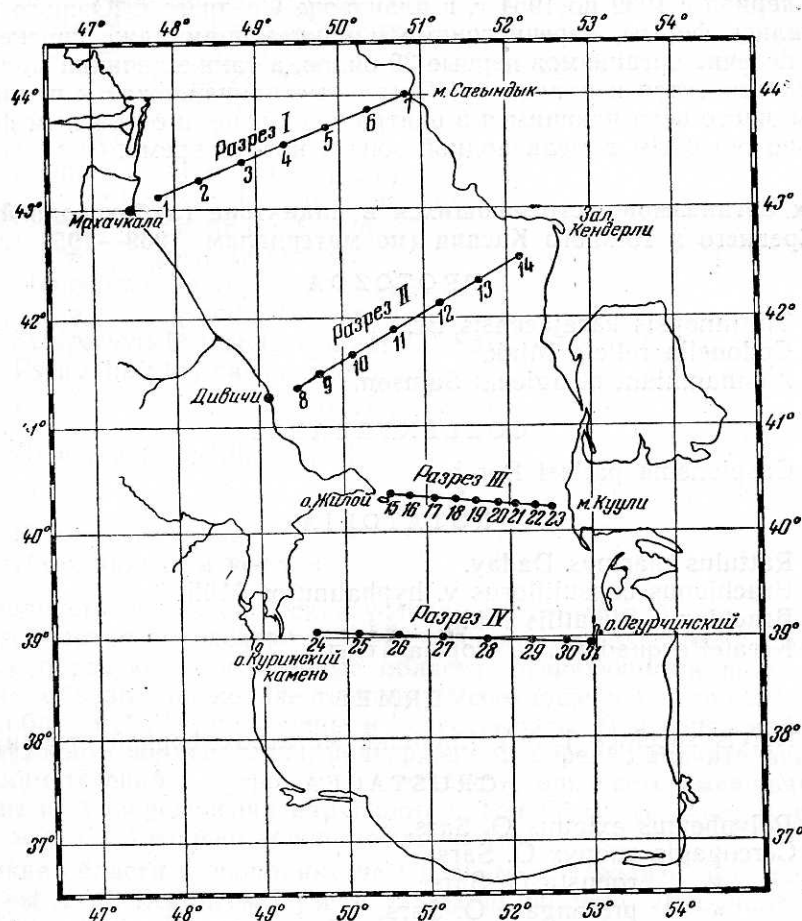


Рис. 1. Стандартные станции в Среднем и Южном Каспии.

Подсчет организмов производился на счетной пластинке с последующим переводом количества их на биомассу при помощи стандартных навесок, полученных для каждого вида в Гидробиологической лаборатории ВНИРО.

В сборах и обработке материалов принимала участие Б. М. Эпштейн.

КАЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ И ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА

Сравнение зоопланктона Среднего и Южного Каспия в период с 1939 по 1954 г. показало, что качественный состав его в эти годы был довольно постоянным. Небольшие различия в отдельные сезоны того или другого года наблюдались в случае появления или отсутствия в сборах малочисленных или спорадических планктонных форм.

Новыми формами в прибрежном планктоне Каспия являются личиночные стадии черноморских вселенцев *Leander squilla* и *L. adspersus* и личинки (метатрохофорной стадии) *Nereis succinea*. Личинки *Balanus* в наших сборах не встречались, хотя летом 1955 г. по западному по-

бережью Среднего и Южного Каспия впервые был обнаружен *Balanus improvisus* (различных возрастных стадий), завезенный в Каспий, по-видимому, черноморскими судами.

В период с 1939 по 1954 г. в планктоне Среднего и Южного Каспия встречались формы, перечисленные в приведенном ниже списке.

В перечне организмов первые 39 видов, а также личинки моллюсков и килек относятся к планктону. Остальные принадлежат к планктобентосным, часто встречающимся в центральной зоне, и бентосным формам, довольно обычным в мелководной зоне в ночное время.

Список организмов, встречающихся в планктоне глубоководной зоны Среднего и Южного Каспия (по материалам 1939—1954 гг.)

PROTOZOA

1. *Tintinnopsis karajacensis* Br.
2. *Codonella relictata* Mink.
3. *Zoothamnium pelagicum* Samson.

COELENTERATA

4. *Caspionema pallasi* Derzh.

ROTATORIA

5. *Rattulus marinus* Daday.
6. *Brachionus capsuliflorus* v. *hyphalmuros* Müll.
7. *Brachionus plicatilis* Müll.
8. *Keratella quadrata* v. *tropica* Tchg.

VERMES

9. *Nereis succinea* Lenck (личинки метатрохофорной стадии).

CRUSTACEA

10. *Polyphemus exiguus* O. Sars.
11. *Cercopagis anonyx* O. Sars.
12. » *robusta* O. Sars.
13. » *prolongata* O. Sars.
14. » *socialis* (Grimm.).
15. » *micronyx* O. Sars.
16. » *tenera* O. Sars.
17. » *neonilae* O. Sars.
18. » *gracillima* O. Sars.
19. *Apagis longicauda* O. Sars.
20. *Evadne anonyx tipica* O. Sars.
21. » *anonyx producta* O. Sars.
22. » *anonyx prolongata* O. Sars.
23. » *hircus* O. Sars.
24. *Evadne maximovitschi* O. Sars.
25. *Podonevadne trigona* f. *tipica* O. Sars.
26. *Podonevadne trigona trigonoides* O. Sars.
27. *Podonevadne trigona intermedia* O. Sars.
28. *Podonevadne camptonyx* f. *tipica* O. Sars.
29. *Podonevadne camptonyx angusta* O. Sars.
30. *Podonevadne camptonyx podonides* O. Sars.
31. *Podonevadne camptonyx attenuata* O. Sars.
32. *Podonevadne camptonyx humulus* O. Sars.
33. *Podonevadne camptonyx macronyx* O. Sars.
34. *Halicyclops sarsi* Akatowa.
35. » *neglectus* Kiefer.

36. *Limnocalanus grimaldii* (Guerne).
37. *Eurytemora grimmi* O. Sars.
38. » *minor* O. Sars.
39. *Heteroscope caspia* O. Sars.
40. *Mysis microphthalma* O. Sars.
41. » *macrolepis* O. Sars.
42. » *amblyops* O. Sars.
43. » *caspia* O. Sars.
44. *Paramysis loxolepis* O. Sars.
45. *Leander squilla* L. (личинки).
46. » *adpersus* Rathke (личинки).
47. *Pterocuma pectinata* Sowinsk.
48. » *rostrata* O. Sars.
49. *Stenocuma diastylodes* O. Sars.
50. » *gracilis* O. Sars.
51. *Schizorhynchus eudorelloides* O. Sars.
52. *Pseudalibrotus caspius* Grimm.

MOLLUSCA

53. Личинки *Lamellibranchiata*.

PISCES

54. Килька (личинки).
55. Икра кильки и кефали.

Различные гидрологические условия в разных районах Среднего и Южного Каспия определяют горизонтальное распределение организмов, которые образуют определенные области, отличающиеся по составу и главным образом по количественному соотношению основных видов. Такие области более постоянны и яснее выражены в бентосной фауне; в планктонном же населении, подверженном нередко значительным воздействиям течений и ветровой деятельности, они часто смешиваются, и границы их распределения нарушаются. Тем не менее в планктоне они имеют место и довольно хорошо выделяются.

Такие области в зоопланктоне Среднего и Южного Каспия были отмечены А. Л. Бенингом [1] и М. С. Идельсоном. А. Л. Бенинг, по материалам зимнего периода 1934 г., выделяет в море три большие области с характерными для них планктонными сообществами:

1) халистатическую (наиболее глубокую), ограниченную глубинами 200—300 м, 2) кругового течения (с глубинами от 50 до 200—300 м), 3) прибрежную (с глубинами до 50 м).

Наши материалы, собранные в различные сезоны 1940—1954 гг., показали, что в Среднем и Южном Каспии довольно хорошо выделяются только две области: прибрежная зона с глубинами, примерно равными 50—60 м, и центральная часть моря, ограниченная глубинами 150—200 м. Что касается промежуточной зоны с глубинами от 50 до 150—200 м, то в планктонном населении ее не намечается комплекса организмов, характерных для этой зоны. Здесь встречается смешанный состав зоопланктона, складывающийся из форм, свойственных двум смежным зонам, и отличающийся только количественными соотношениями компонентов. Кроме того, в мелководной зоне можно выделить ряд районов со своеобразным планктонным населением, как например, в опресненной части предустья р. Куры, в заливе имени С. М. Кирова и др.

Планктонные комплексы организмов хорошо выделяются как в Среднем, так и в Южном Каспии, но, имея сходный качественный состав, заметно различаются количественным соотношением видов.

По материалам многолетних наблюдений, комплекс планктонных организмов центральной зоны Среднего Каспия складывается из не-

большого числа основных, характерных для комплекса, видов: *Limnocalanus grimaldii*, *Eurytemora grimmeri*, *Eurytemora minor*, *Mysis caspia*, *Mysis amblyops*, *Mysis microphthalma*, *Pseudalibrotus caspius*, *Paramysis loxolepis*.

Встречаются здесь и другие виды: *Halicyclops sarsi*, *Calanipeda aquae dulcis*, *Cercopagis socialis*, *C. prolongata*, *C. micronyx*, *Podonevadne trigona* f. *trigonoides*, *Podonevadne camptonyx*, *Polyphemus exiguus*, личинки *Lamellibranchiata* и пр., но все они не характерны для комплекса и, как правило, попадают sporadически и притом малочисленны. Доминирующими же формами центральной зоны Среднего Каспия являются: *Limnocalanus grimaldii* и *Eurytemora grimmeri*. Преобладая численно, эти формы встречаются в комплексе постоянно.

В комплекс планктонных организмов прибрежной мелководной зоны Среднего Каспия входят: *Synchaeta neapolitana*, *Tintinnopsis karajacensis*, *Calanipeda aquae dulcis*, *Heteroscore caspia*, *Halicyclops sarsi*, личинки *Lamellibranchiata*, *Eurytemora grimmeri* — характерные представители зоопланктона мелководной зоны. Наряду с ними встречаются второстепенные виды с малой численностью: *Evadne trigona*, *Evadne anopus*, *Polyphaeus exiguus* и др. Кроме того, в составе комплекса мелководной зоны довольно часто встречаются планктобентические формы: *Pterocuma pectinata*, *Stenocuma diastylodes*, *Stenocuma gracilis* и др.

Эти виды в заметных, а порой в больших количествах попадают в планктон ночью, когда они мигрируют из придонных слоев воды в поверхностные горизонты. Нередко в мелководье, особенно весной, как у восточного, так и у западного побережья можно встретить *Limnocalanus*. Появление его у восточного берега бывает обычно связано с продолжительными сгонными ветрами, когда нижнее компенсационное течение выносит его из глубоких слоев центральной части моря в мелководную зону.

У западного побережья Среднего Каспия *Limnocalanus* наблюдается часто, поскольку здесь близко проходит глубинный свал, с которого начинается область распространения этого вида.

К характерным и преобладающим в количественном отношении формам мелководной зоны относятся: *Calanipeda aquae dulcis*, *Eurytemora grimmeri*, *Synchaeta neapolitana*, личинки *Lamellibranchiata*, *Heteroscore caspia* (летом), *Halicyclops sarsi*.

В промежуточной зоне можно встретить формы, свойственные обеим зонам, причем характерные их виды часто представлены здесь меньшим числом особей.

Как видно из изложенного, *Eurytemora grimmeri* широко распространена во всех зонах моря, что позволяет нам отнести ее к эвритопным формам. Однако наибольшие ее количества все же наблюдаются в центральной и промежуточной зонах.

На границе Северного и Среднего Каспия (разрез Махачкала — м. Сагындык), а также в районе подводной возвышенности, разделяющей Средний и Южный Каспий (разрез о-в Жилой — м. Куули), комплексы зоопланктона почти не выражены, что объясняется непостоянством гидрологического режима моря в этих районах. Состав зоопланктона здесь, как правило, бывает смешанный.

Сходная картина горизонтального распределения компонентов зоопланктона, но с некоторыми отклонениями наблюдалась и в южной части Каспия. Мы не будем перечислять виды, входящие в состав планктонных комплексов, их перечень очень сходен с таковым Среднего Каспия. Отметим лишь характерные отличия в составе и распределении зоопланктона Южного Каспия.

В зоопланктоне центральной зоны Среднего Каспия доминирующей и характерной формой является *Limnocalanus*. В Южном Каспии *Lim-*

Limnocalanus хотя и относится к характерным видам планктона центральной зоны, но в комплексе играет второстепенную роль и встречается при этом в крайне ограниченном количестве. Биомасса его здесь даже весной, в период его максимального развития в Среднем Каспии, редко превышала 10 мг/м^3 . Кроме того, *Limnocalanus*, относясь к комплексу планктонных форм центральной зоны, в Южном Каспии в период значительного прогрева воды обитает только в этой зоне и в других, как правило, не встречается. *Calanipeda* — основная форма комплекса орга-

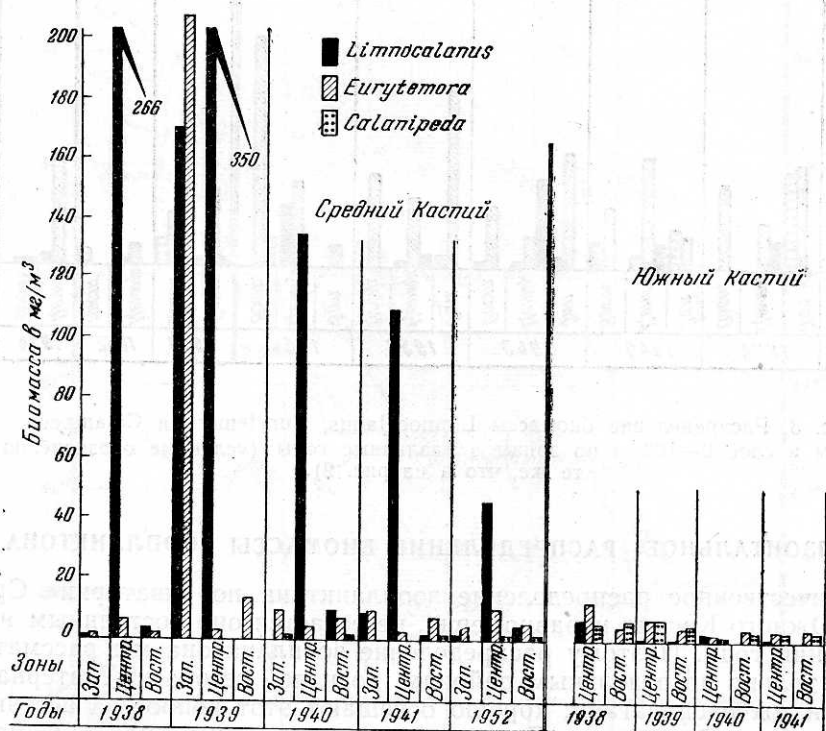


Рис. 2 Распределение биомассы *Limnocalanus*, *Eurytemora* и *Calanipeda* весной в слое 0—100 м по зонам в различные годы.

низмов мелководной зоны Среднего Каспия в летний период — в Южном Каспии широко распространена и встречается во все сезоны в заметных количествах.

Следует отметить, что в Среднем и Южном Каспии встречаются два вида *Eurytemora* — *E. grimmeri* и *E. minor*, — отличающиеся только размерами и количеством яиц в сумке; во всех предыдущих работах эти виды авторами не различались, не разделяли их и мы, так как при количественном их учете, ввиду большого сходства, ошибки были бы неизбежны. Различия в соотношении основных видов зоопланктона в отдельных зонах Среднего и Южного Каспия в разные годы хорошо иллюстрируются рис. 2 и 3.

Отмеченные особенности в распределении *Limnocalanus* и *Calanipeda* в южной и средней частях Каспийского моря наблюдались на протяжении всех лет и находятся, по-видимому, в тесной связи с определенным комплексом условий среды в обеих частях водоема. Наблюдающиеся различия в температурном режиме Среднего и Южного Каспия играют в этом отношении, очевидно, немалую роль.

Достаточно указать, что величины поверхностной температуры воды в обеих частях моря в отдельные периоды года различаются на $4-5^\circ$.

Менее высокие температуры Среднего Каспия способствуют лучшему развитию *Limnocalanus*, а теплолюбивая форма *Calanipeda* лучше развивается на юге и не только в летний период, но и весной, когда в Среднем Каспии она бывает представлена в ограниченном количестве.

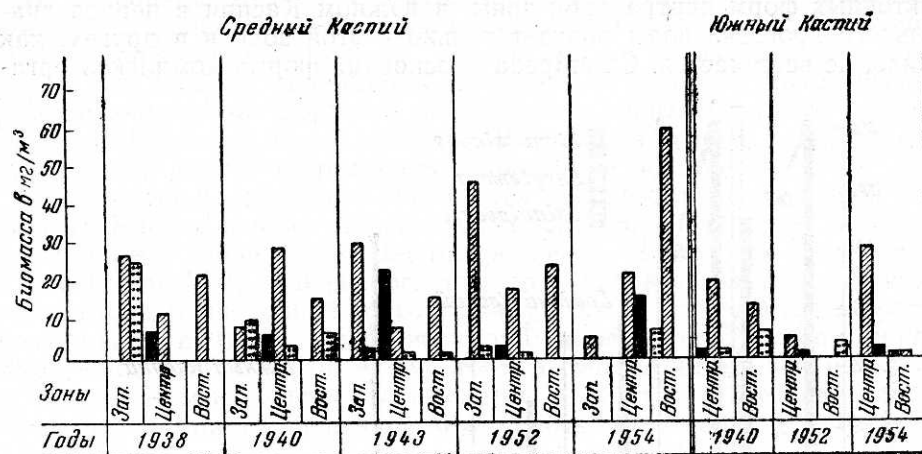


Рис. 3. Распределение биомассы *Limnocalanus*, *Eurytemora* и *Calanipeda* летом в слое 0—100 м по зонам в различные годы (условные обозначения те же, что и на рис. 2).

ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БИОМАССЫ ЗООПЛАНКТОНА

Количественное распределение зоопланктона по акватории Среднего и Южного Каспия неравномерно, не остается оно постоянным и на протяжении года. Поэтому распределение зоопланктона мы рассматриваем не только по отдельным районам, но и по сезонам. Материалы, которыми мы располагаем, хорошо освещают этот вопрос за весенний, летний и осенний периоды. Для этих сезонов имеются наблюдения за несколько лет. К сожалению, очень ограничены сведения о зоопланктоне зимнего периода. Зимние исследования проводились только в 1941 г. на трех разрезах (без разреза Махачкала—м. Сагындык) и в 1939 г. — на одном южном разрезе.

Как показали наблюдения, в сезонном распределении зоопланктона в море по годам обнаруживаются некоторые изменения в зависимости от гидрометеорологических и других условий данного года. Эти изменения отчасти могут быть обусловлены и тем обстоятельством, что не всегда были выдержаны сроки наблюдений. Несмотря на это, все же общая схема горизонтального распределения биомассы зоопланктона повторяется из года в год. Изменяются лишь абсолютные показатели количества зоопланктона и отдельные детали. Поэтому, чтобы не загружать работу обилием графиков, мы даем только карты распределения биомассы зоопланктона в летний, осенний (по материалам 1940 г.), зимний и весенний (по материалам 1941 г.) периоды. Материалы эти ценны в том отношении, что они, за исключением осени и зимы, собраны на четырех стандартных разрезах, причем пробы зоопланктона брались от дна до поверхности. К тому же исследования в эти годы проводились в такой последовательности, что в итоге получился непрерывный, полный цикл сезонных наблюдений.

Весной (рис. 4) максимальная биомасса 100 мг/м³ и выше наблюдается в центральной зоне западной половины Среднего Каспия. Изопланкта (100 мг/м³) вытягивается на юг, доходит до границы Сред-

него и Южного Каспия и охватывает район двух западных станций (15 и 16) разреза о-в Жилой — м. Куули. От этих больших концентраций зоопланктона в Среднем Каспии, как показывает очертание изолиний, биомасса уменьшается по всем направлениям, переходя к грациям 20—50 $\text{мг}/\text{м}^3$. Такая биомасса отмечена на большой части

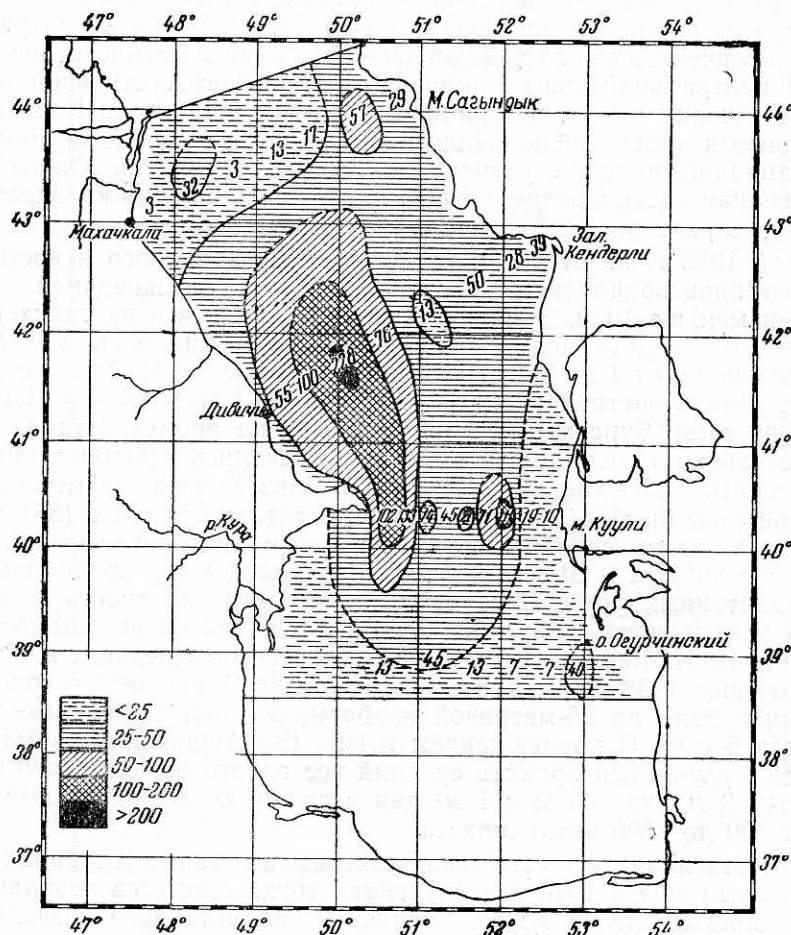


Рис. 4. Распределение биомассы зоопланктона в слое 0—100 м в апреле 1941 г. (мг в 1 м^3).

Среднего Каспия, на разрезе о-в Жилой — м. Куули и в центральной зоне Южного Каспия. Самая низкая биомасса зоопланктона (меньше $25 \text{ мг}/\text{м}^3$) наблюдается в Южном Каспии и в северной части Среднего Каспия (разрез Махачкала — м. Сагындык).

Такое количественное распределение зоопланктона в Среднем и Южном Каспии весной с некоторыми отклонениями повторялось почти во все годы наблюдений. Аналогичная картина была получена М. С. Идельсоном в 1938, 1939 гг., а позже нами, с той лишь разницей, что в 1939 г., например, высокие биомассы (больше $200 \text{ мг}/\text{м}^3$) занимали в центральной зоне Среднего Каспия большую площадь, чем в 1940 г., распространяясь при этом несколько дальше на восток. Кроме того, была значительно выше и концентрация зоопланктона. В 1938 и 1940 гг. пятно больших биомасс не спускалось на юг, как в 1941 и 1939 гг., а ограничивалось небольшой площадью в центральной зоне

Среднего Каспия. В 1952 г. высокая биомасса ($100\text{--}200\text{ мг/м}^3$) была отмечена не только в центральной зоне Среднего Каспия, но и на севере его (в средней части разреза Махачкала — м. Сагындык).

Описанная схема горизонтального распределения биомассы зоопланктона по акватории Среднего и Южного Каспия весной обусловлена главным образом распределением биомассы *Limnocalanus*, являющегося в этот период доминирующей формой, особенно в центральной зоне, где количество его составляет $60\text{--}80\%$ общей биомассы зоопланктона. Из центральной зоны *Limnocalanus* увлекается основной ветвью кругового течения к югу, до границы Среднего и Южного Каспия, чем и объясняются часто наблюдающиеся высокие концентрации зоопланктона в западной половине разреза о-в Жилой—м. Куули. Южный Каспий и северная часть Среднего Каспия, где *Limnocalanus* количественно ограничен, характеризуются низкой биомассой зоопланктона.

Весной 1952 г. на стандартных разрезах у западного и восточного побережья производились сборы зоопланктона в мелководной зоне с глубинами меньше 10 м. Эти материалы показали, что на таких глубинах зоопланктон чрезвычайно беден. Величина биомассы колебалась здесь в пределах от 1 до 13 мг/м^3 , причем биомасса нарастала с увеличением глубин. Констатированные в планктоне *Eurytemora*, *Calanipeda*, *Halicyclops sarsi*, *Synchaeta neapolitana*, *Evadne anopuh*, *Evadne camp-tonuh*, метатрохофорные личинки *Nereis* встречались единично или были малочисленны. Только на одной станции, близ Худата, на глубине 5 м в вечерние часы биомасса зоопланктона достигала почти 1 г (887 мг/м^3), но основную часть ее (96%) составляли планктобентосные виды — *Pterosoma pectinata* и *Stenosoma gracilis* и только 4% приходилось на долю планктонных форм. Следует отметить, что плотность населения Сипасеа у западного побережья Среднего Каспия очень высокая. По сообщению В. П. Енькова, исследовавшего бентос Среднего и Южного Каспия осенью 1938 г., биомасса *Pterosoma pectinata*, встречающейся в прибрежной зоне до 25-метровой изобаты, в районе Дивичи — Ялама составляла 5 г/м^2 . С продвижением к югу (до Апшерона) биомасса ее падает до 1 г/м^2 . Если принять средний вес одного экземпляра *Pterosoma* равным 3 мг, то ночью с 1 м^2 дна в толщу воды поднимается примерно от 300 до 1500 экз. Сипасеа.

Количественная бедность зоопланктона на малых глубинах была отмечена нами еще в 1940 г. Полученная тогда биомасса зоопланктона также не превышала 14 мг/м^3 . Бедность планктонного населения в прибрежной зоне в весенний период объясняется, по-видимому, резкой сменой температуры воды в течение суток, частыми волнениями и большой мутностью воды.

Распределение биомасс зоопланктона в период гидрологического лета (рис. 5) имеет несколько иной характер, чем весной. В этот период года, как показали исследования 1940, 1943, 1952 и 1954 гг., наблюдается относительно равномерное распределение биомассы. Летом нет такого большого различия в ее величинах на отдельных разрезах, как весной. На значительной части акватории Среднего и Южного Каспия в летний сезон количественные показатели зоопланктона обычно определяются величиной $50\text{--}100\text{ мг/м}^3$. В западной половине центральной зоны биомасса также не превышает 100 мг/м^3 . Правда, в 1940 г. в восточной части Среднего Каспия концентрация зоопланктона была высокой, но во все другие годы этого не наблюдалось.

Характерной особенностью летнего распределения зоопланктона является большая сравнительно с весенним периодом плотность населения мелководной зоны, где преобладает биомасса $50\text{--}100\text{ мг/м}^3$; местами же, как например, в западной части разреза о-в Жилой—м. Куули (1943 г.) и по западному побережью Среднего Каспия количество

зоопланктона значительно превышает 200 мг/м^3 , в то время как весной биомасса здесь обычно бывает меньше 25 мг/м^3 .

Относительно равномерное количественное распределение зоопланктона летом связано с тем, что в этот период при значительном прогреве воды количество *Limnocalanus* бывает ограниченным. В это время наи-

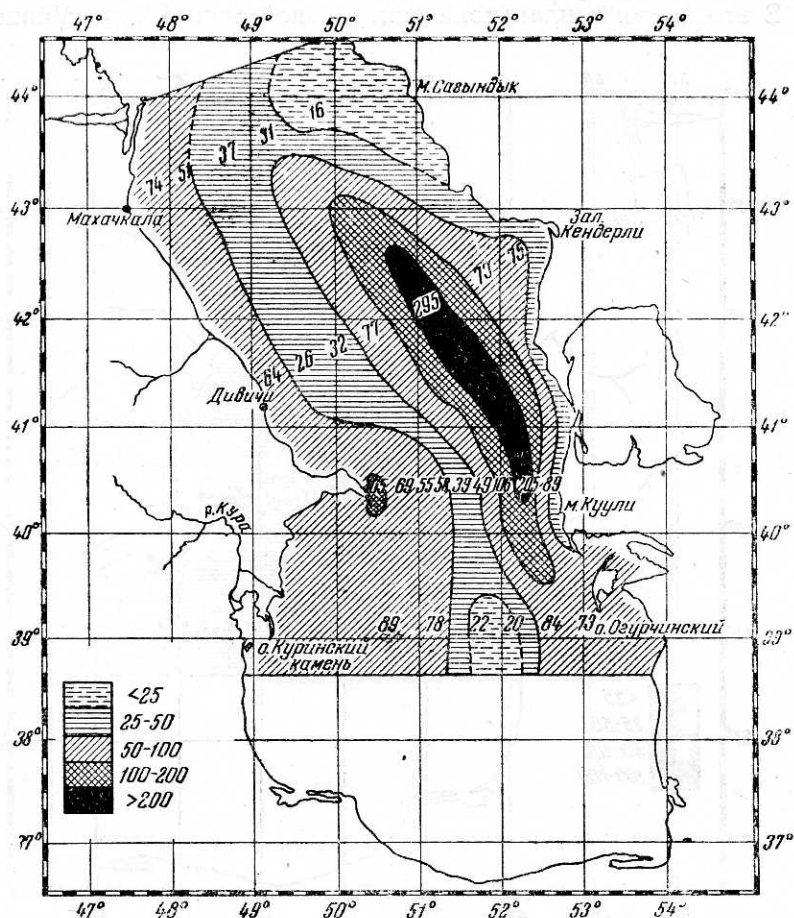


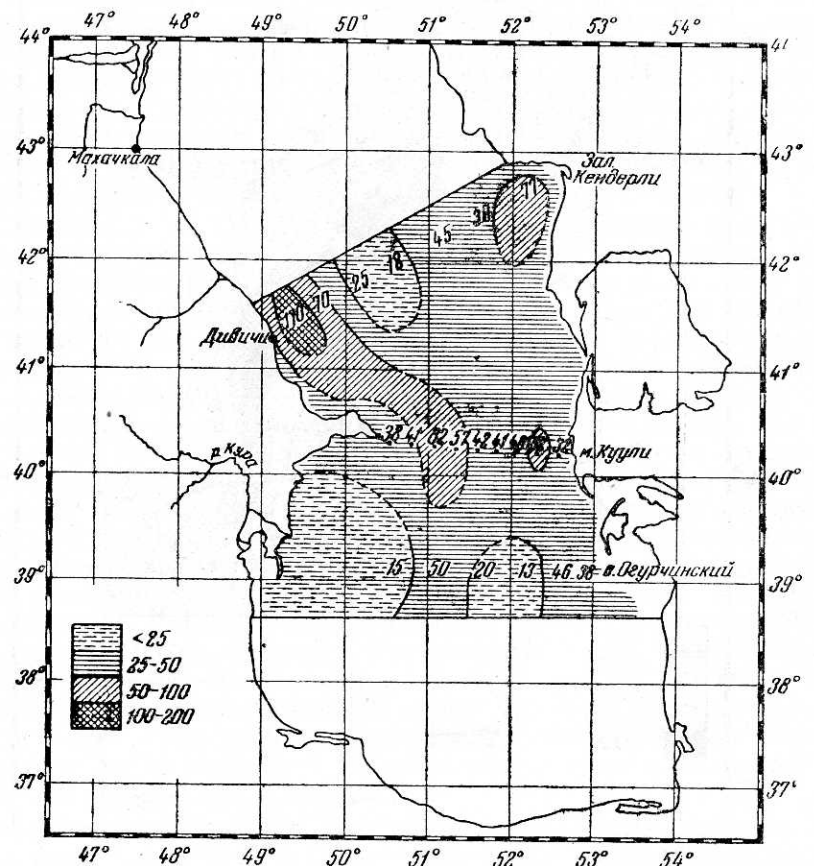
Рис. 5. Распределение биомассы зоопланктона в слое 0—100 м в сентябре 1940 г. (мг в 1 м^3).

большого развития достигает эвритопная форма *Eurytemora*; биомасса ее в этот период бывает максимальной. Повышенная биомасса в мелководной зоне обусловлена главным образом наличием в планктоне большого количества личинок моллюсков, а также представителей *Cladocera* и *Halicyclops sarsi*. Иногда же, при соответствующих гидрометеорологических условиях, зоопланктон прибрежной зоны обогащается за счет *Limnocalanus* и *Eurytemora*.

Исследования Б. И. Приходько [17] у северо-восточного побережья Среднего Каспия показали, что в периоды преобладания сгонных ветров северо-западного направления количество зоопланктона в мелководной зоне резко возрастает в результате выноса компенсационным течением указанных двух видов веслоногих рачков с больших глубин. Так, например, 3 июля — 9 августа 1946 г. в районах Урдюк, м. Песчаный, Кзыл-Узень на станциях, удаленных от берега на 0,6 км, на глубине 6 м биомасса зоопланктона колебалась от 1650 до 2400 мг/м^3 и состояла

на 95% из *Eurytemora* и *Limnocalanus*. Нам приходилось наблюдать зоопланктон в прибрежной зоне после сгонных ветров, но таких больших концентраций его никогда не было обнаружено. В этих случаях биомасса *Eurytemora* и *Limnocalanus* не превышала 100—200 мг/м³.

Осенью (в ноябре) интенсивность размножения моллюсков снижается и поэтому происходит обеднение зоопланктона прибрежной зоны. В это время в планктоне центральной зоны *Limnocalanus* наблю-



масса зоопланктона (рис. 7) ни в одном из районов не превышала 77 мг/м^3 . При этом у восточного и отчасти у западного побережья преобладала биомасса ниже 25 мг/м^3 .

Наибольшее количество зоопланктона было в центральной зоне Среднего Каспия, где основную долю (30—50%) биомассы составлял *Limnocalanus*. *Eurytemora* в этом районе играла подчиненную роль. На разрезах о-в Жилой—м. Куули и на юге Каспия (о-в Куриный

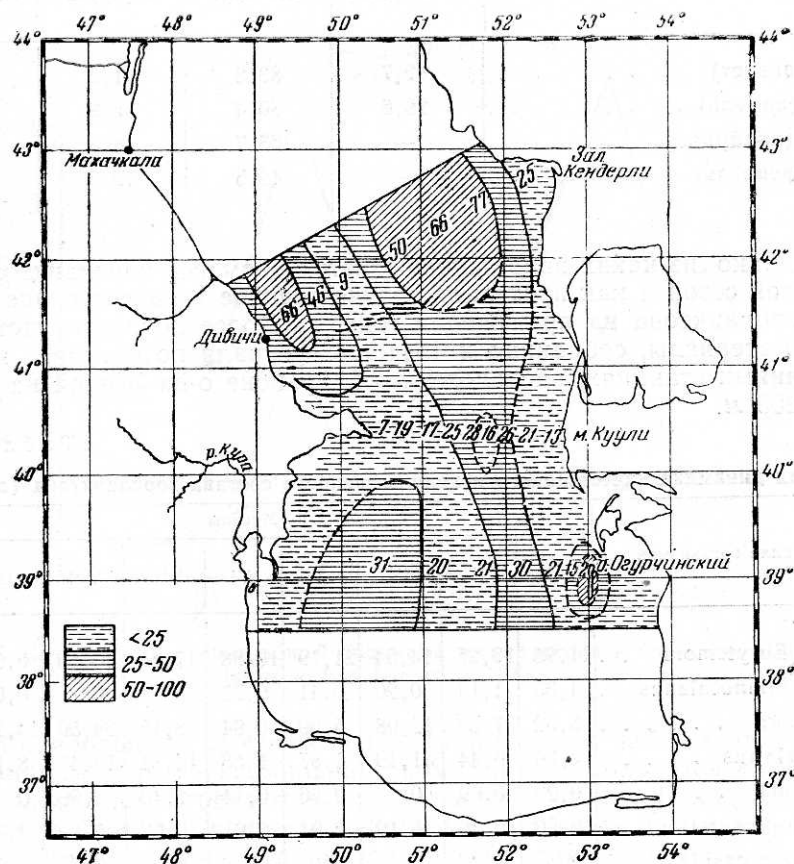


Рис. 7. Распределение биомассы зоопланктона в слое 0—100 м в феврале 1941 г. ($\text{мг в } 1 \text{ м}^3$).

Камень—о-в Огурчинский) основное место в планктоне занимали *Eurytemora* и *Calanipeda*, *Limnocalanus* же стоял на втором или даже на третьем месте. Как в Среднем, так и в Южном Каспии в этот период в планктоне наблюдалось большое количество *Nauplii Limnocalanus* и *Eurytemora*. Помимо указанных форм, отмечены личинки моллюсков, *Halicyclops sarsi*, *Cladocera* (главным образом различные виды *Cercopagis*), *Paramysis loxolepis*, *Mysis amblyops*, но все они, как правило, встречались единично или в небольших количествах.

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ КАЧЕСТВЕННОГО И КОЛИЧЕСТВЕННОГО СОСТАВА ЗООПЛАНКТОНА

Сопоставление карт распределения биомассы по сезонам показывает, что зоопланктон весной и летом богаче, чем осенью, и наиболее беден зимой. Такая последовательность в изменении количества зоо-

планктона по сезонам хорошо выявляется и при сравнении средней биомассы, вычисленной по разрезам (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Общая биомасса зоопланктона по разрезам (в $мг/м^3$) в слое 0—100 м в различные сезоны

Время года	Махачкала— м. Сагындык	Дивичи—зал. Кендерли	О-в Жилой— м. Куули	О-в Куринский Камень— о-в Огурчин- ский
Лето (август)	42,7	83,8	61,2	61,0
Весна (апрель)	26,6	80,4	58,9	21,3
Осень (ноябрь)	—	63,7	48,5	30,7
Зима (февраль)	—	48,5	19,5	29,0

Однако, из каких видов складывается биомасса зоопланктона в тот или иной сезон и как протекает количественное и качественное изменение зоопланктона на протяжении года, наиболее полное представление дают материалы, собранные в 1944 г. с февраля по октябрь на трех постоянных станциях, расположенных в районе о-ва Жилой на глубине 196—200 м.

Т а б л и ц а 2

Сезонная динамика качественного и количественного состава зоопланктона (в $мг/м^3$)*

Название организмов	Месяцы									
	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	
Nauplii Eurytemora	11,96	12,25	14,54	21,19	10,88	17,63	10,69	6,98	10,28	
Nauplii Limnocalanus	4,35	1,14	0,20	0,41	0,72	0	0	0,04	0	
Eurytemora	3,52	7,59	12,08	5,59	10,94	8,15	34,50	14,28	4,45	
Limnocalanus	4,09	6,44	31,19	1,87	1,55	14,81	13,45	8,19	10,81	
Calanipeda	0,28	0,69	0	0,06	0,14	0,13	0,002	0	0,37	
Halicyclops sarsi	0,50	0,36	0,12	0,94	0,91	0,02	0	0,07	0,15	
Heterocope caspia	0	0	0	0	0	0	0	0,24	0,004	
Cladocera	0	0	0	0,05	0,06	0,80	0,23	0,21	0,03	
Synchaeta vorax	0,10	0,02	0,67	0,02	0	0,05	0	0	0	
Tintinnopsis	0,001	0	0	0	0	0,0007	0	0	0,01	
Личинки Lamellibranchiata	0,04	0	0	0	0,46	6,20	0,01	0,49	0,15	
Mysidae	0,19	0,30	3,10	0,11	0,04	0,12	7,83	0,96	0,09	
Cammaridae	0	0	0,83	0	0	0	0	0	0,003	
Cumacea	0	0	0,01	0	0	0	0	0	0	
	25,031	28,79	62,74	30,24	25,7	41,91	66,71	31,46	26,34	

* Средняя биомасса каждого вида вычислена с учетом его возрастных стадий во всей толще воды (от дна до поверхности).

Правда, приведенные показатели не отражают сезонных изменений количественного развития форм, населяющих мелководную зону, — личинок моллюсков, Tintinnopsis, Calanipeda, Synchaeta, а также видов,

представленных в планктонных пробах вообще в ограниченном числе экземпляров, — но они позволяют проследить сезонную динамику основных видов зоопланктона Среднего и Южного Каспия — *Limnocalanus* и *Eurytemora*. На рис. 8 на фоне изменений общей биомассы зоопланктона изображен годовой цикл количественного развития этих двух форм. Как видно, оба вида встречаются в планктоне на протяжении года. *Eurytemora* в меньшем количестве наблюдается в зимние месяцы. С весны количество ее возрастает и достигает максимума в августе —

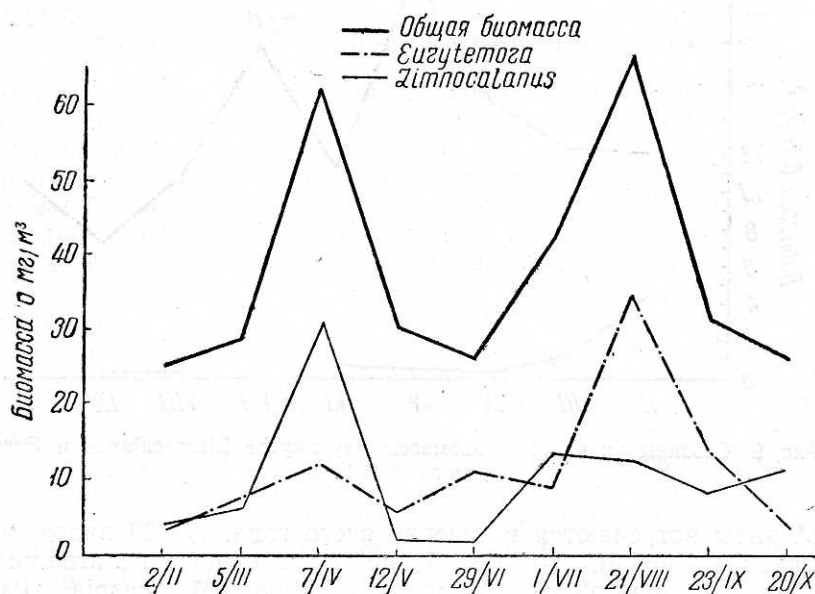


Рис. 8. Сезонные изменения общей биомассы зоопланктона и биомассы *Limnocalanus* и *Eurytemora* в 1944 г.

в период наибольшего прогрева воды. Иная картина наблюдается в развитии *Limnocalanus*. Максимальная биомасса его приходится на апрель, когда в планктоне встречаются все возрастные стадии *Limnocalanus*; к маю и июню биомасса падает и небольшой подъем ее замечается снова в августе. Во все сезоны в планктоне преобладают V и VI возрастные стадии *Limnocalanus*, а молодые особи встречаются единично. Любопытно, что совершенно такое же количественное соотношение возрастных стадий отмечается у *Calanus helgolandicus* в Черном море [14].

Размножение *Limnocalanus*, если судить по количеству личинок, встречающихся в планктоне в течение года, происходит в основном зимой (в январе — феврале) (рис. 9); к лету интенсивность размножения резко падает, количество личинок в планктоне бывает очень ограниченным, а с июня по август они совсем отсутствуют, вновь появляясь в сентябре. Следует, правда, отметить, что по наблюдениям на стандартных разрезах личинки *Limnocalanus* встречались в значительном количестве и в августе. *Eurytemora grimmeri* размножается круглый год, но массовое ее размножение бывает в мае и июле. Годишный цикл последних трех видов *Copepoda* (см. табл. 2), по материалам ежемесячных наблюдений, выражен слабо, так как они, будучи характерными видами мелководной зоны, в районах с глубиной около 200 м малочисленны. *Calanipeda* и *Halicyclops sarsi* встречаются и размножаются в течение всего года. Неясен цикл развития *Heterosira caspia*. Этот вид в планктоне Среднего и Южного Каспия появляется обычно в августе — сентябре, а в октябре встречается уже единично.

Cladocera встречаются в наибольшем количестве летом, составляя до 6—7% общей биомассы зоопланктона. В холодные месяцы значение их в планктоне заметно снижается, составляя в общей биомассе менее 1%. Из Cladocera наиболее распространенными и многочисленными являются *Cercopagis socialis*, *C. tenera*, *C. apagis*, *C. cylindrata*, *Podonevadne camptonyx* f. *tipica*, *Evadne anonyx* f. *producta*, *E. anonyx* f. *prolongata*.

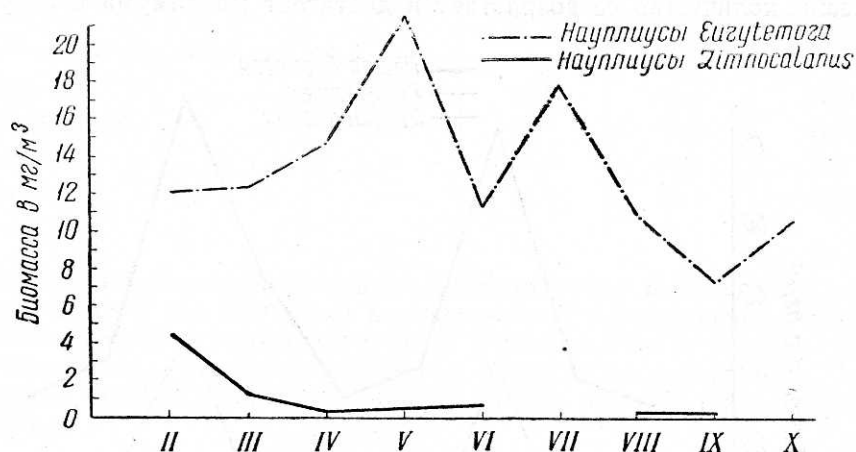


Рис. 9. Сезонные изменения биомассы науплиусов *Limnocalanus* и *Eurytemora* в 1944 г.

Мизиды встречаются в течение всего года. Из 20 видов, насчитывающихся в Каспии, только 5 видов населяют пелагиаль: *Mysis amblyops*, *M. macrolepis*, *M. microphthalma*, *M. caspia*, *Paramysis loxolepis* [9].

К сожалению, имеющийся материал не дает представления о сезонном изменении количественного развития отдельных видов, так как мизиды плохо улавливаются нашей планктонной сетью; довольно ясно вырисовывается время размножения только наиболее многочисленных и часто встречающихся в планктоне *Paramysis loxolepis* и *Mysis amblyops*. Первый вид размножается на протяжении года, второй — с апреля по октябрь.

Личинки моллюсков встречаются в планктоне на протяжении всего года, но максимальное их количество наблюдается с июня по октябрь.

Из рассмотренных материалов, собранных на протяжении 10 месяцев в одном и том же районе, хорошо видно, что в количественном развитии зоопланктона в течение года наблюдается два максимума: в апреле и августе. Ход кривых биомассы *Eurytemora* и *Limnocalanus* ясно показывает, что величина общей биомассы зоопланктона определяется развитием этих двух видов: весенний максимум биомассы обусловлен наличием в планктоне *Limnocalanus*, августовский — *Eurytemora*. Обращают, однако, на себя внимание небольшие концентрации зоопланктона в мае, когда температурные условия и условия питания, казалось бы, должны были способствовать лучшему развитию теплолюбивой формы *Eurytemora*. Между тем этого констатировать нельзя, хотя в других районах и в центральной зоне моря, по материалам, собранным не на стандартных разрезах, в мае биомассы бывают 100—200 мг/м³, т. е. значительно выше, чем это наблюдалось в апреле.

Это обстоятельство представляет интерес в свете тех соображений, которые были высказаны А. П. Кусморской [13] о выедании зоопланктона рыбами. На примере черноморских калянуса и акартии этот автор убедительно показал, как резко снижается численность планк-

тонных организмов в результате их выедания рыбами. Очень возможно, что низкая концентрация зоопланктона в мае является следствием интенсивного питания планктоноядных сельдей, в массе передвигающихся весной на север. Это тем более вероятно, что станции, где проводились наши наблюдения, лежат на пути их основных миграций. Действительно, судя по величине индексов наполнения желудков, каспийский пузанок усиленно питается уже в апреле [20], когда основные концентрации его находятся еще в Среднем Каспии.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА

Многочисленные наблюдения за зоопланктоном Среднего и Южного Каспия показали, что не все составляющие его формы одинаково распределяются по вертикали. Одни из них как в светлое, так и в темное время суток наиболее плотно населяют поверхностный слой воды (0—10 м). С увеличением глубины количество их постепенно уменьшается. Границей их распространения в толще воды является слой 50—100 м. Так распределены науплиусы, личинки моллюсков, *Hali-cyclops sarsi*, *Synchaeta vorax*, *Synchaeta neapolitana*, Cladocera, Tintin-poidea. Нижним пределом распространения науплиусов, личинок моллюсков и *Hali-cyclops sarsi* является глубина 100 м, остальных перечисленных форм — 50 м. Другие организмы, как например, *Zootham-pion pelagicum*, населяют относительно равномерно толщу воды до глубины 50—100 м. Большая же часть видов совершает правильные суточные миграции: в светлое время суток они держатся на глубине, ночью поднимаются к поверхности. К этой группе организмов относятся все остальные формы зоопланктона Среднего и Южного Каспия: *Limnocalanus grimaldii*, *Eurytemora grimmeri*, *Eurytemora minor*, *Calanipeda aquae dulcis*, *Mysis amblyops*, *M. microphthalma*, *M. macrolepis*, *Paramysis loxolepis*, *Pseudalibrotus caspius*.

Вертикальное распределение биомассы зоопланктона в центральной части Среднего Каспия видно из табл. 3, где наряду с общей биомассой зоопланктона приведена биомасса *Limnocalanus*, *Eurytemora* и мизид отдельно для ночного и дневного времени в различные сезоны.

Наибольшее количество зоопланктона во все периоды года, независимо от времени суток, находится в слое 0—100 м. В этом слое, за исключением лета, ведущую роль играет *Limnocalanus*, составляя в биомассе в различные сезоны от 27 до 99% днем и от 21 до 86% ночью. Несколько меньшее значение в общей биомассе имеет *Eurytemora* (из-за небольших размеров), хотя численность ее в несколько раз превышает численность *Limnocalanus*. Днем биомасса ее в слое 0—100 м в отдельные сезоны составляет 1,1—25,8%, ночью — 3,1—35%. Летом в светлое время суток *Eurytemora* превалирует в планктоне. *Limnocalanus* летом опускается в более глубокие горизонты и поэтому значение его в слое 0—100 м, особенно днем, снижается. К тому же в этот период и численность его невысока. Планктонное население этого слоя наиболее разнообразно. Здесь, помимо названных форм, встречаются *Calanipeda*, *Heterocope*, *Hali-cyclops sarsi*, науплиусы, *Synchaeta*, личинки моллюсков, Cladocera, которые, как правило, глубже 100 м не встречаются или же представлены в ограниченном количестве. На глубинах 100—200 м количество зоопланктона снижается; обедняется и качественный состав его. В этом слое как в светлое, так и в темное время суток доминирует *Limnocalanus* и только в ночное время летом — мизиды. В небольшом числе встречаются и взрослые особи *Eurytemora*. Наиболее беден зоопланктон слоя воды, лежащего глубже 200 м. Он состоит из тех же форм, что и в слое 100—200 м, но представленных меньшим числом. Лишь летом биомасса *Limnocalanus* и мизид в этом

Таблица 3

Вертикальное распределение биомассы зоопланктона (в $мг/м^3$)
в различные сезоны на разрезе Дивичи—Кендерли

Слой в м	Весна (апрель) 1941 г.				Лето (август) 1940 г.			
	общая	Limnocalanus	Eurytemora	мизиды	общая	Limnocalanus	Eurytemora	мизиды

Днем

0—100	99,51	92,47	1,13	—	31,19	0,12	13,61	1,25
100—200	56,02	33,43	1,48	21,06	10,09	4,85	4,19	1,05
200—дно	25,21	2,25	0,95	22,01	8,46	8	0,4	—

Ночью

0—100	219,98	189,7	6,45	2,47	117,52	33,12	41,52	35,77
100—200	0,46	0,46	—	—	15,86	0,36	—	15,4
200—дно	3,84	0,68	0,05	3,09	73,85	5,45	—	68,40

Продолжение

Слой в м	Осень (ноябрь) 1940 г.				Зима (февраль) 1941 г.			
	общая	Limnocalanus	Eurytemora	мизиды	общая	Limnocalanus	Eurytemora	мизиды

Днем

0—100	13,33	3,65	2,91	3,25	9,98	2,83	0,16	—
100—200	36,7	31,5	3,97	—	3,01	1,72	0,56	0,12
200—дно								

Нет наблюдений

Ночью

0—100	39,18	25,64	1,22	2,3	66,36	14,24	3,67	22,13
100—200	15,14	12,2	0,5	0,5	2,93	1,05	1,05	—
200—дно	13,14	10,55	0,42	0,6	0,57	0,18	0,14	—

слое бывает выше, чем в слое 100—200 м. Нижней границей распределения *Limnocalanus* во все сезоны, исключая лето, можно считать глубины 300—400 м. Летом он встречается и ниже — до 400—500 м, но в малом количестве. Биомасса *Limnocalanus* на этих глубинах колеблется в пределах 1—2 $мг/м^3$.

Верхним пределом распространения *Limnocalanus* летом является горизонт 10 м, а в период максимального прогрева воды (июль — август) — 25 м. Науплиусы *Limnocalanus* держатся преимущественно в слое 25—100 м и в верхние слои не поднимаются. В период максимального прогрева воды значительная часть взрослых особей *Limnocalanus* и особей пятой стадии развития остается на глубинах более 200 м даже ночью, когда основная масса этого рачка поднимается в верхние горизонты. Аналогичное явление отмечает А. П. Кусморская у *Calanus helgolandicus* в Черном море [14]. Летом в темное время суток часть рачков пятой стадии развития остается ниже 100 м, в то время как половозрелые самки поднимаются к поверхности.

А. П. Кусморская высказывает предположение, что «изобилие пищи дает возможность рачкам пятой стадии не каждый день подниматься в верхние горизонты воды. Ежедневная же миграция самок в верхние слои воды, возможно, обусловлена тем, что процесс развития требует большей затраты энергии и пищи по сравнению с затратами их рачками пятой стадии. Кроме того, откладка яиц происходит в верхних слоях воды выше 100 м, что также связано с миграцией *Calanus*».

В поведении *Limnocalanus* в Каспийском и *Calanus helgolandicus* в Черном море имеется много общего. Различия заключаются лишь в том, что в Каспии на больших глубинах летом остаются не только рачки пятой стадии, но и взрослые особи. Предположение А. П. Кусморской в отношении *Calanus helgolandicus*, что не все рачки каждый день поднимаются в верхние слои для питания, находит подтверждение и на нашем материале. Так, кишечники у *Limnocalanus*, обнаруженных на больших глубинах ночью, были пустыми. При этом вся полость тела рачков была заполнена жиром¹.

Нижний предел распространения мизид расположен еще глубже, чем предел распространения *Limnocalanus*. Летом *Mysis amblyops* встречаются в слое до 500—700 м, концентрируясь днем в слое 400—500 м, а ночью — в слое 50—100 м. Для *Eurytemora* нижним пределом нахождения является слой 200—300 м, где они встречаются уже единичными экземплярами.

В Южном Каспии послойное распределение биомассы зоопланктона имеет такой же характер, как и в Среднем Каспии, изменяется только количественное соотношение *Limnocalanus* и *Eurytemora* в слое 0—100 м (табл. 4).

Т а б л и ц а 4

Вертикальное распределение биомассы зоопланктона (в мг/м³) в различные сезоны на разрезе о-в Куринский Камень—о-в Огурчинский

Слой в м	Весна (апрель) 1941 г.				Лето (август) 1940 г.			
	общая	<i>Limnocalanus</i>	<i>Eurytemora</i>	мизиды	общая	<i>Limnocalanus</i>	<i>Eurytemora</i>	мизиды
Д н е м								
0—100	13,34	0,16	1,38	—	46,82	2,74	19,32	—
100—200	0,20	0,15	0,01	—	18,6	5,85	12,75	—
200—дно	0,0014	—	0,00004	—	149,49	3,52	—	142,97

Н о ч ь ю								
0—100	45,22	1,74	6,81	19,05	175,76	7,96	84,26	74,71
100—200	15,14	—	0,10	15,02	131,47	0,33	—	131,14
200—дно	2,51	0,005	0,005	2,19	36,57	1,75	—	34,82

Продолжение

Слой в м	Осень (ноябрь) 1940 г.				Зима (февраль) 1941 г.			
	общая	<i>Limnocalanus</i>	<i>Eurytemora</i>	мизиды	общая	<i>Limnocalanus</i>	<i>Eurytemora</i>	мизиды
Д н е м								
0—100	12,25	1,5	5,28	—	25,84	0,01	13,64	—
100—200	15,22	12,60	—	1,1	5,50	4,08	0,70	—
200—дно	9,36	3,02	—	2,98	0,13	—	0,006	—

Н о ч ь ю								
0—100	30,13	5,45	7,67	7,02	31,21	1,44	8,15	4,49
100—200	14,13	5,62	—	2	1,17	0,05	0,8	—
200—дно	—	—	—	—	0,34	0,02	0,23	0,01

¹ Такая же картина вертикального распределения *Limnocalanus* наблюдалась в конце декабря 1954 г. на суточной станции. На протяжении всей ночи основная масса *Limnocalanus* держалась в нижних слоях (глубина станции 100 м) и лишь незначительная часть его поднималась к поверхности. Это наблюдение следует проверить, так как сбор зоопланктона производился одновременно с ловом кильки на электросвет.

На юге в планктоне на этих глубинах во все сезоны, кроме лета, доминируют Eurytemora, а не Limnocalanus, как это имеет место в Среднем Каспии.

Описанная картина вертикального распределения зоопланктона несколько отличается от результатов, полученных М. С. Идельсоном¹, который отмечает, что в Среднем Каспии в августе удельный вес мизид повышается от верхних горизонтов ко дну, но и в слое 200 м — дно все же мизиды не являются доминирующей группой. В Южном Каспии в апреле 1938 г., по данным того же автора, в нижних горизонтах (100—200 и 200 м — дно) основным компонентом является Limnocalanus, на втором месте стоят мизиды. По нашим материалам, как в Среднем, так и в Южном Каспии летом и весной основную часть биомассы зоопланктона (87—92%) в ночное время в слое 100—200 и 200 м — дно составляют не Limnocalanus, а мизиды.

Эти расхождения, возможно, объясняются различиями в методике обработки материалов, так как М. С. Идельсон основывал свое заключение на средних показателях дневных и ночных ловов, что при наличии суточных вертикальных миграций могло затемнить действительную картину вертикального распределения организмов.

Таким образом, как в Среднем, так и в Южном Каспии наиболее богат зоопланктоном слой воды 0—100 м. В пределах этого слоя главным образом и держатся все планктоноядные рыбы.

Общеизвестно, что одним из основных факторов, обуславливающих скопления рыб на той или иной глубине, является наличие пищи. Поэтому очень важно знать горизонт наибольших концентраций зоопланктона. С этой целью мы выделили глубины с наиболее высокой биомассой в различные сезоны года (табл. 5).

Таблица 5

Горизонт наибольшей концентрации зоопланктона (в м)

Время года	Светлое время суток		Темное время суток	
	Дивичи—зал. Кендерли	о-в Куринский камень—о-в Огурчинский	Дивичи — зал. Кендерли	о-в Куринский камень — о-в Огурчинский
Весна (апрель 1941)	10—100	0—50	0—25	0—25
Лето (август 1954)	50—100	50—100	25—50	10—100
Осень (ноябрь 1942)	50—100	25—50	0—25	0—25
Зима (февраль 1941)	10—25	10—25	0—25	0—25

В летний период как в светлое, так и в темное время суток основные концентрации зоопланктона находятся глубже, чем в остальные сезоны, что обуславливается главным образом вертикальным распределением Limnocalanus, избегающего сильно прогретой воды. Слой массового скопления зоопланктона в зависимости от состава и количественного соотношения видов может несколько перемещаться, что бывает связано с различной амплитудой суточных миграций отдельных форм.

ИЗМЕНЕНИЕ БИОМАССЫ ЗООПЛАНКТОНА ПО ГОДАМ

Наши материалы позволяют проследить многолетние изменения в развитии зоопланктона в слое 0—100 м на центральных разрезах в Среднем и Южном Каспии (Дивичи—зал. Кендерли, о-в Куринский камень — о-в Огурчинский) за весенний и летний периоды. Материалы, относящиеся к северной части Среднего Каспия (разрез Махач-

¹ См. Л. А. Зенкевич [10], стр. 444—446.

кала — м. Сагындык), а также из района Апшеронского порога (разрез о-в Жилой — м. Куули) малопригодны для изучения многолетней динамики планктона. Первый район вследствие своей мелководности подвержен сильному влиянию сгонных и нагонных ветров, могущих вызвать значительные изменения состава планктона и его биомассы. Второй район характеризуется непостоянством гидрологического режима, так как здесь происходит интенсивный водообмен между Средним и Южным Каспием.

Из приведенных в табл. 6 данных ясно видно, что в Среднем Каспии весной биомасса зоопланктона уменьшается от 1938 к 1952 г. Эту тенденцию нарушают лишь данные 1939 г., превышающие показатели биомассы, наблюдавшиеся во все другие годы. В 1939 г. работы проводились не в апреле, а в мае. Поэтому надо думать, что на величине биомассы 1939 г. отразилась более благоприятная для развития зоопланктона температура воды, которая на 3—4° была выше температуры, наблюдавшейся в другие годы. На разрезе о-в Куринский камень — о-в Огурчинский (Южный Каспий) в том же 1939 г. биомасса была даже несколько ниже по сравнению с биомассой в 1938 и 1940 гг. Объясняется это, видимо, тем, что на юге температура воды в апреле бывает такой, как в Среднем Каспии в мае, поэтому на юге весенняя вегетация зоопланктона протекает вяло, без вспышек, к тому же *Limnocalanus*, играющий весной в планктоне Среднего Каспия ведущую роль, беднее представлен в Южном Каспии.

Т а б л и ц а 6

Общая биомасса зоопланктона Среднего и Южного Каспия весной в различные годы (в мг/м³)

Год	Дивичи — зал. Кендерли				О-в Куринский камень — о-в Огурчинский			
	биомасса		даты наблюдений	температура воды на горизонте 0 м по разрезу	биомасса		даты наблюдений	температура воды на горизонте 0 м по разрезу
	центральной зоны*	по разрезу			центральной зоны**	по разрезу		
1938	289,7	157,1	12—14/IV	7,50	51,0	35,7	7/IV	11,5
1939	359,8	289,0	2—4/V	11,36	31,0	30,45	8/V	16,5
1940	157,6	106,5	29/IV—1/V	8,52	22,8	31,71	31/V—2/VI	18,4
1941	118,8	80,4	16—18/IV	8,36	24,69	21,37	25—26/IV	13,8
1952	34,9	61,9	20—22/IV	7,60	Нет наблюдений			

* Станции 9, 10, 11, 12.

** Станции 26, 27, 28.

Сходство температурных условий и примерное совпадение сроков наблюдений, проведенных в 1938, 1940, 1941 и 1952 гг., дают основание считать, что снижение показателей биомассы зоопланктона на протяжении этих лет соответствует действительности.

Уменьшение количества зоопланктона наблюдается, как видно из той же табл. 6, и в Южном Каспии, хотя выражено оно значительно слабее, чем в Среднем Каспии. Не следует, однако, забывать, что сроки наблюдений в Южном Каспии не выдержаны, разрывы во времени между исследованиями отдельных лет составляют от 1 до 2 месяцев при разнице в величинах температуры воды 7—5°. Это обстоятельство, конечно, сказалось на полученных результатах, которые не дают той ясно выраженной картины последовательного снижения биомассы, которая вырисовывается по материалам, собранным в Среднем Каспии.

Весна является началом вегетационного периода, когда быстро изменяются температурные и гидрохимические условия, а вместе с этим изменяется и состояние фауны. Поэтому при исследовании вопросов, связанных с многолетними изменениями биомассы планктона, сохранение сроков весенних наблюдений является неперенным условием, что, однако, не всегда соблюдалось при сборе наших материалов. В этом отношении наблюдения летнего периода более надежны, чем весенние, поскольку летом температурный и гидрохимический режимы моря относительно устойчивы.

Материалы летнего периода, которыми мы располагали, собраны в сравнительно близкие сроки и представляют к тому же больший интерес по числу наблюдений, охватывающих как годы слабого, так и годы резкого падения уровня моря (табл. 7). Данные, приведенные в табл. 8, отражают изменение летней биомассы зоопланктона на протяжении ряда лет, где для сравнения дана также и биомасса, полученная на разрезах о-в Жилой — м. Куули и Махачкала — м. Сагындык.

Таблица 7

Даты и поверхностная температура воды (средняя по разрезу) при летних наблюдениях

Год	Разрез Дивичи—зал. Кендерли		О-в Куринский камень — о-в Огурчинский	
	даты	температура в °С	даты	температура в °С
1934	29/IX—1/X	18,1	—	—
1935	7—9/IX	24,73	—	—
1938	10—21/VIII	24,2	—	—
1940	25—26/IX	21,86	5—6/X	24,2
1943	8—10/IX	23,6	—	—
1952	30/VIII—1/IX	24,3	13—15/IX	26,4
1954	24—26/VIII	—	31/VIII—2/IX	—

Таблица 8

Общая биомасса зоопланктона в Среднем и Южном Каспии в летний период за различные годы (в мг/м³)

Год	Разрез Дивичи — зал. Кендерли		Махачкала—м. Сагындык	О-в Жилой—м. Куули	О-в Куринский камень — о-в Огурчинский	
	центральная зона	по разрезу	по разрезу	по разрезу	центральная зона	по разрезу
1934	—	55,0	—	—	—	—
1935	80,5	72,6	—	—	67,0	24,7
1938	78,2	90,3	—	—	—	—
1940	87,3	83,8	42,7	61,2	63,1	61,0
1943	68,3	81,4	93,8	52,9	—	—
1952	49,0	55,0	35,0	25,0	12,1	25,0
1954	56,7	59,7	75,2	80,6	71,2	56,7

В Среднем Каспии летняя биомасса повышается от 1934 к 1938 г. (средняя биомасса по разрезу), затем, как и весной, снижается от 1938 к 1952 г. и снова повышается в 1954 г.

Материалы по Южному Каспию (о-в Куринский камень — о-в Огурчинский) очень ограничены, но и они, как и данные по разрезу о-в Жилой — м. Куули, указывают на падение биомассы к 1952 г. с последующим повышением ее в 1954 г. Эта тенденция заметна и в материалах по пограничному району между Северным и Средним Каспием. Снижение биомассы в летний период выражено не так резко, как весной.

ПРИЧИНЫ КОЛЕБАНИЙ БИОМАССЫ ЗООПЛАНКТОНА

Динамика первичного потребителя биогенных элементов — фитопланктона — в интересующей нас части водоема изучена далеко не достаточно.

Количественный учет фитопланктона Среднего и Южного Каспия производился только в период с 1934 по 1939 г. Однако и за этот период материалы отдельных лет неравноценны и не всегда в достаточной степени характеризуют фитопланктон обеих частей моря. В этом отношении наиболее полно представлены данные по Среднему Каспию. Поскольку большинство наших наблюдений за зоопланктоном также было проведено в Среднем Каспии, ниже при рассмотрении взаимосвязи между зоопланктоном и фитопланктоном мы используем материалы только по этой части моря. С 1940 г. обработка фитопланктона не велась и количество его определялось в пробах визуально, по величине осадка.

По данным П. И. Усачева, с 1934 по 1935 г.¹ состав фитопланктона претерпел значительные изменения. В 1934 г. в планктоне доминировали перидиниевые водоросли, среди которых мелкая, нежная водоросль *Euxiella cordata*, основной компонент в питании организмов зоопланктона, составляла 80% всей биомассы фитопланктона и только 12% приходилось на долю диатомовых. В августе—сентябре 1934 г. в планктоне Южного Каспия наблюдалась диатомея *Rhizosolenia calcar avis*, никем не отмеченная в прежних исследованиях. Эта водоросль стала интенсивно размножаться и уже в ноябре вызвала «цветение» южной части Каспийского моря, а через год заполнила все море, причем биомасса ее в слое 0—25 м местами достигала 9 г/м³.

В этом году, как отмечает П. И. Усачев, пелагическая микрофлора была представлена главным образом ризосолений; биомасса всех других водорослей составляла 0,5—1% от общей биомассы фитопланктона. Количество экзувиеллы уменьшилось в несколько раз — титр ее в этот период не превышал 150 мг/м³.

В 1936 г. количество ризосолений заметно снизилось; продолжало оно уменьшаться и в 1937 г. Весной 1937 г. она встречалась только на разрезах Махачкала — м. Сагындык и Дивичи — зал. Кендерли (станции 1—14), причем значительная часть ризосолений была отмирающей — среди целых клеток в большом количестве встречались и разрушенные. Весной 1938 г. ризосоления наблюдались уже не на всех станциях. Максимальный титр ее составлял 1 г/м³ (станция 30), чаще же не превышал 200 и даже 100 мг/м³. В 1939 г. в мае эта диатомея отсутствовала на некоторых центральных станциях Среднего Каспия (9, 10, 11), но зато в восточном районе она развивалась в массе, достигая 6,5 г/м³. В 1940 г., по нашим визуальным наблюдениям, ризосолений было немного. В 1941 г. на северном разрезе Среднего Каспия (Махачкала — м. Сагындык) и в восточной части разреза о-в Жилой — м. Куули ризосоления отмечались в заметных количествах. Однако в центральной зоне Среднего Каспия этой водоросли было мало.

¹ Все материалы по фитопланктону приведены по любезному разрешению П. И. Усачева.

Во все последующие годы наблюдений ризосоления была широко распространена по Среднему и Южному Каспию и отмечалась почти во все сезоны и на всех станциях в большом количестве, особенно летом 1954 г., когда наряду с ней в море наблюдалось значительное количество и *Arhanizomenon flos aquae*. Судя по объему осадка планктонных проб, развитие фитопланктона в 1952 г. было примерно таким же, как в 1935 г., а в 1954 г. — даже выше.

Появление в Каспийском море ризосоления, массовое ее развитие и значительные колебания ее титра в отдельные годы должно было как-то сказаться и на состоянии зоопланктона. На рис. 10 приведены

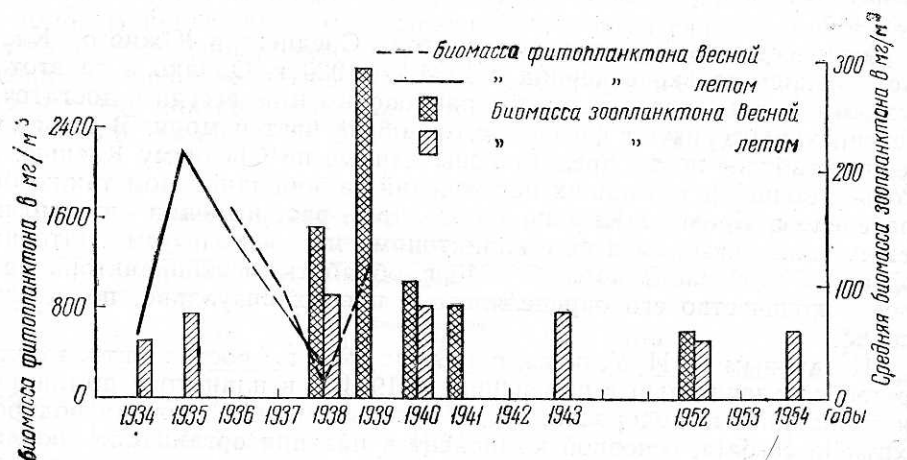


Рис. 10. Изменения весенней и летней биомассы фито- и зоопланктона в Среднем Каспии.

средние данные о биомассе зоо- и фитопланктона по наблюдениям в Среднем Каспии весной и летом в различные годы исследований. На рисунке видно, что в годы с высокими показателями по фитопланктону (1935) биомасса зоопланктона была низкой, в годы слабого развития фитопланктона (1938) количество зоопланктона было наибольшим. На рис. 10 кривая, обозначающая титр фитопланктона, в сущности отображает изменение титра ризосоления, составляющей большую часть биомассы фитопланктона. Подтверждают эту закономерность и визуальные наблюдения 1941, 1952 и 1954 гг. Только данные 1940 г. отклоняются от подмеченной нами тенденции.

При попытке объяснить обратную связь между растительным и животным планктоном возникает опасение, что наблюдавшиеся многолетние колебания биомассы зоопланктона являются результатом отрицательного влияния ризосоления на уловистость планктонных сетей, т. е. чем больше в планктоне этой диатомеи, тем скорее и больше забиваются сети и не происходит нормальной фильтрации. Кажется, что именно этим обстоятельством и следует объяснять более высокую биомассу зоопланктона в 1938—1939 гг., так как в этот период ризосоления было мало, а в 1941 г. и в последующие годы при увеличении количества ризосоления уменьшилась и концентрация зоопланктона.

Однако не следует забывать, что большинство форм зоопланктона Среднего и Южного Каспия совершает резко выраженные суточные вертикальные миграции. Днем основная масса организмов держится в слое 50—100 м и только ночью (от 21 до 1—2 часов) эти организмы концентрируются в слое 0—25 м. Некоторые же виды, например *Limnocalanus grimaldii* и отдельные виды мизид, в летний период не поднимаются выше горизонта 25 м даже в ночное время. Если принять

во внимание, что большая часть наших наблюдений проводилась в те часы, когда зоопланктон находился ниже горизонта 50 м, а основная масса фитопланктона, которая могла бы повлиять на уловистость сетей, концентрировалась в слое 0—25 или 0—30 м, то едва ли можно говорить о большом недолове зоопланктона, тем более, что на разрезах во время работ никогда не было больше одной-двух ночных станций.

Далее, по данным П. И. Усачева, в центральной зоне моря ризосолении было значительно меньше, чем в прибрежных частях его (табл. 9). Многолетняя же динамика как весенней, так и летней биомассы зоопланктона в центральной зоне Среднего Каспия почти полностью сходна с картиной изменений биомассы зоопланктона, рассчитанной для всего разреза (табл. 6, 8, 9).

Таблица 9

Многолетние колебания биомассы ризосолении в слое 0—25 м и зоопланктона в слое 0—100 м в весенний и летний периоды в Среднем Каспии по зонам (в мг м³) (Биомасса ризосолении в 1934—1939 гг. приведена по П. И. Усачеву)

Тип планктона	Зоны	Годы										
		1934	1935*	1936	1937	1938	1939	1940	1941	1943	1952	1954
Весна												
Ризосоления	Западная прибрежная	—	—	—	160	78	90	Мало	Мало	Много	Очень много	—
	Центральная	—	—	—	1250	40	490	„	„	То же	То же	—
	Восточная прибрежная	—	—	—	—	33000	—	„	„	„	„	—
Зоопланктон	Центральная	—	—	—	—	290	359	158	119	—	35	—
Лето												
Ризосоления	Западная прибрежная	0	4300	1920	630	410	—	Мало	Мало	Много	Очень много	Очень много
	Центральная	0	780	20	40	160	—	„	„	То же	То же	То же
	Восточная прибрежная	0	1350	340	870	220	—	„	„	„	„	„
Зоопланктон	Центральная	—	81	—	—	78	—	87	—	68	49	57

* В 1935 г. материалы собраны планктонной сетью. Приводится биомасса всего фитопланктона, в которой почти 99% составляла ризосоления.

На рис. 10 хорошо видно, что при массовом развитии ризосолении не во все годы наблюдалось падение количества зоопланктона. Любопытно, что в 1934 г. в Среднем Каспии ризосоления отсутствовала вообще, но тем не менее биомасса зоопланктона была низкая. В 1935 г. море цвело ризосолений, однако количество зоопланктона не только не уменьшилось, а, наоборот, увеличилось. То же самое наблюдалось

летом 1954 г., когда ризосоления заполнила все море, биомасса же зоопланктона по сравнению с биомассой, наблюдавшейся в 1952 г., повысилась, что особенно хорошо выражено на разрезах о-в Куринский — о-в Огурчинский, о-в Жилой — м. Куули и Махачкала — м. Сагындык (см. табл. 8). Максимальное количество зоопланктона отмечено весной 1939 г. при сравнительно большом количестве фитопланктона (1412 мг/м^3) и, в частности, ризосолении (1163 мг/м^3).

Таким образом, с нашей точки зрения, все изложенное выше достаточно убедительно говорит о том, что полученная картина годовых колебаний биомассы зоопланктона не может быть обусловлена нарушением уловистости планктонных сетей в связи с массовым развитием в море ризосолении.

Влияние ризосолении на развитие зоопланктона сказалось, по-видимому, в другом. По мнению Н. С. Гаевской, появление этой водоросли в Каспийском море и массовое ее развитие вызвало в пелагиали Каспия явление, названное ею трофическим тупиком, т. е. такое явление, «когда данный вид первичной продукции непосредственно не используется консументами и прямым путем не вступает в трофический цикл водоема» (1948).

Rhizosolenia calcar avis — крупная диатомея, длиной 300—500 μ , для большинства планктонных животных Каспия является несъедобной. Неоднократные анализы содержимого кишечника *Limnocalanus* и *Eurytemora* показали, что эта водоросль ими не потребляется. В их кишечниках обычно встречались: *Exuviella*, *Cyclotella*, *Coscinodiscus* и другие водоросли. Обломки ризосолении попадались крайне редко.

Огражденная от потребителей ризосолении в массе развивалась и использовала дефицитные в море биогенные элементы, создавая тем самым конкуренцию в питании другим водорослям. Титр нежной, мелкой перидинеи — экзувиеллы, составлявший летом 1934 г. в западном районе Среднего Каспия 0,730, в центральной зоне 0,113, в восточном 0,236 г/м^3 , а в отдельных случаях достигавший 6,5 г/м^3 , в 1935 г. резко снизился. Максимальная биомасса¹ ее в этот год достигала лишь 0,150 г/м^3 .

В последующие годы (1936—1938) при уменьшении количества ризосолении в летний период титр экзувиеллы повысился (табл. 10), но таких величин, как в 1934 г., не достигал. Максимальный титр ее в августе 1936 г. составлял 3,8 г/м^3 , в 1938 г. — 0,428 г/м^3 .

В весенний период, как видно из табл. 10, титр экзувиеллы был значительно ниже, чем летом, но у нас, к сожалению, не имеется сравнительных данных для этого сезона за годы, предшествующие появлению ризосолении.

При низких показателях количественного развития экзувиеллы в весенний период, казалось бы, что должна быть низкой и величина биомассы зоопланктона, особенно в 1939 г., когда в планктоне наблюдалось сравнительно большое количество ризосолении. Однако, как видно из табл. 10, этого не наблюдается. При небольшом титре экзувиеллы весной 1938 и 1939 гг. концентрация зоопланктона в море была высокой. Это явление, как нам кажется, объясняется тем обстоятельством, что весенние планктонные съемки производились в период массового развития зоопланктона и, следовательно, позже весенней вспышки в развитии фитопланктона, и поэтому приведенные в табл. 10 титры экзувиеллы отражают непотребленную часть водорослей, оставшуюся после выедания их зоопланктоном.

Косвенным подтверждением удовлетворительного развития кормовых форм фитопланктона в 1938 и 1939 гг. являются данные о высокой

¹ Величина титра экзувиеллы в 1935 г., по-видимому, несколько занижена, так как фитопланктон собирался не батометром, а планктонной сетью.

Таблица 10

Средняя биомасса фито- и зоопланктона весной и летом в Среднем Каспии
(в $мг/м^3$)
(Биомасса фитопланктона 1934—1939 гг. приведена по П. И. Усачеву)

Тип планктона	Годы										
	1934	1935	1936	1937	1938	1939	1940	1941	1943	1952	1954
В е с н а											
Фитопланктон	—	—	1643	1046	155	1415	—	—	—	—	—
в том числе:											
ризосолении	—	—	Нет дан-ных	705	40	1193	Мало	Мало	Мно-го	Очень много	Очень много
экзувиелла	—	—	—	54	36	37	—	—	—	—	—
Зоопланктон (среднее по разрезу)	—	—	—	—	157	289	107	80	—	62	—
Л е т о											
Фитопланктон	553	2140*	1430	Нет дан-ных	498*	—	—	—	—	—	—
в том числе:											
ризосолении	0	2140*	760	510	263	—	Мало	Мало	Мно-го	Очень много	Очень много
экзувиелла	339	150 мак-симум	263	Нет дан-ных	220	—	—	—	—	—	—
Зоопланктон (среднее по разрезу)	55	73	—	—	90	—	84	—	81	55	60

* В табл. 10 биомасса фитопланктона и ризосолении вычислена из титров по западной, центральной и восточной зонам. В графе 1935 г. вместо биомассы ризосолении приведена биомасса всего фитопланктона; в 1938 г.—данные П. И. Усачева по биомассе всего фитопланктона; биомасса ризосолении и экзувиеллы вычислена по первичным материалам.

концентрации биогенных элементов в поверхностном слое моря, о чем будет сказано ниже. Интересно, что в эти же годы весной, особенно весной 1939 г., по данным П. И. Усачева, наблюдалось заметное развитие мелкой диатомеи *Cyclotella caspia*, которая в больших количествах была обнаружена в Среднем Каспии. Максимальный титр ее достигал $1,1 г/м^3$.

Таким образом, если о количественном развитии ценной кормовой части фитопланктона судить по летним данным о развитии экзувиеллы и динамике биогенных элементов, то можно думать, что после некоторой депрессии кормовых форм фитопланктона в 1935 г. их развитие в Среднем Каспии в последующие годы (до 1939 г.) было значительным. При этом даже при больших концентрациях ризосолении в планктоне, как, например, летом 1936 г., титр экзувиеллы был сравнительно высоким ($263 мг/м^3$).

Одновременно биомасса зоопланктона, как видно из табл. 10, неизменно повышалась от 1934 к 1940 г., а с 1941 г. количественные показатели зоопланктона уменьшились. Такую картину количественных изменений зоопланктона мы связываем с падением уровня моря.

Как известно, в период интенсивного падения уровня моря (1934—1940 гг.) в Северном Каспии наблюдалось значительное повышение солености, вызвавшее резкие сдвиги в составе и распределении его фауны [3, 19, 21]. В средней же и южной частях моря в те же годы осолонение было очень небольшим, но тем не менее оно явилось причиной, хотя и косвенной, заметных изменений в количественном развитии зоопланктона.

Еще в 1939 г. Б. М. Персидский и Л. А. Зенкевич, а затем А. А. Шорыгин (1952) указывали, что при падении уровня Каспийского моря повышение солености, хотя и слабое, должно усиливать вертикальную циркуляцию. В результате этого биогенные элементы, скапливающиеся на больших глубинах Среднего и Южного Каспия, вовлекаются в верх-

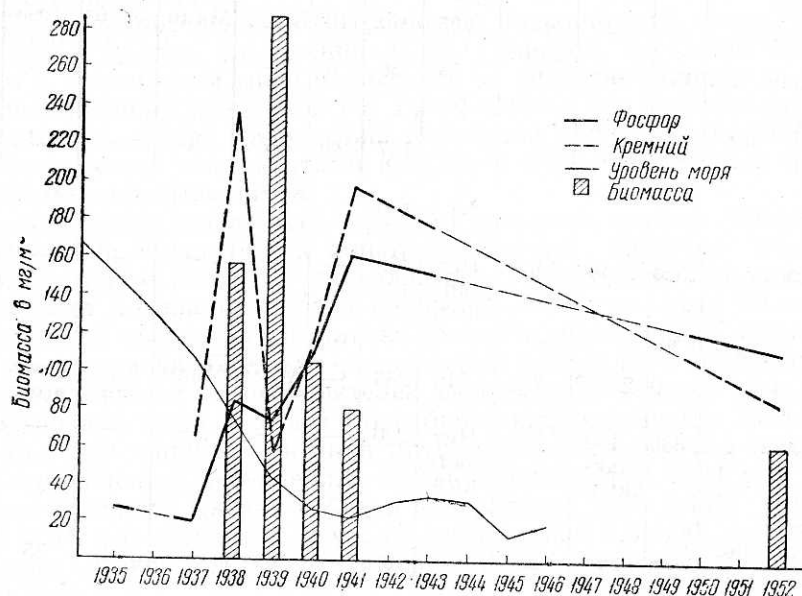


Рис. 11. Изменение уровня моря, весенней биомассы зоопланктона и весенних концентраций фосфатов и кремния в Среднем Каспии. Тонкая пунктирная линия — нет данных.

нюю, обедненную биогенными элементами зону, где и создаются таким образом благоприятные условия для развития фитопланктона, а затем и зоопланктона. Это положение подтвердил С. В. Бруевич [6], установивший связь между повышением биомассы фитопланктона от 1934 к 1935 г. и количеством фосфора, которое увеличилось вследствие повышения солености в Южном и частично Среднем Каспии и вследствие улучшения подачи биогенных элементов из зоны их аккумуляции.

Позднее М. В. Федосов¹ на основании многолетних гидрохимических материалов пришел к заключению, что усиление вертикального перемешивания и увеличение подъема биогенных элементов возможно только в период интенсивного падения уровня моря.

Рассмотрим, каковы были колебания биогенных элементов в связи с падением уровня моря и как они отразились на изменении зоопланктона. На рис. 11 изображены колебания уровня моря, а также колебания весенней биомассы зоопланктона, количества фосфора, кремния, наблюдавшиеся в годы исследований в Среднем Каспии (разрез Дивичи — зал. Кендерли). Как видно, в изменении биомассы зоопланктона по годам обнаруживается определенная зависимость от

¹ См. статью в настоящем томе.

интенсивности падения уровня моря: наибольшему падению уровня в 1938—1939 гг. соответствует высокая биомасса, слабому падению или небольшому повышению уровня соответствует низкая биомасса (1941 и 1952 гг.).

Крутой подъем биомассы зоопланктона в 1939 г. вызван, по-видимому, тем обстоятельством, что наблюдения в этом году, как уже указывалось, проводились не в апреле, а в мае при более высокой температуре воды. Я. А. Бирштейн [2] рассматривает максимальную биомассу зоопланктона весной 1939 г., как результат наиболее резкого падения уровня моря в этом году. Возможно, что совместное влияние двух факторов усилило благоприятные условия для развития зоопланктона, в силу чего количественные показатели его были значительно более высокими, чем в апреле 1938 г., несмотря на сравнительно большую концентрацию ризосолений в море.

Сходная картина количественных изменений зоопланктона намечается и по материалам летнего периода (рис. 12, 13). Биомасса зоопланктона неуклонно повышалась от 1934 к 1939 г. При этом в начале падения уровня моря (1934—1935 гг.) биомасса была небольшой. Высокие показатели зоопланктона, как и весной, отмечены были в годы максимального падения уровня моря (1938—1939 гг.). Большие количества в воде биогенных элементов в эти годы при слабом развитии ризосолений как весной, так и летом особенно благоприятствовали вегетации кормовых водорослей зоопланктона, а следовательно, и повышению биомассы. С 1941 по 1954 г. положение уровня моря более или менее стабилизировалось. В эти годы наблюдалось небольшое падение или слабое повышение уровня. Биомасса зоопланктона в этот период, за исключением 1954 г. (о чем будет сказано позже), понизилась.

Небольшое изменение уровня моря в этот период, как заключает М. В. Федосов, не вызвало подъема питательных солей из зоны их аккумуляции в поверхностные слои. Количество кремния и фосфора снизилось, что при наличии в море массового количества ризосолений, по-видимому, отрицательно сказалось на развитии зоопланктона. И. В. Макарова [16], изучавшая в 1954 г. диатомовые водоросли Среднего и Южного Каспия, отмечая отрицательную роль ризосолений в планктоне, указывает, что при наличии ее другие виды диатомовых водорослей не давали большой биомассы.

Следует отметить, что если в количественных изменениях зоопланктона по годам намечается довольно хорошая зависимость от интенсивности падения уровня моря, то в динамике биогенных элементов такая связь не всегда подтверждается (см. рис. 11, 12, 13). Так, например, летом 1938 г. при значительном падении уровня моря от 1937 к 1938 г. количество фосфора не увеличилось, а уменьшилось, и в то же время резко снизился титр фитопланктона (см. рис. 10); или весной 1941 г. (см. рис. 11) при уменьшении интенсивности падения уровня моря от 1940 к 1941 г. более чем в 2 раза концентрация фосфора и кремния не уменьшилась, как можно было ожидать, а значительно возросла, но биомасса фитопланктона при этом (по визуальному определению) была небольшой.

Выявление связи между химическими и биологическими процессами в море очень сложно. С. В. Бруевич [6], анализируя зависимость между распределением планктона и химическим режимом моря, отмечает, что выяснение связи между химическим режимом моря и изменением в распределении количества фитопланктона представляет чрезвычайно важную, но тем не менее не всегда разрешимую задачу. Трудность лежит как в неполноте и недостаточности наших гидрохимических методов, не учитывающих всех физических и химических экологических факторов развития фитопланктона, так и в том, что

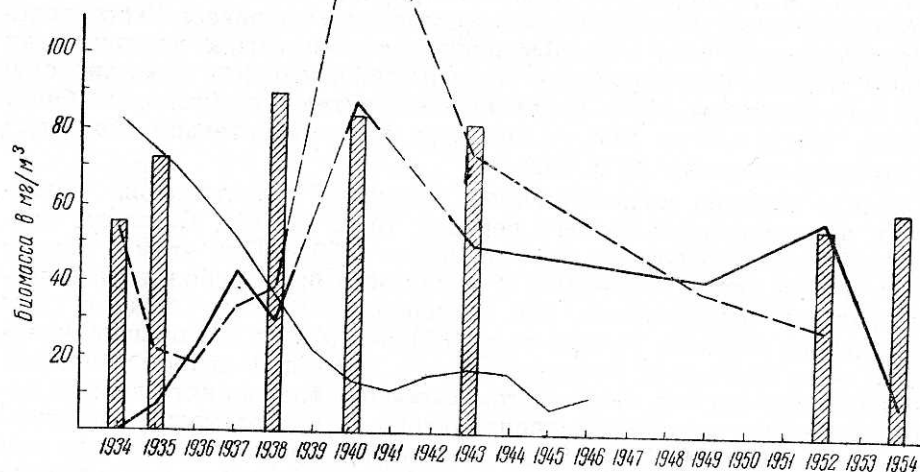


Рис. 12. Изменения уровня моря, летней биомассы зоопланктона и летних концентраций фосфатов и кремния в Среднем Каспии (условные обозначения те же, что и на рис. 11).

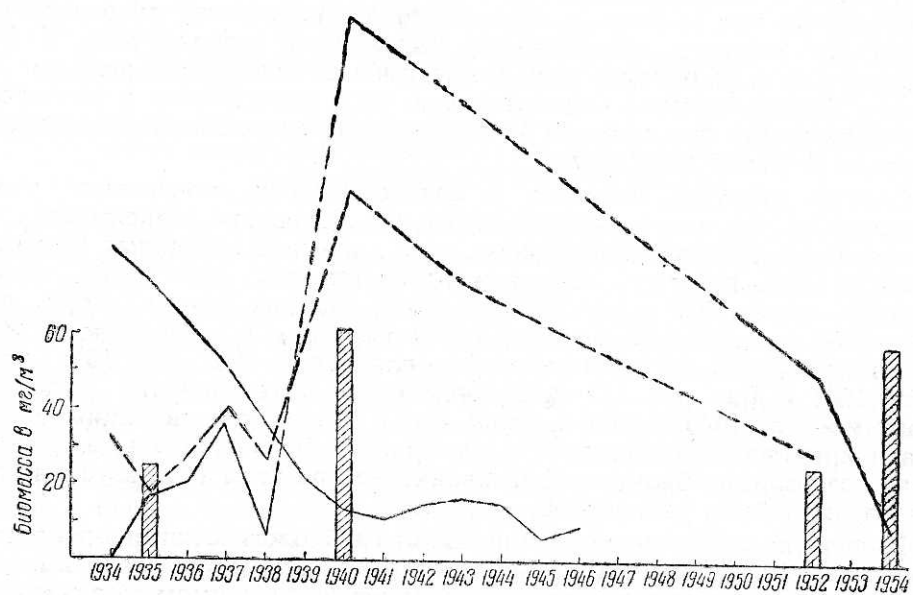


Рис. 13. Изменения уровня моря, летней биомассы зоопланктона и летних концентраций фосфатов и кремния в Южном Каспии (условные обозначения те же, что и на рис. 11).

биологическая картина моря в момент обследования обуславливается химическим состоянием моря не столько в данный момент, сколько в период, предшествующий развитию фитопланктона. Поэтому едва ли можно ожидать ясно выраженной зависимости между биогенными элементами, количеством фитопланктона и зоопланктона, тем более, что имеющиеся в нашем распоряжении данные о концентрации фосфатов и силикатов отражают неупотребленное остаточное их количество, наблюдавшееся во время исследования зоопланктона.

Наш анализ осложняется рядом дополнительных трудностей: материалы по динамике первичного потребителя биогенных элементов — фитопланктона, — к сожалению, явно недостаточны. Такие данные нам известны только за весну 1936—1939 гг. и лето 1934—1938 гг. (Смирнова, 1949; Усачев, 1941* и Яшнов, 1938, 1935). Более ранние исследования А. Г. Генкеля (1909), Лебединцева (1918), Книповича (1921), Бенинга (1938) и последняя работа Макаровой (1957) не содержат нужных для нашего анализа количественных данных.

Однако, несмотря на отсутствие в отдельные годы зависимости между биогенными элементами, фитопланктоном, зоопланктоном и падением уровня моря, показательным все же является то обстоятельство, что биомасса зоопланктона и количество биогенных элементов в общем повышались с увеличением интенсивности падения уровня моря от 1934 к 1940 г. При уменьшении падения уровня моря или при небольшом повышении его (1941—1952 гг.) эти показатели снижались.

Такая картина наблюдается при рассмотрении как весенних, так и летних материалов.

Падение или повышение биомассы зоопланктона может быть обусловлено общим изменением количества всех форм зоопланктона или только некоторых из них. Весной основным, руководящим видом в планктоне является *Limnocalanus*, составляющий иногда 60—80% общего количества зоопланктона. Видную, но значительно меньшую роль играет и *Eurytemora grimmeri*. Поэтому изменение количества этих двух видов прежде всего сказывается на величине общей биомассы зоопланктона, что хорошо видно из табл. 11.

Таблица 11

Весенняя биомасса *Limnocalanus* и *Eurytemora* по разрезу Дивичи—зал. Кендерли и в центральной зоне Среднего Каспия в различные годы (в мг/м³)

Биомасса в мг/м ³	Годы									
	1938		1939		1940		1941		1952	
	по раз- резу	цент- раль- ная зо- на	по раз- резу	цент- раль- ная зо- на	по раз- резу	цент- раль- ная зо- на	по раз- резу	цент- раль- ная зо- на	по раз- резу	цент- раль- ная зо- на
<i>Limnocalanus</i> . .	140	266	167	350	95	132	67	107	32	44
<i>Eurytemora</i> . . .	3,3	5,7	32,4	3,1	7,6	4	3,9	2	9,3	10
Общая биомасса зоопланктона .	157	—	289	—	106,5	—	80,4	—	61,9	—

Из сопоставления приведенных величин видно, что снижение общей биомассы весной обусловлено главным образом падением количества *Limnocalanus*.

Падение биомассы *Limnocalanus* можно объяснить выеданием его планктонофагами; так как рачок этот размножается 2—3 раза в году

* Цитирую по Зенкевичу [10].

(что, правда, требует уточнений), то убыль его может не компенсироваться приростом. То обстоятельство, что одновременно с *Limnocalanus* не снижается биомасса и *Eurytemora*, можно отнести за счет длительности цикла ее развития (*Eurytemora* размножается круглый год). Однако в таком случае многолетнее падение количества *Limnocalanus* должно сопровождаться увеличением уловов сельди, чего в действительности не наблюдается.

В связи с заключением М. В. Федосова об увеличении содержания биогенных элементов в верхних слоях воды только в период интенсивного падения уровня моря напрашивается другое и, может быть, более верное объяснение.

Как известно, амплитуда вертикальных миграций основной массы *Limnocalanus* очень большая — от поверхности до 100 м и глубже. Мы, к сожалению, не знаем суточного хода питания *Limnocalanus*. Надо думать, что если днем он и питается, то очень слабо. Основное же питание его фитопланктоном происходит в зоне фотосинтеза, куда он поднимается в темное время суток.

Eurytemora в основной своей массе (преимущественно копеподитные стадии) держится в слое 25—50 м, т. е. в зоне, характеризующейся интенсивным фотосинтезом. При отсутствии конкурентов в питании или при небольшом количестве их она может интенсивно питаться и днем. Поэтому улучшение условий развития фитопланктона в годы резкого падения уровня моря, видимо, не сказалось заметно на численности *Eurytemora*. Зато более высокие концентрации биогенных элементов в поверхностных горизонтах воды, наблюдавшиеся в годы наибольшего падения уровня моря, способствовали лучшему развитию *Limnocalanus*. Уменьшение притока биогенных элементов в период слабого падения или небольшого повышения уровня моря обусловило снижение биомассы этого рачка.

В Южном Каспии не наблюдается закономерности в изменении количества *Limnocalanus* и *Eurytemora* (табл. 12). Это обстоятельство объясняется, видимо, большим различием в сроках наблюдений в отдельные годы. Из приведенных показателей видно только то, что в 1938 г. биомасса этих видов была выше, чем в наиболее близком к нему по срокам наблюдений и температурным условиям 1941 г.

Таблица 12

Весенняя биомасса *Limnocalanus* и *Eurytemora* в 1938—1941 гг.
в Южном Каспии (в мг/м³)

Годы	1938	1939	1940	1941
Дата	7/IV	8/V	31/V—2/VI	26/IV
<i>Limnocalanus</i>	5,2	0,07	1,75	0,34
<i>Eurytemora</i>	8,2	3,60	2,80	3,40
Общая биомасса зоопланктона по разрезу	35,7	30,45	31,71	21,37

Снижение биомассы зоопланктона в Среднем Каспии летом 1934 и 1952 гг. не связано с изменением количества *Limnocalanus*, как это наблюдалось в весенний период. Так как *Limnocalanus* в этот период малочислен, уменьшение его количества не могло сказаться на величине общей биомассы. Количество же *Eurytemora* относительно стабильно (табл. 13).

Падение общей биомассы обусловлено в данном случае снижением численности всех других форм и особенно *Cladocera*, приобретающих летом заметное значение в планктоне.

Таблица 13

Летняя биомасса *Limnocalanus* и *Eurytemora* в различные годы (в мг/м³)

Годы	Дивичи — зал. Кендлерли			О-в Куринский камень — о-в Огурчинский		
	по разрезу	центральная зона	по разрезу	по разрезу	центральная зона	по разрезу
	<i>Limnocalanus</i>		<i>Eurytemora</i>	<i>Limnocalanus</i>		<i>Eurytemora</i>
1935*	4,60	9,30	12,1	—	—	—
1938	4,53	6,78	14,6	—	—	—
1940	3,90	8,30	21,7	1,1	2,2	15,0
1943	15,40	23,00	12,6	—	—	—
1952	1,80	2,70	24,0	0,04	0,02	4,0
1954	9,28	16,02	22,36	1,14	1,28	18,2

* Материалов по биомассе *Limnocalanus* и *Eurytemora* за 1934 г. нет.

В Южном Каспии на разрезе о-в Куринский камень — о-в Огурчинский снижение биомассы отмечено для *Limnocalanus*, *Eurytemora* и почти для всех встречавшихся видов *Halicyclops sarsi*, *Calanipeda aquae dulcis*, мизид, а также для науплиальных стадий развития *Copepoda*.

Нашему заключению о причинах падения биомассы зоопланктона противоречат результаты летних наблюдений 1954 г., когда, как видно из рис. 12, 13, биомасса зоопланктона повысилась, хотя снижение уровня моря было небольшим. Объяснение этому обстоятельству можно искать, с одной стороны, в изменениях гидрологических и гидрохимических условий моря в этот год, с другой — в изменении численности планктонофагов. Однако последний фактор вряд ли может служить объяснением причины увеличения количества зоопланктона в 1954 г. По сообщению занимавшегося этим вопросом А. А. Махмудбекова, резкого изменения численности планктонофагов, по крайней мере в последние 2 года, не наблюдается. Следует отметить, что если в отношении таких планктонофагов, как каспийский пузанок и волжская сельдь, имеются некоторые сравнительно объективные данные о состоянии их запасов в море, то нельзя этого сказать о кильке, динамика численности которой неизвестна. Мы все же полагаем, что при существующих уловах кильки в настоящее время едва ли можно говорить об уменьшении ее численности. Говоря о гидрологических условиях в море, прежде всего следует остановиться на температурном факторе и его значении в химической стратификации в море. В Каспийском море, как известно [5], количество биогенных элементов увеличивается с нарастанием глубины. Верхние слои воды в Каспии обогащаются биогенными элементами или путем приноса этих элементов реками, или путем подъема их из нижней зоны аккумуляции (включая сюда и верхние слои грунта) при помощи различных категорий вертикальной циркуляции (турбулентное перемешивание, компенсационные токи, возникающие в результате ветрового стока, конвекционные токи). [21].

Зима 1954 г. была очень холодной, о чем свидетельствует среднемесячная температура воды за январь и февраль у Астары за ряд лет (табл. 14).

В Среднем Каспии зима 1954 г. была самой холодной за последние 29—30 лет, а в Южном Каспии по температурным условиям она была близка к суровым зимам 1949 и 1950 гг. Причиной, обусловившей низкую температуру воды зимой 1954 г., явился вынос из Северного Каспия в Средний большого количества льда господствовавшими в

Таблица 14

Среднемесячная температура воды в январе и феврале у Астары и Дербента в годы с наиболее холодной зимой (по материалам Азербайджанской гидрометеослужбы)

Годы	Астара			Дербент		
	январь	февраль	сумма температур за январь и февраль	январь	февраль	сумма температур за январь и февраль
1942	4,9	5,8	10,7	1,8	0,2	2,0
1945	4,3	5,1	9,4	2,7	1,8	4,5
1949	3,8	3,7	7,5	2,1	0,7	2,8
1950	3,6	2,9	6,5	1,4	0,8	2,2
1954	4,3	3,3	7,6	0,2	-0,5	-0,3

¹ Ввиду отсутствия регулярных наблюдений за температурой воды в открытом море использованы данные о прибрежной температуре, вполне отражающие характер зимних условий в море. Эти данные любезно предоставлены нам А. А. Махмудбековым.

феврале ветрами северо-западного направления. В Среднем Каспии огромные поля наносного льда загромождали все западное и отчасти восточное побережье и доходили даже до Нефтяных Камней. Лед наблюдался и в Южном Каспии, у восточного его побережья (правда, местного происхождения).

Такое значительное охлаждение моря зимой 1954 г. усилило мощность вертикального перемешивания воды, косвенным подтверждением чего служит летнее распределение кислорода в зоне аккумуляции. По данным Б. Н. Абрамова, в халистатической зоне Среднего Каспия содержание кислорода на центральных станциях (глубина 700—800 м) было выше, чем в 1952 г. Если в 1952 г. в зоне аккумуляции (200 м — дно) насыщение воды кислородом составляло в среднем 55%, то в 1954 г. оно достигло 61%.

Высокие концентрации кислорода были обнаружены и в области халистатики Южного Каспия на глубине 700—800 м, где, по имеющимся данным, насыщение воды кислородом в таком размере, как в 1954 г., никогда не наблюдалось. Так, на глубине 700 м насыщение воды кислородом составляло 44%, тогда как за другие годы (правда, в другие сезоны) оно не превышало 20%.

К сожалению, весной 1954 г. гидрохимические исследования в море не производились, поэтому мы не имеем данных о концентрации биогенных элементов в этот наиболее интересный период. Наблюдения за зоопланктоном, проведенные в очень ограниченном объеме с 15 по 20 апреля попутно с ихтиологическими работами у западного побережья Среднего Каспия, показали невысокую биомассу (в среднем 87 мг/м³). Из-за низкой температуры воды в период, предшествовавший нашим наблюдениям, задержалось развитие зоопланктона и лишь несколько позднее, в первых числах мая, при дружно наступившем потеплении, когда температура воды повысилась до 9°, в планктоне появилось очень большое количество яйценосных самок *Eurytemora* и личинок, вследствие чего биомасса увеличилась до 70—180 мг/м³.

Летом 1954 г. основную массу планктона составляли *Rhizosolenia* и *Arhanizomenon flos aquae*, встречавшиеся в огромных количествах по всей акватории Среднего и Южного Каспия. Поэтому естественно, что летом 1954 г. фосфаты, почти полностью потребленные фитопланктоном, отсутствовали в поверхностном слое воды или встречались в небольшом количестве (см. рис. 12, 13).

Эти и приведенные выше данные дают основание сделать вывод, что повышение биомассы зоопланктона летом 1954 г. явилось следствием усилившейся вертикальной циркуляции, вызванной значительным зимним охлаждением моря и ветровой деятельностью, что в результате создало благоприятные условия для развития фитопланктона, а за ним и зоопланктона.

Возникает вопрос, не является ли высокая биомасса зоопланктона в 1938, 1939 и 1940 гг. следствием значительного зимнего охлаждения, а не следствием резкого падения уровня моря.

Анализ температурных условий зимнего периода за все годы исследований зоопланктона (табл. 15) не дает оснований сделать такой вывод, так как в 1938, 1939 и 1940 гг. зимняя температура воды была значительно выше, чем в 1954 г.

Т а б л и ц а 15

Среднемесячная температура воды зимой в годы наблюдений за зоопланктоном (по материалам Азербайджанской гидрометеослужбы)

Год	А с т а р а			Д е р б е н т		
	январь	февраль	сумма температур за январь и февраль	январь	февраль	сумма температур за январь и февраль
1934	7,9	7,1	15,0	2,9	2,9	5,8
1935	4,8	7,4	12,2	2,5	3,1	5,6
1938	8,6	9,0	17,6	5,3	4,2	9,5
1939	7,6	8,1	15,7	3,6	4,8	8,4
1940	6,2	6,5	12,7	2,8	2,0	4,8
1941	6,8	8,2	15,0	4,1	2,7	6,8
1943	6,3	5,2	11,5	3,6	0,5	4,1
1952	7,0	9,0	16,0	4,1	2,7	6,8
1954	4,3	3,3	7,6	0,2	-0,5	-0,3

Таким образом, наши материалы показали, что состояние зоопланктона улучшалось в годы интенсивного падения уровня и в годы значительного зимнего охлаждения моря.

Колебания кормовой базы планктонофагов в известной мере отражаются и на динамике запасов сельдей, в частности каспийского пузанка. Сопоставление уловов каспийского пузанка в море в 1934—1954 гг.¹ с биомассой зоопланктона за тот же период (материалы летнего сезона) говорит о заметной их связи (рис. 14): за повышением биомассы от 1934 к 1938 г. следует увеличение уловов пузанка в 1939—1941 гг. Падение биомассы от 1943 к 1952 г. сопровождается уменьшением уловов, величина которых в 1954 г. снижается до уровня уловов 1934 г.

Следует отметить, что улучшение состояния кормовой базы планктонофагов в Среднем и Южном Каспии благоприятно сказывается на их темпе роста и упитанности, а в некоторой мере и на выживании молодого поколения. Более же важным фактором, а может быть даже решающим, обуславливающим естественные колебания запасов планктонофагов, является урожайность молоди, величина которой определяется экологическими условиями данного года на местах нереста. В связи с этим небезынтересно отметить результаты обобщения многолетних материалов по зоопланктону Северного Каспия, полученные Л. А.

¹ Цифры уловов любезно указаны нам А. А. Махмудбековым.

Лесниковым¹ и Р. П. Матвеевой, которые показали, что в годы с низким стоком р. Волги биомасса зоопланктона в этой части моря бывает выше, чем в многоводные годы. Этот вывод приобретает большое значение в связи с результатами, полученными нами.

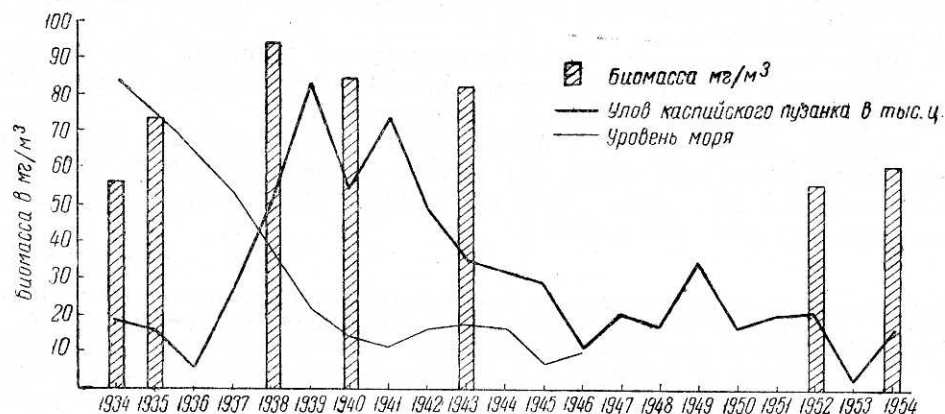


Рис. 14. Многолетние колебания уровня моря, биомассы зоопланктона и уловов каспийского пузанка в море по летним наблюдениям в Среднем Каспии.

ВЫВОДЫ

1. Качественный состав зоопланктона Среднего и Южного Каспия на протяжении тех лет, для которых имеются материалы (1934—1954 гг.), не претерпел каких-либо заметных изменений. Новыми в планктоне являются личинки черноморских вселенцев: *Leander adspersus*, *L. squilla* и метатрохофорные личинки *Nereis succinea*.

2. В распределении видов зоопланктона по акватории Среднего и Южного Каспия хорошо выделяются два комплекса организмов, один из которых населяет центральную зону с глубинами 150—200 м и больше, другой — мелководную зону с глубинами до 50—60 м. Промежуточная зона имеет смешанный состав населения.

3. Характерными формами комплекса центральной зоны Среднего Каспия являются *Limnocalanus grimaldii*, *Mysis microphthalma*, *Mysis amblyops*, *Mysis macrolepis*, *Paramysis loxolepis*, *Pseudalibrotus caspius*.

К характерным видам мелководной зоны относятся личинки *Lamellibranchiata*, *Calanipeda aquae dulcis*, *Heterocope caspia*, *Halicyclops sarsi*, *Synchaeta vorax*, *S. neapolitana*, *Tintinnopsis karajacensis*. *Eurytemora grimmeri* и *Eurytemora minor* относятся к эвритопным формам, встречающимся во всех зонах.

4. На границе Северного и Среднего Каспия (разрез Махачкала — м. Сагындык), а также в районе подводной возвышенности, разделяющей Средний и Южный Каспий, распределение комплексов зоопланктона неясно выражено ввиду непостоянства гидрологического режима в этих районах.

5. *Calanipeda aquae dulcis* — основная форма зоопланктона мелководной зоны Среднего Каспия в летний период; в Южном Каспии широко распространена и встречается во все сезоны. *Limnocalanus* — главная форма зоопланктона центральной зоны Среднего Каспия; на юге играет второстепенную роль.

6. В горизонтальном распределении биомассы зоопланктона в Среднем и Южном Каспии по годам обнаруживаются некоторые изменения, но общая схема распределения сохраняется.

¹ См. статью в настоящем томе трудов

7. Весной наибольшая биомасса зоопланктона, в котором преобладает *Limnocalanus*, наблюдается в западной половине центральной зоны Среднего Каспия (разрез Дивичи—зал. Кендерли). К югу (разрез о-в Жилой—м. Куули) биомасса понижается. Наименьшая биомасса наблюдается в Южном Каспии. Небольшой биомассой зоопланктона характеризуется северная часть Среднего Каспия и мелководная зона у восточного и западного побережья.

8. Летом количественное распределение биомассы зоопланктона как в Среднем, так и в Южном Каспии является относительно равномерным вследствие снижения в Среднем Каспии количества *Limnocalanus*. Биомасса зоопланктона в мелководной зоне летом выше, чем весной.

9. Сопоставление биомассы зоопланктона Среднего и Южного Каспия по весенним периодам за 1938—1954 гг. показывает снижение биомассы от 1938 к 1952 г. По материалам, за летний период, биомасса повышается от 1934 к 1938 г., после чего, как и весной, падает к 1952 г. и затем снова увеличивается в 1954 г. (см. табл. 6, 8).

10. Повышение биомассы зоопланктона от 1934 к 1939 г. приходится на период резкого падения уровня моря, при этом максимальная биомасса совпадает с наибольшим падением уровня моря (1938 и 1939 гг.), что подтверждает положение, высказанное Б. М. Персидским и Л. А. Зенкевичем и поддержанное С. В. Бруевичем и А. А. Шорыгиным, об усилении в такие периоды вертикальной циркуляции и выноса биогенных элементов из более глубоких слоев моря в поверхностные слои воды.

11. Период понижения биомассы зоопланктона совпадает с периодом слабого падения или небольшого повышения уровня моря и снижения концентрации кремния и фосфора (1941—1952 гг.). Последнее обстоятельство при значительном развитии в эти годы ризосоления усилило ее отрицательное влияние на развитие зоопланктона.

12. Повышение биомассы зоопланктона в 1954 г. является следствием усилившейся вертикальной циркуляции, вызванной значительным зимним охлаждением моря, что способствовало улучшению условий для развития планктона.

13. Период высоких уловов каспийского пузанка (1938—1942 гг.) последовал за периодом заметного роста биомассы зоопланктона (1935—1938 гг.).

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Бенинг А. Л., Основной пищевой ряд пелагиали, «Природа», 1938, № 9.
2. Бирштейн Я. А., Вероятные изменения гидробиологического режима Каспийского моря, Труды Всесоюзного гидробиологического общества, т. V, 1953.
3. Бирштейн Я. А., Годовые изменения бентоса Северного Каспия, «Зоологический журнал», т. XXIV, вып. 3, 1945.
4. Богоров В. Г., Суточная вертикальная миграция *Eurytemora grimaldi* в Каспийском море, Сборник посвященный научной деятельности Н. М. Книповича, 1939.
5. Бруевич С. В., Гидрохимия Среднего и Южного Каспия, АН СССР, 1937.
6. Бруевич С. В., Динамика химического состава Каспийского моря в период падения его уровня (1933—1937), Известия Географического общества, 1939, № 6.
7. Гаевская Н. С., Трофологическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные проблемы и задачи, Сборник, посвященный памяти академика С. А. Зернова, АН СССР, 1948.
8. Генкель А. Г., Материалы к фитопланктону Каспийского моря по данным экспедиции 1904 г., Ботанические записки, вып. 27, изд. Петербургского института, 1909.
9. Державин А. Н., Мизиды Каспия, изд. Азербайджанского филиала АН СССР, 1939.
10. Зенкевич Л. А., Фауна и биологическая продуктивность моря, т. II, Советская наука, 1947.
11. Книпович Н. М., Труды Каспийской экспедиции 1914—1915 гг., т. I, 1921.
12. Куделина Е. Н., Суточные вертикальные миграции зоопланктона в Среднем Каспии, Доклады ВНИРО по биологии, систематике и питанию рыб, вып. I, Пищепромиздат, 1952.

13. Кусморская А. П., Зоопланктон Черного моря и его выедание промысловыми рыбами, Труды ВНИРО, т. XXVIII, Пищепромиздат, 1954.
14. Кусморская А. П., Сезонные и годовые изменения зоопланктона Черного моря, Труды Всесоюзного гидробиологического общества, т. VI, 1955.
15. Лебединцев А. А., Планомерные гидрологические исследования Каспийского моря, Труды Каспийской экспедиции 1904 г., т. III, Изд. Главного управления землеустройства и земледелия, 1913.
16. Макарова И. В., Диатомовые водоросли планктона Среднего и Южного Каспия, «Ботанический журнал», т. XLII, № 2, 1957.
17. Приходько Б. И., О влиянии гидрологических условий на подходы обыкновенной кильки к северо-восточным берегам Среднего Каспия, Труды Волго-Каспийской научной рыбохозяйственной станции, т. IX, вып. I, 1947.
18. Смирнова Л. И., О фитопланктоне Среднего Каспия, Труды института океанологии, т. III, 1949.
19. Спасский Н. Н., Состояние и изменение бентоса «Северного Кавказа в период 1940—1945 гг.», «Зоологический журнал», т. XXVII, вып. 3, 1945.
20. Чаянова Л. А., Питание каспийского пузанка, Труды ВНИРО, т. XIV, Пищепромиздат, 1940.
21. Шорыгин А. А., Изменения количества и состава бентоса Северного Каспия в 1935—1940 гг., «Зоологический журнал», т. XXIV, вып. 3, 1945.
22. Шорыгин А. А., Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря, Пищепромиздат, 1952.
23. Яшнов В. А., Планктическая продуктивность Каспийского моря, Известия АН СССР, Серия биологическая, 5, 1939.
24. Яшнов В. А., Планктон Каспийского моря, Труды Первой Всекаспийской научной рыбохозяйственной конференции, т. II, Пищепромиздат, 1935.