

О ХАРАКТЕРЕ ВЛИЯНИЯ ВОЛЖСКОГО СТОКА НА ЗООПЛАНКТОН СЕВЕРНОГО КАСПИЯ

Л. А. ЛЕСНИКОВ и Р. П. МАТВЕЕВА

Несмотря на то, что по зоопланктуону Северного Каспия накоплены весьма значительные материалы, имеются всего две работы, обобщающие имеющиеся данные [17, 8]. Остальные исследователи либо вскользь касались этого вопроса [3], либо рассматривали зоопланктон отдельных участков Северного Каспия и прилегающих к нему водоемов [1, 6]. Со времени исследования А. П. Кусморской [8] КаспНИРО собраны материалы по планктону Северного Каспия более чем за пятнадцатилетний период (1938—1953 гг.). Хотя полнота сборов и тщательность обработки были не всегда одинаковыми, бывшие в нашем распоряжении материалы, на наш взгляд, представляют интерес, особенно в связи с зарегулированием р. Волги.

Первые ориентировочные сведения по распределению зоопланктона в Северном Каспии (в западной его половине) приведены в работе А. А. Остроумова [13]. А. А. Остроумов указывает на довольно далекое проникновение в Северный Каспий пресноводных форм *Diaphanosoma*, *Moyna*, *Bosmina*, тех, которые в период сборов доминировали и в водоемах дельты. Границей проникновения в море указанных пресноводных ракообразных Остроумов считал изогалину 5,8%, что справедливо и в свете современных данных. Приведенные в работе постанционные списки видов позволяют судить о распределении среднекаспийских форм, которых Остроумов вместе с слабосолоноватоводными и эвригалинными называет морскими. Среднекаспийские формы, по Остроумову, далеко проникают на север до района Чистой банки, что наблюдается и в настоящее время. Однако в отличие от современного распространения зоопланктона среднекаспийские формы (*Evadne aponux* и *Polyphemus exiguus*) были обнаружены в районе о-ва Тюлений, где ныне, как правило, преобладают пресноводные, слабосолоноватоводные и эвригалинны виды.

Северокаспийскому зоопланктону посвящена работа Чугунова [17]. В ней приводится первый общий список северокаспийских планктонных организмов, насчитывающий около 95 видов. Правда, в это число вошли и некоторые донные формы, часто попадающиеся в планктонных пробах, как, например, *Rotalia veneta*, *Ostracoda* и *Nagracticidae*. Чугунов подразделяет весь северокаспийский планктон на несколько комплексов: пресноводный, морской, солоноватоводный и формы, безразличные к солености. Современные данные требуют пересмотра как самих комплексов Чугунова, так и характеристик некоторых видов (например, *Evadne trigona*, *Evadne camptonyx*), что уже было отмечено Кусморской. Чугунов дает только визуальные характеристики количественного развития планктона («много», «мало»), однако отмечает, что наибольшее количество планктона наблюдалось в солоноватоводной зоне.

Количественное распределение зоопланктона Северного Каспия по пробам, обработанным счетным методом Гензена, впервые дает Кусморская в своей диссертационной работе. Ее материалы за август и сентябрь подтверждают совпадение зоны максимального развития зоопланктона с солоноватоводной зоной. Кусморская показывает, что зона максимального развития зоопланктона существует не только перед дельтой р. Волги, но и в виде изолированного ее участка на восточных мелководьях к юго-востоку от устья р. Урала. В работе отмечается совпадение районов высокой биомассы зоопланктона с районами высокого количественного развития бактерий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Начиная с 1938 г. в общую систему проводимых КаспНИРО регулярных ежегодных наблюдений за состоянием рыбных запасов в Северном Каспии были включены и наблюдения за состоянием зоопланктона. Сборы проводились с тех пор ежегодно, правда, с различной полнотой. Так, слабо представлены сборы военных лет. С 1947 г. объем работ по планктону был значительно увеличен, причем собранные материалы были обработаны со значительно большей тщательностью, чем ранее, почему мы и будем в основном базироваться на данных, полученных за этот период.

Сбор и обработку материала с 1938 по 1941 г. и с 1948 по 1951 г. производила Р. П. Матвеева, с 1942 по 1947 г.—А. Ф. Зиновьев и в 1953 г.—Л. А. Лесников. В сборах и обработке материала участвовали лаборанты Т. Ф. Чуприна, Л. А. Лукашина и Т. Н. Шмырева.

До 1942 г. сборы зоопланктона производились по общепринятой для южных морей СССР методике—при помощи тотальных вертикальных ловов сетью Нансена из шелкового газа № 38 (в настоящей работе всюду приводится современная нумерация газа, по числу нитей в 10 мм). Однако проведенная в 1942 г. методическая работа А. Ф. Зиновьева показала, что из всех систем планктонных сетей в условиях Северного Каспия наиболее пригодна большая модель сети Апштейна с диаметром входного отверстия 25 см, которая уловистее сети Нансена приблизительно втрое. Поэтому с 1943 г. все сборы производились сетью Апштейна. Кроме того, было заменено сито из газа № 38 на сито из газа № 49, что диктовалось необходимостью учета мелких форм зоопланктона (коловороток, науплиальных стадий веслоногих раков, личинок моллюсков и т. д.), играющих в планктоне Северного Каспия большую роль. Проведенная нами летом 1951 г. новая методическая работа также подтвердила целесообразность такой замены (табл. 1). Как видно из табл. 1, мелкие формы улавливаются ситом из газа № 49 значительно лучше, чем из газа № 38. Особенно это относится к яйцам пластинчатожаберных моллюсков. Любопытно, что формы придонные (*Nargasticidae*, *Heteroscorpius caspia*, *Schizocerca diversicornis*) лучше улавливаются ситом из газа № 38.

При сравнении биомассы зоопланктона за разные годы мы сочли необходимым ввести поправку на низкую уловистость сети Нансена, но не нашли возможным вводить поправку на различие в номерах сит.

В отличие от стандартных инструкций по сбору планктона сетями, требующих, чтобы стаканчик сети приблизительно на 0,5 м не доставал до дна, при сборах планктона на Северном Каспии принято сеть класть плашмя на дно. Последнее было продиктовано тем, что значительная часть станций расположена на глубинах 1,5—2,5 м, т. е. на глубинах, соизмеримых с длиной планктонной сетки. Кроме того, сборы по горизонтам планктонособирателем Богорова в 1953 г. показали, что основная масса зоопланктона, в том числе ракообразных, играющих

Таблица I

Сравнительная уловистость различных форм северокаспийского зоопланктона (в экз/м³) в сети из шелкового газа № 38 и 49

Организмы	Станция и номер газа												Среднее значение	Улов сети из газа № 49 в % к улову сети из газа № 38	
	ст. 1		ст. 2		ст. 3		ст. 4		ст. 5		ст. 6				
	38	49	38	49	38	49	38	49	38	49	38	49	38	49	
Nauplii	—	—	266	166	148	888	4066	9684	4224	23941	351	2260	1509	6145	407
Calanipeda aquae dulcis	136	—	196	—	148	296	2690	2690	2688	6456	585	565	1073	1668	156
Cyclops sp. sp.	—	—	—	—	148	148	—	—	807	—	—	—	25	159	636
Halicyclops sp.	—	227	226	498	—	—	—	7532	384	269	—	2712	102	1906	1868
Heteropeope caspia	—	—	—	—	—	—	1345	807	1920	269	—	—	544	176	32,9
Harpacticidae	136	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	23	—	—
Evdadne trigona	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	351	113	58	22	38,6
Rhynchotalona rostrata	—	227	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	38	—
Moina rectirostris	136	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	23	—	—
Brachionus urceolaris	—	227	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	38	—
Br. angularis	—	—	—	332	—	—	—	—	—	—	—	—	—	55	—
Br. bakeri	—	—	—	—	—	—	2421	3228	—	—	—	—	403	538	133
Ploesoma truncatum	—	—	—	498	—	740	—	1345	—	—	—	—	—	430	—
Synchaeta stylata	—	—	399	1826	—	—	—	—	—	—	117	452	86	379	440
Filinia longiseta	—	—	—	166	—	—	—	2421	—	—	—	—	—	431	—
Polyarthra trigla	—	—	—	166	—	148	—	—	—	—	—	—	—	52	—
Keratella aculeata v. tropica . . .	—	—	—	166	—	—	1614	63046	—	3487	—	—	269	11116	413
K. cochlearis	—	—	—	166	—	48	269	—	—	—	—	—	45	52	115,6
Testudinella patina	—	—	—	—	—	592	—	—	—	—	—	—	—	99	—
Asplanchna priodonta	—	—	138	—	—	—	538	807	384	—	—	226	177	172	97,2
Distyia gissensis	—	227	—	—	—	444	—	269	—	—	—	—	—	198	—
Schizocerca diversicornis	—	—	—	—	—	—	269	269	384	—	—	—	109	45	41,3
Яйца моллюсков	—	18387	—	—	—	2960	—	3228	—	1883	—	678	—	4856	—
Личинки моллюсков	—	—	1061	1494	1773	5920	538	807	—	—	2574	1017	992	1539	155
Общая биомасса в мг/м ³															237
8,23	13,05	12,09	16,35	13,61	44,07	53,40	183,07	73,71	142,35	22,46	34,84	30,58	72,42		

главную роль в питании рыб Северного Каспия, сосредоточена днем в придонном горизонте (табл. 2).

Таблица 2

**Вертикальное распределение планктона в Северном Каспии днем
в апреле 1953 г. (в экземплярах на 1 планктонособиратель
Богорова)**

Организмы	Глубина станции и горизонт лова в м							
	13,0			10,8			5,0	
	0—1	6—7	12—13	0—1	4—5	9—10	0—1	4—5
Chaetoceros sp.	50400	31500	—	146080	120960	264600	—	—
Melosira sp.	—	—	—	—	—	—	18900	37800
Tabellaria sp.	—	—	—	—	—	—	6300	113400
Pediastrum boryanum . . .	—	—	—	—	—	—	—	150
Synchaeta vorax	4800	—	—	—	—	300	—	37800
Calanipeda aquae dulcis . .	—	—	600	—	—	—	—	—
Eurytemora grimmi	—	—	—	—	—	300	—	300
Halicyclops sp.	—	—	2000	—	—	—	—	150

Аналогичную картину отмечает и Ф. Д. Мардухай-Болтовской [12] для Азовского моря. Он такие формы, как *Heterosore*, относит к планктобентосу.

Учитывая это, мы в 1953 г. изменили стандартную методику сбора планктона, загрузив, кроме стаканчика сети, еще и среднее (большое) кольцо, чтобы при опускании сеть более плотно ложилась на дно. После этого уловы *Heterosore caspia* возросли приблизительно до величин, наблюдавшихся до перехода на сеть Апштейна, т. е. до 1942 г.

Можно думать, что материал, собранный по описанной методике, пригоден для анализа многолетней динамики зоопланктона. Хотя цветение в Северном Каспии иногда бывает значительным, это явление не должно было вызывать уменьшения уловистости сетей вследствие уменьшения их фильтрационной способности. Малые глубины, соизмеримые с длиной сети, дают практическую возможность на значительном числе станций обловить столб воды даже до начала ее фильтрации через шелковое сито. Это замечание, в частности, относится и к подавляющему большинству станций продуктивной зоны. Кроме того, как явствует из сборов планктонособирателем Богорова (см. табл. 2), основная масса зоопланктона в Северном Каспии в дневное время, когда производились сборы, сосредоточена в придонных слоях. Таким образом, сеть сначала улавливает большую часть зоопланктона и лишь затем начинает ловить фитопланктон.

Во всяком случае убедительным доказательством хорошей фильтрации и удовлетворительных результатов облова могут быть карты распределения зоо- и фитопланктона, составленные по данным одной съемки (см. рис. 15 и 16). На указанных картах хорошо видно, что большая биомасса зоопланктона может наблюдаться в местах наивысшего попадания такой массовой водоросли, как ризосоления (как известно, размер клеток ризосоления позволяет использовать сборы зоопланктона для выяснения ее количественного распределения).

Материалы до 1951 г. включительно обрабатывались обычным счетным методом Гензена, т. е. путем просчета организмов в 1 мл пробы на счетной стеклянной пластинке. Однако указанный метод дает возможность обрабатывать планктон лишь в лаборатории, что не позволяет использовать полученные данные для текущих нужд промысловой раз-

Таблица 1

Сравнительная уловистость различных форм северокаспийского зоопланктона (в экз./м³) в сети из шелкового газа № 38 и 49

Организмы	Станция и номер газа												Среднее значение	Улов сети из газа № 49 в % к улову сети из газа № 38	
	ст. 1		ст. 2		ст. 3		ст. 4		ст. 5		ст. 6				
	38	49	38	49	38	49	38	49	38	49	38	49	38	49	
Nauplii	—	—	266	166	148	888	4066	9684	4224	23941	351	2260	1509	6145	407
Calanipeda aquae dulcis	136	—	196	—	148	296	2690	2690	2688	6456	585	565	1073	1668	156
Cyclops sp. sp.	—	—	—	—	148	148	—	—	807	—	—	—	25	159	636
Halicyclops sp.	—	227	226	498	—	—	—	7532	384	269	—	2712	102	1906	1868
Heterocoope caspia	—	—	—	—	—	—	1345	807	1920	269	—	—	544	176	32,9
Harpacticidae	136	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	23	—	—
Evadne trigona	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	351	113	58	22	38,6
Rhynchotalona rostrata	—	227	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	38	—
Moina rectirostris	136	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	23	—	—
Brachionus urceolaris	—	227	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	38	—
Br. angularis	—	—	—	332	—	—	—	—	—	—	—	—	—	55	—
Br. bakeri	—	—	—	—	—	—	2421	3228	—	—	—	—	403	538	133
Ploesoma truncatum	—	—	—	498	—	740	—	1345	—	—	—	—	—	430	—
Synchaeta stylata	—	—	399	1826	—	—	—	—	—	—	117	452	86	379	440
Filinia longiseta	—	—	—	166	—	—	2421	—	—	—	—	—	—	431	—
Polyarthra trigla	—	—	—	166	—	148	—	—	—	—	—	—	—	52	—
Keratella aculeata v. tropica . . .	—	—	—	166	—	—	1614	63046	—	3487	—	—	269	11116	413
K. cochlearis	—	—	—	166	—	48	269	—	—	—	—	—	45	52	115,6
Testudinella patina	—	—	—	—	—	592	—	—	—	—	—	—	—	99	—
Asplanchna priodonta	—	—	138	—	—	—	538	807	384	—	—	226	177	172	97,2
Distyla gissensis	—	227	—	—	—	444	—	269	—	—	—	—	—	198	—
Schizocerca diversicornis	—	—	—	—	—	269	269	384	—	—	—	—	109	45	41,3
Яйца моллюсков	—	18387	—	—	2960	—	3228	—	1883	—	678	—	4856	—	—
Личинки моллюсков	—	—	1061	1494	1773	5920	538	807	—	2574	.017	992	1539	155	—
Общая биомасса в мг/м ³															237
8,23	13,05	12,09	16,35	13,61	44,07	53,40	183,07	73,71	142,35	22,46	34,84	30,58	72,42		

главную роль в питании рыб Северного Каспия, сосредоточена днем в придонном горизонте (табл. 2).

Таблица 2

**Вертикальное распределение планктона в Северном Каспии днем
в апреле 1953 г. (в экземплярах на 1 планктонособиратель
Богорова)**

Организмы	Глубина станции и горизонт лова в м							
	13,0			10,8			5,0	
	0—1	6—7	12—13	0—1	4—5	9—10	0—1	4—5
Chaetoceros sp.	50400	31500	—	146080	120960	264600	—	—
Melosira sp.	—	—	—	—	—	—	18900	37800
Tabellaria sp.	—	—	—	—	—	—	6300	113400
Pediastrum boryanum . . .	—	—	—	—	—	—	—	150
Synchaeta vorax.	4800	—	—	—	—	300	—	37800
Calanipeda aquae dulcis . .	—	—	600	—	—	—	—	—
Eurytemora grimmii	—	—	—	—	—	300	—	300
Halicyclops sp.	—	—	2000	—	—	—	—	150

Аналогичную картину отмечает и Ф. Д. Мордухай-Болтовской [12] для Азовского моря. Он такие формы, как *Heterosore*, относит к планктобентосу.

Учитывая это, мы в 1953 г. изменили стандартную методику сбора планктона, загрузив, кроме стаканчика сети, еще и среднее (большое) кольцо, чтобы при опускании сеть более плотно ложилась на дно. После этого уловы *Heterosore caspia* возросли приблизительно до величин, наблюдавшихся до перехода на сеть Апштейна, т. е. до 1942 г.

Можно думать, что материал, собранный по описанной методике, пригоден для анализа многолетней динамики зоопланктона. Хотя цветение в Северном Каспии иногда бывает значительным, это явление не должно было вызвать уменьшения уловистости сетей вследствие уменьшения их фильтрационной способности. Малые глубины, соизмеримые с длиной сети, дают практическую возможность на значительном числе станций обловить столб воды даже до начала ее фильтрации через шелковое сито. Это замечание, в частности, относится и к подавляющему большинству станций продуктивной зоны. Кроме того, как известует из сборов планктонособирателем Богорова (см. табл. 2), основная масса зоопланктона в Северном Каспии в дневное время, когда производились сборы, сосредоточена в придонных слоях. Таким образом, сеть сначала улавливает большую часть зоопланктона и лишь затем начинает ловить фитопланктон.

Во всяком случае убедительным доказательством хорошей фильтрации и удовлетворительных результатов облова могут быть, карты распределения зоо- и фитопланктона, составленные по данным одной съемки (см. рис. 15 и 16). На указанных картах хорошо видно, что большая биомасса зоопланктона может наблюдаться в местах наивысшего попадания такой массовой водоросли, как ризосоления (как известно, размер клеток ризосолении позволяет использовать сборы зоопланктона для выяснения ее количественного распределения).

Материалы до 1951 г. включительно обрабатывались обычным счетным методом Гензена, т. е. путем просчета организмов в 1 мл пробы на счетной стеклянной пластинке. Однако указанный метод дает возможность обрабатывать планктон лишь в лаборатории, что не позволяет использовать полученные данные для текущих нужд промысловой раз-

ведки. Попытки применить известные уже способы обработки планктона в море оказались неудачными. Переход на объемные методы был нежелателен как из-за необходимости получения характеристики видового состава планктона, так и по причине значительного для Северного Каспия и очень различного в разных пробах содержания триптона. Оригинальный метод К. А. Бродского [2] мало применим для мелких северокаспийских планктонов.

В поисках удовлетворительной методики мы обнаружили, что в замкнутых камерах (например, в камере Кольквитца, бывшей в употреблении у нас) качка судна не вызывает смещения организмов, по крайней мере до крена судна $20-25^\circ$. Прекращать работу приходилось не из-за смещения организмов в камере, а вследствие затруднений в работе с микроскопом. При полевой обработке просматривался тот же объем, что и при прежних подсчетах в лаборатории на счетной пластинке, так что данные 1953 г. вполне сравнимы с предыдущими. Нами использовалась камера Кольквитца объемом 1 мл. Для точности подсчета покровное стекло камеры было расчерчено миллиметровой сеткой (лучше было бы разметить дно, но нам пришлось приспособлять для работы уже готовую камеру). Поэтому, чтобы совместить изображение сетки и организмов, камеру при работе приходилось переворачивать.

Мы можем рекомендовать подобный метод и для работ промысловой разведки, причем в последней возможно для ряда целей ограничиваться просчетом нескольких полей зрения. Вероятно, может быть применена замкнутая камера и любой иной конструкции (Седжик-Рафтера, Гусевой и т. п.). При этом только желательна небольшая толщина камеры, чтобы можно было пользоваться объективами больших апертур. Данный метод, кроме Каспийского моря, можно применять и на других водоемах, где в планктоне преобладают мелкие формы.

В первые годы сборы зоопланктона производились по трем параллельным северо-западному берегу разрезам, первый из которых проходил по мелководьям авандельты р. Волги, третий — по границе Северного Каспия со Средним, а второй — приблизительно посередине между первым и третьим разрезами. Затем указанная схема была заменена значительно более частой сеткой станций из 14 разрезов, расположенных перпендикулярно береговой линии (рис. 1). Приводимая карта

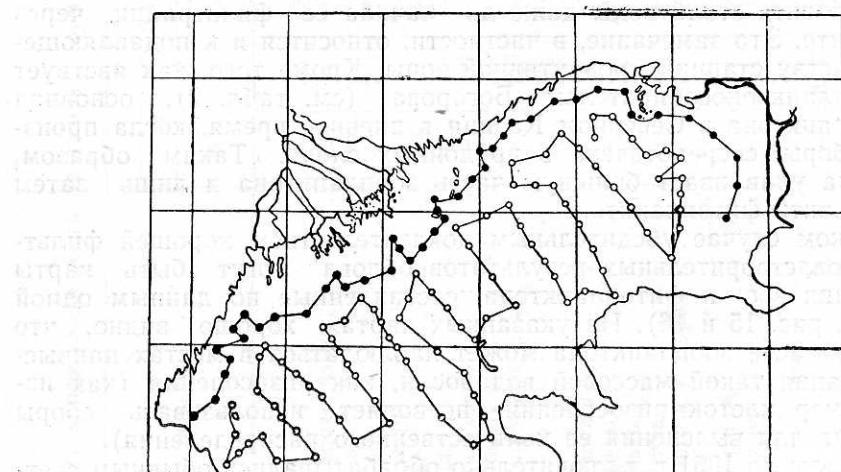


Рис. 1. Схема расположения станций при стандартных съемках в Северном Каспии.
Кружки — станции основного рейса, точки — станции дополнительного рейса.

составлена в основном по схемам съемок 1951—1953 гг. (наиболее полных). В отдельные рейсы допускались отклонения от этой схемы главным образом за счет уменьшения числа станций на границе Среднего Каспия с Северным и в восточной половине этой части водоема.

Ниже приведено общее число проб зоопланктона, собранных по Северному Каспию и использованных в работе.

Год	Число проб
1938	228
1939	145
1940	309
1942	212
1943	187
1946	110
1947	291
1948	177
1949	309
1951	513
1953	184
Всего . . .	
	2665

ОСНОВНЫЕ КОМПЛЕКСЫ ЗООПЛАНКТОНА СЕВЕРНОГО КАСПИЯ

Наиболее полный список видов зоопланктона Северного Каспия приводится в работе Н. Л. Чугунова [17]. Изменения, которые должны быть произведены в списке, незначительны. В нашу задачу не входит характеристика систематического и фаунистического состава северокаспийского планктона. Поэтому ограничимся замечанием, что нами встречены, кроме приводимых Н. Л. Чугуновым форм, какая-то инфузория типа *Infranstylum* (только в колониях, часто до 200 особей), *Tokophryia* sp? и *Didinium nasutum*.

Ф. Д. Мордухай-Болтовской [12] принимает для Азовского моря следующие границы солевых зон: олигогалинная — от 0,5—1 до 2—3%, нижнемезогалинная (нижнесолоноватая) — от 2—3 до 7—8% и верхнемезогалинная (верхнесолоноватая) — от 7—8 до 14—15%. Эти зоны установлены для донного населения. Для населения толщи воды Ф. Д. Мордухай-Болтовской считает, что граница между последними двумя зонами проходит около 10,5—11%.

Как можно видеть из табл. 3 и 4, в Северном Каспии многие пресноводные формы не встречаются при солености выше 1% и зону от 0 до 1% следует обозначить как пресноводную. Ряд пресноводных форм проникает до 5—6% и зона с соленостями от 1 до 5—6% может быть названа олигогалинной. При солености 8—10% начинают встречаться среднекаспийские стеногалинные формы, что позволяет наметить границу между нижнемезогалинной и верхнемезогалинной зонами. Как видно, наши границы солевых зон для Северного Каспия сходны с таковыми Мордухай-Болтовского, выделенными для Азовского моря, несмотря на различия в солевом составе обоих водоемов.

Зоопланктон Северного Каспия отличается значительной эвригалинностью большинства составляющих его форм. Целый ряд видов встречается как в пресной воде, так и в воде среднекаспийской солености (13%), образуя эвригалинный комплекс (по Чугунову — виды «безразличные к солености»). Из этого комплекса следует выделить формы, которые встречались при очень высокой солености в заливах Мертвый Култук и Кайдак (по Бенингу).

К таковым относятся веслоногие *Calanipeda aquae dulcis*, *Mesocyclops leuckartii* (по Бенингу, 1937), из кладоцер — *Evdne camptonyx*, из коловраток — мелкая *Synchaeta* sp. (*neapolitana*?), *Keratella* (-*Anuraea*) *aculeata* v. *tropica* и *Brachionus plicatilis* (-*Br. mülleri*).

Таблица 3

Отношение к солености массовых форм планктонных коловраток в Северном Каспии
(тире означает, что данные формы встречаются относительно редко, крестик—встречаются часто)

Таблица 4

Отношение к солености массовых форм планктонных ракообразных в Северном Каспии
(условные обозначения те же, что и в табл. 3)

Виды	Встречается при солености в %																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>Calanipeda aquae dulcis</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Eurytemora grimmii</i> , <i>E. affinis</i> et <i>E. velox</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Limnocalanus grimaldii</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Heteropeope caspia</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Cyclops</i> sp. sp.	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Halicyclops</i> sp.	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Daphnia longispina</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Moina rectirostris</i> et <i>M. micrura</i> *	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Bosmina longirostris</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Scapholeberis mucronata</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Chydorus sphaericus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Pleuroxus</i> sp.	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Alona rectangula</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Rhynchotalona rostrata</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Evadne trigona</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>E. camptonyx</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>E. hircus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>E. angusta</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>E. anonyx</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Polyphebus exiguus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Cercopagis</i> sp. sp.	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X

П р и м е ч а н и е. Графы, в которых величины солености составляют 14—19 %, приведены по материалам 1941 г.

* При солености 8 % встречена только два раза (одна станция в 1947 г. и одна в 1951 г.).

Не встречались в Мертвом Култуке и Кайдаке, но встречались при всех соленостях Северного Каспия (0—13%) следующие формы: *Heterocope caspia*, *Evadne* (-*Podonevadne*) *trigona*, *Evadne* (*Corniger*) *hircus*, *Evadne camptonyx morpha kajdakensis*, *Brachionus plicatilis* f. *rotundiformis*, *Brachionus capsuliflorus* (-*Bt. backeri*), *Keratella cochlearis*, *Synchaeta stylata*, *Synchaeta vorax* и *Schizocerca diversicornis*.

Среди остальных видов четко выделяются две группы стеногалинных организмов: большой комплекс пресноводных и небольшой среднекаспийских стеногалинных форм.

В первый входят: *Daphnia longispina*, *Scapholeberis mucronata*, *Pleuroxus* sp., *Brachionus rubens*, *Brachionus forficula* (встречается при солености до 2%), *Lecane* (*Cathypna*) *luna*, *Distyla gissensis*, *Monostyla bulla*, *Notommatia* sp., *Conochilus volvox* и *C. unicornis* (встречается при солености до 2%), *Pompholyx explanata*, *Testudinella* (-*Pterodina*) *patina* и ряд других редких форм (большинство их отмечалось Чугуновым, весьма тщательно обследовавшим придельтовое пространство).

В комплекс среднекаспийских стеногалинных форм входят: *Euryte-mora grimmi*, *Limnocalanus grimaldii* (встречаемость этого вида только в водах среднекаспийского происхождения, по-видимому, обусловливается температурными условиями, а не соленостью непосредственно), *Evadne anopuh*, *Evadne angustia*, *Polyphemus exiguius*. Последний вид особенно характерен для среднекаспийских вод, даже если встречается единичными экземплярами.

Олигогалинная и нижнесолоноватая зоны заселяются не только формами эвригалинного комплекса, дающими вспышки обычно во второй из вышеуказанных зон, но и эвригалинными выходцами как из пресных вод, так и из Среднего Каспия. Форм, характерных исключительно лишь для этих зон, в планктоне Северного Каспия нет.

Из пресноводных видов встречаются в олигогалинной зоне, но, как правило, не проникают в следующую *Diaphanosoma brachyurum* (хотя в небольших количествах встречается и при солености до 7%), *Moina rectirostris*, *M. micrura*, *Bosmina longirostris*, *Rhynchotalona rostrata*, *Trichotria* (-*Dinocharis*) *intermedia*, *Tr. tetractis*, *Notholca acuminata*, *N. striata*, *Euchlanis dilatata*, *Mytilina mucronata* и *Ploesoma truncatum*.

В нижнесолоноватой зоне из пресноводных форм встречаются *Alona rectangularis*, *Brachionus pala* (Br. *calyciflorus*), *Brachionus urceolaris*, *Brachionus angularis*, *Asplanchna priodonta* (ошибочно отнесенная Чугуновым к узкопресноводным формам), *Polyarthra trigla*, *Rattulus caspicus*, *Pedalia oxyure* и *Filinia longiseta*.

Верхнесолоноватую зону заселяют как эвригалинные, так и стеногалинные формы Среднего Каспия.

Следует несколько остановиться на каспийских коловратках из рода *Synchaeta*. Н. Л. Чугунов отмечает среди каспийских синхет ряд видов, среди которых наиболее распространены в Северном Каспии *Synchaeta vorax*, *S. stylata* и мелкая форма, предположительно определенная как *S. neapolitana*. А. Л. Бенинг [1] в работах по планктону Мертвого Култука и по зимнему планктону Среднего Каспия, как и А. П. Кусморская, отмечает только *Synchaeta vorax* и мелкую форму. Однако, по материалам Каспийского института, *Synchaeta stylata* в Северном Каспии значительно преобладает и по численности, и по частоте встречаемости над *S. vorax*. При обработке фиксированного формалином материала обеих синхет легко спутать из-за деформации их при фиксации. При просмотре в 1953 г. живого материала непосредственно в море оказалось, что *Synchaeta vorax* резко доминирует в планктоне Северного Каспия над *Synchaeta stylata* ранней весной (в

апреле), когда *S. stylata* встречается только в придельтовом опресненном пространстве. Летом же *S. stylata* встречается всюду в Северном Каспии, тогда как *S. vorax* в это время малочисленнее и ее находили лишь на границе со Средним Каспием. Эту смену мы склонны были объяснить сезонными изменениями солености, однако точно такую же картину описывает Скориков (1909 г.) для Ладожского озера, где *S. vorax* преобладала в планктоне зимой, а *S. stylata* — летом. Очевидно, причина заключается в смене температурного режима.

Мелкая форма синхеты предположительно определялась Чугуновым, Бенингом и Кусморской, как *S. neapolitana*. В фиксированном виде эта синхета имеет всегда сферическую форму. В живом виде определить ее также весьма трудно из-за очень большой скорости ее движения. По грушевидной форме тела она ближе к *S. toporus*, но имеет заметную, хотя и очень небольшую, ногу. Последняя, по нашим наблюдениям, служит для прикрепления яйца. К плавающим предметам эта синхета никогда не прикрепляется. Возможно, что это и новая форма, но для точного установления этого требуется более тщательное исследование.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЗООПЛАНКТОНА СЕВЕРНОГО КАСПИЯ

Как сезонные изменения количественного развития отдельных видов северокаспийского зоопланктона, так и их размещение по акватории Северного Каспия определяются двумя основными факторами: изменением температуры и изменением величины речного стока (в основном волжского).

Амплитуда сезонных колебаний температуры воды в Северном Каспии весьма велика, что объясняется географическим положением моря и мелководностью его северной части. Летом, в июле—августе, температура воды иногда доходит до 35° и выше, тогда как в зимний период Северный Каспий покрыт льдом. Судя по материалам ледовой экспедиции 1942 г., правда, обследовавшей весьма незначительную часть Северного Каспия, зимняя биомасса планктона в несколько раз ниже летней.

Влияние изменений в величине волжского стока весьма многообразно: оно осуществляется через изменение жидкого стока, количества поступающих биогенных элементов, количества поступающих органических веществ, через изменение скорости и направления течений и т. д.

При анализе сезонных изменений гидрологического режима следует различать таковые для западной и восточной половин Северного Каспия. В восточной половине Северного Каспия, отгороженной от западной мелководным порогом, имеется неустойчивое и крайне слабое постоянное кольцевое течение, значительно перекрываемое ветровыми течениями (Михалевский, 1931). На распределении планктона в восточной половине Северного Каспия оказывает влияние сток пресных вод (р. Урала и восточных рукавов волжской дельты) и подток соленых вод (южнее и севернее о-ва Кулалы).

Гидрология западной половины складывается из непосредственного взаимодействия среднекаспийского кольцевого течения и стока из основных рукавов дельты р. Волги. Соединяясь и перемешиваясь между собой, волжские и каспийские воды отклоняются на запад и вдоль западного берега уходят в Средний Каспий.

Во время особенно сильных паводков (1947 г.) струи пресной воды почти достигали границ западной половины Северного Каспия (в восточной ее части — о-ва Мантышлак, а в западной вообще уходили в Средний Каспий). В восточной половине Северного Каспия паводковые воды иногда почти достигали о-ва Бузачи в виде опресненного

поверхностного течения. Наоборот, в меженный период, особенно ранней весной после распаления льда, среднекаспийские воды подступают к самой авандельте, достигая, как правило, района Чистой банки.

При анализе факторов, определяющих сезонную динамику видов, не всегда удается выяснить, который из них является ведущим, ибо снижение температур в общем совпадает во времени с сильным осолонением, а повышение — с опреснением Северного Каспия. Зарегулирование р. Волги должно до известной степени упростить картину.

Наиболее полные данные по сезонной динамике зоопланктона Северного Каспия относятся к 1951 г. (рис. 2). Как видно из графика, наименее подвержена сезонным изменениям биомасса *Sopereoda*, тогда

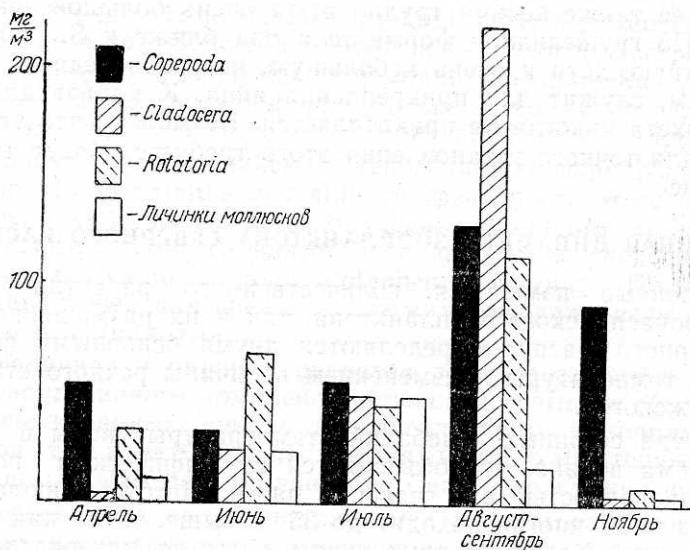


Рис. 2. Сезонная динамика основных групп зоопланктона Северного Каспия (по данным 1951 г.).

как *Rotatoria* и особенно *Cladocera* дают резкую вспышку в летний период, особенно к концу такового. Личинки моллюсков так же присутствуют в планктоне в летний период. Сезонную динамику отдельных видов мы приводим в табл. 6 для ракообразных и в табл. 5 для коловраток.

Как видно из таблиц, средняя биомасса веслоногих раков складывается в основном за счет эвригалинных и среднекаспийских видов (кроме некоторых пресноводных циклопов и эвритемор). Исчезновением с акватории Северного Каспия именно среднекаспийских *Eugytemora grimmi* и *Limnocalanus grimaldii* и объясняется снижение биомассы веслоногих в июне 1951 г. (по сравнению с апрелем). Напротив, характерные для Северного Каспия *Calanipeda aquae dulcis*, *Heterosore caspia* и *Halicyclops* sp. обнаруживают повышение биомассы. Биомасса *Cladocera* возрастает чрезвычайно резко. По существу ранней весной и поздней осенью из форм пресноводного происхождения встречаются лишь придонные формы *Chydorus sphaericus* и *Alona rectangularis*, а из форм каспийского происхождения — *Evadne trigona* и *Evadne camptonyx*. Летнее повышение биомассы кладоцер происходит в основном за счет олигогалинных форм пресноводного происхождения (это главным образом *Moina rectirostris* и *Diaphanosoma brachiyum*, дающие на отдельных станциях биомассу выше $1 \text{ g}/\text{m}^3$). Биомасса коловраток также довольно резко увеличивается к концу вегетационного периода. Среди последних особенно высокую биомассу дает *Asplanchna priodonta* (почти до $1 \text{ g}/\text{m}^3$).

Таблица 5

Сезонная динамика биомассы планктонных коловраток в Северном Каспии в 1951 г. (в мг/м³)

Организмы	Апрель		Июнь		Июль		Август—сентябрь		Ноябрь	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
<i>Brachionus calyciflorus</i> (-Br. pala)	0,26	0,006	0,07	29,78	0,42	6,10	48,11	9,15	0,06	0,02
<i>Br. urceolaris</i>	0,02	—	0,12	0,01	—	—	0,03	—	—	—
<i>Br. capsuliflorus</i> (-Br. bakeri)	—	—	0,14	3,73	0,01	2,95	0,12	1,07	—	—
<i>Br. angularis</i>	—	—	0,02	0,01	0,17	0,50	0,46	0,007	—	—
<i>Br. plicatilis</i> (-Br. mülleri)	—	—	0,03	0,08	0,008	2,75	—	0,59	—	—
<i>Br. rubens</i>	—	—	—	—	0,01	—	—	0,001	—	—
<i>Br. forficula</i>	—	—	—	—	0,001	—	0,03	—	—	—
<i>Schizocerca diversicornis</i>	—	—	0,01	0,04	1,67	7,77	4,12	0,42	0,01	0,01
<i>Trichotria</i> (- <i>Dinocharis</i>) <i>intermedia</i>	—	0,0005	0,01	0,09	—	0,004	0,06	—	—	—
<i>Keratella cochlearis</i>	—	—	0,01	0,006	0,03	0,006	—	0,002	0,10	—
<i>K. aculeata</i> v. <i>tropica</i>	0,04	—	1,00	1,18	2,66	27,56	9,92	6,01	0,07	0,01
<i>Notholca acuminata</i>	0,37	0,002	—	—	—	—	0,003	—	—	—
<i>N. striata</i>	0,04	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Euchlanis dilatata</i>	—	0,001	0,06	0,03	0,39	0,01	0,93	0,68	0,003	—
<i>Mytilina mucronata</i>	—	—	—	—	0,14	0,27	0,35	—	—	—
<i>Lecane</i> (- <i>Cathypne</i>) <i>luna</i>	—	—	—	—	0,002	—	0,005	—	—	—
<i>Distyla gissensis</i>	—	0,0005	1,23	0,002	0,03	—	—	—	—	—
<i>Monostyla bulla</i>	0,01	—	0,003	—	0,004	—	0,009	—	—	—
<i>Notommatia</i> sp.	—	—	0,005	—	—	—	—	—	—	—
<i>Asplanchna priodonta</i>	49,36	12,68	2,61	76,09	13,25	82,70	93,19	142,21	1,13	0,23
<i>Synchaeta stylata</i> et <i>S. vorax</i>	0,86	0,29	2,77	7,87	1,62	6,12	2,20	10,66	0,22	0,45
<i>Synchaeta neapolitana</i> sp?	0,63	0,62	0,25	0,18	0,04	0,33	0,84	7,59	1,51	5,29
<i>Polyarthra trigla</i>	0,003	—	0,05	0,12	0,10	0,20	0,35	0,24	0,03	0,001
<i>Ploesoma truncatum</i>	—	—	1,15	6,25	1,58	3,65	6,45	3,90	—	0,03
<i>Rattulus caspicus</i>	—	0,007	0,005	0,01	0,001	0,004	0,03	0,04	—	0,001
<i>Conochilus</i> sp.	—	—	—	—	—	—	0,19	0,53	0,003	—
<i>Pompholyx explanata</i>	0,007	—	0,001	—	0,002	—	—	—	—	—
<i>Pedalia oxyure</i>	—	—	0,01	—	0,08	0,01	0,91	0,03	—	—
<i>Filinia longiseta</i>	0,007	—	0,04	0,08	0,10	0,13	0,26	0,21	0,002	0,01
<i>Testudinella</i> (- <i>Pterodina</i>) <i>patina</i>	—	—	0,02	—	0,01	—	0,002	—	—	—
<i>Metopidia</i> sp.	—	—	—	—	—	—	0,001	—	—	—

Примечание. I—прибрежная зона (средняя биомасса для станций прибрежного рейса).

II—открытая зона (средняя биомасса для станций в открытой части Северного Каспия).

Таблица 6

Сезонная динамика биомассы планкtonных ракообразных Северного Каспия в 1951 г. (в $\text{мг}/\text{м}^3$)

Организмы	Апрель		Июнь		Июль		Август—сентябрь		Ноябрь	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
<i>Calanipeda aquae dulcis</i>	0,40	3,90	5,17	17,10	9,29	14,17	3,45	19,54	14,57	6,59
<i>Eurytemora grimmi, E. affinis et E. velox</i>	—	11,83	—	—	—	—	1,63	—	—	—
<i>Limnocalanus grimaldii</i>	—	2,43	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Heterocope caspia</i>	0,29	—	0,88	10,81	2,50	8,33	20,08	5,00	0,80	0,98
<i>Cyclops sp. sp.</i>	17,25	0,8	2,41	11,26	10,55	37,77	14,29	72,01	42,82	14,24
<i>Halicyclops sp.</i>	13,97	9,60	14,79	22,21	33,49	37,97	84,63	70,12	35,3	38,19
<i>Daphnia longispina</i>	—	—	—	—	—	0,07	—	—	—	—
<i>Ceriodaphnia sp.</i>	—	—	0,03	—	0,04	—	2,62	—	—	—
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	—	—	—	4,88	3,62	21,04	247,90	31,53	0,17	—
<i>Moina rectirostris</i>	—	—	0,26	2,61	0,28	—	108,93	3,08	—	—
<i>Bosmina longirostris</i>	—	—	1,15	0,72	0,03	0,03	2,79	0,03	—	—
<i>Scapholeberis mucronata</i>	—	—	—	—	—	—	0,31	—	—	—
<i>Chydorus sphaericus</i>	0,41	—	0,25	—	—	—	3,14	—	—	—
<i>Alona rectangularis</i>	—	—	—	—	1,19	0,13	3,29	0,04	0,13	—
<i>Rhynchotalona rostrata</i>	—	—	0,02	—	0,01	—	0,14	—	—	—
<i>Evadne trigona</i>	0,20	0,10	1,66	37,44	10,86	55,71	8,09	17,75	—	—
<i>Evadne camptonyx</i>	—	—	1,02	9,36	1,95	11,21	3,75	12,87	—	0,13
<i>Evadne hircus</i>	—	—	0,06	0,62	0,07	1,32	1,52	0,70	—	—
<i>Polyphemus exiguum</i>	—	—	—	—	—	0,62	0,17	0,93	—	—
<i>Cercopagis sp. sp.</i>	—	—	—	0,96	—	4,10	2,19	5,72	—	—

Примечание. I—прибрежная зона (средняя биомасса для станций прибрежного рейса).
II—глубинная зона (средняя биомасса для станций в открытой части Северного Каспия).

Из рис. 2 видно, что в июле 1951 г. биомасса коловраток снизилась по сравнению с июньской. Происходит это за счет снижения биомассы коловраток рода *Brachionus*, *Synchaeta stylata* и мелкой формы *Synchaeta* sp., т. е. за счет наиболее распространенных в Северном Каспии форм. В июле же снизилась биомасса только *Asplanchna priodonta*.

Если для некоторых более редких форм пресноводных коловраток снижение биомассы в июле может быть объяснено прекращением паводка, т. е. началом некоторого осолонения, то следует отметить, что все

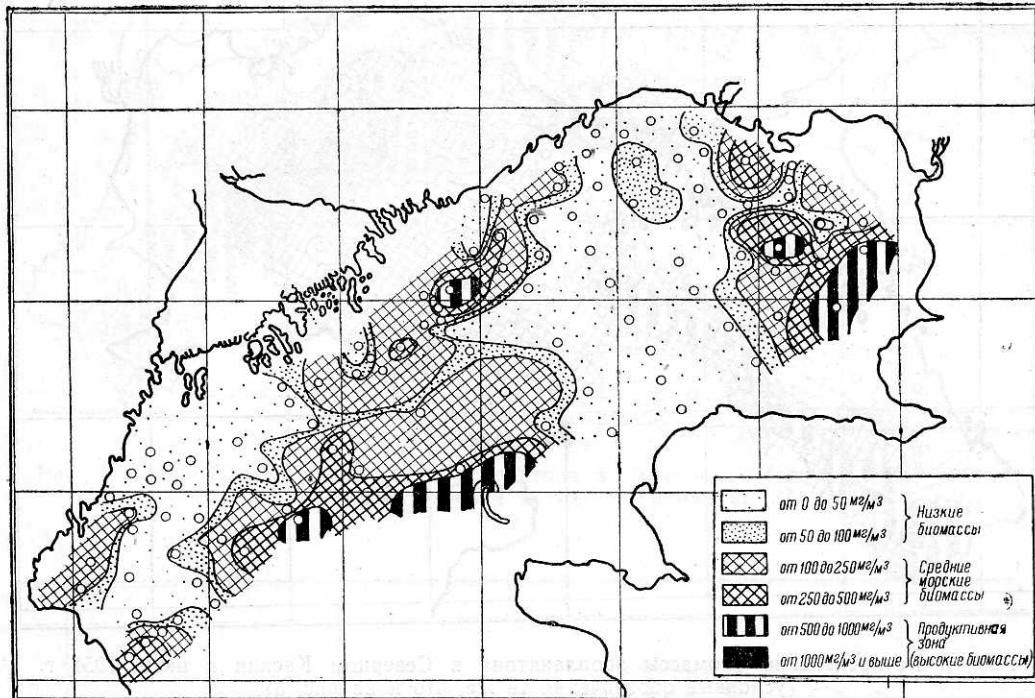


Рис. 3. Распределение биомассы зоопланктона в Северном Каспии в апреле 1951 г.

вышеназванные коловратки весьма эвригалинны. Снижение биомассы следует, по-видимому, связать с выеданием коловраток молодью рыб. Это тем более вероятно, что не снижающая своей биомассы *Asplanchna priodonta*, по данным Каспийского института, мальками рыб потребляется мало.

Рассмотрим теперь, как распределялся планктон по акватории Северного Каспия в 1951 г.

В апреле (рис. 3) сравнительно высокая биомасса зоопланктона наблюдается на границе со Средним Каспием, на востоке волжской авандельты и на мелководьях в восточной половине Северного Каспия. Что касается первого пятна высокой биомассы, то и положение его и виды, за счет которых оно складывается (*Eurytemora grimmi* и *Limnocalanus grimaldii*), говорят о его среднекаспийском происхождении. Два других пятна складываются в основном за счет широко эвригалинных форм, таких, как *Calanipeda aquae dulcis*.

В июне (рис. 4) биомасса возрастает по всей акватории Северного Каспия, кроме предустьевого пространства, где она очень низка. Зона высокой биомассы тянется полосой по границе смешения пресных волжских и среднекаспийских морских вод. Зона эта подразделяется на три более широких участка: западное пятно (всегда самое мощное), цент-

ральное и восточное, которое нередко простирается до восточного края авандельты и даже до Забурунской ямы. В 1951 г. оно, как видно из карты, далеко не прилегает к восточной части дельты р. Волги, что, очевидно, связано с особенностями гидрологического и ветрового режима этого года. В другие годы указанные выше три пятна могут в паводковое время и не соединяться в одну сплошную зону.

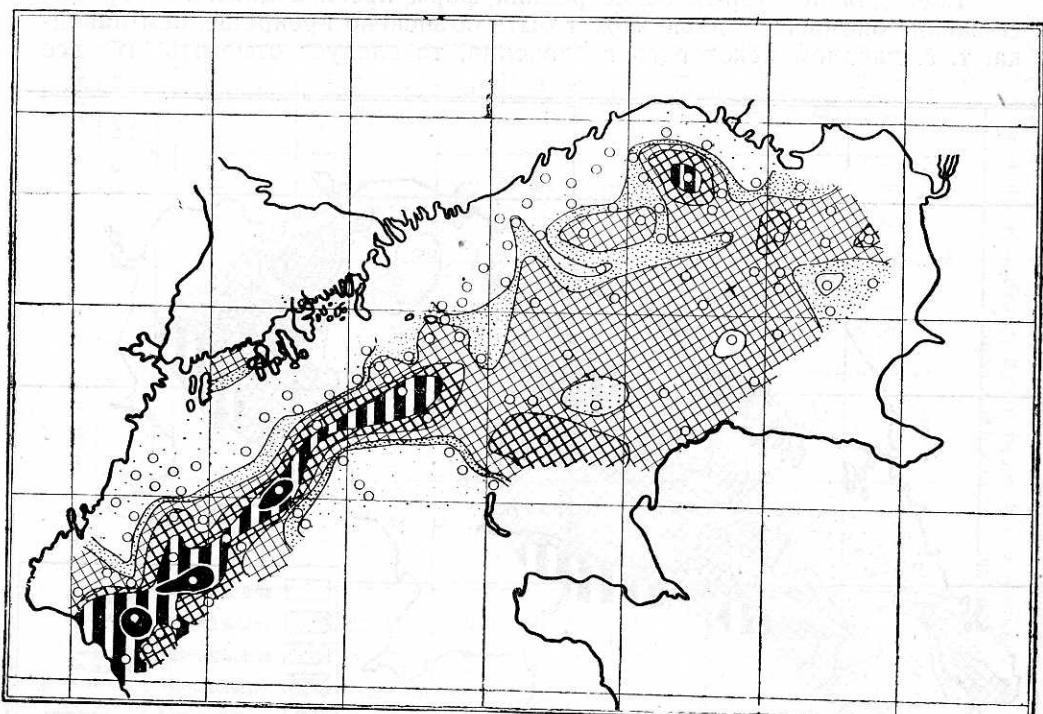


Рис. 4. Распределение биомассы зоопланктона в Северном Каспии в июне 1951 г. (условные обозначения те же, что и на рис. 3).

Северная часть высокопродуктивной зоны складывается за счет олигогалинных, южная — за счет среднекаспийских форм. Средняя часть составляется формами эвригалинного комплекса и мезогалинными видами.

В июле (рис. 5) общая картина распределения планктона сохраняется, но его общая биомасса возрастает. Снижение паводка приводит к уменьшению низкопродуктивной и расширению продуктивной приволжской зоны. Конец вегетационного периода сопровождается снижением стока р. Волги. Низкопродуктивная зона в авандельте р. Волги почти исчезает, тогда как продуктивная зона распространяется на большую акваторию, отдельные пятна сливаются в сплошную зону, а максимальные биомассы на отдельных станциях поднимаются выше 5 $\text{г}/\text{м}^3$ (рис. 6).

Осенний период (рис. 7) характеризуется резким снижением биомассы зоопланктона, особенно кладоцер и коловраток. Более высокая биомасса, впрочем едва достигающая по величине среднюю летнюю биомассу, остается на стыке пресных и морских вод. Это остатки продуктивной зоны.

Таким образом, планктон Северного Каспия испытывает резкие сезонные колебания, возрастаю до очень высоких величин — 1—5 $\text{г}/\text{м}^3$ и более на отдельных участках моря в летнее время и снижаясь к осени до очень низких величин — десятков миллиграммов на 1 м^3 воды.

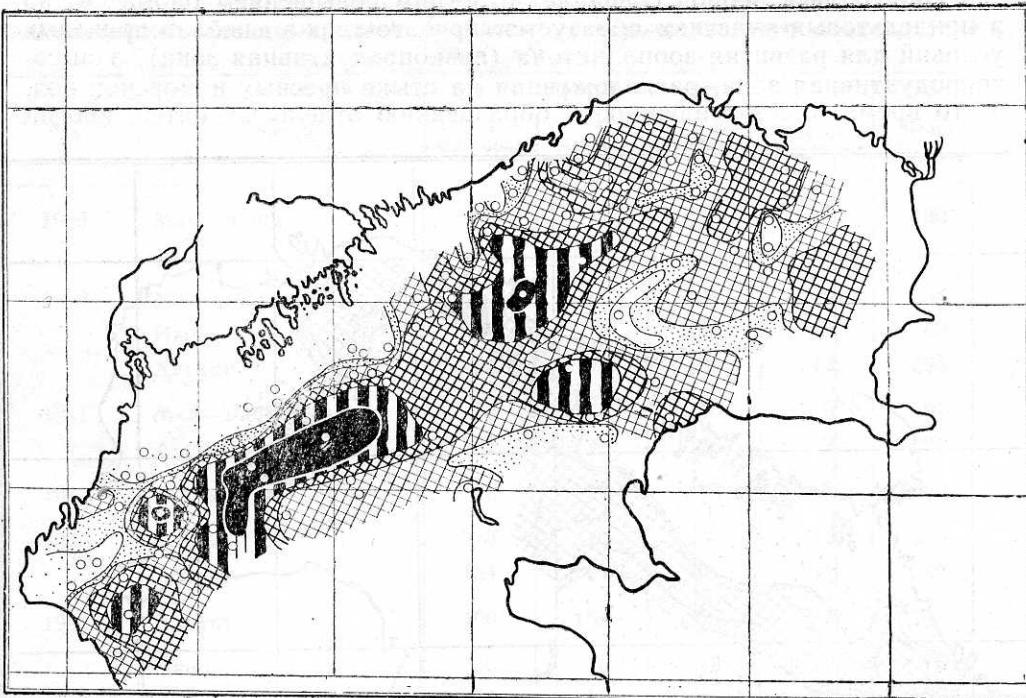


Рис. 5. Распределение биомассы зоопланктона в Северном Каспии в июле 1951 г.
(условные обозначения те же, что и на рис. 3).

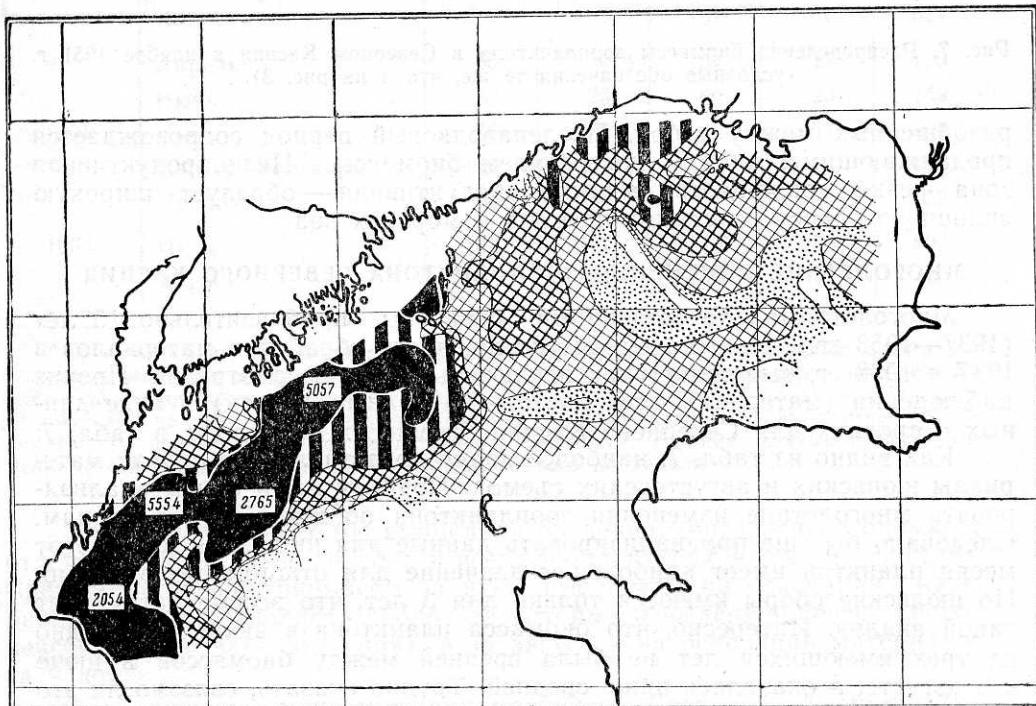


Рис. 6. Распределение биомассы зоопланктона в Северном Каспии в августе и сентябре 1951 г. (условные обозначения те же, что и на рис. 3).

Паводковый период совпадает с летним повышением биомассы, но в придельтовых участках образуется при этом зона неблагоприятных условий для развития зоопланктона (низкопродуктивная зона), а высокопродуктивная зона, расположенная на стыке пресных и морских вод, в это время имеет тенденцию к образованию отдельных пятен, иногда

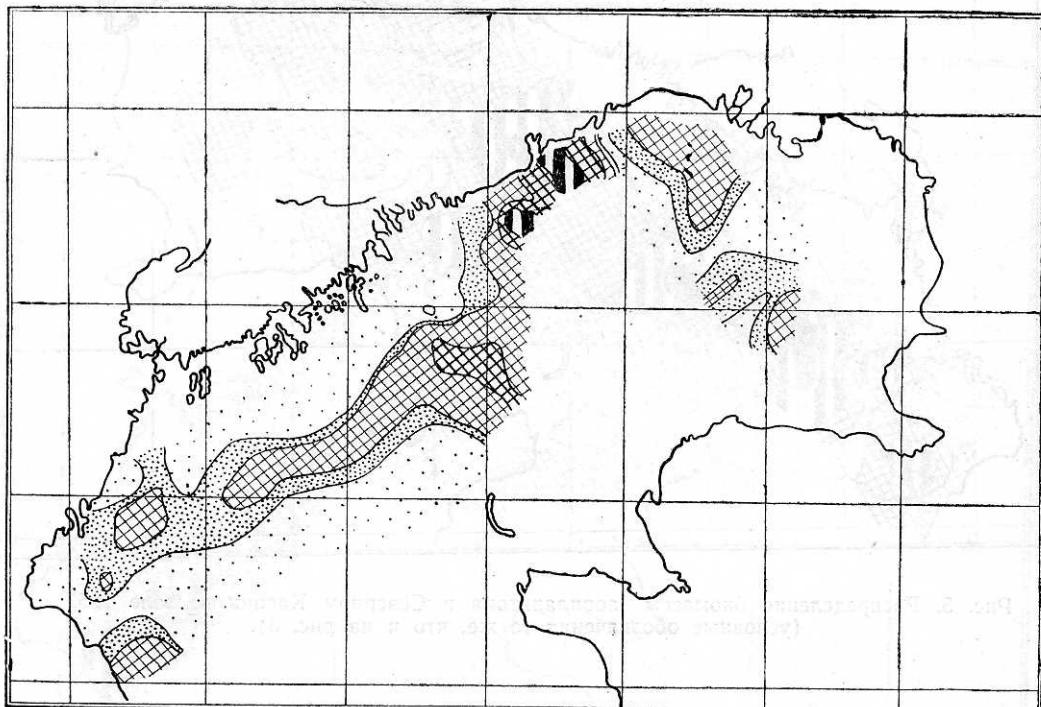


Рис. 7. Распределение биомассы зоопланктона в Северном Каспии в ноябре 1951 г. (условные обозначения те же, что и на рис. 3).

разобщенных между собой. Последний паводковый период сопровождается продолжающимся общим повышением биомассы. Низкопродуктивная зона резко сокращается, а высокопродуктивная — образует широкую сплошную полосу на стыках пресных и морских вод.

МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА СЕВЕРНОГО КАСПИЯ

Многолетними наблюдениями охвачены приблизительно 15 лет (1937—1953 гг.). Недостаточная тщательность обработки материалов в 1937 и 1938 гг. вынуждает нас исключить их из рассмотрения. Прочие наблюдения (материалы всех достаточно полных съемок) в виде данных о средних для Северного Каспия биомассах приведены в табл. 7.

Как видно из табл. 7, наиболее полно представлены в сборах материалы июньских и августовских съемок. Поэтому мы и будем анализировать многолетние изменения зоопланктона по этим двум периодам. Следовало бы еще проанализировать данные для июля, так как в этот месяц планктон имеет наибольшее значение для откорма молоди рыб. Но июльские сборы имеются только для 3 лет, что весьма затрудняет такой анализ. Интересно, что биомасса планктона в июле ни за одно из трех имеющихся лет не была средней между биомассой в июне и в августе, а оказалась ниже средней. Трудно сказать, связано ли это явление с влиянием гидрологических условий или с выеданием планктона молодью рыб. Однако анализ изменения биомассы отдельных видов в 1951 г., кажется, подтверждает второе предположение.

Таблица 7

Многолетние изменения средней биомассы* северокаспийского зоопланктона
(в мг/м³)

Год	Месяц	Группы зоопланктона				Всего
		Copepoda	Cladocera	Rotatoria	Личинки моллюсков	
1939	Май—июнь	90	11	18	11	130
	Август	289	304	374	4	971
1940	Май—июнь	167	17	71	9	264
	Июль	9	13	44	3	69
	Август	88	55	139	13	295
1941	Май—июнь	76	5	10	6	97
	Август	91	31	176	9	307
1942	Июнь	26	52	83	8	169
1943	Июнь	278	10	58	12	358
	Август	154	21	101	4	280
1946	Август	100	101	53	27	281
	Июнь	30	10	22	12	74
1947	Август	59	11	35	27	132
	Октябрь	124	1	9	0,2	134
1948	Июнь	37	12	31	4	84
1949	Июнь	128	33	93	47	301
	Август	246	156	161	61	624
1951	Апрель	55	0,4	34	11	100
	Июнь	32	25	69	23	149
	Июль	56	51	46	51	204
1953	Август—сентябрь	130	222	115	16	483
	Ноябрь	94	0,2	5	0,4	99
1953	Июнь	184	311	114	85	694
	Август	183	98	79	40	400

* В таблицу включены данные, не вызывающие сомнения. Неточные цифры исключены (например, данные за август 1945 г., когда был проведен лишь прибрежный рейс). Некоторое несоответствие с цифрами, приведенными в работе Н. И. Винецкой [3] вытекает из того обстоятельства, что мы подсчитывали средние только по совпадающим или сходным по расположению станциям; станции, взятые лишь в отдельные годы, исключались. Н. И. Винецкая этого не делала.

По данным табл. 7 мы вычислили среднюю многолетнюю биомассу отдельных групп зоопланктона и всего зоопланктона в целом (табл. 8). Среднемноголетние биомассы за июнь высчитаны на основании материалов за 6 лет (полнота сборов за которые и выдержанность сроков рейсов не вызывает сомнения), а за август — на основании материалов за 9 лет.

Связь условий существования планктона Северного Каспия [17] с волжским стоком была установлена еще Н. Л. Чугуновым и совершенно очевидна. Л. А. Зенкевич [5], подчеркивая значение выноса р. Волгой

биогенных элементов для распределения планктона в Северном Каспии, называл скопления фитопланктона в продуктивной зоне «фитопланктонным фильтром», улавливающим биогенный сток р. Волги. П. И. Усачев [16] показывает, что при со-
поставлении наблюдений за

4 года (1936, 1938, 1940 и 1941) количественное развитие фитопланктона летом (в августе) было тем обильнее, чем более высокий паводок отмечался на р. Волге.

Таблица 8
Среднемноголетняя биомасса зоопланктона
Северного Каспия (в $\text{мг}/\text{м}^3$)

Организмы	Июнь	Август
Copepoda	90,3	134,0
Cladocera	23,7	100,0
Rotatoria	59,5	130,0
Личинки моллюсков . . .	17,6	18,2
Всего . . .	191,1	382,2

стяняется непосредственное влияние паводковых вод, т. е. акватории приволжских низкопродуктивной и высокопродуктивной зон. Но так как границы этих зон испытывают как сезонные, так и многолетние колебания, то необходимо было бы иметь чрезвычайно большое количество станций, чтобы избежать субъективных ошибок. Учитывая, что в вегетационный сезон величина средней биомассы зависит в основном от размеров и величины биомассы низкопродуктивной и продуктивной приволжских зон, а прочие акватории испытывают косвенное влияние паводка, мы сочли возможным проводить сравнение цифр биомассы, средних для всего Северного Каспия.

Из рис. 8 ясно видна довольно четкая обратная корреляция между двумя рядами величин¹. Связь не совсем очевидна для 1939—1941 гг., что может объясняться, во-первых, тем обстоятельством, что сборы планктона в то время проводились сетью менее уловистой, чем сеть, применяемая ныне. Кроме того, в 1939—1941 гг. планктон собирался не в июне, а в период с конца мая до начала июня, что также не могло не отразиться на итоговых цифрах. Связь для остальных лет очевидна. Несмотря на столь существенные методические различия в получении первой и второй половин нашего многолетнего ряда, обработка его биостатистическим методом дает коэффициент корреляции — $0,645 + 0,206$. Как видно, коэффициент корреляции превосходит свою ошибку в 3,13 раза.

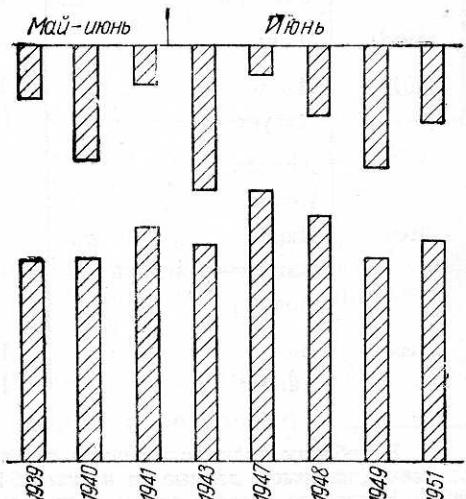


Рис. 8. Зависимость средней биомассы зоопланктона в июне от величины паводка на р. Волге (верхние столбики — биомасса, нижние — сток).

¹ Величина паводков р. Волги приводится по максимальным отметкам от нуля гстраханской рейки по работе Б. Д. Зайкова [4]. Эти отметки опережают данные по планктону в среднем на 2 недели, т. е. на срок, за который паводковые воды могут дойти до продуктивной зоны.

А. Ф. Зиновьев [6] устанавливает, что наибольшая продукция планктона в полоях дельты р. Волги наблюдается в годы со средней высотой паводка. Объясняет он это тем, что в годы с высоким паводком сильные струи воды вымывают из полоев планктон и биогенные вещества. В годы с низким паводком снижение продукции планктона полоев связано, по Зиновьеву, со слабым заливанием полоев паводковыми водами. В Каспийском море вторая причина, естественно, не имеет места. Однако отсутствие в сборах материалов за годы с очень низким паводковым стоком (1945 и 1952 гг.) не дает нам возможности установить, до каких минимальных величин паводка имеет место установленная выше закономерность. Поэтому мы решили сравнить сток р. Волги и среднюю биомассу зоопланктона в августе¹, прекрасно понимая, что в данном случае, помимо тех или иных непосредственных связей количественного развития планктона с меженным стоком, можно ожидать и последствия предшествовавшего весеннего паводка в соответствующие годы.

Как следует из графика (рис. 9), в августе также имеет место обратная корреляция. Рассчитанный коэффициент корреляции превосходит свою ошибку в 7,65 раза. Более высокий коэффициент корреляции, нежели в первом случае (для июньских материалов), несомненно связан с более точными сроками работ в августовских рейсах.

Установление настоящей зависимости, как нам кажется, свидетельствует о том, что влияние ветрового перемешивания и ветровых течений (которые несомненно имеют место и влияют на развитие зоопланктона) перекрывается влиянием стока р. Волги.

Чем же объяснить наличие обратной зависимости? Мы сделали попытку выявить влияние стока р. Волги на развитие отдельных групп зоопланктона (рис. 10 и 11), учитывая, что веслоногие ракчи в основном принадлежат к эвригалинному и среднекаспийскому стеногалинному комплексам, а кладоцеры — к пресноводному, олигогалинному и нижнемезогалинному комплексам. Коловратки имеют своих представителей во всех комплексах, кроме морского стеногалинского. Хотя тенденция к сохранению обратной зависимости от волжского стока у коловраток и отдельных групп ракообразных также имеет место, такой четкой обратной связи, как между величинами стока и суммарными биомассами всего зоопланктона, нет.

Поэтому мы сочли необходимым рассмотреть количественное распределение зоопланктона по акватории Северного Каспия в годы с различной величиной волжского стока². Мы проанализируем в основном июньские данные, как более характерные, ввиду того обстоятельства,

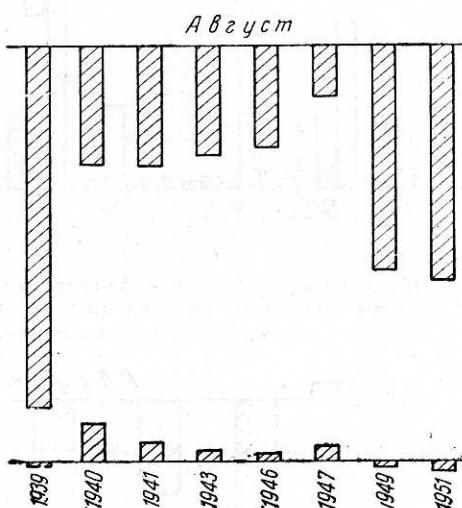


Рис. 9. Зависимость средних биомасс зоопланктона в августе от величины волжского стока (верхние столбики — биомасса, нижние — сток; уровень по астраханской рейке).

¹ Здесь также уровень р. Волги по астраханской рейке приводится за время, на полмесяца опережающее время сбора планктона.

² Нами были изготовлены карты за все годы съемок, приведенных в табл. 7. В настоящей работе (для сокращения ее объема) приводятся только наиболее характерные.

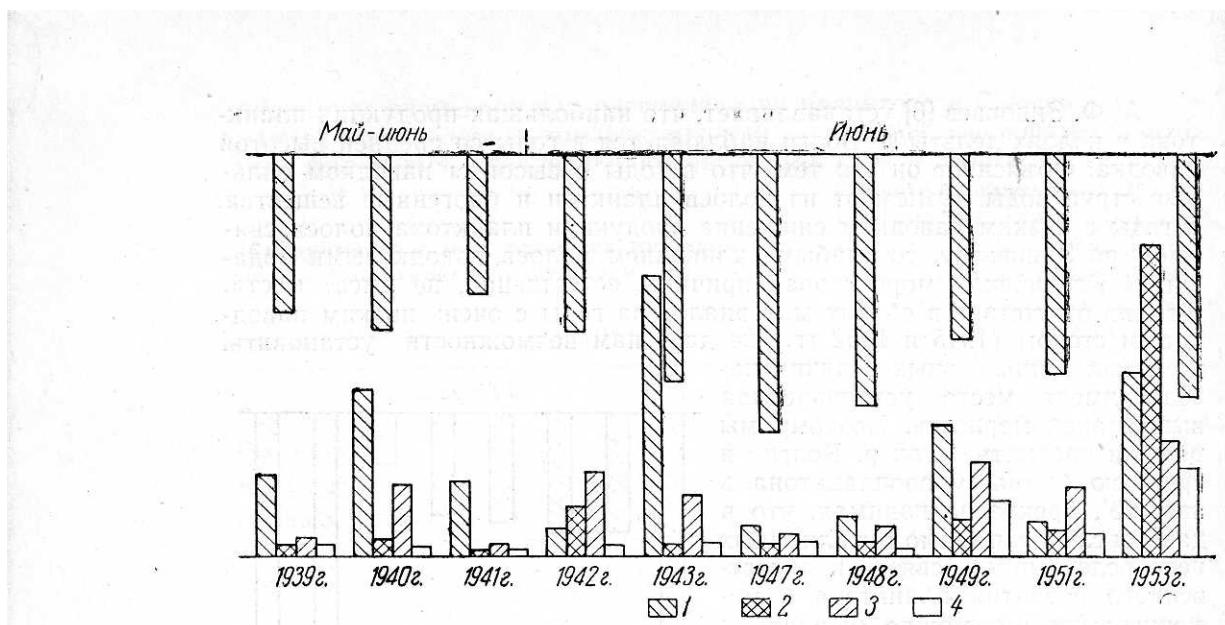


Рис. 10. Зависимость средних биомасс основных групп зоопланктона в июне от величины волжского паводка (нижние столбики — биомасса, верхние — сток):
1—Copepoda; 2—Cladocera; 3—Rotatoria; 4—личинки моллюсков.

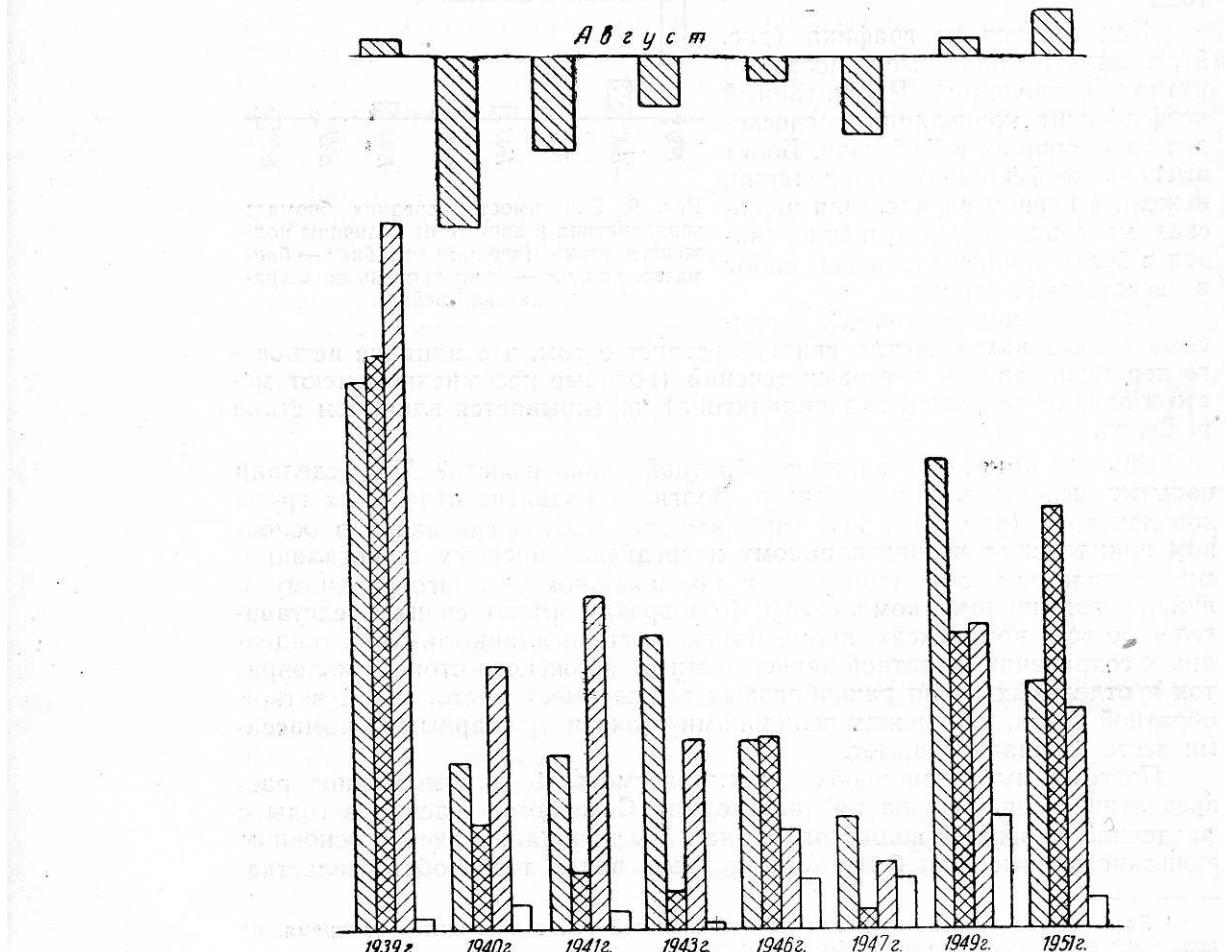


Рис. 11. Зависимость средних биомасс основных групп зоопланктона в августе от величины волжского стока (нижние столбики — биомасса, верхние — сток; условные обозначения те же, что и на рис. 10).

что амплитуда многолетних колебаний высоты паводка значительно превышает амплитуду изменений уровня реки у Астрахани в межень.

Максимальный паводок в те годы, за которые мы имеем материал, наблюдался в 1947 г. Продуктивная зона в июне этого года (рис. 12) отличается чрезвычайно низкой биомассой и разорвана на отдельные небольшие пятна, разобщенные одно от другого. Пятно с высокой биомассой на востоке авандельты р. Волги переместилось далеко в восточ-

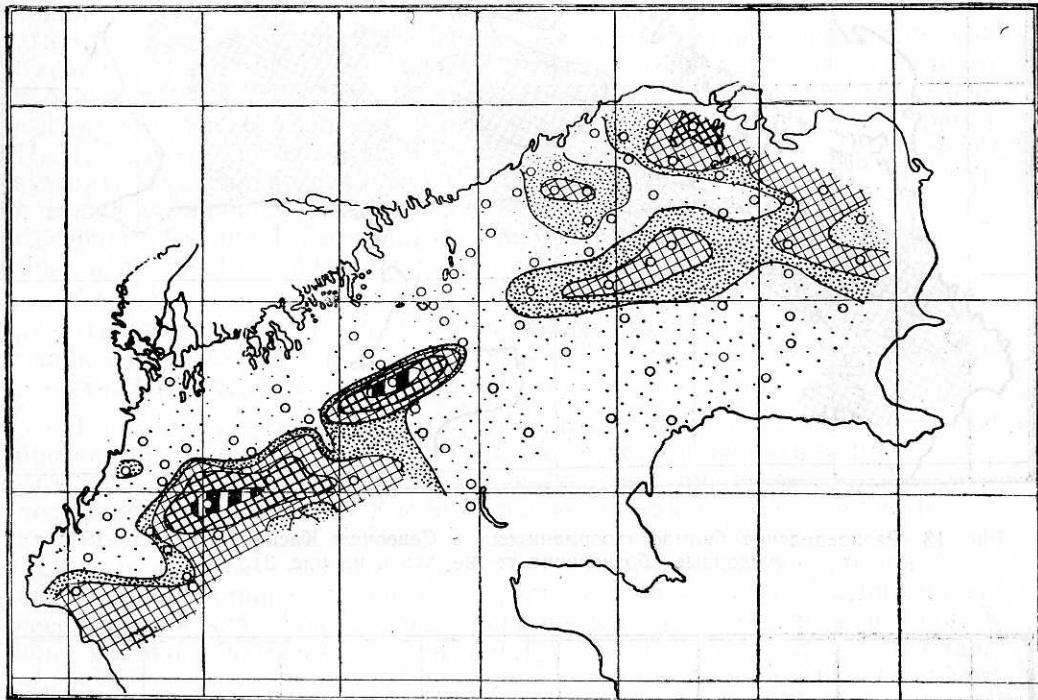


Рис. 12. Распределение биомассы зоопланктона по акватории Северного Каспия в июне 1947 г. (условные обозначения те же, что и на рис. 3).

ную половину Северного Каспия и, свою очередь, разорвано на два пятна (что это часть именно волжской продуктивной зоны, свидетельствует видовой состав планктона этих пятен). Оба пятна высокой биомассы, расположенные в западной половине Северного Каспия, как и первые два, складываются в основном за счет пресноводного олигогалинного и эвригалинного комплексов.

Типичных среднекаспийских форм нет ни на одной из станций съемки. Низкопродуктивная приволжская зона в 1947 г. чрезвычайно широка и занимает более трети западной половины Северного Каспия. Даже в августе этого года (рис. 13) картина распределения зоопланктона очень напоминает паводковую.

Материалов за годы с низким паводком в нашем распоряжении нет. Самый низкий паводок (правда, лишь немного ниже среднего — 263 см астраханской рейки, по Б. Д. Зайкову) из тех лет, за которые мы имеем сборы планктона, наблюдался в 1949 г. Зоопланктон в июне этого года (рис. 14) весьма богат. Приволжская продуктивная зона располагается широкой сплошной полосой, а максимальная биомасса зоопланктона достигает на некоторых станциях почти $4 \text{ г}/\text{м}^3$. Наоборот, приволжская низкопродуктивная зона сравнительно узка и даже не везде обнаруживается при существующей сетке станций.

П. И. Усачев показал, что при сравнении материалов за 1936, 1938, 1940 и 1941 гг. наиболее богатыми по фитопланктону оказываются годы

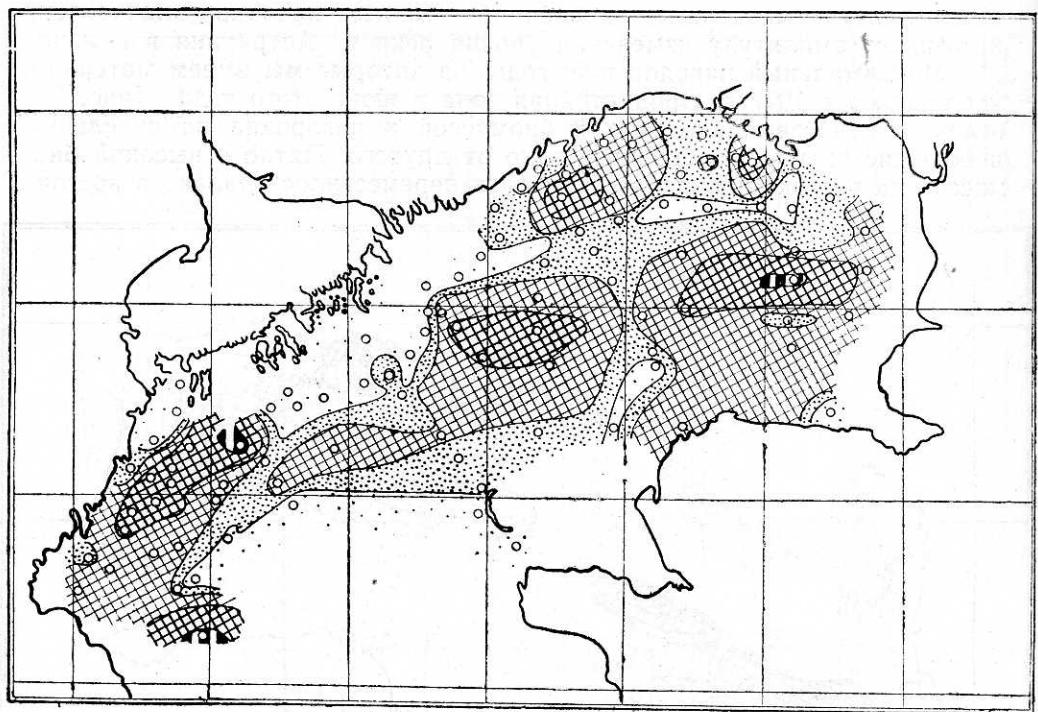


Рис. 13. Распределение биомасс зоопланктона в Северном Каспии в августе 1947 г.
(условные обозначения те же, что и на рис. 3).

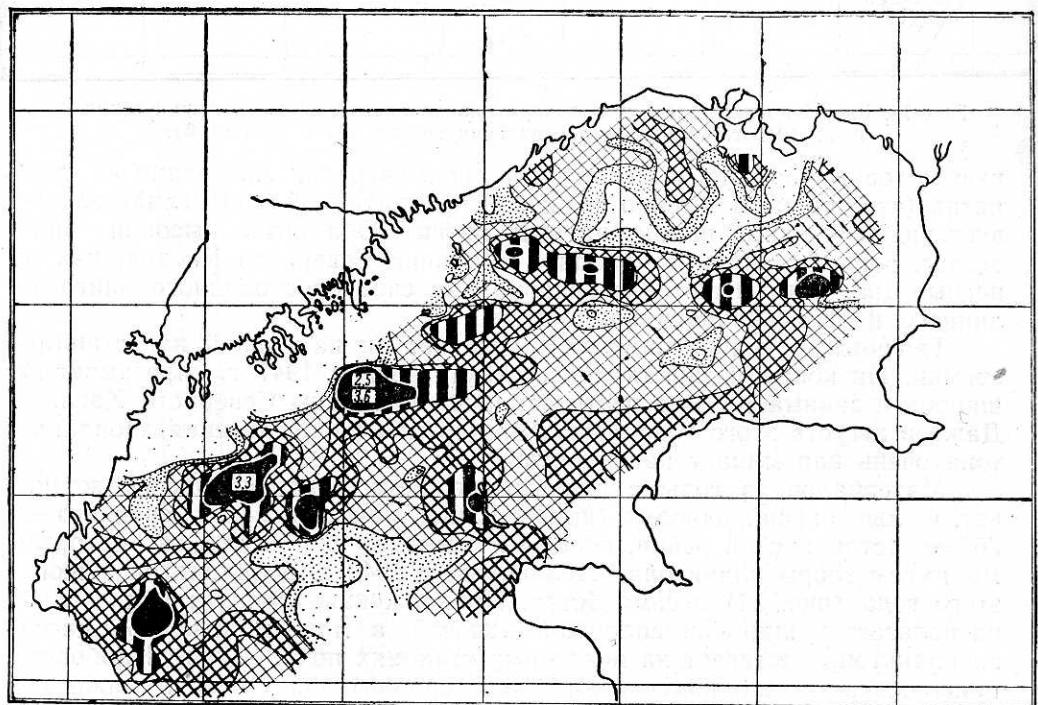


Рис. 14. Распределение биомасс зоопланктона в Северном Каспии в июне 1949 г.
(условные обозначения те же, что и на рис. 3).

с большим стоком р. Волги, т. е. он пришел к выводам, прямо противоположным нашим в отношении зоопланктона. Обратное соотношение между обилием фитопланктона и зоопланктона, вытекающее из сравнения материалов П. И. Усачева и наших, может быть объяснено, во-первых, значительной ролью в питании зоопланктона дегрита (вернее, разлагающей его микрофлоры), выносимого р. Волгой из дельты и авандельты, во-вторых, низким коэффициентом использования фитопланктона зоопланктоном продуктивной зоны в годы с высокими паводками. В случае справедливости второго предположения в маловодные годы следует ожидать усиленного выноса фитопланктона в Средний Каспий и значительного увеличения зоопланктона вдоль его западного побережья. Действительно, в этом районе часто наблюдаются очень высокие биомассы зоопланктона. Наконец, со времени начала работ П. И. Усачева уровень Каспийского моря упал более чем на 1 м, в результате чего сильно сократилась площадь и объем Северного Каспия, а также увеличился вынос растворенных и взвешенных веществ из Северного Каспия в Средний, что не могло не отразиться в какой-то мере и на общих закономерностях развития планктона.

Сопоставление распределения планктона в 1947 и 1949 гг. позволяет говорить о прямом влиянии жидкого стока р. Волги на развитие планктона. Высокие паводки нарушают сложившуюся систему течений и вызывают разрывы продуктивной зоны на отдельные пятна.

Кроме того, изменения волжского стока влекут изменения в выносе биогенных элементов и органических веществ. Приволжская продуктивная зона имеет два источника пищевых веществ: выносы р. Волги и поступления из Среднего Каспия (точнее из района Мангишлака). Вынос пищевых веществ р. Волгой оказывается на обилии планктона далеко от волжской дельты. Вместе с основным направлением волжских вод вдоль западного побережья Северного и Среднего Каспия на юг северокаспийская продуктивная зона обычно без разрыва переходит в зону высокой биомассы в Среднем Каспии. В 1953 г. мы наблюдали высокую биомассу зоопланктона вдоль западного побережья Среднего Каспия (рис. 15). На ряде станций биомасса достигала 5—9 г/м³. Высокую биомассу планктона в этом районе можно проследить и на картах Усачева и Яшнова. Что высокая биомасса зоопланктона вдоль западного побережья Среднего Каспия должна быть явлением обычным, наблюдающимся из года в год, можно судить по чрезвычайно высокому темпу роста в этом районе планктоноядных рыб — анчоусовидной и большеглазой килек.

Совершенно не исследован вопрос о том, сколько круговоротов успевают проделать поступающие из р. Волги биогенные элементы по пути в Средний Каспий. Мы думаем, что не более чем часть одного круговорота. Действительно, с продвижением от дельты к морю наблюдается один пик максимального развития фитопланктона (П. И. Усачев). Морской фитопланктон отмирает в продуктивной зоне. Органические остатки даже на границе со Средним Каспием очень часто настолько мало разлагаются, что можно определить их происхождение. Таким образом, повышение поступления волжских вод в море и ускорение стока опресненных вод на юг должны снижать процент использования биогенов и увеличивать их вынос в Средний Каспий. С другой стороны, волжские воды оттесняют среднекаспийские к югу и увеличение волжского стока должно отрицательным образом оказываться на приносе пищевых веществ из Среднего Каспия в Северный. Что такой источник пищевых веществ существует и имеет немалое значение для северокаспийского планктона, свидетельствуют следующие соображения.

Сравнительно низкая биомасса к югу от центральной и восточной частей приволжской продуктивной зоны не может быть следствием

расхода биогенов фитопланктоном зоны, так как течения здесь направлены не от зоны в море, а из Среднего Каспия к району зоны. Средне-каспийское кольцевое течение доставляет в Северный Каспий биогенные элементы и органическое вещество. Поступление биогенов было отмечено Н. И. Винецкой (1956). Поступление оформленного органического вещества может быть прослежено на распространении ризосолении и

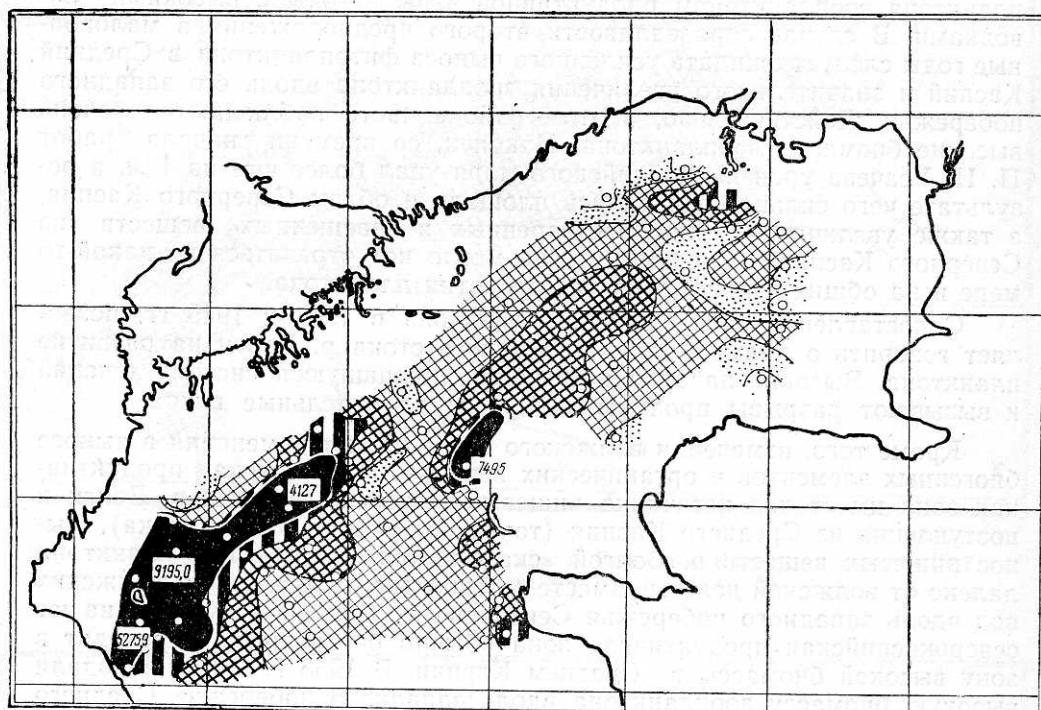


Рис. 15. Распределение биомассы зоопланктона в Северном Каспии в июне 1953 г.

обрывков зостеры. В 1953 г. можно было видеть на поверхности воды огромные сплавины стеблей зостеры, которые, по нашим наблюдениям, заносились в Северный Каспий от южного побережья п-ова Мангышлак и с мелководий к востоку от о-ва Кулалы. В 1953 г. мы наблюдали также глубокое проникновение в Северный Каспий ризосолении (рис. 16). На границе морских и солоноватых вод мы встречали массу сломанных клеток ризосоления. По-видимому, ризосоления, которая благодаря размерам и твердому панцирю вряд ли может в живом виде быть пищей какого-либо планктера, при попадании в опресненные участки начинает погибать и разрушаться, после чего протоплазма разрушенных клеток или развивающиеся за ее счет бактерии используются гетеротрофными организмами.

Обрывки зостеры, вначале зеленые, по мере продвижения на северо-запад темнеют и опускаются на дно, превращаясь в катышки из коротких обрывков, склеенных детритом.

По-видимому, разложение зостеры происходит в две фазы, аналогичные тем, которые Ц. И. Иоффе [7] наблюдала при разложении зеленых удобрений в прудах. Первая фаза — разложение «мягких частей» (плазмы клеток, пектина и т. п.) — в основном происходит у плавающей зостеры, вторая фаза — разложение целлюлозы стенок клеток — происходит в основном уже на дне. Обе фазы разложения зостеры связа-

ны с развитием бактерий, но первая фаза, вероятно, имеет гораздо большее значение для питания зоопланктона.

Надо полагать, что в круговороте органического вещества в Северном Каспии зостера имеет большее значение, чем ризосоления. Так в 1953 г., когда в восточную половину Северного Каспия в значительных количествах проникала ризосоления, а зостера совершенно не попада-

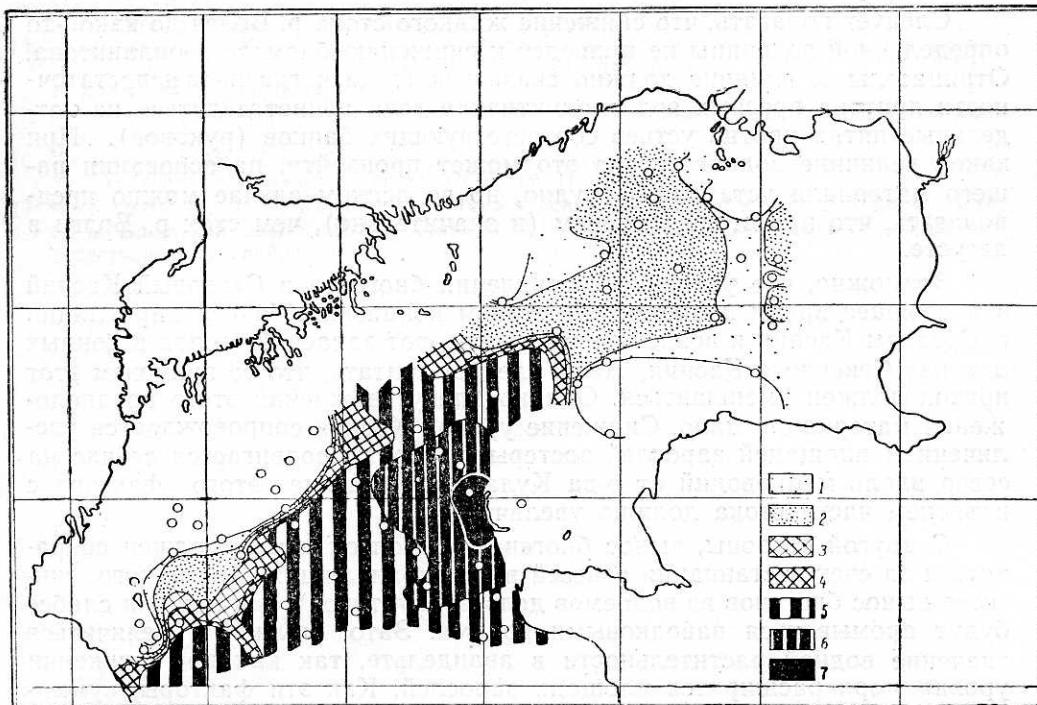


Рис. 16. Количественное распределение водоросли *Rhizosolenia* в Северном Каспии в 1953 г. по сетным сборам (клеток в 1 м³):

1 — 1 + 1000; 2 — 1000 + 25 · 10³; 3 — 25 · 10³ + 100 · 10³; 4 — 100 · 10³ + 1 · 10⁶; 5 — 1 · 10⁶ + 10 · 10⁶; 6 — 10 · 10⁶ + 50 · 10⁶; 7 — выше 50 · 10⁶.

ла, биомасса зоопланктона в этой части моря была очень низкой. В июне 1953 г. к востоку от линии о-в Кулалы—Забурунье биомасса ризосолении и зостеры составила всего 163,2 мг/м³, а к западу от этой линии — 1071 мг/м³. С другой стороны, в августе 1952 г. в восточной половине Северного Каспия было много сплавин зостеры и планктон был значительно богаче, чем в июне 1953 г. (к сожалению, цифровых данных для 1952 г. мы не имеем). Интересно, что в те годы и сезоны, когда около п-ова Бузачи встречаются среднекаспийские формы (*Eugytemora grimmii* и *Polyphemus exiguis*), биомасса зоопланктона в южной части восточной половины Северного Каспия заметно возрастает.

ВЫВОДЫ

1. Между величиной стока р. Волги и средней биомассой зоопланктона в Северном Каспии существует обратная корреляция. Этот вывод справедлив для всех наблюденных нами величин стока.

2. Повышение стока р. Волги приводит к увеличению низкопродуктивной приволжской зоны, к уменьшению площади и разрыву на отдельные пятна продуктивной зоны, к уменьшению использования зоопланктоном фитопланктона и детрита на акватории Северного Каспия, к от-

теснению среднекаспийских вод к югу и, как следствие этого, к уменьшению поступления биогенов, фитопланктона и остатков макрофитов из Среднего Каспия в Северный.

3. При снижении стока р. Волги пятна продуктивной зоны сливаются в сплошную широкую полосу с повышенными биомасами. Использование биогенов как волжского, так и среднекаспийского происхождения увеличивается.

Следует полагать, что снижение жидкого стока р. Волги до какой-то определенной величины не приведет к снижению биомассы зоопланктона. Отрицательное влияние должно сказаться тогда, когда из-за недостаточности притока пресных вод продуктивная зона начнет делиться на отдельные пятна против устьев соответствующих банков (рукавов). При какой величине водного стока это может произойти, на основании нашего материала установить трудно, но во всяком случае можно предполагать, что при стоке меньшем (и значительно), чем сток р. Волги в августе.

Возможно, что усиление поступлений биогенов в Северный Каспий в настоящее время является следствием понижения базиса циркуляции в Среднем Каспии и вовлечения в круговорот запаса биогенов в донных осадках Северного Каспия. Тогда следует считать, что со временем этот приток должен уменьшиться. Однако для утверждения этого предположения материалов мало. Снижение уровня Каспия сопровождается увеличением площадей зарослей зостеры, которая продвигается сейчас на север вдоль мелководий от о-ва Кулалы. Значение этого фактора с изъятием части стока должно увеличиться.

С другой стороны, вынос биогенов р. Волгой также должен сократиться за счет отстаивания взвесей в водохранилищах. Кроме того, снизится вынос биогенов из водоемов дельты (култуков), так как они слабее будут промываться паводковыми водами. Зато должно увеличиться значение водной растительности в авандельте, так как при снижении уровня моря расширяются площади зарослей. Как эти факторы, суммируясь, могут влиять на развитие зоопланктона количественно, учесть на основании современных знаний трудно. Во всяком случае, в первое время снижения стока можно ожидать некоторое увеличение биомассы зоопланктона, некоторое увеличение числа представителей соловноватоводного комплекса и уменьшение количества пресноводных форм.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Бенинг А. О., О планктоне заливов Комсомолец (Мертвый Култук) и Кайдак, Труды комиссии по комплексному изучению Каспийского моря, вып. 1, ч. 1, 1937.
2. Бродский К. А. и Баскалов Г. А., Ускоренный счетный метод обработки зоопланктона, Труды Всесоюзного гидробиологического общества, т. III, АН СССР, 1951.
3. Винецкая Н. И., О годовых и сезонных колебаниях фосфора и кремния в Северном Каспии, Труды Каспийского филиала ВНИРО, т. XI, изд. газета «Волга», 1950.
4. Зайков Б. Д., Высокие половодья и паводки на реках СССР за историческое время, Гидрометиздат, 1954.
5. Зенкевич Л. А., Фауна и биологическая продуктивность моря, т. II, «Советская наука», 1947.
6. Зиновьев А. Ф., Планктон полоев и ильменей дельты реки Волги и его кормовое значение для молоди промысловых рыб, Труды Волго-Каспийской научной рыбохозяйственной станции, т. IX, вып. 1, Астрахань, 1947.
7. Иоффе Ц. И., Влияние органических удобрений на развитие кормовой базы в водоеме, Вестник Ленинградского университета, № 8 (конференция по воспроизведству рыбных запасов), 1954.
8. Кусмурская А. П., Зоопланктон Северного Каспия, Диссертация, 1936.
9. Леднев В. А., Изменения гидрологического режима Азовского, Аральского и Каспийского морей при уменьшении стока рек, «Метеорология и гидрология», вып. 4, 1955.

10. Мантейфель Б. П., Краткая характеристика основных закономерностей в изменении планктона Баренцева моря, Труды ПИНРО, вып. 1, Сборник работ по изучению сельди Баренцева моря), Пищепромиздат, 1938.
11. Михалевский А. И., Схема течений Каспийского моря, Записи по гидрографии, вып. 66, 1931.
12. Мордухай-Болтовской Ф. Д., Влияние гидротехнической реконструкции Дона на биологию Азовского моря, Труды Всесоюзного гидробиологического общества, т. I, 1953.
13. Остроумов А. А., Поездка на Каспий, Труды Общества естествоиспытателей, Казанский университет, т. XXXIX, вып. 6, 1905.
14. Рылов В. М., Об отрицательном значении минерального сестона в питании некоторых планктических Entomostraca в условиях речного течения, ДАН СССР, т. XXIX, № 7, Зоология, 1940.
15. Скориков А. С., Зоологические исследования ладожской воды как питьевой, 1909.
16. Усачев П. И., Количественное колебание фитопланктона в Северном Каспии, Труды Института океанологии АН СССР, т. II, 1948.
17. Чугунов Н. Л., К изучению планктона северной части Каспийского моря, Работы Волжской биологической станции, VI, № 3, изд. Саратовского общества естествоиспытателей, 1921.