

УДК 574.58

ВЛИЯНИЕ ИНВАЗИЙ НА ФОРМИРОВАНИЕ ЗООПЛАНКТОННЫХ КОМПЛЕКСОВ ДАГЕСТАНСКОГО ПРИБРЕЖЬЯ КАСПИЙСКОГО МОРЯ

М. М. Османов, Ф. Ш. Амаева, А. А. Абдурахманова

Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН

В статье приведены данные по динамике формирования зоопланктонных комплексов побережья дагестанского района Каспия в условиях повышающегося уровня моря и интродукции азово-черноморских вселенцев последних десятилетий. Отмечено, что виды-вселенцы оказали существенное воздействие на биоразнообразие Каспийского моря, и население пелагиали моря в настоящее время все еще находится под сильным пищевым прессом гребневика *M. leidyi*.

The article presents data on the formation dynamics of zooplanktonic complexes in the Daghestan coastal area of the Caspian sea under conditions of rising sea level and the introduction of the Azov-Black sea invaders in the recent decades. It is noted that the species have a significant impact on biodiversity of the Caspian sea, and the population of the pelagic zone of the sea at present is still under the strong predatory pressure of ctenophores *M. leidyi*.

Ключевые слова: Средний Каспий; зоопланктонные сообщества; вселенцы; автохтонная фауна; веслоногие раки; ветвистоусые раки; гребневик; численность; биомасса.

Keywords: Middle Caspian sea; zooplanktonic community; species; autochthonous fauna; copepods; cladocerans; ctenophore; abundance; biomass.

Каспийское море, как и многие другие водные объекты, подвержено влиянию многих факторов, как природных, так и антропогенных. Из природных воздействий на биологическое разнообразие и формирование прибрежных экосистем западной части Среднего Каспия в последние десятилетия лимитирующими можно считать пресс азово-черноморских вселенцев, а также самое низкое за последние 400 лет падение уровня моря с последующим его подъемом.

Для Каспийского моря характерны периодические колебания уровня, связанные в основном с климатическими явлениями. Амплитуда колебаний уровня моря за относительно короткий промежуток времени (50–100 лет) может достигать 3–4 м. В последние годы уровень моря стабилизировался на отметках от –26,8 до –27,07 м. В наибольшей степени влияние подъема уровня моря сказалось на Кизлярском заливе и акваториях, примыкающих к устьям рек Терек, Сулак и Самур и характеризующихся мелководьем. При этом можно считать такие колебания уровня моря в естественных условиях безопасными, хотя они приносят ощутимые изменения в прибрежные экосистемы дагестанского района Каспийского моря.

Особую опасность для биологического разнообразия Каспия последних десятилетий представляют интродукция чужеродных элементов и их влияние на уникальную автохтонную фауну Каспийского бассейна. Виды-вселенцы обычно имеют высокую выживаемость, пластичность и обладают значительными адаптивными способностями. Ярким примером воздействия вселенцев на прибрежные экосистемы Каспийского моря стала интродукция рачка *Acartia clausi* (Giesbrecht), который впоследствии был определен как *Acartia tonsa* Dana, и гребневика *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz из Азово-Черноморского бассейна. В этой связи основной целью данной работы является анализ особенностей

структурно-функциональной организации каспийских аборигенных популяций зоопланктона в условиях инвазий чужеродных видов.

Материал и методы

В лаборатории гидробиологии и химической экологии моря ПИБР ДНЦ РАН проводились систематические исследования зоопланктона и накоплен фактический материал с 1976 г. В данной работе использовались как материалы прошлых лет, так и результаты наших исследований прибрежных акваторий дагестанской части Каспийского моря последних лет до 2016 г. включительно (рис. 1).



Рис. 1. Карта-схема гидробиологических разрезов и станций дагестанского района побережья Каспия

Пробы по зоопланктону отбирались весной и летом сетью Апштейна (малая модель) из газа № 38 с диаметром входного отверстия 25 см и фиксировались 4%-ным формалином. Камеральная обработка проводилась по общепринятым методикам [1, 2]. Параллельно проводился сбор гребневика для количественной оценки и выяснения его влияния на прибрежные экосистемы с использованием планктонной сетки такого же типа с ячейей 0,33 мм и с широким съёмным стаканом.

Результаты исследований

А.Н. Державин [3] на основании анализа каспийской фауны и различий характера дна, а также физико-химических условий разделил Каспийское море на зоогеографические участки, из которых наиболее обильно количественно и качественно заселена прибрежная зона.

По нашим многолетним данным, основные группы зоопланктона западного побережья Среднего Каспия представлены фаунистическими комплексами: автохтонный – 16, средиземноморский – 9, пресноводный – 6 и арктический – 3.

Эти виды гидрофауны и личинки донных организмов, обитающие в различных зоогеографических зонах от прибрежных мелководий до глубоководных районов,

занимают разные слои в толще воды, в той или иной степени вступая в пищевую конкуренцию как между собой, так и с другими фитофагами. В зависимости от термического режима моря они образуют разные плотности, численности и биомассы и составляют основу прибрежных планктонных сообществ.

В зоопланктонных комплексах дагестанского побережья Каспийского моря к началу поднятия уровня моря 1977 г. одними из основных составляющих биомассы являлись веслоногие раки *Calanipeda aquae dulcis* Kritsch и *Eurytemora grimmeri* Sars. В планктонных сообществах того периода биомасса рачка *C. a. dulcis* составляла более 90% от общей биомассы зоопланктона и, как видно из рис. 2, колебалась в пределах 100–400 мг/м³, достигая максимума на 10-метровых глубинах.

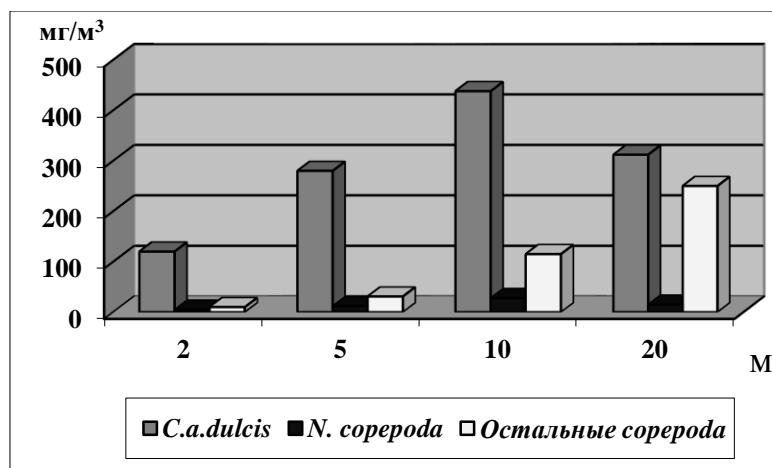


Рис 2. Состав и распределение биомассы (мг/м³) зоопланктона по глубинам (м) в дагестанском районе побережья Среднего Каспия летом 1976 г.

Процесс повышения уровня моря привел к значительному расширению ареала не только этого рачка, но и других групп организмов и автохтонных видов, особенно на северо-западных побережьях, где отмечались максимальные их концентрации, в основном до 10-метровых глубин.

Со стихийным вселением из Азово-Черноморского бассейна в 1981 г. и массовым развитием в Среднем Каспии в 1984–1987 гг. веслоногого рачка *A. tonsa* бóльшая часть автохтонного комплекса зоопланктона подверглась сильному давлению с его стороны, и с западного побережья Среднего Каспия были вытеснены *C. a. dulcis* и *E. grimmeri* [4, 5] (рис. 3).

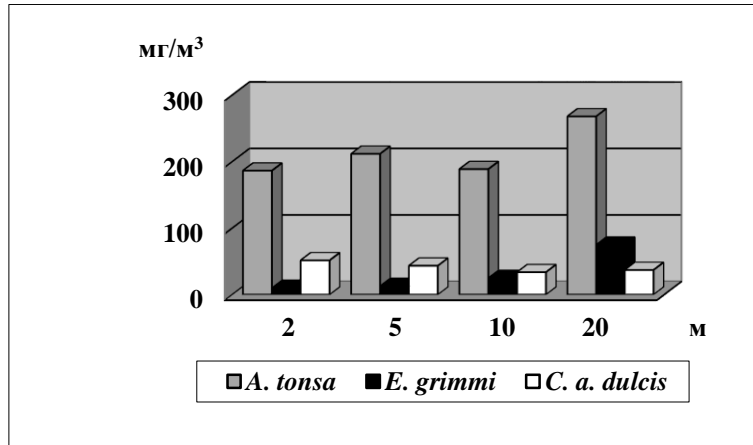


Рис. 3. Распределение биомассы зоопланктона по глубинам в дагестанском прибрежном районе Среднего Каспия летом 1986 г.

Высокая выживаемость и толерантность вселенца нарушила стойкие биоценозы этих видов по всему побережью, где их доля до вселения *A. tonsa* была очень высока [4]. Как видно из рис. 3, к 1986 г. на всех глубинах исследуемой прибрежной акватории доминировал вселенец. Средняя биомасса некогда ведущих аборигенных *Sopropoda* не превышала и 50 мг/м³. Значительное уменьшение общей биомассы в период акклиматизации *A. tonsa* также наблюдалось у многих ведущих автохтонных ветвистоусых раков и других групп организмов.

В начальный период появления *A. tonsa* интенсивно размножилась в центральной глубоководной части моря, а в последующем разновозрастные особи рачка появились и в западном прибрежном районе [4-6]. В данной работе мы ограничиваемся оригинальной картой-схемой распределения этого рачка в период его массового развития и формирования устойчивых популяций в прибрежной зоне дагестанской части Среднего Каспия (рис. 4).

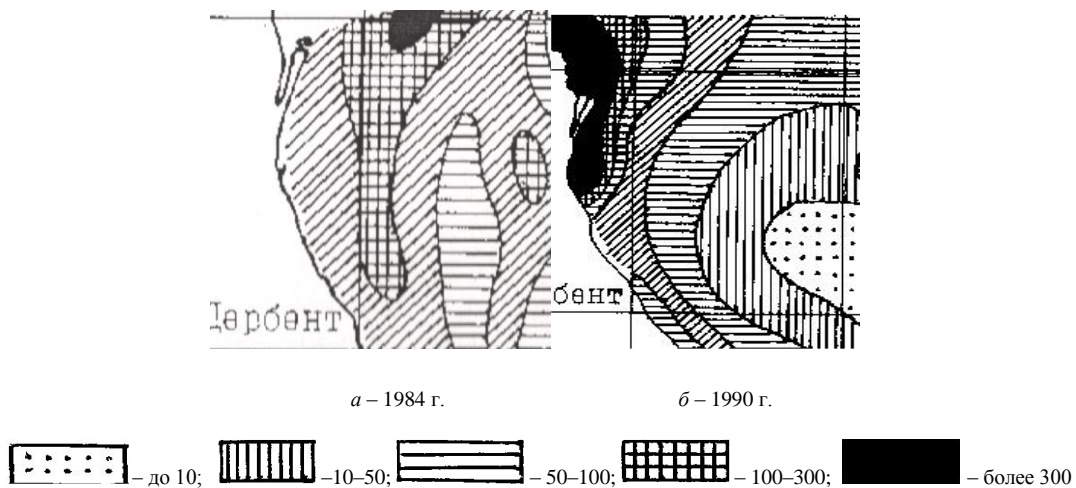


Рис. 4. Распределение средней биомассы (мг/м³) *Acartia tonsa* Dana в западной части Среднего Каспия, а - 1984 г.; б - 1990 г.

Массовое развитие этого вселенца по всему Каспию произошло к лету 1984 г., причем максимальные концентрации численности и биомассы распределились по всему побережью до 25 м глубин (580 мг/м³ при численности 26 500 экз./м³). Как видно из рис. 4, прибрежная зона наиболее плотно заселена

рачком, а с увеличением глубины его концентрации снижаются и колеблются в пределах 50–100 мг/м³.

Распределение *A. tonsa* по Среднему Каспию к 1990 г. значительно расширилось, его высокие концентрации отмечались также в верхних слоях глубоководной зоны. В прибрежных мелководьях Терско-Каспийского и Сулакско-Каспийского районов, как и в начале 80-х гг., были сформированы устойчивые популяции (свыше 500 мг/м³). Причем в зоне глубин 1–10 м были отмечены пятна биомассой свыше 5000 мг/м³, что составляло более 90% от общей биомассы зоопланктона.

Последующие после вспышки развития *A. tonsa* годы характеризовались некоторым спадом и уменьшением численности и биомассы (в среднем 30–40% от общей), и распределение рачка приобрело постоянный и равномерный характер.

В целом основными этапами заселения *A. tonsa* в Средний Каспий можно считать: 1) 1980–1984 гг. – период распространения рачка по всему морю; 2) 1984–1988 гг. – массовое развитие рачка в прибрежных районах западной части Среднего Каспия; 3) 1990-е гг. – период снижения численности и биомассы рачка и формирование относительно устойчивых биоценозов.

По нашим данным, одной из причин распространения и формирования устойчивых популяций *A. tonsa* в исследуемой акватории явилась разница во времени суточных миграций с основным пищевым конкурентом – аборигенной *C. a. dulcis*. Центральное «ядро» *A. tonsa* находится в нижнем горизонте, а прибрежная *C. a. dulcis* сосредоточена в основном в верхнем горизонте. Только в течение короткого времени (к часу ночи) они находятся одновременно в верхнем слое. К 5 часам утра *A. tonsa* мигрирует в нижний горизонт, и популяции этих раков оказываются в разных горизонтах по вертикали. Такой характер суточной активности и вертикальных миграций рачков сводит к минимуму конкуренцию между этими родственными видами [7, 8].

Таким образом, к середине 90-х гг. прошлого столетия в планктонных сообществах побережья были сформированы новые пищевые взаимоотношения при ведущей роли *A. tonsa*. Как видно из рис. 5, полного вытеснения аборигенной составляющей в зоопланктоне побережья не произошло, а кормовая база килек и молоди других ценных рыб пополнилась еще одним кормовым объектом.

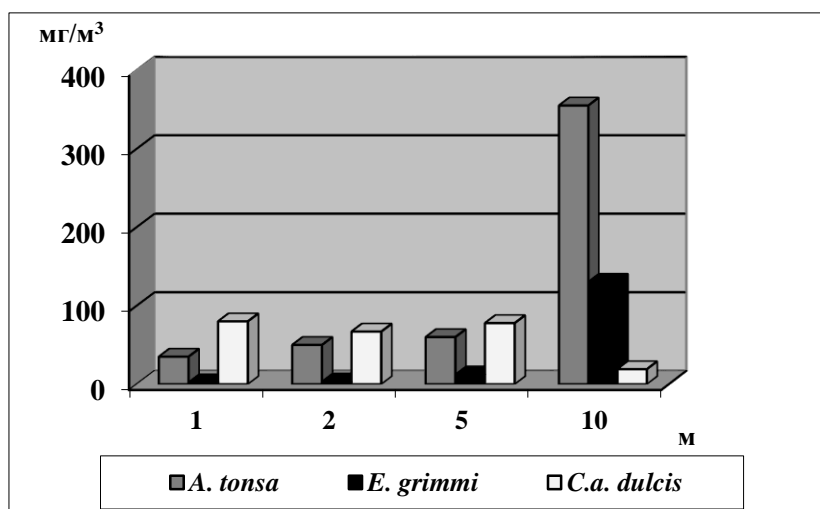


Рис. 5. Распределение биомассы веслоногих раков по глубинам в дагестанском прибрежном районе Среднего Каспия летом 1996 г.

К периоду появления аутовселенца гребневика *M. leidyi* в прибрежьях дагестанской части Каспия зоопланктонный комплекс был сформирован в условиях абсолютного доминирования *A. tonsa*. Интродукция гребневика стала настоящей катастрофой для пелагической гидрофауны Каспия, и со второй половины 1990-х гг. резко снизилась продуктивность всего побережья моря [9, 10]. Вспышка в развитии вселенца в дагестанской прибрежной акватории отмечалась в 2000-х гг. (рис. 6).

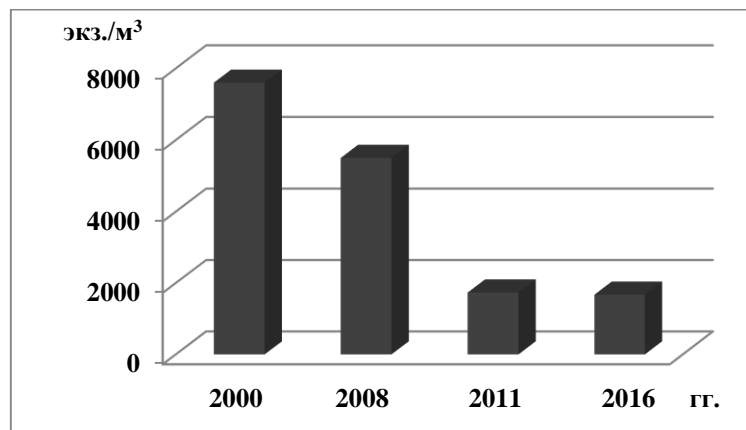


Рис. 6. Многолетняя динамика распределения численности экз./м³ гребневика *Mnemiopsis leidyi* в дагестанском районе побережья Каспия

Далее наметился спад в развитии этого хищника, и к 2015–2016 гг. его численность значительно снизилась. Как видно из рис. 6, за последние годы значительно уменьшилась и численность самого гребневика, что в дальнейшем будет способствовать развитию аборигенной части зоопланктона побережья. Появляясь в прибрежных участках дагестанского района моря только к началу июля, *M. leidyi* хотя и наносит ощутимый ущерб населению пелагиали, но не такой значительный, как в начальный период его вселения.

Наиболее высокие концентрации (10–300 мг/м³) наблюдались во второй половине августа. Трофический пресс хищника более всего отразился на прибрежных веслоногих раках (*C. a. dulcis*) и на других группах планктона [10].

Биомасса основных групп зоопланктона в дагестанском районе Каспия летом 2006 г. по сравнению с таким же периодом 1990 г. снизилась более чем на 80–90%, а доминирующие виды *E. grimmi*, *C. a. dulcis* в сборах вообще отсутствовали или встречались в небольших концентрациях. Общую биомассу и численность зоопланктона формировали веслоногие рачки *Acarcidae* (рис. 7).

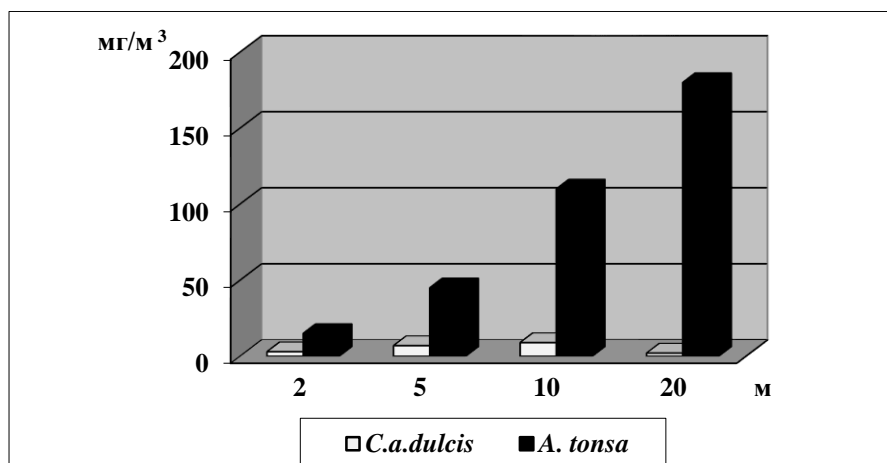


Рис. 7. Состав и распределение биомассы (мг/м³) веслоногих раков по глубинам (м) в дагестанском районе побережья Среднего Каспия летом 2006 г.

Несмотря на то что биомасса *A. tonsa* также снизилась почти в 3–3,5 раза по сравнению с таковой 1996 г. (рис. 5), доля ее в общей биомассе зоопланктона осталась такой же высокой, что свидетельствует о трофическом прессе гребневика, в первую очередь на аборигенные каспийские *Sopheroda*. А.Ф. Сокольский с соавт. [11] также отмечают, что из веслоногих ракообразных только *A. tonsa* смогла противостоять гребневику. По их мнению, в этом заложен ключ к пониманию причин разрушительного воздействия гребневика на планктон. По нашему мнению, одной из причин предпочтения гребневиком аборигенной фауны могут быть особенности суточных вертикальных миграций, о которых говорилось выше. Большую часть суток популяции каспийских веслоногих раков находятся в верхнем горизонте, где в основном локализуется гребневик, а популяции *A. tonsa* со слабо выраженной миграцией занимают нижние слои водной толщи. Каспийские автохтонные гидробионты оказываются более доступной пищей для развивающегося в верхних слоях пелагиали гребневика.

Наши многолетние наблюдения за развитием гребневика в западных побережьях дагестанского района Каспия позволяют предположить, что он образует популяции, зависящие от переноса особей из южных районов моря, где они зимуют, что соответствует и данным А.М. Камакина [12]. Эта особенность развития гребневика в условиях Среднего Каспия, по всей видимости, также способствует поддержанию на невысоком, но стабильном уровне аборигенные популяции пелагиали Среднего Каспия.

Влияние разнонаправленных по характеру воздействия факторов на дагестанские прибрежные экосистемы Среднего Каспия отражается на динамике многолетнего распределения зоопланктона исследуемого периода (рис. 8).

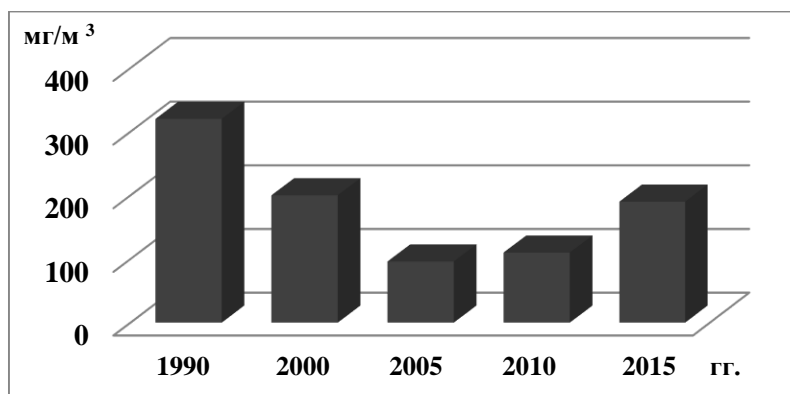


Рис. 8. Многолетняя динамика распределения зоопланктона (мг/м³) побережья Среднего Каспия

Период до 1990-х гг. характеризуется положительным влиянием поднимающегося уровня моря и формированием стойких популяций *Acartia tonsa*. К началу 90-х гг. на общей биомассе зоопланктона отразилось снижение численности *A. tonsa* в прибрежьях. Дальнейший подъем общей продуктивности до 2000 г. связан, по всей видимости, с браконьерским выловом кильки и других ценных пород рыб, для подрастающей молодежи которых зоопланктон является объектом питания. И последние полтора десятка лет можно назвать гребневиковым периодом. К 2000 г. в связи с массовым развитием *M. leidyi* были разрушены устойчивые взаимоотношения в экосистемах, что выразилось в ухудшении биологического разнообразия моря и перераспределении потоков вещества и энергии в трофических цепях исследуемого района.

Заключение

Подъем уровня моря последних десятилетий почти на 2,5 м привел к подтоплению больших площадей в северных мелководных районах дагестанского побережья, и обширные луговые, тростниково-камышовые прибрежные участки оказались залиты водой. Тем самым значительно расширились уже имевшиеся и образовались новые места нереста рыб, значительно обогатилась кормовая база за счет пресноводного комплекса гидробионтов. Инвазия чужеродных видов не привела к полному исчезновению аборигенов, хотя из-за конкуренции с вселенцами автохтонная фауна была вытеснена и многие виды представлены малочисленно. В результате интродукции *A. tonsa* в экосистемах побережья дагестанского района исчезли крупные популяции *Calanoida* (*C. a. dulcis*), значительно сократилась площадь обитания *E. minor*, не встречаются также многие ветвистоусые раки (*Cladocera*). Значительно уменьшилась частота встречаемости и многих других групп автохтонных организмов в прибрежных экосистемах. В целом, нанеся ощутимый ущерб биоразнообразию гидрофауны Среднего Каспия, рачок *A. tonsa*, являющийся пищевым объектом для рыб, оказал также и положительное влияние, укрепив кормовую базу моря. Особенно это стало заметно в конце 1990-х гг. в связи с вселением гребневика *M. leidyi*. В этих условиях массовое развитие *A. tonsa* по всему западному побережью оказало положительное влияние на воспроизводство кильки и других ценных промысловых рыб Каспийского моря.

В целом виды-вселенцы оказали существенное воздействие на биоразнообразие Каспийского моря, население пелагиали дагестанского района моря в

настоящее время все еще находится под сильным пищевым прессом *M. leidyi*. С учетом уникальности фауны Каспия, интенсификации в последние годы спонтанных вселений и их непредсказуемого характера очевидна необходимость принятия мер по предотвращению нежелательных инвазий в Каспийском море.

ЛИТЕРАТУРА

1. Инструкция по сбору и обработке планктона. М.: ВНИРО, 1977. 72 с.
2. Современные методы количественной оценки распределения морского планктона / под ред. М.Е. Виноградова. М.: Наука, 1983. 280 с.
3. Державин А.И. Очерк истории фауны Каспия и пресных водоемов Азербайджана // Животный мир Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1951. С. 207-209.
4. Османов М.М. Видовой состав и распределение зоопланктона Среднего Каспия // Биология основных промысловых рыб Среднего Каспия и состояние их кормовой базы. Махачкала: ДагФАН СССР, 1987. С. 5-16.
5. Курашова Е.К., Тиненкова Д.Х. *Acartia tonsa* Giesbrecht (Copepoda) в Северном и Среднем Каспии // Гидробиологический журнал. 1988. Т. 24, № 2. С. 23-27.
6. Курашова Е.К., Абдулаева Н.М. *Acartia tonsa* в Каспийском море // Зоологический журнал. 1984. Т. LXIII, вып. 6. С. 931-933.
7. Османов М.М., Алигаджиев М.М., Амаева Ф.Ш. Некоторые вопросы биологии и экологии азово-черноморского вселенца *Acartia tonsa* Giesbrecht (Copepoda) в Среднем Каспии // Кавказский вестник. 2001. № 3. С. 26-33.
8. Османов М.М., Алигаджиев М.М., Амаева Ф.Ш. Распределение *Calanipeda aquae dulcis* Kritsch (Copepoda) в Среднем Каспии в период повышения уровня моря // Почвенные и биологические ресурсы южных регионов России : сб. науч. тр. Махачкала, 2004. С. 220-224.
9. Распределение азово-черноморского вселенца *Mnemiopsis leidyi* в западной части Среднего Каспия / М.М. Османов, М.М. Алигаджиев, А.А. Абдурахманова, Ф.Ш. Амаева // Материалы IV конф. (сессия стендовых сообщений) «Водные экосистемы и организмы». М., 2002. С. 23.
10. Гусейнов М.К., Османов М.М., Гусейнов К.М. Изменение структуры пелагической экосистемы дагестанского района Каспия под воздействием гребневика *Mnemiopsis sleidyi* (Agassiz) // Океанология. 2005. Т. 45, № 1. С. 69-72.
11. Сокольский А.Ф., Камакин А.М., Студеникина Ю.Б. Биология и распространение гребневика *Mnemiopsis leidyi* // Материалы Междунар. конф. «Современные проблемы Каспия», посвящ. 105-летию КаспНИРХа. Астрахань, 2002. С. 124-129.
12. Камакин А.М. Особенности формирования популяции вселенца *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) (Stenophora: lobata) в Каспийском море : дис. ... канд. биол. наук. Астрахань, 2005. 218 с.
13. Османов М.М. Зоопланктон прибрежных мелководий западной части Среднего Каспия // Современное состояние промысловых рыб и кормовых ресурсов дагестанского района Каспийского моря : сб. Махачкала: ДНЦ РАН, 1998. С. 4-9.

Поступила в редакцию 26.04.2017 г.

Принята к печати 30.06.2017 г.