



DOI 10.23859/estr-240212

EDN TLRVGA

УДК 574.633

Научная статья

Распределение видового обилия моллюсков Северного Каспия по глубинам

Л.В. Дегтярева^{1, 2} 

¹ Каспийский морской научно-исследовательский центр, 414045, Россия, г. Астрахань, ул. Ширяева, д. 14

² Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, 4117997, Россия, Москва, Нахимовский проспект, д. 36

kaspmniz@mail.ru

Аннотация. Оценка видового обилия моллюсков Северного Каспия методом «разломанного стержня» Мак-Артура, проведенная в 2013–2017 гг., показала, что характер дифференциации сообщества изменяется на различных глубинах. Кривая распределения обилия видов в сообществе демонстрирует высокую выравненность в интервале изобат 4–18 м. Низкая выравненность обилия видов зарегистрирована в области, расположенной до 4-метровой изобаты, а также глубже 18 м. Нарушение выравненности обилия видов, свидетельствующее о наличии соревнования видов за ресурсы, обусловлено низким содержанием органического вещества в донных отложениях. Высокая суммарная плотность видов, зарегистрированная на глубинах 4–8 м, определяет благоприятные условия для нагула рыб-бентофагов.

Ключевые слова: Mollusca, биоиндикация, плотность видов, модель «разломанного стержня» Мак-Артура, обилие видов

ORCID:

Л.В. Дегтярева, <https://orcid.org/0000-0003-1337-2797>

Для цитирования: Дегтярева, Л.В., 2025. Распределение видового обилия моллюсков Северного Каспия по глубинам. *Трансформация экосистем* 8 (2), 239–251. <https://doi.org/10.23859/estr-240212>

Поступила в редакцию: 12.02.2024

Принята к печати: 15.03.2024

Опубликована онлайн: 06.06.2025

DOI 10.23859/estr-240212

EDN TLRVGA

UDC 574.633

Article

Depth-related mollusk abundance distribution in the northern Caspian Sea

L.V. Degtyareva^{1, 2} ¹ Caspian Marine Scientific Research Center, Shiryayeva St. 14, Astrakhan, 414045 Russia² Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Nakhimovsky Prospekt 36, Moscow, 117997 Russia

kaspnmiz@mail.ru

Abstract. The abundance of mollusk species has been studied in the northern Caspian Sea in 2013–2017. MacArthur's broken stick species-abundance model was applied. The mollusk abundance varied in regard to the sea depth. At the depth range of 4–18 m, the mollusk community population structure was the most even. At 0–4-m depth range and at the depths exceeding 18 m, the mollusks were distributed more randomly. Such low evenness indicated the competition for resources, which was due to the low organic matter content in the bottom sediments. High mollusk abundance at 4–8-m depth range favors the feeding of benthophagous fish.

Keywords: Mollusca, bioindication, population density, MacArthur's broken stick species-abundance model, abundance

ORCID:L.V. Degtyareva, <https://orcid.org/0000-0003-1337-2797>

To cite this article: Degtyareva, L.V., 2025. Depth-related mollusk abundance distribution in the northern Caspian Sea. *Ecosystem Transformation* 8 (2), 239–251. <https://doi.org/10.23859/estr-240212>

Received: 12.02.2024

Accepted: 15.03.2024

Published online: 06.06.2025

Введение

Диагностика экологического состояния морских акваторий проводится не только с помощью определения уровня загрязнения воды и донных отложений, но и посредством изучения ответных реакций гидробионтов на изменение среды обитания. Биоиндикация как способ определения биологически значимых нагрузок на основе реакций на них живых организмов и их сообществ применима для оценки всех видов антропогенных загрязнений (Ермолаева, 2022; Ляшенко, 2012). Более перспективно применение методов биоиндикации для зообентоса, так как эта группа организмов наиболее статична, отличается большой продолжительностью жизни и может отражать экологическое состояние за более длительный интервал времени (Шитиков и др., 2003).

Несмотря на наблюдающееся в современный период ухудшение состояния экосистемы Северного Каспия (возрастание концентрации и превышение нормативных показателей содержания в воде нефтяных углеводородов, тяжелых металлов, фенолов, пестицидов (Гурбанпур, 2010; Загрязняющие вещества в водах..., 2017; Карыгина, 2019; Карыгина и др., 2020; Островская и Умриха, 2019)), биоиндикационные исследования в Северном Каспии крайне малочисленны.

Основными факторами, влияющими на распределение зообентоса в Каспийском море, являются глубина, тип донных отложений (Гуссейнова, 2014), соленость (Яблонская, 1975), уровень накопления органического вещества в грунтах (Дегтярева, 2017).

Доминирующей группой в пуле северо-каспийского зообентоса являются моллюски (Каспийское море. Фауна..., 1985). Представители типа Mollusca характеризуются высокой частотой встречаемости, обитают в широких диапазонах глубин, солености и содержания кислорода (Дегтярева и др., 2020; Кашин и др., 2022). Моллюски – кормовые объекты рыб-бентофагов (Яблонская, 1975), и мониторинг их видового обилия позволяет оценить трофические условия для бентосоядных рыб.

Цель работы состояла в оценке видового обилия моллюсков в Северном Каспии методом «разломанного стержня» Мак-Артура.

Материалы и методы

Работа выполнена на основе опубликованных данных и представляет собой продолжение выполненных автором в соавторстве исследований, направленных на изучение формирования сообщества моллюсков Северного Каспия в зависимости от глубины, солености и содержания кислорода в придонном слое воды (Дегтярева и др., 2020; Кашин и др., 2022). Пробы (общим количеством 246) были отобраны в западной части Северного Каспия на 48–50 станциях в 2013–2017 гг. Обработка проб проведена согласно общепринятым методикам (Атлас беспозвоночных..., 1968; Методика изучения биогеоценозов..., 1975; Романова, 1983). Пробы донных отложений отбирались дночерпателем Петерсена («Океан-50») с площадью захвата 0.1 м², объемом 5.0 дм³. Содержимое дночерпателя промывали через капроновое сито из газа № 14. Воспроизводимость результатов обеспечивается отбором проб регулярно на одних и тех же станциях в течение 5 лет.

Модель «разломанного стержня» Мак-Артура строится следующим образом. На оси абсцисс откладывается ранг вида (при этом виды располагаются в порядке от наиболее к наименее обильным), на оси ординат – обилие данного вида (число особей) (География и биомониторинг..., 2002; Шитиков и Розенберг, 2005; MacArthur, 1960). Модель «разломанного стержня» МакАртура учитывает доступный биологическому сообществу запас равномерно распределенного ресурса. Однако, поскольку распределение численности обусловлено потребностями гидробионтов (Левич, 1996), в число которых входят неравномерно распределенные на акватории Северного Каспия тип грунта и кислород, наиболее точным будет использование данной модели в модификации В.Д. Федорова, учитывающей экспоненциально распределенный ресурс (Федоров, 1979). В данной модификации по оси ординат располагается плотность видов, т.е. количество особей на единицу площади исследуемой акватории.

Графический способ представления результатов анализа видового обилия наиболее эффективен (География и биомониторинг..., 2002). При этом по оси ординат расположен десятичный логарифм плотности видов.

Результаты и обсуждение

В период исследований (в 2013–2017 гг.) численность моллюсков изменялась от 10 до 8290 экз./м²; биомасса – от 0.003 до 1162.066 г/м². Частота встречаемости составила 64%. Моллюски встречаются до максимальной в Северном Каспии глубины (29 м).

На акватории, расположенной до 3-метровой изобаты, было обнаружено 5 видов моллюсков: *Abra segmentum* (Récluz, 1843), *Monodacna colorata* (Eichwald, 1829), *Cerastoderma glaucum* (Bruguière, 1789), *Adacna vitrea* (Eichwald, 1829) и *Didacna protracta* (Eichwald, 1829). 1, 2 и 3 ранги были присвоены трем видам, имеющим максимальную ($Ig = 8.07$) плотность – *A. segmentum*, *M. colorata* и *C. glaucum*. Наименее обильному виду ($Ig = 7.16$) *D. protracta* присвоен 5 ранг (Табл. 1).

На глубинах менее 3 м распределение обилия видов крайне неравномерно (Рис. 1). Ниши видов, которым присвоены ранги 1–3, перекрываются, что указывает на сложный характер дифференциации сообщества зообентоса в этой области и свидетельствует о наличии соревнования видов за ресурсы. Поскольку у присутствующих в этой зоне *A. segmentum*, *M. colorata* и *D. protracta* установлена зависимость количественных показателей от содержания органического вещества в донных отложениях (Дегтярева, 2017), а в пищевом тракте *C. glaucum* и *A. vitrea* обнаружены органические частицы донных отложений (Яблонская, 1976), таким ресурсом, вероятнее всего, является органическое вещество.

В диапазоне глубин 3–4 м также присутствовали 5 видов. Из пула зообентоса исчезла *D. protracta*, при этом появился *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791). Кривая распределения обилия видов в сообществе также демонстрирует низкую выравненность обилия видов в бентосном сообществе (Рис. 1). В целом до 4-метровой изобаты наблюдалась самая низкая плотность моллюсков.

Глубже 4 м повышалось как количество видов в бентосном сообществе (Табл. 1) так и максимальная плотность первого ранга (Рис. 2). В диапазоне изобат 4–8 м были зарегистрированы новые виды: *Didacna barbotdemarnyi* (Grimm, 1877), *Adacna laeviuscula* (Eichwald, 1829), *Didacna trigonoides* (Pallas, 1771) и *Dreissena rostriformis* (Deshayes, 1838). В этой части Северного Каспия заканчиваются процессы метаморфизации речных вод. Акватория между изобатами 4 и 8 м занята морскими (соленость > 2‰) водами (Дегтярева и др., 2020). Здесь наблюдается активизация процессов флокуляции (Лисицын, 1994), что определяет благоприятные условия для питающихся взвешенными веществами двустворчатых моллюсков (Богуцкая и др., 2013). В этой зоне зафиксировано максимальное количество видов. Наблюдается выравненность сообщества по обилию видов, что свидетельствует об отсутствии конкуренции за ресурс.

В интервале изобат 8–13 м сообщество бентоса пополнилось *Monodacna semipellucida* (Logvinenko and Starobogatov, 1967). В этой области наблюдалась максимальная выравненность сообщества по обилию видов, поскольку здесь отмечено интенсивное накопление органического вещества в донных отложениях (Карыгина и др., 2013).

Высокая выравненность обилия видов в области, лежащей между изобатами 13 и 18 м (Рис. 3), определяется наиболее устойчивым солевым режимом в этой части акватории (Дегтярева и др., 2020), что благоприятно для развития моллюсков (Яблонская, 1975). В пуле зообентоса появился *Theodoxus pallasii* Lindholm, 1924.

За изобатой 18 м зарегистрированы *Didacna parallella* (Bogachev, 1932) и *Didacna pyramidata* (Grimm, 1877), занявшие самые низкие позиции при ранжировании видов (Табл. 1). На Рис. 3 видно, что глубже 18 м ниши видов в сообществе перекрываются. Таким образом, бентос акватории, расположенной на глубинах более 18 м, характеризуется как сообщество с интенсивной межвидовой конкуренцией (География и мониторинг..., 2002). Это обусловлено тем, что при увеличении солености более 12‰ снижается содержание органического вещества в донных отложениях за счет разбавляющего влияния минеральной составляющей грунтов (Романкевич, 1977), что, соответственно, предполагает межвидовую конкуренцию за пищевой ресурс.

В среднем по акватории минимальная плотность видов ($Ig = 7.23$) отмечена у *D. pyramidata*. Низкая плотность видов ($Ig < 8$) наблюдалась у *D. parallella*, *T. pallasii*, *M. semipellucida* и *D. rostriformis*. Плотность видов в пределах $Ig = 8–9$ зарегистрирована у *D. trigonoides*, *A. laeviuscula*, *A. vitrea*, *M. colorata*.

Более высокая плотность видов ($Ig > 9$) характерна для *A. segmentum*, *D. barbotdemarnyi*, *C. glaucum*, *D. protracta*. Максимум ($Ig = 9.80$) зафиксирован у *M. lineatus*.

При этом в диапазоне глубин 4–8 м отмечен пик плотности *M. colorata*, *A. segmentum*, *C. glaucum*, *A. vitrea*, *D. barbotdemarnyi*; 13–18 м – *D. protracta*, *M. lineatus*, *T. pallasii*; за изобатой 18 м – *M. semipellucida*.

Табл. 1. Ранжирование видов моллюсков Северного Каспия по глубинам в 2013–2017 гг.

Ранг	Глубина					
	< 3 м	3–4 м	4–8 м	8–13 м	13–18 м	> 18 м
1		<i>A. vitrea</i>	<i>A. segmentum</i>	<i>M. lineatus</i>	<i>M. lineatus</i>	<i>M. lineatus</i>
2	<i>M. colorata</i> , <i>A. segmentum</i> , <i>C. glaucum</i>	<i>A. segmentum</i>	<i>M. lineatus</i>	<i>D. protracta</i>	<i>D. protracta</i>	<i>C. glaucum</i>
3		<i>C. glaucum</i>	<i>D. protracta</i>	<i>C. glaucum</i>	<i>A. segmentum</i>	<i>D. protracta</i>
4	<i>A. vitrea</i>	<i>M. colorata</i>	<i>D. barbotdemarnyi</i>	<i>A. segmentum</i>	<i>C. glaucum</i>	<i>D. barbotdemarnyi</i>
5	<i>D. protracta</i>	<i>M. lineatus</i>	<i>C. glaucum</i>	<i>D. barbotdemarnyi</i>	<i>D. barbotdemarnyi</i>	<i>A. segmentum</i>
6	–	–	<i>M. colorata</i>	<i>M. colorata</i>	<i>A. vitrea</i>	<i>M. semipellucida</i>
7	–	–	<i>A. vitrea</i>	<i>A. vitrea</i>		<i>T. pallasii</i>
8	–	–	<i>A. laeviuscula</i> , <i>D. trigonoides</i>	<i>M. semipellucida</i>	<i>M. semipellucida</i> , <i>M. colorata</i> , <i>T. pallasii</i>	<i>D. parallella</i>
9	–	–	–	–		<i>D. pyramidata</i>
10	–	–	<i>D. rostriformis</i>	–	–	–

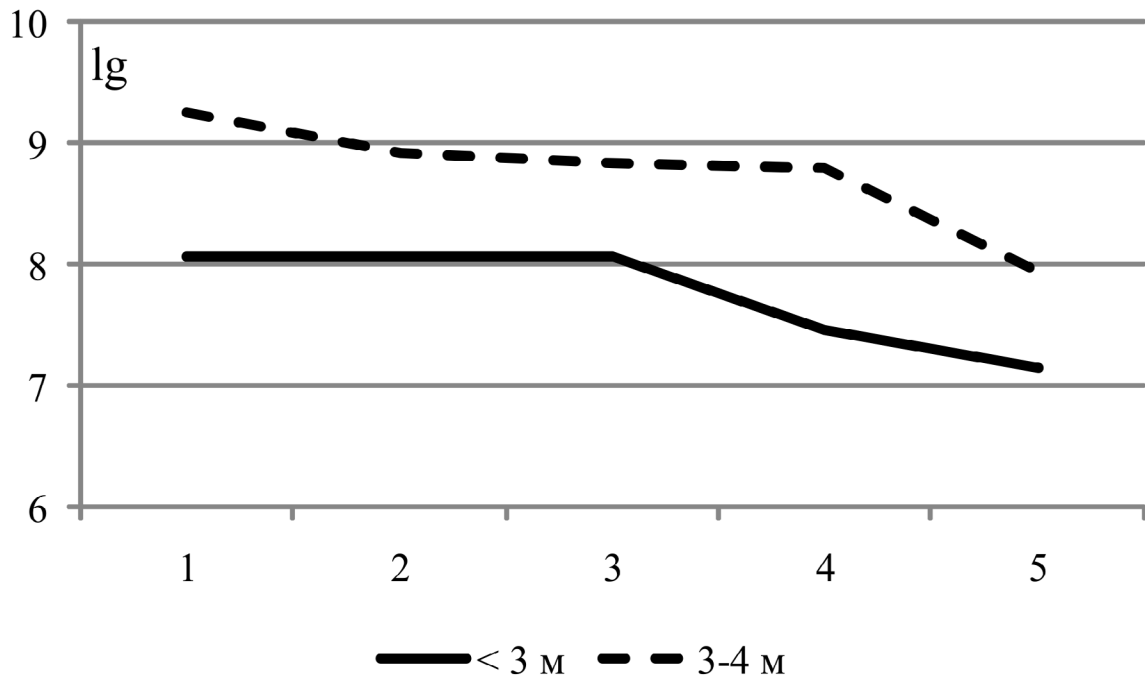


Рис. 1. Модель «разломанного стержня» Мак-Артура на глубинах менее 3 м и в диапазоне 3–4 м с осями ранг/обилие (lg).

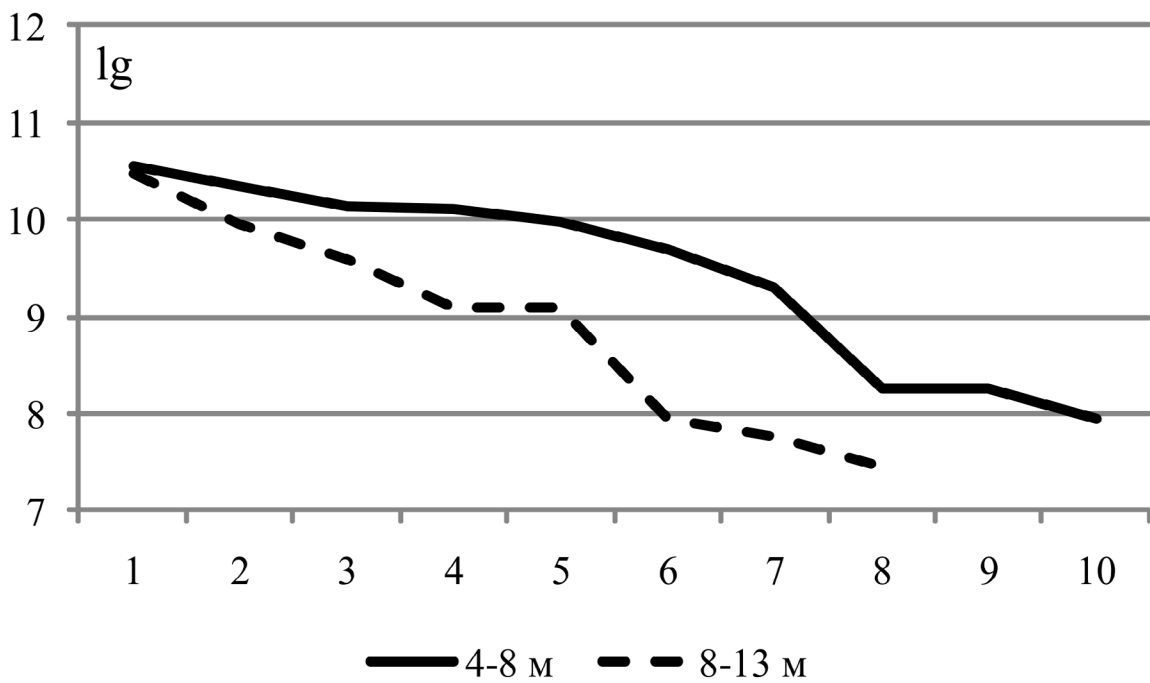


Рис. 2. Модель «разломанного стержня» Мак-Артура в диапазоне глубин 4–8 м и 8–13 м с осями ранг/обилие (lg).

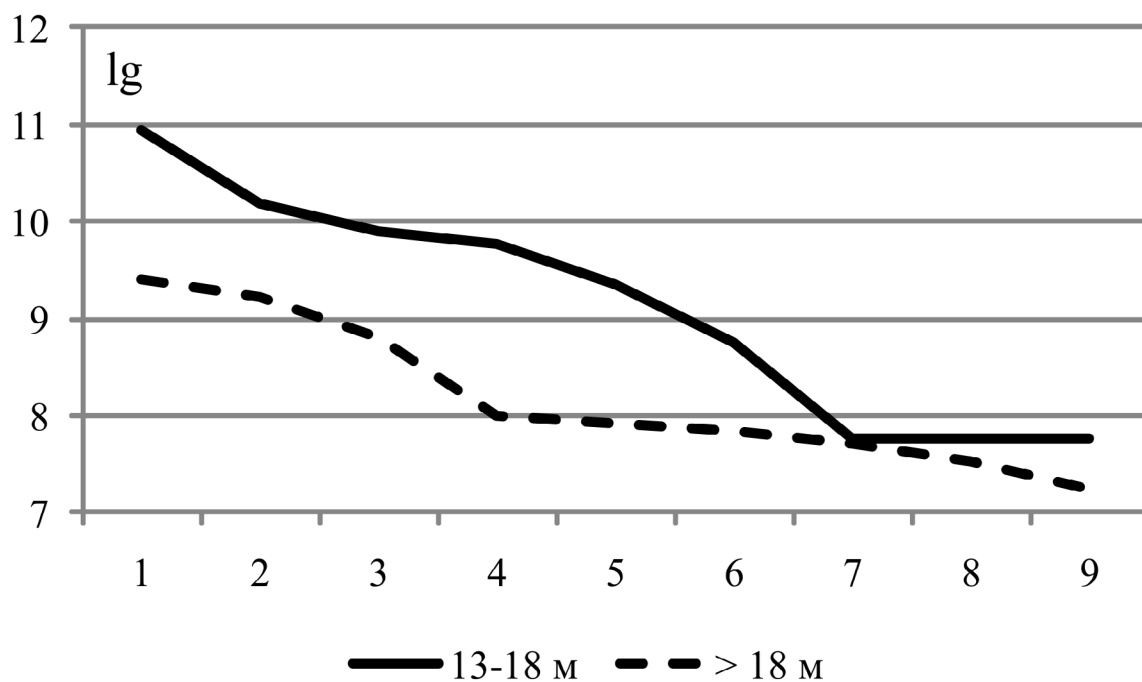


Рис. 3. Модель «разломанного стержня» Мак-Артура в диапазоне глубин 13–18 м и за изобатой 18 м с осями ранг/обилие (lg).

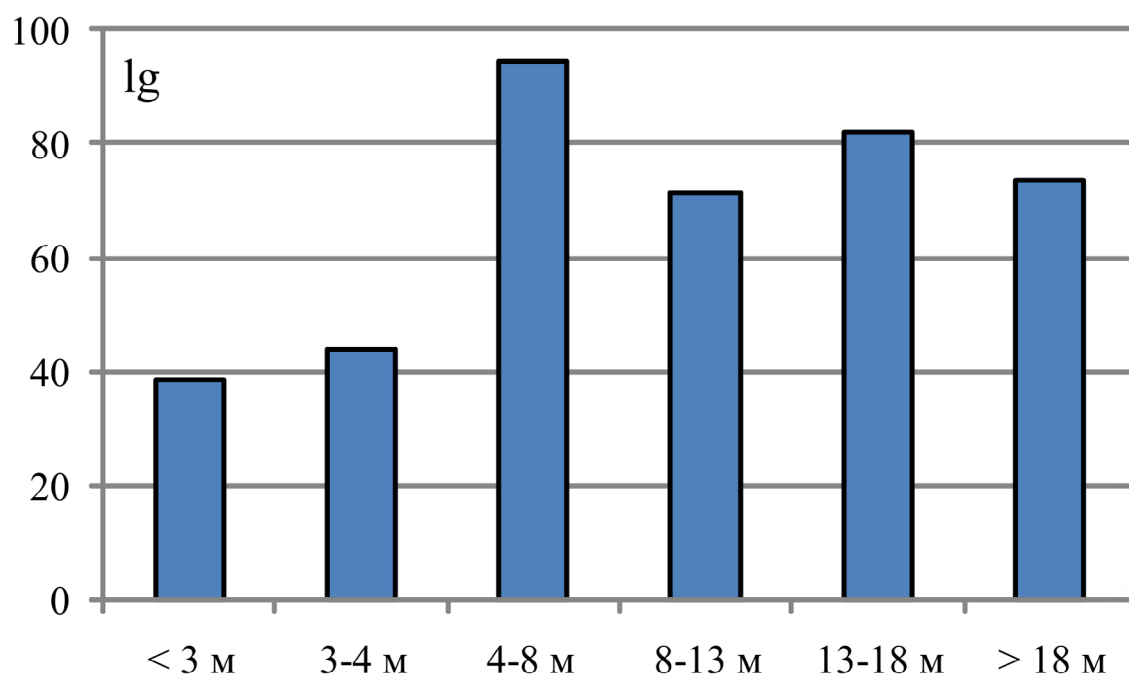


Рис. 4. Суммарная плотность зообентоса (lg) на различных глубинах в 2013–2017 гг.

Суммарная плотность видов до 4-метровой изобаты была низкой (Рис. 4). Глубже наблюдалось возрастание плотности видов. В диапазоне изобат 4–8 м суммарная плотность видов достигала максимума. Эта область акватории Северного Каспия является ареалом нагула рыб, в рационе которых присутствуют моллюски: осетровых рыб (*Acipenseridae*), воблы (*Rutilus rutilus caspicus* Yakovlev, 1870), леща (*Abramis brama* Linnaeus, 1758). Так, наиболее плотные скопления севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas, 1871) зарегистрированы в авандельте р. Волги (Сафаралиев, 2018); русского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1833) – в интервале изобат 6–8 м (Лепилина и др., 2013); встречаемой в Северном Каспии в единичных экземплярах стерляди (*Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758) – от 3 до 7 м (Калмыков, 2005). Наибольшие скопления воблы зафиксированы на глубинах 4–7.5 м (Барабанов, 2020); массовые скопления леща формируются до изогалины 6‰ (Кравченко, 2013). Таким образом, в области нагула рыб-моллюскоедов наблюдается достаточная обеспеченность ихтиофауны кормовыми объектами.

Заключение

В современный период наблюдается ухудшение состояния экосистемы Северного Каспия. При наличии многочисленных исследований загрязнения воды и донных отложений Северного Каспия, работ, посвященных отклику гидробионтов на ухудшение качества среды, крайне мало. Оценка качества морской среды методами биоиндикации до недавнего времени не проводилась. Оценка видового обилия моллюсков Северного Каспия методом «разломанного стержня» Мак-Артура выполнена впервые.

Анализ показал неравномерность распределения обилия видов моллюсков на разных глубинах. Низкая выравненность обилия видов, свидетельствующая о наличии соревнования видов за ресурс, зарегистрирована в области, расположенной до 4-метровой изобаты, а также глубже 18 м. Межвидовая конкуренция на этих глубинах складывается за счет низкого уровня накопления органического вещества в донных отложениях.

Высокая выравненность кривой распределения обилия видов, обживающих глубины 4–18 м, указывает на отсутствие соревнования видов за ресурс.

Высокая суммарная плотность видов, зарегистрированная на глубинах 4–8 м, определяет благоприятные условия для нагула рыб-бентофагов.

Список литературы

- Атлас беспозвоночных Каспийского моря, 1968. Бирштейн, Я.А. (ред.). Пищевая промышленность, Москва, СССР, 414 с.
- Барабанов, В.В., 2020. Вобла – 150 лет исследований: прошлое, настоящее и будущее. КаспНИРХ, Астрахань, Россия, 114 с.
- Богуцкая, Н.Г., Кияшко, П.В., Насека, А.М., Орлова, М.И., 2013. Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Т. 1. Рыбы и моллюски. Товарищество научных изданий КМК, Санкт-Петербург – Москва, Россия, 543 с.
- География и биомониторинг биоразнообразия, 2002. Касимов, Н.С. и др. (ред.). НУМЦ, Москва, Россия, 432 с.
- Гурбанпур, Ш.Б., 2010. Экологические проблемы Каспийского моря. *Молодой ученый* 5 (16), 128–131.
- Гусейнова, С.А., 2014. Состояние зообентоса Среднего Каспия. Особенности бентосных сообществ Каспийского моря. *Юг России: экология, развитие* 1, 129–132.
- Дегтярева, Л.В., 2017. Органический углерод в донных отложениях Северного Каспия и его роль в формировании кормовой базы и уловов промысловых видов рыб. *Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Новосибирск, Россия, 137 с.
- Дегтярева, Л.В., Лардыгина, Е.Г., Кашин, Д.В., Кострыкина, Т.А., 2020. Формирование сообщества северокаспийских моллюсков в зависимости от абиотических факторов среды. *Материалы II*

Международной научно-практической конференции «Биологическое разнообразие: изучение, сохранение, восстановление, рациональное использование», Керчь, 27–30 мая 2020 г. ИТ «АРИАЛ», Симферополь, Россия, 303–309.

Ермолаева, Н.И., 2022. К вопросу о биоиндикации нефтяного загрязнения пресноводных лимнических экосистем с использованием зоопланктона на примере озера Самотлор (ХМАО). *Водные ресурсы* 49 (1), 77–90. <http://doi.org/10.31857/S0321059622010060>

Загрязняющие вещества в водах Волжско-Каспийского бассейна, 2017. Бреховских, В.Ф., Островская, Е.В. (ред.). ИП Сорокин Роман Васильевич, Астрахань, Россия, 406 с.

Калмыков, В.А., 2005. Миграции, распределение, структура популяции и запасы стерляди (*Acipenser ruthenus* L.) Нижней Волги. *Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Москва, Россия, 24 с.

Карыгина, Н.В., Дегтярева, Л.В., Лардыгина, Е.В., 2013. Накопление органических соединений в донных отложениях маргинального фильтра Каспийского моря. *Материалы V Международной научно-практической конференции «Проблемы сохранения экосистемы Каспия в условиях освоения нефтегазовых месторождений», Астрахань, 26–27 сентября 2013 г.* КаспНИРХ, Астрахань, Россия, 100–103.

Карыгина, Н.В., 2019. О содержании, распределении и генезисе углеводов в водах Северного Каспия. *Материалы VII научно-практической конференции с международным участием «Проблемы сохранения экосистемы Каспия в условиях освоения нефтегазовых месторождений», Астрахань, 18 октября 2019 г.* КаспНИРХ, Астрахань, Россия, 83–88.

Карыгина, Н.В., Попова, Э.С., Львова, О.А., Галлей, Е.В., Яцун, Е.В., 2020. О нефтяном и пестицидном загрязнении низовьев Волги и северной части Каспийского моря. *Материалы Международной научно-практической конференции «Экология и природопользование», Магас, 21–23 октября 2020 г.* ООО «КЕП», Кантышево, Россия, 250–257.

Кашин, Д.В., Дегтярева, Л.В., Кострыкина, Т.А., 2022. Экологическая валентность северокаспийских моллюсков к кислороду. *Вестник АГТУ. Серия Рыбное хозяйство* 4, 29–38. <http://doi.org/10.24143/2073-5529-2022-4-29-38>

Каспийское море. Фауна и биологическая продуктивность, 1985. Яблонская, Е.А. (ред.). Наука, Москва, СССР, 276 с.

Кравченко, Е.В., 2013. Донные беспозвоночные животные в питании леща на разных глубинах планируемой трассы нефтегазопровода месторождения им. В. Филановского. *Материалы V Международной научно-практической конференции «Проблемы сохранения экосистемы Каспия в условиях освоения нефтегазовых месторождений», Астрахань, 26–27 сентября 2013 г.* КаспНИРХ, Астрахань, Россия, 126–133.

Левич, А.П., 1996. Феноменология, применение и происхождение ранговых распределений в биоценозах и экологии как источник идей для техноценозов и экономики. В: Кудрин, Б.И. (ред.), *Математическое описание ценозов и закономерности технетики*. Центр системных исследований, Абакан, Россия, 93–105.

Лепилина, И.Н., Сафаралиев, И.А., Коноплева, И.В., 2011. Распределение и структура осетровых рыб в Каспийском море и состояние их мезонезроза. *Вестник ОГУ* 5 (124), 96–101.

Лисицын, А.П., 1994. Маргинальный фильтр океанов. *Океанология* 34 (5), 735–747.

Ляшенко, О.А., 2012. Биоиндикация и биотестирование в охране окружающей среды: учебное пособие. ГТУРП, Санкт-Петербург, Россия, 67 с.

- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов, 1975. Мордухай-Болтовской, Ф.Д. (ред.). Наука, Москва, СССР, 240 с.
- Островская, Е.В., Умриха, А.В., 2019. Нефтяное загрязнение северо-западной части Каспийского моря: современное состояние и основные источники. *Труды ГОИН* 220, 209–220.
- Романкевич, Е.А., 1977. Геохимия органического вещества в океане. Наука, Москва, СССР, 256 с.
- Романова, Н.Н., 1983. Методические указания к изучению бентоса южных морей СССР. ВНИРО, Москва, СССР, 14 с.
- Сафаралиев, И.А., 2018. Современное распределение севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771) в Каспийском море и оценка запасов ее волжской популяции. *Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Астрахань, Россия, 171 с.
- Федоров, В.Д., 1979. Относительное обилие симпатрических видов и модель экспоненциально разломанного стержня. *Человек и биосфера* 2, 17–41.
- Шитиков, В.К., Розенберг, Г.С., 2005. Структурный анализ экологических систем. В: Розенберг, Г.С. (ред.), *Количественные методы экологии и гидробиологии (Сборник научных трудов, посвященный памяти А.И. Баканова)*. СамНЦ РАН, Тольятти, Россия, 91–129.
- Шитиков, В.К., Розенберг, Г.С., Зинченко, Т.Д., 2003. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. ИЭВБ РАН, Тольятти, Россия, 463 с.
- Яблонская, Е.А., 1975. Многолетние изменения биомассы разных трофических групп бентоса Северного Каспия. *Труды ВНИРО* 108, 50–64.
- Яблонская, Е.А., 1976. Исследование трофических связей в донных сообществах южных морей. *Ресурсы биосферы* 2, 117–144.
- MacArthur, R.H., 1960. On the relative abundance of species. *American Naturalist* 94, 25–36.

References

- Atlas bespozvonochnykh Kaspiiskogo morja [Atlas of invertebrates of Caspian sea], 1968. Birshtein, Ya.A. (ed.). Pishhevaya promyshlennost', Moscow, USSR, 414 p. (In Russian).
- Barabanov, V.V., 2020. Vobla – 150 let issledovani: proshloe, nastoiashchee i budushchee [Roach- 150 years of research: past, present and future]. Caspian Research Institute of Fisheries (KaspNIRKh), Astrakhan, Russia, 114 p. (In Russian).
- Bogutskaia, N.G., Kiiashko, P.V., Naseka, A.M., Orlova, M.I., 2013. *Opredelitel' ryb i bespozvonochnykh Kaspiiskogo moria. T. 1. Ryby i molliuski* [Key to fish and invertebrates of the Caspian sea. Volume 1. Fish and molluscs]. KMK Scientific Press Ltd, Saint Petersburg – Moscow, Russia, 543 p. (In Russian).
- Degtiareva, L.V., 2017. *Organicheskiy uglerod v donnykh otlozheniiakh Severnogo Kaspiia i ego rol' v formirovanii kormovoi bazy i ulovov promyslovykh vidov ryb* [Organic carbon in the sediments of the Northern Caspian Sea and its role in the formation of forage base and catches of commercial fish species]. *PhD in Biological Sciences thesis*. Novosibirsk, Russia, 137 p. (In Russian).
- Degtiareva, L.V., Lardygina, E.G., Kashin, D.V., Kostrykina, T.A., 2020. *Formirovanie soobshchestva severokaspiiskikh molliuskov v zavisimosti ot abioticheskikh faktorov sredy* [Formation of a community of North Caspian molluscs depending on abiotic environmental factors]. *Materialy II Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii "Biologicheskoe raznoobrazie: izuchenie, sokhranenie,*

vosstanovlenie, ratsional'noe ispol'zovanie" [Proceedings of the II International Scientific and Practical Conference "Biological Diversity: Study, Conservation, Restoration, Rational Use"], Kerch', 27–30 May 2020. IT "ARIAL", Simferopol', Russia, 303–309. (In Russian).

Degtyareva, L.V., Lardygina, E.G., Kashin, D.V., Kostyukina, T.A., 2020. Formirovanie soobshhestva severokaspijskix molluskov v zavisimosti ot abioticheskix faktorov sredy` [Formation of a community of North Caspian molluscs depending on abiotic environmental factors]. *Materialy II Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii "Biologicheskoe raznoobrazie: izuchenie, sokhranenie, vosstanovlenie, ratsional'noe ispol'zovanie"* [Proceedings of the II International Scientific and Practical Conference "Biological Diversity: Study, Conservation, Restoration, Rational Use"], Kerch', 27–30 May 2020. IT «ARIAL», Simferopol, Russia, 303–309. (In Russian).

Ermolaeva, N.I., 2022. K voprosu o bioindikatsii neftianogo zagriazneniia presnovodnykh limnicheskikh ekosistem s ispol'zovaniem zooplanktona na primere ozera Camotlor (KhMAO) [To the issue of bioindication of oil pollution of freshwater lime ecosystems using zooplankton, using the example of Lake Camotlor (KhMAO)]. *Vodnye resursy [Water resources]* **49** (1), 77–90. (In Russian). <http://doi.org/10.31857/S0321059622010060>

Fedorov, V.D., 1979. Otnositel'noe obilie simpatricheskikh vidov i model' eksponentsial'no razlomannogo sterzhnia [Relative abundance of sympatric species and model of exponentially broken rod]. *Chelovek i biosfera* **2**, 17–41. (In Russian).

Geografiia i biomonitoring bioraznoobrazii [Geography and biomonitoring of biodiversity], 2002. Kasimov, N.S. et al. (eds.). Scientific and Educational-Methodological Center, Moscow, Russia, 432 p. (In Russian).

Gurbanpur, Sh.B., 2010. Ekologicheskie problemy Kaspiiskogo moria [Ecological problems of the Caspian Sea]. *Molodoi uchenyi [Young Scientist]* **5** (16), 128–131. (In Russian).

Guseinova, S.A., 2014. Sostoianie zoobentosa Srednego Kaspiia. Osobennosti bentosnykh soobshchestv Kaspiiskogo moria [State of the Middle Caspian Zoobenthos. Features of benthic communities of the Caspian Sea]. *Iug Rossii: ekologiya, razvitie [South of Russia: Ecology, Development]* **1**, 129–132. (In Russian).

Kalmykov, V.A., 2005. Migratsii, raspredelenie, struktura populiatsii i zapasy sterliadi (*Acipenser ruthenus* L.) Nizhnei Volgi [Migration, distribution, population structure and stocks of sturgeon (*Acipenser ruthenus* L.) of Lower Volga]. *PhD in Biological Sciences thesis abstract*. Moscow, Russia, 24 p. (In Russian).

Karygina, N.V., Degtyareva, L.V., Lardygina, E.V., 2013. Nakoplenie organicheskikh soedinenii v donnykh otlozheniiakh marginal'nogo fil'tra Kaspiiskogo moria [Accumulation of organic compounds in the sediments of marginal filter of the Caspian Sea]. *Materialy V Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii "Problemy sokhraneniia ekosistemy Kaspiia v usloviakh osvoeniia neftegazovykh mestorozhdenii"* [Proceedings of the V International Scientific and Practical Conference "Problems of Preserving the Caspian Ecosystem in the Context of Oil and Gas Field Development"], Astrakhan', 26–27 September 2013. Caspian Research Institute of Fisheries (KaspNIRKh), Astrakhan, Russia, 100–103. (In Russian).

Karygina, N.V., 2019. O sodержanii, raspredelenii i genezise uglevodorodov v vodakh Severnogo Kaspiia [On the content, distribution and genesis of hydrocarbons in the waters of the Northern Caspian]. *Materialy VII nauchno-prakticheskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem "Problemy sokhraneniia ekosistemy Kaspiia v usloviakh osvoeniia neftegazovykh mestorozhdenii"* [Proceedings of the VII scientific and practical conference with international participation "Problems of preserving the Caspian ecosystem in the context of oil and gas field development"], Astrakhan', 18 October 2019. Caspian Research Institute of Fisheries (KaspNIRKh), Astrakhan, Russia, 83–88. (In Russian).

- Karygina, N.V., Popova, E.S., L'vova, O.A., Gallei, E.V., Iatsun, E.V., 2020. O neftianom i pestitsidnom zagriaznenii nizov'ev Volgi i severnoi chasti Kaspiiskogo moria [Oil and pesticide pollution of the lower Volga and northern parts of the Caspian Sea]. *Materialy Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii "Ekologiya i prirodopol'zovanie" [Proceedings of the International Scientific and Practical Conference "Ecology and Nature Management"]*, Magas, 21–23 October 2020. ООО "KEP", Kantishevo, Russia, 250–257. (In Russian).
- Kashin, D.V., Degtiareva, L.V., Kostyukina, T.A., 2022. Ekologicheskaya valentnost' severokaspiiskikh molliuskov k kislorodu [Ecological valence of North Caspian molluscs to oxygen]. *Vestnik AGTU. Seriya Rybnoe khoziaistvo [Bulletin of AGTU. Series Fisheries]* 4, 29–38. (In Russian). <http://doi.org/10.24143/2073-5529-2022-4-29-38>
- Kaspiiskoe more. Fauna i biologicheskaya produktivnost' [Caspian Sea. Fauna and biological productivity], 1985. Yablonskaya, E.A. (eds.). Nauka, Moscow, Russia, 276 p. (In Russian).
- Kravchenko, E.V., 2013. Donnye bespozvonochnye zhivotnye v pitanii leshcha na raznykh glubinakh planiruemoi trassy neftegazoprovoda mestorozhdeniya im. V. Filanovskogo [Bottom invertebrate animals feed bream at different depths of the planned route of the oil and gas field named after V. Filanovsky]. *Materialy V nauchno-prakticheskoi konferentsii "Problemy sokhraneniya ekosistemy Kaspiya v usloviyakh osvoeniya neftegazovykh mestorozhdenii" [Proceedings of the V scientific and practical conference "Problems of preserving the Caspian ecosystem in the context of oil and gas field development"]*, Astrakhan', 26–27 October 2013. Caspian Research Institute of Fisheries (KaspNIRKh), Astrakhan, Russia, 126–133. (In Russian).
- Levich, A.P., 1996. Fenomenologiya, primeneniye i proiskhozhdeniye rangovykh raspredelenii v biotsenozakh i ekologiyi kak istochnik idei dlya tekhnotsenozov i ekonomiki [Phenomenology, application and origin of rank distributions in biocenoses and ecology as a source of ideas for technocenoses and economics]. In: Kudrin, B.I. (ed.), *Matematicheskoye opisaniye tsenozov i zakonmernosti tekhnologii [Mathematical description of cenoses and patterns of technology]*. Center for Systems Research, Abakan, Russia, 93–105. (In Russian).
- Lepilina, I.N., Safaraliev, I.A., Konopleva, I.V., 2011. Raspredeleniye i struktura osetrovyykh ryb v Kaspiiskom more i sostoyaniye ikh mezonefroza [Distribution and structure of sturgeon fish in the Caspian Sea and the status of their mesonephrosis]. *Vestnik OGU [Bulletin of the Orenburg State University]* 5 (124), 96–101. (In Russian).
- Lisitsyn, A.P., 1994. Marginal'nyi fil'tr okeanov [Marginal filter of oceans]. *Okeanologiya [Oceanology]* 34 (5), 735–747. (In Russian).
- Liashenko, O.A., 2012. Bioindikatsiya i biotestirovaniye v okhrane okruzhaiushchei sredy: uchebnoye posobie [Bioindication and biotesting in environmental protection: training manual]. State Technological University of Plant Polymers, Saint Petersburg, Russia, 67 p. (In Russian).
- Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoemov [Methods of studying biogeocenoses of inland waters], 1975. Mordukhai-Boltovskoi, F.D. (ed.). Nauka, Moscow, USSR, 240 p. (In Russian).
- MacArthur, R.H., 1960. On the relative abundance of species. *American Naturalist* 94, 25–36.
- Ostrovskaya, E.V., Umrikha, A.V., 2019. Neftianoye zagriazneniye severo-zapadnoi chasti Kaspiiskogo moria: sovremennoye sostoyaniye i osnovnyye istochniki [Oil pollution of the north-western part of the Caspian Sea: the current state and main sources]. *Trudy GOIN [Proceedings of the State Oceanographic Institute]* 220, 209–220. (In Russian).
- Romankevich, E.A., 1977. Geokhimiya organicheskogo veshchestva v okeane [Geochemistry of organic matter in the ocean]. Nauka, Moscow, USSR, 256 p. (In Russian).

- Romanova, N.N., 1983. Metodicheskie ukazaniia k izucheniiu bentosa iuzhnykh morei SSSR [Guidelines for the study of benthos of the southern seas of the USSR]. All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), Moscow, USSR, 14 p. (In Russian).
- Safaraliev, I.A., 2018. Sovremennoe raspredelenie sevriugi (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771) v Kaspiiskom more i otsenka zapasov ee volzhskoi populiatsii [Modern distribution of the stellate sturgeon (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771) in the Caspian Sea and estimation of the reserves of its Volga population]. *PhD in Biological Sciences thesis*. Astrakhan, Russia, 171 p. (In Russian).
- Shitikov, V.K., Rozenberg, G.S., 2005. Strukturnyi analiz ekologicheskikh system [Structural analysis of environmental systems]. In: Rozenberg, G.S. (eds.), *Kolichestvennye metody ekologii i gidrobiologii (Sbornik nauchnykh trudov, posviashchennyi pamiati A.I. Bakanova)* [Quantitative methods of ecology and hydrobiology (Collection of scientific papers dedicated to the memory of A.I. Bakanov)]. Samara Scientific Centre of Russian Academy of Sciences, Togliatti, Russia, 91–129. (In Russian).
- Shitikov, V.K., Rozenberg, G.S., Zinchenko, T.D., 2003. Kolichestvennaia gidroekologiya: metody sistemnoi identifikatsii [Quantitative hydroecology: methods of system identification]. Institute of Ecology of the Volga river basin RAS, Togliatti, Russia, 463 p. (In Russian).
- Yablonskaia, E.A., 1975. Mnogoletnie izmeneniia biomassy raznykh troficheskikh grupp bentosa Severnogo Kaspiia [Long-term changes of biomass of different trophic group of benthos of in Northern Caspian]. *Trudy VNIRO [Proceedings of the All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography]* **108**, 50–64. (In Russian).
- Yablonskaia, E.A., 1976. Issledovanie troficheskikh svyazei v donnykh soobshchestvakh iuzhnykh morei [Study of trophic bonds in the bottom communities of the southern seas]. *Resursy biosfery [Resources of Biosphere]* **2**, 117–144. (In Russian).
- Zagiazniaiushchie veshchestva v vodakh Volzhsko-Kaspiiskogo basseina [Pollutants in the waters of the Volga-Caspian Basin], 2017. Brekhovskikh, V.F., Ostrovskaya, E.V. (eds.). IP Sorokin Roman Vasil'evich, Astrakhan, Russia, 406 p. (In Russian).