

УДК 591.524.11 (262.81)

Еще раз к вопросу о глубоководной донной фауне Каспия

М.Г. Карпинский*

*Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО),
Россия 107140, Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17¹*

Received 3.09.2010, received in revised form 10.09.2010, accepted 17.09.2010

Рассматриваются причины резкого сокращения биомассы, численности и видового разнообразия бентоса Каспия на глубине 60-100 м и отсутствия специфической глубоководной фауны. Высказывается предположение, что причина этого в воздействии комплекса факторов: нестабильного кислородного режима в глубоководных котловинах, несколько худших, чем на шельфе, трофических условий и формирования донной фауны под интенсивным воздействием выедания осетровых. В результате выедания все время освобождается пространство для поселения новой молодежи, и потому резко снижается и даже исчезает внутривидовая конкуренция за территорию, в отсутствии которой у видов нет стимулов к освоению новых площадей, в связи с чем не происходило формирование глубоководных видов.

Ключевые слова: Каспий, бентос, вертикальное распределение, глубоководная фауна, выедание осетровыми.

Введение

Примерно 37,9 % площади Каспия занимают глубины более 100 м, 31,2 % – более 200 м. Если же брать лишь морскую часть, Средний и Южный Каспий, в которых и расположены две глубоководные котловины, то глубины более 100 м составляют 49,8 %, а более 200 – 41,1 %, причем для Среднего Каспия эти значения будут 45,6 и 32,6 %, а для Южного – 53,7 и 48,9 % соответственно (рис. 1; Николаева, 1986). Однако центральная, глубоководная часть Каспия заселена значительно хуже, чем прибрежная с глубинами менее 100 м.

Распределение фитопланктона по акватории Каспия в целом равномерно: количество и

биомасса одноклеточных планктонных водорослей в 1 м³ поверхностного слоя примерно одинаково и в прибрежье, и над каспийскими котловинами (Ардабьева и др., 1985). Согласно картам распределения зоопланктона, в 1 м³ поверхностного слоя биомасса значительно увеличивалась в прибрежной, мелководной части, тогда как под 1 м² увеличение наблюдалось в центральной части моря. Происходит это оттого, что хотя в прибрежной части концентрация зоопланктона выше, в центральной части резко возрастает объем обловленного столба воды. Основная биомасса зоопланктона концентрируется на глубинах до 150-200 м, однако многие виды соверша-

* Corresponding author E-mail address: karpinsky@vniro.ru

¹ © Siberian Federal University. All rights reserved

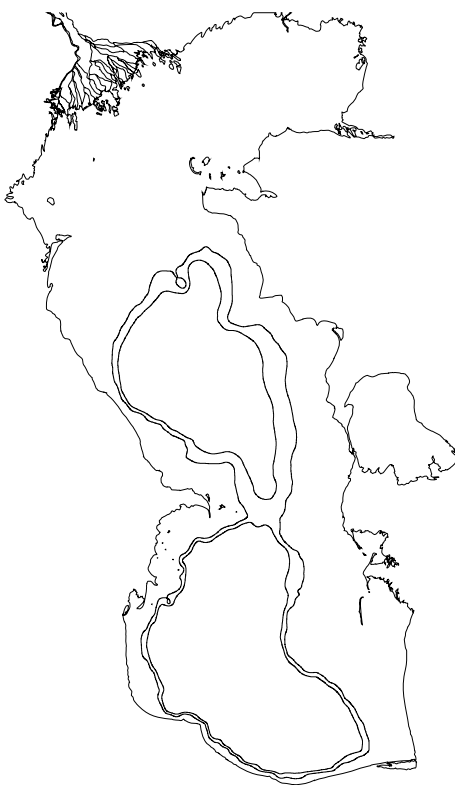


Рис. 1. Батиметрическая карта Каспия. Изображены изобаты 100 и 200 м

ют вертикальные миграции, опускаясь днем на глубины до 400–600 м (Кузьмичева и др., 1985). Сходное вертикальное распределение имеют питающиеся зоопланктоном пелагические рыбы. В целом, такое вертикальное распределение типично для большинства морей. Однако вертикальное распределение бентоса в Каспии заметно отличается.

Вертикальное распределение бентоса

Уже при первых исследованиях бентоса глубоководной части Каспия, в работах О.А. Гримма (1877) и Н.М. Книповича (1906, 1921), было отмечено его необычное вертикальное распределение, заключающееся в резком уменьшении биомассы, численности и видового разнообразия донной фауны на глубине около 60–100 м. При последующем более подробном изучении распределения всего

бентоса, после съемок 1935 и 1956 гг., охвативших все глубины (рис. 2), было выяснено, что в различных частях Каспия глубина границы резкого снижения биомассы может изменяться, однако в целом это явление сохраняется неизменным, количество бентосных организмов в глубоководных котловинах минимально (Зенкевич, 1963; Романова, Осадчих, 1965). Поскольку эти, как и все последующие, съемки проводились в первую очередь как рыбохозяйственные исследования, все дальнейшие бентосные съемки Каспия, направленные на изучения динамики происходящих изменений, проходили до глубины 200 м.

Явление столь резкого снижения биомассы, численности и видового состава с глубиной, необычное для большинства морей, вызывало естественный интерес. Наиболее простое и достаточно логичное его объяснение было дано Л.А. Зенкевичем

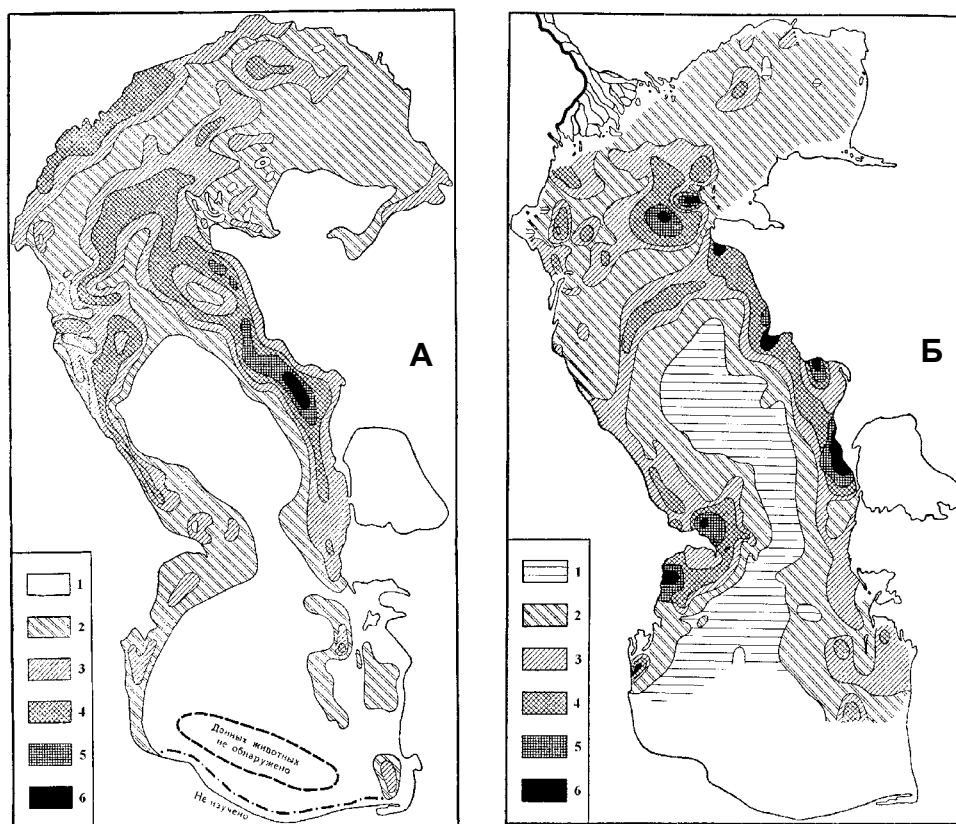


Рис. 2. Распределение биомассы бентоса (г/м²), по данным съемок 1935 (А: Зенкевич, 1963) и 1956 гг. (Б: Романова, Осадчих, 1965): 1 – менее 1; 2 – 1-30; 3 – 30-100; 4 – 100-500; 5 – 500-1000; 6 – более 1000

(1963), связавшим, скорее всего по аналогии с Черным морем, распределение организмов с распределением кислорода (рис. 3). Вместе с тем, в экспедициях последующих лет были получены новые материалы, и некоторые из них вошли в противоречие с этой гипотезой. С другой стороны, накопление материалов по количественному распределению бентоса, а также рыб, планктона, особенностям гидрологического и гидрохимического режимов моря позволило создать более полное представление о процессах, происходящих в Каспии. Все это заставило пересмотреть прежнее предположение, вновь вернуться к обсуждению этой проблемы и дать более подробное и детальное объяснение этому явлению, что и послужило причиной написания этой статьи.

Распределение бентоса в 1986-1987 гг.

В августе, октябре 1986 и феврале 1987 гг. в Среднем и Южном Каспии были проведены три бентосные съемки до глубины 200 м (Карпинский, 2002), анализ материалов которых, вместе с литературными данными, послужил основой для этой статьи.

Распределение биомассы бентоса (рис. 4) определялось в первую очередь двустворчатыми моллюсками, и различалась у разных берегов Каспия. Вдоль западного побережья Среднего Каспия наибольшую биомассу образовывали отдельные пятна митилиастера (*Mytilaster lineatus* (Gmelin)), расположенные неравномерно на небольшой глубине, поэтому на глубинах до 30 м, в районе сильного течения у Избербаша и Дербента, наблюда-

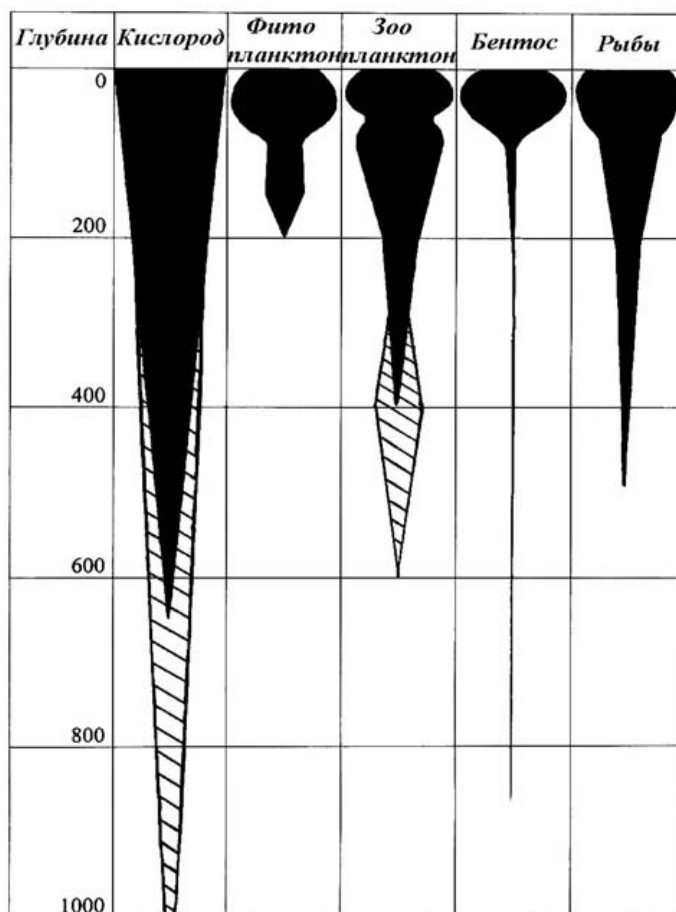


Рис. 3. Схема вертикального распределения в Каспии кислорода, фито- и зоопланктона, бентоса и рыб (по: Зенкевич, 1963, с дополнениями). Заштриховано: в графе «Кислород» содержание в период низкого уровня моря; в графе «Зоопланктон» – вертикальные миграции

лись повышения биомассы до 1000-1200 г/м², а на Аграханском мелководье и у Махачкалы абра (*Abra ovata* (Philippi)) и полихета нерейс (*Nereis (Neanthes) diversicolor* O.F. Müller) создавали биомассу до 300 г/м², тогда как на других станциях в этом диапазоне глубин она составляла в среднем 50-60 г/м², редко превышая 100 г/м² и понижаясь на прибрежных (с глубиной до 10 м) станциях. На глубинах более 30 м биомасса снижалась, составляя в среднем 30-60 г/м², хотя колебания возможны от 2 до 400 г/м²; глубже 60 м редко превышала 10-12 г/м², а после 100 м – 5-10 г/м². У восточного берега на отдельных станциях мелководья, благодаря митилястеру, био-

масса составляла 2000-2500 г/м², хотя на соседних станциях с такими же глубинами она могла не превышать 100-200 г/м². Глубже 15 м митилястер замещался дрейссеной (*Dreissena rostriformis* (Andr.)) и автохтонными кардидами (*Didacna*, *Hypanis*), биомасса распределена равномерней, совершая колебания в пределах 300-800 г/м² и не образуя очень высоких значений. На глубинах более 60 м происходило снижение биомассы сначала до 10-15 г/м², а после 100 м – до 3-6 г/м². В Южном Каспии на глубинах до 15 м биомасса не превышала 30-40 г/м², хотя на мелководье севернее устья Куры существует стабильное пятно митилястера с биомассой более 2000 г/м². На глуби-

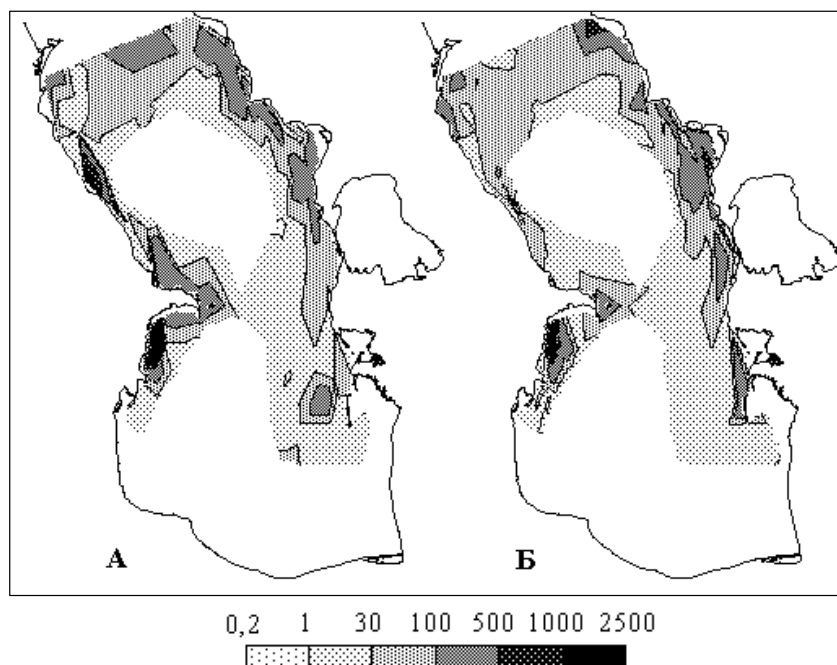


Рис. 4. Распределение общей биомассы бентоса в Среднем и Южном Каспии в октябре 1986 (А) и феврале 1987 (Б) гг., г/м²

нах 15-30 м биомасса повышалась за счет абыри и нерейса до 80-250 г/м², но затем на глубине 30-60 м вновь снижалась до 30-80 г/м² и до 1-6 г/м² глубже 60 м. На глубинах 150-200 м практически по всему Каспию биомасса бентоса колебалась в пределах от 0,7 до 2 г/м², однако на отдельных станциях возрастала до 10 г/м² за счет единичных, крупных особей изоподы *Mesidotea entomon* (G.O. Sars).

В распределении численности бентоса таких перепадов, как в распределении биомассы, не наблюдалось, но и здесь зафиксировано снижение количественных показателей с глубиной, хотя и не столь яркое. Максимальная численность, в 20000-40000 экз/м², определялась большим количеством мелких (с массой 0,1-1 мг) ракообразных, представленных в основном молодью, у восточного берега Среднего Каспия на глубине 25-35 м. У западного берега на глубинах 25-50 м численность составляла 5000-15000 экз/м², тогда как на 50-100 м снижалась до 3000-5000 экз/м², а

на 10-15 м даже до 1000-2000 экз/м². В Южном Каспии на мелководье численность бентоса составляла 1000-2000 экз/м², повышаясь до 2000-5000 экз/м² на 25-50 м, а затем понижаясь вновь до 1000-2000 экз/м² на 50-100 м. Глубже 100 м численность бентоса всюду изменялась в пределах 300-2000 экз/м².

У восточного берега Среднего Каспия были найдены практически все бентосные виды, тогда как у западного берега Среднего и в Южном Каспии наблюдалось небольшое снижение их количества. Тем не менее, вертикальная структура распределения числа видов всюду примерно одинакова. Наибольшее видовое разнообразие встречалось на глубинах 15-30 м. На мелководье преобладали немногочисленные стенобатные виды, нижняя граница распространения которых 15-25 м. Глубже, до 50-100-200 м, идет группа эврибатных видов, многие представители которой обитают и на самых малых глубинах, тогда как верхняя граница других не поднимается

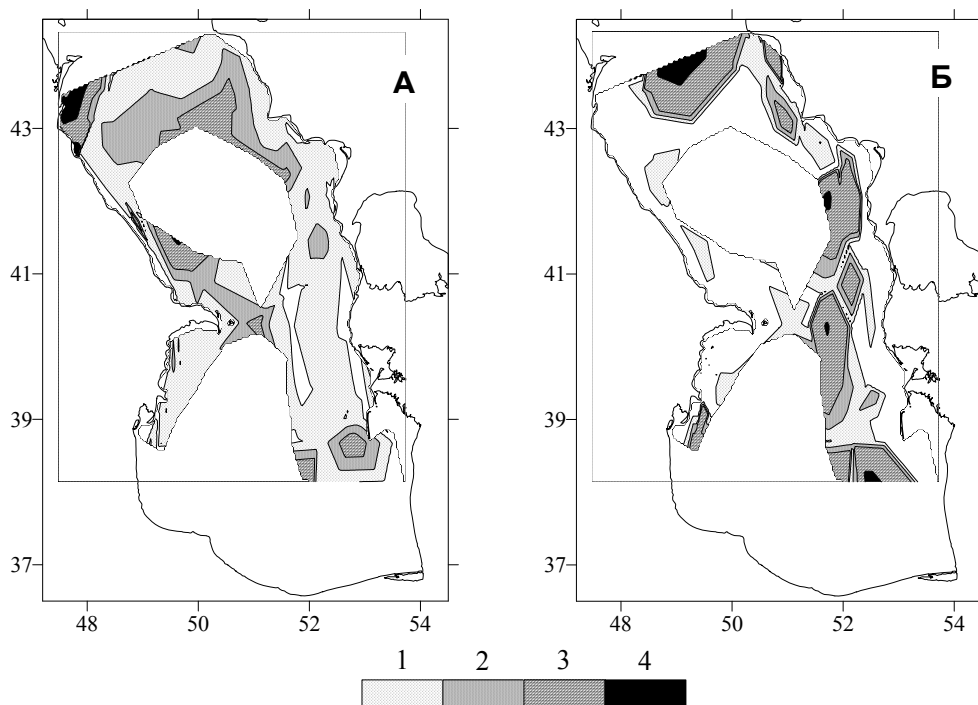


Рис. 5. Распределение биомассы (г/м^2) олигохет (А): 1 – менее 1; 2 – 1-2; 3 – 2-5; 4 – 5-15 и хирономид (Б): 1 – менее 0,05; 2 – 0,05-0,1; 3 – 0,1-0,5; 4 – 0,5-1. Точки – станции

выше 25-30 м. Многие из них способны опускаться до 400-800 м, однако многочисленны только на глубинах 25-70 м, в некоторых случаях до 100 м, и только этот диапазон глубин можно считать основой их ареалов, поскольку глубже численность, частота встречаемости и плотность поселений падает столь резко, что эту часть ареала можно квалифицировать как зону выселения. Наконец, стенобатные виды арктического происхождения приурочены к холодным водам и обитают на глубинах от 30 до 200 м, образуя скопления на 50-150 м. Только олигохеты и хирономиды (рис. 5), виды пресноводного происхождения, встречались практически равномерно, с некоторым увеличением численности и биомассы с глубиной, от самых верхних горизонтов до 200 м и более, а при исчезновении прочих видов становились основными представителями бентоса, что происходило на глубинах, превышающих 100 м. Из всех известных видов

лишь один, *Didacna profundicola* Logv. et Star., обитающий на глубинах 75-409 м (Атлас ..., 1968), можно отнести к специфической глубоководной фауне Каспия.

В связи с этим остается непонятным, чем руководствовался А.Г. Тарасов, говоря о большом видовом разнообразии населения глубоководных впадин (1996 б) и выделяя Средне- и Южнокаспийскую псевдоабиссальную зоогеографические провинции (1997), причем делая это на основании тех же материалов, по которым ранее были сделаны противоположные заключения (Зенкевич, 1963), добавив к ним лишь данные восьми глубоководных станций, на которых был найден один живой организм (Тарасов, 1996 а).

Таким образом, наблюдения 1986-1886 гг. полностью подтвердили первоначальные заключения, зафиксировав при этом и несколько интересных особенностей. Так, виды пресноводного происхождения, олигохеты и

хириноиды, реагируют на увеличение глубины слабее, чем морского происхождения, и значительно лучше осваивают большие глубины. Обитающий на больших глубинах вид *D. profundicola* квалифицируется как специфический глубоководный. И, наконец, наблюдение, казалось бы, не имеющее непосредственной связи к обсуждаемой проблеме: единственным организмом, найденным в восьми пробах с глубин 400-800 м в Южном Каспии, оказался средиземноморский всееленец, *N. diversicolor* (Тарасов, 1996 а).

Факторы, влияющие на бентос

Так чем же кроме снижения концентрации кислорода можно объяснить подобное распределение и почему в фауне Каспия смог сформироваться лишь один глубоководный вид?

Действительно, из-за особенностей геоморфологического строения и циркуляции вод содержание кислорода в котловинах Среднего и особенно Южного Каспия ниже, чем в верхних слоях. В котловину Среднего Каспия воды, насыщенные кислородом, поступают в зимнее время в результате плотностного стока холодных вод из северных районов моря, а Южного – в период зимнего вертикального перемешивания, когда осолоненные за счет интенсивного испарения воды охлаждаются и тонут (Гордиенко, Косарев, 1986). Однако при теплой зиме поступление вод, насыщенных кислородом, в Среднем Каспии затрудняется, а при холодном лете в Южном значительно уменьшается глубина зимнего вертикального перемешивания. В случае повторения этих условий несколько лет подряд на глубине 600-800 м возникает дефицит кислорода, возможно даже появление сероводорода. В период низкого уровня моря в 40-80-е гг. прошлого века на глубине 200 м содержание кислорода колебалось от 3,0 до 6,8 мл/л, а на глубине

800 м – от 1,5 до 4,0 мл/л. При высоком уровне, наблюдавшемся до 30-х и с 90-х гг. прошлого века по настоящее время, повышается стратификация вод и происходит снижение содержания кислорода: в 2002 г на глубине 200 м 2,3-4,0 мл/л и 1,0-2,2 мл/л – на 800 м (рис. 3, Катунин и др., 1986, Сапожников, Белов, 2003). Тем не менее, такое содержание кислорода вполне достаточно для развития подавляющего большинства донных организмов, неплохо переносящих дефицит кислорода: так, например, на мелководье Северного Каспия амфиподы живут и размножаются при 0,7-1,5 мл/л (Воробьева, 2000). При сравнении распределения бентоса в периоды высокого и низкого уровня вод реальных отличий в вертикальном распределении отмечено не было. Прямых данных, указывающих на то, что в котловинах Каспия возникали заморы, способные уничтожить всю фауну, найти не удалось, но за длительное время существования Каспия как самостоятельного водоема вполне могли быть периоды, когда в глубинных водных массах образовывался глубокий дефицит кислорода. Однако если и предполагать, что в котловинах возникал дефицит кислорода и сероводородное заражение, верхняя часть континентального склона оставалась доступной для развития организмов. Это подтверждается хотя бы тем, что в Каспии все-таки сформировался вид, способный существовать в таких условиях, – *D. profundicola*.

Таким образом, предположение, что отсутствие донного населения в котловинах Каспия обусловлено недостатком кислорода, имеет под собой основу, однако это явно не единственный фактор, ответственный за подобное распределение бентоса.

Еще один фактор, традиционно влияющий на распределение бентоса, – трофические условия. Содержание органического вещества в осадках ($C_{орг}$) в глубоководной

части значительно выше, чем в шельфовой зоне (2-3 % против 0,5-1 %: Горшкова, 1959). И хотя там оно в большей степени окислено и, соответственно, его питательные свойства ниже, кормовые качества детрита в котловинах не должны существенно уступать шельфовым. Другое дело – количество придонной взвеси, которой питаются формирующие большую биомассу сестонофаги. С глубиной интенсивность придонных течений снижается, и митилястер, создающий основные скопления в зоне волнового перемешивания, замещается образующей значительно более низкую биомассу дрейсеной, а та, в свою очередь, автохтонными кардидами. У восточного берега, где сестонофаги формируют основную биомассу, на глубинах более 70 м интенсивность придонных течений снижается, дрейсена и кардида встречаются значительно реже, но, тем не менее, могут спускаться до 180 м, не образуя, правда, при этом значительной биомассы; глубже встречается лишь *D. profundicola*. Таким образом, одной из причин снижения биомассы бентоса может быть уменьшение количества взвешенного вещества, служащего пищей видам, создающим высокую биомассу. Однако уменьшение количества взвешенного вещества происходит постепенно, не столь резко, как у бентоса, и на глубинах 150-200 м его величина остается существенной.

Причина резкого уменьшения количества бентоса с глубиной следует искать в комплексе факторов, из которых два вышеперечисленных создают в верхней части континентального склона условия, несколько худшие по сравнению с шельфом, но основным оказывается фактор (точнее, его последствия), играющий для донной фауны Каспия очень большую роль – выедание бентосоядными рыбами.

Воздействие на бентос выедания осетровыми

Оценить интенсивность выедания достаточно сложно: количественному учету эта характеристика не поддается, специальных методик пока не существует. Можно лишь давать достаточно субъективную оценку (слабое, среднее, сильное, очень сильное), основанную на преимущественно косвенных данных: сравнение величины кормовой базы и количества ее потребителей, биологических характеристик рыб (скорость роста, жирность) в разных водоемах; изменения в бентосе, происходящие после миграций его основных потребителей, анализ размерной структуры кормовых объектов.

Бентосом в Каспии питаются вобла, лещ, все виды бычков и пуголовок, однако основные его потребители – осетр и севрюга, а также молодь всех осетровых. В Каспии кормовая база служит основным ограничителем развития бентосоядных рыб. В Северном Каспии, до вселения абры и нерейса, при средней биомассе бентоса в 8 раз ниже, чем в Азове, биомасса бентосоядных рыб была в полтора раза выше, то есть на единицу биомассы бентоса приходилось в 10-15 раз больше его потребителей (Шорыгин, Карпевич, 1948), при том, что, кормовой бентос в Азове используется на 6-11 % (Фроленко, 2000). Темп роста и степень жирности бентосоядных каспийских рыб ниже, чем у тех же видов в Азове; темп роста каспийских рыб с коротким циклом у многочисленных поколений значительно медленнее, чем у поколений с низкой численностью (Шорыгин, Карпевич, 1948; Алеев, 1958; Казанчев, 1967), а при искусственном разведении молодь осетровых растет значительно быстрее, чем в естественных условиях, опять-таки из-за обилия корма (Касимов, 1973). Все это в сочетании с тем фактом, что у осетровых в Каспии нет, кроме человека, каких-либо

естественных врагов, позволяет утверждать, что кормовая база становится единственным ограничивающим развитие осетровых фактором.

Осетровые обитают до глубины 50-70 м, хотя белуга может опускаться до 100-150 м, на этой же глубине они и питаются. В период интенсивного откорма или при скоплении большого количества осетровых на ограниченной территории в период сезонных миграций, происходит значительное сокращение биомассы бентоса, причем у предпочитаемых кормовых объектов она может снижаться практически до нуля (Карпинский, 2002). При низкой биомассе бентоса или интенсивном питании, когда возникает жесткая конкуренция за пищу, осетровыми используются практически все организмы, которые они способны отделить от грунта и проглотить, в том числе замещающие и даже вынужденные кормовые объекты, как, например, митилястер в Южном Каспии (Тарвердиева, 1965). Не случайно главной целью акклиматизации абры и нереиса было увеличение кормовой базы осетровых, что дало возможность увеличить их поголовье. Еще одно подтверждение сильного воздействия выедания – отсутствие в донном сообществе автохтонных хищников и плотоядных (единственный полноценный хищник, краб *Rhithropanopeus harrisi* (Maitland), появился только в XX в.), роль которых выполняют бентосоядные рыбы. От пресса выедания защищены лишь организмы, имеющие крупные размеры и жесткую раковину (взрослые дидакны и хипанисы), образующие плотные прикрепленные скопления – друзы – и обитающие благодаря этому приспособлению на небольших глубинах, в зоне интенсивных течений (митилястер, дрейссена и баянус (*Balanus improvisus* Darwin), а также виды, имеющие хорошие убежища или расходящиеся с питающимися осетровыми по глубине.

На основании этого анализа, более подробно приведенного в упоминавшейся публикации (Карпинский, 2002), интенсивность выедания бентоса можно оценить как очень высокую, возможно, даже не имеющую аналогов в водоемах подобного масштаба.

Современная автохтонная каспийская фауна происходит из остатков весьма богатой акчагыльской, когда приблизительно 1,8 млн лет назад водоем, известный сейчас как Каспий, окончательно отделился от океана и опреснился до 10-15 ‰. Невысокая соленость ограничила возможность поступления многих морских видов, препятствуя в то же время проникновению и пресноводных. Те немногие морские виды, которые смогли адаптироваться и выжить в условиях солоноватоводности, благодаря развитию в длительной изоляции, дали начало существующим сейчас таксономическим группам. Таким образом, Каспий стал центром видообразования специфической солоноватоводной фауны, сохранившей черты реликтовости и приобретшей очень высокую степень эндемизма. Судя по морфологической близости многих видов, процесс видообразования продолжается и сейчас. И фактор выедания был и остается одним из основных, влияющих на процесс и видообразования, и формирования донного сообщества.

Осетровые существуют в Каспии по крайней мере со времен последнего отделения от океана, конца Акчагыльского периода (Богачев, 1933), то есть весь период формирования современной каспийской фауны. Пресс их выедания был одним из важнейших факторов в этом процессе. Маловероятно, чтобы способ питания и пищевые предпочтения у осетровых, рыб древних и соответственно консервативных, изменился. При снижении численности осетровых снижалась и интенсивность выедания, но в таком случае умень-

шалась конкуренция за пищу, увеличивался темп роста осетровых, и нарушенный баланс быстро восстанавливался. В итоге донное сообщество и составляющие его виды формировались под постоянным интенсивным воздействием выедания осетровых.

Такое воздействие вызвало соответствующие адаптивные реакции и у бентосных организмов, и у донного сообщества. Виды, подверженные прессу выедания, обладают рядом свойств, характерных для *r*-стратегов: малыми размерами, коротким, в 9-12 месяцев, жизненным циклом, относительно быстрым ростом. В сообществе, биомасса которого при большой численности и высокой продуктивности мала, постоянно преобладает молодежь, а взрослые организмы немногочисленны, и такой возрастной состав популяции определяется как инвазионный, что также характерно для *r*-стратегии (Миркин и др., 1989). За долгий период формирования каспийские виды приобрели и свойства, характерные для *K*-стратегов. Большинство из них стенобионтны по отношению к таким факторам среды, как соленость, глубина, температура, грунты; они плохо осваивают пустующие площади; сообщество пребывает в стабильном состоянии, нарушаемом только вселением новых видов (Карпинский, 2002, 2009).

Постоянно происходящая гибель значительной части организмов вследствие выедания осетровыми все время освобождает пространство для поселения новой молодежи. В результате резко снижается и даже исчезает внутривидовая конкуренция за территорию, в отсутствие которой у видов нет стимулов к освоению новых площадей. И потому не происходило образования новых видов, способных существовать в не вполне благоприятных условиях верхней части континентального склона, где кислородный режим неустойчив и ниже энергетическая ценность органического

вещества осадков. В то же время у видов формировались свойства *K*-стратегов, позволяющие полнее использовать ресурсы биотопа, в результате чего повышалась стенобионтность по отношению к факторам среды, что опять-таки снижало их способность заселять новые биотопы. Поэтому вместо постепенного замещения одних видов другими вслед за изменениями условий среды при увеличении глубины происходит сокращение всех количественных показателей бентоса на нижней границе шельфа, поскольку шельфовые виды не идут глубже, а глубоководной фауны практически нет.

Исключения, подтверждающие закономерности

На фоне общего снижения биомассы с глубиной, выделяются две группы: олигохеты и хирономиды (см. рис. 5). Олигохеты, единственные представители детритофагов, питающихся из толщи грунта, присутствовали практически во всех пробах, однако большую биомассу они создавали либо на мелководье в северо-западной части Среднего Каспия, либо на глубинах более 100 м, где начинали доминировать. Мелководный участок находится под влиянием волжских вод, там преобладают илы и низка биомасса прочих донных видов. На глубоководных участках тоже преобладают илы и снижается биомасса других видов. Хирономиды, представленные собирающими детритофагами, обитающими в толще грунта, также либо связаны с мелководным Северным Каспием, либо тяготеют к глубинам более 100 м, где вместе с олигохетами доминируют по биомассе. Таким образом, биомасса (и, соответственно, численность) этих двух групп увеличивается при снижении роли морских организмов, что происходит в первую очередь с увеличением глубины. Причину этого феномена следует искать в том, что эти две группы

пресноводного происхождения, у которых в значительно меньшей степени, чем у морских, выражена вертикальная зональность, привязанность к глубине. В итоге для них условия существования и на 10, и на 200 м примерно одинаковы, и их биомасса увеличивается при снижении пресса выедания.

Единственный вид, который может быть назван глубоководным, *D. profundicola*, также представляет исключение, подтверждающее правило. Осетровые используют в пищу только молодь автохтонных двустворчатых моллюсков кардиид родов *Didacna* и *Hypanis*, а взрослые особи из-за крупных размеров и жесткой раковины для них недоступны. Эти моллюски живут достаточно долго, и если они благополучно миновали стадии молодки, образуют плотные поселения, в которых по численности преобладают взрослые особи. Таким образом, в этой группе возникает конкуренция за место, что и привело к формированию нового вида, освоившего новый биотоп и обитающего на больших глубинах, в условиях, не столь благоприятных, как на шельфе.

Большие глубины осваивают также средиземноморские вселенцы, пример чему — упоминавшееся обнаружение нереиса на глубине 400 м в котловине Южного Каспия (Тарасов, 1996 а). Из-за сильного воздействия выедания в Каспии успешно приживаются

виды, либо способные как-то избегать пресс осетровых (митилястер, балянус), либо придерживающиеся *r*-стратегии, дающей возможность компенсировать потери, вызываемые выеданием, интенсивным размножением, коротким жизненным циклом и быстрым ростом (нереис, абра). Но эти виды, помимо приведенных качеств, обладают способностью быстро заселять новые биотопы, в том числе и глубоководную часть Каспия, куда и проникают значительно легче автохтонных видов, несмотря на то, что основной их ареал ограничен глубиной до 50 м.

Заключение

Таким образом, причиной, по которой в Каспии происходит резкое снижение биомассы, численности и видового разнообразия бентоса на глубинах более 60-100 м, следует считать комплексное воздействие трех факторов: нестабильность кислородного режима в глубоководных котловинах, несколько худшие, чем на шельфе трофические условия и формирование донной фауны под интенсивным воздействием пресса выедания осетровых. В результате последнего в донных сообществах низка или отсутствует внутривидовая конкуренция за территорию, и потому не происходило освоение новых территорий и формирование там глубоководных видов.

Список литературы

Алеев Ю.Г. (1958) О некоторых морфологических особенностях каспийских и азово-черноморских видов и о причинах, их обуславливающих. Труды Севастопольской биологической станции. 10: 83-89

Ардабьева А.Г., Волошко Л.Н., Климова А.Н., Левшакова В.Д. Санина Л.В., Татаринцева Т.А. (1985) Распределение фитопланктона Каспийского моря. Фауна и биологическая продуктивность. М.: Наука. С. 31-54.

Атлас беспозвоночных Каспийского моря. (1968) М.: Пищевая промышленность. 414 с.

Богачев В.В. (1933) Материалы по изучению третичной ихтиофауны Кавказа. Труды Азерб. нефт. исслед. ин-та. Вып. 15. 62 с.

Воробьева А.А. (2000) Новое в биологии каспийских амфипод. Виды-вселенцы в европейских морях России. Тезисы докл. науч. семинара (г. Мурманск, 27-28 января 2000 г.). Мурманск. С. 24-25.

Гордиенко Ю.К., Косарев А.Н. (1986) Гидрологическая структура и водные массы. Каспийское море. Гидрология и гидрохимия. М.: Наука. С. 38-49.

Горшкова Т.И. (1959) Карбонаты и органическое вещество в осадках Среднего и Южного Каспия. Труды ВНИРО. 38: 142-151.

Гримм О.А. (1877) Каспийское море и его фауна. Труды Арало-Каспийской экспедиции. Вып. II. Тетрадь 2. Изд. СПб. общества естествоиспытателей. 105 с.

Зенкевич Л.А. (1963) Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР. 739 с

Казанчеев Е.Н. (1967) О замедленном росте северокаспийской воблы (*Rutilus rutilus caspicus* Jar.). Труды КаспНИРХ. Т. 23. С. 108-110.

Карпинский М.Г. (2002) Экология бентоса Среднего и Южного Каспия. М.: Изд. ВНИРО. 283 с.

Карпинский М.Г. (2009) Об особенностях вселения морских видов в Каспий. Российский журнал биологических инвазий. 2: 2-8.

Касимов Р.Ю. (1973) Исследование динамики роста и выживаемости искусственной и естественной молоди осетровых в различных условиях. Новое в рыбохозяйственных исследованиях Азербайджана. Баку: Азернешр. С. 106-117.

Катунин Д.Н., Беспарточный Н.И., Гусева С.А., Косарев А.Н. (1986) Средний и Южный Каспий. Гидрохимические условия. Каспийское море. Гидрология и гидрохимия. М.: Наука. С. 206-244.

Книпович Н.М. (1906) Общий обзор работ Каспийской экспедиции 1904 г. Труды Каспийской экспедиции 1904 г. Т. 1. Отд. оттиск. 113 с.

Книпович Н.М. (1921) Труды Каспийской эксп. 1914-1915 гг. Гидрологические исследования в Каспийском море в 1914-1915 гг. Т.1. 937 с.

Кузьмичева В.И., Курашова Е.К., Кортунова Т.А., Тиненкова Д.Х., Эпштейн Б.М., Абдуллаева Н.М., Владимирская Е.В., Бадалов Ф.Г., Мамаев М.М. (1985) Зоопланктон. Каспийское море. Фауна и биологическая продуктивность. М.: Наука. С. 86-120.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. (1989) Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука. 223 с.

Николаева Р.В. (1986) Морфометрические характеристики. Каспийское море. Гидрология и гидрохимия. М.: Наука. С. 6-13.

Романова Н.Н., Осадчих В.Ф. (1965) Современное состояние зообентоса Каспийского моря. Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия. М.: Наука. С.138-165.

Сапожников В.В., Белов А.А. (2003) Условия появления сероводорода в глубоководных котловинах Среднего и Южного Каспия. Океанология. 43 (3): 368-370.

Тарасов А.Г. (1996 а) Новые данные о донных беспозвоночных глубоководных зон Каспийского моря. Зоологический журнал. 75(6): 848-856.

Тарасов А.Г. (1996 б) Донная фауна глубоководных впадин Каспия. 1. Биологическое разнообразие. Зоологический журнал. 75(12): 1763-1775.

Тарасов А.Г. (1997) Донная фауна глубоководных впадин Каспия. 2. Генезис и вертикальная зональность. Зоологический журнал. 76(1): 5-15.

Тарвердиева М.И. (1965) Роль акклиматизированных организмов в питании осетра и севрюги Каспийского моря в 1962 г. Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия. М.: Наука. С.234-256.

Фроленко Л.Н. (2000) Зообентос Азовского моря в условиях антропогенных воздействий. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Краснодар. 24 с.

Шорыгин А.А., Карпевич А.Ф. (1948) Новые вселенцы Каспийского моря и их значение в биологии этого водоема. Крымиздат. 107 с.

Looking Backward to the Problem of the Deep-Sea Caspian Fauna

Mikhail G. Karpinsky
*Russian Federal Research Institute
of Fisheries and Oceanography,
17 V. Krasnoselskaya st., Moscow, 107140 Russia*

The causes of strong decrease of biomass, number and species diversity of the benthos at the depth 60-100 m and absent of specific deep-sea fauna in Caspian are represented below. The reason of this phenomenon is complex of factors: unstable oxygen conditions in deep-sea valleys, worse trophic conditions than on shelf and formation of bottom fauna under strong grazing pressure of sturgeons. Due to constant grazing pressure there is always place for the juveniles that decrease or even eliminate intraspecific competition for the place. In conditions of weak competition species have no cause to colonize new place that stopped formation of deep-sea species.

Keywords: Caspian, benthos, vertical distribution, deep-sea fauna, sturgeon's grazing pressure.
